

Martín D Ezcurra

Museo Argentino de Ciencias Naturales
Bernardino Rivadavia (MACN)

El amanecer de los dinosaurios

Los dinosaurios fueron, durante aproximadamente 150Ma, el grupo de tetrápodos más abundante y diverso en la gran mayoría de los ecosistemas continentales del Mesozoico (entre hace 252 y 66Ma). El reinado de los dinosaurios se prolonga hoy en las aproximadamente 10.000 especies de aves actuales, que constituyen las únicas integrantes del linaje de los dinosaurios que sobrevivieron a la extinción masiva del Cretácico-Paleoceno hace 66Ma. Entre la gran cantidad de temas que aborda el estudio de los dinosaurios, su origen es uno de los que más novedades trajo en los últimos quince años.

Origen evolutivo de los dinosaurios

Durante la mayor parte del siglo XX predominó la idea de que los dinosaurios descendían de un grupo de reptiles extinguidos, entonces denominados *tecodontes*, y que dife-

rentes grupos de dinosaurios habían evolucionado a partir de distintas formas de esos reptiles. La mayoría de los *tecodontes* conocidos hasta la década de 1960 eran cuadrúpedos y tenían su cuerpo protegido por placas llamadas *osteodermos*, por lo que recordaban a los cocodrilos actuales.

En 1964 y 1965, Alfred S Romer (1894-1973), paleontólogo estadounidense, lideró exploraciones de rocas de edad triásica (entre hace 252 y 201Ma) en el centro-oeste de la Argentina. Encontró una abundante y desconocida fauna de reptiles en un área que actualmente integra el Parque Nacional Talampaya, en La Rioja, en rocas de la formación geológica Chañares. Sobre la base de los fósiles recuperados, Romer describió en 1971 dos nuevas especies de *tecodontes* de pequeño tamaño (unos 50cm de largo) con patas largas y gráciles, que nombró *Lagerpeton chanarensis* y *Lagosuchus talampayensis*. Interpretó que eran ancestros de los dinosaurios, pero no conjeturó que podrían ser muy cercanos a estos. En 1972, describió una tercera especie de *tecodonte*, *Lewisuchus admixtus*, y concluyó que probablen-

¿DE QUÉ SE TRATA?

Las diferentes ramas del gran árbol de los dinosaurios descienden de un único ancestro del grupo de los antes llamados *tecodontes*, del cual también se desprendieron los cocodrilos.



Afloramientos de la formación geológica Ischigualasto, en La Rioja, donde se encontraron algunos de los dinosaurios más antiguos del mundo. Foto Lucas Fiorelli

te estuviese relacionado con el origen de los dinosaurios carnívoros.

Desde mediados de la década de 1970 se empezó a aceptar la idea de que los diferentes grupos de dinosaurios habían evolucionado a partir de un único ancestro, y no cada uno independientemente a partir de diferentes grupos de tecodontes. En esa década, José F Bonaparte condujo nuevas exploraciones en las mencionadas rocas triásicas del centro-oeste argentino, en las cuales hallaron ejemplares más completos de *Lagosuchus*, que mostraban rasgos anatómicos muy similares a los de dinosaurios. Esto llevó a Bonaparte a sugerir que *Lagosuchus* era una forma intermedia entre el linaje de los cocodrilos y el de los dinosaurios. A su vez, a partir de la idea de que los dinosaurios descendían de un único ancestro en común, consideró que *Lagosuchus* (o *Marasuchus*, como se llaman hoy la mayoría de los ejemplares de *Lagosuchus*) sería producto de una diversificación de los tecodontes que dio origen a los dinosaurios.

En la década de 1980 se empezaron a utilizar nuevos enfoques conceptuales, como la *cladística*, para establecer las relaciones de parentesco entre organismos. Estos primeros análisis modernos también apoyaron la idea de que los dinosaurios descendían de un único ancestro, es decir, eran un *grupo natural*, y consideraron a los tecodontes como especies precursoras tanto del linaje de los cocodrilos como del de los dinosaurios. Análisis posteriores encontraron que *Lagerpeton*, *Marasuchus* y *Lewisuchus* estaban más cercanamente relacionados con los dinosaurios que con otros reptiles

fósiles y, en consecuencia, los consideraron como formas precursoras de los dinosaurios.

