

00361

4  
rey



**UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**  
División de Estudios de Posgrado

**Productos y Requerimientos Energéticos  
de los Dinosaurios**

**T E S I S**

Que para obtener el Grado Académico de  
**MAESTRA EN CIENCIAS**

**(BIOLOGIA)**

**P r e s e n t a**

**MARIA DEL ROCIO BOSCH GOMEZ**

**FALLA DE ORIGEN**

Director de Tesis: **Dr. Rafael Patrón Sarti**

1995



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**A mis abuelos, madre, Manolo, Lorena y María José.**

## ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	iii
LISTA DE FIGURAS.....	iv
LISTA DE TABLAS.....	v
<b>CAPÍTULO UNO: INTRODUCCIÓN.</b>	
1.1 Antecedentes.....	1
1.2 Justificación.....	2
1.3 Objetivos.....	3
1.4 Metodología.....	3
<b>CAPÍTULO DOS: REVISIÓN DE LITERATURA</b>	
2.1 El ambiente del Mesozoico.....	6
2.1.1 Etapas del Mesozoico.....	6
2.1.2 Dinámica continental del Mesozoico.....	6
2.1.3 Clima.....	10
2.1.3.1 Bióxido de carbono.....	11
2.1.3.2 Evidencias bióticas.....	12
2.1.4 Vegetación.....	14
2.1.5 Fauna.....	15
2.2 Ecofisiología de dinosaurios.....	16
2.2.1 Termoregulación.....	16
2.2.1.1 Evidencias anatómicas y fisiológicas de termoregulación.....	18
2.2.1.1.1 Hueso.....	18
2.2.1.1.2 Postura.....	22
2.2.1.1.3 Corazón.....	23
2.2.1.2 Tasa de depredación-presa.....	24
2.2.1.3 Conducta.....	26
<b>CAPÍTULO TRES: MODELO DE SIMULACIÓN DEL CRECIMIENTO DE LOS DINOSAURIOS.</b>	
3.1 Diagrama de flujo.....	32
3.2 La ecuación del crecimiento equilibrado.....	34
3.3 Respiración.....	34
3.4 Flujo energético y escenarios productivos.....	35

3.5 Modelo de cómputo.....	40
3.6 Las comunidades estudiadas.....	45
3.6.1 Comunidad I - Jurásico Tardío.....	45
3.6.1.1 <i>Ultrasaurus</i> .....	45
3.6.1.2 <i>Allosaurus</i> .....	45
3.6.2 Comunidad II - Cretácico Temprano.....	47
3.6.2.1 <i>Iguanodon</i> .....	47
3.6.2.2 <i>Velociraptor</i> .....	48
3.6.3 Comunidad III - Cretácico Tardío.....	49
3.6.3.1 <i>Maisaura</i> .....	49
3.6.3.2 <i>Tyrannosaurus</i> .....	51
3.7 Resultados del modelo de simulación DINOENER.....	52
CAPÍTULO CUATRO: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	
4.1 General.....	57
4.2 Efecto de la reducción de la productividad primaria neta.....	59
4.3 Efecto del tamaño de los dinosaurios sobre la capacidad de carga del ambiente.....	61
4.4 Efecto del tamaño-productividad sobre la capacidad de carga del ambiente.....	63
4.5 Efecto de la eficacia de depredación en la capacidad de carga del ambiente.....	65
4.6 La tasa depredación-presa y la regulación térmica.....	66
4.7 Conclusiones.....	68
CAPÍTULO CINCO: BIBLIOGRAFÍA.....	71
APÉNDICE I. CLASIFICACIÓN DE LOS DINOSAURIOS.....	78

## AGRADECIMIENTOS

Muchas personas colaboraron con sus ideas y críticas en la elaboración de esta tesis. El Dr. Rafael Patrón Sarti se encargó de la dirección de la misma; su guía y apoyo durante las diferentes fases del trabajo fueron un gran estímulo. Los examinadores nombrados por la Facultad de Ciencias, U.N.A.M., contribuyeron con numerosas y valiosas sugerencias a una versión preliminar de esta tesis, muchas gracias por su esfuerzo. Mi esposo, Manolo, constantemente comentó partes de la tesis, principalmente en los aspectos anatómicos y fisiológicos. Agradezco a mi familia en general por su apoyo.

Por último, se que este trabajo representa más un inicio que un final en un campo de estudio tan amplio y de gran motivación, como es la dinámica de los ecosistemas del Mesozoico.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1 Estructura continental durante el periodo Triásico.....	8
Figura 2.2 Estructura continental durante el periodo Jurásico.....	8
Figura 2.3 Estructura continental durante el periodo Cretácico.....	9
Figura 3.1 Diagrama de flujo DINOENER v.1.0.....	33
Figura 3.2 Representación esquemática de <i>Ultrasaurus</i> .....	46
Figura 3.3 Representación esquemática de <i>Allosaurus</i> .....	47
Figura 3.4 Representación esquemática de <i>Iguanodon</i> .....	48
Figura 3.5 Representación esquemática de <i>Velociraptor</i> .....	49
Figura 3.6 Representación esquemática de <i>Maiasaura</i> .....	50
Figura 3.7 Representación esquemática de <i>Tyrannosaurus</i> .....	52
Figura 4.1 Efecto de la productividad sobre la capacidad de carga de herbívoros endotermos.....	60
Figura 4.2 Efecto de la productividad sobre la capacidad de carga de herbívoros ectotermos.....	60
Figura 4.3 Efecto del tamaño sobre la capacidad de carga de herbívoros endotermos.....	61
Figura 4.4 Efecto del tamaño sobre la capacidad de carga de herbívoros ectotermos.....	62
Figura 4.5 Efecto del tamaño-productividad sobre la capacidad de carga de herbívoros endotermos.....	64
Figura 4.6 Efecto del tamaño-productividad sobre la capacidad de carga de herbívoros ectotermos.....	64
Figura 4.7 Efecto de la eficacia de depredación sobre la capacidad de carga de carnívoros endotermos.....	65
Figura 4.8 Efecto de la eficacia de depredación sobre la capacidad de carga de carnívoros ectotermos.....	66
Figura 4.9 Tasa depredador-presa en dinosaurios endotermos.....	67
Figura 4.10 Tasa depredador-presa en dinosaurios ectotermos.....	67
<i>Ad figura. Seismosaurus</i> .....	5
<i>Ad figura. Maiasaura</i> .....	31
<i>Ad figura. Tyrannosaurus rex</i> .....	56

**LISTA DE TABLAS**

<b>Tabla 3.1</b> Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km <sup>2</sup> ) en diferentes escenarios productivos. Endotermia-tasa anual de depredación del 5 %.....	<b>53</b>
<b>Tabla 3.2</b> Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km <sup>2</sup> ) en diferentes escenarios productivos. Ectotermia-tasa anual de depredación del 5 %.....	<b>53</b>
<b>Tabla 3.3</b> Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km <sup>2</sup> ) en diferentes escenarios productivos. Endotermia-tasa anual de depredación del 10 %.....	<b>54</b>
<b>Tabla 3.4</b> Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km <sup>2</sup> ) en diferentes escenarios productivos. Ectotermia-tasa anual de depredación del 10 %.....	<b>54</b>
<b>Tabla 3.5</b> Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km <sup>2</sup> ) en diferentes escenarios productivos Endotermia-tasa anual de depredación del 15 %.....	<b>55</b>
<b>Tabla 3.6</b> Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km <sup>2</sup> ) en diferentes escenarios productivos. Ectotermia-tasa anual de depredación del 15 %.....	<b>55</b>



## CAPITULO 1. INTRODUCCIÓN.

### 1.1 Antecedentes.

Los dinosaurios dominaron la tierra durante el Mesozoico hasta su desaparición a fines del Cretácico (Russell, 1989). Su morfología evolucionó en el tiempo al igual que su comportamiento, lo que permitió que este grupo llegara a ocupar diversos nichos terrestres.

Los dinosaurios aparecieron durante el Triásico. Su radiación adaptativa ocurrió después de la extinción repentina de los reptiles tipo mamífero y de los herbívoros rhynchosaurios en el Triásico superior. Tucher y Benton (1982), después de haber analizado toda la información disponible sobre los vertebrados de este período, llegaron a la conclusión de que la competencia no fue el factor más importante en el éxito inicial de los dinosaurios, sino una radiación oportunista después de la extinción de grupos importantes. La evidencia más fuerte se encuentra en el hecho de que los fósiles de reptiles tipo mamífero y los rhynchosaurios no ocurren junto con los dinosaurios en el tiempo y el espacio. Se considera que la extinción de estos dos grupos se debió a cambios climáticos y de la flora, propiciados por el movimiento de las placas terrestres. La nueva flora estuvo dominada por Bennettitales, Cycadeoidales y Coníferas.

Los dinosaurios existieron aproximadamente, de hace unos 245 a hace 65 millones de años, período cuarenta veces mayor que el de cualquier otro grupo zoológico (Noll, 1993)<sup>1</sup>. Como surgieron durante el Triásico y los continentes estaban unidos formando la Pangea, los dinosaurios se dispersaron libremente por toda la corteza terrestre. Por ello que en la actualidad se encuentran localidades fosilíferas

<sup>1</sup> El comienzo de la Era Mesozoica es debatida. De acuerdo a Hartmann y Miller (1991), el inicio no está claro pudiéndose dar desde hace 250 hasta hace 200 millones de años. Raven y Johnson (1989) lo ubican hace 250 millones de años, mientras que otros autores como Chenel (1986) y Fairbridge (1982) mencionan su comienzo hace cerca de 225 millones de años.

de ellos en todo el mundo; inclusive en los últimos años se descubrieron fósiles de estos animales en la Antártida (Paul, 1988; Vickers & Rich, 1993).

Se considera que los dinosaurios ocupaban nichos que actualmente ocupan los mamíferos terrestres. Su tamaño iba desde menos de 1 m de longitud hasta tallas de cerca de 40 m. Después de estudios recientes de su anatomía, ecología y comportamiento fósil, muchos autores han llegado a la conclusión de que estos animales eran más complejos en su comportamiento y en sus adaptaciones de lo que se creía (Ostrom, 1972; 1980). Entre los debates actuales se encuentra la controversia sobre su posible regulación térmica (endotermia vs. ectotermia). Su metabolismo y su tamaño son factores necesarios para el entendimiento de sus requerimientos energéticos y su papel trófico en los ecosistemas del Mesozoico.

## **1.2 Justificación.**

El estudio del crecimiento y sobrevivencia de poblaciones animales ha sido de gran utilidad para el entendimiento del funcionamiento de los ecosistemas actuales y pasados. Uno de los mayores enigmas del registro fósil han sido las extinciones masivas de un gran número de grupos en diferentes épocas geológicas. Entre ellas, la extinción de dinosaurios y otras especies al final del Cretácico es considerada de gran interés debido a que, por un lado, su extinción propició la radiación adaptativa de nuevas especies (ej. los mamíferos) y, por otro, a que sus posibles causas podrían darnos un mejor conocimiento de la relación adaptación-cambio ambiental de especies actuales. El conocimiento del ambiente que existió en el Mesozoico ha sido mejorado gracias a los estudios con modelos de simulación climática desarrollados por Barron (1981; 1982; 1983). Por otro lado, recientes estudios de la relación CO<sub>2</sub>-planta en atmósferas simuladas (Allen, 1986; Goudriaan, 1992), abren la expectativa de estimar las probables productividades primaria y secundaria

entonces existentes. Un punto central en el estudio de los ecosistemas del Mesozoico es el poder inferir el posible metabolismo energético de las poblaciones entonces dominantes y de ahí sus requerimientos.

