

DINOSAURIOS

MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES

DINOSAURIOS



IBERDUERO

DINOSAURIOS

MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES

CONTENIDO

7 **PRESENTACION.** Pere Alberch.

11 **APARIENCIA EN VIDA DE LOS DINOSAURIOS.** José Luis Sanz.

19 **ENCUENTRO CON LOS DINOSAURIOS**

Origen de los dinosaurios. Angela D. Buscalioni.

El entorno de los dinosaurios. Victoria Francés.

Los diferentes tipos de dinosaurios. Victoria Francés y Joaquín Moratalla.

El cerebro de los dinosaurios. Victoria Francés.

¿Eran de sangre caliente? Victoria Francés.

Alimentación. Victoria Francés.

61 **DINOSAURIOS: MONSTRUOS FANTASTICOS-ANIMALES CONOCIDOS**

Las huellas del pasado: locomoción. Joaquín Moratalla.

Nidos-crías: su comportamiento reproductivo. Joaquín Moratalla.

81 **ADAPTACION AL VUELO.** José Luis Sanz.

97 **Y AL FINAL... ¿SE EXTINGUIERON?**

La extinción de los dinosaurios. Yolanda Fernández-Jalvo.

¿Y si no se hubieran extinguido? José Luis Sanz.

108 **BIBLIOGRAFIA**

111 **GLOSARIO**

PRESENTACION

DINOSAURIOS: El reencuentro con un mundo perdido

OS gigantes ya no causan temor. Los monstruos de la modernidad, los que inspiran terror o miedos apocalípticos, los caudantes de plagas como el cáncer o el SIDA, son enanos. Microscópicos organismos que eluden al hombre y a su tecnología.

Hace miles de años, cuando la supervivencia se decidía cuerpo a cuerpo, la talla era un factor que inspiraba miedo y respeto. Pero pronto, en la historia del hombre, éste desarrolla utensilios que le permiten dominar al resto de los animales. Las especies de mayor tamaño son las primeras en sufrir el impacto. Así, los mamuts o los marsupiales y desdentados gigantes de Sudamérica son exterminados por el hombre prehistórico en masivas cacerías. También los gigantes de hoy en día como la ballena, el rinoceronte y el elefante, se cuentan entre los más perseguidos por el hombre contemporáneo, sobreviviendo en precario estado y al borde de la extinción.

Sin embargo, el tamaño siempre ha inspirado fascinación. La mitología está poblada de gigantes. La capacidad de la naturaleza de generar formas gigantescas y los problemas que éstas presentan en términos de su interacción con el medio ambiente han sido objeto de estudio y curiosidad. Entre los gigantes, los dinosaurios son los reyes. Embajadores de un mundo pasado que tuvo una forma —y una escala— muy distinta al actual. Los dinosaurios no solamente dominaron la tierra durante más de 100 millones de años, sino que desde su redescubrimiento —en forma de fósiles— a principios del siglo pasado se convierten en frecuentes protagonistas del mundo fantástico.

Por ejemplo, Sir Arthur Conan Doyle nos relata en su novela *Mundo perdido* las aventuras de una expedición a una meseta inexpugnable situada en el centro de la selva tropical. Los exploradores logran, tras ardua escalada, acceder al altiplano donde hallan un mundo que no ha evolucionado desde el Mesozoico; es decir, que ha permanecido constante durante aproximadamente 100 millones de años. Entre frondosas selvas de helechos gigantes, los protagonistas encuentran dinosaurios. En la literatura, el Mesozoico se conserva tanto en las alturas como en las profundidades del planeta. Por ejemplo, en el lago subterráneo del *Viaje al centro de la Tierra*, de Julio Verne, donde los expedicionarios observan también gigantescos reptiles acuáticos.

Estas ficticias expediciones son en realidad metáforas de una de nuestras fantasías más generalizadas: la de poder volver atrás en el tiempo para recuperar el pasado. La imposible captura de este presente fugaz que constantemente se transforma en pasado, tornando la realidad en memoria.

La exposición *Dinosaurios* patrocinada por la Sociedad de Amigos del Museo Nacional de Ciencias Naturales en colaboración con el propio museo tiene tres objetivos primordiales: 1) Presentar al público la Sociedad de Amigos del MNCN, constituida hace aproximadamente un año. 2) Inaugurar la recientemente renovada sala del ala norte del museo. 3) Exponer al público las más modernas y vanguardistas técnicas en museística científica.

En referencia a este tercer apartado, cabe resaltar que la exposición combina piezas espectaculares con la tecnología más avanzada. Pretende divertir al mismo tiempo que motivar e informar al público sobre la historia de la Tierra. Al cubrir los clásicos esqueletos de dinosaurios

con carne y piel, dotándolos de movimiento y voz, al presentar evidencia de sus andanzas por nuestro país e informar sobre su biología, la exposición tiene como objetivo destruir la imagen de los dinosaurios como monstruos míticos que vivieron en otro tiempo y en otro lugar. Por ello, cuando el visitante se encuentra con el elefante africano —pieza emblemática de esta misma sala antes de la renovación— al lado del *Carnotaurus*, gigantesco dinosaurio carnívoro argentino (algo así como el *Tyrannosaurus* del hemisferio sur) se debería preguntar: ¿Por qué consideramos al dinosaurio un monstruo y no al elefante? La respuesta es que el elefante es un animal familiar que conocemos desde nuestra infancia. Quizá después de la exposición el visitante regrese a su casa con otra idea de los dinosaurios, en la que abandonando su condición de monstruos fantásticos pasen a ser animales conocidos.

Pero quizás lo más misterioso de estos reptiles es su extinción: perfectamente adaptados durante millones de años, colonizadores de los más variados nichos ecológicos, desaparecen al unísono de la faz de la Tierra. Su único legado son las aves actuales. También trata este peculiar episodio de la evolución, y nos adentramos brevemente en el campo de la ciencia ficción preguntándonos: ¿Cómo sería el mundo actual si los dinosaurios no se hubiesen extinguido?

Por estas razones la exposición que aquí presentamos, y que este catálogo desarrolla, pretende ir más allá de la simple anécdota. Es importante estudiar el pasado para inducir a la reflexión sobre el presente. La saga de los dinosaurios debería enfatizar el hecho de que vivimos en un mundo frágil, en permanente cambio. Esta contingencia caracteriza nuestro pasado, nuestra realidad y nuestro destino.

También cabe resaltar el hecho de que esta exposición ha permitido la adquisición de numerosas piezas de importante valor, como las réplicas de *Baryonyx* y *Carnotaurus* y reconstrucciones en vida de *Archaeopteryx*, *Iberomesornis*, *Quetzalcoatlus* y otros. Todo este material se incorporará, después de esta exposición temporal, a las salas de exposición permanente sobre la “Historia de la Tierra y la vida”, enriqueciendo las colecciones del museo.

Aprovecho estas líneas de presentación para agradecer en nombre del Museo Nacional de Ciencias Naturales a las personas e instituciones que han hecho posible esta exposición. En primer lugar debo citar a la Junta Directiva de la Sociedad de Amigos de MNCN y en particular a los Sres. José Lladó Fernández de Urrutia, Presidente, José Luis Antoñanzas Pérez-Egea, Vicepresidente, y Eduardo Aznar Sainz, quienes participaron en numerosas reuniones organizativas contribuyendo con sus opiniones y su experiencia. Sin su colaboración esta exposición nunca se hubiese convertido en realidad. Su apoyo ha sido, y continúa siendo, fundamental dentro del proyecto de renovación global del MNCN. La contribución y apoyo de El Corte Inglés e Iberia es gratamente reconocida. La empresa BSB, de forma desinteresada, ha concebido la campaña publicitaria que acompaña la exposición. Finalmente, quiero destacar la labor de Iberdueiro, empresa que se ha significado por su continuado apoyo al MNCN y que en esta ocasión ha financiado el catálogo que el lector tiene en sus manos. El mecenazgo de estas instituciones y personas ha permitido montar la exposición en un tiempo récord y demuestra la importancia e impacto de la iniciativa privada en el desarrollo de proyectos culturales.

En la ejecución de la exposición cabe destacar el asesoramiento científico de José Luis Sanz y su equipo, el apoyo de la Sección de Minerología y Paleontología de Iberduero y el de la Sociedad Cultural Amigos de Arnedo, así como la eficiente gestión y entusiasmo de la coordinadora de la exposición, Yolanda Fernández Jalvo.

Finalmente, nuestra gratitud a la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha por el préstamo del fósil *Iberomesornis* y a la Dirección General de Aduanas por las facilidades y atenciones en la gestión de licencias y permisos de importación.

Quisiera concluir con una nota de agradecimiento personal. Una exposición de esta magnitud es el resultado de un trabajo en equipo. En el MNCN he tenido la enorme fortuna de trabajar con un grupo de personas, reducido pero eficaz, que ha creído en el proyecto, no ha escatimado esfuerzos y ha sabido superar adversidades, trabajando a menudo en condiciones precarias y difíciles. Ellas saben quienes son, y para ellas mi más sincera gratitud tanto por su labor como por su tolerancia.

Pere Alberch
Director del MNCN

APARIENCIA EN VIDA DE LOS DINOSAURIOS

NADIE ha visto un dinosaurio vivo y, no obstante, los científicos proponen repetidamente reconstrucciones de estos animales. El primer paso para la reconstrucción de la apariencia externa es conocer de forma adecuada su sistema esquelético. Esta información supone no solamente el conocimiento en detalle de cada uno de los huesos, sino el tipo de relaciones estructurales que presentaban entre sí dichos elementos óseos, lo que permite inferencias relativas a la postura y actitud general del animal en vida. El siguiente paso es un estudio del sistema miológico (muscular) del animal que permita averiguar el contorno en volumen de los tejidos “blandos” que recubrían el esqueleto. Este segundo nivel es más especulativo que el primero, pero puede hacerse con cierta fiabilidad si los huesos cuentan con superficies rugosas o cicatrices (zonas de inserción muscular o ligamentaria) que permitan la reconstrucción de los músculos asociados (Fig. 1). Un tercer paso sería “vestir” el sistema esquelético más el sistema muscular con los tegumentos (piel) adecuados. La textura de la piel de los dinosaurios se conoce en un número creciente de casos, especialmente en ornitópodos, ankylosaurios y algunos terápodos. Finalmente, el último nivel está sujeto a la especulación más completa y se refiere a las pautas de color que pudieron presentar los dinosaurios. La única posibilidad (incierta) de inferencia se basa en el conocimiento del probable nicho que ocupase cada forma de dinosaurio, transfiriéndole el color correspondiente al animal actual ecológicamente

Fig. 1. La reconstrucción de la apariencia que los dinosaurios pudieron tener en vida pasa por una serie de etapas: estudio osteológico, muscular y ligamentario, piel y posibles modelos de coloración. A: El resultado final puede ser espectacular, como estas reconstrucciones de *Pachycephalosaurus* y *Triceratops* la cabeza de *Tyrannosaurus rex* realizadas por la empresa californiana Dinamation. B: Estudio anatómico de *Carnotaurus*. C: Reconstrucción en vida de *Pachycephalosaurus*. D: Reconstrucción en vida de *Triceratops*.



Fig. 1. A

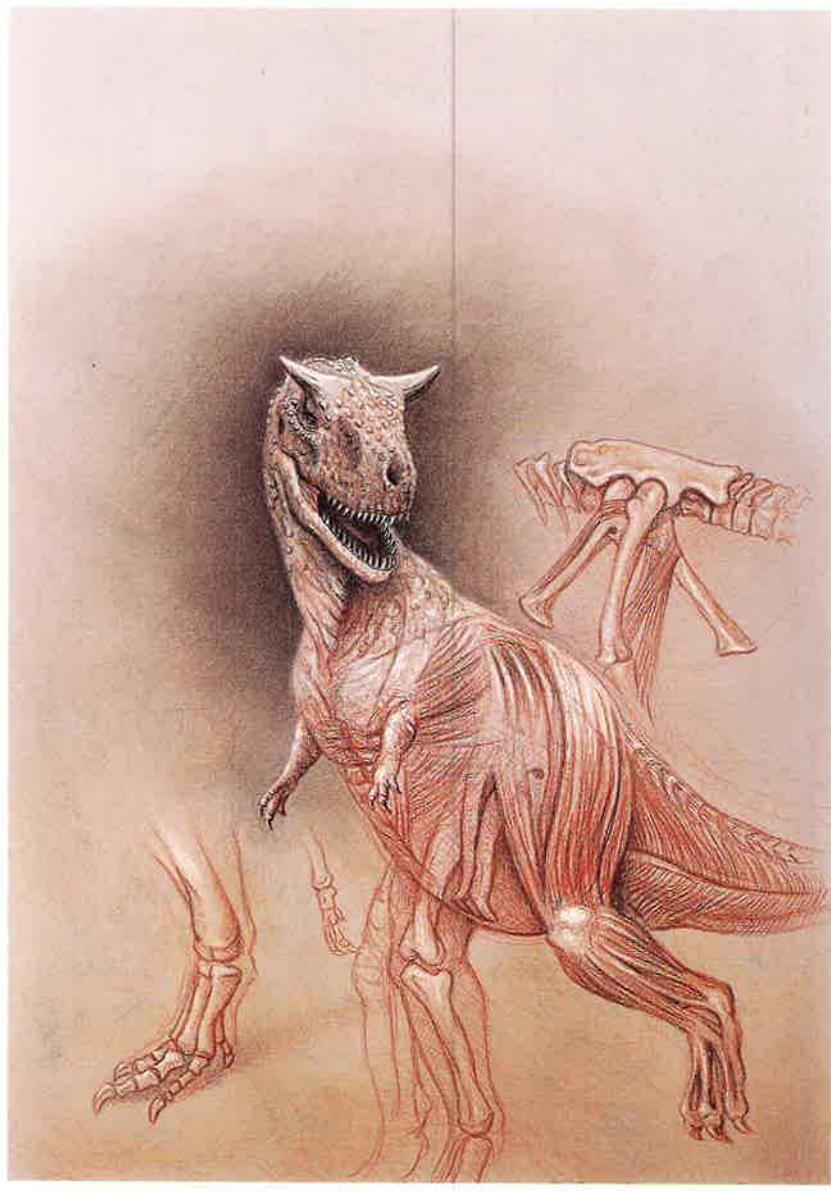


Fig. 1. B



Fig. 1. C

equivalente. En definitiva, parece muy probable que la apariencia en vida de muchos dinosaurios reconstruidos por los paleontólogos sea esencialmente correcta, pero su coloración es mera especulación.

Nuestro conocimiento sobre la apariencia de los dinosaurios ha ido variando con el tiempo, mejorando con arreglo al incremento en el nivel de información científica del grupo. Uno de los casos más significativos que ilustra este fenómeno es el de *Iguanodon*, un ornitópodo común en niveles del Jurásico superior-Cretácico inferior de Europa occidental. En 1822 la espo-

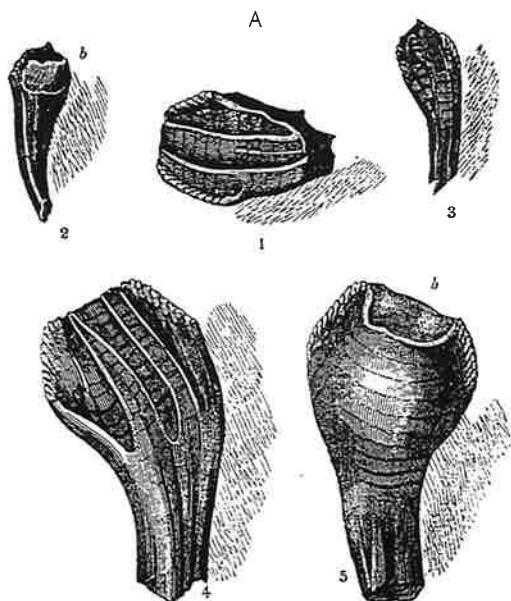


Fig. 2. Una de las primeras evidencias conocidas sobre los dinosaurios fueron estos dientes del Cretácico inferior inglés (A), estudiados por G. A. Mantell. Este médico y naturalista inglés consideró que tales piezas dentarias eran semejantes —aunque de un tamaño mucho mayor— a las de las iguanas actuales (B), por lo que denominó al animal *Iguanodon*. Ambas ilustraciones según Mantell, 1833.

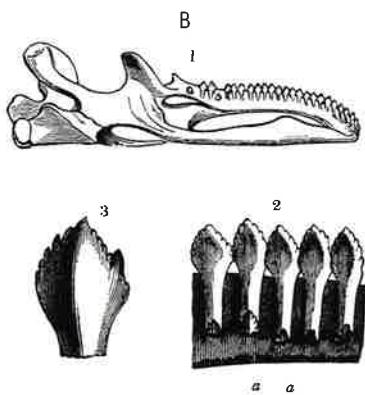
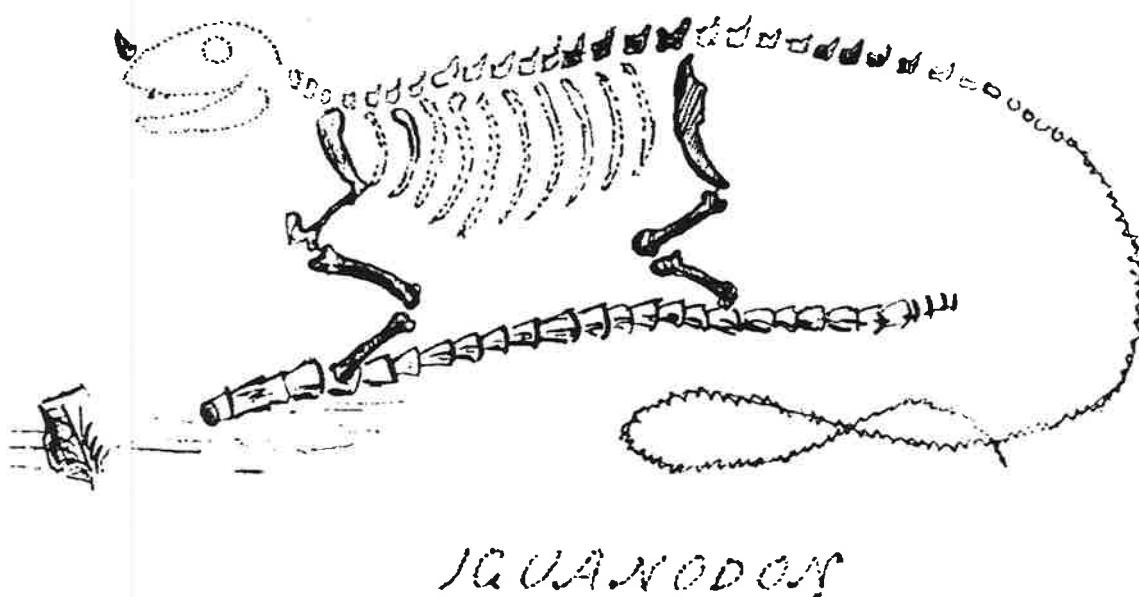


Fig. 1. D

sa del médico y naturalista inglés Gideon A. Mantell halló unos extraños dientes de grandes dimensiones (Fig. 2) en el Tilgate Forest (Sussex). Para la identificación del animal Mantell pidió ayuda al gran anatomista francés G. Cuvier, quien le respondió diciendo que pertenecían a un hipopótamo. Decididamente convencido de que pertenecían a un enorme reptil, Mantell consideró que los dientes problemáticos eran muy semejantes a los de las iguanas actuales (Fig. 2). De esta forma, propuso el término *Iguanodon* (“dientes de iguana”) y reconstruyó al animal con una apariencia lacertoidé, calculándole una longitud de unos ¡60 m! (Fig. 3). Una extraña pieza en forma de cuerno (Fig. 4), en realidad la primera falange del primer dedo de la mano, fue homologada con la prominencia nasal de la iguana terrestre.

En 1841 el naturalista inglés Richard Owen (Fig. 5) propuso el término Dinosauria, «terribles lagartos». En base a sus características esqueléticas (robustez de los huesos de las extremidades, configuración de la pelvis y el sacro) Owen concibió a los dinosaurios como enormes reptiles de tipo elefantino. En colaboración con el escultor Waterhouse Hawkins propuso una reconstrucción de *Iguanodon* que recuerda a un gran mamífero cuadrúpedo, conservando el cuerno nasal de Mantell (Fig. 6). En 1858 Joseph Leidy descubrió restos de un dinosaurio hallado en New Jersey (EE.UU.) al que denominó *Hadrosaurus* (Colbert, 1983). Este enorme animal fue interpretado por Leidy con una apariencia semejante a la de un canguro. Dado su probable pa-

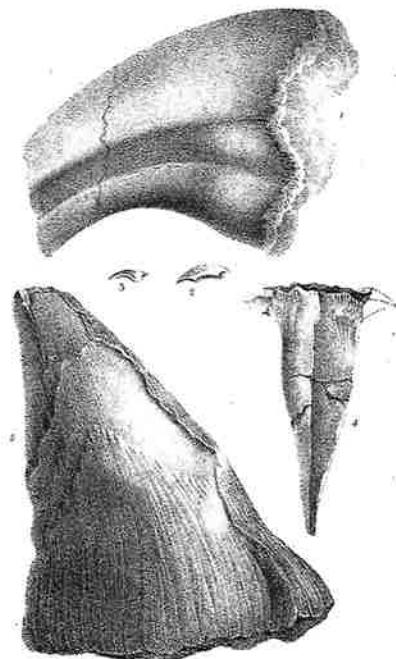


IGUANODON

Fig. 3. Reconstrucción esquelética del dinosaurio ornitópodo *Iguanodon* propuesta por su descubridor G. A. Mantell hacia 1835.

Fig. 4. Elementos esqueléticos aislados de *Iguanodon* publicados por G. A. Mantell en 1833. Arriba, fragmento de una garra en comparación con las piezas homólogas de una iguana actual. Abajo, espolón de la mano de *Iguanodon* que el naturalista inglés interpretó como un cuerno nasal.

Fig. 5. Sir Richard Owen (1804-1892), a quien se debe el término Dinosauria. Amigo personal de la reina Victoria y director del Museo Británico, fue uno de los paleontólogos que se opusieron abiertamente a la hipótesis de la selección natural propuesta por Darwin (1802-1892).



rentesco con *Iguanodon*, este último género debía de haber sido parecido. El carácter bípedo de *Iguanodon* fue confirmado por los estudios del anatomista belga (de origen francés) Louis Dollo, quien tenía a su disposición un gran número de esqueletos completos de este dinosaurio hallados en 1877 en una mina de carbón en Bernissart, Bélgica. (Fig. 7). (Caser, 1960.) Dollo identificó correctamente el supuesto “cuerno” de *Iguanodon* al encontrarlo *in situ*. Las reconstrucciones de este ornitópodo a comienzos de siglo recogen toda la nueva información aportada por Dollo (Fig. 8). Esta imagen de *Iguanodon* ha perdurado, con escasas modificaciones, incluso hasta los años 60.

Los trabajos de Peter Galton (1970, 1973) aportaron nuevas interpretaciones de los dinosaurios ornitópodos que repercutieron directamente en nuestra concepción de *Iguanodon*. El especialista inglés David Norman publicó en 1980 la primera monografía moderna sobre *Iguanodon*. A la luz de estas aportaciones se cree actualmente que la disposición de la columna vertebral sería básicamente horizontal, actuando como una estructura solidaria por la aparición de tendones osificados que conectan la región dorsal (superior) de las vértebras. La apariencia lacertoide de las comisuras bucales en *Iguanodon* fue eliminada en base a la idea de que, al igual que sus parientes, este ornitópodo presentaría unas paredes musculosas (carrillos) análogas a las de los mamíferos, que permitirían una más alta funcionalidad de la mecánica mastectoria (Fig. 38).



Fig. 6. Reconstrucción de *Iguanodon* propuesta por el naturalista inglés R. Owen y construida por el escultor Waterhouse Hawkins hacia 1854. El aspecto elefantino, mamíferoide, del dinosaurio procede de las interpretaciones de Owen sobre su sistema esquelético.

Fig. 7. El estudio de los primeros restos hallados de un dinosaurio de pico de pato por J. Leidy y de los numerosos ejemplares de *Iguanodon* de Bernissart (Bélgica) por L. Dollo condujo a una nueva concepción en la apariencia en vida de este ornitópodo, semejante a la de un enorme canguro.

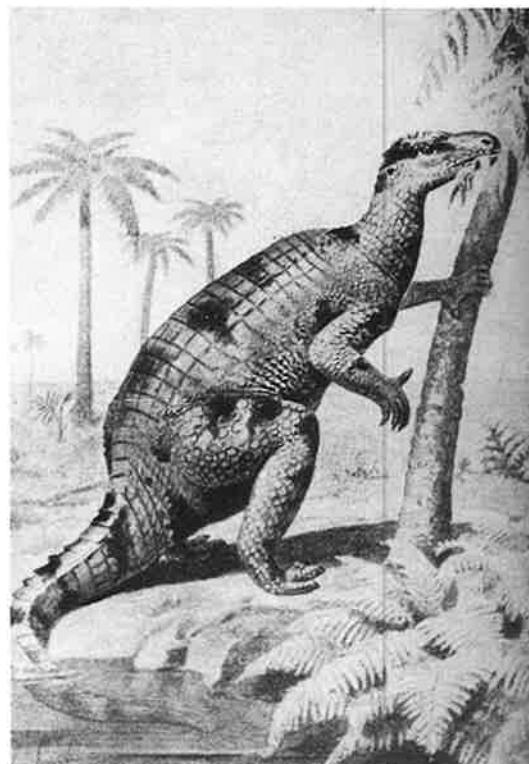




Fig. 8. Hasta finales de los años 60 las reconstrucciones predominantes de *Iguanodon* son semejantes a la que ilustra la figura. Dibujo de Neave Parker.

ENCUENTRO CON LOS DINOSAURIOS

ORIGEN DE LOS DINOSAURIOS

Angela Buscalioni

LA mayoría de los autores acepta que los primeros dinosaurios aparecieron en el Triásico superior. Sin embargo, es probable que su origen fuese algo más antiguo (Triásico medio, hace unos 235 millones de años), aunque los restos datados en esta época y atribuidos a dinosaurios son dudosos. Por consiguiente, los dinosaurios conocidos con mayor certidumbre corresponden al Carniense medio-superior (225 millones de años de la actualidad) en diversos yacimientos distribuidos por todo el mundo: *Staurikosaurus* (Formación Santa María de Brasil); *Herrerasaurus*, *Ischisaurus* y *Pisanosaurus* (Ischigualasto, Argentina); *Saltopus* (Lossiemouth, Escocia); *Coelophysis* (Formación Chinle y Dockum del oeste de Norteamérica) y *Azendohsaurus* (Argana, Marruecos).

¿Por qué no existe el Orden Dinosauria?

La hipótesis de que todos los dinosaurios constituyen un grupo monofilético (comparten un único y exclusivo antecesor común) es relativamente reciente (Padian, 1984; Gauthier, 1986; Benton, 1986). Tradicionalmente se ha discutido que las dos líneas principales de dinosaurios (Saurischia y Ornithischia) tenían orígenes independientes, es decir distintos antecesores (Romer, 1966; Charig, 1976). En el espectro de diversidad de los “tecodontos” triásicos se hallarían los antecesores diferenciados de los órdenes Crocodilia, Aves, Pterosauria, Saurischia y Ornithischia (Fig. 9). Todos estos órdenes representados independientemente, pertenecen a la Subclase Archosauria, y existieron conjuntamente durante el Jurásico y Cretácico. Cocodrilos y Aves tienen todavía representantes actuales. Esta discusión sobre el origen común de Saurischia y Ornithischia provocó la exclusión del término Dinosauria, que propuso originalmente Sir Richard Owen (Fig. 5) en 1841 para agrupar a los reptiles gigantes hallados en el Cretácico del sur de Inglaterra. Es cierto que existen diferencias estructurales entre Saurischia y Ornithischia, que hacen difícil concebir un único antecesor común a ambos (Charig, 1976). No obstante, la aproximación actual del origen de los dinosaurios se ha construido, de una parte, en base al mejor conocimiento de los probables antecesores de dinosaurios (Gauthier, 1986; Padian, 1984) y de otra, a partir de las novedosas consideraciones sobre la biología y anatomía del propio grupo (Bakker y Galton, 1974). La actual opinión es que todos los dinosaurios desde el Triásico hasta el Cretácico superior poseen un único antecesor común, cuyos caracteres contendrían ya la definición de lo que es un dinosaurio (Fig. 10). Ello ha supuesto la aceptación de Dinosauria como término que define un grupo natural (Fig. 11).

Los antecesores de los dinosaurios y sus descendientes

No existe un total consenso en cuál es el grupo más emparentado con los dinosaurios. Algunos autores consideran que existen grandes afinidades entre los pterosaurios y los primitivos dinosaurios como *Coelophysis* (Padian, 1984). No obstante, es difícil valorar estas afinidades debido a que los pterosaurios son organismos altamente especializados (Padian, 1984; Gauthier, 1986). La otra posible alternativa es *Lagosuchus*, una forma argentina del Triásico supe-

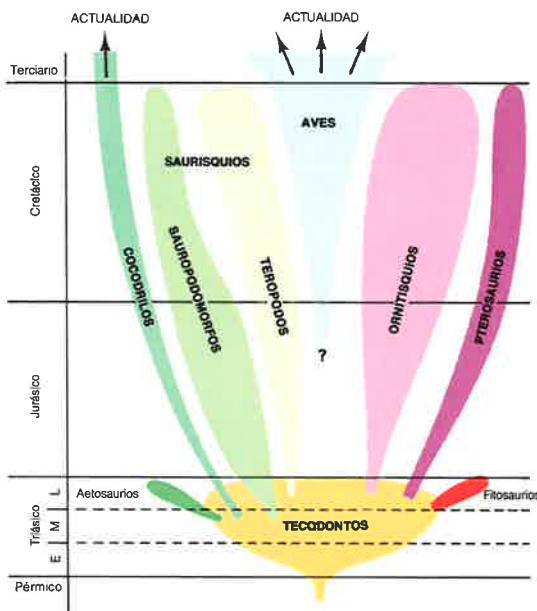
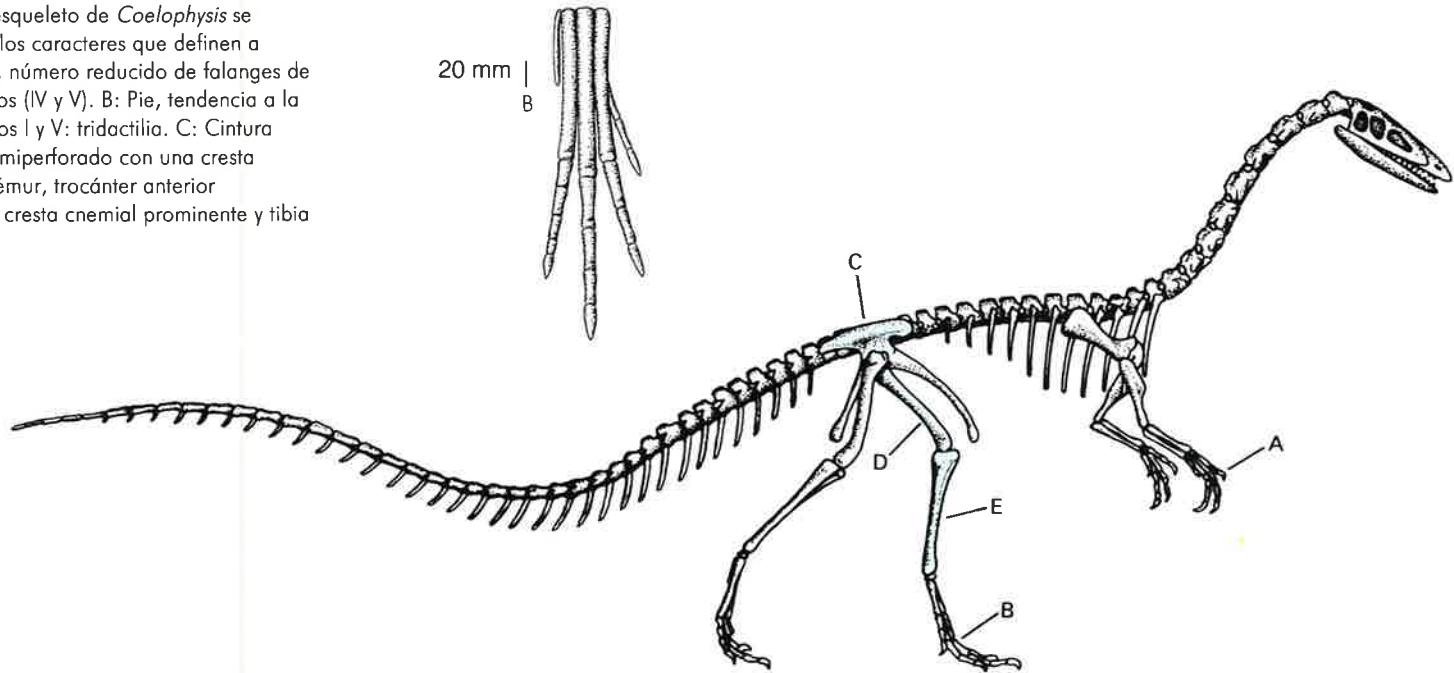


Fig. 9. Evolución y registro fósil de los arcosaurios.

Fig. 10. Sobre el esqueleto de *Coelophysis* se representan en color los caracteres que definen a Dinosauria. A: Mano, número reducido de falanges de los dedos más externos (IV y V). B: Pie, tendencia a la reducción de los dedos I y V: tridactilia. C: Cintura pélvica, acetáculo semiperforado con una cresta supracetabular. D: Fémur, trocánter anterior prominente. E: Tibia, cresta cnemial prominente y tibia torsionada.



TRIASICO JURASICO CRETACICO

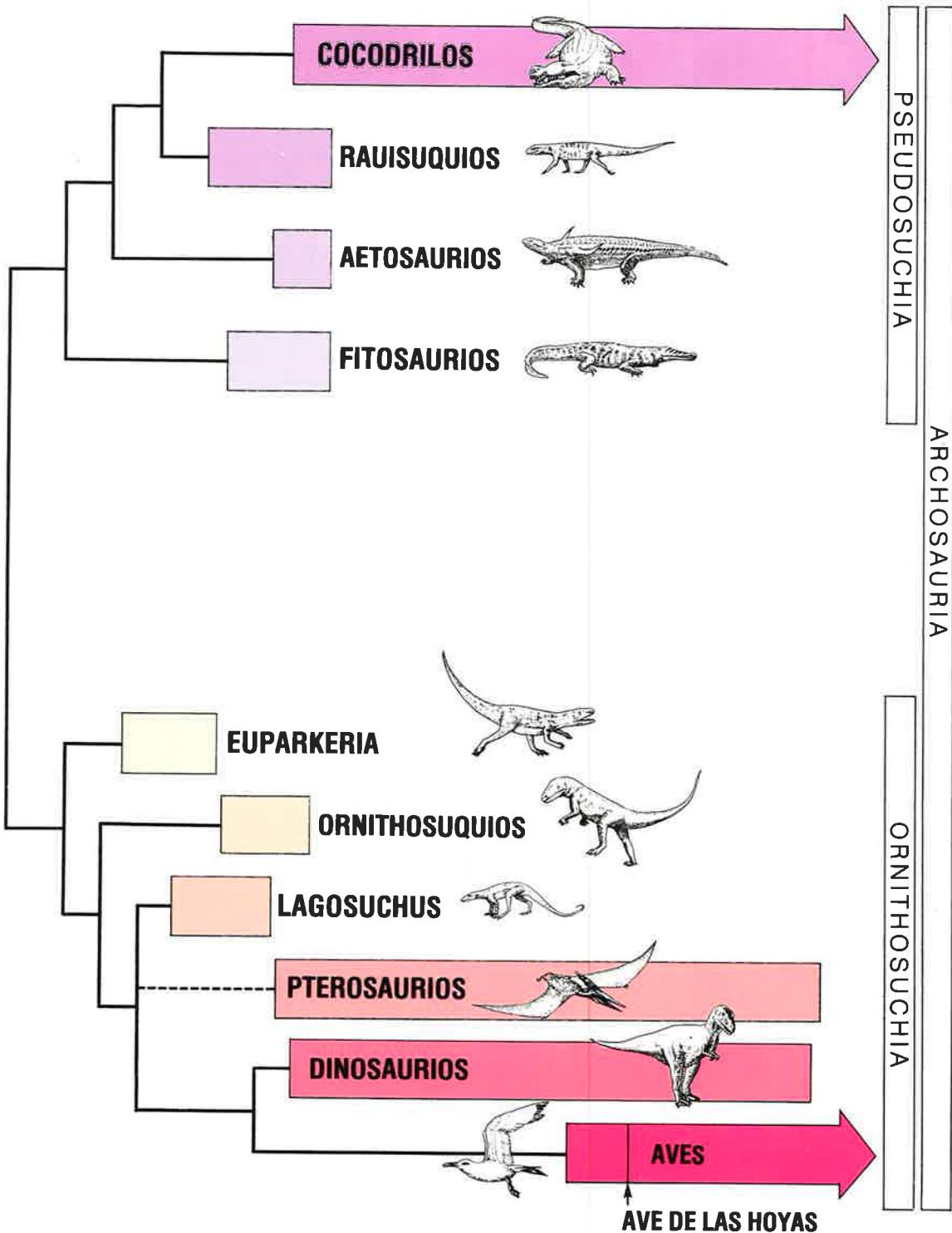
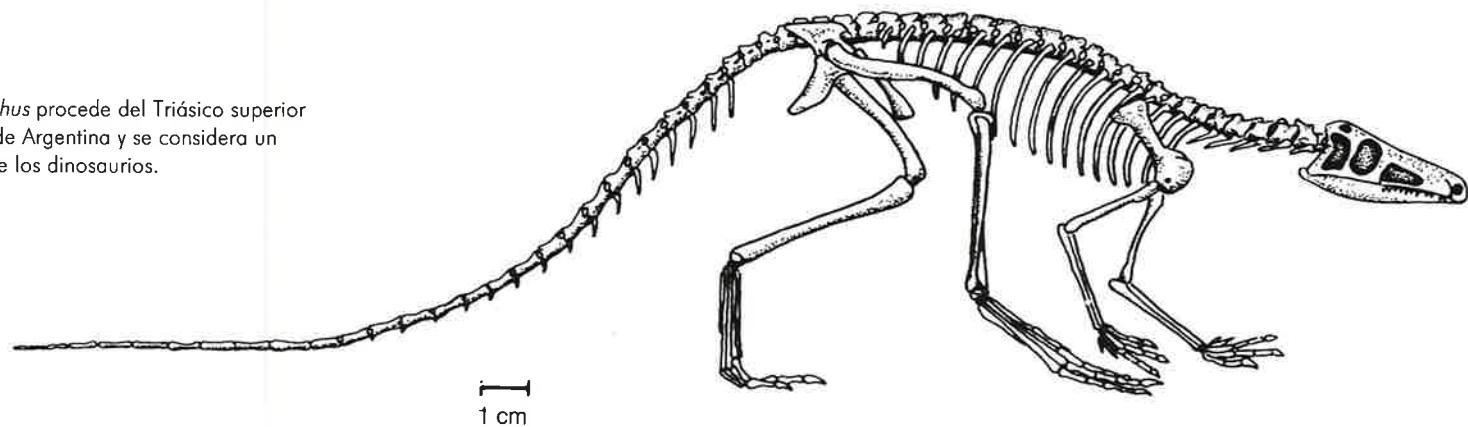


Fig. 11. Dinosaurios, aves, pterosaurios, cocodrilos y la gran mayoría de los llamados "tecodontos" forman un grupo natural denominado Archosauria. Dos grupos mayores constituyen los Archosauria: pseudosuquios (grupos más próximos a los cocodrilos) y los ornitosuquios (grupos más cercanos a los dinosaurios). Pseudosuquios y ornitosuquios se diferencian en la articulación del tarso. Pterosaurios y *Lagosuchus* representan los grupos más emparentados con los dinosaurios.

Fig. 12. *Lagosuchus* procede del Triásico superior de los yacimientos de Argentina y se considera un posible antecesor de los dinosaurios.



rior. *Lagosuchus* representa para numerosos autores un verdadero grupo intermedio entre ornitosauros y dinosaurios (Fig. 12). (Bonaparte, 1975; Bakker y Galton, 1974.)