Así, se vio a los precursores de los dinosaurios o *dinosauriformes* como animales gráciles, bípedos y carnívoros, restringidos en el registro fósil a rocas más antiguas que aquellas en las que se encontraron los primeros dinosaurios. En 2003, se halló en Polonia una nueva especie bautizada *Silesaurus opolensis*, cercanamente relacionada con los dinosaurios y evidencia de que los precursores de estos habían sido mucho más diversos tanto ecológicamente como en cuanto a su morfología, y además eran de mayor tamaño (unos 2m de largo) de lo que se pensaba. *Silesaurus* poseía miembros posteriores largos y gráciles, como los de *Lagerpeton* y *Marasuchus*, pero la longitud de sus miembros anteriores muestra que era cuadrúpedo. Su dentición estaba adaptada a una dieta herbívora y recuerda la de algunos dinosaurios herbívoros.

Este hallazgo permitió establecer que especies pobremente conocidas de Estados Unidos eran precursoras de los dinosaurios, y no dinosaurios carnívoros como se pensaba. Tales reinterpretaciones no solo incrementaron el número de precursores de los dinosaurios conocidos sino, también, mostraron que esas formas ancestrales habían convivido con estos durante aproximadamente 20Ma en el supercontinente Pangea. En consecuencia, gracias a los descubrimientos de los últimos treinta años, hoy sabemos que un linaje de los precursores de los dinosaurios, los silesáuridos, siguió su curso evolutivo en paralelo y en coexistencia con los primeros dinosaurios.

Los dinosaurios más antiguos

Los restos de los dinosaurios más antiguos conocidos fueron encontrados en el centro-oeste de la Argentina en la década de 1960, en exploraciones lideradas por el biólogo Osvaldo Reig en rocas de la formación geológica Ischigualasto, que afloran en San Juan y zonas cercanas de La Rioja, datadas por medio de elementos radiactivos en hace aproximadamente 231Ma, es decir, rocas del Triásico superior. Desde la década de 1960 se descubrieron en total siete especies diferentes de dinosaurios en la formación Ischigualasto, cuatro halladas o nombradas en los últimos diez años. En rocas aproximadamente coetáneas del sur de Brasil también se encontraron restos de dinosaurios, sobre cuya base se definieron cuatro especies diferentes. En consecuencia, con excepción de unos restos fragmentarios de Zimbabue y una especie muy pobremente conocida de la India, el registro de los dinosaurios mundialmente más antiguos se encuentra hoy limitado a Sudamérica.

Los dinosaurios antiguos tienen entre ellos características anatómicas mucho más similares que las observadas entre los del Jurásico y del Cretácico. De las doce especies encontradas hasta hoy, la mitad corresponde a formas tempranas de saurpodomorfos, animales de cuello largo que alcanzaron tamaños colosales durante el Jurásico y el Cre-

tácico. En contraste con sus descendientes, los primeros saurpodomorfos, por ejemplo, *Eoraptor lunensis* o *Saturnalia tupiniquim*, eran relativamente pequeños (hasta 2m de largo), con miembros gráciles, cuello moderadamente alargado y, en su gran mayoría, con dientes de forma de hoja, indicadores de que su dieta era herbívora u omnívora. *Buriolestes schultzi*, una especie de este grupo hallada en 2017 en Rio Grande do Sul, sin embargo, poseía dientes curvados hacia atrás y dispuestos como una sierra, característicos de una dieta carnívora.

Actualmente se conocen cuatro especies carnívoras entre los dinosaurios más antiguos (*Herrerasaurus ischigualastensis*, *Staurikosaurus pricei*, *Eodromaeus murphi* y *Buriolestes schultzi*). Las dos primeras pertenecen a la familia *Herrerasauridae* o herrerasáuridos, formada por animales bípedos y con garras fuertemente curvadas en las manos, algunos de cuyos ejemplares alcanzaron unos 6m de longitud. Estaban, en consecuencia, entre los principales predadores de sus ecosistemas y rivalizaban en tamaño con las mayores especies del linaje que incluye a los cocodrilos. Algunos de los rasgos anatómicos de los herrerasáuridos recuerdan a dinosaurios carnívoros del Jurásico y del Cretácico, por ejemplo, la conformación craneana, y otros son exclusivos del grupo, entre ellos, una morfología única de la cintura pélvica. En los últimos veinticinco años, esta combinación de caracteres