### **1.3 Objetivos.**

Los objetivos de esta tesis son los siguientes:

a) Desarrollar un modelo de simulación de los requerimientos energéticos, en base a diferentes tipos de regulación térmica, de comunidades de dinosaurios herbívora y carnívora existentes en el Cretácico.

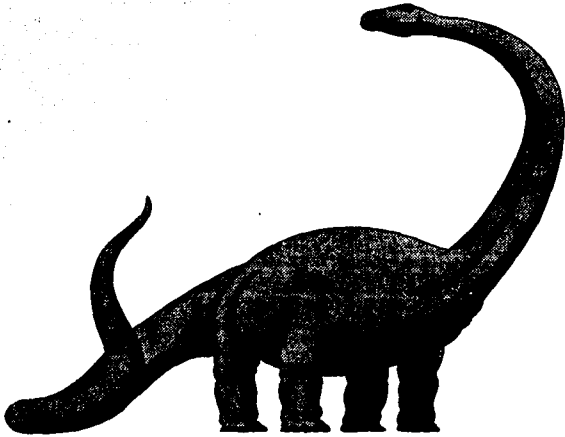
b) Determinar los posibles efectos del cambio morfológico de los dinosaurios sobre su metabolismo energético.

c) Determinar posibles capacidades de carga de ecosistemas del Mesozoico debido al impacto de cambios en la productividad primaria.

### **1.4 Metodología.**

En los sistemas biológicos, la investigación de operaciones y análisis de sistemas, provee de valiosas herramientas de investigación. Entre ellas, la simulación puede ser definida como la construcción de modelos matemáticos y su consecuente uso en la experimentación por cambios en los componentes o relaciones con el fin de entender mejor la dinámica del sistema. Para el presente estudio, la simulación se escogió como la herramienta de investigación utilizada, ya que el modelaje de sistemas biológicos incorpora datos interactivos y dinámicos. En su uso para investigar posibles funcionamientos de ecosistemas del pasado, permite sintetizar y analizar los resultados de diferentes investigaciones y dar respuestas a preguntas derivadas

**por diferentes hipótesis. Se pretende que el modelo pueda ser incorporado a otros modelos globales que nos ayuden a entender el funcionamiento de los ecosistemas del Mesozoico.**



**Seismosaurus** es el más grande de los dinosaurios herbívoros hasta ahora conocidos. Sus medidas aproximadas eran de 18 metros de altura por 40 metros de longitud. El peso de este Saurópodo pudo llegar a ser de 100 toneladas. Vivió durante el Jurásico (Noll, 1993).

## CAPITULO 2. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1 El ambiente del Mesozoico.

#### 2.1.1 Etapas del Mesozoico.

La era del Mesozoico, considerada por muchos la era de los dinosaurios, está dividida en tres períodos: el Triásico, el Jurásico y el Cretácico. El Triásico tomó su nombre de las tres capas de sedimentos de areniscas rojas correspondientes a esta etapa, encontrados por primera vez en Alemania; el Jurásico, de las calizas de las montañas Jura en Francia y el Cretácico viene de la palabra en latín creta, que significa caliza blanca, incluyendo las que se encuentran en los acantilados del Canal de la Mancha (Russell, 1989).

El Triásico empezó hace aproximadamente 245 millones de años; el Jurásico hace 208 millones de años y el Cretácico hace 145 millones de años, terminando hace 65 millones de años, momento que se le conoce como la barrera K-T, donde ocurrió una gran extinción masiva, que incluyó a los dinosaurios y a muchos otros organismos (Noll, 1993). Esta barrera se caracteriza por la presencia de Iridio en algunas localidades, que ha sido relacionado con el impacto de uno o varios meteoritos, o con erupciones volcánicas (Alvarez *et al.*, 1980, 1990; Bohor *et al.*, 1984). Aquí termina el Mesozoico y comienza el Terciario de la era del Cenozoico.

#### 2.1.2 Dinámica continental en el Mesozoico.

La distribución de los continentes en el tiempo ha variado grandemente, tanto en su posición como en su fisonomía. A principios del Triásico, los continentes

Laurasia en el norte, y Gondwana en el sur, se encontraban unidos formando el supercontinente Pangea (Figura 2.1). Este supercontinente se fragmentó en el Jurásico, derivando cada fracción transportada en una placa tectónica, separándose unas de otras (Figura 2.2). La ruptura probablemente se originó cuando América del Sur se separó de África y derivó hacia el oeste, en parte como consecuencia de un movimiento de rotación en sentido contrario a la de las manecillas del reloj, que abrió la parte baja formando un océano Atlántico meridional muy estrecho, dejando todavía conectadas las porciones septentrionales de estos dos continentes (Colbert, 1982). Casi simultáneamente, otra porción de Gondwana (lo que corresponde actualmente a la Península Indostánica) se separó y migró al norte a lo largo de la costa oriental de África hasta chocar finalmente con Asia generando los montes himalaya (posterior al Mesozoico). De igual forma Laurasia experimentó una rotación en sentido opuesto a las manecillas del reloj, separándose la costa oriental de América del Norte de la costa Mauritánica de África, generando así la parte inferior de un océano Atlántico septentrional muy estrecho, el cual permaneció cerrado en su parte superior por la firme unión de Europa y América del Norte a lo largo de Groenlandia. Laurasia conservó contacto con la tierra de Gondwana a través de la conexión hispanoarroquí. Durante el Mesozoico, la Antártida y Australia permanecieron conectadas (Colbert, 1982).

Aunque los continentes estaban fragmentándose y derivando, existieron conexiones mediante las cuales los dinosaurios pudieron desplazarse a lo largo y a lo ancho de la superficie de ellos. Este hecho está especialmente bien documentado por medio de ejemplares existentes del Jurásico tardío, que muestran estrechas relaciones entre sí y se encuentran distribuidos en la parte occidental de América del Norte, Europa y África (Colbert, 1982).

Durante el Cretácico los continentes continuaron rompiéndose, formándose mares cada vez más grandes (Figura 2.3). América del Sur estaba virtualmente

Figura 2.1 Estructura continental durante el período Triásico (Noll, 1993).

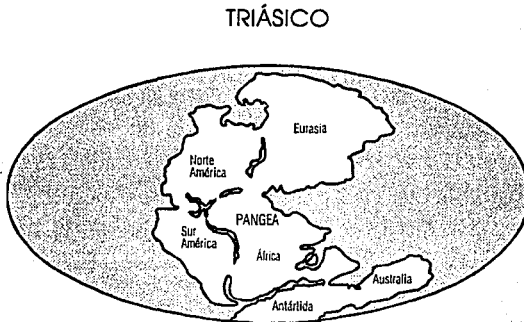


Figura 2.2 Estructura continental durante el período Jurásico (Noll, 1993).

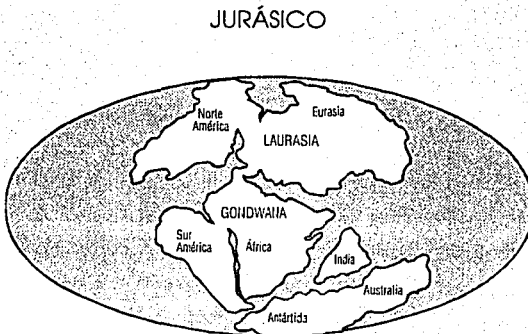
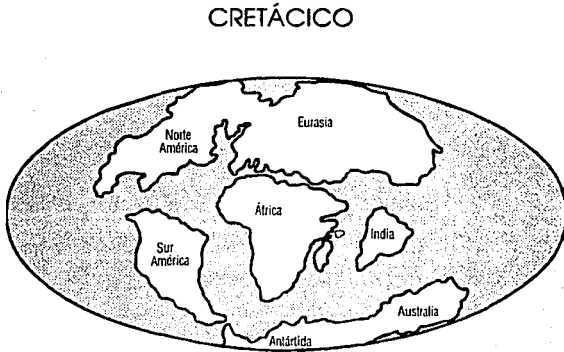




Figura 2.3 Estructura continental durante el periodo Cretácico (Noll, 1993).



rodeada por océanos, pero es posible que haya tenido una conexión con África septentrional, como lo testifican los dinosaurios del Cretácico tardío que se encuentran en ambos continentes. Apparently, la parte nororiental de América del Norte y la parte noroccidental de Europa continuaban conectadas. También en esta época se aproximaron las extremidades de estos dos continentes en la región de Bering, por lo que hubo intercambio de fauna entre la parte occidental de América del Norte y la parte oriental de Asia (Colbert, 1982). Al final del Cretácico, aunque existieron conexiones intercontinentales, había mayor número de barreras que aislaron poblaciones, lo que pudo favorecer la especiación.

### 2.1.3 *Clima.*

Los climas del pasado se infieren con base en el registro geológico. Barron (1983), desarrolló los primeros estudios del clima del Mesozoico. Durante este período existieron varios factores geoclimáticos importantes como son: la continentalidad, la ausencia de glaciaciones, la ausencia general de montañas elevadas, la presencia de llanuras, los océanos cálidos con organismos similares a nivel mundial y los niveles de mares elevados.

Con base en la distribución latitudinal de la flora y fauna, y los indicadores sedimentarios del Cretácico, los cuales actualmente están restringidos a latitudes más bajas, se infiere que a mediados del Cretácico el clima global era caliente, uniforme y sin hielo (Barron, 1983).

Gracias a la distribución de los continentes de esa época, el agua caliente del trópico circulaba a los polos manteniéndolos libres de casquetes polares. Actualmente esto no sucede porque la Antártida bloquea esta circulación, las aguas cálidas están aisladas de la cuenca ártica por Groenlandia e Islandia (Fairbridge, 1982).

En la mayor parte de la tierra había bosques exuberantes y el nivel del oxígeno atmosférico era bajo, mientras que el del bióxido de carbono era alto. Esto último debió de haber propiciado temperaturas cálidas a través del efecto de invernadero. La temperatura media del mar según los indicadores paleoclimáticos, como son los arrecifes de corales, esponjas y moluscos, debe de haber estado en el intervalo de 15 a 35°C como promedio mensual (Fairbridge, 1982).

Al final del Cretácico ocurrió una disminución del efecto de invernadero por la sustracción de bióxido de carbono de la atmósfera bajo la forma de carbonato de calcio, aumentando la concentración de oxígeno, por lo que paulatinamente se fue enfriando el planeta (Fairbridge, 1982).

En la frontera Cretácico-Terciario existió una tendencia al enfriamiento del planeta. A continuación se analiza en detalle los efectos del bióxido de carbono atmosférico y las evidencias bióticas sobre el clima.