El antecesor común de pterosaurios, *Lagosuchus* y dinosaurios presentaría ya innovaciones evolutivas derivadas del bipedismo y dirigidas a la consecución de una postura totalmente erizada (Padian, 1984), pero es en dinosaurios donde se manifiesta una gran variedad de modificaciones en la extremidad posterior y pelvis (Fig. 13). Estas especializaciones divergentes de los miembros anterior y posterior sugieren que el antecesor de dinosaurios debía poseer habilidades mayores que las meramente debidas al bipedismo, por ejemplo la capacidad de manipular alimentos (Gauthier, 1986). Las evidencias icnológicas, así como el tamaño medio de las formas más primitivas conocidas, apuntan hacia un antecesor entre 1 ó 2 metros de longitud total.

Los autores que se aproximaron al tema del origen de los dinosaurios desde su paleobiología, vieron la clave de su diversidad y radiación adaptativa en ciertas innovaciones fisiológicas (endotermia), metabólicas y de comportamiento (Bakker y Galton, 1974; Bakker, 1975). El stock original de dinosaurios estaría constituido probablemente por depredadores más "eficaces" que los "tecodontos" triásicos, capaces de desarrollar una mayor velocidad locomotora, con tasas metabólicas más elevadas.

La detallada semejanza en la estructura de pies y manos de los dinosaurios triásicos, tanto saurisquios como ornitisquios, reafirman la hipótesis de que ambos constituyen un grupo natural.

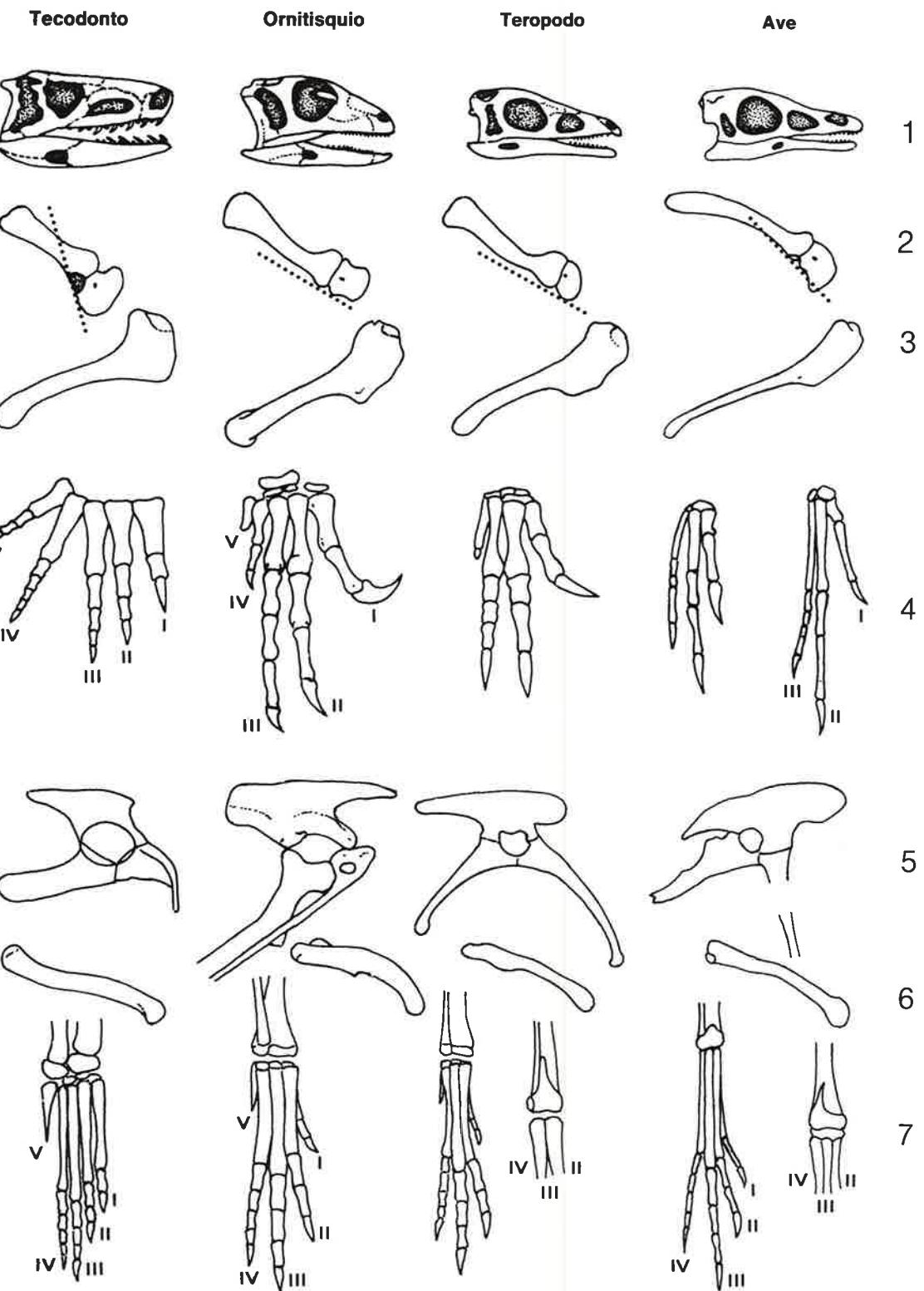


Fig. 13. Diferencias entre los cráneos, miembro anterior y posterior del ornitosúquido más primitivo que se conoce (*Euparkeria*) y las dos líneas principales de Dinosauria: Ornithischia y Saurischia y sus descendientes las Aves. 1: Cráneo. 2: Cintura escapular. 3: Húmero. 4: Mano. 5: Cintura pélvica. 6: Fémur. 7: Pie.

EL ENTORNO DE LOS DINOSAURIOS

Victoria Francés

LOS dinosaurios vivieron durante el Mesozoico, era que abarca tres períodos: Triásico (250-200 m. a.), Jurásico (200-135 m. a.) y Cretácico (135-64 m. a.). Los primeros restos de estos reptiles aparecen en sedimentos del Triásico medio; durante el Jurásico y Cretácico evolucionaron, se diversificaron, y finalmente se extinguieron por completo al final del Cretácico superior. Sus restos han aparecido en todos los continentes en una distribución que responde a la diferente y cambiante configuración de tierras y mares durante el Mesozoico.

Durante el transcurso del Paleozoico superior todas las tierras emergidas tienden a unirse en una masa única, la Pangea, que en el Triásico comenzó a fragmentarse en dos áreas por el llamado Mar de Tethys (Fig. 14). En el norte quedó Laurasia (Norteamérica, Europa y Asia) y en el sur Gondwana (Sudamérica, África, India, Antártida y Australia). Sin embargo, las dos masas de tierra debieron seguir conectadas para permitir la amplia distribución que presentan algunos grupos de dinosaurios del Triásico superior. Este es el caso de los prosaurópodos cuyos restos se han encontrado en Europa, China, Sur de África, Norteamérica y Sudamérica.

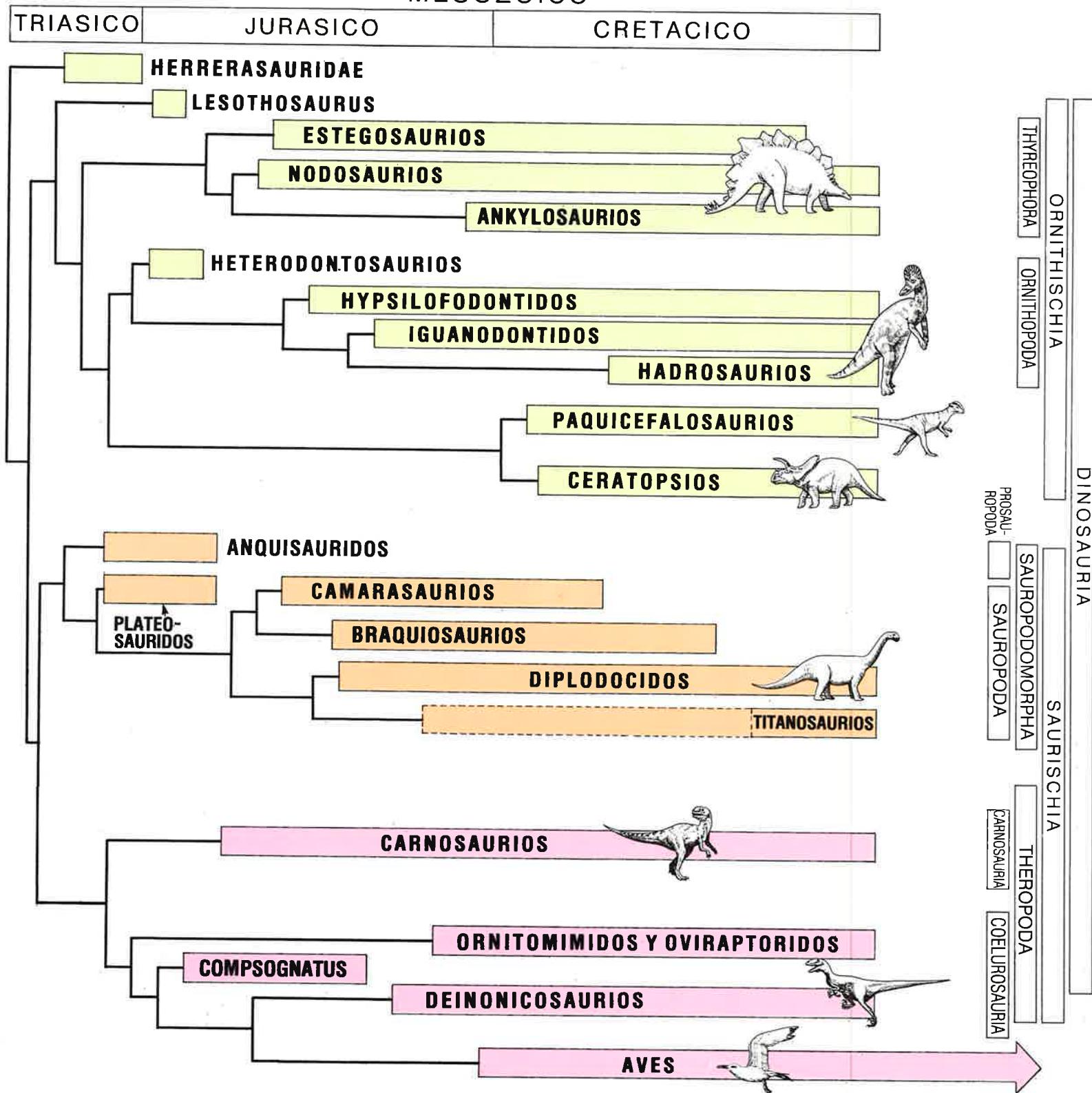
Durante el Jurásico comienza a abrirse un Océano Atlántico incipiente, primero la zona norte separando África de Norteamérica y al final de este período al área austral entre Sudamérica y África (Fig. 15). Laurasia y Gondwana continúan en conexión por la zona que equivale en la actualidad a España y la costa norte de África. De este modo las migraciones de dinosaurios entre norte y sur aún serían posibles. Prueba de ello es la similitud encontrada entre las faunas de dinosaurios del Jurásico superior de dos formaciones: Morrison (oeste de Norteamérica) y Tendaguru (este de África).

Durante el Cretácico continúa la apertura del Atlántico y al final del mismo Sudamérica y África se encuentran totalmente separadas. La India también se ha separado totalmente de Gondwana mientras que Norteamérica y Eurasia continúan unidas, aunque divididas cada una de ellas en dos partes por un mar epicontinental (Asiamérica y Euriamérica) (Fig. 16). Estos mares, que se abrían de norte a sur, probablemente actuarán como barreras haciendo que determinados grupos de dinosaurios del Cretácico superior (ceratopsios, tiranosáuridos, dromeosáuridos y hadrosáuridos avanzados) quedarán confinados en Asia y la parte oeste de América del Norte (Asiamérica), mientras que la parte este tendrá mayor similitud con las faunas europeas.

Dado que en el Mesozoico había una masa continental única, probablemente los patrones climáticos fueran más sencillos que en la actualidad. El rango de temperaturas existente entre el ecuador y los polos sería mucho menor que en nuestros días. No se han encontrado evidencias de hielo o tundra en las zonas de la Pangea de mayor latitud y probablemente tampoco habría hielo en los polos. En general, se puede hablar de un clima templado y uniforme, con pocas oscilaciones estacionales. Esta uniformidad en el clima se puede asociar con la uniformidad topográfica de la Tierra, anterior a los grandes plegamientos terciarios.

Los dinosaurios disfrutaron por tanto de un clima bastante favorable que permitiría en muchas zonas el crecimiento de una vegetación exuberante de tipo tropical o subtropical. En el

MESOZOICO



◀ Relaciones de parentesco entre los grupos principales de dinosaurios

A. D. Buscalioni

Los dinosaurios forman un grupo natural (monofilético). Los herrerásauridos son los dinosaurios más primitivos del Triásico medio-superior de Argentina. Las líneas principales de dinosaurios (Ornitischia y Saurischia) divergen en la base del diagrama evolutivo (cladograma). Todos los Ornitischia forman, a su vez, un grupo monofilético (con un único antecesor común). *Lesothosaurus* es el ornitisquio más primitivo. Los ornitisquios constituyen un grupo muy diverso de dinosaurios herbívoros. Los tireóforos (dinosaurios armados) aparecen en el Jurásico medio. Estegosauroides, anquilosaurios y nodosaurios están emparentados entre sí. Los estegosauroides se extinguieron hacia el Cretácico medio. El otro gran grupo de ornitisquios lo forman ornitópodos, paquicefalosauroides y ceratopsios. Se conoce un gran número de ornitópodos, con formas muy diversas como *Iguanodon*, *Hypsilophodon*, dinosaurios de “pico de pato”, etc., todas ellas y los heterodontosauroides están emparentadas.

Los saurisquios divergen basalmente en terópodos y sauropodomorfos. Los sauropodomorfos son dinosaurios con pies tetradáctilos, los terópodos conservan, en cambio, uno de los rasgos característicos de los dinosaurios (tridactilia). Aunque no existe un total acuerdo en las relaciones de parentesco de Saurischia, parecen existir pruebas de que también constituyen un grupo natural (terópodos y sauropodomorfos poseyeron un antecesor común). Los prosaurópodos, que cuentan con registro jurásico, están relacionados con el conjunto de saurópodos. Estos últimos son dinosaurios cuadrúpedos herbívoros. Incluyen a los camarasauroides y braquisauroides, que se extinguieron hacia el Cretácico inferior-medio, los titanosauroideos, cuyo registro es probable que comience en el Cretácico inferior, y los diplodócidos. Los terópodos agrupan a los dinosaurios depredadores: carnosauroideos y pequeñas formas que dieron origen a las aves. La diversidad que se conoce de celurosauroides es mayor que la de los grandes carnívoros, con formas muy antiguas procedentes del Triásico superior o Jurásico inferior.



Esqueleto de *Herrerasaurus* (cortesía de la Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.) *Herrerasaurus* es el dinosaurio más primitivo que se conoce en la actualidad, grupo hermano del resto de los dinosaurios. Obsérvese el estadio primitivo en la estructura de la pelvis y de los miembros anteriores.

Triásico superior y el Jurásico los bosques serían bastante diferentes a los actuales, con un predominio de coníferas, helechos, helechos arborescentes (Fig. 17), bennettitales, ginkgoales, cicadales (Fig. 18) y equisetales. Con la evolución en el Cretácico de las angiospermas (plantas con flores), los bosques se hicieron más parecidos a los de nuestros días. Robles, nogales, magnoliales, sauces, álamos y abedules son árboles característicos en los paisajes de finales del Cretácico.

Las comunidades de dinosaurios no formarían estructuras aisladas sino interactuantes con otros vertebrados. Sus crías fueron una presa fácil, no sólo para dinosaurios adultos de su misma especie o de otras, sino también para otro tipo de reptiles depredadores como, por ejemplo, los fitosauroideos en el Triásico o los cocodrilos en el Jurásico y Cretácico. Con los dinosaurios convivieron lagartos, tortugas y más tarde serpientes. Los dueños del aire fueron también unos reptiles voladores, los pterosaurios, hasta que aparecieron las primeras aves. El gran reinado de los reptiles también alcanzó los mares con formas como notosauroideos e ictiosauroides (“reptilpez”) (Fig. 19) y posteriormente mosasauroideos y plesiosauroideos (Fig. 20). También existían mamíferos de pequeño tamaño y quizás con poblaciones abundantes, que vivirían escondidos, lejos del alcance de los depredadores reptilianos de todo tipo.

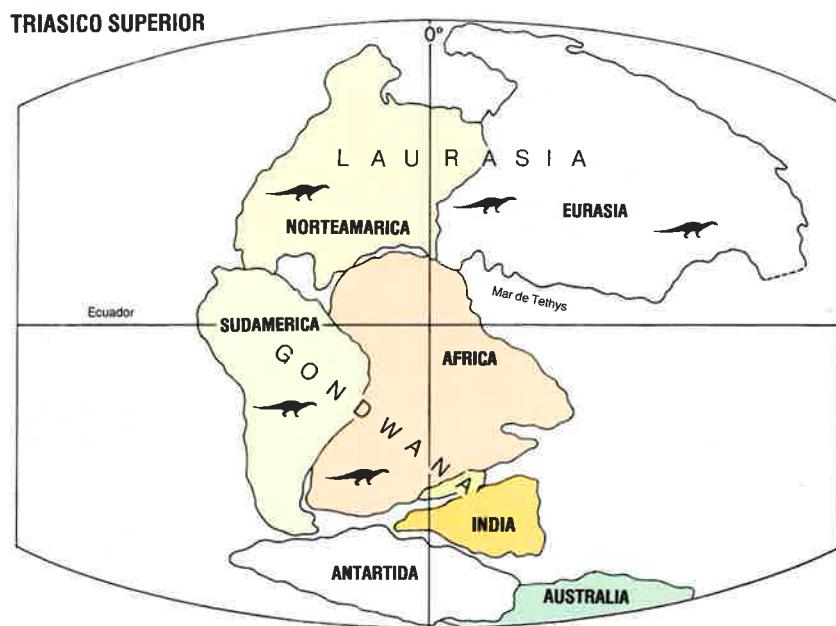


Fig. 14. Mapa de la posición de los continentes durante el Triásico superior (redibujado de Colbert, 1983). Las siluetas muestran la amplia distribución de los prosaurópodos.

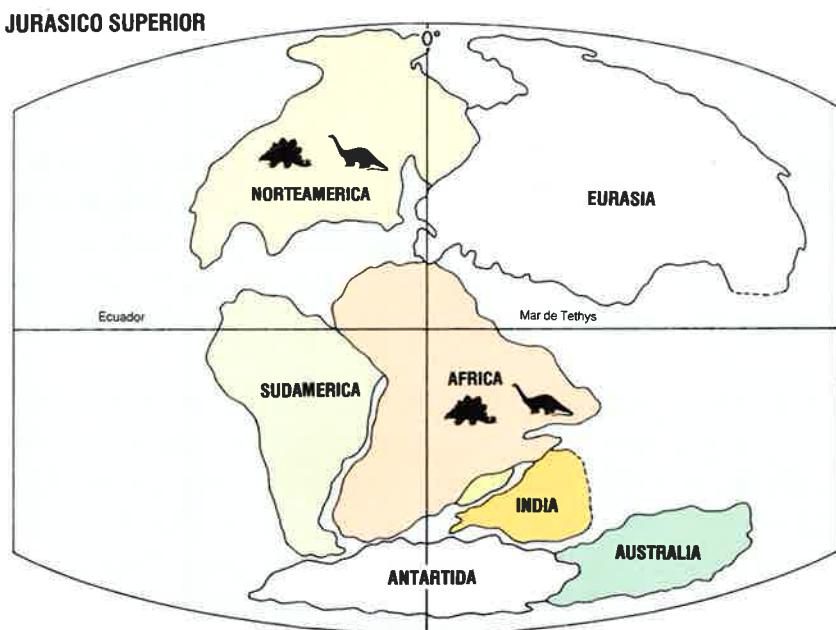


Fig. 15. Mapa de la posición de los continentes durante el Jurásico superior (redibujado de Colbert, 1983). Se ha representado la semejanza de las faunas de dinosaurios en las formaciones Morrison (EE.UU.) y Tendaguru (Tanzania).

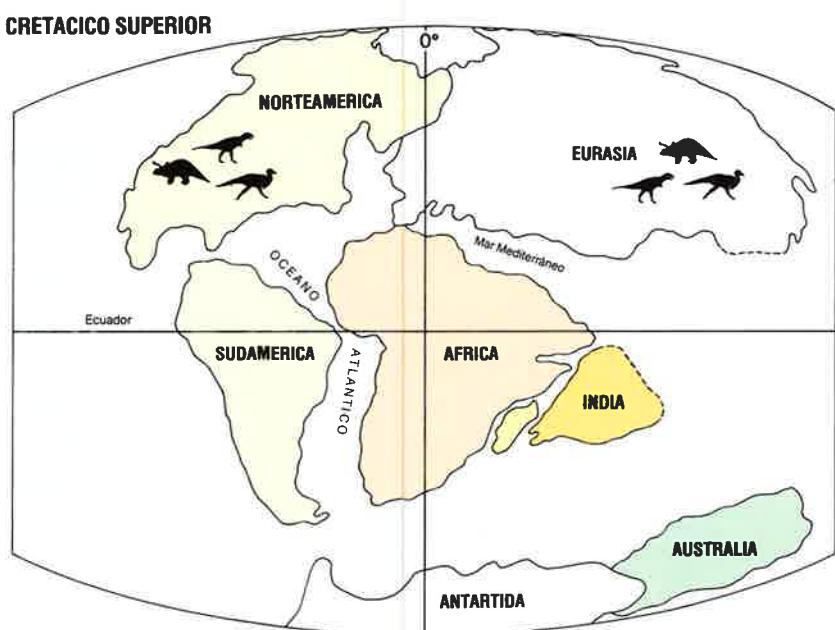


Fig. 16. Mapa de la posición de los continentes durante el Cretácico superior (redibujado de Colbert, 1983). Las siluetas muestran la semejanza faunística entre el oeste de Norteamérica y Asia (Asiamérica).

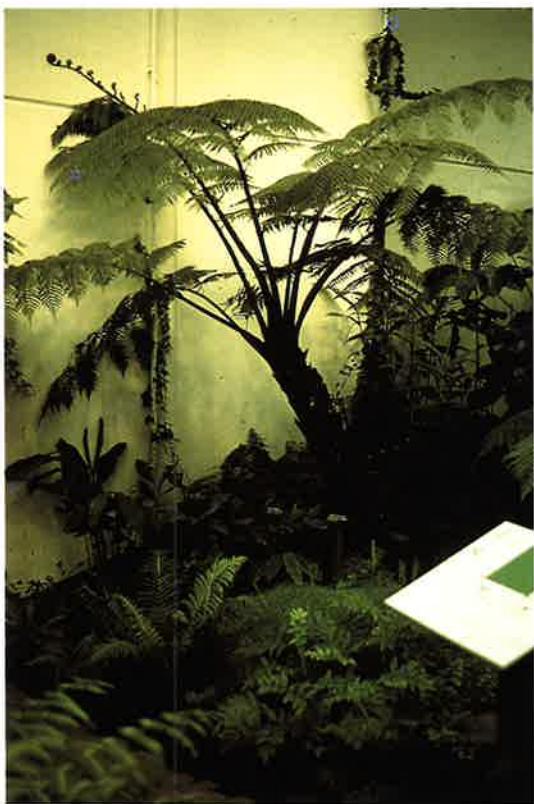


Fig. 17. Helecho arborescente (cortesía del Tyrrell Museum de Alberta, Canadá).



Fig. 18. Cyca (cortesía del Tyrrell Museum de Alberta, Canadá).



Fig. 19. Ictiosaurio procedente de los yacimientos alemanes de Holzmaden, Jurásico inferior. (Cortesía del Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, República Federal Alemana).

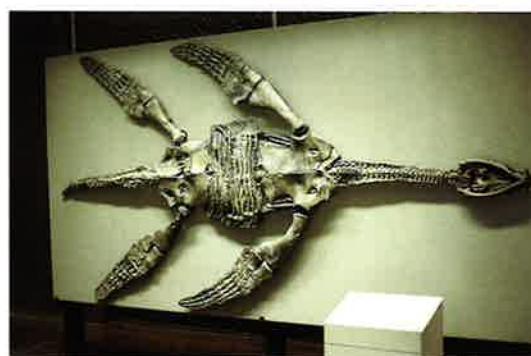


Fig. 20. Plesiosaurio procedente del Jurásico inferior de Alemania (cortesía del Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, República Federal Alemana).

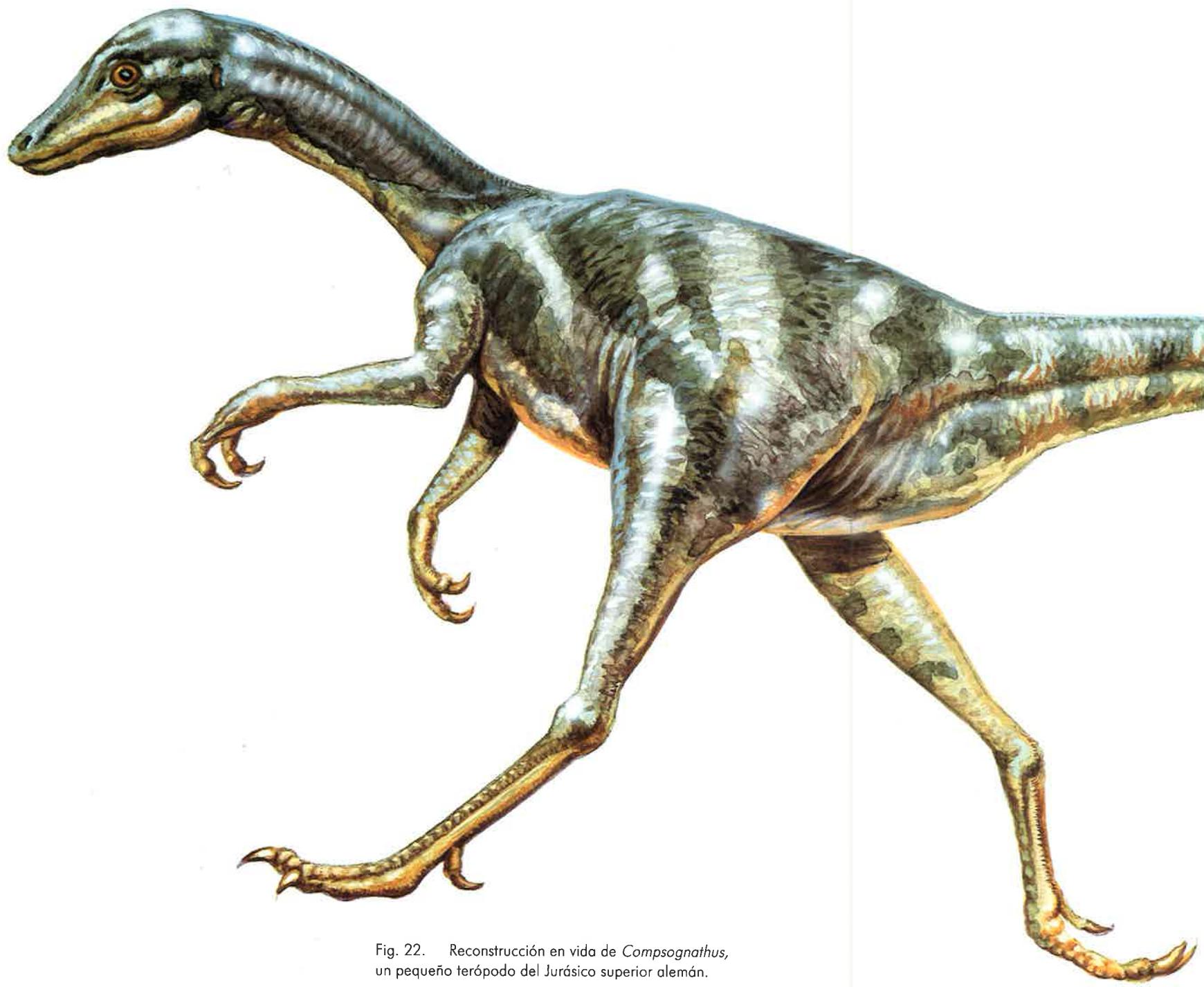


Fig. 22. Reconstrucción en vida de *Compsognathus*, un pequeño terópodo del Jurásico superior alemán.

LOS DIFERENTES TIPOS DE DINOSAURIOS

Joaquín Moratalla

OS dinosaurios no constituyen solamente un grupo de “terribles” reptiles gigantes, sino que presentan una elevada diversidad, en cuanto a formas, tamaños, diferentes estructuras, adaptaciones, etc. De esta manera existían formas desde el tamaño

de un ave de corral hasta decenas de toneladas. Existen dos grandes grupos de dinosaurios: los saurisquios y los ornitisquios. Esta diferenciación está basada fundamentalmente en la diferente estructura de la pelvis. Los saurisquios (“pelvis de reptil”) presentan una cintura de la cadera donde los tres elementos (ilion, pubis e isquion) forman una estructura trirradiada (Fig. 21). Por el contrario, en los ornitisquios (“pelvis de ave”) el pubis está orientado posteriormente dando lugar a una estructura tetrarradiada, por la aparición de una apófisis anterior.

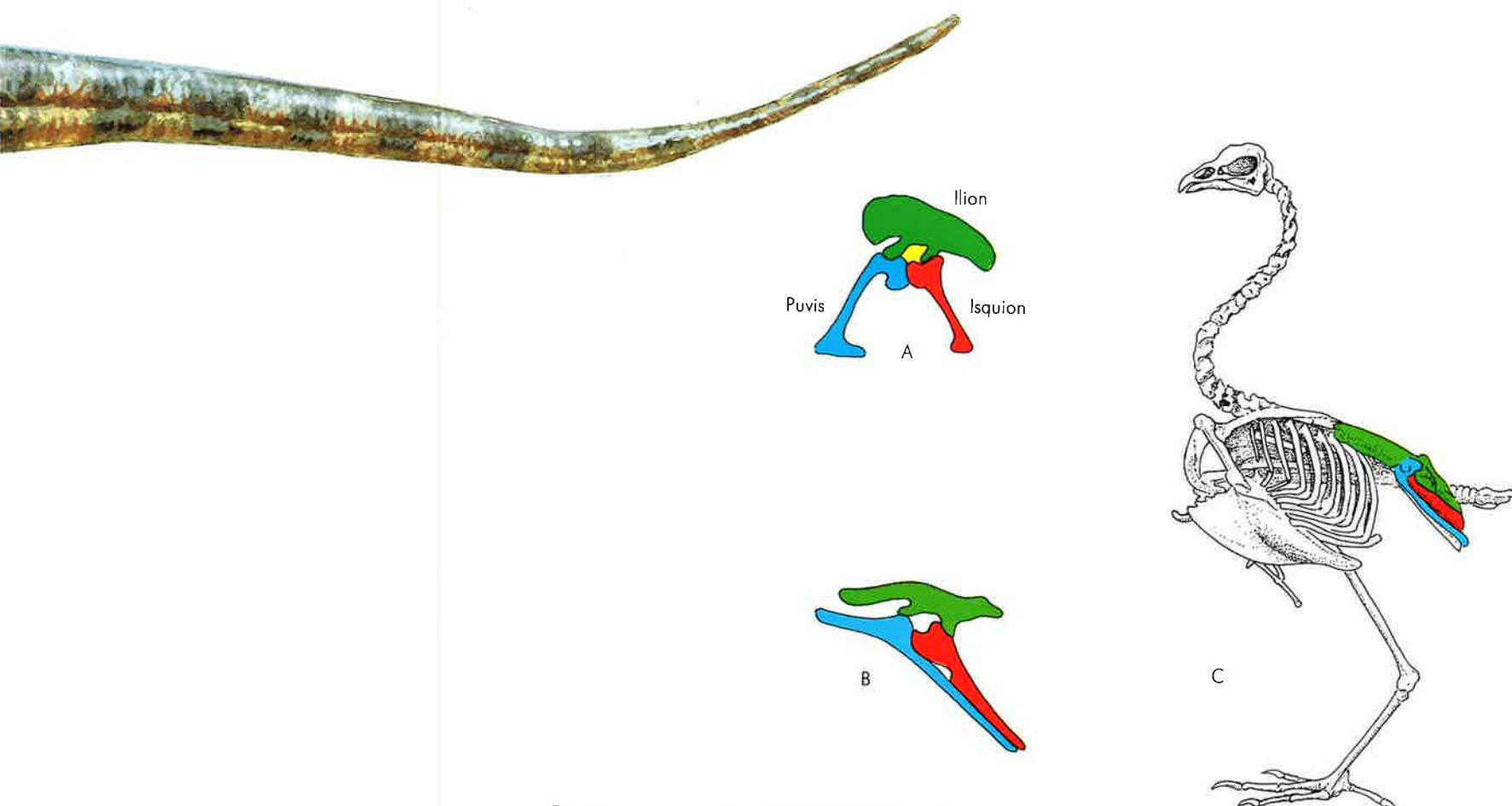


Fig. 21. Esquema de los dos tipos diferentes de cintura pelviana en dinosaurios. A: Saurischia. B: Ornithischia, comparada con C: Ave actual.

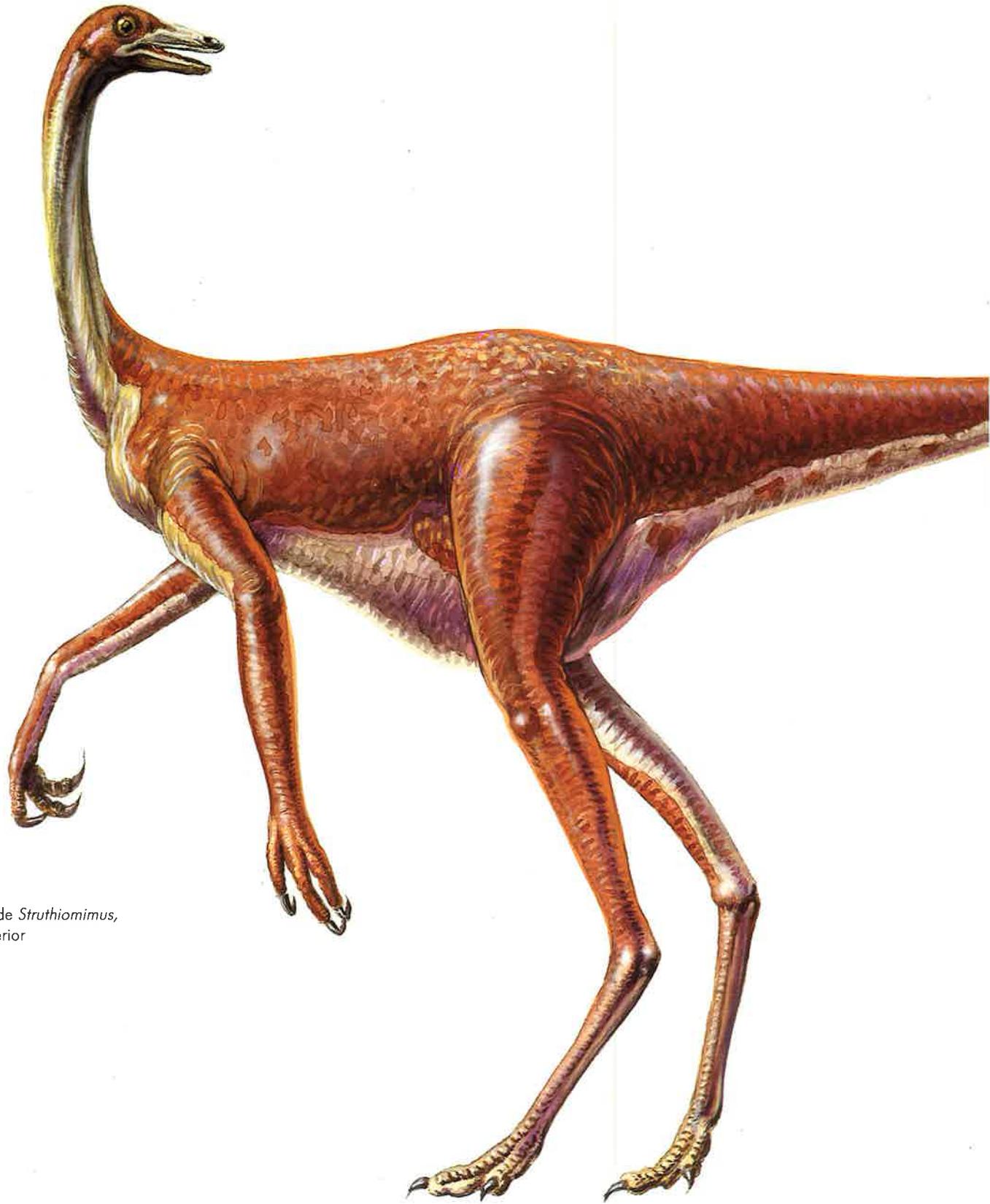


Fig. 23. Reconstrucción en vida de *Struthiomimus*, un ornitomímido del Cretácico superior norteamericano.

SAURISQUIOS

Existen dentro de los saurisquios dos grandes grupos: los terópodos (formas bípedas depredadoras u omnívoras) y los sauropodomorfos (formas cuadrúpedas optionales u obligadas de hábitos fitófagos).

Los TEROPODOS se han venido subdividiendo a su vez en dos grupos claramente diferenciados: los celurosaurios (formas de pequeña talla) y los carnosaurios (formas de media y gran talla).

Los CELUROSAURIOS presentan en general un cráneo relativamente pequeño, extremidades anteriores bien desarrolladas y manos con una cierta capacidad prensil. En general, son formas de pequeño tamaño y relativamente ágiles, con metatarsales elongados y una tibia cuya longitud supera a la del fémur. Los podokesáridos constituyen una familia de celurosaurios hallados en Norteamérica y África, cuyo registro va del Triásico superior al Jurásico inferior. Comprende formas como *Coelophysis* (Fig. 10), un pequeño dinosaurio del Triásico superior de Nuevo México, que media unos 3 metros de longitud, con finos dientes crenulados y una larga cola que sería utilizada como elemento estabilizador en la locomoción. *Syntarsus*, del Triásico superior de Zimbabwe, presentaba el astrágalo y el calcáneo fusionados.

Otra forma realmente interesante es *Compsognathus* (Fig. 22), del Jurásico superior europeo. Es, hasta la fecha, uno de los dinosaurios adultos más pequeños entre los conocidos (unos 70 cm de longitud). Los dedos de la mano estaban armados con fuertes uñas que podrían haber servido para agarrar la presa. La estructura general de su esqueleto y su tamaño sugieren que era un animal muy ágil que se alimentaba de pequeñas presas como lagartos (cuyos restos se han encontrado dentro de su cavidad corporal).

Un notorio grupo de celurosaurios son los ornitomímidos, formas del Cretácico de Norteamérica y Asia. En general son dinosaurios de mayor talla, con un cráneo relativamente más pequeño que en los otros celurosaurios y órbitas proporcionalmente grandes. Una característica muy importante es la ausencia de dientes. Ejemplos de este grupo son *Struthiomimus* y *Ornithomimus* (Cretácico superior de Canadá y EE.UU.) (Fig. 23). El régimen trófico de estos dinosaurios ha estado sujeto a cierta controversia, desde comedor de hormigas hasta frugívoros. Hoy día, sin embargo, se piensa que eran más bien formas con un régimen trófico omnívoro.

Los dromeosaurios constituyen un grupo de dinosaurios depredadores que vivieron durante el Cretácico superior en el hemisferio norte. Son formas muy derivadas con cráneos relativamente grandes aunque de una constitución no muy robusta. No obstante, la presencia de grandes forámenes sugieren la existencia de una fuerte musculatura mandibular. Los dientes son grandes y fuertemente crenulados. El esqueleto axial es rígido debido a fuertes ligamentos y, probablemente, durante la locomoción presentaría una posición prácticamente horizontal. El fémur es más corto que la tibia, y en los autópodos posteriores, la falange ungueal del dedo II estaba extraordinariamente desarrollada convirtiéndose en una poderosa arma. Un ejemplo típico es *Deinonychus*, del Cretácico superior americano (Fig. 24).