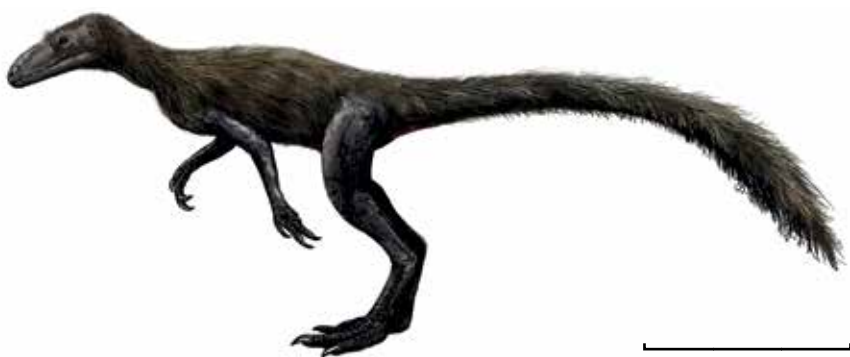


Afloramientos de la formación geológica Chañares en el Parque Nacional Talampaya, La Rioja, en la que se encontraron varias especies de precursores de los dinosaurios. Foto Léa Leuzinger

generó una extensa discusión acerca de sus relaciones de parentesco que aún no ha logrado consenso.

A un segundo tipo de forma carnívora de los primeros dinosaurios pertenece *Eodromaeus murphi*, descrito en 2011 y procedente de rocas de la formación Ischigualasto del Valle de la Luna, San Juan. El animal medía unos 2m de largo y tenía una conformación corporal similar a la de los sauropodomorfos más primitivos, como *Panphagia*, *Eoraptor* y *Saturnalia*, pero su dentición era típica de formas predatoras. Por último, una de las especies de los dinosaurios más antiguos, *Pisanosaurus mertii*, perteneció a otro gran linaje de dinosaurios, el de los ornitiskios, que incluyó formas exclusivamente herbívoras y comprendió a los dinosaurios con cuernos, placas, armaduras y pico de pato, entre otros. Un estudio reciente, sin embargo, argumentó que *Pisanosaurus* no es un ornitiskio sino un precursor de los dinosaurios.

Lo explicado muestra que en la temprana historia evolutiva de los dinosaurios ya se habían diferenciado sus dos principales linajes. Estos eran: (i) los mencionados sauriskios, que se diversificaron en dos linajes, los terópodos, carnívoros, y los sauropodomorfos, herbívoros, y (ii) los ornitiskios.



Interpretación del aspecto de *Marasuchus lilloensis*, un pequeño dinosauriforme o precursor de los dinosaurios que vivió en el Triásico superior en lo que hoy es la provincia argentina de La Rioja. La barra que da la escala mide 10cm. Micheal BH, Wikimedia Commons.



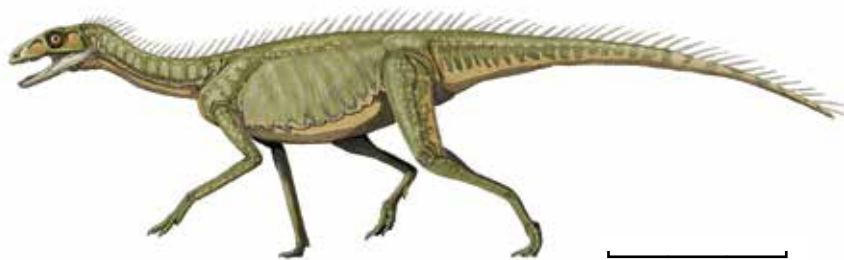
Interpretación del aspecto de *Pisanosaurus mertii*, un pequeño dinosaurio antiguo herbívoro cuyos fósiles fueron hallados en 1962 en La Rioja, en rocas del Triásico superior. La barra que da la escala mide 50cm. Michael BH, Wikimedia Commons.

Los ecosistemas de los primeros dinosaurios

Los ecosistemas en los cuales aparecieron los dinosaurios más antiguos estaban numéricamente dominados por rincosaurios, un grupo muy especializado de herbívoros distantemente relacionado con los dinosaurios, y por formas ancestrales de los mamíferos llamados cinodontes, que trata el artículo 'Cinodontes triásicos y mamíferos en el tiempo de los dinosaurios', publicado en este número. Rincosaurios y cinodontes representaban aproximadamente el 80% de las especies animales de los ecosistemas correspondientes a las rocas más antiguas de Ischigualasto, mientras que los dinosaurios ascendían al 10% de ellas y el linaje de los cocodrilos y formas relacionadas, al 7%. Los datos disponibles hacen suponer que los ecosistemas coetáneos del Brasil y la India eran similares. Más allá de la abundancia relativamente baja de los primeros dinosaurios, es interesante destacar que en su temprana historia evolutiva el grupo se encontraba restringido geográficamente. Las cuatro unidades geológicas que contienen los restos de los dinosaurios más

antiguos se ubicaban en esos momentos entre los 40° y 50° de latitud sur, en áreas que entonces tenían climas subtropicales a áridos templado-fríos.