### 2.1.3.1 Bióxido de carbono.

Se cree que durante el Mesozoico existieron altas concentraciones de  $\text{CO}_2$ , por lo que el efecto de invernadero era más intenso que ahora, provocando un clima cálido-húmedo. Al finales del Cretácico, el  $\text{CO}_2$  disminuyó en forma substancial causando el enfriamiento del planeta.

Barron *et al.* (1981;1982;1983) construyeron varios modelos del clima del Cretácico, el cual representa un paleoclima cálido, libre de casquetes polares y uniforme. Llevaron a cabo varias simulaciones en donde se fueron cambiando diferentes factores ambientales y luego se hicieron comparaciones con la evidencia paleoclimática. En las simulaciones no se pudieron obtener temperaturas suficientemente altas que coincidan con las que se sabe existieron en el Cretácico, por lo que se concluye que este tipo de clima en el pasado sólo se puede explicar con base en la presencia de algún gas como el  $\text{CO}_2$  que haya intensificado el efecto de invernadero.

Los estudios basados en isótopos de azufre muestran que en el curso del Mesozoico se había establecido un déficit de oxígeno el cual fue revertido al inicio del Cenozoico (Fairbridge, 1982). El oxígeno atmosférico se encuentra asociado mediante una relación inversa con la relación isotópica del azufre y con el bióxido de carbono atmosférico. Durante el Cretácico, un 20 % de los continentes estaba cubierto con mares epicontinentales, por lo que el área de intemperismo (mecanismo por el cual se regresa el  $\text{CO}_2$  en forma de bicarbonato a la hidrósfera y a la litosfera) era menor, tendiendo a incrementarse la concentración de bióxido de carbono en la atmósfera, además de que la solubilidad de éste disminuye en océanos cálidos (Fairbridge, 1982).

El vulcanismo es un factor importante en el aumento de la concentración de bióxido de carbono en el sistema océano-atmósfera. En épocas en que hay mucha actividad en la convección del manto terrestre, aumenta la actividad volcánica tanto en zonas de divergencia como de convergencia de placas. En el Triásico, el rompimiento de la Pangea se asocia con un aumento en la actividad volcánica, por lo que las condiciones para un incremento en el efecto de invernadero se establecieron ya para el Jurásico. Al final del Cretácico, ya separados los continentes, la actividad de las placas y el vulcanismo disminuyeron, por otro lado el nivel del mar bajó, aumentando el intemperismo. La suma de todos estos factores inició un episodio de glaciación en la Tierra (Fischer, 1981).

#### 2.1.3.2. Evidencias bióticas.

Al principio del Cretácico, la mayoría de los animales marinos eran o bien bentónicos o nectónicos. En el Cretácico superior hubo un gran florecimiento de nanoplankton. Tal florecimiento sólo pudo ocurrir en un clima cálido y con pequeñas fluctuaciones estacionales de la temperatura a nivel global. El resultado de esto fue la acumulación de conchas de los animales que morían en el suelo del océano, hasta formar lo que conocemos actualmente como margas, las cuales tienen distribución global. Esto constituye evidencia útil para los climatólogos, porque al haber sustracción semipermanente de bióxido de carbono de la atmósfera bajo la forma de carbonato de calcio, se fue perdiendo bióxido de carbono y se ganó oxígeno. Esto debe haber conducido a fines del Cretácico a una disminución gradual en la intensidad del efecto de invernadero y por consiguiente una tendencia al enfriamiento del planeta (Fairbridge 1982).

Por otra parte, los arrecifes coralinos que actualmente habitan los mares cálidos, son considerados como evidencia indirecta del clima. Sólo algunas Madreporia llegan a latitudes más altas (fiordos de Noruega, como ejemplo), donde no forman arrecifes, sino céspedes de corales. Las condiciones para el desarrollo de arrecifes coralinos son actualmente: latitud entre los 30 grados Norte y 30 grados Sur, temperatura media del mes más frío mayor de 21 grados centígrados, aguas poco profundas, agua salina, agua soleada y aereada (Volkheimer, 1975).

En la historia geológica, los cinturones de arrecifes han variado en extensión y ubicación, teniendo como rocas correspondientes a las calizas, ambos se pueden utilizar como indicadores de paleoclimas cálidos. En la historia geológica se destacan el Triásico medio y el Jurásico por la gran cantidad de arrecifes. El dato de arrecifes más septentrionales en esta época, es en el Mesozoico de Europa, en donde tenemos arrecifes hasta los 54 grados de latitud norte (Volkheimer, 1975). Por otra parte, la existencia de un clima cálido también se infiere por la ausencia de todo tipo de fauna de aguas frías (Sohl, 1969; Kauffman, 1979) y por la abundancia de flora termófila a latitudes altas (Krassilov, 1973, 1981; Vakhrameev, 1975).

La historia de la biósfera es una mezcla de procesos al azar y otros que siguen un patrón. De los procesos que tienen periodicidad, existe un ciclo climático mayor aproximadamente cada 300 millones de años, el cual es el que nos interesa por estar relacionado con cambios en los patrones en la presión de bióxido de carbono en donde se produce una alternancia de intenso efecto de invernadero seguido por una época de glaciación (Fischer, 1981).

Otra evidencia biótica del calentamiento de la tierra en el Cretácico, es el hecho que en esta época se han encontrado fósiles de cocodrilos arriba de los 60 grados de paleolatitud. Actualmente estos animales se vuelven inertes a los 20°C y están en condiciones óptimas cerca de los 34°C (Colbert, 1964).

El Mesozoico se encuentra entre la tercera y cuarta glaciaciones, en donde el período Cretácico presentó un grado intenso en el efecto de invernadero. Esto

implica un aumento en la temperatura media de la superficie terrestre, los trópicos aparentemente no tendrían temperaturas mucho mayores que las actuales excepto en zonas áridas, porque el exceso de calorías es convertido a calor latente al evaporarse el agua. Este exceso fue transportado como humedad atmosférica a latitudes más altas y fue liberado como precipitación calentando las zonas templadas y frías de la tierra, elevándose la temperatura varios grados más que en la actualidad (Fischer, 1981).

#### **2.1.4 Vegetación.**

En el Mesozoico, principio de la era de los dinosaurios, el paisaje estaba dominado por arbustos parecidos a los helechos. Luego aparecieron los grandes bosques de coníferas y de cicadas. Posteriormente surgieron las plantas fanerógamas (Czerkas y Czerkas, 1991).

En el Triásico predominaron las coníferas, aparecieron la cicadáceas y las benneditales. Conforme el clima se fue haciendo más caluroso y seco, las plantas evolucionaron estructuras para resistir estas condiciones; las hojas desarrollaron cutícula más gruesa y muchas tenían forma de aguja para disminuir la superficie expuesta al medio externo y así evitar la pérdida de humedad.

En el Jurásico y principios del Cretácico, la vegetación era exuberante predominando helechos, cicadáceas, coníferas, helechos arborescentes, calamites (cola de caballo) y ginkgongales (Chenel, 1987). En el Cretácico surgieron las angiospermas o plantas con flores, las cuales poco a poco fueron sustituyendo a grupos anteriores. Se cree que se originaron en el oeste de Gondwana dispersándose por las rutas intercontinentales todavía existentes. Al separarse los continentes, quedaron áreas con flora aislada que más tarde evolucionaron en floras únicas (Czerkas y Czerkas, 1991).

En la frontera Cretácico-Terciario hubo mayor sobrevivencia de plantas con hojas deciduas que aquellas siempre verdes, las cuales son más sensibles a las bajas temperaturas (Norman y Milner, 1989).

### **2.1.5 Fauna.**

Durante el Mesozoico los animales terrestres dominantes fueron los dinosaurios, cocodrilos y pterosaurios. Los protomamíferos y los protodinosaurios aparecieron al mismo tiempo hace unos 235 millones de años, ambos grupos vivieron durante el Mesozoico (Paul, 1988).

En el Jurásico los dinosaurios alcanzaron su mayor talla y peso, y fueron los animales dominantes. Los mamíferos eran por lo general pequeños, nocturnos y vivían en madrigueras o en los árboles. En el aire dominaron los pterosaurios (fueron los primeros vertebrados voladores). En esta época aparecieron las aves. En las orillas de los cuerpos de agua dulce vivían grandes cocodrilos prehistóricos y había salamandras. En los cuerpos de agua salada vivían los pleisosaurios y los ichthyosaurios, ambos con patas delanteras en forma de aleta adaptados a la vida semiacuática. En el mar había amonites, erizos de mar y nuevos tipos de corales (Lambert, 1990).

Durante el Cretácico, los dinosaurios continuaron siendo el grupo dominante. Entre los pterosaurios se encontraba el Quetzalcoatlus. También había ranas muy semejantes a las actuales, salamandras, tortugas, lagartijas, víboras, cocodrilos, pájaros acuáticos y pequeños mamíferos como las zarigueyas. Los plesiosaurios y los mosasaurios eran reptiles semiacuáticos (Lambert, 1990). En el Cretácico tardío, se encontraron fósiles de dinosaurios, chelónidos y peces pulmonados (*Ceratodus*) en la Antártida, todos habitantes de climas cálidos.

Los principales competidores de los Terópodos durante el Cretácico pudieron ser los cocodrilos, aunque, según el registro fósil en general, durante todo el

Mesozoico estos animales fueron menos abundantes que en el Cenozoico cuando compitieron con los mamíferos. En el Cretácico tardío existieron cocodrilos gigantes llamados phobosuchios, los cuales alcanzaron cerca de 15 m de longitud pero eran poco comunes. Se cree que los dinosaurios eran depredadores de estos animales. En el Cretácico tardío, la aves eran abundantes, pero en la barrera K-T sólo pasaron las más evolucionadas. Al final de este período se extinguieron los dinosaurios, las protoaves, los pterosaurios, las amonitas, y otros organismos marinos (Paul, 1988).

## **2.2 Ecofisiología de dinosaurios.**

### **2.2.1 Termorregulación.**

Para este trabajo se van a utilizar los términos ectotermo y endotermos para definir el tipo de termoregulación de los dinosaurios, definidos de la siguiente manera:

En los ectotermo los mecanismos de termoregulación van a estar dados por la combinación de factores fisiológicos y de comportamiento, además de factores ambientales propicios para el calentamiento y enfriamiento exógeno. Los ectotermos tienen una temperatura similar a la del medio ambiente, sobre todo en condiciones de laboratorio, por que en estado natural, mediante su comportamiento pueden mantener relativamente constante su temperatura (Ostrom, 1980). La estabilidad de la temperatura corporal de animales ectotérmicos varía de acuerdo con el tamaño del cuerpo. Los animales terrestres ectotermos pequeños se calientan y se enfrían rápidamente, en cambio los ectotermos muy grandes se enfrían tan lentamente que su



temperatura corporal prácticamente nunca llegan a estar en equilibrio con la temperatura fluctuante del medio ambiente (Spotilia, 1980).

En los endotermos el control de la temperatura corporal depende de una tasa alta y regulada de producción de calor. La temperatura corporal de los endotermos se mantiene prácticamente invariable, aún cuando la temperatura del medio ambiente varíe (Ostrom, 1980).