Un notable terópodo, descubierto no hace mucho en el Cretácico inferior de Gran Bretaña,



es *Baryonyx* (Fig. 25). Presenta una serie de caracteres primitivos (movilidad entre premaxilar y maxilar, vértebras cervicales elongadas, proceso posterior del ilion) y otros rasgos derivados (vértebras cervicales opistocélicas, ausencia de esqueleto dérmico) (Charig y Milner, 1986). El cráneo era bastante elongado y el cuello relativamente largo. Las extremidades anteriores estaban bien desarrolladas presentando un húmero robusto. Un carácter interesante es la presencia de una gran garra (31 cm de longitud) que, aunque no completamente comprobado, debió de estar en el primer dedo de la mano, lo que convertiría a ésta en una poderosa arma de ataque/defensa. No existe una idea claramente consensuada sobre cuál sería el régimen trófico de *Baryonyx*. El largo cráneo y el elevado número de dientes presentes sugieren una alimentación ictiófaga, idea apoyada también por el hallazgo de restos de *Lepidotes* en el interior de la cavidad corporal (Milner y Croucher, 1987).

Otro grupo importante son los troodóntidos (Fig. 26), del Cretácico superior. Ligeramente más pequeños en general que los dromeosauroides presentaban un cerebro mayor que la mayoría de los reptiles, en una relación siete veces superior a la de los cocodrilos. La disposición de las órbitas sugiere una cierta visión binocular (Russell, 1969). Estos caracteres parecen indicar que los troodóntidos representan un estadio muy evolucionado dentro de los dinosaurios.



Entre los CARNOSAURIOS están los mayores depredadores que jamás hayan pisado este planeta. Los megalosáuridos son formas del Jurásico superior-Cretácico inferior. Ejemplos típicos son *Megalosaurus* (Cretácico inferior europeo) y *Allosaurus* (Jurásico superior de Norteamérica) (Fig. 27). Los miembros de esta familia eran de gran talla (*Allosaurus*, alrededor de 12 m de longitud), con cráneos altos y comprimidos lateralmente. Los dientes son grandes, curvados hacia atrás y fuertemente crenulados. Las extremidades anteriores eran cortas y los pies, trídáctilos, estaban armados con poderosas garras. Los tiranosáuridos son una familia del Cretácico superior. En general, el esqueleto es más robusto, observándose una gran reducción de las extremidades anteriores, cuyas manos sólo presentan dos dedos. El más característico es *Tyrannosaurus rex* (Figs. 28, 49 y 54) cuya longitud era aproximadamente de unos 14 metros.

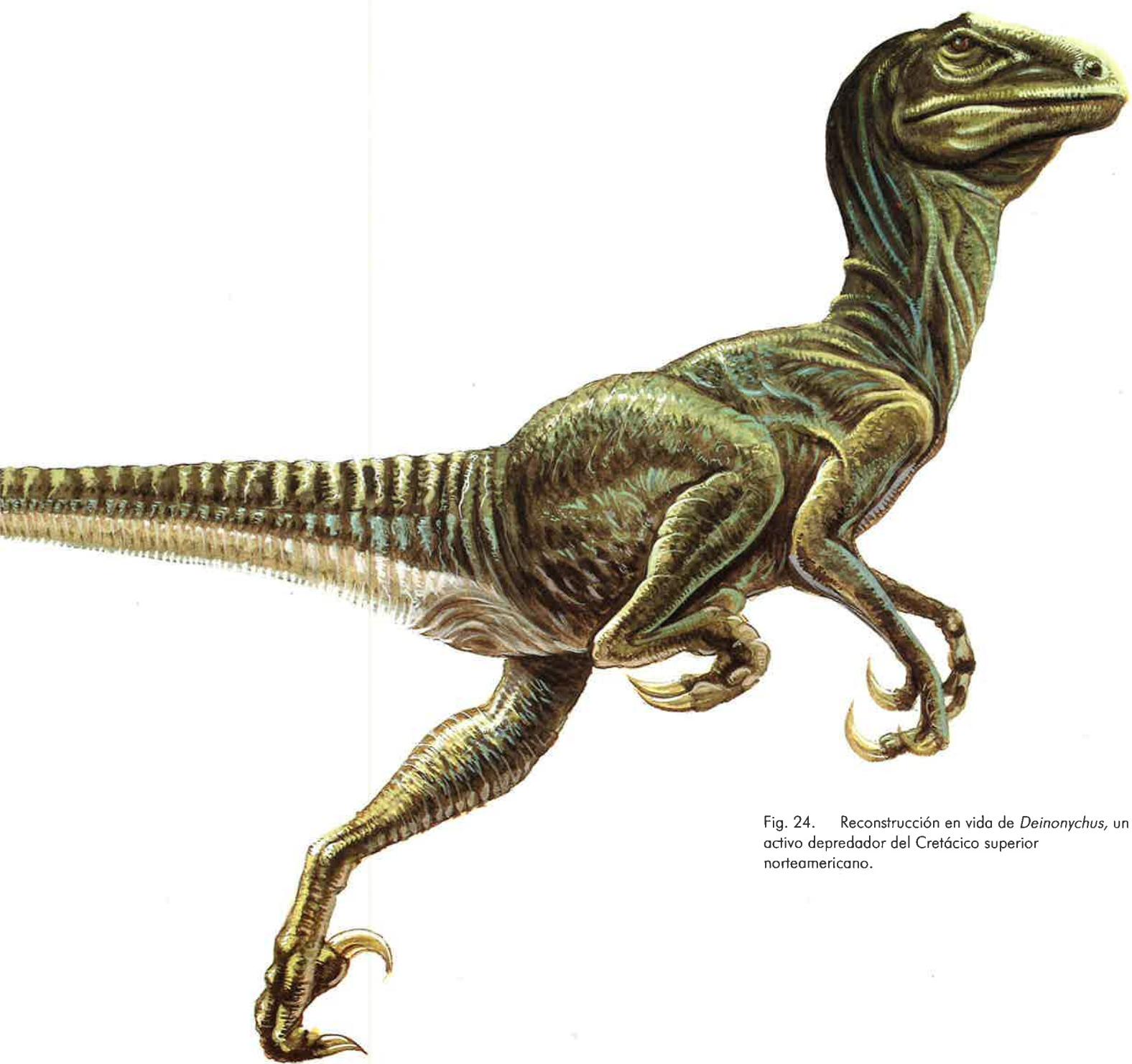


Fig. 24. Reconstrucción en vida de *Deinonychus*, un activo depredador del Cretácico superior norteamericano.

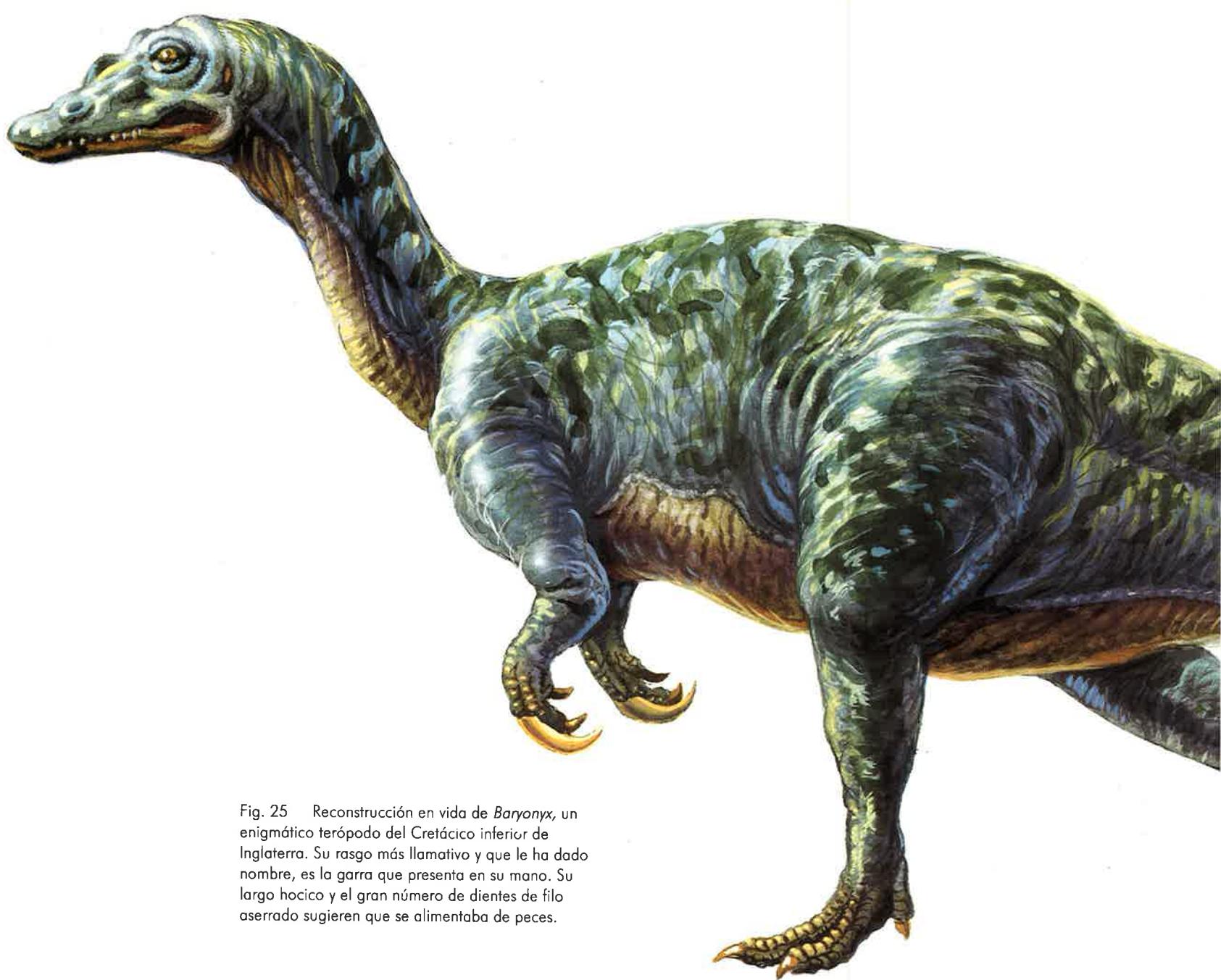
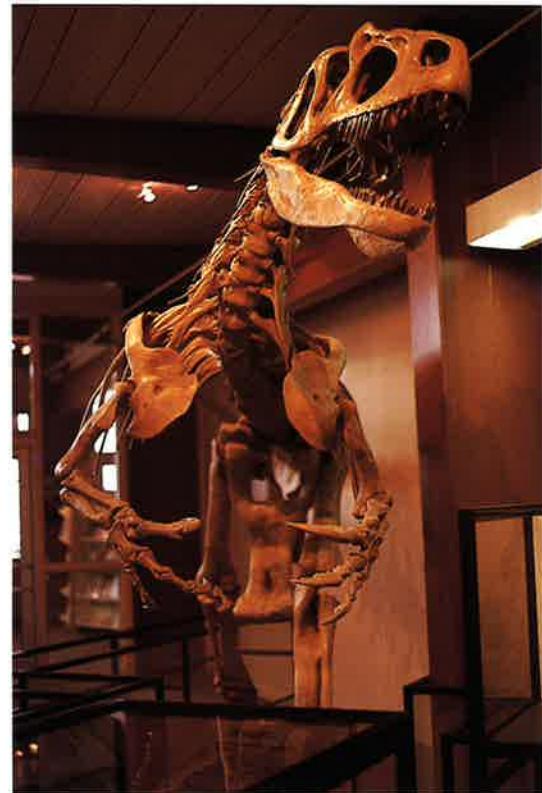
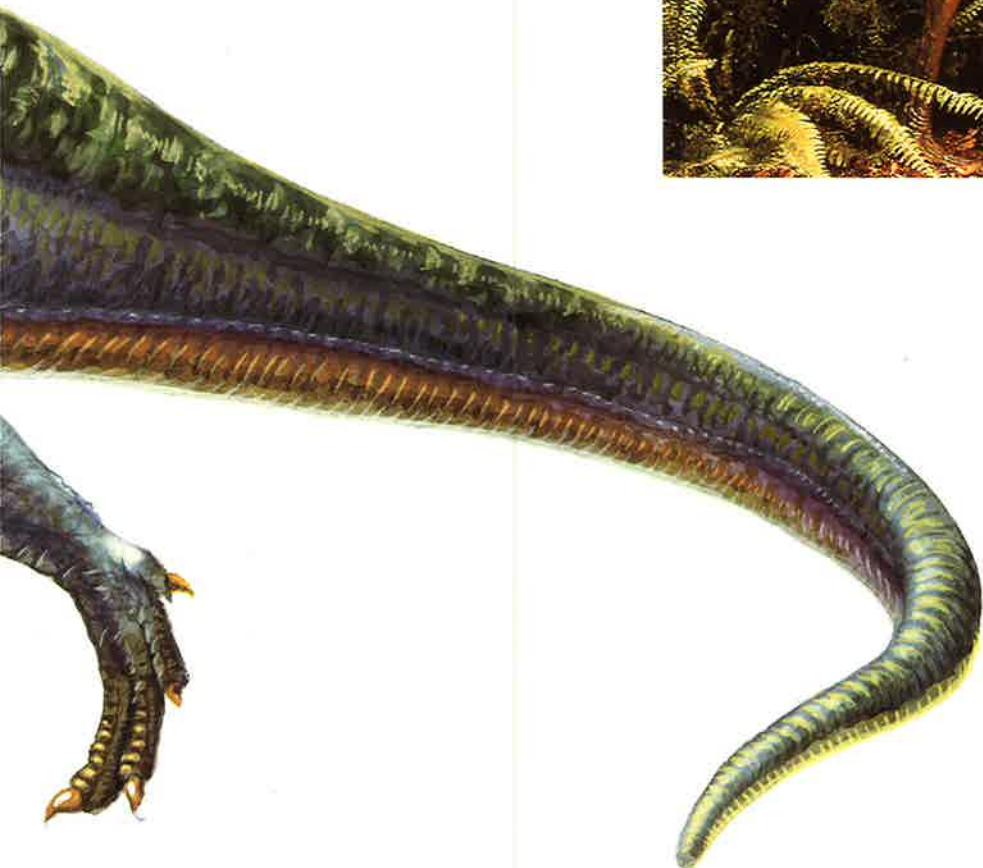


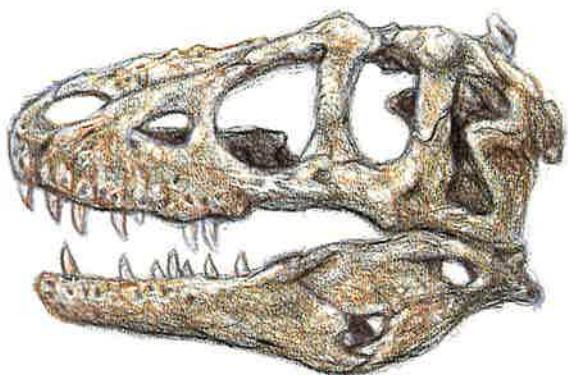
Fig. 25 Reconstrucción en vida de *Baryonyx*, un enigmático terópodo del Cretácico inferior de Inglaterra. Su rasgo más llamativo y que le ha dado nombre, es la garra que presenta en su mano. Su largo hocico y el gran número de dientes de filo aserrado sugieren que se alimentaba de peces.

Fig. 26. Reconstrucción en vida de *Troodon* una de las formas más evolucionadas de dinosaurios carnívoros del Cretácico superior de Norteamérica. (Cortesía del Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá.)

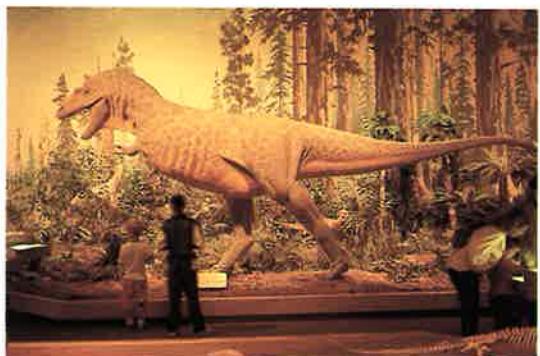
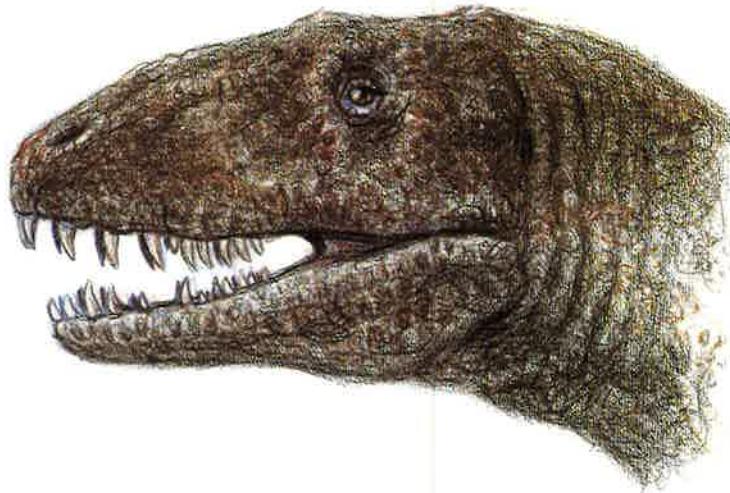


Fig. 27. Esqueleto de *Allosaurus* (cortesía del Dinosaur National Monument, Utah, EE.UU.). Este voraz carnívoro infringía heridas mortales a sus víctimas, entre las que se encontraban *Stegosaurus* y *Apatosaurus*, especialmente a sus crías. Ocasionalmente pudieron ser carroñeros.





A

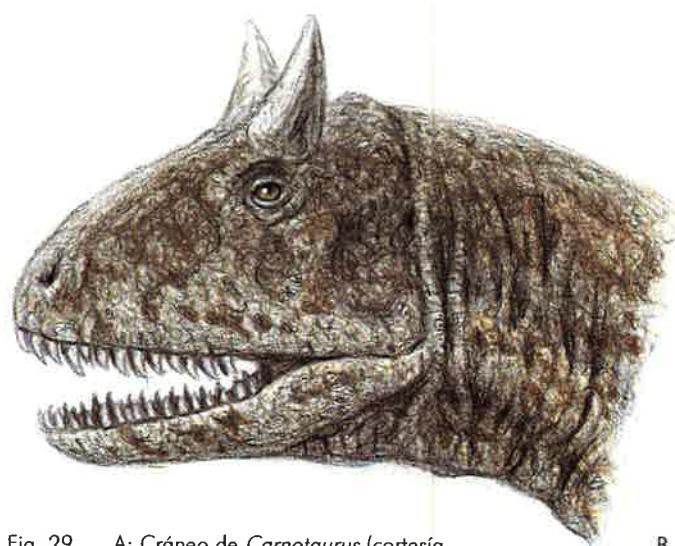


B

Fig. 28. A: Cráneo y reconstrucción en vida de la cabeza de *Tyrannosaurus rex* (dibujo de Mauricio Antón). B: Reconstrucción en vida de *Albertosaurus* (cortesía del Tyrrell Museum de Alberta, Canadá).



A



B

Fig. 29. A: Cráneo de *Carnotaurus* (cortesía del Museo Argentino de Ciencias Naturales). B: Reconstrucción en vida de la cabeza del mismo dinosaurio (dibujo de Mauricio Antón). Lo más sorprendente de este gran carnívoro, típico de Gondwana, es la aparición de cuernos, carácter asociado normalmente a reptiles y mamíferos herbívoros.



Fig. 30. Esqueleto de *Plateosaurus* (cortesía del Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, República Federal Alemana), un prosaurópodo del Triásico superior de Alemania.



Fig. 31. Esqueleto de *Mussaurus* (cortesía de la Universidad Nacional de Tucumán, Argentina). No se conocen fósiles de formas adultas. Es uno de los dinosaurios de menor tamaño que se conocen y de los más antiguos (Triásico superior de Patagonia, Argentina).

Una familia de carnosauroideos de reciente descubrimiento son los abelisáuridos, típicos del Cretácico inferior de Gondwana. El representante más espectacular quizás sea *Carnotaurus* (Argentina) (Fig. 29). Su nombre obedece a que presenta dos excreencias óseas con aspecto de cuernos en el cráneo. Los miembros anteriores están extraordinariamente reducidos con unos coracoides muy ensanchados. La aparición de cuernos en una forma depredadora parece en principio fuera de las reglas elementales de la correlación orgánica. El problema estriba en la interpretación funcional de los apéndices céfálicos en *Carnotaurus*. El núcleo óseo iría probablemente recubierto de un estuche córneo, lo que supondría una dimensión mayor para tales estructuras. Se ha sugerido que la utilidad de los cuernos en este extraño carnosauroide podría interpretarse como un método de acoso activo a las presas, diferente de la función habitual de los cuernos en tetrápodos fitófagos. Determinadas estructuras en las vértebras cervicales parecen indicar una amplia movilidad del cuello en *Carnotaurus*, evidencia que en principio apoya la función agresiva antes mencionada.

Los SAUROPODOMORPHA son el otro gran grupo de dinosaurios saurisquios. Se dividen a su vez en dos grupos: prosaurópodos y saurópodos. Los PROSAURÓPODOS son formas de relativa gran talla con cráneos más bien pequeños y largos cuellos. El mejor conocido es *Plateosaurus* del Triásico superior de Alemania (Fig. 30), aunque existen otras formas en África, China y América. Son cuadrúpedos optionales, siendo las extremidades anteriores unos 2/3 en longitud de las posteriores. Las manos presentan cinco dedos (el I con la falange ungual bien desarrollada) y los pies tienen cuatro dedos relativamente cortos. Un hallazgo notable fue el descubrimiento de *Mussaurus* (Fig. 31) en el Triásico superior de Patagonia (Argentina) (Bonaparte y Vince, 1979). Junto a él fueron hallados ejemplares de huevos (véase apartado de Nidos-crías: Su comportamiento reproductivo). *Mussaurus* es claramente un juvenil (un carácter claro en este sentido es el elevado tamaño relativo de las órbitas). Por otra parte, probablemente se tratara de una forma cuadrúpeda, ya que presenta un gran desarrollo relativo del húmero. El problema en la interpretación de *Mussaurus* es saber si se trata de un estadio de desarrollo muy temprano de una forma de grandes dimensiones (por ejemplo como un plateosáurido adulto) o bien un subadulto de un dinosaurio de tamaño relativamente reducido. Los prosaurópodos fueron reemplazados durante el Jurásico inferior por los saurópodos.

Los SAURÓPODOS forman un grupo de dinosaurios, algunos de cuyos representantes adquirieron unas dimensiones descomunales, siendo los mayores vertebrados terrestres conocidos. Todos eran fitófagos, y de postura cuadrúpeda obligada, con extremidades robustas de tipo columnar. Los pies, con cinco dedos relativamente cortos, tenían una amplia superficie plantar de sustentación y las manos, igualmente con cinco dedos, presentaban un apoyo más digitígrado. El primer dedo se caracterizaba por la presencia de una gran falange ungual, sobre cuyo uso no hay un acuerdo claramente establecido. Tenían un cráneo relativamente pequeño y un cuello y cola, en general, bastante largos. Muestran estructuras esqueléticas, sobre todo en las vértebras, aligeradas. Existen diversos grupos de saurópodos, aunque aquí nos centraremos en los más característicos. Entre los diplodócidos, del Jurásico superior, tenemos ejemplos como

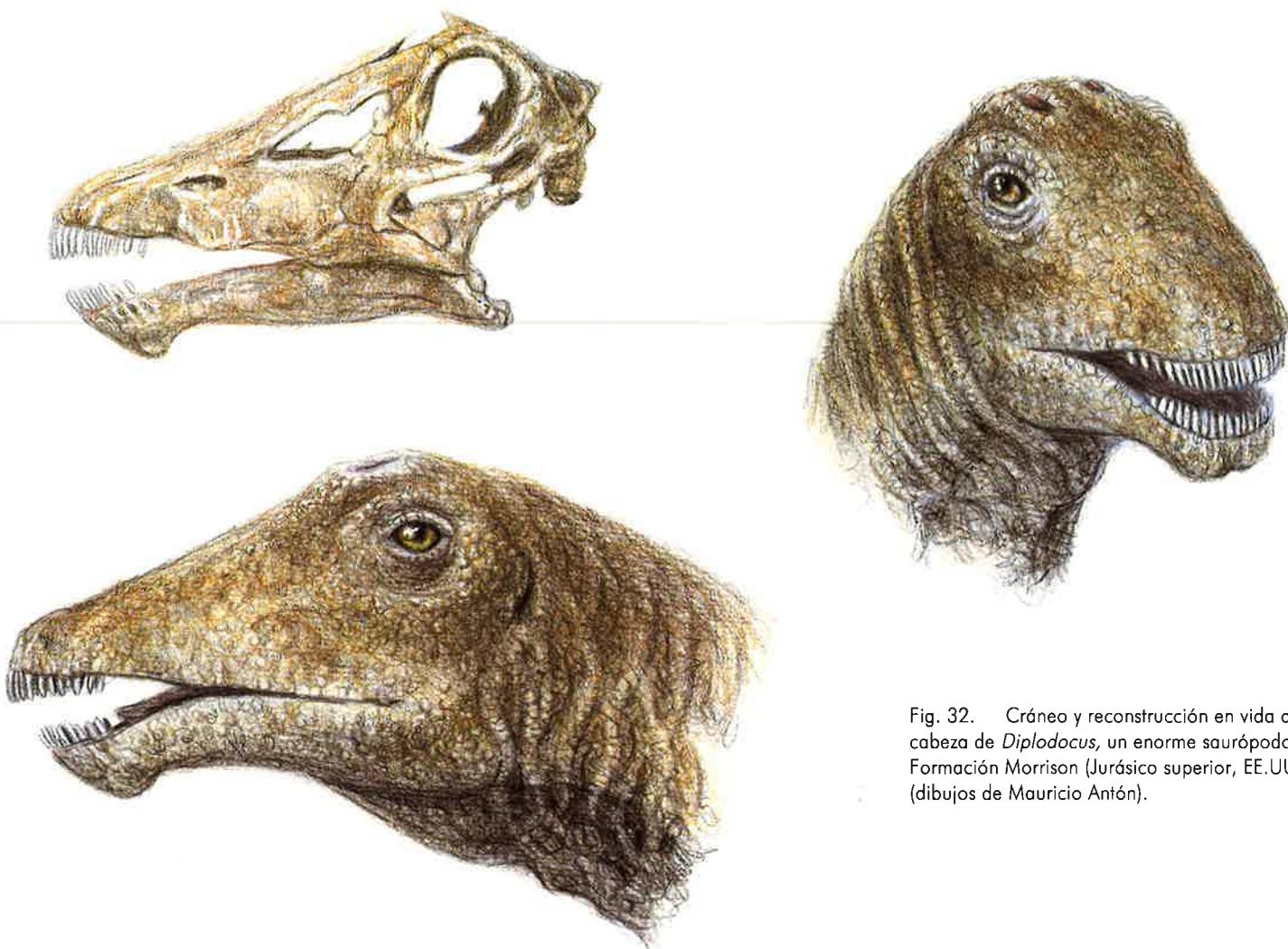


Fig. 32. Cráneo y reconstrucción en vida de la cabeza de *Diplodocus*, un enorme saurópodo de la Formación Morrison (Jurásico superior, EE.UU.) (dibujos de Mauricio Antón).

Diplodocus (Fig. 32) o *Apatosaurus*. Tenían grandes órbitas y dientes delgados situados en la parte anterior de la boca. Las vértebras cervicales presentaban una serie de conductos y cavidades neumáticas cuyo resultado es un claro ahorro de peso. La cola era relativamente larga. Los camarasáuridos tenían una cola más corta. El cráneo es alto y dotado de grandes dientes espatulados. Un claro ejemplo es *Camarasaurus* (Figs. 33 y 53), del Jurásico superior de Norteamérica. Una característica típica de los braquiosáuridos (Fig. 34), aparte de su elevado tamaño, es que las extremidades anteriores son más largas que las posteriores. En este grupo se incluyen los mayores saurópodos. El cráneo era muy alto, con las narinas claramente retrasadas y situadas muy por encima de las órbitas. Su registro se extiende desde el Jurásico medio hasta



Fig. 33. Cráneo de *Camarasaurus* (cortesía del Dinosaur National Monument, Utah, EE.UU.)

Fig. 34. Esqueleto de *Brachiosaurus* (cortesía del Museum für Naturkunde der Humboldt Universität de Berlín) procedente de los yacimientos del Tendaguru (Tanzania, África oriental).

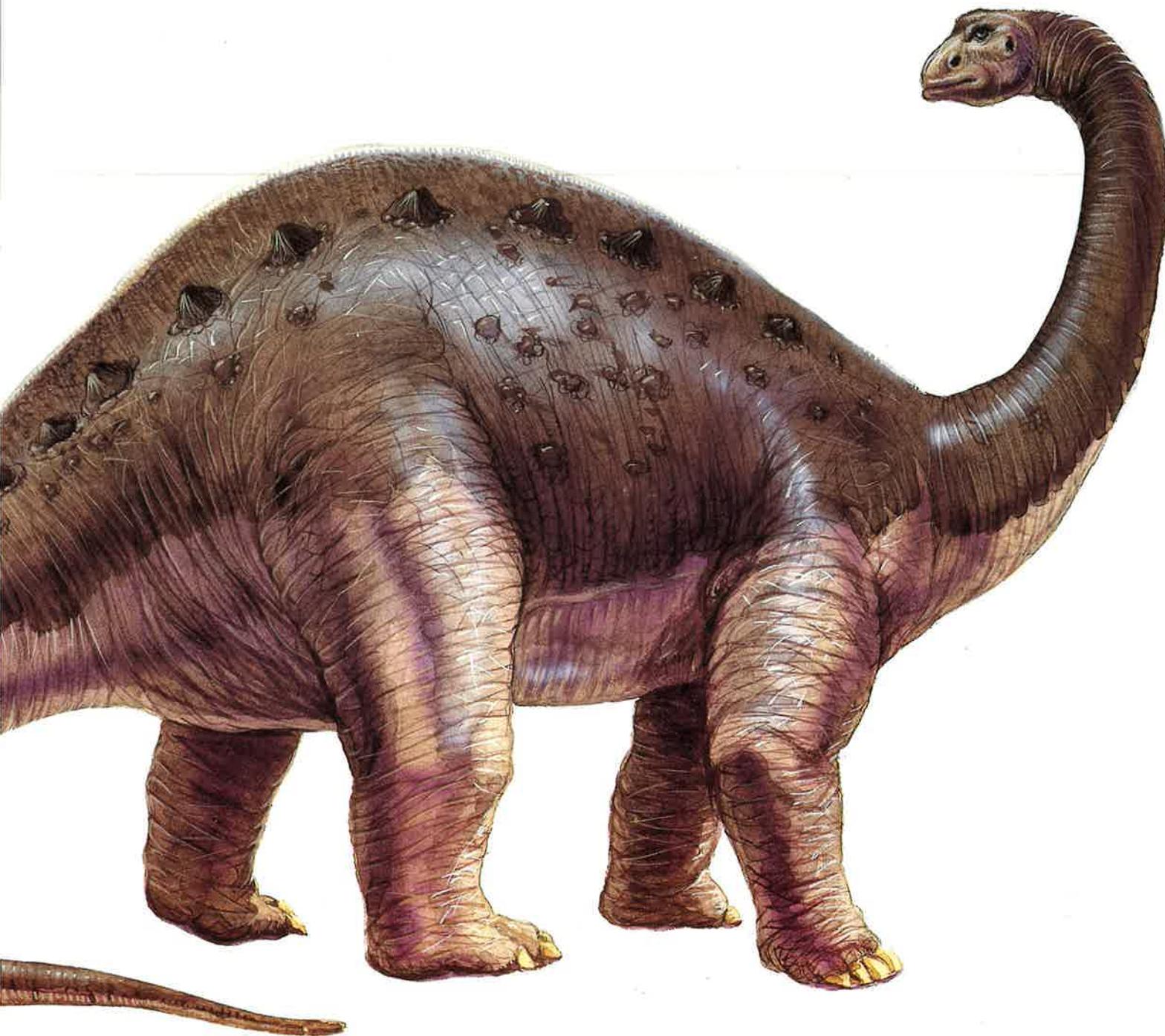


el Cretácico inferior. Por último, los titanosaurios (Fig. 35) del Cretácico superior, constituyen un grupo con características peculiares. En principio, existe un decrecimiento de talla notorio, y en algunas especies aparece además un esqueleto dérmico formado por placas u osteodermos.

Debido a su gran tamaño y, como en el caso de braquiosáuridos y camarasáuridos, a la posición elevada y retrasada de las narinas, los saurópodos se han venido considerando tradicionalmente como formas acuáticas. No obstante, en la actualidad, esta consideración no se hace en términos tan absolutos, ya que existen estructuras que hacen pensar en una clara adaptación terrestre. Por ejemplo, es el caso de los conductos y cavidades neumáticas de las vértebras cervicales o también las aberturas neumáticas en las costillas de los braquiosaurios. Los titanosaurios, por ejemplo, presentaban tejido esponjoso en las vértebras, cuya función podría ser igualmente aligerar peso. Es casi seguro que los saurópodos eran formas gregarias (véase apartado de Las huellas del pasado: locomoción) y que en algún caso podrían haber utilizado la cola como elemento de defensa. Quizá también pudiera ser ésta la funcionalidad de la enorme uña del primer dígito del autópodo delantero (Norman, 1985).

Fig. 35. Reconstrucción en vida de *Saltasaurus* del Cretácico superior argentino.





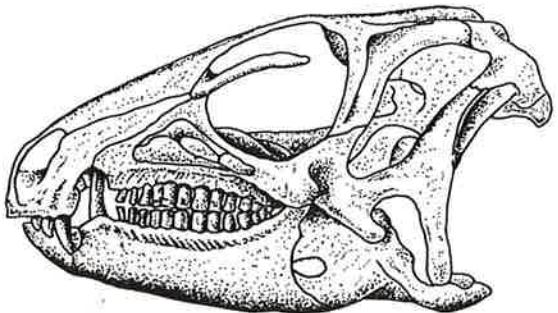


Fig. 36. . Cráneo de *Heterodontosaurus* (redibujado de Norman, 1985).



Fig. 37. Reconstrucción en vida de la cabeza de *Hypsilophodon* (dibujo de Mauricio Antón), un pequeño ornitópodo cuyos restos son comunes en Europa occidental, incluida España.

ORNITISQUIOS

Los ornitisquios son el otro gran grupo de dinosaurios tal y como vimos al principio del apartado. Son formas fitófagas, tanto bípedas como cuadrúpedas. La característica más típica que define al grupo, aparte de la estructura pélvica tetrarradiada, es la presencia del predentario en la mandíbula. Este hueso no tiene dientes y, en algún caso, pudo presentar una cubierta córnea que le daría aspecto de pico. Existe una gran diversidad en cuanto a morfología y talla dentro de los ornitisquios.

Los ORNITOPODOS engloban varias familias de ornitisquios (fabrosáuridos, heterodontosáuridos, hipsilofodóntidos, iguanodóntidos y hadrosáuridos). Son formas bípedas que presentan un carácter en común: el proceso obturador del isquión. Los pequeños fabrosauridos eran formas relativamente ágiles con cráneos pequeños, cortos y órbitas de relativamente gran tamaño. Los dientes, comprimidos lateralmente, tenían forma de hoja. Vivieron durante el Jurásico y el Cretácico en África, Norteamérica y Europa. Un ejemplo es *Fabrosaurus*. La característica más notoria de los heterodontosáuridos es, como su nombre indica, su heterodoncia. Así, *Heterodontosaurus* (Fig. 36) presentaba tres tipos de dientes: unos incisivos cortantes, dientes puntiagudos a modo de colmillos y, por último, una batería dentaria formada por dientes trituradores. Los hipsilofodóntidos constituyen un grupo de formas de relativa pequeña talla, que vivieron durante el Jurásico y Cretácico. El género típico es *Hypsilophodon* (Fig. 37), del Cretácico inferior, que tendría una longitud de unos 3 metros. Eran en general formas relativamente ágiles. Por el contrario, los iguanodóntidos son dinosaurios de media y gran talla, cuyo registro va del Jurásico medio al Cretácico superior. La constitución esquelética es más bien robusta. Son relativamente comunes en Europa durante el Cretácico inferior, particularmente el género *Iguanodon* (Fig. 38), responsable probablemente de numerosas huellas presentes en nuestra península. Particularmente interesante es *Ouranosaurus* (Fig. 39) del Cretácico inferior de Níger. Este



Fig. 38. Cráneo y reconstrucción en vida de la cabeza de *Iguanodon* en diversas vistas (dibujos de Mauricio Antón). Este ornitópodo es el dinosaurio más abundante en los yacimientos españoles del Cretácico inferior.

dinosaurio presentaba unas neuroapófisis extraordinariamente desarrolladas que formarían una especie de "vela" en el dorso. Este carácter, aunque no claramente evidente, podría interpretarse como una estructura de exhibición (atracción de la hembra, combates rituales, etc.). Los hadrosaurios (Fig. 40) son los grandes ornitópodos del Cretácico superior y, en gran medida, desplazaron del primer plano a los iguanodóntidos. Eran formas de gran talla, con una construcción del esqueleto apendicular semejante a la de los iguanodóntidos, pero más robusta. Las mayores diferencias se producen en el cráneo. El premaxilar tenía una forma ensanchada, lo que le daba un aspecto de "pico de pato", nombre con el que habitualmente se denomina a estos dinosaurios. La masticación se producía por medio de unas poderosas y amplias baterías dentarias. Lo más espectacular son, sin duda, las diferenciaciones óseas en la parte superior del cráneo, típicas de este grupo, y sobre cuya utilidad se ha especulado tanto. Parece lógico pensar que podría tratarse de estructuras de exhibición intraespecífica, no solamente visual sino incluso podrían haber servido para amplificar sonidos (Weishampel, 1981).

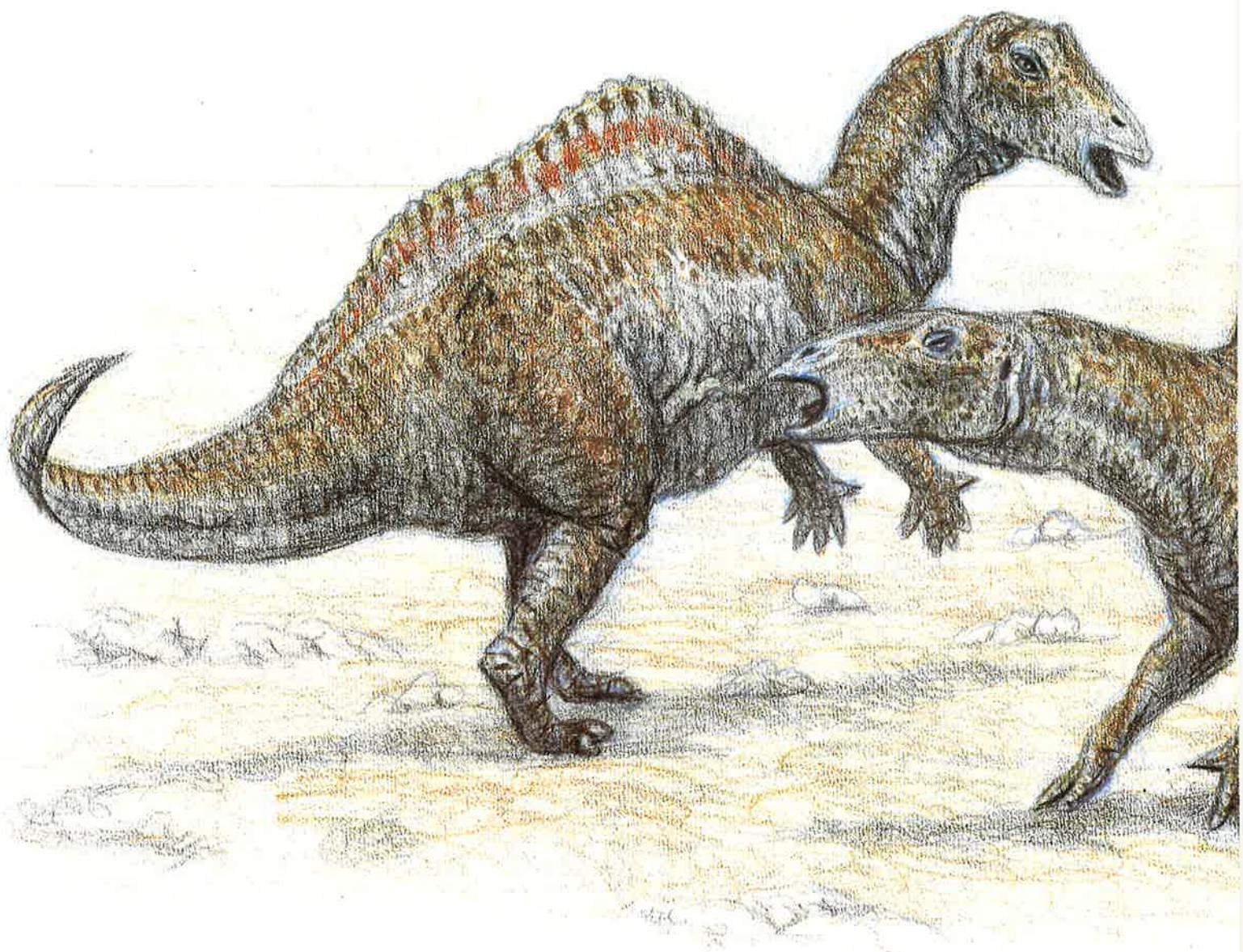


Fig. 39. Reconstrucción en vida de *Ouranosaurus* (dibujo de Mauricio Antón), del Cretácico inferior de Nigeria, África. La ilustración muestra la posible utilización de las neurapófisis vertebrales como un recurso de intimidación hacia otros animales de la misma especie.