En contraste con los ecosistemas en los cuales vivieron los dinosaurios más antiguos, los de finales del período triásico, entre hace 220 y 200Ma, son los primeros en cuyas faunas aparece un dominio de los dinosaurios, el cual culminaría durante el Cretácico. En los niveles superiores de la formación geológica Los Colorados, en La Rioja, datados hace unos 215Ma, por ejemplo, los dinosaurios alcanzan el 60% de las especies de fauna, un incremento considerable con respecto a Ischigualasto. En otras unidades geológicas continentales de edad similar de Sudamérica, Norteamérica, Europa, África y Asia los dinosaurios también constituyen las formas animales más abundantes de los ecosistemas. En paralelo, los dinosaurios también sufrieron una expansión geográfica, y alcanzaron una distribución global hacia finales del período triásico. Dicha expansión pudo haber sido una de las consecuencias de un cambio climático global conocido como evento pluvial carniano.



Interpretación del aspecto de *Silesaurus opolensis*, un precursor de los dinosaurios que vivió hace unos 230Ma, cuyos fósiles fueron encontrados cerca de Opole, en Silesia, y descritos en 2003. La barra que da la escala mide 50cm. Dibujo Dimitri Bognadov.



Reconstrucción del esqueleto de *Herrerasaurus ischigualastensis*, un dinosaurio saurisquio carnívoro y bípedo que se cuenta entre los más antiguos conocidos. Sus primeros fósiles se encontraron en la década de 1960 en la formación geológica Ischigualasto, en San Juan, en rocas del Triásico superior datadas hace unos 231Ma. Era uno de los más grandes de los dinosaurios antiguos. La barra que da la escala mide 1m.

Competidores y sobrevivientes de extinciones

El registro fósil permite conocer la temprana historia evolutiva de los dinosaurios, pues documenta el origen del grupo, su expansión geográfica y finalmente su dominio de los ecosistemas continentales durante la mayor parte de la era mesozoica. Los procesos ecológicos y evolutivos que constituyen la trama de esta historia han sido muy discutidos, con el resultado de que se plantearon dos escenarios o modelos alternativos: el competitivo y el oportunista.

Durante la mayor parte del siglo XX, estudios llevados a cabo por paleontólogos, como el británico Alan Charig (1927-1997) y el argentino José F Bonaparte, consideraron que el florecimiento de los dinosaurios durante el Triásico había sido la consecuencia de un reemplazo faunístico global de tipo competitivo. En el Triásico inferior y medio (entre hace 252 y 235Ma), en los ecosistemas continentales abundaban tanto grupos distantemente relacionados con los mamíferos como formas lejanamente emparentadas con los dinosaurios y los cocodrilos. El modelo competitivo postula que los dinosaurios superaron a esos grupos de vertebrados durante el Triásico superior por un proceso

de competencia entre especies (que duró millones de años).

Entre las ventajas evolutivas que podrían explicar el éxito de los dinosaurios sobre otros grupos contemporáneos de vertebrados se ha sugerido que poseían una capacidad locomotriz más eficiente, con una postura completamente erecta, bípeda y digitígrada (apoyaban su peso solo sobre los dedos y no sobre la planta del pie como los cocodrilos). A esto se ha agregado su homeotermia (la capacidad de mantener la temperatura corporal constante independientemente de las condiciones ambientales), que compartían con las aves y los mamíferos, y significaba una fisiología más eficiente que la de los otros grupos mencionados.

En contraste, en la década de 1980 el paleontólogo británico Michael Benton recurrió a un modelo oportunista para explicar el reemplazo faunístico. Hacia finales del Triásico se produjo la extinción de una gran cantidad de grupos de plantas y animales que habían sido muy abundantes y diversos durante ese período. Una primera ola de extinciones produjo la desaparición de los rincosaurios y de muchas especies de cinodontes.