Los animales terrestres ectotermos de gran tamaño al tener poca fluctuación en su temperatura corporal se pueden definir como ectotermos homeotermos (Ostrom, 1980), o endotermos por volumen (Paul, 1988). Este podría ser el caso de los grandes dinosaurios de finales del Jurásico. Su gran volumen los pudo haber mantenido aislados del medio exterior (Paul, 1988).

La regulación de la temperatura del cuerpo es un proceso fisiológico del cual no tenemos evidencia directa en el registro fósil. La reconstrucción de la fisiología térmica de los dinosaurios depende de los estudios fisiológicos, ecológicos y conductuales de los vertebrados actuales. Los animales modernos sirven como análogos, pero no son idóneos, pues no tenemos representantes actuales de los dinosaurios. Las aves son descendientes directos de los dinosaurios y los cocodrilos también están emparentados con ellos, pero ambos divergen de ellos. Además, no existe ningún animal terrestre actual con talla tan grande como la que llegaron a tener muchos dinosaurios (Paul, 1988). Este aspecto es importante, pues el tamaño del cuerpo juega un papel crucial en la fisicoquímica de la temperatura corporal. Animales de diferentes tamaños enfrentan problemas muy diferentes para alcanzar y mantener la temperatura corporal óptima (Olson y Thomas, 1980).

El estudio de la regulación de la temperatura de los dinosaurios y otros vertebrados extintos tiene gran relevancia para el entendimiento de la dinámica de los ecosistema del pasado, y para poder comprender el potencial evolutivo de la fisiología térmica de los vertebrados.

La endotermia en los organismos es costosa para el ecosistema, la tasa metabólica de un endotermo en reposo es de 5 a 10 veces mayor que la de un ectotermo, aumentando con la actividad y la temperatura principalmente (Peters, 1983). Por lo que la endotermia sólo aparece cuando se obtiene igual o mayor beneficio que su costo (Regal & Gans, 1980). Los animales endotermos deben de ser más eficientes en la utilización de los recursos, por que deben de extraer mayor cantidad de energía de su medio ambiente (Peters, 1983).

Por otro lado el efecto del tamaño del cuerpo en la tasa metabólica hay que tomarlo en cuenta, sobre todo cuando hablamos de dinosaurios que llegaron a alcanzar grandes tallas, pues la tasa metabólica específica disminuye al aumentar la masa. Si comparamos la tasa metabólica específica de dos poblaciones de animales endotermos con la misma masa, pero una tiene toda la masa en un solo animal y la segunda la tiene dividida en varios, en la primera la tasa metabólica sería menor que en la segunda (Peters, 1983). Por otra parte Paul (1988), sugiere que la tasa metabólica de ectotermos de masa muy grande podría converger con la de endotermos de la misma masa.

Todos los animales tienen un límite máximo y mínimo de tolerancia térmica. Por ello la temperatura es un factor que limita la distribución de los animales, no solo por la tolerancia de los adultos, sino porque también afecta su reproducción y el desarrollo de las crías, entre otros (Paul, 1988).

#### 2.2.1.1. Evidencias anatómicas y fisiológicas de termoregulación.

##### 2.2.1.1.1. Hueso.

La estructura microscópica de muchos de los huesos de los dinosaurios es similar a la de la mayoría de los mamíferos y aves. Estos tienen huesos compactos conteniendo gran número de vasos sanguíneos rodeados de tejido óseo, que son de

origen secundario en cuanto a su formación. A esto se le conoce como sistema harvesiano. La presencia de ese tipo de hueso, tan densamente vascularizado, en aves y mamíferos se ha relacionado con su alta tasa metabólica, la cual requiere de un gran flujo de calcio y fósforo de las reservas minerales del hueso (Bakker, 1972; Ricklés, 1980). La evidencia no es concluyente pues la presencia y ausencia de este tipo de sistema en el hueso de endotermo y ectotermos actuales no es consistente, existen casos de ectotermos con sistema harvesiano en los huesos (algunas tortugas y cocodrilos) y esta ausente generalmente en endotermos pequeños tanto de mamíferos como de aves (Ricklés, 1980). El análisis funcional de la histología del hueso no prueba que hayan sido endotermos, pero está más acorde con este tipo de termo-regulación (Ricklés, 1980).

En 1970 se inventó la tomografía axial computarizada, con la cual podemos obtener imágenes internas en tres dimensiones sin alterar el ejemplar. Se puede obtener un barrido completo capa por capa, dando una imagen completa. La integración mental de las imágenes de estas capas es difícil, lo cual se solucionó con el uso de las computadoras, que dan una sola imagen que podemos ver desde diferentes ángulos. Una característica valiosa de el barrido de la tomografía computarizada es que es sensible a las diferentes densidades del espécimen, por lo que es posible estudiar tanto estructuras finas como aquellas más densas. Para poder estudiar huesos de dinosaurios grandes y gruesos es necesaria la construcción de equipos de tomografía axial computarizada mucho más potentes que los de uso médico (Leitch, 1992).

Bakker, Leitch, Williams y Currie (citados por Bakker, 1992), estando convencidos de que las aves y los dinosaurios depredadores son evolutivamente muy cercanos, realizaron estudios comparativos de la anatomía interna del cráneo de estos animales. El patrón de la inervación del cráneo en los grupos animales no cambia frecuente o fácilmente, por lo que cuando lo hace es buen indicador de divergencia en la evolución. Estos autores piensan que el arreglo de la salida de los

nervios en el cráneo puede darnos mucha información de la forma en que la especies evolucionaron. Por otro lado, la estructura interna del cráneo nos habla de la biología del animal. Las aves tienen diferente lugar de salida de la primera rama del nervio del 5º par craneano, comparativamente con todos los demás vertebrados actuales, por lo que es un buen parámetro para determinar la cercanía entre aves y dinosaurios.

Bakker trabajó con *Tiranosaurus*, Currie con miembros de la familia *Troodon* y Leitch con un ejemplar de *Albertosaurus*. Todos estos investigadores encontraron que el patrón de salida de este nervio es del tipo de las aves; además de que en todos los ejemplares se encontró que tenían cámaras de aire escurbadas dentro del cráneo, al igual que las aves. Por lo que consideran que los *Coelurosaurios*, los *Carnosaurios* y las aves están más cercanamente emparentadas de lo que se pensaba y concluyen que estas pruebas son contundentes para comprobar que estos dinosaurios carnívoros eran de sangre caliente. Estas cámaras de aire sirven para enfriar los tejidos en animales endotérmicos. Por otro lado, se encontró que los dinosaurios del Jurásico no tienen el arreglo de salida del 5º par craneal tipo aves (Bakker, 1992).

Bakker (1992), también realizó estudios con tomografía computarizada del cráneo del *Nanotyrannus*. El *Nanotyrannus* es un dinosaurio que vivió en el Cretácico hace 65 millones de años. Perteneció al grupo de los *Carnosaurios* o de los grandes carnívoros, en donde están incluidos los *Tiranosaurios*, los *Albertosaurios* y los *Ceratosaurios* entre otros. El primer ejemplar fue descubierto en 1942 en el estado de Montana E.U.A.. Estos animales medían entre 5 y 7 m. de altura y tenían un peso de 450 a 680 kg. Los resultados son sorprendentes: cerebro relativamente grande, presencia de turbinales, que son estructuras que se encuentran en mamíferos con muy buen olfato, como las hienas y los lobos. Estas estructuras están cubiertas por capas muy finas de tejido sensorial y poseen ondulaciones en el hueso que aumentan la superficie de contacto. Tienen cámaras de aire rodeando el oído interno incrementan la capacidad para percibir sonidos de baja frecuencia, el arreglo de sus oídos

les permitía oír estereofónicamente, todas estas características deben haberles ayudado a localizar con mayor precisión a sus presas. Las órbitas de sus ojos eran grandes en relación al cráneo, que junto con los lóbulos ópticos muy desarrollados, pudieron haber tenido una excelente visión. Por todas estas características el Nanotiranosaurio debe de haber sido un depredador alerta y poderoso (Bakker, 1992).

Vickers *et al.*, (1993) desarrollaron otro estudio en el cráneo de *Leaellynasaura amicagraphica* el cual vivió a finales del Cretácico en Australia. Durante este período, Australia se encontraba alineada con la Antártida dentro del círculo polar. En esta localidad dentro de la actual provincia de Victoria, los dinosaurios se encontraban aislados por un mar interior, por lo que no podían migrar durante las épocas del año con temperaturas extremas. El clima no tiene análogo actual, la temperatura estimada por medio de oxígeno radiactivo es de un promedio de cero grados centígrados a un máximo 8 grados centígrados y en base a la vegetación se estima una temperatura promedio anual de 10 grados centígrados con humedad todo el año, menos en invierno. Se cree que la noche invernal duraba de 6 semanas a cuatro meses y medio según haya sido la paleolatitud real.

El cerebro del cráneo es más grande de lo usual en dinosaurios de su tipo, al igual que los lóbulos oculares los cuáles son los más grandes reportados en esta familia, la cual se caracteriza por tener ojos grandes. Se relaciona estas adaptaciones con la habilidad de poder ver en la oscuridad de la noche invernal, con posible endotermia para poder sobrevivir, mantenerse activo y alerta durante el invierno (Vickers *et al.*, 1993).

#### 2.2.1.1.2. Postura.

La mayoría de los dinosaurios se caracterizaron por tener postura erecta, a diferencia de los reptiles actuales que tienen postura con las patas abiertas como lagartijas o postura semierecta como los cocodrilos (Benton, 1989).

Los primeros arcosaurios tenían las patas abiertas a los lados del cuerpo como los lagartos y las salamandras actuales. Las extremidades se separaban del cuerpo en sentido lateral, y los codos y las rodillas formaban ángulos rectos en todo momento, a medida que el animal se movía (Benton, 1989).

En los dinosaurios las extremidades estaban unidas en posición vertical, parasagitalmente, con el hombro y la cadera, según el caso (Ostrom, 1980). El movimiento de las extremidades anteriores y de las posteriores era en un plano horizontal de atrás hacia adelante. Esto se sabe por la forma del húmero y del fémur, y por el diseño de la cavidad glenoidea y del acetábulo. Dentro de los vertebrados actuales, la postura erecta sólo se da en animales endotermos: mamíferos y aves (Ostrom 1980).

Los animales erectos tienen la capacidad de correr de forma sostenida; no necesariamente a más velocidad, pero sí con más vigor, porque el esfuerzo de soportar el peso corporal es menor al de los animales de patas abiertas. En los animales con postura erecta, la fuerza gravitacional de la masa del animal se transfiere hacia abajo a lo largo de las extremidades rectas y verticales. Los animales con patas abiertas tienen tensión en los huesos y articulaciones por aguantar el peso desde los costados (Benton, 1989).

Los ectotermos actuales no son capaces de mantener una posición erguida. Pueden existir endotermos que no tengan postura erecta pero actualmente no hay ningún ectotermo que tenga esta posición (Ostrom, 1980; Paul, 1988).