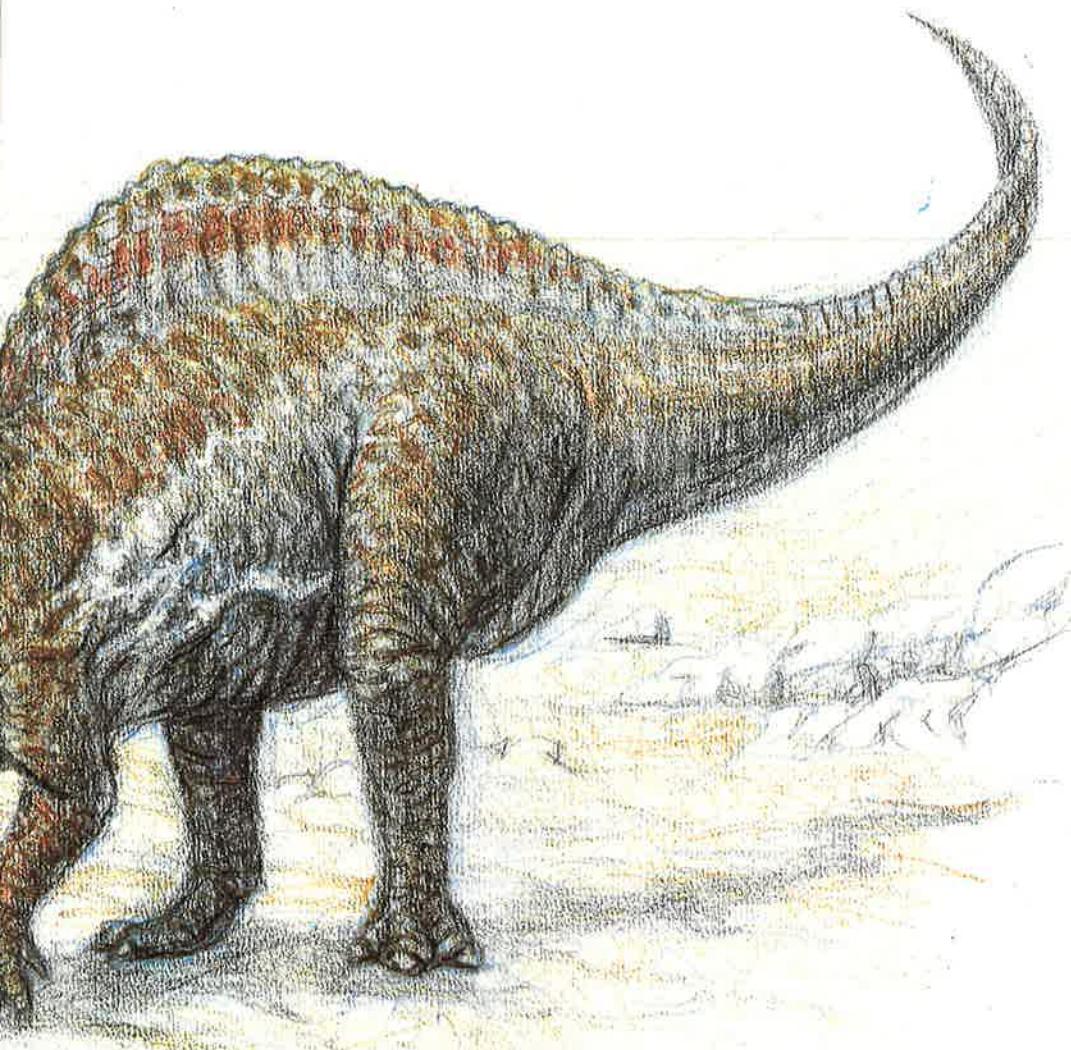


Fig. 40. Cráneo de *Parasauroplophus* (cortesía del Tyrrell Museum de Alberta, Canadá). Hadrosaurio del Cretácico superior norteamericano. Su larga cresta hueca es un enigma. La hipótesis más aceptada es que le servía de distintivo visual a la vez que de emisor de sonidos típicos de cada especie. Posiblemente vivieran en comunidades.

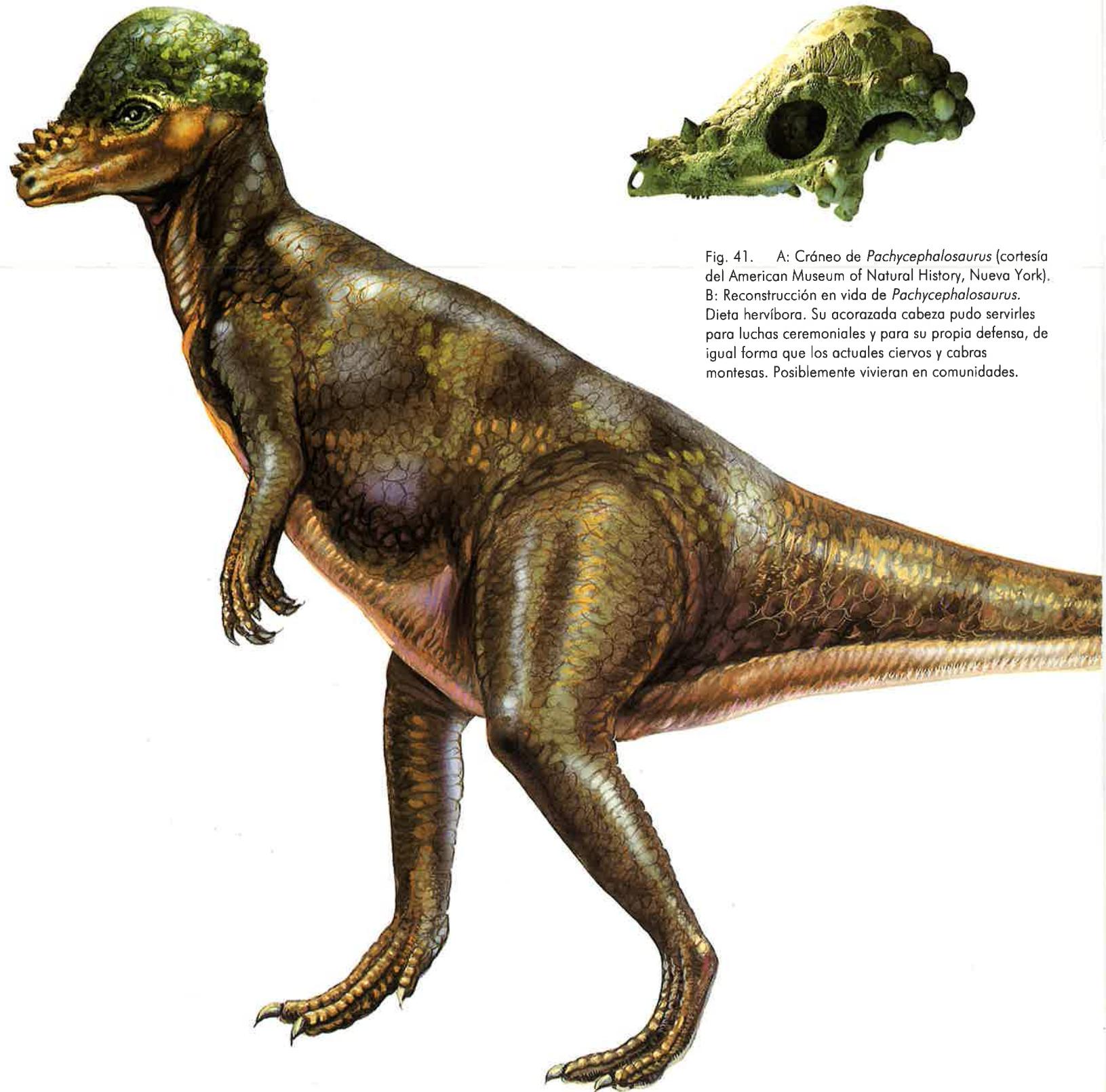


Fig. 41. A: Cráneo de *Pachycephalosaurus* (cortesía del American Museum of Natural History, Nueva York). B: Reconstrucción en vida de *Pachycephalosaurus*. Dieta hervíbora. Su acorazada cabeza pudo servirles para luchas ceremoniales y para su propia defensa, de igual forma que los actuales ciervos y cabras montesas. Posiblemente vivieran en comunidades.



Fig. 42. Cráneo de *Chasmosaurus* (cortesía del Tyrrell Museum de Alberta, Canadá), ceratopsio del Cretácico superior norteamericano.



Un grupo de ornitisquios con unas especializaciones realmente notorias son los PAQUICEFALOSAURIOS (Fig. 41). Estos dinosaurios, del Cretácico superior de Asia y Norteamérica, eran formas bípedas de un tamaño variable. Al contrario que la dentición, muy simple, la parte superior del cráneo está extraordinariamente engrosada. Por ejemplo, en *Pachycephalosaurus*, el hueso tiene un espesor aproximado de 25 centímetros. Galton (1970) sugiere que este tremendo engrosamiento óseo podría haber servido como arma en combates rituales.

Los CERATOPSIOS forman el grupo de los dinosaurios con cuernos. Las primeras formas, como *Psittacosaurus* del Cretácico inferior asiático, parece que pudieron ser bípedas o al menos bípedas opcionales. Posteriormente existe una tendencia hacia la cuadrupedia que desemboca en los géneros del Cretácico superior, ya cuadrúpedos obligados. Ejemplos característicos son *Triceratops* o *Chasmosaurus* (Fig. 42). El cráneo es relativamente grande, con unas expansiones posteriores que formaban un gollete de naturaleza defensiva a la altura del cuello. La utilidad de los cuernos podría ser defensiva, aunque probablemente sirviera también como estructura de exhibición en combates rituales.

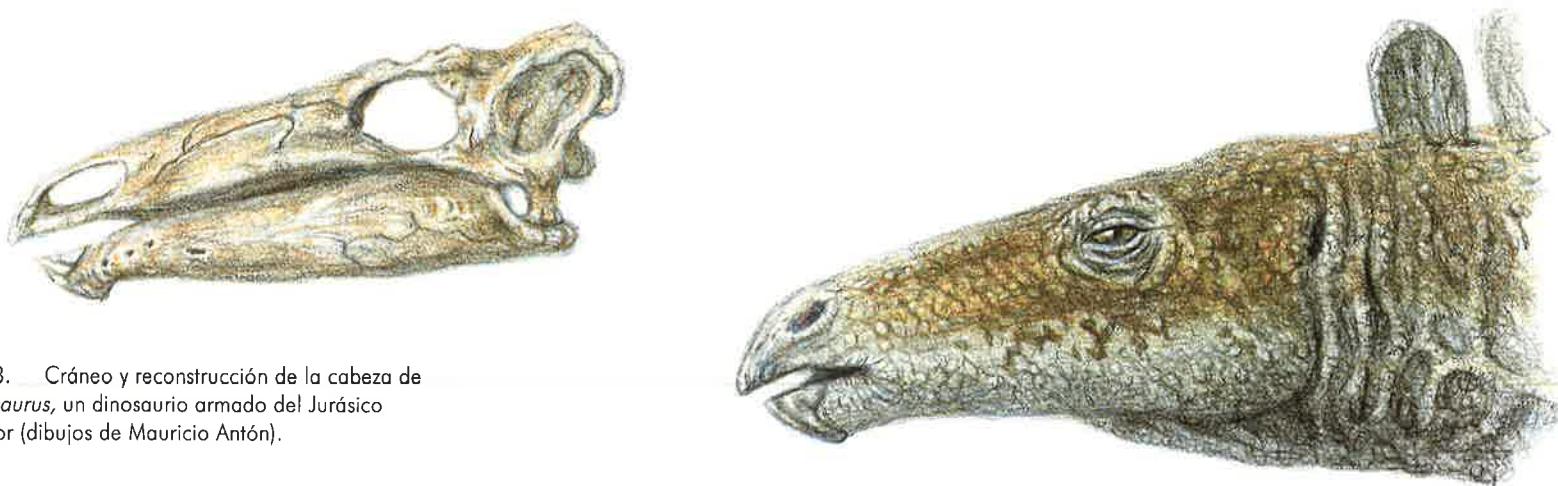


Fig. 43. Cráneo y reconstrucción de la cabeza de *Stegosaurus*, un dinosaurio armado del Jurásico superior (dibujos de Mauricio Antón).

Entre los ornitisquios existen dos grupos de dinosaurios cuadrúpedos que presentaban un notable esqueleto dérmico: son los estegosauroides y los anquilosaurios. Los ESTEGOSAUROIDS están caracterizados por tener un cráneo pequeño, alargado y deprimido. Las extremidades anteriores son muy cortas respecto a las posteriores. En el dorso existía una serie de placas situadas en dos filas y en la cola dos pares de espinas de naturaleza defensiva. Si bien las placas dorsales habían sido interpretadas normalmente como estructuras también defensivas, hoy en día se tien-



Fig. 44. Reconstrucción esquelética de *Stegosaurus* (cortesía del Tyrrell Museum de Alberta, Canadá). Se piensa que sus placas dorsales eran reguladores térmicos, más que elementos de defensa. Las patas anteriores, más cortas que las posteriores, parecen indicar que se alimentaban de vegetación baja.

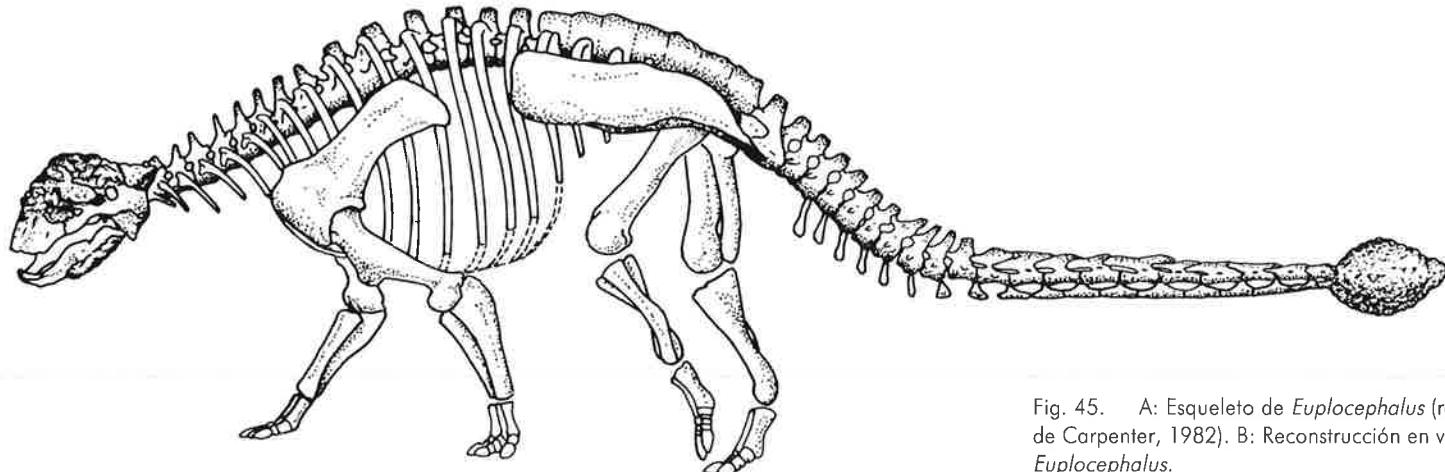


Fig. 45. A: Esqueleto de *Euplocephalus* (redibujado de Carpenter, 1982). B: Reconstrucción en vida de *Euplocephalus*.

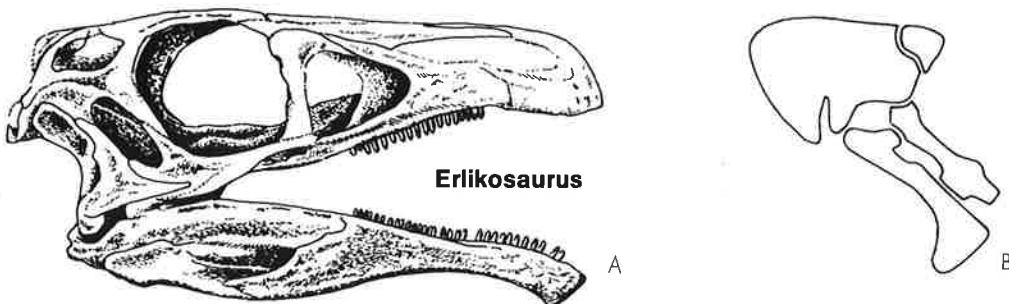


Fig. 46 A: Cráneo de *Erlikosaurus* (redibujado de Paul, 1984). B: Esquema de la cintura pélvica de los segnosauros (redibujado de Paul, 1984).

de a pensar que pudieran servir más bien para la regulación térmica. El ejemplo más característico de este grupo es *Stegosaurus* (Figs. 43 y 44) del Jurásico superior de Norteamérica. Los ANKYLOSAURIOS (dinosaurios acorazados) presentaban el cuerpo fuertemente cubierto por un mosaico de placas dérmicas (Fig. 45). El cráneo era corto y masivo, igualmente cubierto por placas óseas. Al igual que los estegosauroides, los dientes eran pequeños y dispuestos en una fila sin constituir importantes baterías. La construcción esquelética general es muy robusta, al igual que la cola que, en algunos casos (ankylosaurios propiamente dichos), presentaba una estructura ósea muy compacta que sería utilizada seguramente como una inmensa maza.

Por último, un grupo de dinosaurios recientemente descubierto en el Cretácico superior de Mongolia son los SEGNOsaURIOS. Presentan unos caracteres bastante atípicos. Por una parte, no tienen pre dentario (carácter no compartido, pues, con los ornitisquios) y, por otra, el pubis se encuentra orientado posteriormente (Fig. 46). Existe un proceso obturador desarrollado en el isquion (como en ornitópodos) y el ilion es corto y bastante primitivo (más parecido, pues, a los saurisquios). Esta mezcla de caracteres hace que su posición filogenética no esté nada clara, bien entre los terópodos (Barsbold y Perle, 1980) o como antecesor común de los dos órdenes mayores de dinosaurios (saurisquios y ornitisquios) (Paul, 1984).

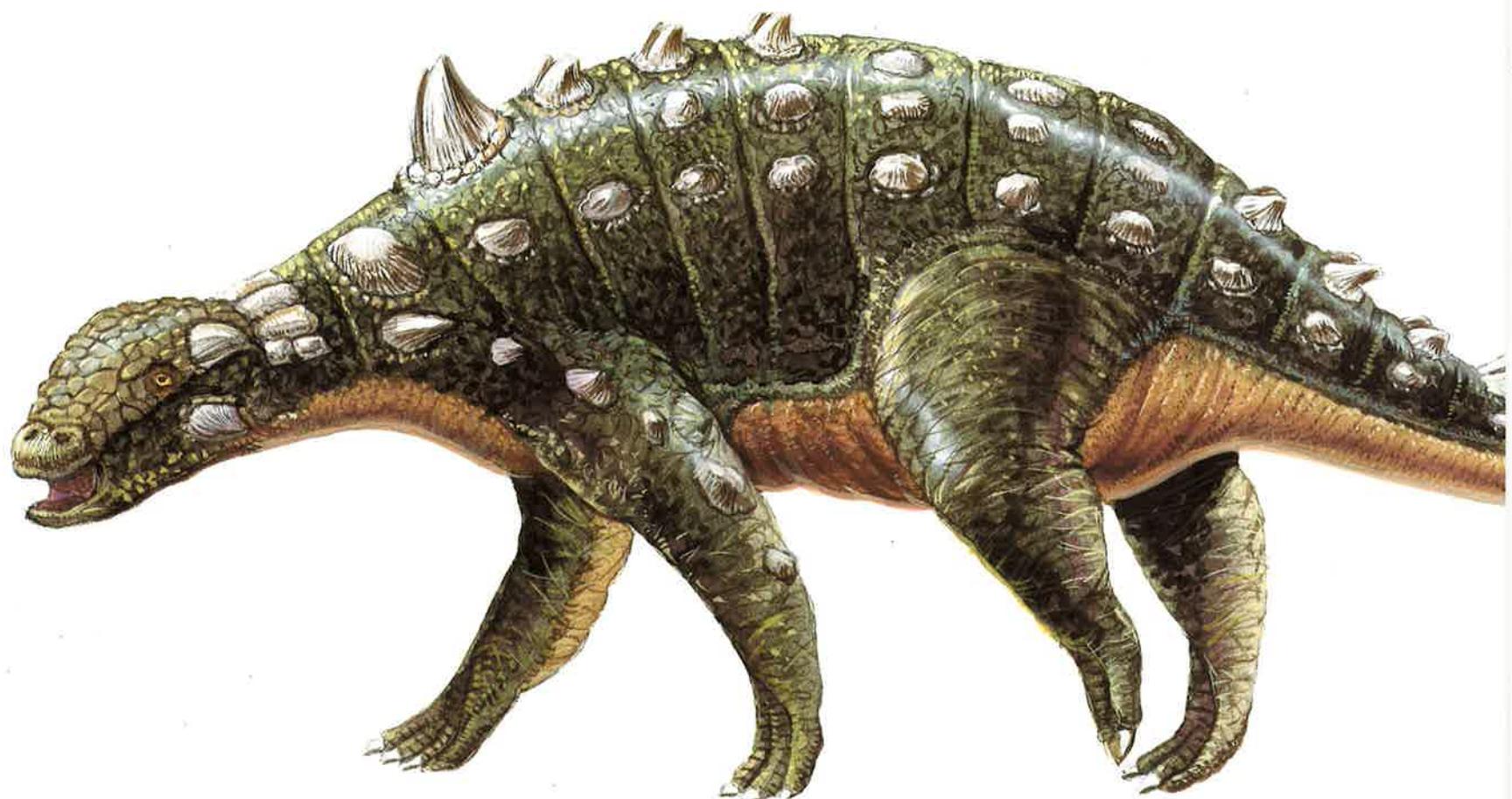


Fig. 45. B

H

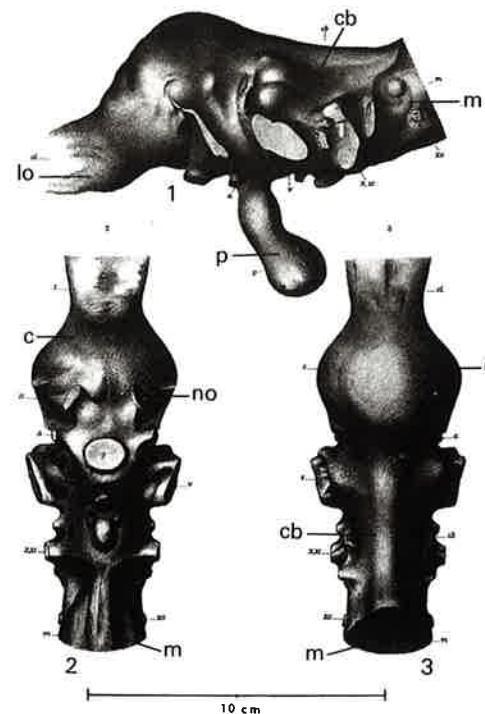
AY determinados órganos y estructuras no esqueléticas en los dinosaurios que no se preservan, como ocurre con el cerebro. En este caso la carencia de información se suple mediante la realización de moldes de la cavidad craneana (Fig. 47) y la comparación de éstos con cráneos de reptiles actuales.

En 1977 Hopson evaluó el tamaño cerebral relativo (nivel de encefalización) de determinados representantes de los grupos mayores de dinosaurios. Para ello utilizó el cociente de encefalización (EQ), es decir, el cociente entre el tamaño real del cerebro y el esperado para un grupo en función de su tamaño corporal. Considerando que el valor del EQ para los cocodrilos actuales es de 1, los dinosaurios presentan distintos grados de encefalización en el rango de 0,17 a 5,8. En saurópodos, estegosauroides, ankylosaurios, ceratopsios y algunos ornitópodos de pequeña talla (como *Camptosaurus*), el cerebro es menor de lo esperado en función del tamaño corporal. En todos ellos el EQ es inferior a 1, siendo los saurópodos los que presentan los menores valores. Los ornitópodos de gran talla y los terópodos son los únicos con valores de EQ por encima de 1. Y son precisamente los terópodos más pequeños (celurosaurios) los que presentan los mayores tamaños cerebrales dentro de los reptiles. El celurosaurio *Troodon* (Figs. 26 y 48) alcanza un EQ de 5,8, valor que se encuentra ya dentro del rango de las aves.



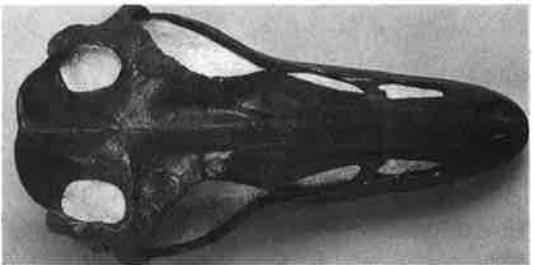
Fig. 47. Molde endocraneal de *Camarasaurus* (*Morosaurus grandis*) según Marsh (Ostrom y McIntosh, 1966). 1: vista lateral. 2: vista ventral. 3: vista dorsal.

c: cerebro; cb: cerebelo; lo: lóbulo olfatorio;
m: médula; no: nervio óptico; p: cuerpo pituitario.





A



B



C

Fig. 48. Cráneo de *Troodon*. A: vista frontal. B: vista dorsal. C: vista lateral (Russel y Seguin, 1982).

¿ERAN DE SANGRE CALIENTE?

Victoria Francés

LA cuestión de la regulación térmica en los dinosaurios (temperatura corporal) es uno de los aspectos más controvertidos de su biología. Hasta hace unas pocas décadas, y por analogía con los reptiles actuales, se pensaba de manera generalizada que debieron de ser animales ectotérmicos. La fuente de su calor corporal sería externa (sol, atmósfera o sustrato) y estarían sometidos por tanto a las mismas oscilaciones térmicas que su ambiente experimentara (condición poiquiloterma). Un animal de "sangre fría" no puede tener el mismo nivel de actividad que las aves o los mamíferos ("sangre caliente"). Estos son los llamados endotermos, pues la fuente del calor corporal es su propia actividad metabólica. Además son capaces de mantener una temperatura constante, independientemente de las condiciones ambientales (homeotermia). La principal ventaja de la homeotermia para un animal sería el permitirle ser activo durante mucho más tiempo, incluso en condiciones climáticas adversas o cambiantes.

Sea cual fuere su sistema de regulación térmica, los dinosaurios aparecen en el registro fósil como un grupo realmente exitoso. Vivieron en la Tierra durante aproximadamente 140 millones de años (una extensión temporal 30 veces superior a la nuestra), llegaron a ser muy abundantes, y evolucionaron diversificándose hasta ocupar un amplio rango de nichos ecológicos. Algunos paleontólogos piensan que fueron competitivamente superiores a sus contemporáneos mamíferos. Su supremacía, por tanto, sería más fácil de explicar si les suponemos más parecidos, fisiológicamente hablando, a los mamíferos y aves que a los reptiles actuales. Este fue el primer argumento que hizo pensar en la posible endotermia de los dinosaurios y/o en la dis-

ponibilidad de un sistema regulador de la temperatura. Posteriormente se han apuntado otras muchas líneas de evidencia para sostener esta hipótesis (Ostrom, 1980).

Evidencias anatómicas

Todos los dinosaurios se caracterizan por presentar una posición de los miembros «mejorada o erecta» semejante a la de aves y mamíferos actuales (endotermos). Esta parasagitalización de las extremidades (Fig. 49) no aparece en ningún reptil moderno, solamente se da una posición intermedia (semierecta) en los cocodrilos. Ello hace pensar en una correlación entre postura erécta y endotermia, si bien puede ser simplemente un requerimiento para soportar grandes tamaños corporales. Esta característica verificada por la anatomía y por el estudio de icnitas y rastros, nos proporciona otra evidencia indirecta.

La gran distancia vertical existente entre corazón y cerebro (en los grandes dinosaurios) requeriría de un sistema de bombeo eficaz (Fig. 50). Sólo un corazón con cuatro cámaras y con una completa separación de la sangre arterial y la venosa, podría producir la diferencia de presión necesaria para bombear la sangre al cerebro. Aunque las aves y los mamíferos actuales son los únicos con un corazón de estas características, esto no asegura la endotermia de los dinosaurios aunque es un indicio a su favor.

Fig. 49. Vista frontal de *Tyrannosaurus rex* donde se aprecia la disposición parasagital (vertical) de las extremidades (cortesía del Field Museum de Chicago, EE.UU.)

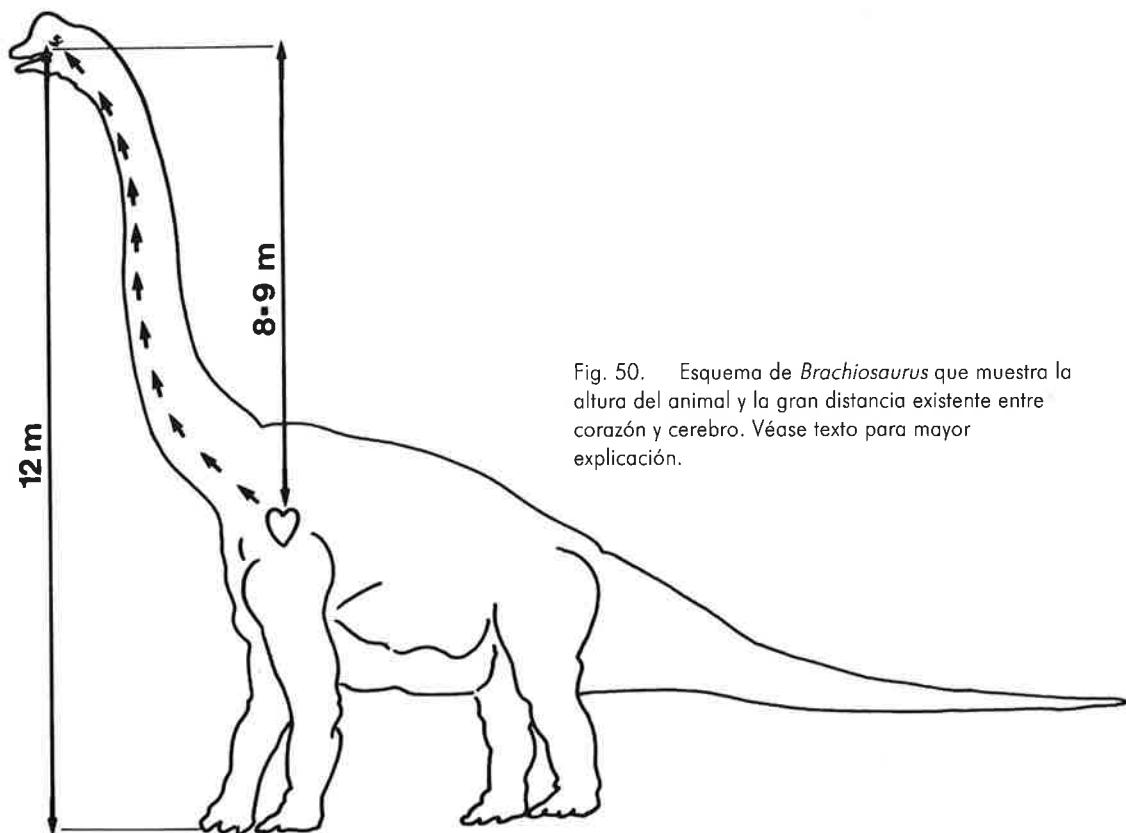


Fig. 50. Esquema de *Brachiosaurus* que muestra la altura del animal y la gran distancia existente entre corazón y cerebro. Véase texto para mayor explicación.

Ciertas características anatómicas de algunos dinosaurios (terópodos, ornitópodos y ceratopsios), como las extremidades largas y la morfología del tobillo, rodilla, codo y muñeca, no aparecen en los reptiles actuales, pero sí están presentes en las formas corredoras de mamíferos y aves. Estas características se pueden interpretar como indicativas de altas velocidades de carrera y por tanto, de elevados niveles de actividad. También se ha apuntado que sólo un régimen endotérmico proporcionaría energía suficiente para mantener altas velocidades de carrera durante largas distancias.

Si los dinosaurios herbívoros fueran endotérmicos necesitarían mucha mayor cantidad de alimento que en caso de que no lo fueran. Suponemos por tanto que deberían presentar una dentición muy especializada en el procesamiento del alimento vegetal como ocurre en ornitópodos (sobre todo en hadrosaurios) y en ceratopsios. Sin embargo en los grandes saurópodos, estegosauroides y ankylosaurios, no es así. Difícilmente podrían comer, con sus bocas pequeñas y la dentición reducida y poco especializada, las grandes cantidades de alimento que requeriría un régimen endotérmico, a no ser que presentaran otros mecanismos digestivos (véase el apartado Alimentación).

Evidencia ecológica

Un carnívoro endotérmico necesita comer del orden de diez veces más que uno ectotérmico del mismo tamaño para mantener un nivel de actividad alto. Por tanto una comunidad dada puede soportar un número mucho menor de depredadores endotérmicos que de ectotérmicos de la misma talla (Bakker, 1972). Se hizo un censo en la Edmonton Formation del Cretácico superior de Alberta (Canadá) y se obtuvo una proporción de dinosaurios depredadores/presa semejante a la que presentan comunidades naturales de carnívoros endotérmicos. Esto podría sostener la endotermia de los dinosaurios carnívoros, pero hay que considerar que las muestras fósiles se pueden ver afectadas por multitud de factores de sesgo de manera que no reflejen la proporción real de depredadores que había en la época.

Evidencia histológica

En los reptiles actuales los huesos son sólidos, de crecimiento lento y presentan anillos de crecimiento. En dinosaurios, al igual que en mamíferos y aves actuales, los huesos son de crecimiento rápido y tienen en su interior conductos por los que discurren los vasos sanguíneos (canales de Havers) (Fig. 51). Se ha relacionado la existencia de estos canales con la posible endotermia de los dinosaurios. Sin embargo, los conductos de Havers están presentes en algunos ectotermos (tortugas y cocodrilos) y ausentes en pequeños endotermos, por lo que se ha sugerido que pueden estar más relacionados con tasas de crecimiento del hueso, que con la endotermia propiamente dicha.



Fig. 51. Detalle de una vértebra de *Anatosaurus* que muestra la estructura esponjosa del tejido óseo (cortesía de la Universidad de Boulder, Colorado, EE.UU.).

Evidencia filogenética

Igual que las aves actuales, *Archaeopteryx* presentaba plumas, por lo que podría haber sido un endotermo y quizás también lo fueran los terópodos, evolutivamente emparentados con él. Pero las plumas en *Archaeopteryx* y sus antecesores podrían haber servido simplemente para conservar el calor en un animal ectotérmico.

Los mismos argumentos que se usan para apoyar la endotermia pueden tener otras explicaciones alternativas. Por lo tanto la hipótesis no se ha demostrado, pero tampoco se ha podido refutar. Según Ostrom (1980) quizás la evidencia más prometedora para la endotermia sea la combinación de la postura erecta y la gran distancia corazón-cerebro.

Para concluir, podemos decir que probablemente hubiera diversidad entre los dinosaurios en cuanto a la fuente de calor y a la regulación de la temperatura. Se ha sugerido que las formas de gran tamaño como los saurópodos fueran ectotérmicos, pero con una “homeotermia inercial” que les haría diferentes de los reptiles ectotérmicos actuales (Colbert, 1983). En un ambiente templado y con pocas oscilaciones climáticas (véase apartado El entorno de los dinosaurios), estos animales no necesitarían ser de “sangre caliente”, puesto que su gran tamaño corporal sería capaz de mantener la temperatura a un nivel óptimo. Esta temperatura variará en función del ambiente, pero lo hará muy lentamente pues su gran masa actúa como un tampón que ralentiza los intercambios de calor. En cuanto a las crías de estos dinosaurios, que serían de pequeña talla, quizás tuvieran patrones de comportamiento para la regulación térmica semejantes a los de los lagartos actuales, hasta alcanzar la “homeotermia inercial” característica de las formas adultas. Otros dinosaurios gigantes tendrían diferente tipo de estrategias para controlar la temperatura. Las placas óseas de los estegosauroides y los grandes golletes de los dinosaurios con cuernos podrían ser estructuras para el intercambio de calor. La armadura de los ankylosaurios, además de una función defensiva, podría también protegerles de un sobrecalentamiento. Quizás los hadrosaurios se introdujeran en el agua para perder calor como lo hacen actualmente los cocodrilos. En definitiva existen modelos térmicos alternativos a la endotermia para los grandes dinosaurios. En cualquier caso, según Ostrom (1980) no se puede descartar la idea de que algunos dinosaurios, especialmente los terópodos (dromeosauroides y troodóntidos) fueran endotérmicos. Casi todas las evidencias se inclinan a favor de esta hipótesis.

ALIMENTACION

Victoria Francés

Es evidente por el registro fósil que los dinosaurios fueron muy diversos y ocuparon un amplio rango de nichos ecológicos. En lo que respecta a sus hábitos tróficos se sabe que los hubo carnívoros, herbívoros y omnívoros. En algunas ocasiones encontramos muestras directas de su dieta, tal es el caso de *Anatosaurus* de Alberta (Canadá). Algunos de los cuerpos “momificados” de estos dinosaurios de pico de pato conservan también el contenido estomacal (restos de acículas y piñas de coníferas). Pero normalmente el contenido del estómago no se preserva y hay que inferir qué comían los dinosaurios atendiendo simplemente a la morfología de sus dientes.

Los dinosaurios bípedos HERBIVOROS, especialmente los hadrosaurios, presentan una dentición muy especializada en la trituración, que está compuesta de cientos de dientes dispuestos en batería con superficies moledoras continuas (Fig. 52). Cuando estos dientes se desgastan son reemplazados por otros. No hay duda de que este sistema dental es una adaptación para poder procesar grandes cantidades de vegetales de cierta consistencia.

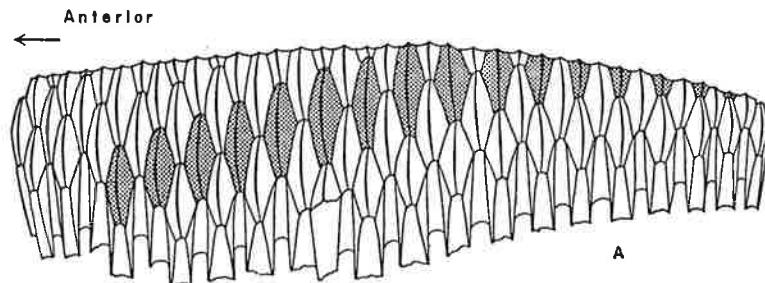


Fig. 52. Esquema de la típica batería dentaria de los hadrosaurios (según Ostrom, 1961).



Fig. 53. Fragmento de la mandíbula de *Camarasaurus* mostrando la morfología espátulada de los dientes (cortesía del Dinosaur National Monument, Utah, EE.UU.).