Luego, con la extinción masiva del límite Triásico-Jurásico, una de las cinco grandes extinciones que sufrió la vida en la Tierra, desaparecieron numerosos grupos precursores tanto de los cocodrilos como de los dinosaurios. Esta segunda extinción pudo haber resultado de cambios del nivel del mar, de la caída de uno o más asteroides a la Tierra,



Réplica de un cráneo de *Herrerasaurus ischigualastensis*. Advértase la dentadura, que indica los hábitos carnívoros del animal. Naturmuseum Senckenberg. Foto Eva Kröcher


de una intensa actividad volcánica o de una combinación de esos factores. Benton postuló que el florecimiento de los dinosaurios habría sido consecuencia de la ocupación por ellos de los nichos ecológicos vacantes por la desaparición de una gran cantidad de grupos de vertebrados continentales hacia finales del Triásico.

Los descubrimientos realizados en los últimos veinte años, así como el desarrollo de técnicas más precisas para la datación de las rocas que contienen fósiles, han mejorado nuestro entendimiento de los ecosistemas y de los patrones evolutivos que ocurrieron hacia finales del Triásico. Los cambios climáticos, florísticos y faunísticos del Triásico superior acaecieron en diferentes momentos en los hemisferios sur y norte, y no fueron la consecuencia de un único evento global. A su vez, aunque la primera ola de extinciones mencionada produjo la desaparición de algunos grupos conspicuos, los ecosistemas continuaron poblados por numerosos grupos de vertebrados que competían por los mismos recursos ecológicos que los dinosaurios. De hecho, formas precursoras de los cocodrilos desarrollaron morfologías muy similares a las de algunos grupos de dinosaurios, y lo hicieron de manera independiente de estos, por un proceso evolutivo conocido como *convergencia*. En consecuencia, la primera etapa del florecimiento de los dinosaurios, particularmente de los terópodos carnívoros y los saurópodomorfos herbívoros de cuello largo, hacia finales del Triásico, no se produjo en ecosistemas vacíos. Por otro lado, los grupos del linaje de los cocodrilos descubiertos recientemente, que se diversificaron durante el Triásico superior, desaparecieron con la extinción del límite Triásico-Jurásico, lo que resalta la importancia de este evento en la reestructuración de los ecosistemas continentales hace unos 200Ma. Luego de ese momento, los dinosaurios ornitisquios se diversificaron ampliamente por primera vez y los saurisquios adquirieron una diversidad ecológica y morfológica mucho mayor que la alcanzada durante el Triásico.

Se puede concluir, a la luz de lo anterior, que los dos modelos ecológico-evolutivos planteados para explicar cómo



Dientes de *Buriolestes schultzi*, una forma temprana de saurópodomorfo hallada en Rio Grande do Sul. Los dientes curvados hacia atrás y dispuestos como una sierra son característicos de una dieta carnívora. Foto Flavio Lopes, Universidad Federal de Rio Grande do Sul.

los dinosaurios alcanzaron a dominar los ecosistemas continentales no son necesariamente excluyentes. La primera etapa de expansión geográfica y diversificación temprana del número de especies y morfologías duró aproximadamente 20Ma y transcurrió en ambientes poblados por gran cantidad de formas animales potencialmente competidoras de los dinosaurios. En este momento, la locomoción y posiblemente la fisiología que caracterizaba a los dinosaurios pudo haber desempeñado un papel fundamental en el éxito competitivo que alcanzaron ante los intensos cambios climáticos y ecológicos causantes de la extinción de numerosos grupos de organismos. Pero los efectos de la extinción masiva del límite Triásico-Jurásico parecen haber contribuido a la gran diversificación morfológica y ecológica de los dinosaurios durante el resto de la era mesozoica, que aprovecharon en forma oportunista nichos ecológicos vacantes y se diversificaron en los saurópodos de tamaños colosales, los terópodos gigantes y los llamativos ornitisquios acorazados, con cuernos y con crestas, del Jurásico y del Cretácico. 

LECTURAS SUGERIDAS

BENTON MJ, 1983, 'Dinosaur success in the Triassic: A non-competitive ecological model', *The Quarterly Review of Biology*, 58, 1: 29-55.

BRUSATTE SL et al., 2010, 'The origin and early radiation of dinosaurs', *Earth-Science Reviews*, 101, 1-2: 68-100.

EZCURRA MD y MARTÍNEZ RN, 2016, 'Dinosaurs precursors and early dinosaurs from Argentina', en F Agnolin et al., *Historia evolutiva y paleobiogeografía de los vertebrados de América del Sur*, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia.

LANGER MC et al., 2010, 'The origin and early radiation of dinosaurs', *Biological Reviews*, 85: 55-110.



Martín D Ezcurra

Doctor (PhD) en paleontología, Universidad de Birmingham.

Investigador adjunto en el MACN, Conicet.

martindezcurra@yahoo.com.ar