Todos los terópodos (dinosaurios carnívoros) eran bípedos, con extremidades posteriores similares a las de las aves y nunca utilizaban las patas delanteras para la

locomoción. En realidad, las extremidades anteriores se fueron reduciendo durante la evolución del grupo. Las patas traseras estaban adaptadas para una locomoción veloz: eran fuertes, largas y provistas de músculos poderosos. Estaban situadas directamente por debajo del cuerpo (Benton, 1989). Los ornithópodos y los prosaurópodos, entre los dinosaurios herbívoros, también eran bípedos por lo que Ostrom (1980) considera que no es coincidencia de que los únicos animales bípedos vivos son endotermos. No se ha establecido ninguna relación directa entre postura y fisiología, pero este autor no cree que esto sea una coincidencia, por lo que los animales ectotérmicos deben tener algún obstáculo para tener postura erecta. Esto apoya, pero no demuestra, que los dinosaurios eran endotérmicos, y nos da evidencia de que la postura erecta debe estar limitada por factores fisiológicos.

#### 2.2.1.1.3 Corazón.

A diferencia de los reptiles actuales, la mayoría de los dinosaurios tenían postura erecta. Para los dinosaurios de cuellos largos, algunos autores (Seymour, 1976; Regal & Gans, 1980) consideran que necesitaban de un corazón eficaz, capaz de bombear la sangre hasta el cerebro.

La reconstrucción de los esqueletos nos permite determinar la distancia vertical entre el cerebro y la posición del corazón, por lo que se puede calcular la presión sanguínea sistémica necesaria para superar la presión hidrostática de la columna y perfundir el cerebro. Mientras mayor sea la distancia entre el corazón y el cerebro, mayor será la presión requerida. En el caso del Braquiosaurus, la distancia cerebro-corazón es de aproximadamente 6 metros, por lo que se calculó una presión sistémica sistólica, la cual está dada por la contracción cardíaca y mantenida por las arterias, de por lo menos 500 mm de Hg, asumiendo una presión de perfusión cerebral mínima de 60 mm de Hg (Seymour, 1976).

Las especies con metabolismo alto, o sea las que regulan su temperatura, necesitan presión sistólica elevada y una circulación sistémica rápida para que se lleve a cabo el intercambio de metabolitos adecuadamente (Regal & Gans, 1980).

Dentro del circuito pulmonar también se requiere de circulación rápida por la misma razón, pero la presión sistólica aquí debe ser compartivamente menor, para que no haya edema, o hemorragia en las membranas de los alveolos donde se lleva a cabo el intercambio de gases. Seymour (1976) consideró que lo anterior debe haber sido válido por lo menos para los dinosaurios de gran tamaño, o sea que necesitaban corazones con cuatro cámaras, capaces de separar los circuitos sistémico y pulmonar para producir los diferenciales de presión necesarios. La necesidad de un corazón de este tipo en los dinosaurios no nos asegura que hayan sido endotermos, pero por otro lado les daba la posibilidad de serlo, pues todas estas características son prerequisites, como se mencionó anteriormente, para ser endotermo (Ostrom, 1980).

Los ancestros más cercanos de los dinosaurios son las aves y los cocodrilos, ambos tienen corazones divididos en cuatro cámaras. Pero en los cocodrilos la separación no es completa y el diferencial entre los circuitos sistémico y pulmonar es pequeño, casi el mismo que existe en las iguanas, que tienen un corazón tricavitario (Regal & Gans, 1980).

En ningún animal ectotérmico existe presión sanguínea sistémica alta (mayor de 80 mm de Hg). Todos tienen poca distancia cerebro-corazón y postura no erecta, por lo que su tipo de corazón los limita a que tengan este tipo de características y no les permita ser endotérmicos (Regal & Gans, 1980).

#### 2.2.1.2 Tasa depredador-presa.

Una posible forma de conocer la tasa metabólica de poblaciones de animales carnívoros es calculando la tasa depredador-presa (d/p). La tasa depredador-presa es



aquí definida por el porcentaje de la biomasa del depredador relativa a la biomasa de sus presas (Paul, 1986).

Una población de herbívoros dada puede sostener más depredadores ectotérmicos que endotérmicos, pues estos últimos requieren mayor cantidad de alimento. Esta es una forma de determinar indirectamente la tasa metabólica de animales extintos (Bakker, 1980). La tasa de depredadores en relación con las presas potenciales coexistentes dan una idea del requerimiento de alimento del depredador.

En comunidades actuales las tasas d/p de mamíferos está en el intervalo de menos 1% a poco más del 6% (Ostrom, 1980). Para reptiles actuales no existen estudios de tasas d/p en la actualidad, pero se estima a partir de la tasa de consumo de *Varanus komodoensis* que la tasa d/p para animales ectotérmicos podría llegar hasta un 60% (Bakker, 1980).

Bakker (1980), examinó gran cantidad de comunidades fósiles, encontrando que los reptiles depredadores primitivos como el dimorphodonte tenían una biomasa de 25 a 65% de la de los reptiles y anfibios de que se alimentaban, en poblaciones fósiles de mamíferos las tasas fueron alrededor del 5% .

Para los therópodos, Bakker (1980) encontró que las tasas d/p en registros fósiles eran del 0.7 al 6 %. Es claro para este autor, al igual que para Paul (1988), que la estructura de las comunidades de estos animales es igual a la de los depredadores endotermos actuales. Contrariamente Farlow (1980), menciona que la endotermia por volumen podría explicar la convergencia de las tasas d/p tan bajas de los dinosaurios con la de endotermos actuales, pero para los pequeños therópodos, que también se han encontrado tasas bajas, no es aplicable esta explicación. Las críticas a este argumento se basan en que por ser organismos que vivieron hace mucho tiempo, no podemos saber con certeza como se preservó el registro fósil, también la posible existencia de errores de estimación y el desconocimiento de como eran la dinámica y la estructura de las comunidades de esa época.

Paul (1988), asegura que si en realidad existieran muchas irregularidades en el registro fósil de estas comunidades, los datos serían un caos. En cambio las tasas d/p entre los dinosaurios carnívoros siguen un patrón, sin fluctuaciones. Según este autor, es evidente que la estructura de las poblaciones de los dinosaurios y la de los mamíferos fósiles son muy diferentes a la de los vertebrados fósiles con tasa metabólica baja.

Por otra parte, los huesos de los carnívoros son más densos que los de los herbívoros del mismo tamaño, por lo que se descomponen de forma más lenta. Currie (1987) encuentra que cuando los huesos de los dinosaurios afloran por efecto de la erosión, los de los Therópodos se desintegran más lentamente que los de los herbívoros. Es difícil estimar como esta diferencia de preservación afecta la d/p, lo único que se puede decir es que probablemente el número de herbívoros en la comunidad haya sido mayor, por lo que la evidencia apunta a la homotermia en los dinosaurios carnívoros (Paul, 1988).

Aún algunos autores señalan que el efecto del tamaño de los animales al igual que la eficacia de depredación podrían afectar la tasa d/p (Béland & Russell, 1980). Desafortunadamente, no existen aún suficientes registros fósiles que permitan evaluar esta suposición.

### 2.2.1.3 Conducta.

Cuando se descubrieron los dinosaurios, y al relacionarlos con los reptiles, se pensó que tenían comportamiento similar a éstos. Se consideraba que su vida familiar era simple como la de la mayoría de los reptiles. Posteriormente, con los descubrimientos de nidos, huevos, crías fosilizadas, huellas y fósiles de manadas surgieron indicios de que, por lo menos, algunos dinosaurios tenían una vida social más compleja.

En huellas fósiles se encontró evidencia de actividad en grupo de dinosaurios. Bird (citado en Ostrom, 1980), encontró huellas en el condado de Bandera, Texas de por lo menos 23 saurópodos caminando en grupo. Ostrom (1972), fue el primero en señalar que el significado de huellas múltiples era evidencia de comportamiento social ya que estaban organizados en manadas. Este autor interpreta que la manada descrita por Bird está estructurada, con los individuos más jóvenes en el centro de la misma, protegidos por los más grandes.

En 1981, se descubrió en Montana una enorme localidad fosilífera con los restos de aproximadamente 10,000 ejemplares de *Maiasaura*, que se cree que murieron simultáneamente al ser sepultados por las cenizas de la erupción de un volcán (Horner & Gorman, 1988; Horner & Weishampel, 1989). Este descubrimiento es importante porque, al morir al mismo tiempo, podemos determinar la estructura de edades de la manada. Los ejemplares de la manada son individuos de 3.5 a 7.5 m de largo, lo que equivale a individuos jóvenes y adultos. No se encontraron juveniles ni bebés, los cuales se cree permanecían con sus madres en los lugares de crianza.

Se ha comprobado que varios grupos de depredadores cazaban en manadas, como es el caso de los Alosaurios, los Velociraptores y los Tiranosaurios. Esto está fundamentado no sólo por las huellas, sino porque existen localidades donde se encuentran varios individuos de terópodos que posiblemente murieron al mismo tiempo. Para Paul (1988), el hecho de que los dinosaurios, a diferencia de los reptiles, estaban agrupados en manadas, les da un nivel complejo de comportamiento social que les pudo proporcionar grandes ventajas.

Por las evidencias encontradas, se sabe que muchos dinosaurios herbívoros construían sus nidos, y cuando nacían las crías las cuidaban y las alimentaban. También, formaban colonias de crianza las cuales eran algunas veces muy grandes. Existe evidencia de que el cuidado paterno era prolongado por lo menos hasta que las crías alcanzaban la mitad de su desarrollo. En el caso de los cocodrilos existe cuidado paterno, pero abandonan a sus crías cuando todavía son pequeñas.

Los primeros huevos y crías de dinosaurios herbívoros se encontraron en 1922 en el desierto de Gobi, y pertenecen a *Protoceratops* (Horner & Gorman, 1988). El número de fósiles de este tipo continua aumentando. *Maiasaurus* y *Orodromeus* son los dinosaurios de los que más fósiles, en sus diferentes etapas de desarrollo, tenemos. Se han encontrado embriones, recién nacidos, juveniles y adultos. Se ha usado tomografía axial computarizada para comprobar que los huevos en realidad contienen embriones (Horner & Weishampel, 1989). *Maiasaurus* y *Orodromeus* fueron encontrados en la formación geológica denominada Two Medicine en el este de Montana, E.U.A.. Este lugar es donde se ha encontrado mayor cantidad de nidos de dinosaurios y detalles de su crecimiento e historia de su vida. Esta formación es del Cretácico tardío, hace aproximadamente 84-72 millones de años (Horner & Gorman, 1988).