Los dinosaurios con cuernos, con excepción del grupo más primitivo (*Protoceratops*), presentan baterías dentarias similares, también compuestas de cientos de dientes y con un mecanismo de reemplazamiento comparable. En este caso, las baterías forman un filo continuo para cortar grandes cantidades de material vegetal probablemente fibroso.

Estegosaurios y ankylosaurios presentan una dentición muy poco especializada, e igualmente ocurre en algunos grupos de saurópodos. Los dientes de estos últimos son espátulados (Fig. 53) y reducidos en número, así como pequeños en comparación con su tamaño corporal. Esta dentición reducida y poco especializada de los saurópodos no debió ser muy efectiva en la trituración. El alimento probablemente fuera tragado y posteriormente reducido a pulpa en un primer estómago, gracias a la ayuda de gastrolitos. Los dinosaurios tragaban piedras como lo hacen algunas aves o cocodrilos actualmente para ayudar en la trituración, ya que en áreas ricas en restos de saurópodos se han encontrado también grandes cantidades de estos cantos pulidos, a los que no se puede asignar un origen fluvial. Además, según Farlow (1987), los dinosaurios herbívoros, al igual que otros herbívoros actuales, tendrían probablemente una microflora desarrollada que ayudaría en la digestión de la materia vegetal.

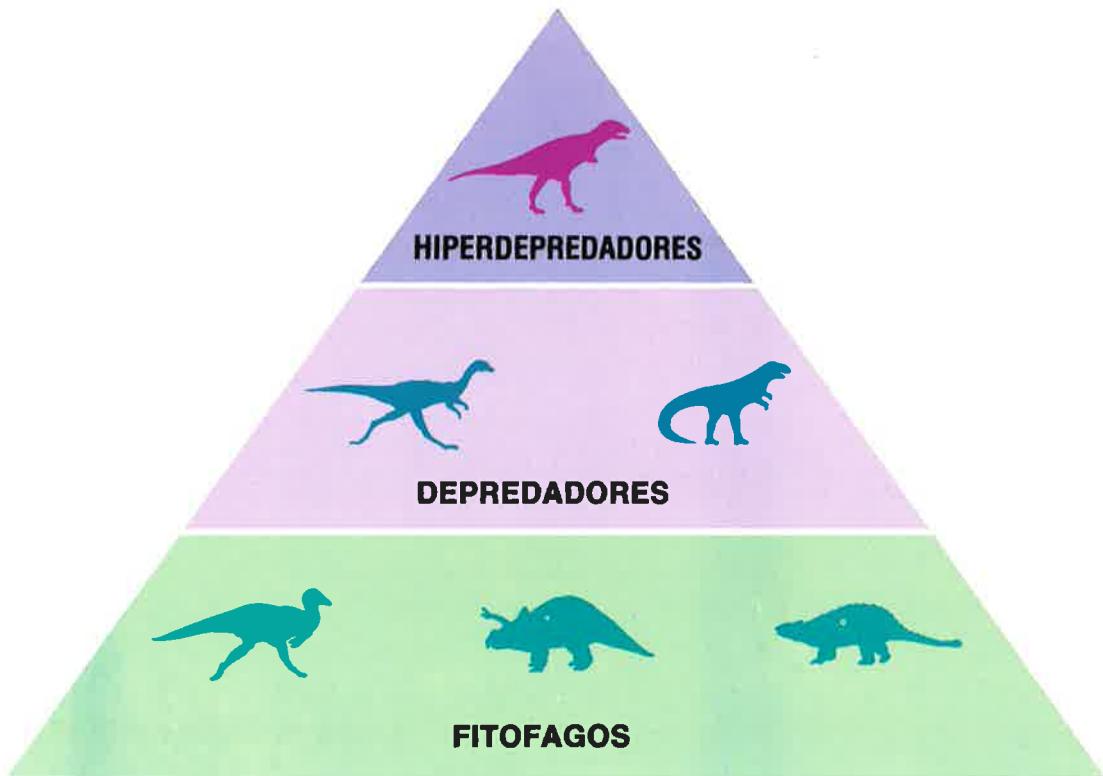
Entre los CARNIVOROS, los carnosauros como *Tyrannosaurus* y *Megalosaurus* tenían enormes dientes afilados y con el borde cortante aserrado, dentición acorde con sus hábitos depredadores (Fig. 54). La dentición de los celurosaurios no se conoce tan bien. La mayoría de sus dientes son cónicos, afilados y ligeramente curvados, dejando normalmente grandes espacios entre ellos. Sin embargo, hay grupos de celurosaurios más especializados como los ornitomímidos y los oviraptóridos del Cretácico superior, que se caracterizaban por la total ausencia de dientes. *Oviraptor* tenía un poderoso pico córneo capaz de triturar alimentos muy duros. Su primer esqueleto se encontró en 1923, en el sur de Mongolia, junto a un nido de *Protoceratops*, de ahí que se haya pensado en un posible régimen ovífago.

Algunos carnosauros presentan sofisticadas especializaciones anatómicas para la depredación. Tal es el caso de las garras y las potentes uñas de los deinonicosaurios. Los carnosauros probablemente atacaran a presas de tamaño asequible valiéndose de garras y colmillos, aunque no se puede descartar que tuvieran ciertos hábitos carroñeros. Posiblemente la corpulencia de los grandes saurópodos fuese su principal defensa frente a los carnívoros de pequeña talla. Otros herbívoros se defendían mediante armaduras, cuernos, púas, mazas óseas o la huida rápida en los corredores más ágiles. En cualquier caso, los diferentes tipos de dinosaurios que habitaban una misma zona, formaban parte de una red trófica compleja semejante en estructura a la de las comunidades actuales (Fig. 55)..



Fig. 54. Cráneo de *Tyrannosaurus* donde se aprecia la dentición característica de un carnívoro (cortesía del Denver Museum of Natural History, Colorado, EE.UU.). Sus afilados dientes y poderosas mandíbulas eran verdaderas armas mortales. Ocasionalmente, pudieron ser carroñeros.

Fig. 55. Pirámide trófica de una comunidad de dinosaurios del Cretácico superior. En la cúspide se han representado los hiperdepredadores (tiranosauro). Los celurosaurios y tiranosauro juveniles constituyen un segundo nivel de depredación. Las formas fitófagas (hadrosaurios, ceratopsios y ankylosaurios) se han representado en la base.



DINOSAURIOS : MONSTRUOS FANTASTICOS, ANIMALES CONOCIDOS

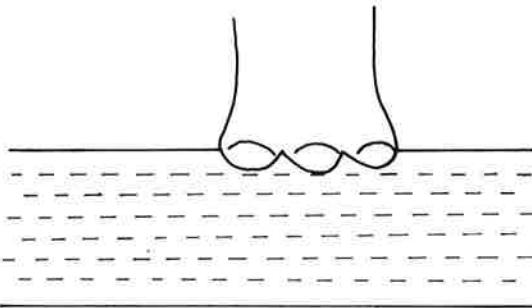
Una de las áreas más importantes en la consideración y comprensión de los dinosaurios es precisamente el estudio de sus restos indirectos. Estos se caracterizan porque no son parte integrante de la anatomía de los organismos sino vestigios de su actividad vital, como es el caso de ciertos aspectos de conducta, locomoción o diversas funciones digestivas. Existen cuatro tipos principales de restos indirectos de dinosaurios: huellas (icnitas), huevos, gastrolitos (piedras ingeridas por el animal para ayuda en la digestión) y coprolitos (heces fecales fósiles).

Los restos indirectos son, pues, una ayuda complementaria e importante porque suponen información de aspectos biológicos cuya inferencia resulta prácticamente imposible a partir únicamente de sus restos directos (huesos, dientes, etc.). Por otra parte, debido a la amplia diversidad espacial y temporal de los dinosaurios, el cúmulo de evidencia fósil indirecta que han dejado es particularmente abundante, sobre todo en lo referente a huellas de locomoción (icnitas) y a huevos. Es en estos dos aspectos donde vamos a centralizar principalmente las siguientes líneas.

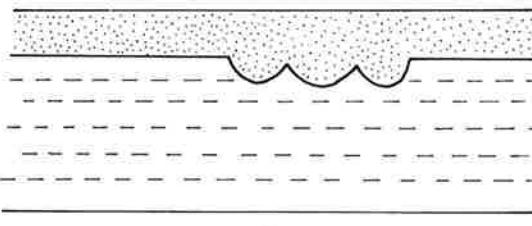
LAS HUELLAS DEL PASADO: LOCOMOCIÓN

Joaquín Moratalla

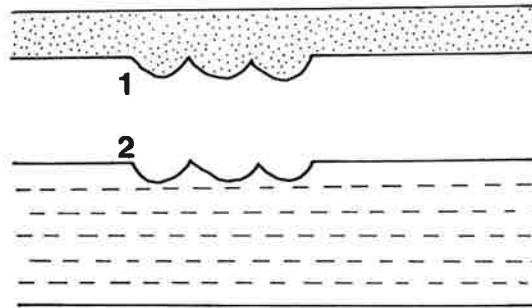
Fig. 56. Esquema del proceso de formación de una icnita. A: El autópodo provoca una impronta en el sustrato. B: La sedimentación posterior cubre la huella preservándose como una discontinuidad entre las dos capas. C: Despues del proceso de compactación y erosión posterior podemos encontrar dos partes: 1: epirrelieve, o el material que cubrió la impronta; 2: hiporrelieve, es decir, el hueco de la pisada.



A



B



C

AS icnitas de dinosaurios presentan un amplio registro, prácticamente paralelo a todo el registro de restos directos, es decir, desde el Triásico superior al Cretácico superior, y su estudio (aunque conocidas seguramente desde tiempos remotos) comenzó a principios del siglo XIX. El estudio de las icnitas del pasado (denominado Paleoicnología), y en particular las de dinosaurios, se debe abordar desde dos puntos de vista: el estudio de una icnita considerada de forma individualizada, y el estudio de un rastro. El primero aporta información sobre la anatomía autopodial (mano o pie) del dinosaurio responsable, y la segunda (rastro), suministra datos sobre la locomoción. Al mismo tiempo hemos de considerar aspectos tales como asociación de diversos rastros (que, en algunos casos, podría sugerir comportamiento gregario) y, por supuesto, todos los datos paleontológicos, estratigráficos y sedimentológicos de

los niveles que contienen las huellas. Así pues, podemos inferir dos grandes aspectos: información paleobiológica (tipo de dinosaurio, conducta, etc.) e información paleoambiental (en qué ambiente vivieron).

Uno de los primeros problemas con que nos enfrentamos al abordar este estudio es el de cómo se forma y sobre todo cómo se preserva una huella. Para ello se necesita un sustrato blando, húmedo y de gran plasticidad. Si existe una delgada lámina de agua o bien ésta cubre posteriormente la huella, puede producir una sedimentación que la cubra. La impronta queda enterrada y sufre un proceso de compactación, apareciendo posteriormente como una discontinuidad areal entre dos estratos, de tal modo que tendremos dos relieves: el inferior, en hueco, que denominamos hiporrelieve y el superior, convexo, que se conoce con el nombre de epirrelieve (Fig. 56).

¿Cómo es la huella de un dinosaurio? En principio es fácil entender que su amplia diversidad ha de verse reflejada en sus huellas y, por lo tanto, existirán abundantes tipos. Aún así, podemos considerar que existen dos grandes grupos: las producidas por dinosaurios bípedos y las producidas por cuadrúpedos. Las primeras son en general las más características y abundantes.

Las icnitas de los dinosaurios bípedos son básicamente tridáctilas (con tres dedos) siendo el dedo central normalmente el más desarrollado. Este tipo de huellas, muy variables en tamaño y morfología, pertenecen a dos grupos de dinosaurios diferentes: ornitópodos y terópodos (Fig. 57). Identificar al dinosaurio responsable no es tarea fácil, debido a que la forma de la huella no depende solamente de las características del autópodo del autor, sino también de una serie de factores extraorgánicos muy difíciles de evaluar: velocidad de marcha, grado de compactación del suelo, equilibrio del animal, etc. En cualquier caso, si la preservación es aceptable, podemos decir, en líneas generales, si una huella pertenece a un ornitópodo o a un terópodo. Los primeros presentan icnitas con dedos cortos, anchos y con una terminación distal redondeada. La huella suele presentar una relación longitud/anchura alrededor de 1 o menor. La superficie plantar de la misma es bastante amplia y el talón suele ser bien redondeado. La forma del dedo central sería parecida a una U. Por el contrario, las icnitas de terópodos (carnívoros) presentan una relación longitud/anchura mayor. Los dedos son largos, finos y de terminación distal acuminada (puntiaguda). Cuando la preservación es buena se pueden observar las impresiones de las garras. La superficie plantar suele ser menor y normalmente el talón es más alargado. El dedo central presenta forma de V.

Las icnitas más abundantes de dinosaurios cuadrúpedos pertenecen a saurópodos (Fig. 58). Las huellas de los pies suelen ser relativamente grandes y bien redondeadas. Presentan cinco dedos y en los tres internos, es decir I, II y III, existen uñas cuyas marcas, si la preservación es buena, pueden observarse en la impronta. Las icnitas de las manos suelen ser más pequeñas y tienen forma de "media luna" con la concavidad hacia atrás.

La metodología utilizada en el estudio de las icnitas de dinosaurios es relativamente sencilla. En lo referente a una huella, considerada de forma individual, existe una serie de caracteres que podemos agrupar en dos tipos: métricos y no métricos. Los primeros se refieren a medidas

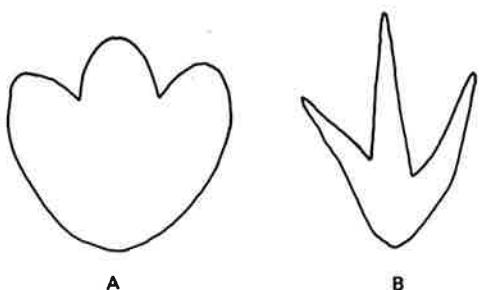


Fig. 57. Dos ejemplos de icnitas tridáctilas. A: Icnita perteneciente a un dinosaurio ornitópodo (yacimiento de La Magdalena, La Rioja). B: Icnita perteneciente a un dinosaurio terópodo (yacimiento de Valdecevillo, La Rioja). Véase texto para una mayor explicación.



Fig. 58. Icnita perteneciente al pie derecho de un saurópodo procedente del yacimiento de Bandera County (Texas, EE.UU.) (Cortesía del Balcones Research Center, Austin, Texas). Longitud aproximada: 65 cms.

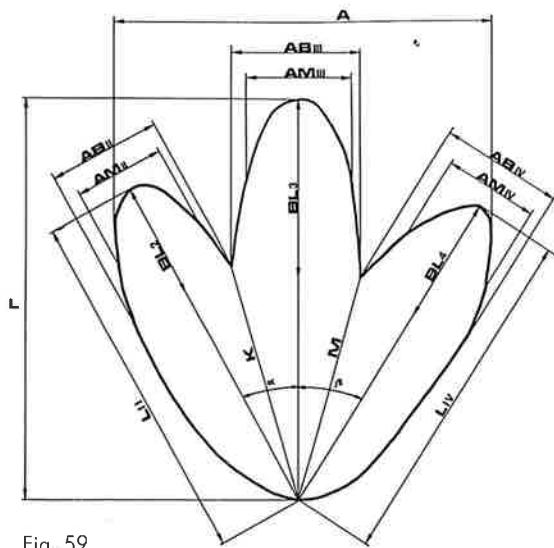


Fig. 59

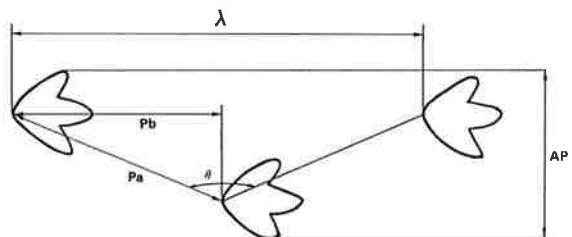


Fig. 60

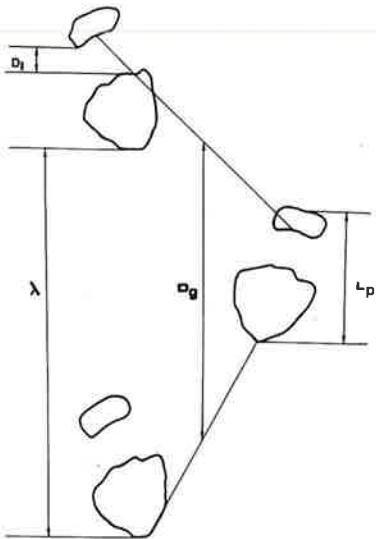


Fig. 61

Fig. 59. Esquema de las medidas características en una icnita tridáctila. L: longitud de la icnita. Distancia entre el contorno más posterior del talón y el contorno distal del dígito central (III). A: Anchura. Distancia entre los puntos más externos de los dedos II y IV. LII, LIII, LIV: Longitud de los dígitos. Distancia entre el contorno más posterior del talón y el contorno distal del dígito correspondiente (II, III, IV). Nótese que L es igual a LIII. α : Angulo formado por los ejes de desarrollo de los dedos II y III. β : Idem para los dedos III y IV. BL2, BL3, BL4: Longitud de los dígitos desde la base. Distancia entre el contorno distal del dígito correspondiente (II, III y IV) y la línea digital basal a la altura del punto de intersección del contorno propio con el del dígito adyacente (interdigital). ABII, ABIII, ABIV: Anchura digital considerada en la base del dedo para cada uno de los tres dígitos. AMII, AMIII, AMIV: Anchura digital considerada en la zona media del dedo, es decir, en la mitad de los parámetros BL, para cada uno de los tres dígitos. K: Distancia entre el contorno más posterior del talón y el punto de intersección interdigital de los contornos de los dedos II y III. M: Idem para los dígitos III y IV.

Fig. 60. Esquema de las medidas consideradas en un rastro bípedo. λ : Zancada. Distancia entre puntos homólogos de dos icnitas consecutivas pertenecientes al mismo autópodo. P: Puede ser considerado de dos formas distintas. Pa: Paso directo; distancia entre puntos homólogos de dos icnitas consecutivas de autópodos alternos. Pb: Paso en proyección; distancia entre puntos homólogos de dos icnitas consecutivas de autópodos alternos, tomada en proyección paralela al eje de progresión de la pista. Θ : Angulo de paso. Angulo formado entre puntos homólogos de tres icnitas consecutivas. Ap: Anchura de pista. Máxima distancia entre los contornos externos de dos icnitas, medida en una perpendicular al eje de progresión del rastro.

Fig. 61. Esquema de las medidas características consideradas en un rastro cuadrúpedo. Lp: Longitud de la pareja. Distancia entre el contorno anterior de la impresión delantera y el contorno posterior de la icnita trasera, ambas consecutivas y pertenecientes al mismo lado (izquierdo o derecho). Di: Distancia interpar. Distancia entre el contorno anterior de la icnita posterior y el contorno posterior de la huella anterior, de dos icnitas pertenecientes a la misma pareja. Dg: Distancia glenoacetabular. Distancia entre el centro de la línea que une dos icnitas anteriores consecutivas pertenecientes a autópodos alternos y el centro de la línea que une dos icnitas posteriores consecutivas, pertenecientes igualmente a autópodos alternos. Este parámetro puede proporcionar una idea aproximada de la longitud del tronco, es decir, la distancia entre la cavidad glenoidea y el acetábulo.



Fig. 62. Rastro perteneciente a un dinosaurio terópodo en el Cretácico inferior de Texas, EE.UU. Obsérvese el elevado grado de alineamiento de las improntas así como la pequeña anchura de la traza. Estas características aportan información sobre la locomoción y disposición de las extremidades.

que podemos tomar en una huella, como son la longitud, anchura, longitudes de los diferentes dedos, anchura de los mismos, profundidad de la impresión, ángulo que forman los dígitos entre sí, etc. Un esquema gráfico de los mismos puede ser observado en la Fig. 59. Por el contrario, esos caracteres que hemos denominado no métricos, son simplemente rasgos anatómicos, que aunque medibles, son reflejo evidente de la anatomía autopodial del dinosaurio responsable. Son, por ejemplo, la presencia/ausencia de garras, almohadillas digitales, forma del talón, impresiones tegumentarias, etc.

Respecto a los parámetros estimados en un rastro (Fig. 60), dos son particularmente interesantes. La zancada (λ) es una variable que está directamente implicada en la estimación de la velocidad de progresión (véase más adelante). El ángulo de paso (θ) nos puede proporcionar una idea intuitiva de cómo es la locomoción del autor. Así, un rastro ancho (bajo valor de θ) y una zancada corta denota un corredor poco eficaz, mientras que una zancada larga y un elevado ángulo de paso, sugieren un corredor bastante eficaz, donde las huellas pueden estar prácticamente alineadas y bien separadas entre sí. En un rastro cuadrúpedo las medidas estimadas son las mismas, con la excepción de que existen algunas mediciones características (Fig. 61). Particularmente interesante es la distancia glenoacetabular (Dg) que proporciona una idea aproximada de la longitud del tronco, considerada como la distancia entre las dos cinturas, la escapular y la pélvica.

Otras metodologías consideradas en el estudio de las icnitas de dinosaurios utilizan métodos estadísticos y de análisis a través de complejos sistemas informáticos. Su objetivo fundamental es el análisis de la variabilidad, así como el intento de discriminar entre icnitas tridáctilas de terópodos y ornitópodos, tema por el momento no plenamente resuelto (Moratalla *et al.*, 1988a).

Cuando observamos un rastro producido por un dinosaurio, una de las cosas que vienen a la mente es precisamente la disposición estructural de las extremidades (Figs. 62 y 49). Los rastros de los dinosaurios son, aparte de la muestra osteológica propiamente dicha, prueba evidente de que los miembros tenían una disposición parasagital (vertical), como en aves o mamíferos.

Uno de los aspectos más interesantes de la Paleoicnología son las inferencias sobre velocidad de progresión y modo de locomoción. Para el cálculo de la velocidad de marcha existen varios métodos (Alexander, 1976; Demathieu, 1984, 1986), siendo el primero de ellos el más ampliamente utilizado. Según éste la velocidad vendría expresada mediante la siguiente ecuación:

$$v = 0.25 \times g^{0.5} \times \lambda^{1.67} \times h^{-1.17}$$

siendo g la aceleración de la gravedad, λ la longitud de zancada y h la altura de la extremidad, considerada desde el suelo hasta la cadera. Salvo algunas excepciones, la velocidad estimada en los rastros conocidos oscila entre los 3-8 km/h. Estas cifras, aunque importantes, no nos dan por sí solas una idea de cómo en realidad se movía el dinosaurio, si en una tranquila marcha, al trote o corriendo. Para ello es muy útil la relación λ/h . Según ésta, si λ/h es menor que 2, el modo de progresión sería andando, si está entre 2 y 2.9 sería considerado como un trote y por encima de 2.9, una carrera. ¿Cómo era en realidad la marcha de estos dinosaurios?

La experiencia revela que en la gran mayoría de los casos las formas bípedas utilizaban la marcha tranquila ($\lambda/h < 2$), siendo el trote o la carrera realmente fenómenos aislados (Thulborn, 1989). Aún así, se conocen casos en los que se han registrado velocidades mayores (hasta 15 km/h), como en el Cretácico medio de Queensland, Australia (Thulborn y Wade, 1979). En los dinosaurios cuadrúpedos la velocidad habitual de marcha era probablemente el caminar y quizás, al menos en los grandes saurópodos, les resultara realmente difícil una auténtica carrera debido a su elevada biomasa y, en algunos casos, a la diferencia en la longitud de sus miembros anteriores con respecto a los posteriores (particularmente acusado en el caso de los estegosaurios o algunos saurópodos) (Thulborn, 1989).

Es curioso observar cómo en la mayoría de los rastros pertenecientes a dinosaurios bípedos las icnitas aparecen giradas hacia el interior de la línea media de la pista (rotación negativa). Este andar “zambo” lo comparten ambos grupos: terópodos y ornitópodos. Uno podría esperar que, debido a la diferente constitución anatómica de sus pelvis, el patrón de locomoción fuese diferente. En realidad no es así. Esta similitud en el modo de marcha es un claro fenómeno de convergencia. La explicación precisa no parece clara, quizás sea debida a un giro de la cadera en cada paso, al mismo tiempo que la cola se balancea. Esto quizás provocara que, para mantener un correcto equilibrio, el apoyo del pie sufriera una ligera desviación hacia el interior. Este patrón de locomoción no se produce en los dinosaurios cuadrúpedos, como los saurópodos. En este caso, debido a la constitución anatómica del animal, no existe giro de cadera ni balanceo de la cola, al menos en la misma magnitud. Las icnitas, por tanto, aparecen giradas hacia fuera de la línea media de la traza (rotación positiva).

Otro de los aspectos donde las icnitas se muestran realmente esclarecedoras es en el modo de locomoción de los ornitópodos. Algunos autores han sugerido que los grandes iguanodóntidos y hadrosaurios eran cuadrúpedos optionales, es decir, andaban sobre las cuatro extremidades aunque sólo temporalmente. Probablemente, el grado de apoyo en las manos fuera de mucha menor intensidad que en los pies. Debido a que nadie pudo presenciar en directo la marcha de un dinosaurio, el único modo de verificar esto es mediante el análisis de sus rastros. Las evidencias muestran que la gran mayoría de las trazas presentan una locomoción bípeda pero, no obstante, existen claros ejemplos de rastros que son testigo de un modo de progresión cuadrúpeda (Lockley, 1987; Leonardi, 1979; Norman, 1980). En efecto, el apoyo de las manos se produce en mucho menor grado que el de los pies, debido a que el centro de gravedad está mucho más retrasado que en un cuadrúpedo obligado. Este retraso podría llevar el centro de gravedad prácticamente a la altura de la pelvis, es decir, mucho más que en las aves modernas. De este modo, el movimiento de los miembros en los dinosaurios bípedos sería más semejante al humano que al de las aves (Alexander, 1989).

Muchos autores piensan que, al menos en algunos grupos, los dinosaurios eran formas gregarias. Las evidencias proceden de los hallazgos de esqueletos de numerosos individuos pertenecientes a la misma especie en un lugar común. Ejemplos de esto los constituyen Bernissart (Bélgica) donde fueron hallados en una mina de carbón 23 esqueletos completos de *Iguanodon*



Fig. 63. A: Vista general del yacimiento de Los Cayos (yacimiento protegido por Iberduero). El rastro de la parte izquierda de la fotografía es el que se exhibe en la exposición *Dinosaurios*.

bernissartensis o los depósitos “bone-beds” de Montana, Wyoming y Alberta. Una de las evidencias más notorias la constituyen precisamente las icnitas. Muchas veces aparecen afloramientos con grupos de rastros que presentan un sentido de progresión relativamente común. Uno de los más interesantes fue citado por Bird en 1944, quien descubrió un total de 23 rastros de saurópodos marchando conjuntamente. Bakker (1968) pensó, incluso, que la manada responsable de estas icnitas presentaba una estructura social determinada, con los juveniles marchando en el interior del mismo y los adultos en la periferia. Semejante inferencia no parece hoy tan clara (Lockley, 1988), aunque el número de evidencias de gregarismo en yacimientos icnológicos es realmente impresionante y aparecen en todos los continentes (Fig. 63).

Los yacimientos que contienen icnitas de dinosaurios se extienden por casi todos los continentes. Señalamos a continuación los más notorios:



Fig. 63. B: Diversos rastros de dinosaurios terópodos en el yacimiento de Los Cayos (Cornago, La Rioja). Obsérvense las dos trazas con un sentido de avance paralelo. (Fotografías de la Sección de Minerología y Paleontología de Iberduero).

Triásico:

Valle de Connecticut
(Massachusetts, EE.UU.)
Stormberg (África del Sur)

Jurásico:

Purgatory River (Colorado, EE.UU.)
Moab (Utah, EE.UU.)
Barkhausen (Alemania)
Asturias (España)

Cretácico:

Glen Rose (Texas, EE.UU.)
Dakota Group (Colorado, EE.UU.)
Weald de Hastings (Inglaterra).
Formación Botucatu (Brasil)
Formación Yacoraite (Argentina)
Queensland (Australia)
Formación Enciso (España)

España presenta importantes yacimientos paleoicnológicos de dinosaurios, repartidos en dos áreas principales: Asturias, con afloramientos de edad Jurásico superior y el área de Cameros (La Rioja-Soria), cuyos yacimientos son del Cretácico inferior. Los afloramientos asturianos se extienden a lo largo de la costa cantábrica, entre Gijón y Ribadesella. En aquellos lejanos tiempos existió en la zona una importante llanura costera, tal vez alimentada por diferentes aportes fluviales. En estas grandes llanuras, las icnitas formadas tenían una alta probabilidad de preser-



Fig. 65 Icnita del Cretácico inferior de Cantabria, yacimiento recientemente descubierto. La huella fue producida por un terópodo de unos 4 m de longitud. Presenta un buen estado de conservación, pudiéndose reconocer características anatómicas de la planta del pie, así como impresiones de la piel. Longitud aproximada: 35 cm.

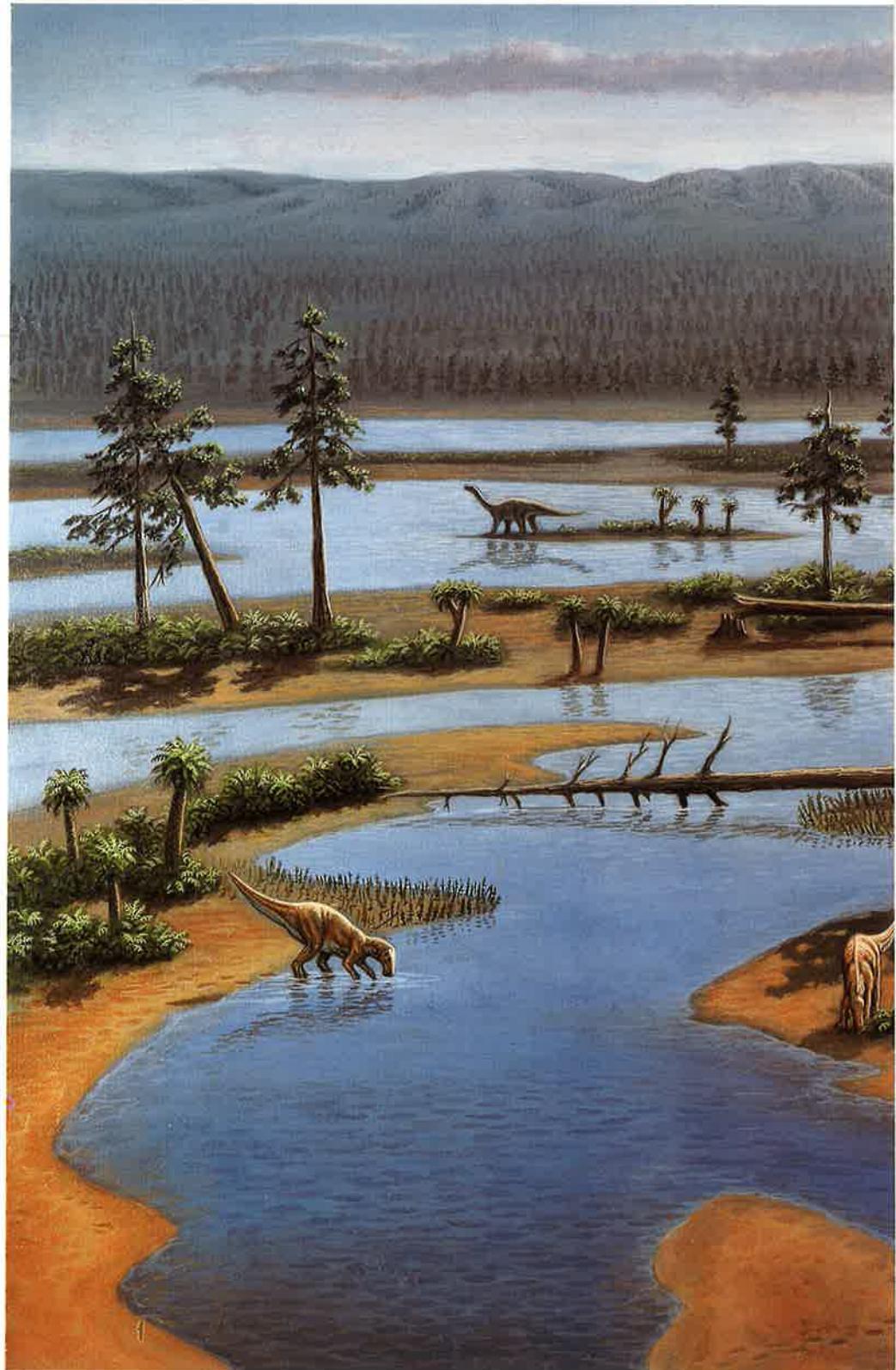


Fig. 66. Reconstrucción paleoambiental de La Rioja hace 120 millones de años. La variedad de huellas conservadas reflejan la gran diversidad de dinosaurios que poblaron La Rioja durante el Cretácico inferior. Se trata de uno de los yacimientos icnológicos más importantes de Europa.





Fig. 64. Icnita del afloramiento de Colunga-Lastres (Asturias). Estas improntas (de una longitud aproximada de 1,30 m) se atribuyen a un saurópodo de gran talla y son, hasta el momento, las mayores icnitas conocidas en el registro fósil.

vación. La región posee gran cantidad de huellas de dinosaurios que podemos generalizar como pertenecientes a tres grandes grupos: terópodos, saurópodos y ornitópodos (Valenzuela *et al.*, 1988). Las icnitas de saurópodos son particularmente interesantes debido a su relativa escasez en todo el mundo. Es especialmente impresionante el afloramiento de Colunga-Lastres (Sanz y Martín-Escorza, en prensa) donde existe un rastro cuyas icnitas traseras presentan una longitud aproximada de 1,30 m (Fig. 64).

Los afloramientos del área de Cameros se hallan englobados en las facies Purbeck-Weald, que se extienden a lo largo de diversas provincias: La Rioja, Soria, Burgos y Teruel. Estas facies comprenden a su vez un vasto período de tiempo y, aunque su datación no está plenamente consensuada, parecen abarcar desde el Jurásico superior hasta casi el Cretácico medio. En cualquier caso, la gran mayoría de icnitas parecen estar incluidas en la Formación Enciso, datada como Haueriviense-Barremiense, es decir, hace unos 130-120 millones de años del presente. Durante aquel tiempo, la zona de La Rioja y provincias adyacentes consistió en una inmensa llanura costera, tal vez un inmenso delta. Existen numerosos yacimientos de huellas de dinosaurios en esta área. En la provincia de Burgos se conocen dos: Salas de los Infantes y Reguviel de la Sierra. En la provincia de Soria, si bien existen numerosos afloramientos aislados, son tres los más importantes: Bretún, Santa Cruz de Yangüas y Villar del Río. Por el contrario, en la provincia de Teruel se conoce un afloramiento icnológico, situado en el término municipal de Galve. La mayor densidad de yacimientos se encuentra en La Rioja. Estos están repartidos en dos zonas: la Sierra de Cameros propiamente dicha y Rioja Baja, principalmente entre las cuencas de los ríos Cidacos y Alhama (Moratalla *et. al.*, 1989). Recientemente se ha descubierto un nuevo yacimiento en Cantabria, de donde procede el epirrelieve de la Fig. 65.

La gran mayoría de huellas cretácicas son tridáctilas y pertenecen a dinosaurios bípedos, tanto terópodos como ornitópodos. Por el contrario, son realmente escasas las icnitas de dinosaurios cuadrúpedos, que en general han sido atribuidas a saurópodos. Es claro que las icnitas son un indicador de la composición faunística que pobló La Rioja durante el Cretácico inferior (Fig. 66) y que la casi total escasez de restos directos obliga a realizar esta estimación a partir de las mismas. No obstante, su identificación sólo puede ser llevada a cabo hasta un nivel de familia como máximo.

Existen tres morfotipos básicos en La Rioja que pueden ser identificados como pertenecientes a dinosaurios ornitópodos (Fig. 67). El primer tipo OR1, que podemos hallar en el yacimiento de La Magdalena, Prejano, (Fig. 68) corresponde a un rastro de gran talla (55-60 cm de longitud). Los dedos son muy cortos, anchos y redondeados. La región plantar es muy extensa y el talón prácticamente semicircular. Tanto en los dedos como en la región plantar existen unas amplias almohadillas. El contorno general de la icnita podría inscribirse en un círculo. Otro tipo (OR2) es una icnita de menor talla (aproximadamente 30-40 cm de longitud). Los dedos, de terminación redondeada, presentan una mayor robustez y alargamiento que en el tipo anterior (Fig. 69). En general, la huella es más estilizada y el talón ligeramente más alargado. En algún caso pueden existir almohadillas, tanto en los dedos como en el talón. Estas icnitas aparecen

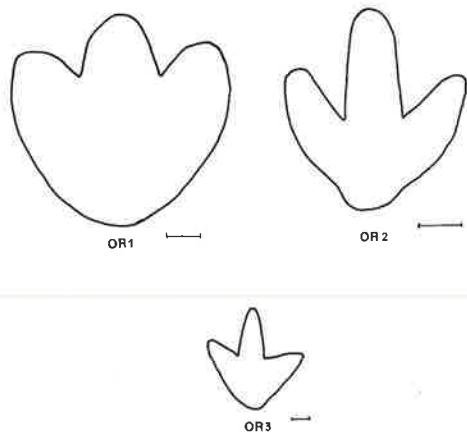


Fig. 67. Esquema de los diferentes morfotipos icnológicos hallados hasta la fecha en La Rioja, atribuibles a dinosaurios ornitópodos. OR1: Icnita de gran talla, subcircular con dígitos anchos, cortos y redondeados (yacimiento de La Magdalena, Préjano). OR2: Huella de relativa menor talla y dígitos más estilizados. En la figura, icnita procedente de Los Cayos, Cornago. OR3: Huella de pequeño tamaño atribuida a un ornitópodo juvenil o a una especie adulta de pequeña talla. En la figura, icnita procedente del yacimiento de Los Cayos, Cornago. Escala: 10 cm.



Fig. 69. Vista general del rastro del afloramiento de Valdeté (Préjano, La Rioja) y detalle de una de las huellas (tipo OR2). (Fotografías de la Sección de mineralogía y Paleontología de Iberduero.)



Fig. 68. Rastro de icnitas tipo OR1 del yacimiento de La Magdalena (Préjano, La Rioja). Obsérvese el pequeño tamaño relativo de los dígitos, la gran superficie plantar y la forma, en general, subcircular de las improntas. Véase también fig. 74. (Fotografía de la Sección de Mineralogía y Paleontología de Iberduero.)





Fig. 70

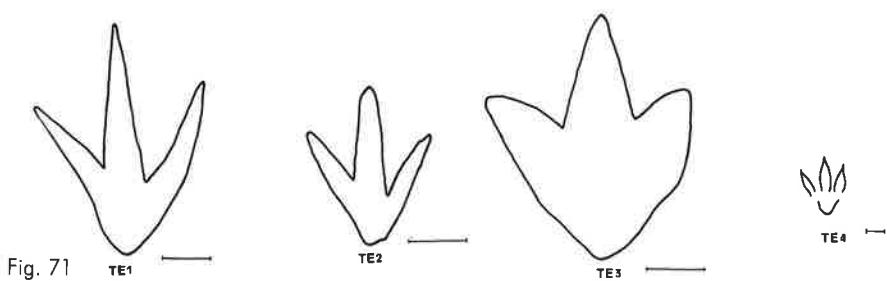


Fig. 71



Fig. 72 A



Fig. 72 B



Fig. 73



Fig. 74

Fig. 70. Icnita tipo OR3 procedente del yacimiento de Los Cayos (Cornago, La Rioja) de identificación dudosa. Este tipo puede atribuirse a un dinosaurio terópodo de pequeña talla o a un pequeño ornitópodo (tal vez un hipsilofodóntido). Se estima que el dinosaurio que dejó la impronta tendría de 2 a 3 m de longitud. Ver también fig. 75. (Fotografía de la Sección de Minerología y Paleontología de Iberduero).

Fig. 71. Esquema de los diferentes morfotipos icnológicos atribuibles a terópodos, hallados hasta la fecha en La Rioja. TE1: Yacimiento de Valdecevillo, Enciso. TE2: Yacimiento de El Villar. TE3: Yacimiento de Los Cayos, Cornago. TE4: Yacimiento de Valdevajes, Grávalos. Véase texto para una mayor explicación.