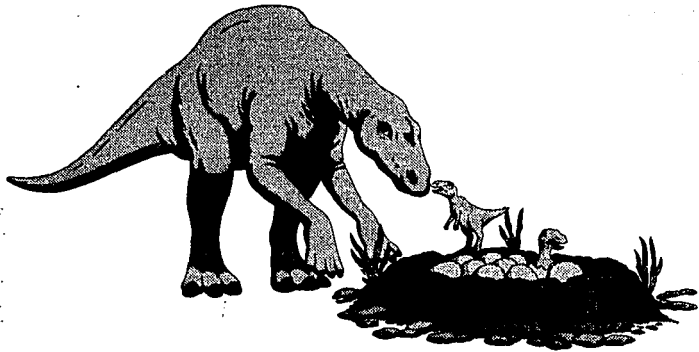
Los *Maiasaurus* son un buen ejemplo de la anidación y del cuidado de las crías por los padres entre los dinosaurios. Su nombre en griego significa buena madre lagartija. Existe evidencia de que regresaban al mismo lugar para anidar, en los sedimentos hay superposición de nidos. Construían sus nidos en montículos de barro ahuecados y anidaban en grandes colonias. Las crías abandonaban el nido hasta que alcanzaban cierta edad. Esto se puede saber por que se han encontrado nidos con crías de diferentes edades. Nacían de 3.5 cm y abandonaban el nido cuando tenían 1.5 m de longitud. Por eso, los nidos que se han encontrado vacíos tienen restos fósiles de cascarón fracturado a diferencia de, por ejemplo, los nidos de los reptiles donde las crías nacen y enseguida abandonan el nido, por lo que no pisotean el cascarón y se encuentran tal y como quedó después de que eclosionaron. Al permanecer en los nidos, los bebés tenían que ser alimentados y protegidos por los padres. Si su tasa de crecimiento fuera de tipo ectotérmico, el tiempo para alcanzar 1.5 m de longitud sería demasiado largo (de meses o un año), por lo que se cree eran endotermos (Horner & Gorman, 1988; Horner & Weishampel, 1989).

Por el tamaño de las madres Maiasaurias, no era posible que ellas incubaran los huevos, por lo que se cree que les ponían encima vegetación para que los huevos permanecieran calientes, como algunas aves y cocodrilos actuales. Los Maiasaurios tenían la cavidad nasal ensanchada, pensándose que les servía de amplificador de los sonidos emitidos en la garganta, lo cual posiblemente enriquecía su vida social. También las crestas, espinas y chipotes de sus cabezas, pudieron ser señales en una posible vida social (Homer & Gorman, 1988; Homer & Weishampel, 1989).

De los dinosaurios carnívoros se tiene poca evidencia fósil de nidos y de huevos. En Utah parece ser que se encontró el primer huevo de Terópodo posiblemente de un *Allosaurus*; podrían haber sido vivíparos pero al ser parientes cercanos de las aves y tener canales pélvicos estrechos, es más probable que fueran ovíparos. Se han encontrado esqueletos de juveniles dentro del estómago de dinosaurios carnívoros adultos, lo cual se interpreta como práctica de canibalismo, ya sea por estrés de los mismos padres, o más probablemente, por que los adultos de la misma especie posiblemente trataban de eliminar la progenie de otras parejas. Por lo anterior, se cree que los Terópodos anidaban y cuidaban a sus crías en forma de parejas aislada o en manadas, protegiéndolos de otros depredadores como mamíferos u otros dinosaurios carnívoros. Por huellas de juveniles y jóvenes junto con la de los adultos de Terópodos, sabemos que el cuidado de los padres continuaba. Esto nos habla indirectamente de que también cuidaban sus huevos y sus recién nacidos. Por otro lado, es probable que los padres los alimentaran (Paul, 1988).

Algunos autores como Ostrom (1980) y Paul (1986), piensan que los dinosaurios de gran tamaño tenían homeotermia por volumen (adquiriendo así independencia de las condiciones climáticas), pero esto afectaría a las crías de estos dinosaurios, ya que mientras no alcanzaran cierto volumen, serían ectotérmicas, y en condiciones externas desfavorables no podrían seguir a la manada.

**Aún existen aspectos de la paleoecología que se desconocen, además de que la mayoría de los aspectos conductuales no quedan grabados en el registro fósil, o pueden tener diversas interpretaciones.**



**Maiasaura** eran un Hadrosaurio que de acuerdo al registro fósil se caracterizaba por el cuidado de sus crías. Vivieron a finales del Cretácico (Noll, 1993).

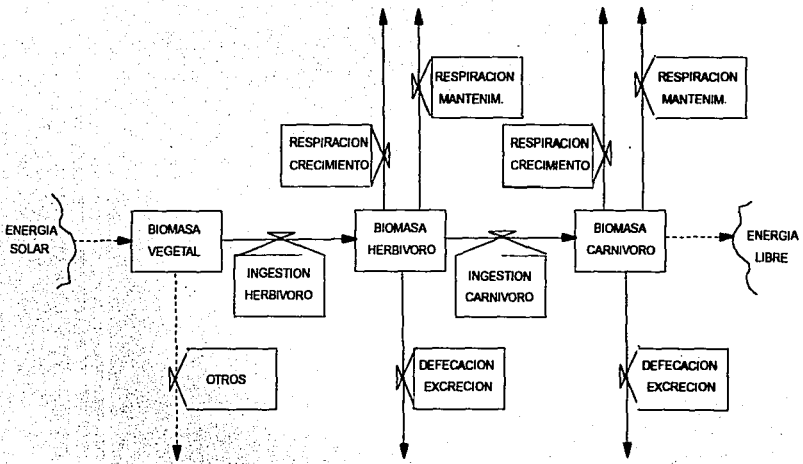
## **CAPITULO 3. MODELO DE SIMULACION DEL CRECIMIENTO DE DINOSAURIOS.**

### **3.1 Diagrama de flujo.**

El modelo DINOENER (DINOsauros ENERgética v.1.0), es el resultado del uso de la simulación como una técnica de análisis de datos ecológicos relacionados a la dinámica energética de dinosaurios del Mesozoico. El principal propósito para desarrollar este modelo fue el crear un marco de referencia en el que se pudiera sintetizar, a través de conocimientos del registro fósil y de animales actuales, la información necesaria para inferir la posible ecofisiología de dinosaurios y sus requerimientos energéticos. La simulación nos permite estudiar la dinámica del sistema a través de diversos escenarios. De esta manera, donde existen vacíos de información, se pueda dar respuestas a preguntas como: ¿qué sucedería si .. ?. A su vez, los parámetros y relaciones del modelo se pueden actualizar conforme surgan nuevas evidencias concernientes a la ecología de los dinosaurios .

El modelo consiste de un flujo de materia-energía que, a través del conocimiento de la biomasa vegetal existente, se pueda calcular la posible biomasa de dinosaurios herbívoros y carnívoros, tomando en cuenta diferentes procesos ecofisiológicos,. A continuación, se muestra el diagrama de flujo de acuerdo a los símbolos de Forrester (1961). Los cuadrados perfectos son variables de estado mientras que los no perfectos determinan tasas de cambio. Las líneas continuas representan flujos de materia-energía mientras que las discontinuas flujos de información.





MANTENIM. = MANTENIMIENTO

Figura 3.1 Diagrama de flujo de DINOENER v. 1.0

### 3.2 La ecuación del crecimiento equilibrado.

La ecuación del crecimiento aplica la primera ley de la termodinámica a los seres vivos. Según esta ley, la masa y la energía no se pueden destruir en los procesos biológicos, sólo se transforman. La energía que entra a un sistema vivo debe salir.

Por lo que tenemos :

$$\begin{aligned} \text{INGESTION} = & \text{RESPIRACION POR CRECIMIENTO} + \text{RESPIRACION} \\ & \text{POR MANTENIMIENTO} + \text{REPRODUCCION} + \text{DEFECACION} \\ & + \text{EXCRECION.} \end{aligned}$$

### 3.3 Respiración.

Los organismos vivos requieren del uso de energía para mantener su metabolismo y para el crecimiento. Los azúcares constituyen la energía química en estos procesos, siendo el bióxido de carbono un producto secundario. La respiración por mantenimiento consiste principalmente de la resíntesis de proteínas degradadas y del mantenimiento de gradientes de iones através de las membranas celulares (Penning de Vries & van Laar, 1982). Por otra parte, la respiración por crecimiento consiste en la utilización de energía química para sintetizar biomasa estructural (Penning de Vries, 1975). El proceso de acumulación de de biomasa constituye la tasa de crecimiento del animal.

Las demandas de energía de un organismo se estiman normalmente como la energía mínima que necesita un organismo para mantener su cuerpo con vida. A partir de esta estimación se puede calcular el gasto involucrado en cualquier otro proceso como movimiento o crecimiento. Esto es útil, porque es difícil medir la tasa

metabólica en el campo, lo que explica que la mayoría de los estudios han sido realizados con animales en condiciones controladas de laboratorio.

Existen varios tipos de tasa metabólica (Peters, 1983):

-Tasa metabólica basal; es la tasa de respiración de un animal adulto despierto, inactivo, tranquilo, sano, no reproductivo, en ayuno y que esté dentro de su zona térmica neutra. La zona térmica neutra es la que está comprendida entre los intervalos de temperatura crítica mínima y máxima donde la respiración no se incrementa.

-Tasa metabólica estándar; se utiliza más que la anterior, ya que la tasa metabólica basal está principalmente definida para los mamíferos, más no para la mayoría de los otros taxa. En la tasa metabólica estandar los valores no son necesariamente mínimos, sino obtenidos en condiciones normalizadas de laboratorio. Los requerimientos para la medición de las tasas en aves son semejantes a las requeridas para medir la tasa basal en mamíferos. Para vertebrados ectotermos implica que el animal esté despierto, inactivo y a temperatura constante. La ecuaciones alométricas de metabolismo estándar tienen bases empíricas que la respaldan.

-La tasa metabólica máxima; es obtenida en animales de laboratorio entrenados, por lo general, para que se muevan a velocidad máxima. Hemmingsen (1960), comparó tasas estándares con máximas para endotermos y concluyó que la segunda era, generalmente, diez veces más alta que la primera. Un animal libre gastará energía a una tasa cuyo valor estará comprendido entre el de la basal o estándar y la máxima.

### **3.4 Flujo energético y escenarios productivos.**

De la energía solar total que llega a la tierra, sólo la mitad aproximadamente es absorbida y en términos generales, el 5 % es convertida por la fotosíntesis en

energía química (productividad bruta primaria). A ésta también se le conoce como asimilación total.

La productividad primaria neta es la productividad primaria bruta menos la respiración de las plantas; es la energía que está disponible para los heterótrofos y en el modelo se mide en kcal/km<sup>2</sup>/año. La productividad neta es, por lo menos, el 20% de la productividad bruta, pero normalmente es del 50%.

En el modelo se utilizan cuatro escenarios con diferentes tasas de productividad neta de la vegetación (PNV) (Odum, 1972):

**Productividad 1** =  $40,000 * 10^6$  kcal/km<sup>2</sup>/año, es la PNV máxima. Esta se encuentra actualmente en algunas regiones de nuestro planeta. Esta se considera debido al efecto de altos niveles de CO<sub>2</sub> en el Mesozoico que aumentan significativamente la productividad de la vegetación (Allen, 1986; Goudriaan, 1992) (línea 50 del modelo de cómputo).

**Productividad 2** =  $5,000 * 10^6$  kcal/km<sup>2</sup>/año, es el promedio de regiones fértiles actualmente existentes (línea 52).

**Productividad 3** =  $2,000 * 10^6$  kcal/km<sup>2</sup>/año, es la PNV media actual de la biósfera terrestre (línea 54).

**Productividad 4** =  $500 * 10^6$  kcal/km<sup>2</sup>/año, PNV de regiones semiáridas en la actualidad (línea 56).

Se suponen estos cuatro escenarios para aproximar el posible efecto de la disminución de alta productividad vegetal en el Mesozoico, en su disminución gradual hasta entrar al Cenozoico.

De la PNV, sólo el 5 al 10 % pasa al siguiente nivel trófico. Suponiendo que sólo pasa el 5%, tenemos que la PNV potencialmente disponible para los dinosaurios herbívoros (PNVD) será:

$$\text{PNVD} = \text{PNV} * 0.05, \text{ (línea 63).}$$

La tasa anual de depredación se varió en 5 %, 10 % y 15 % para simular el efecto de la eficiencia de los carnívoros (línea 65).

### *3.4.1 Bioenergética de herbívoros endotermos.*

Para calcular los gastos metabólicos se supone que el animal está activo y no está en estado reproductivo. Para los gastos respiratorios por crecimiento somático en endotermos (CH), se supone que no está afectado por la reproducción y está relacionado al peso del organismo (Farlow, 1976);

$$\text{CH} = 4.13 * \text{WH}^{0.73} \text{ en kcal/día/km}^2 \text{ (línea 96)}$$

donde WH es el peso del herbívoro en kg.

Para los gastos respiratorios por mantenimiento de metabolismo en endotermos (XMH), se tomó dos veces la tasa metabólica estándar. Diferentes estudios demuestran que la actividad de los animales libres en praderas tienen una tasa metabólica de 1.5 a 3 veces la estándar, por lo que se tomó un valor medio (Hemmingen, 1960);

$$\text{XMH} = 169.2 * \text{WH}^{0.75} \text{ en kcal/día/km}^2 \text{ (línea 98)}$$

La suma de gastos respiratorios de un herbívoro endotermo (XIH) es igual a:

$$XIH_{(t+1)} = XIH_{(t)} + CH_{(t)} + XMH_{(t)} \text{ (línea 101).}$$

DIH es la eficiencia digestiva de herbívoros con un valor de 0.4 (Paul, 1988), lo restante es defecado o excretado. Esta se obtiene multiplicando XIH por 2.5 (línea 104).

XH es el número de herbívoros por km<sup>2</sup>, y se obtiene dividiendo PNVD entre DIH (línea 107). BH es la biomasa de herbívoros por km<sup>2</sup> en kg de carne fresca y se obtiene multiplicando XH por el peso en fresco de un animal herbívoro WH (línea 110).

### 3.4.2 Bioenergética de carnívoros endotermos.

Los gastos respiratorios por crecimiento somático de los carnívoros endotermos se suponen igual al de los herbívoros endotermos (línea 116). Sin embargo, los gastos respiratorios por mantenimiento (XMC) se suponen tres veces los de su tasa metabólica estándar, donde (línea 118):

$$XMC = 253.8 * WC^{0.75}$$

XMC es el gasto respiratorio en kcal/día/km<sup>2</sup> y WC el peso del organismo en kilogramos de carne fresca (Hemmingen, 1960). Esto es mayor que en el caso de los herbívoros endotermos, suponiéndose una mayor actividad de los depredadores para la obtención de alimento.

Estos gastos respiratorios se suman (línea 121), y se agrega la eficiencia de digestión de esta energía, que en el caso de los carnívoros es de cerca del 90 por ciento (Paul, 1988) (línea, 125). La tasa de depredación de los carnívoros es una

entrada al modelo y da la proporción de herbívoros disponibles en la cadena trófica. Se supone que la proporción del cuerpo del herbívoro comestible es del 80 % (línea 131), lo que en algunos casos de depredadores con mandíbulas fuertes se podría aumentar a un 90 %. La carne fresca tiene un contenido aproximado de 1670 kcal/kg. Por lo tanto, el cálculo de la densidad de población de los carnívoros se obtiene, dividiendo la energía disponible en la biomasa de los herbívoros BHDK, entre el requerimiento energético de un carnívoro, DIC. Por otro lado, la conversión a biomasa de carnívoros por km<sup>2</sup>, se obtiene multiplicando el número de carnívoros por km<sup>2</sup> XC, por su peso fresco, WC (línea 141).

### 3.4.3 Bioenergética de ectotermos.

Los cálculos para obtener la capacidad de carga en número y en peso de herbívoros y carnívoros ectotermos, sigue una lógica igual a aquella desarrollada para los endotermos. Sin embargo, sus requerimientos energéticos de respiración por crecimiento y por mantenimiento son diferentes. La tasa de crecimiento somático CH es:

$$CH = 3.3 * WH^{0.7}$$

donde WH es el peso del herbívoro (línea 152) o del carnívoro WC (línea 173) (Farlow, 1976). Por otra parte, los requerimientos por gastos de respiración de mantenimiento XMH es de dos veces el del metabolismo basal para el caso de los herbívoros ectotermos:

$$XMH = 5.78 * WH^{0.75}$$

donde WH es el peso del organismo (línea 155) y tres veces en el caso de los carnívoros ectotermos XMC:

$$XMC=8.7*WC^{0.75}$$

donde WC es el peso del carnívoro (línea 176) (Hemmingsen, 1960). Es de notarse la menor tasa de respiración por mantenimiento de organismos ectotermos en comparación con los endotermos, debida al gasto de regulación de temperatura.

### **3.5 Modelo de cómputo.**

El modelo DINOENER versión 1.0, fue escrito en Fortran 77, y se da a continuación el listado.



Modelo de simulación - 41

```

1  CCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCC
2  CCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCC
3  CC
4  CC          PROGRAMA DINOENER. SIMULA EL REQUERIMIENTO          CC
5  CC          ENERGETICO EN Kcal DE POBLACIONES DE DINOSAURIOS    CC
6  CC          VERSION 1.0 ENE, 1992                                CC
7  CC
8  CCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCC
9  CCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCCC
10 PROGRAM DINOENER
11 OPEN (4,FILE='RES',STATUS='NEW')
12 WRITE(*,10)
13 10  FORMAT(////,30X,' _____'//)
14 WRITE(*,15)
15 15  FORMAT(30X,'MODELO DINOENER',/,30X,' _____')
16 C
17 C          SECCION INICIAL
18 C          *****
19 C
20 C          VALOR INICIAL DE ENERGIA INGERIDA
21 XIH=0.0
22 XIC=0.0
23 C
24 C          ESPECIFICACION DEL PESO EN KGS. DE CARNE FRESCA
25 C          DE LOS DINOSAURIOS
26 C
27 WRITE(*,20)
28 20  FORMAT(////,1X,'PESO HERBIVORO (kgs)='\)
29 READ(*,25)IWH
30 25  FORMAT(I8)
31 WH=IWH
32 WRITE(*,30)
33 30  FORMAT(//,1X,'PESO CARNIVORO (kgs)='\)
34 READ(*,35)IWC
35 35  FORMAT(I8)
36 WC=IWC
37 C
38 C          ESPECIFICACION DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA
39 C          DE LA VEGETACION (kcal/km2/annual)
40 C
41 WRITE(*,40)
42 40  FORMAT(////,9X,'PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA')
43 WRITE(*,45)
44 45  FORMAT(9X,'MAX=1',3X,'FERT=2',3X,'MED=3',3X,'MIN=4')
45 WRITE(*,50)
46 50  FORMAT(/,11X,'?='\)
47 READ(*,55)J
48 55  FORMAT(I8)
49 IF(J.EQ.1)THEN
50     PNV=40000000000.0
51     ELSEIF(J.EQ.2)THEN
52     PNV=50000000000.0
53     ELSEIF(J.EQ.3)THEN
54     PNV=20000000000.0

```

Modelo de simulación - 42

```

55         ELSEIF(J.EQ.4)THEN
56         PNV=500000000.0
57         ELSE
58         GOTO 280
59     ENDIF
60     C
61     C     PNV DISPONIBLE A DINOSAURIOS HERBIBOROS
62     C
63     PNV=PNV*0.05
64     C
65     C     ESPECIFICACION DE LA TASA ANUAL DE PREDACION
66     C
67     WRITE(*,60)
68     60     FORMAT(///,1X,'TASA ANUAL DE PREDACION (%)='\)
69     READ(*,65)ITAP
70     65     FORMAT(I8)
71     TAP=ITAP
72     C
73     C     ESPECIFICACION DEL TIPO DE METABOLISMO
74     C
75     WRITE(*,70)
76     70     FORMAT(/,1X,'HOMEOTERMO=1',/,1X,'ECTOTERMO =2',/,10X,'?='\)
77     READ(*,75)L
78     75     FORMAT(I8)
79     IF(L.EQ.1)THEN
80         GOTO 80
81     ELSEIF(L.EQ.2)THEN
82         GOTO 115
83     ENDIF
84     C
85     C     *****
86     C     SECCION DINAMICA
87     C     *****
88     C
89     C     CALCULO DE REQUERIMIENTOS ENERGETICOS ANUALIZADOS
90     C
91     C     **HERBIVORO HOMEOTERMO EN METABOLISMO ACTIVO**
92     C
93     80     DO 100 I=1,365
94     C     GASTOS RESPIRATORIOS POR CRECIMIENTO SOMATICO
95     C
96     CH=4.13*WH**0.73
97     C     GASTOS RESPIRATORIOS POR MANTENIMIENTO DEL METABOLISMO
98     XMH=169.2*WH**0.75
99     C
100    C     SUMA DE GASTOS RESPIRATORIOS
101    XIH=XIH+CH+XMH
102    100    CONTINUE
103    C     EFFICIENCIA DIGESTIVA=0.4
104    DIH=XIH*2.5
105    C
106    C     CALCULO DEL NUMERO DE HERBIVOROS POR KM2
107    XH=PNVD/DIH
108    C

```

Modelo de simulación - 43

```

109 C CALCULO DE LA BIOMASA (kg) DE HERBIVOROS POR KM2
110 BH=XH*WH
111 C
112 C **CARNIVORO HOMEOTERMO EN METABOLISMO ACTIVO**
113 C
114 DO 110 I=1,365
115 C GASTOS RESPIRATORIOS POR CRECIMIENTO SOMATICO
116 CC=4.13*WC**0.73
117 C GASTOS RESPIRATORIOS POR MANTENIMIENTO DEL METABOLISMO
118 XMC=253.8*WC**0.75
119 C
120 C SUMA DE GASTOS RESPIRATORIOS
121 XIC=XIC+CC+XMC
122 110 CONTINUE
123 C
124 C EFICIENCIA DIGESTIVA=0.9
125 DIC=XIC*1.11
126 C
127 C PROPORCION ANUAL DE BIOMASA DE HERBIVOROS PREDADOS
128 PBH=BH*(TAP/100)
129 C
130 C CUERPO COMESTIBLE (kg)
131 BHD=0.80*PBH
132 C
133 C CONVERSION A kcal (1kg=1670 kcal)
134 BHDK=BHD*1670.0
135 C
136 C CALCULO DEL NUMERO DE CARNIVOROS POR KM2
137 XC=BHDK/DIC
138 C
139 C CALCULO DE BIOMASA DE CARNIVOROS POR KM2
140 BC=XC*WC
141 GOTO 190
142 C
143 C *****
144 C SECCION DINAMICA ECTOTERMO
145 C *****
146 C CALCULO DE REQUERIMIENTOS ENERGETICOS ANUALIZADOS
147 C
148 C **HERBIVORO ECTOTERMO EN METABOLISMO ACTIVO**
149 C
150 115 DO 120 I=1,365
151 C GASTOS RESPIRATORIOS POR CRECIMIENTO SOMATICO
152 CH=3.3*WH**0.7
153 C
154 C GASTOS RESPIRATORIOS POR MANTENIMIENTO DEL METABOLISMO
155 XMH=5.78*WH**0.75
156 C
157 C SUMA DE GASTOS RESPIRATORIOS
158 XIH=XIH+CH+XMH
159 120 CONTINUE
160 C EFICIENCIA DIGESTIVA=0.4
161 DIH=XIH*2.5
162 C