Fig. 72. A: Icnita de terópodo (tipo TE1) del yacimiento de Valdecevillo (Enciso, La Rioja). Este dinosaurio carnívoro tendría unos 6 m de longitud. Obsérvese la relativa estilización de los dígitos.

Fig. 72. B: Vista general del rastro (yacimiento protegido por Iberduero). (Fotografías de la Sección de Mineralogía y Paleontología de Iberduero.)

Fig. 73. Icnita (tipo TE2) de un terópodo de unos 4 m de longitud, procedente del yacimiento de El Villar (La Rioja).

Fig. 74. Icnita (tipo TE3) de un terópodo de unos 4 a 5 m de longitud, procedente del yacimiento de Los Cayos (Cornago, La Rioja).

Fig. 75. Icnita (tipo TE4) del yacimiento de Valdevajes (Grávalos, La Rioja). Esta huella, lo mismo que la de la Fig. 70 de Los Cayos (Cornago), pueden ser atribuidas a un dinosaurio terópodo de pequeña talla o a un pequeño ornitópodo (tal vez un hipsilofodóntido). Véase texto para una mayor explicación. (Fotografía de la Sección de Minerología y Paleontología de Iberduero).

Fig. 76. Las icnitas del yacimiento de La Magdalena (Préjano, La Rioja) pertenecen a un ornitópodo osteológicamente desconocido. A: Autópodo posterior de *Iguanodon bernissartensis* en vista anterior (redibujado de Norman, 1980). A': Icnita atribuida a *I. bernissartensis* (según Dollo, 1883). B: Reconstrucción hipotética del autópodo posterior del ornitópodo responsable de las huellas de La Magdalena. Vista anterior. Obsérvese la relativa mayor robustez de la totalidad de elementos autopodiales en relación a *I. bernissartensis*. B': Icnita dibujada según la media paramétrica de las huellas que componen la traza de La Magdalena (según Moratalla *et al.*, 1988b).



Fig. 75

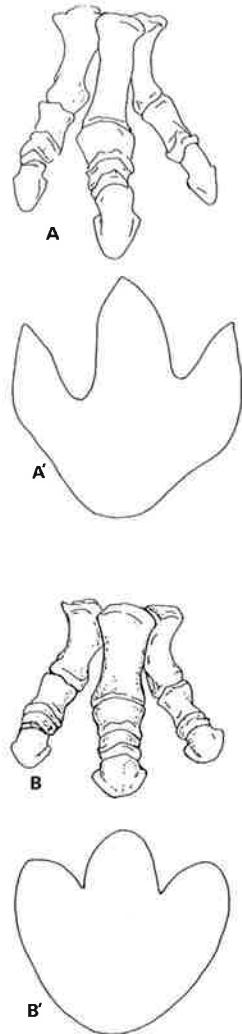


Fig. 76

en numerosos afloramientos. Un ejemplo claro es el yacimiento de Valdeté (Préjano). El tipo OR3 está formado por icnitas de pequeña talla (longitud media de 15 a 24 cm). Estas huellas podrían pertenecer a dinosaurios juveniles de ornitópodos, o bien a especies adultas de pequeña talla. No obstante, su identificación no es un asunto por el momento plenamente resuelto, ya que podrían haber sido causadas por juveniles de terópodos (con cuyas icnitas de media y gran talla a menudo aparecen asociadas) (Munilla, Cornago, etc.) (Fig. 70).

Las icnitas identificadas como terópodos, muy abundantes en toda la zona, deben pertenecer, por razones de morfología y edad, a carnosaurios de la familia Megalosauridae. Hemos distinguido, hasta el momento, cuatro morfotipos (Fig. 71). El tipo TE1 es una icnita tridáctila de gran talla (aproximadamente 50 cm de longitud). Los dedos son largos, delgados y de terminación distal acuminada. La superficie plantar es muy reducida y normalmente existen impresiones de garras en los dedos. Este tipo está bien representado en el yacimiento de Valdecevillo (Enciso) (Fig. 72). El tipo TE2 presenta una menor talla (longitud aproximada 30 cm). Los dedos son largos y robustos, con impresiones de garras en los mismos. Esta huella está muy bien representada en los yacimientos de El Villar y Munilla (Fig. 73). Las icnitas del tipo TE3 son de media y gran talla, con unos dígitos más robustos que los anteriores y una mayor superficie plantar. El tamaño, generalmente, está comprendido entre las dimensiones de los tipos TE1 y TE2. Son comunes las impresiones de garras en la zona distal de los dedos. Este morfotipo está bien representado en el yacimiento de Los Cayos (Cornago) (Fig. 74). El morfotipo TE4 es más problemático. Es característico del afloramiento de Valdevajes (Grávalos) (Fig. 75). Si bien estas icnitas, cuyos dedos son relativamente estilizados y de terminación distal acuminada, han sido interpretadas como producidas por pequeños dinosaurios terópodos (quizá, incluso, celurosaurios), existe otra explicación alternativa. Podrían ser el producto de un grupo de pequeños ornitópodos. Esta interpretación está reforzada por la presencia de restos directos de *Hypsilophodon* en la zona. Efectivamente, en estas formas de pequeña talla, la terminación distal de las falanges ungueales no es tan redondeada como en las formas mayores y más derivadas (evolucionadas), y las impresiones de los dedos pueden ser más estilizadas, en concordancia con una forma relativamente más grácil. Estas interpretaciones son fiel reflejo de las, a veces, tremendas dificultades en la identificación de las icnitas, problemática acentuada por la ausencia de restos directos asociados.

Evidentemente los diferentes morfotipos icnológicos descritos permiten estimar la composición faunística de la zona durante el Cretácico inferior, es decir, qué tipos de dinosaurios habitaron el área. Así, tenemos al menos dos grandes formas de iguanodóntidos (tipos OR1 y OR2). El tipo OR2 puede ser identificado como un iguanodóntido cuya morfología y dimensiones serían cercanas a las del género *Iguanodon*, muy abundante en el Cretácico inferior europeo. Por el contrario, el tipo OR1 pertenece a un ornitópodo que, por el momento, permanece desconocido en el registro fósil desde el punto de vista de sus restos directos. El autópodo responsable de la icnitas de La Magdalena presentaría unos dedos muy cortos y robustos (Fig. 76), con falanges y metatarsales relativamente más cortos que la forma más graviportal de iguanodóntidos.

dóntido hasta ahora descubierta en el registro fósil: *Iguanodon bernissartensis* (Moratalla *et al.*, 1988b). Los terópodos fueron relativamente abundantes en La Rioja durante el Cretácico inferior. Si, efectivamente, las icnitas del área pertenecen a megalosáuridos, existieron, al menos, tres formas diferentes. Un carnosauro de gran talla, con 7-8 m de longitud, armado con finas garras en sus pies (tipo TE1) y otra forma más pequeña (5-6 m de longitud), con autópodos mucho más robustos (tipo TE3). Además, existiría otro megalosáurido de menor talla (tipo TE2), muy abundante en los yacimientos riojanos.

Como se ve, una estimación profunda de la fauna riojana está muy lejos de conocerse. Serán necesarios numerosos estudios de la totalidad del área, para llegar a comprender y sintetizar tanto la composición faunística como las condiciones ecológicas y paleogeográficas de uno de los aspectos más impresionantes de la Paleontología en nuestro país.

NIDOS-CRIAS: SU COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

Joaquín Moratalla

L

A evidencia fósil sugiere que los dinosaurios eran ovíparos. Esta evidencia se basa fundamentalmente en los numerosos hallazgos de huevos y nidos que, en algún caso, incluso han conservado restos de embriones y/o juveniles.

Podría esperarse hallar huevos y cáscaras de huevos de dinosaurios durante casi todo el Mesozoico, es decir, paralelamente al registro de restos directos pero, en realidad, esto no ocurre así. En general, la mayoría de restos de huevos de dinosaurios que se conocen proceden del Cretácico superior. La excepción a este hecho es el hallazgo de pequeños huevos en el Triásico superior de Argentina pertenecientes al género *Mussaurus* (Bonaparte y Vince, 1979) y, por otra, hallazgos de cáscaras en el Jurásico inferior de Sudáfrica (Kitching, 1979), Jurásico superior de Colorado (Fig. 77) (Hirsch *et al.*, 1987), Cretácico inferior de Utah y Wyoming (Jensen, 1970) y Mongolia (Kurzanov y Mikhailov, 1989). Por el contrario, los hallazgos del Cretácico superior son relativamente abundantes. Uno de los más espectaculares fue realizado durante la expedición asiática de 1923, organizada por el American Museum of Natural History en el desierto de Gobi, Mongolia. Fueron descubiertos algunos nidos con numerosos huevos de los que, en algún caso, se recuperaron restos de embriones. Estos huevos se atribuyen al género *Protoceratops*. Importantes son igualmente los yacimientos del sur de Francia, con abundante material de huevos completos y cáscaras, que han sido atribuidos tanto a saurópodos como a ornitópodos. Otros yacimientos ya clásicos, aunque descubiertos más recientemente, son los del Cretácico superior de Montana (EE.UU.). Han dado lugar a espectaculares hallazgos de nidos con embriones y juveniles en su interior, pertenecientes al hadrosaurio *Maiasaura* y al



Fig. 77. Huevo de especie desconocida, muy deformado por el peso del sedimento. Posiblemente el nido tuviera forma de cuenco. Procede del Jurásico superior de Colorado (EE.UU.). (Cortesía del Museum of Western Colorado.)

hipsilofodóntido *Orodromeus*. Existen muchos otros yacimientos en el mundo, como Tremp (Lérida) o La Rosaca y Quintanilla del Coco (Burgos), Patagonia (Argentina) (Powell, 1985), China y la India.

Uno puede preguntarse cómo algo tan frágil se preserva a través de millones de años. Por supuesto, las partes blandas del huevo no presentan casi ninguna posibilidad de conservarse, salvo las excepciones que supone el hallazgo de restos esqueléticos del embrión dentro del huevo. Por consiguiente, el trabajo de descripción, identificación y estudio del material fósil ha de llevarse a cabo principalmente sobre la cáscara. Identificar, sin embargo, al dinosaurio responsable no es tarea fácil si no existen restos directos asociados. Su estudio, por consiguiente, necesita un conocimiento muy detallado de las estructuras de las cáscaras en los vertebrados actuales.

El estudio de los huevos fósiles de los dinosaurios, como de cualquier vertebrado, ha de abordarse desde tres puntos de vista: la macroestructura, la ultraestructura de la cáscara y las estrategias de puesta. La macroestructura hace referencia a la forma general del huevo, tamaño, ornamentaciones externas, etc. Los huevos de dinosaurios presentan un tamaño variable (aproximadamente entre 10 y 30 cm de diámetro) y podían ser esféricos o elongados. La superficie externa era nodular, estriada o con una serie de crestas de disposición relativamente longitudinal.

Los huevos de los dinosaurios poseían una cáscara rígida formada por carbonato cálcico. Este compuesto es el constituyente principal de las cáscaras de todos los huevos amnióticos conocidos, tales como los de tortugas, gekónidos, cocodrilos y aves. Mientras que las tortugas presentan este carbonato en forma de aragonito, en los demás grupos aparece en forma de calcita. El carbonato cálcico está organizado en diversas unidades cristalinas con una disposición yuxtapuesta (a modo de empalizada), lo que da lugar a la constitución de una cáscara rígida. Estas unidades cristalinas presentan dos partes principales (Fig. 78). Una, de muy pequeño tamaño, que está incluida en la parte superior de la membrana del huevo (membrana testácea) y que le sirve como "anclaje" (eisosferito). La otra parte, denominada exosferito, constituye la unidad cristalina propiamente dicha y está, a su vez, subdividida en dos partes principales: la zona mamilar y la zona columnar. La primera, de forma cónica, está en íntimo contacto con la membrana testácea. La zona columnar es mucho mayor y está formada por prismas de calcita con una disposición que varía en los diferentes grupos. Estas unidades cristalinas están en mayor o menor medida fusionadas. Entre las unidades se encuentran los canales para el intercambio gaseoso del embrión con el exterior, que pueden ser más o menos abundantes a la vez que presentar diversos morfotipos. Existen cuatro grandes tipos de cáscaras (Fig. 79): 1) testudoides, 2) cocodriloideos, 3) dinosauroideos y 4) ornitoides. El primero es característico de las tortugas, con unidades cristalinas relativamente bajas y anchas y carbonato cálcico en forma de aragonito. En los cocodrilos (tipo cocodriloide) estas unidades son bajas y subtriangulares. En el grupo ornitoide, presente en las aves, las unidades cristalinas son altas, estrechas y fuertemente fusionadas entre sí. Los canales para el intercambio gaseoso son delgados, rectos y, en general, relativamente escasos.

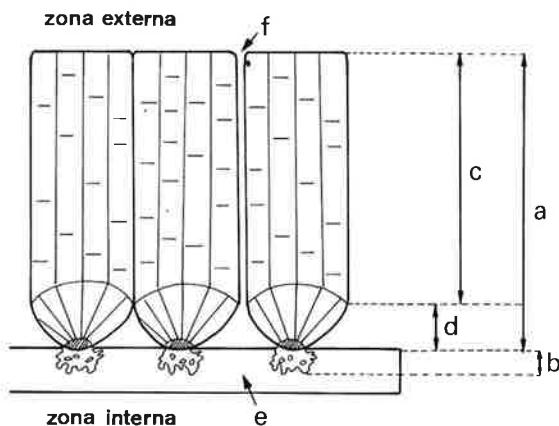


Fig. 78. Esquema de la constitución de la cáscara del huevo y morfología de una unidad cristalina en las ovejas modernas. a: exosferito; b: eisosferito; c: zona columnar; d: zona mamilar; e: membrana testácea (del huevo); f: canal para el intercambio gaseoso del embrión con el exterior.

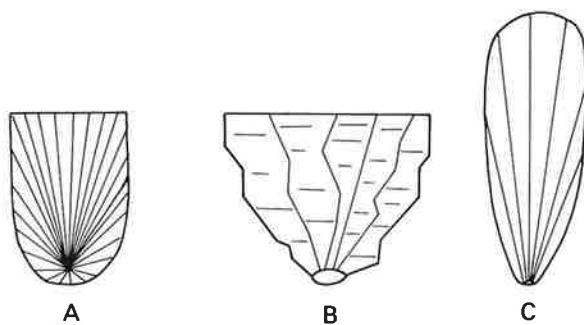


Fig. 79. Esquema de los diferentes tipos de unidades cristalinas constituyentes de los huevos amnióticos de cáscara rígida. A: Testudoide. B: Cocodriloide. C: Dinosauroide. D: Ornitoide.

Fig. 81. Huevo atribuido a titanosaurio procedente de la Cuenca de Tremp (Lérida). El diámetro del mismo es aproximadamente de 25 cm. Obsérvese el aspecto nodular externo de la cáscara (cortesía del Institut für Paläontologie de Berlín, Alemania).



Fig. 82. Nido de *Protoceratops* procedente del Cretácico superior de Mongolia. Obsérvese la morfología elongada de los huevos y su disposición circular (cortesía del Field Museum de Chicago, EE.UU.).

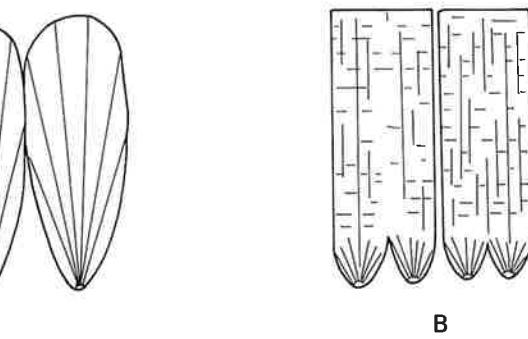


Fig. 80. Esquema de los dos tipos principales de cáscaras de dinosaurios (tipo dinosauroide). A: Esferulítico. B: Prismático.



Es fácil entender que la amplia variabilidad existente en los dinosaurios se vea reflejada en los tipos de huevos y en la estructura de las propias cáscaras (tipo dinosauroide). Se han realizado diversos intentos de clasificación de éstas, basados tanto en la forma de las unidades cristalinas como en la disposición de los canales. Así, podemos distinguir dos grandes tipos: esferulítico y prismático (Fig. 80). En el primero, las unidades cristalinas pueden ser altas y en general presentan poco grado de fusión entre sí. Los canales pueden ser rectos o más o menos sinuosos. Suelen ser cáscaras muy gruesas, oscilando entre 1 y 3 mm, a veces incluso de 5 mm. La superficie externa de estos huevos es nodular (Fig. 81), como en los huevos atribuidos a saurópodos (procedentes de España, sur de Francia, Argentina, India), o con crestas (como los huevos de hadrosaurios de Montana). En el tipo prismático las unidades son altas y estrechas, muy fusionadas, y la superficie externa suele ser más lisa, bien con estrías (huevos de hipsilofodóntidos de Montana) o con crestas (huevos de *Protoceratops* de Mongolia). La cáscara suele ser más fina que en los huevos esferulíticos.

Es difícil imaginarse cómo pondrían los huevos los dinosaurios, en qué ambientes, cómo cuidarían de los pequeños, si éstos eran o no alimentados por los padres, en definitiva, cuál sería la estrategia reproductora y de puesta. Para lograr responder a alguna de estas preguntas hemos de recurrir al registro fósil, ¿qué nos dice éste? Aunque sólo conocemos una mínima parte, podemos considerar que en los dinosaurios existen dos tipos principales de puesta: el nido circular y la puesta alineada (que puede ser en línea recta o en arco).

Las primeras estructuras de nidificación de dinosaurios que fueron descubiertas en el registro fósil corresponden al Cretácico superior de Mongolia, y son atribuidas al género *Protoceratops* (Fig. 82). Los huevos de este pequeño dinosaurio son elongados y con una longitud entre 15 y 20 cm. En general, uno de los polos suele ser más agudo que el otro. El nido consiste en una depresión circular de aproximadamente 1-1,5 m de diámetro, con los huevos dispuestos según un patrón circular. Probablemente cada nido tuviera de 30 a 35 huevos estando distribuidos en tres niveles, siendo el inferior el que corresponde a la zona central del nido. Esta estructura en forma de depresión circular sugiere una conducta de excavación por parte de los progenitores aunque podrían haber aprovechado, total o parcialmente, la propia topografía del terreno. La disposición de los huevos dentro de los nidos indica que no han sido depositados al azar, sino en base a una estrategia previa en círculos concéntricos. Esto sugiere una rotación progresiva de la hembra durante la deposición. Es probable que ésta pusiera el primer círculo central en la parte más profunda del nido, los cubriera con una ligera capa de arena y, a continuación, depositara el círculo más externo hasta completar la puesta (Granger, 1936). La disposición definitiva de los huevos puede ser consecuencia directa de la deposición aunque no habría que descartar reajustes posteriores, quizás con el pico o con las manos.

Los hallazgos de nidos y huevos de dinosaurios en el Cretácico superior de Montana sugieren estrategias de puesta ligeramente diferentes. El hadrosaurio *Maiasaura peeblesorum* ponía sus huevos en nidos más o menos circulares de unos 2 m de diámetro. Los huevos presentan una forma elipsoidal asimétrica y su longitud es aproximadamente de 20 cm. La superficie externa presenta finas crestas con una orientación preferentemente longitudinal. La disposición de los huevos en el interior del nido no es bien conocida a causa de que éstos suelen aparecer muy fragmentados. Uno de los nidos fue hallado con once individuos juveniles en su interior (Horner y Makela, 1979). Lo curioso es que éstos presentaban un desgaste dental relativamente acusado, indicando que habían estado alimentándose en el propio nido, quizás durante un período más o menos prolongado de tiempo. Esto también es confirmado por el estado altamente fragmentario de los huevos en el interior del nido. Estos factores han llevado a pensar que existieron cuidados parentales relativamente complejos entre estos hadrosaurios. Otro hecho sumamente interesante es que los nidos no aparecen aislados sino situados próximos entre sí, lo que sugiere una estrategia de nidificación colonial. La distancia entre los nidos es de unos 7 m, es decir, aproximadamente el tamaño de un adulto, lo que permitiría la "circulación" dentro de la colonia. Así, podría pensarse que la población adulta cuidaría de la totalidad de la misma (Horner, 1982). Si esto es cierto, *Maiasaura*, y quizás también otros hadrosaurios, presentó un



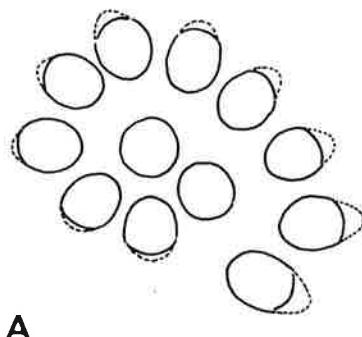
Fig. 83. Reconstrucción de un nido de *Parasaurolophus* (ideado y fabricado por Dinamation Int. Corp.). No se han encontrado aún nidos de este grupo, pero se supone que estos dinosaurios tendrían un comportamiento similar al de *Maiasaura* (ver texto).



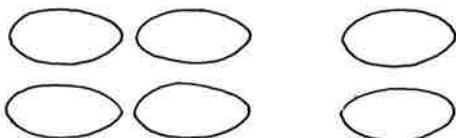
Fig. 84. Nido del hipsilofodóntido *Orodromeus makelai*. Los huevos eran colocados en el nido verticalmente, hundidos hasta la mitad en un substrato blando y con una disposición en espiral. Las crías abandonaban el nido al nacer (cortesía del Museum of the Rockies, Bozeman, Montana, EE.UU.).

elevado grado de integración social y unas pautas de comportamiento relativamente complejas y elaboradas.

El hipsilofodóntido *Orodromeus makelai* ponía sus huevos según un patrón circular de aproximadamente 1 m de diámetro, aunque quizás los huevos fueran depositados en el suelo sin realizar o acondicionar ningún tipo de excavación (Horner, 1988). Los huevos de *Orodromeus*, aunque más alargados que los de *Maiasaura*, presentan también una forma elipsoidal asimétrica con una longitud en torno a los 15 cm. La superficie externa, relativamente lisa, presenta finos surcos de disposición longitudinal, estando menos marcados en las áreas polares. La disposición de los huevos en el nido presenta un patrón que parece espiral (Fig. 84). Los huevos se encuentran en posición verticalizada, semienterrados por el polo más agudo y ligeramente inclinados hacia el centro del nido (Fig. 85). El número de huevos en cada nido es variable, aunque en los mejor conservados es de 12 ó 24, lo que ha llevado a pensar que la puesta típica estaría constituida por 12 huevos, y los nidos con 24 quizás fueran el resultado de dos puestas (Horner, 1984). El patrón en espiral parece consecuencia de una estrategia relativamente compleja. Podemos imaginar a la hembra girando sobre sí misma a la vez que deposita un huevo tras otro, pero parece improbable que éstos queden en su lugar definitivo sin un reajuste posterior con las manos o con el hocico. Al igual que ocurría con los nidos de hadrosaurios, los de hipsilofodóntidos aparecen también formando una colonia. Igualmente, la distancia entre los nidos es de unos 3 m, equivalente a la longitud de un adulto. Por otra parte, es probable que estos animales retornaran al área de anidamiento periódicamente. En general, los huevos que



A



B

Fig. 85. Esquema de la disposición de los huevos efectuado A: por *Orodromeus* en el nido, en disposición espiral; B: por *Troodon*, en filas dobles alineadas.



Fig. 86. Huevo del terópodo *Troodon*. Estos dinosaurios no construían nidos. Depositaban los huevos en el suelo colocándolos en filas paralelas (cortesía del Museum of the Rockies, Bozeman, Montana, (EE.UU)).

han sufrido eclosión aparecen con la mitad inferior relativamente bien conservada, lo que indica que los recién nacidos abandonaban prácticamente de inmediato el propio nido (formas nidí-fugas).

Como puede observarse, estos tres patrones de nidificación, es decir, mediante la construcción de un nido, parecen propios de los dinosaurios ornitisquios. Por el contrario, en los saurisquios las estrategias de puesta podrían ser diferentes.

Los huevos que ponían los titanosauros suelen ser esféricos (Fig. 81), pudiendo presentar un gran tamaño. La superficie externa es nodular y pertenecen al grupo denominado esferulítico, con canales de aireación rectos y relativamente abundantes. Aparecen en pequeños grupos constituidos normalmente por 6 u 8 huevos en formaciones o nidos circulares, sin que exista una disposición geométrica clara de los huevos en su interior. Según Kerourio (1981) el nido presentaría unos 20-40 cm de profundidad y tendría un aspecto general de cono invertido. Por otra parte, estos nidos suelen aparecer en grupos (Powell, 1985; Jain, 1989), lo que podría sugerir un comportamiento de nidificación colonial.

Otra estrategia de puesta hallada también en huevos supuestamente pertenecientes a titanosauros, consiste en la deposición de los huevos en arcos circulares que, si los prolongáramos, obtendríamos círculos de 15-20 huevos. El radio de estos círculos oscila entre 1,30 y 1,70 m (Beetschen, 1985). Es probable que la hembra adoptase una posición en cucillillas o incluso bípeda y girase sobre sí misma a la vez que fuera depositando los huevos que aparecen, por otra parte, orientados individualmente al azar en el substrato. Normalmente aparecen grupos de círculos, a veces solapados entre sí. La variación en el diámetro de estos círculos estaría en función del tamaño de la hembra.

Probablemente la estrategia de puesta más sorprendente de todas sea la realizada por el terópodo *Troodon*, (Fig. 26), del Cretácico superior de Montana. Este ponía sus huevos entre los nidos de *Orodromeus*. Estos huevos son ligeramente elongados, de unos 15 cm de longitud, y con una superficie externa nodular (Fig. 85 y 86). Los huevos aparecen tumbados en el sedimento y dispuestos en filas dobles alineadas, formando parejas y orientados en sentido longitudinal (Horner, 1984) (Fig. 85).

Respecto a los lugares predilectos para realizar sus puestas, aunque no se tiene un conocimiento muy preciso, los diferentes yacimientos sugieren que se trataba de ambientes continentales relativamente tranquilos, como orillas de lagos o de ríos, probablemente alejados de la costa o de fuertes corrientes. Así, por ejemplo, los afloramientos de Burgos sugieren la existencia de un sistema de lagos extensos y de poca profundidad. Ambientes parecidos podían haber sido testigos de las puestas de Montana e India, y quizá constituyera el ambiente habitual de reproducción en la mayoría de los dinosaurios.

ADAPTACION AL VUELO

ADAPTACION AL VUELO

José Luis Sanz

A

lo largo de la historia de la vida diversos grupos de animales han desarrollado estructuras que les permitieran la conquista del medio aéreo. Dentro de los vertebrados tres son los grupos principales que presentan esta notable adaptación: los murciélagos, los pterosaurios y las aves.

Los pterosaurios ("lagartos alados") pertenecen al grupo de reptiles conocidos como arcosaurios ("lagartos dominantes") y son parientes cercanos de los dinosaurios. Sus representantes más antiguos conocidos pertenecen al Triásico superior, hace unos 220 millones de años (Fig. 87) (Wild, 1978). Se extinguieron en la gran crisis biótica finicretácica (hace unos 65 millones de años). El conjunto de rasgos más notables de los pterosaurios son sus modificaciones esqueléticas convergentes (de aparición independiente) con las de las aves (Fig. 88). El esternón es ancho, con una quilla media. La región sacropélvica se fusiona en una estructura solidaria.

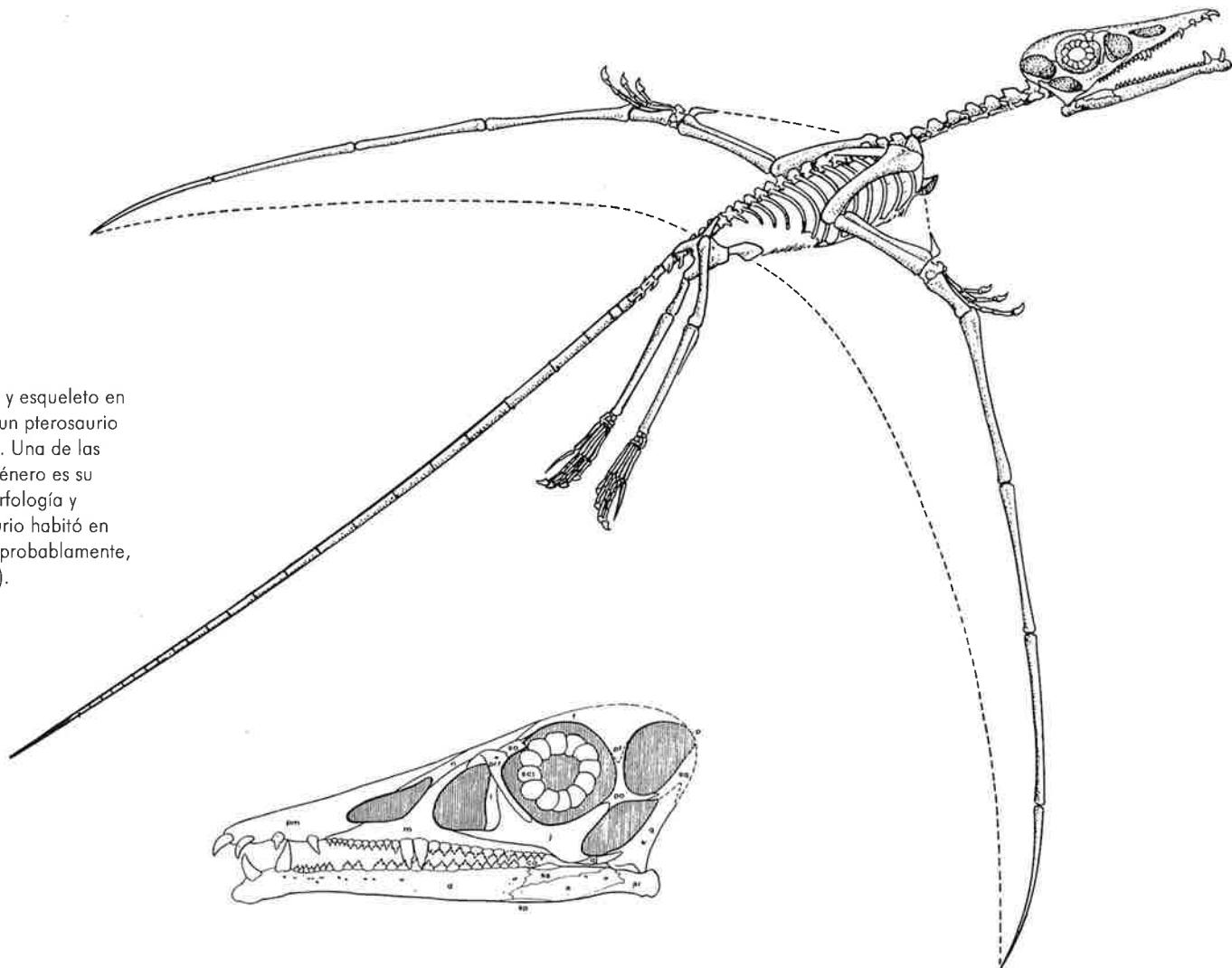


Fig. 87. Reconstrucción del cráneo y esqueleto en actitud voladora de *Eudimorphodon*, un pterosaurio primitivo del Triásico superior italiano. Una de las características más notables de este género es su acusada heterodontia (dientes de morfología y tamaño muy diferentes). Este pterosaurio habitó en regiones recifales y de lagunas y era, probablemente, comedor de peces (según Wild, 1978).

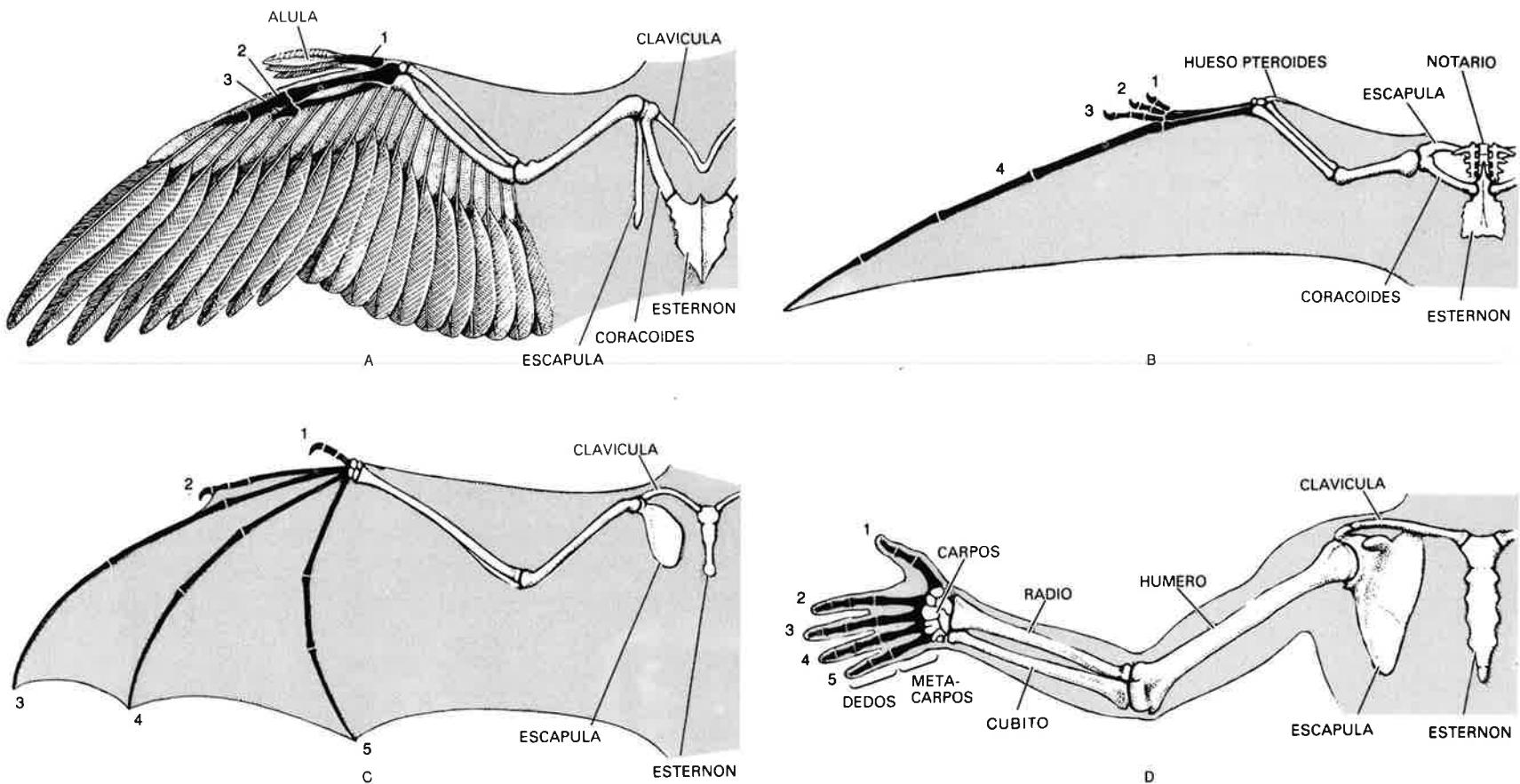


Fig. 88. Comparación de los soportes esqueléticos del ala en A: aves; B: pterosaurios y C: murciélagos con el correspondiente al brazo humano (D). Los pterosaurios, las aves y los murciélagos han desarrollado estructuras adaptadas a la función voladora. Todos ellos poseen un ala con diferentes soluciones estructurales.

Los huesos son huecos (neumatizados), apareciendo forámenes neumáticos que en las aves conectan sacos aéreos relacionados con el sistema respiratorio. Frente a estos rasgos análogos la estructura del ala en los pterosaurios es diferente tanto a la solución alcanzada por las aves como por los murciélagos. El ala está sustentada por el IV dedo de la mano, hipertrofiado, que extiende una membrana (patagio).

Uno de los rasgos más notables de los pterosaurios es su posible diversidad trófica, ya que existían formas entomófagas (comedoras de insectos), ictiófagas (consumidoras de peces), filtradoras de plancton e incluso quizás necrófagas (comedoras de cadáveres), como se ha sugerido para *Quetzalcoatlus*. El cerebro parece muy semejante al de las aves, especialmente en aquellas estructuras relacionadas con la vista. El tamaño de los pterosaurios fue también diverso. La mayoría de las formas presentan dimensiones entre las de una paloma y un buitre. No obstante, se conocen especialmente dos formas de un tamaño notable: *Pteranodon* (Fig. 89) y *Quetzalcoatlus* (Fig. 90). El primero podría alcanzar una envergadura alar de unos 5 m. Uno de sus rasgos característicos es el desarrollo en la zona superior del cráneo de una cresta diri-

gida en sentido posterior, que se ha interpretado como un posible recurso para regular la dirección del vuelo. *Quetzalcoatlus* es un enorme pterosaurio cuya envergadura ha sido calculada entre 12-17 m (Langston, 1978). Probablemente se trata del mayor animal dotado de alas que se conoce. Sus restos fueron hallados en Texas en sedimentos pertenecientes a la época final de la Era de los Dinosaurios. Uno de los interrogantes planteados ante el hallazgo de tan enormes animales alados es si realmente serían capaces de volar. Actualmente se cree que los pterosaurios de menor tamaño practicarían un vuelo batido, activo (Padian, 1985). Formas como *Pteranodon* y *Quetzalcoatlus* utilizarían probablemente para el vuelo las técnicas de remonte que aprovechan las corrientes ascendentes de aire cálido, como es común en diversos tipos de aves actuales de grandes dimensiones.

Hacia la mitad del extenso reinado aéreo de los pterosaurios surgen las primeras aves, lo que supuso probablemente la aparición de fenómenos de competencia entre ambos grupos. La investigación sobre las formas de reptiles que dieron lugar a las aves es todavía un punto controvertido de la actividad paleontológica, aunque existe en la actualidad un cierto consenso en considerar a los dinosaurios terópodos como los antecesores de los vertebrados voladores por excelencia. Hasta finales de los años 60 la ortodoxia predominante consideraba a las aves directamente procedentes de los arcosaurios más primitivos, los "tecodontos". Otros autores han propuesto a los dinosaurios ornitisquios como grupo ancestral. Aunque la estructura pélvica entre los ornitisquios y las aves es semejante, debe tratarse de un fenómeno de convergencia. A comienzos de los años 70 el paleontólogo inglés A. Walker sugirió que los cocodrilos y las aves compartirían un antecesor común cercano, con lo que aquéllos podrían considerarse como un estadio "congelado" en el proceso evolutivo que conduce a las aves.

Los trabajos de J. Ostrom han aportado una amplia información que apunta a los dinosaurios carnívoros como antecesores de las aves. Durante el proceso evolutivo de los terópodos multitud de caracteres normalmente considerados como típicamente avianos hacen aparición: desarrollo de largas extremidades posteriores con pies dotados de tres dedos, esternón osificado, aparición de clavículas unidas (fúrcula o hueso del deseo) o tendencia a la neumatización de los huesos. Algunos terópodos, como *Avimimus*, del Cretácico de Mongolia, presentan rasgos sorprendentemente avianos, aunque algunos quizás pudieran ser interpretados como un fenómeno de convergencia. Según S. M. Kurzanov, *Avimimus* tendría plumas, lo que supondría su posible interpretación como un ave primitiva. No obstante, no existe evidencia rigurosa para sustentar tal hipótesis.

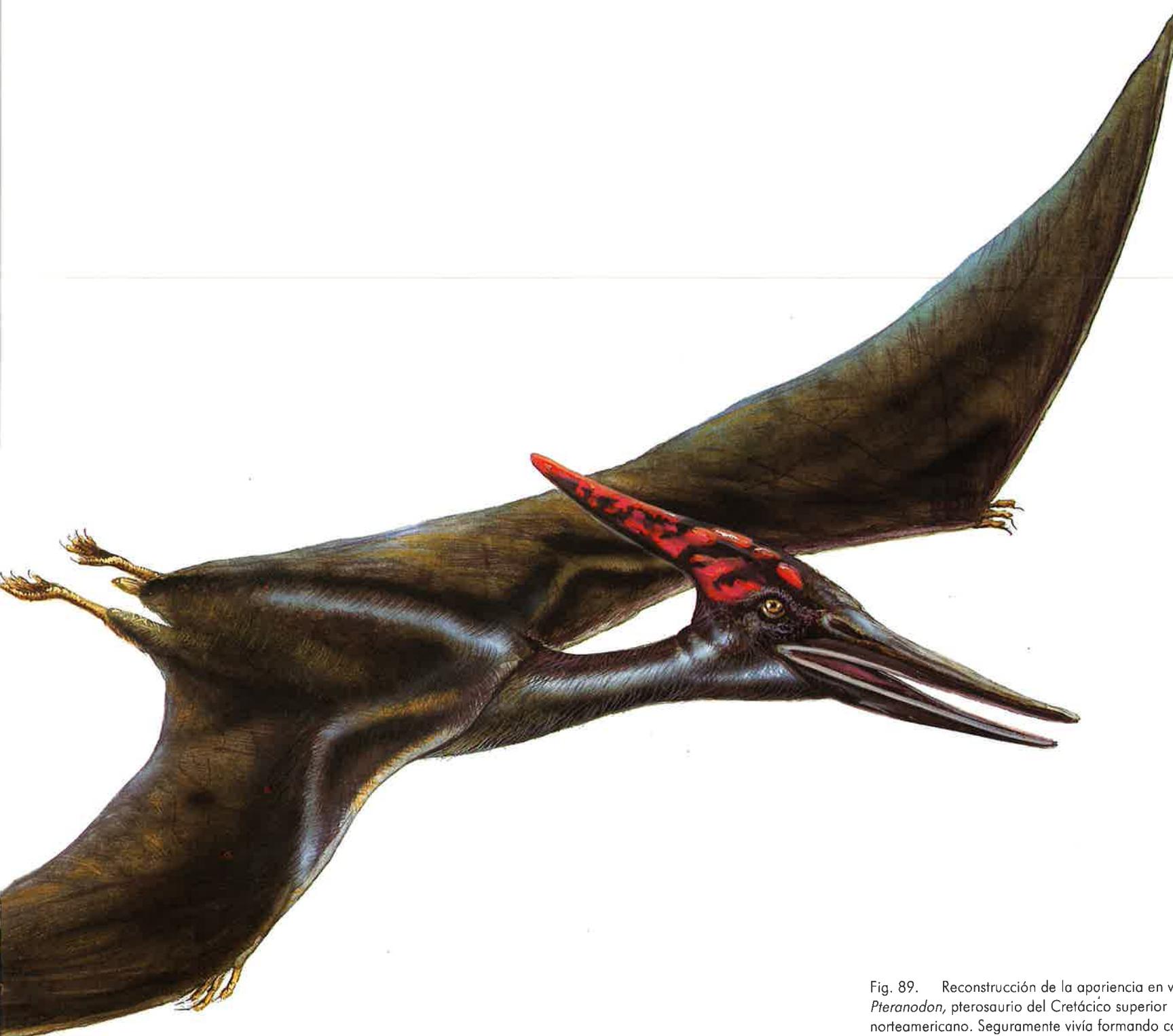


Fig. 89. Reconstrucción de la apariencia en vida de *Pteranodon*, pterosaurio del Cretácico superior norteamericano. Seguramente vivía formando colonias en áreas costeras, como los albatros actuales.

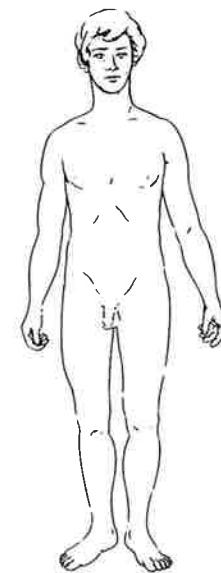
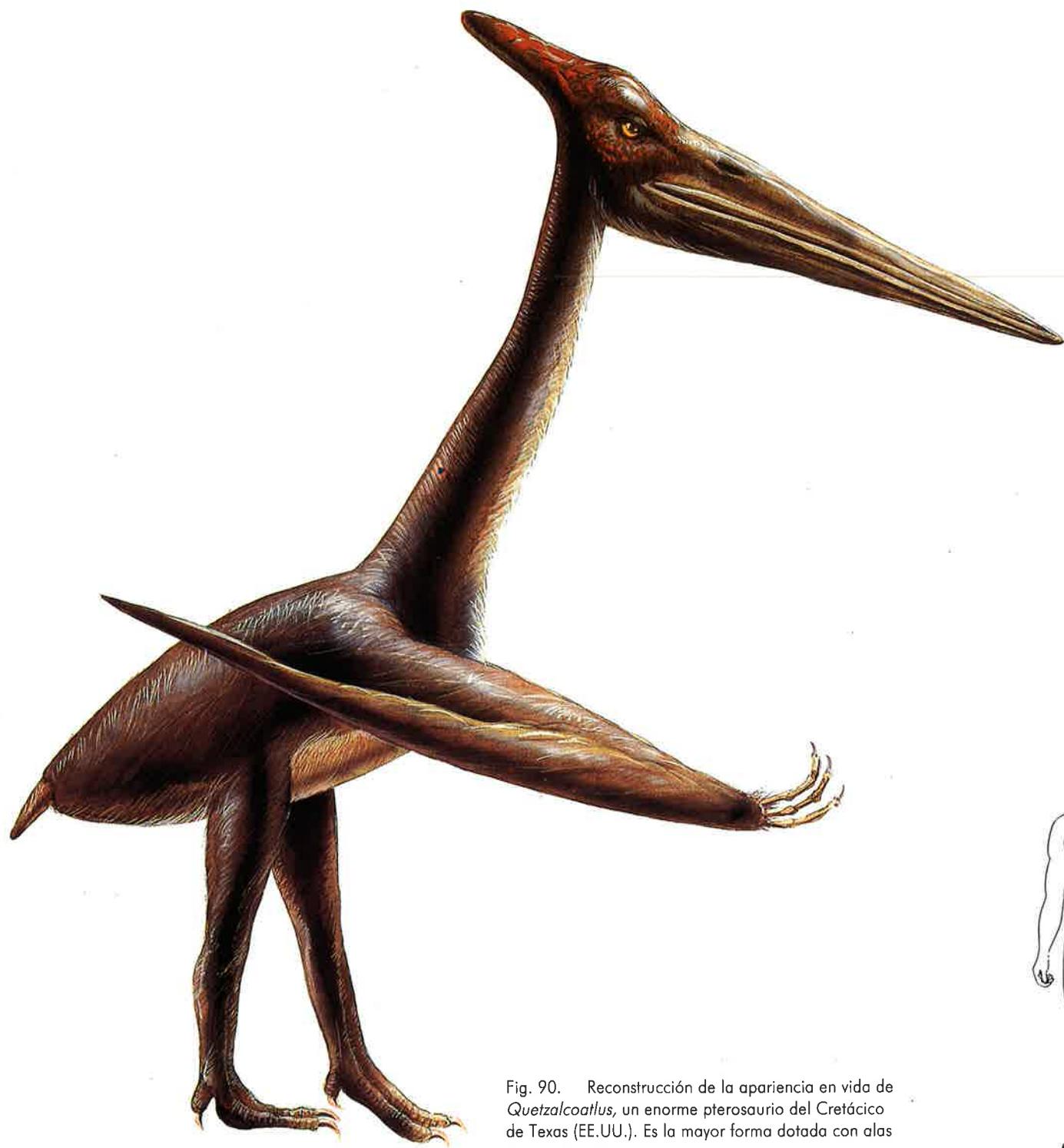


Fig. 90. Reconstrucción de la apariencia en vida de *Quetzalcoatlus*, un enorme pterosaurio del Cretácico de Texas (EE.UU.). Es la mayor forma dotada con alas que se conoce.



Fig. 91. A y B: Reconstrucción de la apariencia en vida de *Archaeopteryx*, el ave más antigua que se conoce (Jurásico superior). Estructuralmente puede ser considerada como un pequeño dinosaurio con plumas. Es probable que tuviera limitaciones en su vuelo.

El primer arcosaurio conocido en el registro fósil que presenta de forma indudable plumas es *Archaeopteryx*, de los yacimientos del Jurásico superior (hace unos 150 millones de años) de Solnhofen, Alemania. Junto con este carácter, *Archaeopteryx* conserva rasgos heredados de sus antecesores terópodos, como la persistencia de dientes y un larguísimo apéndice caudal (Fig. 91), rasgos desaparecidos en las aves modernas. Se ha especulado sobre el posible grado de habilidad voladora de *Archaeopteryx*, con posturas muy diversas por parte de los especialistas. Uno de los primeros problemas planteados es la investigación sobre el proceso evolutivo que dio lugar a la aparición de *Archaeopteryx*. Como respuesta a este problema existen dos posturas principales. La primera considera que el origen del vuelo en las aves pasa por una serie de estadios de transformación de formas arborícolas-planeadoras-voladoras activas. La segunda se pronuncia por un proceso que suponga un antecesor bípedo corredor depredador, que utilizase sus alas para el salto en la carrera, con ventajas selectivas para atrapar determinadas presas voladoras (insectos) o escapar de sus posibles agresores.



Fig. 91 B

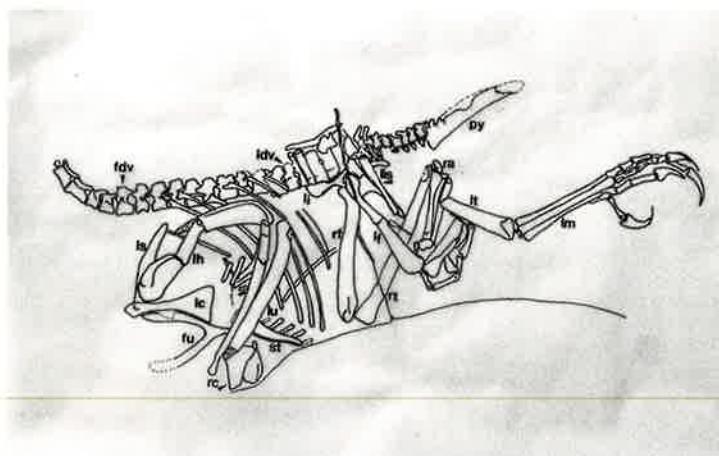


Fig. 92. A: *Iberomesornis romerali*, procedente del yacimiento del Cretácico inferior de Las Hoyas (Cuenca). Presenta rasgos típicos de sus antecesores dinosaurianos y otros propios de las aves modernas. Se trata de la primera ave del registro fósil que indudablemente efectuaba un vuelo activo. B: Esquema interpretativo de *Iberomesornis*. fdv: primera vértebra dorsal; fu: fúrcula; lc: coracoides izquierdo; Idv: última vértebra dorsal; lf: fémur izquierdo; lh: húmero izquierdo; li: íleon izquierdo; lis: isquion izquierdo; lm: metatarsales izquierdos; ls: escápula izquierda; lt: tibia izquierda; lu: ulna izquierda; py: pigostilo; ra: astrágalo derecho; rc: coracoides derecho; rf: fémur derecho; rt: tibia derecha; st: esternón.



Fig. 93. A y B: Reconstrucción de la apariencia en vida de *Iberomesornis romerali*. El tamaño y forma de la cabeza es conjetal, pero probablemente tendría dientes. El plumaje se ha reconstruido según el patrón conocido en *Archaeopteryx*.

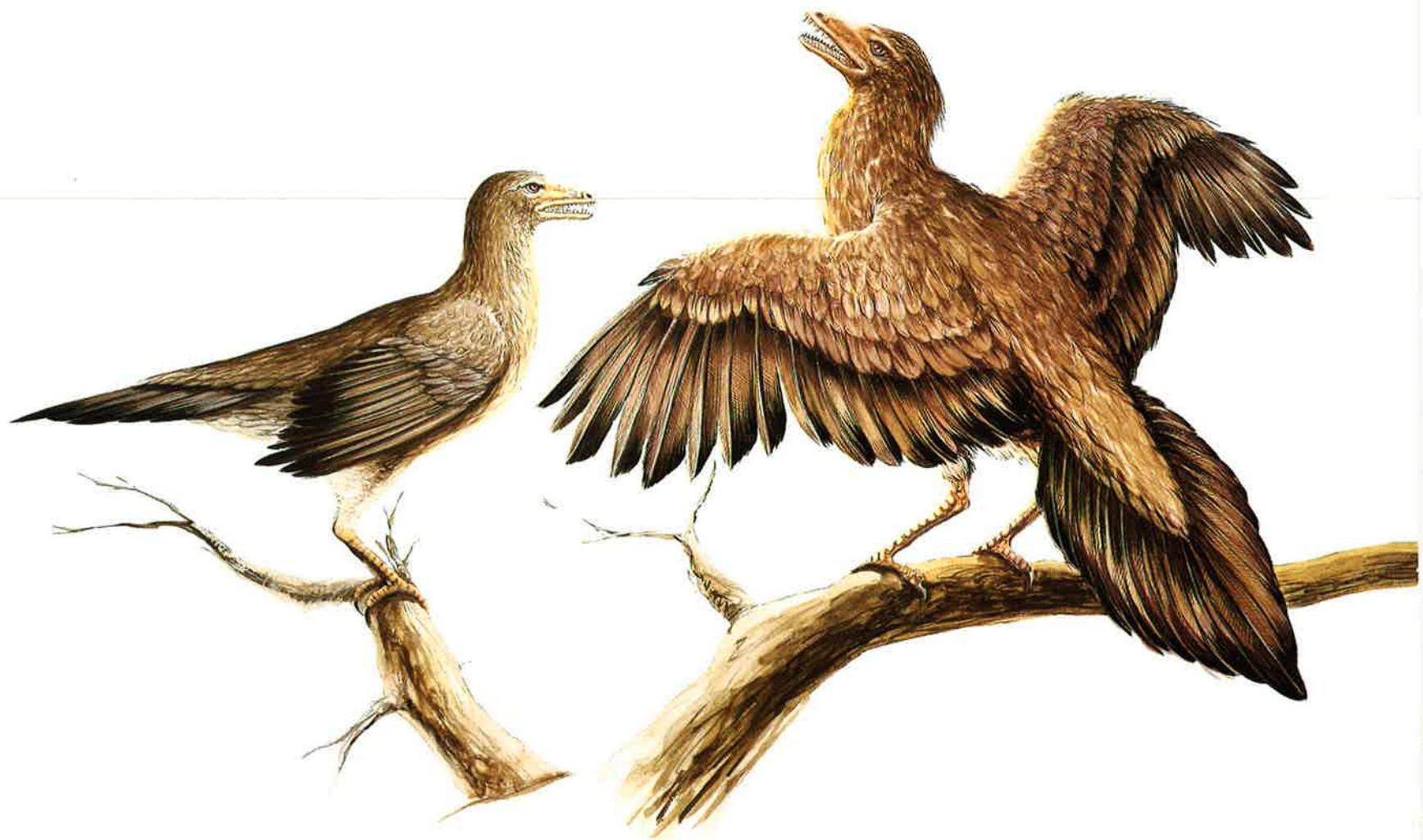


Fig. 93. B

El siguiente problema principal en el origen temprano de las aves es el proceso y condicionantes evolutivos que propiciaron la aparición de las aves modernas (colectivamente denominadas *Ornithurae*) a partir de una forma como *Archaeopteryx*. Hasta ahora, la respuesta a este problema estaba basada en posturas altamente especulativas, al carecer de registro fósil adecuado. Recientemente se ha hallado en el yacimiento cretácico de Las Hoyas (Cuenca, España) una pequeña ave, denominada *Iberomesornis romerali*, que ayuda a responder a esta incógnita (Sanz, 1988; Sanz et al., 1988). *Iberomesornis* (cuya edad puede estimarse en unos 130 a 120 millones de años) tiene aproximadamente el tamaño de un gorrión actual y, aunque carece de cráneo (Figs. 92 y 93) el resto del esqueleto está prácticamente completo. La característica más acusada de esta ave primitiva es la presencia de un pigostilo (vértebras caudales reducidas y fusionadas) y una cintura escapular (huesos del hombro) de tipo aviano moderno. Todo parece indicar que *Iberomesornis* sería capaz de realizar un vuelo activo, biomecánicamente eficiente, semejante al de muchas formas actuales. Por otra parte, esta forma presenta una cintura pélvica (huesos de la cadera) y extremidades posteriores primitivas, muy semejantes a las de *Archaeopteryx* e incluso a las de los dinosaurios terópodos.

La consecuencia fundamental de esta combinación de caracteres es que, muy probablemente, la presión de selección que condujo la transformación evolutiva de las aves durante el Cretácico inferior estaba especialmente definida por la necesidad de consecución de las estructuras que permiten un vuelo activo. Otro fenómeno correlacionado parece también probable. Dado que el vuelo es biomecánicamente más factible para un ave de dimensiones reducidas, es posible que, como indica *Iberomesornis*, la mayoría de las aves del Cretácico inferior fueran relativamente pequeñas.

Sabemos que *Iberomesornis* vivía posiblemente en ambientes acuáticos o relacionados. Sus restos fósiles han sido hallados en sedimentos procedentes de un antiguo lago (Fig. 94), que constituyen las calizas tableadas del yacimiento de Las Hoyas. Por ello, la fauna sincrónica con *Iberomesornis* hallada hasta el momento está formada sobre todo por organismos acuáticos. Se conocen a este respecto tres formas diferentes de cangrejos, una de ellas semejante a los actuales cangrejos de aguas continentales (Fig. 95). Muchos de los insectos (de los que se han hallado especímenes pertenecientes a doce órdenes diferentes) son igualmente grupos acuáticos. Dentro de los vertebrados se han hallado hasta el momento trece formas diferentes de peces siendo frecuente encontrar conjuntos de especímenes de teleósteos primitivos de muy pequeño tamaño (3 o 4 cm), que probablemente constituirían cardúmenes (Fig. 96). Entre los peces hallados son de destacar ejemplares de un celacanto (Fig. 97), emparentado con el *Latimeria* actual. Los anfibios están representados en Las Hoyas por una salamandra y un pequeño anuro. Se conocen igualmente un lagarto, un cocodrilo de reducidas dimensiones (familia *Atoposauridae*) y una tortuga de hábitos probablemente semejantes a los de los actuales galápagos.

El entorno floral de *Iberomesornis* estaba compuesto sobre todo por helechos (Fig. 98), cicadales (Fig. 18) y coníferas.

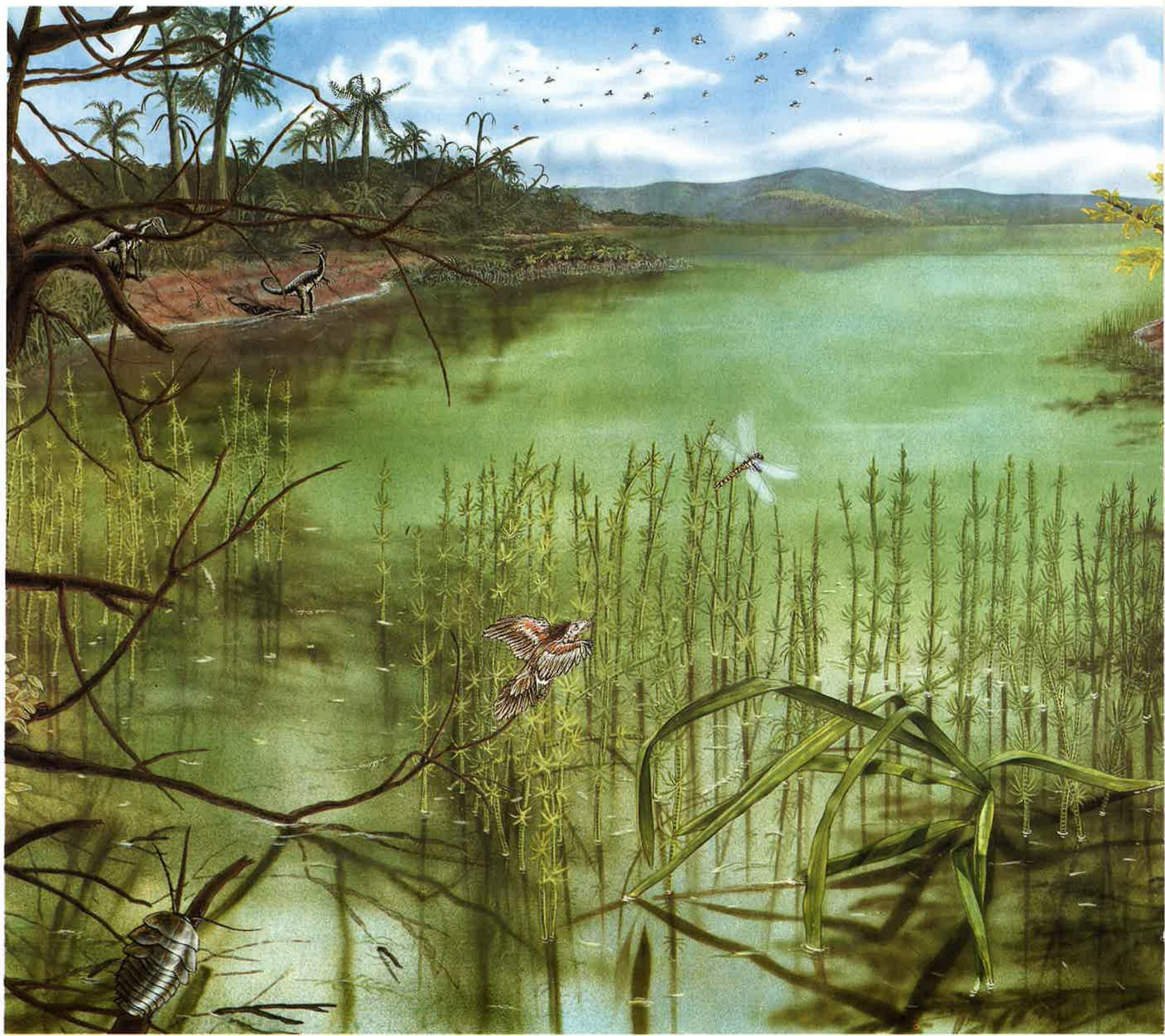




Fig. 94. Reconstrucción paleoambiental del yacimiento de Las Hoyas (Cuenca), hace 120 millones de años. Las Hoyas es un yacimiento excepcional que ha permitido la preservación de estructuras tan delicadas como alas de insectos o plumas. Se conoce una diversificada fauna y flora fósil y algunos restos de dinosaurios.

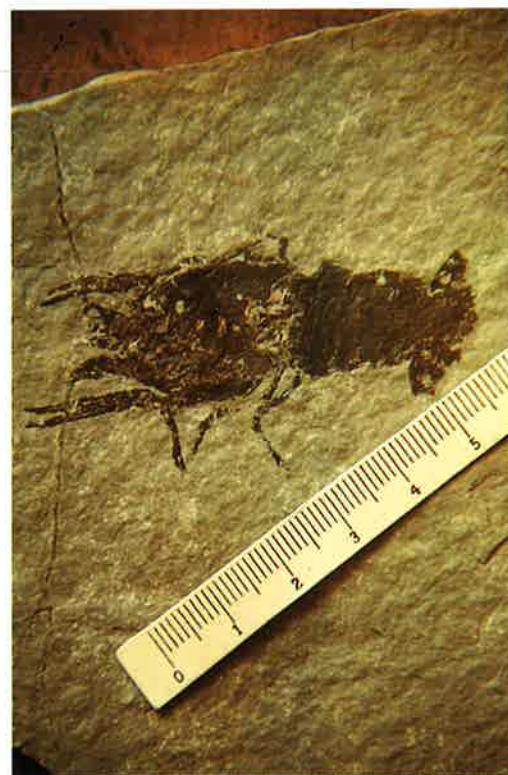


Fig. 95. El cangrejo *Pseudastacus llopisi*, forma de crustáceo muy abundante en el yacimiento de Las Hoyas, Cuenca.

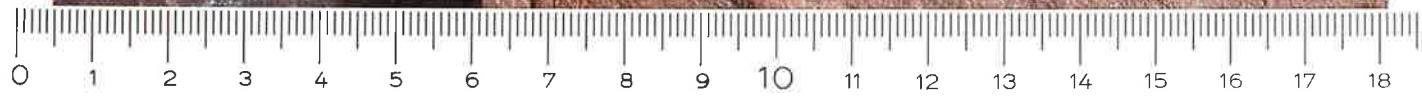
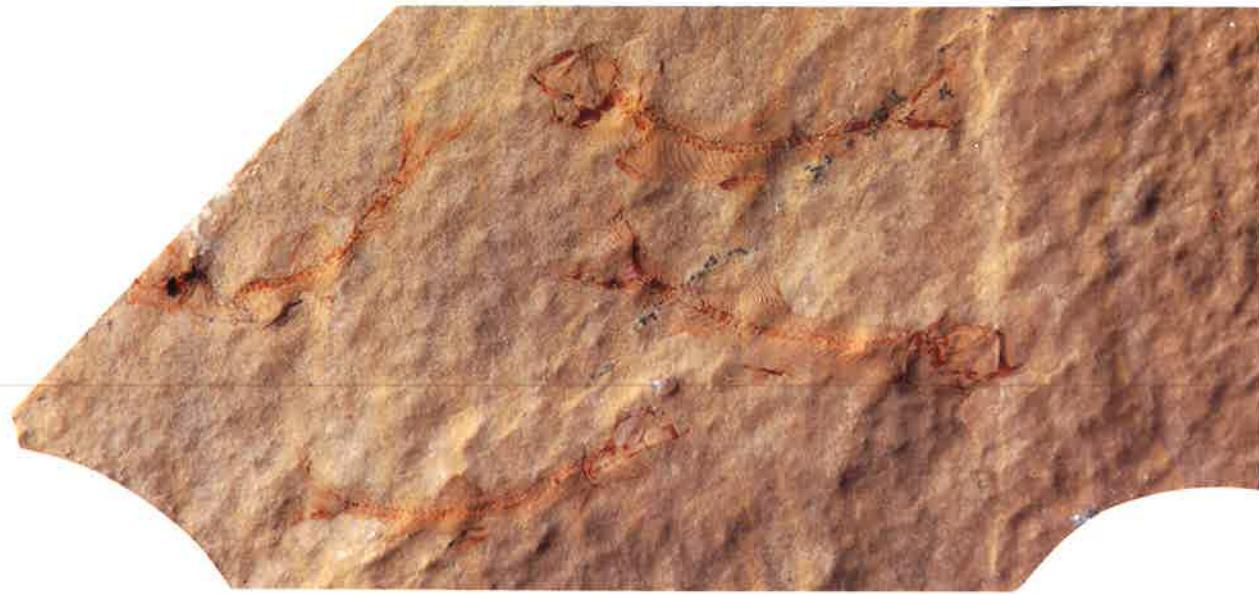


Fig. 96. Pequeños peces teleósteos primitivos aparecen frecuentemente en grandes grupos en el yacimiento de Las Hoyas, Cuenca. Los especímenes que ilustra la fotografía tienen una longitud de unos 20 mm.

Fig. 97. Celacanto del yacimiento de Las Hoyas, Cuenca. Se trata de una forma cercana al actual género *Latimeria*, que habita actualmente determinadas áreas de la plataforma continental africana en el Pacífico.

Fig. 98. Reconstrucción del helecho *Weitchselia reticulata*, una forma arborescente del yacimiento de Las Hoyas, Cuenca.



**YAL FINAL...
¿SE
EXTINGUIERON?**

LA EXTINCIÓN DE LOS DINOSAURIOS

Yolanda Fernández-Jalvo



Fig. 99. Nivel negro de Caravaca (Murcia), la serie representa sedimentos marinos (fotografía del Dr. Jan Smit, de la Universidad de Amsterdam). Su peculiaridad radica en la presencia de microctectitas alteradas (basalto marino deformado, que apoya que el impacto tuvo lugar en el mar), en la súbita ausencia de planctón (existente en niveles superiores e inferiores de la misma serie) y en el elevado contenido en iridio (anomalía significativa para sedimentos de superficie). Este nivel marca el límite entre el Cretácico (K) y el Terciario (T), el fin de la era de los dinosaurios.

LOS continuos hallazgos y descubrimientos cada vez más asombrosos, tanto de fósiles como de pruebas indirectas de la existencia de los dinosaurios, nos han permitido introducirnos en su forma de vida, y familiarizarnos cada vez más con su anatomía, comportamiento y entorno. El conocimiento de su total extinción, hace aproximadamente 65 millones de años, por motivos que aún no han sido completamente esclarecidos, ha provocado un gran interés, a nivel científico y popular, por "descubrir" las CAUSAS DE LA EXTINCIÓN DE LOS DINOSAURIOS.

No debemos olvidar que la crisis que se observa al final del Cretácico no afecta solamente a los dinosaurios, sino que otros grupos importantes del Mesozoico, tanto terrestres como marinos, también desaparecieron. Entre ellos, los reptiles voladores (pterosaurios), los reptiles marinos (mosasaurios y plesiosaurios), un gran número de organismos planctónicos, ciertos moluscos, como ammonoideos y belemnites (cefalópodos similares a pulpos o sepías dotados de conchas rectas o arrolladas) y rudistas.

A lo largo de la historia de la Tierra se han registrado otras crisis similares a la del Cretácico. Sin embargo la extinción **no** tiene por qué ser entendida como un fenómeno absolutamente negativo, con implicaciones desastrosas para la vida, sino como un factor decisivo que favorece el cambio orgánico, en un momento dado. Por otra parte, la crisis del Cretácico no devastó toda la vida del planeta. Entre las formas que sobrevivieron se encuentran muchos reptiles actuales (tortugas marinas y terrestres, lagartos, serpientes, cocodrilos, el tuatara y las iguanas), las aves, los insectos y los mamíferos.

Ante el enigma que representa una crisis como la del Cretácico, se ha llegado a formular la siguiente pregunta: ¿podría ocurrirle al hombre lo que les sucedió a los dinosaurios? Tal vez esta inquietante pregunta, junto a la gran popularidad obtenida por los dinosaurios, sean la clave que explique el gran número de hipótesis que han surgido al respecto (ya en 1963 se contabilizaban unas cuarenta y seis). Varios autores critican el hecho de que muchas de las hipótesis enunciadas sobre la extinción de los dinosaurios fueron efectuadas por personas ajenas a la paleontología, a la problemática de la extinción y a la propia naturaleza de los dinosaurios, por lo que no guardan ningún rigor científico y sólo revelan pura fantasía. No obstante, merece la pena hacer un repaso de las hipótesis más conocidas, enunciadas hasta el momento. Las hemos dividido en dos grupos principales, definidos por factores que se refieren a aspectos inherentes a ellos mismos, FACTORES INTERNOS, y por factores procedentes de su entorno, tanto biológico como geológico e incluso extraterrestre, son los FACTORES EXTERNOS O AMBIENTALES.

FACTORES INTERNOS

Las siguientes hipótesis tuvieron un gran desarrollo durante el primer tercio del presente siglo. Son muy discutibles ya que los dinosaurios no fueron las únicas formas que se extinguieron.

Hipótesis	Base o evidencias	Objeciones
1. Extinción natural por envejecimiento de la "raza".	De igual forma que los individuos nacen, crecen y mueren, los dinosaurios aparecieron, pasaron por un pico de prosperidad y se extinguieron.	Analogías entre individuos y niveles superiores de organización son inadmisibles y rechazados por falta de lógica y evidencia empírica. Al final del Cretácico los dinosaurios presentan una diversidad muy elevada, lo que representa un éxito adaptativo.
2. Super-especialización y consecuente inadaptación.	Las formas primitivas evolucionan hacia organismos más especializados y mejor adaptados, pudiendo llegar a la extinción, pero nunca retroceder hacia los estados primitivos. Se observan estructuras aberrantes e inadaptativas (como viseras, placas, cuernos, etc.)	Lograron superar crisis previas a la del Cretácico adaptándose perfectamente a las nuevas condiciones.
3. Talla excesivamente grande.	El mal funcionamiento endocrinal es causa de crecimiento desproporcionado (gigantismo).	Desarrollaron formas y estructuras de un gran valor funcional.
4. Eran muy lentos, estúpidos y sin recursos frente a la extinción. "Reducción del tamaño del cerebro hasta alcanzar un exceso de estupidez."	Algunos dinosaurios presentan una capacidad craneana muy reducida respecto al tamaño de su cuerpo. Tienen el aspecto de ser "lentos y pesados".	No todos los dinosaurios eran grandes, algunos de ellos eran del tamaño de un perro, incluso más pequeños, y también desaparecieron. Se conocen ciertos dinosaurios (como celurosaurios) que se caracterizan por tener un gran cerebro y seguramente una gran agilidad de movimientos (ver apartado <i>El cerebro de los dinosaurios</i>).
5. Patologías de los huevos, engrosamiento de la cáscara que impidió que las crías pudieran romperla y nacer.	Descubrimiento de nidades enteras del Cretácico superior en Francia, con huevos sin eclosionar, que presentaban engrosamiento de la cáscara.	No es un caso generalizado. Se han encontrado nidades de la misma época, en las que las crías sí nacieron.
6. Todos evolucionaron a aves.	El origen de las aves está íntimamente relacionado con los dinosaurios, siendo sus antecesores los dinosaurios terópodos.	Muchos otros dinosaurios del mismo grupo y dinosaurios no terópodos se extinguieron.
7. a) Superpoblación de dinosaurios herbívoros. b) Superpoblación de dinosaurios carnívoros.	a) Los dinosaurios herbívoros devastarían la vegetación y se extinguieron por falta de alimento; sus depredadores, los carnívoros, siguieron la misma suerte. b) Desaparición de dinosaurios herbívoros y consecuentemente extinción de sus depredadores.	Ambas hipótesis son improbables debido a los mecanismos de autorregulación del ecosistema. Desajustes de este tipo afectan a poblaciones, de forma local, no a niveles superiores de organización.
8. Suicidios en masa.	Analoga con los supuestos suicidios en masa de cetáceos.	Nuevamente se comparan niveles de distinta organización.
9. Infartos de miocardio.	Sin fundamento.	
10. Paleomelancolía. Aburrimiento de su entorno prehistórico.	Sin fundamento.	
11. Guerras internas.	Sin fundamento.	

FACTORES EXTERNOS

Hipótesis

Base o evidencias

Objeciones

I. Cambios en la vegetación: Aparición de las fanerógamas.

1. Las nuevas plantas con flor debieron ser deficiencias en algún mineral respecto a las criptogamas. Esto supuso que los dinosaurios tuvieran que ingerir cantidades excesivas de alimento, provocándoles la muerte por exceso de comida.

Sin fundamento.

Las fanerógamas aparecieron hace unos 120 m.a. y coexistieron con los dinosaurios durante 50 m.a. sin trastorno evidente para éstos.

2. Exceso de oxígeno emitido por las plantas con flor.

Las plantas con flor emiten mucho más oxígeno que las coníferas, cicadales o ginkgoales, y ello produjo un cambio en el ambiente al que los dinosaurios estaban acostumbrados y adaptados.

No hay fanerógamas adaptadas a medios acuáticos. No se explica la desaparición de las formas marinas. Evidencia de un aumento de diversidad de los grandes herbívoros paralelamente a la evolución de las plantas con flor.

3. Envenenamiento por las nuevas plantas con flor.

Estas plantas sintetizan alcaloides y taninos que son venenosos.

Hallazgo de fósiles en posiciones retorcidas.

Experimentos con tortugas demuestran que éstas, como seguramente los dinosaurios, no tienen desarrollado el sentido gustativo. Son incapaces de detectar el gusto amargo y venenoso de los alcaloides, mientras que los mamíferos sí podían.

No se explica que, de repente, las plantas con flor fueran tan perjudiciales y que no hubieran acusado mucho antes deficiencias minerales, sobreoxidación o envenenamientos.

II. Agresiones biológicas

1. La aparición de las fanerógamas fue seguida por la de las mariposas. Se produjo una superpoblación de orugas, libres de depredación, porque las aves o no existían o no se habían habituado a esta nueva fuente de alimento. Esto produjo una superpoblación de las orugas. Su gran voracidad dejó a los dinosaurios sin alimento.

Sin fundamento.

No hay fanerógamas adaptadas a medios acuáticos. No se explica la desaparición de las formas marinas.

2. Depredación de huevos por mamíferos. Se supone que una fuente de alimento de los mamíferos primitivos la constituyían los huevos.

Sin fundamento.

Los mamíferos sólo fueron dominantes cuando los dinosaurios se extinguieron. No sólo los dinosaurios se reproduían por huevos. No se explica la desaparición de las formas marinas.

3. Epidemias y parásitos. Muertes de cientos de animales y personas por epidemias y parásitos. De igual forma pudo suceder en el Cretácico.

Sin fundamento.

No hay evidencia fósil, y difícilmente puede encontrarse a menos de que esa enfermedad afectara al hueso. En cualquier caso es casi imposible que tal variedad de formas de vida se viera afectada por una epidemia o parásito.

4. Caza exhaustiva de los hombres de las cavernas.

Sin fundamento.

El hombre no coexistió con los dinosaurios. El antepasado más antiguo del hombre apareció 60 m.a. después de la extinción de los dinosaurios.

5. Caza exhaustiva de "hombrecillos verdes montados en sus platillos volantes".

Sin fundamento.

Hipótesis

Base o evidencias

Objeciones

III. Bíblicas

1. Voluntad divina.
2. Falta de espacio en el Arca de Noé.

Sin fundamento.
Sin fundamento.

IV. Causas geológicas

1. Reversión de los polos magnéticos lo que ocasionaría fluctuaciones de las constantes gravitacionales y en la presión/composición de la atmósfera.

Registro sedimentario de minerales magnéticos que presentan orientaciones opuestas.

La reversión magnética de los polos se ha venido produciendo a lo largo de la historia de la Tierra con cierta regularidad. No hay una clara relación entre las reversiones y los fenómenos de extinción.

2. Erupciones volcánicas de rango mundial que producirían una densa nube de polvo y cenizas que cubriría la atmósfera, impidiendo los procesos fotosintéticos y provocando un fuerte descenso de las temperaturas.

Descubrimiento de un nivel en el límite Cretácico/Terciario, llamado "nivel negro" (Fig. 99) disperso por todo el planeta. Presenta un elevado contenido en iridio (mineral pesado presente en el interior de la Tierra y en cuerpos extraterrestres).
Hallazgo de hollín en el nivel negro.

Puede ser ocasionado también por impacto de un cuerpo extraterrestre contra la Tierra.
Escaso registro de sedimentos de origen volcánico.

Emisión de gases venenosos.

Continuos cambios ambientales a gran escala pueden ser causa de extinciones.

La emisión de gases venenosos tendría que haber extinguido a todos los seres vivos de respiración aérea.

3. Cambios graduales (Fig. 100). Deriva continental y la gran regresión finicretáctica (ver apartado *El entorno de los dinosaurios*).

Varios investigadores observan un declive en los dinosaurios unos 10 m.a. antes del fin del Cretácico. Faunas fósiles idénticas en áreas que hoy están separadas incluso por grandes océanos. Por el contrario, faunas muy diferentes encontradas en áreas que hoy están ampliamente comunicadas. Accidentes geológicos locales (por ejemplo fallas) que presentan continuidad en áreas situadas hoy a miles de kilómetros de distancia.

Otros investigadores observan una brusca desaparición de los dinosaurios exactamente al final del Cretácico.

La deriva continental supone importantes cambios climáticos, ecológicos y bióticos. Los continentes cambian su configuración, de forma que áreas continentales pasan a ser costeras y viceversa. A la vez los continentes se trasladan alejándose o aproximándose del ecuador o de los polos.

Registros geológicos del retroceso del mar en centenares de kilómetros.

¿Por qué se extinguieron los organismos planctónicos?

Finalmente, se produce la gran regresión que ocasiona la emersión de las áreas marinas más próximas a tierra, las que presentan mayor diversidad biótica, y aumento de la extensión de tierra firme.

Cierta sucesión de faunas y pólenes fósiles en sucesivos estratos sugieren cambios climáticos.

Se diferencian las estaciones invierno-verano y desaparece el clima homogéneo y cálido del Mesozoico.

V. Causas astronómicas

1. Explosión de una supernova próxima a la Tierra.

Nivel negro con elevado contenido de Iridio.

Tendría que existir cierto contenido del isótopo Plutonio-244, que no ha sido detectado.

Isótopos de Ir-191/Ir-193 se encuentran en proporciones que corresponden típicamente a nuestro sistema solar.

Hipótesis

2. Impacto de un asteroide o meteorito contra la Tierra. Este posiblemente cayó en el mar (Fig. 101). Instantes después del impacto, el elevado aumento de temperatura provocaría un gran incendio en las proximidades. Luego, una densa nube de polvo y de vapor de agua se extendió por toda la estratosfera, impidiendo que los rayos solares la atravesaran, dando lugar a un fuerte descenso de la temperatura. Esta nube pudo permanecer varios meses o años, provocando la extinción de los dinosaurios. A medida que se depositaba el polvo, comenzó a llover y a subir la temperatura rápidamente, dando lugar a una elevada evaporación y desarrollo del efecto contrario, efecto invernadero, subiendo la temperatura considerablemente. Esto afectó de forma radical al plancton, muy sensible al calor. Al perderse la base de la pirámide trófica se produjo un total desequilibrio en los mares y se extinguieron las formas marinas.

Base o evidencias

Hallazgo de cuarzo con evidencia de haber sufrido una elevada presión.

Hallazgo de microtectitas alteradas (material basáltico típico de fondo marino), en el nivel negro del suroeste de España.

Reciente hallazgo de un cráter de unos 280 Km de diámetro en el mar del Caribe.

Hallazgo de hollín en el nivel negro.

Elevado contenido de iridio en el nivel negro.

La cantidad de iridio indica que el meteorito tendría unos 10 Km de diámetro. Un impacto de estas características provocaría el mismo efecto que una explosión nuclear, impidiendo los procesos fotosintéticos. El nivel negro no registra restos de organismos planctónicos.

Objeciones

No se han completado los estudios del cráter.

El iridio del nivel negro puede explicarse también por emisiones volcánicas.

Como objeción, que es extensible a todas las hipótesis anteriores, no se explica satisfactoriamente la extinción de todas las formas desaparecidas, ni la supervivencia de organismos que aún compartiendo caracteres y hábitats con las extinguidas, no fueron afectados por la crisis del Cretácico.

Las hipótesis más aceptadas por la comunidad científica actual son diametralmente opuestas. Por un lado, son cada vez más los que apoyan la idea de una extinción producida por cambios graduales y por la conjunción de fenómenos adversos de distinta índole. Por otra parte, la hipótesis catastrofista de la caída del meteorito ha tenido desde que se enunció muchos seguidores, pero también fuertes detractores. Por el momento faltan pruebas y estudios que apoyen o descalifiquen una u otra hipótesis, o incluso puede suceder que ninguna de estas hipótesis sea la verdadera. En cualquier caso lo cierto es que se ha especulado mucho sobre la crisis del Cretácico, se han ideado muchas formas para acabar con la vida de los dinosaurios y hemos de admitir nuestra ignorancia sobre la causa real que provocó este fenómeno. Próximos descubrimientos y un mayor conocimiento paleontológico de la naturaleza de los dinosaurios y de los grupos extinguidos, así como estudios geoquímicos del sedimento que registra esta crisis, nos podrán aproximar a la solución.

A pesar de que la extinción de los dinosaurios sea aún un enigma, el interés que despiertan ciertos aspectos de la paleontología, y en especial en lo que se refiere a los dinosaurios, es tanto o más importante que llegar a descubrir las verdaderas causas que provocaron la crisis del Cretácico superior.

Finalmente, queda aún por formular una pregunta: ¿realmente se extinguieron? Son cada vez más los investigadores que aceptan la existencia de un antecesor de las aves entre los dinosaurios pteropódidos. De ser así, aún contamos con un representante dinosauriano que hoy día constituye uno de los grupos de mayor éxito y mayor diversidad, y que incluso comparten un espacio en nuestros propios hogares, las aves.

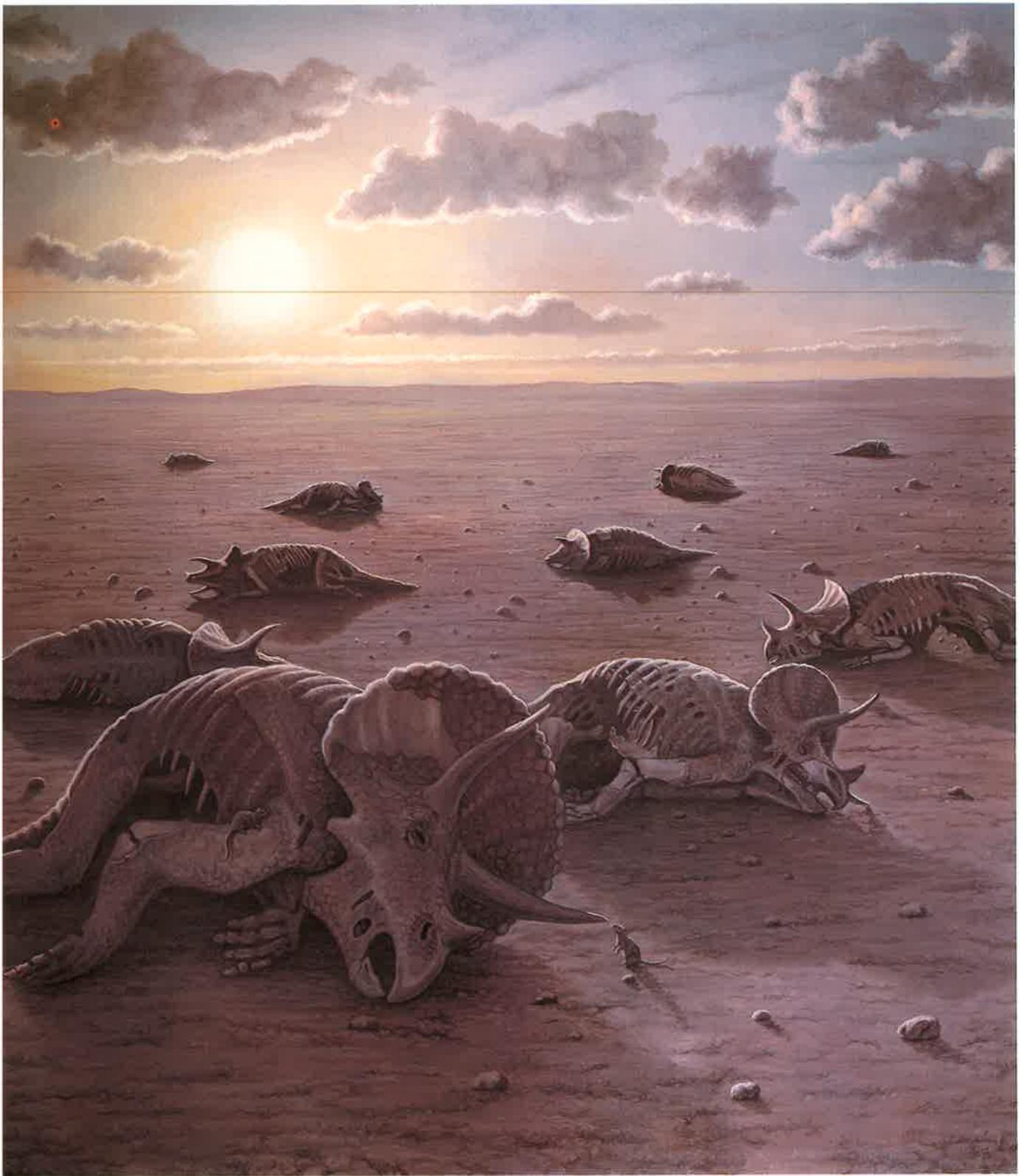


Fig. 100. Reconstrucción de un posible paisaje al final del Cretácico superior. ¿Se produjo la extinción por cambios graduales en la configuración y clima del planeta?

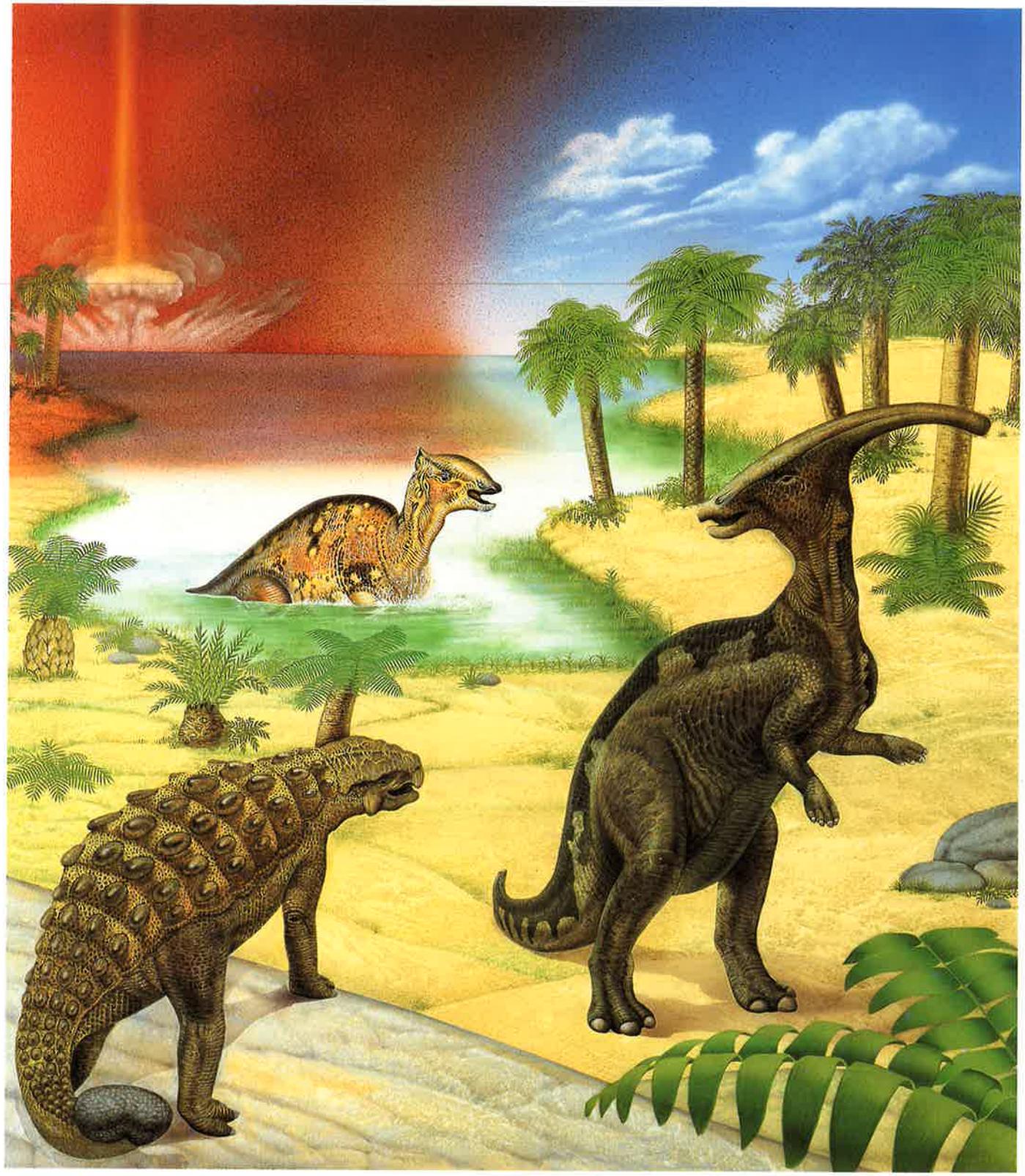


Fig. 101. Caída de un supuesto meteorito que pudo provocar la rápida extinción de determinadas formas cretácicas.

¿Y SI NO SE HUBIERAN EXTINGUIDO?

José Luis Sanz

A

L margen de lo que se refiere estrictamente a la investigación científica que el desarrollo del conocimiento humano ha dedicado a los dinosaurios, existen entre éstos y los seres humanos otro tipo de relaciones que vamos a intentar destacar brevemente.

Estas otras relaciones se refieren a la posible interdependencia evolutiva entre nuestros lejanos antepasados mesozoicos y los dinosaurios, la presencia de los dinosaurios en el mundo orgánico actual y su significación sociocultural.

Dos de los grupos de vertebrados terrestres de mayor éxito evolutivo (gran pervivencia en el tiempo, elevada diversidad y número de individuos) son los mamíferos y los dinosaurios. Ambos grupos aparecen durante el transcurso del Triásico hace unos 230-220 millones de años del presente. Algunos investigadores creen que mamíferos y dinosaurios entraron en competencia (por los mismos recursos tróficos o territoriales, principalmente) y en esta pugna "ganaron" los dinosaurios. Una observación parece confirmar esta hipótesis: todos los mamíferos mesozoicos conocidos son de muy pequeñas dimensiones (nunca mayores que un gato doméstico) y parecen presentar una relativamente baja diversificación. Estas características responderían a la imposibilidad, por parte de nuestros lejanos antepasados, de experimentar radiaciones adaptativas que permitieran la conquista de nuevos nichos ecológicos, ocupados durante muchos millones de años por los dinosaurios. Cuando éstos se extinguieron, hace unos 65 millones de años, los mamíferos experimentaron su primera época de verdadero desarrollo.

Si se acepta esta hipótesis como posible, se genera de forma inmediata una sugestiva idea: la gran pervivencia de los dinosaurios en el tiempo impidió la relativamente pronta aparición de los primates. El hombre tal vez podría haber aparecido sobre la superficie de este planeta hace muchos millones de años. Otras perspectivas de estas ideas abren nuevas posibilidades de especulación. ¿Qué hubiera pasado si los dinosaurios no se hubieran extinguido? Un camino evolutivo posible es el incremento en volumen cerebral, el aumento en el grado de encefalización. D. A. Russell y R. Séguin (1982) propusieron un interesante ejercicio especulativo: ¿cuál podría haber sido la apariencia de un posible ser inteligente que procediera de los dinosaurios? Este dinosauroide (Fig. 102) tendría como grupo antecesor durante el Cretácico superior (hace unos 75 millones de años) a los dinosaurios terápidos troodóntidos, dotados de un notable desarrollo cerebral (Fig. 103). Para su reconstrucción se estimó el volumen endocraneal en 1.100 ml. Como consecuencia del aumento de volumen cefálico la región facial tiene que ser relativamente disminuida, y para la construcción del modelo se utilizaron las proporciones cráneo-faciales de un embrión de pollo. Los troodóntidos presentan una dentición reducida con respecto a otros dinosaurios y se decidió la eliminación total de los dientes en el dinosauroide, que se sustituyeron por estructuras queratinosas cortantes semejantes a las de las tortugas. Ambos rasgos, aumento en el volumen cerebral y tendencia a reducir dentición, son rasgos típicamente pedomórficos (retención de caracteres juveniles de los ancestros por los adultos de los descendientes) que también juegan un papel importante en la evolución de los monos antropoides. El aumento del peso específico genera problemas especiales de soporte. La solución

más eficaz a este problema parece ser la verticalización de la columna vertebral. En definitiva, “el dinosauroide puede representar una solución a los condicionantes físicos y fisiológicos impuestos a un organismo vertebrado por un cerebro hipertrofiado en un ambiente terrestre. Si esto es cierto, su forma general puede tener un significado biológico análogo a, por ejemplo, la apariencia aviforme común en aves, murciélagos y pterosaurios, la morfología pisciforme en peces óseos, tiburones y delfines... La presencia de este modelo corporal en *Homo sapiens* demuestra que la solución existe” (Russell y Séguin, 1982, pp. 35-36).

Alguien puede pensar que la presencia de los dinosaurios en el mundo actual se reduce a su interés científico, especulaciones tales como el dinosauroide o su dimensión sociocultural. No obstante, como ya se ha discutido previamente, es muy probable que las aves actuales sean descendientes de los dinosaurios. El mundo actual no sería lo mismo sin las aves, que forman parte importante del entorno biótico de la humanidad. Por otra parte, los dinosaurios han desarrollado un estatus mitológico en la sociedad actual, especialmente en las naciones occidentales. Este proceso mitogénico procede del conocimiento científico y se instala en la conciencia popular mediante los medios de comunicación de masas: literatura, cómic, cine y televisión (Fig. 104).

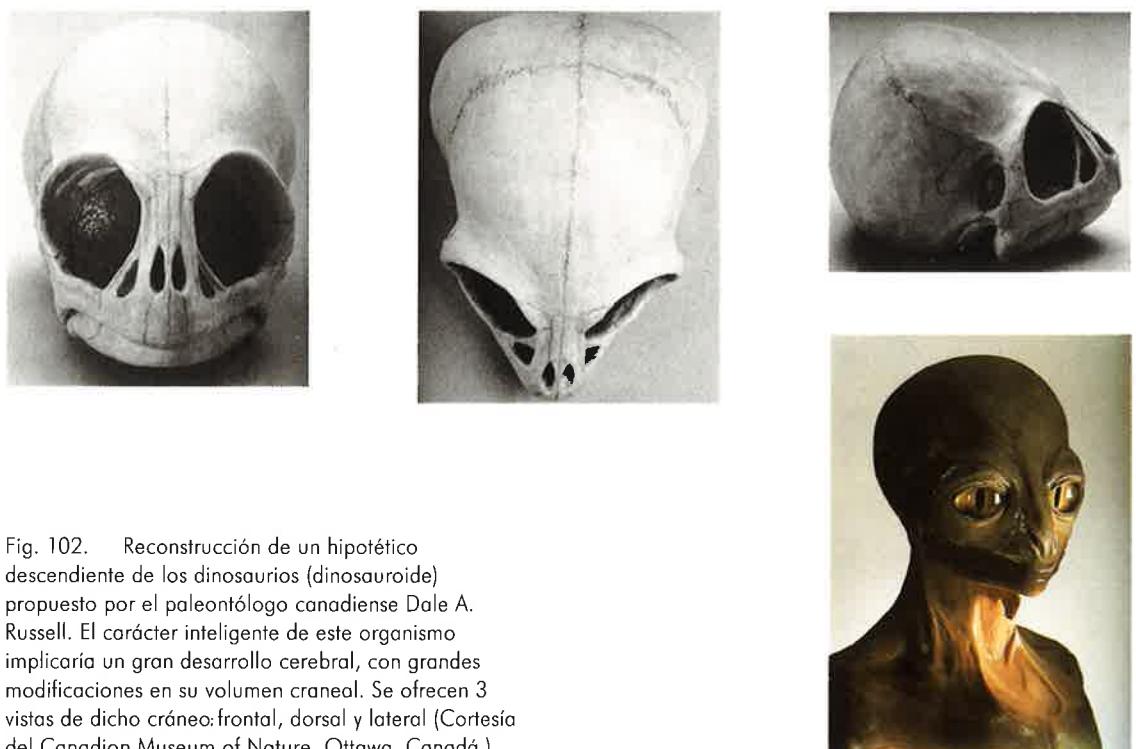


Fig. 102. Reconstrucción de un hipotético descendiente de los dinosaurios (dinosauroide) propuesto por el paleontólogo canadiense Dale A. Russell. El carácter inteligente de este organismo implicaría un gran desarrollo cerebral, con grandes modificaciones en su volumen craneal. Se ofrecen 3 vistas de dicho cráneo: frontal, dorsal y lateral (Cortesía del Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá.)



Fig. 103. El dinosauroide junto con una reconstrucción de su supuesto antecesor, el dinosaurio terópodo *Troodon*. (Cortesía del Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá.)

Fig. 104. La proyección sociocultural de los dinosaurios presenta numerosos aspectos que han desarrollado los diversos medios de comunicación de masas. En determinados lugares de algunos estados norteamericanos cercanos a yacimientos importantes de dinosaurios (Colorado, Utah, Wyoming, Montana) el "culto" a los dinosaurios adquiere además una importante dimensión turística. La foto recoge la perspectiva de una calle de Vernal (Utah), pueblo cercano al famoso Dinosaur National Museum.



BIBLIOGRAFIA

- Alexander, R. McN. (1976): Estimates of speeds of Dinosaurs. *Nature*, 261:129-130.
- Alexander, R. McN. (1989): *Dynamics of Dinosaurs and Other Extinct Giants*. Columbia University Press. Nueva York, 167 pp.
- Bakker, R. T. (1968): The superiority of the dinosaurs. *Discovery*, 3(2):11-22.
- Bakker, R. T. (1972): Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. *Nature*, 238:81-85.
- Bakker, R. T. (1975): Dinosaur renaissance. *Scientific American*, 232(4):58-78.
- Bakker, R. T. y Galton, P. M. (1974): Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature*, 248:168-172.
- Barsbold, R. y Perle, A. (1980): Segnosauria, a new infraorder of carnivorous dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 25(2):187-195.
- Beetschen, J. C. (1985): Sur les niveaux à coquilles d'oeufs de Dinosauriens de la région de Rennes-le-Château (Aude). Colloque International de Paléontologie, *Les Dinosaurios de la Chine à la France*, Tolouse, Francia, pp. 113-126.
- Benton, M. J. (1986): The late Triassic tetrapod extinctions events. En: *The Beginning of the Age of Dinosaurs*. Padian, K. (ed.), Cambridge University Press. Cambridge, pp. 303-320.
- Bird, R. T. (1944): Did Brontosaurus ever walk on land? *Natural History*, 53:61-67.
- Bonaparte, J. F. (1975): Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis*, Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. Chañavense inferior. Triásico medio de Argentina. *Acta Geol. Lilloana*, 13, I.
- Bonaparte, J. F. y Vince, M. (1979): El hallazgo del primer nido de Dinosaurios triásicos (Saurischia, Prosauropoda), Triásico superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 16(1-2):173-182.
- Carpenter, K. (1982): Skeletal and dermal armor reconstruction of *Euoplocephalus tutus* (Ornithischia: Ankylosauridae) from the Late Cretaceous Oldman Formation of Alberta. *Can. J. Earth Sci.*, 19(4):689-697.
- Casier, E. (1960): *Les Iguanodonts de Bernissart*. Ed. Patrimoine Inst. Roy. Scie. Natur. Bruselas, Bélgica
- Charig, A. J. (1976): Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates, a critical review. En: *Morphology and Biology of Reptiles*. Bellairs d'A. y Cox, B. C. (eds.). pp. 65-104. Linnean Soc. Symposium Series (3).

- Charig, A. J. y Milner, A. C. (1986): *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur. *Nature*, 324:359-361.
- Colbert, E. H. (1983): *Dinosaurs, An Illustrated History*. Hammond Incorporated. Maplewood, New Jersey.
- Demathieu, G. R. (1984): Utilisation de lois de la mécanique pour l'estimation de la vitesse de locomotion des Vertébrés tétrapodes du passé. *Geobios*, 17(4):439-446.
- Demathieu, G. R. (1986): Nouvelles recherches sur la vitesse des Vertébrés auteurs de traces fossiles. *Geobios*, 19(3):327-333.
- Dollo, M. L. (1883): Troisième note sur les dinosauriens de Bernissart. *Bulletin du Musée Royal*, 2:85-120.
- Farlow, J. O. (1987): Speculations about the diet and digestive physiology of herbivorous dinosaurs. *Paleobiology*, 13(1):60-72.
- Galton, P. M. (1970): The posture of hadrosaurian dinosaurs. *J. Paleont.*, 44:464-473.
- Galton, P. M. (1973): The cheeks of ornithischian dinosaurs. *Lethaia*, 6:67-89.
- Gauthier, J. (1986): Saurischian Monophyly and the origin of Birds. En: *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. Padian, K. (ed.). Memoirs of the California Academy of Sciences, 8. California Acad. of Sciences, San Francisco, pp. 1-47.
- Granger, W. (1936): The story of the dinosaur eggs. *Nat. Hist.*, 38:21-25.
- Hirsch, K. F.; Young, R. G. y Armstrong, H. J. (1987): Eggshell fragments from the Jurassic Morrison Formation of Colorado. En: *Dinosaur Triangle Guidebook*. Averett, W. R. (ed.). Museum of Western Colorado, Grand Junction, pp. 79-84.
- Hopson, J. A. (1977): Relative Brain Size and Behavior in Archosaurian Reptiles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8:429-448.
- Horner, J. R. (1982): Evidence of colonial nesting and "site fidelity" among ornithischian dinosaurs. *Nature*, 297:675-676.
- Horner, J. R. (1984): El comportamiento de nidificación de los dinosaurios. *Investigación y Ciencia*, 93:88-95.
- Horner, J. R. (1989): *Digging Dinosaurs*. Workman Publishing, Nueva York, 210 pp.
- Horner, J. R. y Makela, R. (1979): Nest of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs. *Nature*, 282:296-298.
- Jain, S. L. (1989): Recent Dinosaur Discoveries in India, Including Eggshells, Nests and Coprolites. En: *Dinosaur tracks and traces*, Gillette, D. D. y Lockley, M. G. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 99-108.
- Jensen, J. A. (1970): Fossil eggs from the Lower Cretaceous of Utah. *BYU Geol. Studies*, 17(1):51-65.
- Kerourio, P. (1981): Nouvelles observations sur le mode de nidification et de ponte chez les dinosauriens du Crétacé terminal du midi de la France. *C. R. Somm. Soc. Geol. Fr.*, 1981:25-28.
- Kitching, J. W. (1979): Preliminary report on a clutch of six dinosaur eggs from the Upper Triassic Elliot Formation, northern Orange Free State. *Pal. Afr.*, 22:44-45.
- Kurzanov, S. M. y Mikhailov, K. E. (1989): Dinosaur Eggshells from the Lower Cretaceous of Mongolia. En: *Dinosaur tracks and traces*, Gillette, D. D. y Lockley, M. G. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 109-113.
- Langston, W. Jr. (1978): The Great Pterosaur. *Discovery*, 2(3):20-23.
- Leonardi, G. (1979): Notas preliminar sobre seis pisadas de dinosauros Ornithischia da Bacia de Rio de Peixe, em Sousa, Paraíba, Brasil. *Annals of Brazilian Academy of Sciences*, 51:501-516.
- Lockley, M. G. (1987): Dinosaur footprints from the Dakota Group of Eastern Colorado. *The Mountain Geologist*, 24(4):107-122.
- Lockley, M. G. (1988): Dinosaur Trackways. En: *Dinosaurs Past and Present*, Czerkas, S. J. y Olson, E. C. (eds.). Natural History Museum of Los Angeles County and University of Washington Press, pp. 81-95.
- Lucas, S. G. (1981): Dinosaur communities of the San Juan Basin: A case for lateral variations in the composition of Late Cretaceous dinosaur communities. En: *Advances in San Juan Basin Paleontology*. Lucas, S. G.; Rigby, J. K. y Kues, B. S. (eds.). University of New Mexico Press, Alburquerque, pp. 337-393.
- Mantell, G. A. (1833): Geology of the South-East of England. Longman, Rees, Orme, Brown, Green y Longman. Londres.
- Milner, A. C. y Crouch (1987): *Claws*. British Museum (Natural History), Londres, 16 pp.
- Moratalza, J. J.; Sanz, J. L.; Melero, I. y Jiménez, S. (1989): *Yacimientos Paleocinológicos de La Rioja (huellas de dinosaurios)*. Gobierno de La Rioja e Iberduero, 95 pp.

- Moratalla, J. J.; Sanz, J. L. y Jiménez, S. (1988a): Multivariate analysis on Lower Cretaceous dinosaur footprints: discrimination between ornithopods and theropods. *Geobios*, 21(4):395-408.
- Moratalla, J. J.; Sanz, J. L. y Jiménez, S. (1988b): Nueva evidencia icnológica de Dinosaurios en el Cretácico inferior de La Rioja (España). *Estudios geol.*, 44:119-131.
- Norman, D. B. (1980): On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Ins. R. Sci. Nat. Belg.*, 178:1-103.
- Norman, D. B. (1985): *The illustrated encyclopedia of dinosaurs*. Crescent Books, New Haven. 208.
- Ostrom, J. H. (1961): Cranial morphology of the Hadrosaurian Dinosaurs of North America. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 122(2):35-186.
- Ostrom, J. H. (1980): The Evidence for Endothermy in Dinosaurs. En: *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. Thomas, R. D. K. y Olson, E. C. (eds.). AAAS Selected Symposium Series 28, Washington, D. C., pp. 15-54.
- Ostrom, J. H. y McIntosh, J. S. (1966): *Marsh's Dinosaurs. The collections from Como Bluff*. Yale University Press, New Haven y London, 388 pp.
- Padian, K. (1984): The origin of pterosaurs. Short Papers. III Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystem. Reif, W. E. y Westphal, F. (eds.). Verlag Tübingen.
- Padian, K. (1985): The Origin and Aerodynamics of Flight in extinct vertebrates. *Palaeontology*, 28(3):413-433.
- Paul, G. S. (1984): The segnosaurian dinosaurs relicts of the prosauropod-ornithischian transition? *J. vert. Paleont.*, 4(4):507-515.
- Powell, J. E. (1985): Hallazgo de nidadas de huevos de Dinosaurios (*Sauropoda-Titanosauridae*) del Cretácico superior del Salitral Ojo de Agua, provincia de Río Negro. II Jornadas argentinas de Paleontología de Vertebrados (resumen). Tucumán, Argentina. 16-18 mayo: p. 15.
- Romer, A. S. (1966): *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press, 468 pp.
- Russel, D. A. (1969): A new specimen of *Stenonychosaurus* from the Oldman Formation (Cretaceous) of Alberta. *Can. J. Earth Sci.*, 6:595-612.
- Russell, D. A. (1989): *An Odyssey in time. The Dinosaurs of North America*. University of Toronto Press en colaboración con National Museum of Natural Sciences, 239 pp.
- Russel, D. A. y Seguin, R. (1982): Reconstructions of the small Cretaceous theropod *Stenonychosaurus inequalis* and a Hypothetical Dinosauroid. *Syllogeus*, 37:1-43.
- Sanz, J. L. (1988): Filogenia de las primeras aves. *Investigación y Ciencia*, 140:42-43.
- Sanz, J. L.; Bonaparte, J. F. y Lacasa, A. (1988): Unusual Lower Cretaceous Birds from Spain. *Nature*, 331:433:435.
- Sanz, J. L. y Martín-Escorza, C. (en prensa): Icnitas de un Dinosaurio Saurópodo en el Jurásico superior de Colunga-Lastres (Asturias-España). Tomo Homenaje a Bermudo Meléndez.
- Thulborn, R. A. (1989): The Gaits of Dinosaurs. En: *Dinosaur tracks and traces*, Gillette, D. D. y Lockley, M. G. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 39-50.
- Thulborn, R. A. y Wade, M. (1979): Dinosaur stampe in the Cretaceous of Queensland. *Lethaia*, 12:275-279.
- Valenzuela, M.; García-Ramos, J. C. y Suárez, C. (1988): *Las huellas de Dinosaurios del entorno de Ribadesella*. Central Lechera Asturiana, 34 pp.
- Weishampel, D. B. (1981): Acoustic analysis of potential vocalization in lambeosaurine dinosaurs (Reptilia: Ornithischia). *Paleobiology*, 7(2):252-261.
- Wild, R. (1978): Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosaura) aus der Oberen Trias von Cene bei Bergamo, *Boll. Società Paleont. Italia*, 17(2):176-256.

GLOSARIO

ACUMILADO. En una icnita se refiere a la terminación puntiaguda de los dedos.

AMMONITES. Grupo de cephalópodos muy abundante en la Era Secundaria (Mesozoico) extinguidos al final del Cretácico. Presentaban en la mayoría de los casos una concha externa arrollada en espiral. El cephalópodo actual más semejante a los desaparecidos ammonites es el género *Nautilus*.

AMNIOTA. Cualquier reptil, ave o mamífero, es decir, cualquier vertebrado que posea amnios durante el estado embrionario.

ANAPSIDO. Patrón craneal sin ventanas temporales.

ANFICELIA. Referido a centros vertebrales cuyas caras anterior y posterior son cóncavas.

ANGIOSPERMAS. Plantas caracterizadas por poseer flores y frutos.

ARCOSAURIOS. Reptiles terrestres que predominaron durante la Era Secundaria o Mesozoica. Están integrados por los «tecodontos», cocodrilos, pterosaurios, dinosaurios y aves.

AUTOPODO. Parte de la extremidad que comprende el conjunto carpo-metacarpo y tarsometatarso y falanges, es decir, lo que comúnmente se llama mano o pie.

BELEMNITES. Grupo de cephalópodos extintos parecidos a los actuales calamares.

BENNETTITALES. Clase de gimnospermas, exclusivamente fósiles, muy abundantes durante el Mesozoico.

BIOTICO. Relativo a la vida o a los organismos vivos, causado o producido por los organismos vivos.

CICADALES. Clase de gimnospermas con 65 especies vivientes actualmente en países intertropicales y subtropicales. Fueron muy abundantes durante el Carbonífero y hasta comienzos del Jurásico.

CINTURA ESCAPULAR. Huesos del hombro.

CINTURA PELVIANA. Huesos de la cadera.

CLADOGRAMA. Diagrama dicotómico que representa las relaciones de parentesco entre taxa (familias, géneros, especies, etc.). Las ramas del diagrama representan linajes evolutivos que divergen de un único antecesor común. Los cladogramas se construyen distribuyendo los caracteres derivados y primitivos (véase DERIVADO y PRIMITIVO).

COMPETICION. Demanda simultánea por dos organismos o especies de un recurso común que puede estar limitado o no.

CONIFERAS. Plantas sin flores y con frutos en piña.

CONVERGENCIA. Evolución independiente de semejanzas estructurales o funcionales en dos o más formas no emparentadas, o con un parentesco muy lejano.

COPROLITO. Resto fosilizado de heces fecales.

CRYPTOGAMAS. Vegetales que no tienen reproducción sexual aparente. Criptogamas se opone a fanerógamas. Término desechado modernamente.

DENTICION ISODONTA. Aquéllo cuyos dientes son todos semejantes.

DENTICION HETERODONTA. Aquéllo cuyos dientes son de tamaño y/o morfología diferente en un mismo individuo.

DERIVADO. Utilizado para un carácter que está presente entre los posibles antecesores cercanos.

DIAPSIDO. Patrón craneal de los amniotas que presentan dos ventanas temporales (superior e inferior).

ECOSISTEMA. Comunidad de organismos y su ambiente físico interactuando como una unidad ecológica.

ECTOTERMICO. Organismo vivo cuya temperatura está determinada principalmente por la temperatura ambiental.

ENDOTERMICO. Organismo vivo que mantiene la temperatura corporal independiente de la temperatura ambiental.

ENTOMOFAGO. Que se alimenta de insectos.

ESTILIZACION. Grado de «alargamiento». En una incita se refiere a la relación entre su longitud y su anchura, es decir, a mayor longitud y menor anchura, mayor será el grado de estilización.

ESQUELETO APENDICULAR. Relativo a los miembros anterior (húmero, ulna, radio y huesos de la mano) y posterior (fémur, tibia, fíbula y huesos del pie) en los tetrápodos.

ESQUELETO POSTCRANEAL. Aquél que comprende todos los huesos del esqueleto excepto los del cráneo.

EXOESQUELETO. Elemento(s) óseo(s) de disposición externa.

FANEROGAMAS. Vegetales que tienen órganos reproductores visibles. Fanerógamas se opone a criptogamas. Término desechado modernamente.

FILOGENIA. Parte de la Biología que estudia las relaciones de parentesco entre los organismos vivos.

FITOFAGO. Comedor de plantas o de materia vegetal.

GASTROLITO. Piedras o granos de arena ingeridos por un animal para favorecer el poder triturador de la digestión o aumentar su peso específico.

GINKGOALES. Clase de gimnospermas constituida por una sola familia y un solo género, con una sola especie viviente *Ginkgo biloba*.

GIMNOSPERMAS. Plantas con semillas al descuberto o sin protección.

GONDWANA. Supercontinente del hemisferio sur formado por la fragmentación de la Pangea durante el Mesozoico; comprendía las actuales Sudamérica, África, Arabia, Australia, Antártida, India y Nueva Zelanda.

GRAVIPORTAL. Animal que posee una elevada biomasa. Se aplica también a las estructuras de sustentación de un tetrápodo de gran tamaño.

GREGARISMO. Se refiere a la tendencia a la vida social de un grupo animal, por ejemplo, rebaños, manadas o bandadas.

HUELLA. Marca dejada en el sedimento por la pisada u otra actividad vital de un animal.

ICNITA. Véase huella.

ICTIOFAGO. Que se alimenta de peces.

LAURASIA. Supercontinente del hemisferio norte formado por la fragmentación de la Pangea en el Mesozoico; comprendía las actuales Norteamérica, Groenlandia, Europa y Asia (excluyendo India). Eurasia es parte de Laurasia (Europa y Asia).

MONOFILETICO. Grupo de organismos que comparten un único y exclusivo antecesor común.

NECROFAGO. Que se alimenta de materia muerta.

NICHO. Papel ecológico de una especie dentro de una comunidad.

NIDICOLA. Que vive en el nido durante un período prolongado después del nacimiento.

NIDIFUGO. Que abandona el nido poco después del nacimiento.

OMNIVORO. Que se alimenta de una dieta mixta, vegetal y animal.

OPISTOCELIA. Relativo a centros vertebrales cuya cara anterior es convexa y la posterior cóncava.

OSTEODERMO. Estructura ósea de origen dérmico consistente en una placa individualizada. El conjunto de osteodermos puede disponerse o no en un modelo ordenado.

PALEOAMBIENTE. Condiciones ambientales que definen un ecosistema antiguo.

PALEOBIOLOGIA. Estudio de la biología de los organismos del pasado.

PALAOETOLOGIA. Rama de la Paleontología que se ocupa del estudio de la conducta de los animales del pasado.

PALAOICNOLOGIA. Rama de la Paleontología que estudia las huellas de la actividad de animales del pasado.

PARAFILETICO. Conjunto de formas orgánicas que tienen un antecesor común pero que no incluye a la totalidad de sus descendientes.

PARASAGITAL. De disposición paralela al plano axial de simetría.

PATAGIO. Membrana que se extiende entre el esqueleto del ala y la pared corporal en diversos teráptidos planeadores o voladores, como murciélagos o pterosaurios.

PIGOSTILO. Vértebras caudales fusionadas en las aves que sustentan la rabadilla u ovispillo.

PISTA. En vertebrados, sucesión de icnitas consecutivas producidas por un mismo animal, que contenga, al menos una vez, la reimpresión del mismo autópodo.

PRIMITIVO. Usado para un carácter que está presente en las especies ancestrales lejanas.

PROCELIA. Relativo a centros vertebrales cuya cara anterior es cóncava y la posterior convexa.

RASTRO. Pista, traza.

RUDISTAS. Grupo extinto de bivalvos mesozoicos adaptados a la vida recifal; una de las valvas es cónica y la otra opercular.

SINAPSIDO. Patrón craneal que presenta una única ventana temporal de posición inferior.

TAXON. (Plural TAXA). Referido a cualquier conjunto de organismos que se agrupan por considerarse distintos a otros, y que pueden ser tratados como una unidad separada. Estas unidades pueden ser de distinto rango (Clase, Orden, Familia, Género, Especie, etc.).

TRIDACTILO. Referido a un autópodo que presenta tres dedos.

TROFICO. Usado para indicar el modo de nutrición de un organismo o el nutriente que utiliza.

Pimex, Diseño Gráfico ha realizado los dibujos correspondientes a las Figs. 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 21, 22, 23, 24, 25, 35, 36, 41, 45, 46, 55, 87. B, 88, 89, 90, 91. A, 93. B, 98 y el árbol genealógico de la pág. 26; Grafismo ha realizado los correspondientes a las Figs. 1. B, 66, 94, 100 y 101; y Mauricio Antón los correspondientes a las Figs. 28. A, 29. B, 32, 37, 38, 39 y 43. El Museo Nacional de Ciencias Naturales ha proporcionado las fotografías de las Figs. 64, 77, 83, 84, 86, 91. B, 92 A y 93. A; la Sección de Mineralogía y Paleontología de Iberduero las correspondientes a las Figs. 63, 68, 69, 70, 72 y 75; Jan Smit la fotografía de la Fig. 99; y la empresa Dinamation Int. Corp. las de las Figs. 1. A, 1. C y 1. D.

CATALOGO

Ediciones El Viso Santiago Saavedra
Rufino Díaz
M.º Esther Garrido
M.º Dolores Gómez de Aranda
M.º Victoria Lasso de la Vega
M.º Angeles López
Agustín Martínez

Diseño Jordi Blassi

Fotomecánica Cromoarte, Barcelona

Fotocomposición Pérez Díaz, S.A., Madrid

Encuadernación Ramos, S.A., Madrid

Impresión Julio Soto Impresor, S.A.,
Avda. de la Constitución, 202,
Torrejón de Ardoz (Madrid)

I.S.B.N.: 84-86022-38-X
Depósito legal: M-16762-1990



IBERDUERO

C. S. I. C.