```

```

163 C CALCULO DEL NUMERO DE HERBIVOROS POR KM2
164 XH=PNVD/DIH
165 C
166 C CALCULO DE LA BIOMASA (kg) DE HERBIVOROS POR KM2
167 BH=XH*WH
168 C
169 C **CARNIVORO ECTOTERMO EN METABOLISMO ACTIVO**
170 C
171 DO 130 I=1,365
172 C GASTOS RESPIRATORIOS POR CRECIMIENTO SOMATICO
173 CC=3.3*WC**0.7
174 C
175 C GASTOS REPIRATORIOS POR MANTENIMIENTO DEL METABOLISMO
176 XMC=8.7*WC**0.75
177 C
178 C SUMA DE GASTOS RESPIRATORIOS
179 XIC=XIC+CC+XMC
180 130 CONTINUE
181 C
182 C EFICIENCIA DIGESTIVA=0.9
183 DIC=XIC*1.11
184 C
185 C PROPORCION ANUAL DE BIOMASA DE HERBIVOROS PREDADOS
186 PBH=BH*(TAP/100)
187 C
188 C CUERPO COMESTIBLE (kg)
189 BHD=0.80*PBH
190 C
191 C CONVERSION A kcal (1kg=1670 kcal)
192 BHDK=BHD*1670.0
193 C CALCULO DEL NUMERO DE CARNIVOROS POR KM2
194 XC=BHDK/DIC
195 C
196 C CALCULO DE BIOMASA DE CARNIVOROS POR KM2
197 BC=XC*WC
198 C
199 C *****
200 C SECCION FINAL
201 C *****
202 C
203 190 WRITE(*,200)
204 200 FORMAT(//////////,29X,'-----RESULTADOS-----')
205 WRITE(*,230)
206 230 FORMAT(17X,'POBHER',6X,'BIOMASA',9X,'POBCAR',6X,'BIOMASA')
207 WRITE(4,250)XH,BH,XC,BC
208 WRITE(*,250)XH,BH,XC,BC
209 250 FORMAT(10X,F12.2,2X,F12.2,2X,F12.2,2X,F12.2,////)
210 GOTO 300
211 280 WRITE(*,290)
212 290 FORMAT(////,20X,'*****ERROR VUELVA A EMPEZAR*****')
213 300 END

```

### **3.6 Las Comunidades estudiadas.**

Se describen a continuación las especies que constituyen las comunidades estudiadas. Estas especies se tomaron en cuenta por ser de las más representativas en cuanto a su abundancia en el registro fósil, por lo que se tiene un mayor conocimiento de ellas..

#### **3.6.1 Comunidad I - Jurásico Tardío.**

##### **3.6.1.1. *Ultrasaurus*.**

A finales del Jurásico vivieron los Brachiosaurios, que fueron los herbívoros terrestres más grandes que han existido en la tierra. En promedio tenían 22.5 m de longitud, 12 m de altura y un peso de 78 toneladas, se cree que pudieron llegar a pesar las 100 toneladas. Estas cifras se aproximan al tamaño máximo que en teoría puede alcanzar un animal terrestre para no hundirse en la tierra (Benton, 1989).

El *Ultrasaurus*, uno de estos dinosaurios herbívoros gigantes, fue encontrado en la formación Morrison en el Oeste de Colorado en los Estados Unidos. Era un cuadrúpedo herbívoro que tenía 34 m de longitud, pesaba alrededor de 90 toneladas y su cabeza se erguía a 15 m del suelo (Russel, 1989)(Figura 3.2).

##### **3.6.1.2. *Allosaurus*.**

Los *Allosaurus* eran Terópodos que vivieron en el Jurásico tardío. Eran menos poderosos que el *Tyranosaurus*, su cabeza y dientes eran más reducidos que en éstos. Vivían en grupos de aproximadamente 10 individuos y se piensa que eran cazadores de presas grandes.

Sus extremidades delanteras eran largas y fuertes con tres garras, siendo la interior más prominente. Tenían una cola larga y sus piernas también eran largas pero no tan veloces como las del Tiranosaurio.

En la formación Morrison de Colorado (vivieron también en otras partes del mundo) fue el depredador más común. En esta localidad la fauna dominante de herbívoros estaba constituida por animales que pesaban entre 10 y 90 toneladas, lo cual es sorprendente pues, con el tamaño de las presas, se esperaría que los depredadores dominantes fueran más grandes. El ejemplar de *Allosaurus* más grande que se ha encontrado en esta formación tiene 7.4 metros de largo, con un fémur que mide 77.7 cm y se calcula que pesaba 1.7 toneladas (Paul, 1988)(Figura 3.3).

Figura 3.2 Representación esquemática de *Ultrasaurus*.

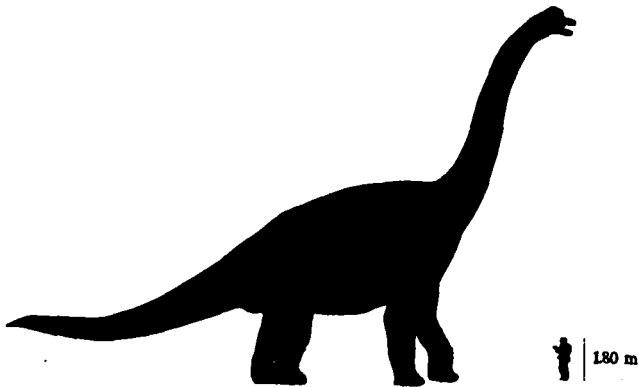
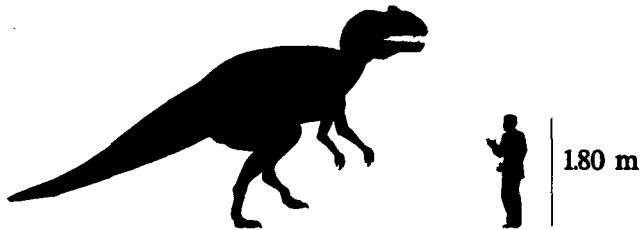


Figura 3.3 Representación esquemática de *Allosaurus*.



### 3.6.2. Comunidad II - Cretácico Temprano.

#### 3.6.2.1. *Iguanodon*.

En el Cretácico temprano los Iguanodontes eran los ornitópodos más abundantes. Presentaban una doble hilera de dientes funcionales no común entre sus parientes contemporáneos; como todos los demás dinosaurios los dientes podían ser reemplazados. Masticaban en un plano vertical, a diferencia de los mamíferos herbívoros actuales (como los caballos) que mastican en un plano horizontal, siendo esta última forma más eficiente. Tenían con extremidades traseras largas y fuertes; vivían en grupos. Se distribuían en todos los continentes, incluyendo Alaska hace 144 millones de años. Los iguanodontes dieron origen a los hadrosaurios. El *Iguanodon bernissartensi*, que es el más conocido, medía 10 m de longitud y pesaba 4 toneladas (Russell, 1989) (Figura 3.4).

Figura 3.4 Representación esquemática de *Iguanodon*.



### 3.6.2.2. *Velociraptor*.

El *Velociraptor* fue uno de los depredadores terópodos más poderosos que ha sido descubierto. En sus mandíbulas tenían varias hileras de dientes afilados y puntiagudos no muy grandes, sus manos eran largas y con garras curvas poderosas. En los pies también tenían un par similar de garras y la cola era delgada y flexible. Las mandíbulas eran armas secundarias; se supone que mataban a sus víctimas con las garras que redoblaban el efecto.

Eran animales ágiles, se considera que tenían visión binocular y cazaban probablemente en grupos. Las aves tienen en el cuello articulaciones en forma de silla que les son características, en los velociraptors estas se encuentran en forma incipiente.



El *Velociraptor antirrhopus* medía 3 m de largo y pesaban en promedio 73 kg; se han encontrado ejemplares en formaciones del Cretácico temprano en Montana y Wyoming (Russell, 1989). Sin embargo, los *Velociraptor* vivieron hasta finales del cretácico (Figura 3.5).

Figura 3.5 Representación esquemática de *Velociraptor*.



### 3.6.3 Comunidad III - Cretácico Tardío.

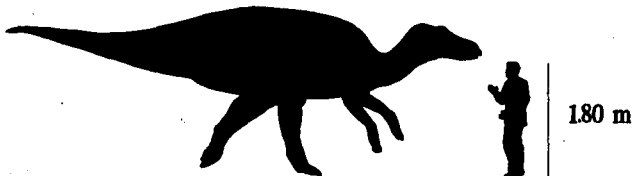
#### 3.6.3.1 *Maiaasaura*

Los Hadrosaurus, junto con los Ceratopsidos, eran los herbívoros dominantes del Cretácico tardío. Los primeros caminaban en dos patas y los segundos en cuatro. Los *Maiaasaura* pertenecieron a la familia de los Hadrosauridae, que incluye dinosaurios comúnmente conocidos como "picos de pato". Vivieron hace 75 millones de años en Norte América, Europa y Asia Central. Estos dinosaurios herbívoros que vivían en grupos (en Montana se encontró uno de 10,000 individuos), aparecieron a

finales del Cretácico, siendo descendientes de los iguanodontes. Los adultos llegaban a medir 7 m de longitud y pesaban 2 toneladas. Sus dientes eran tan complejos como los de los mamíferos herbívoros actuales, con un área para triturar muy grande (Horner, 1988).

Sus ojos eran muy grandes y el volúmen de su cerebro dos veces mayor que el de los reptiles actuales. Al haber grupos con individuos de diferentes edades (existen fósiles de 3, 4, 5.2 y 7 m y madres con crías), se piensa que se reproducían cada año, y que los grupos de tamaño de la manada representan edades de 1, 2, 3 y 4 o más años (adultos), por lo que *Maiasaura* maduraría en pocos años y luego, como las aves y los mamíferos, dejaría de crecer. Bajo esta hipótesis se calcula que duplicaban su peso cada año hasta llegar a ser adultos, por lo que tenían tasas de crecimiento 10 veces mayores que los cocodrilos actuales. Su tasa de crecimiento era sostenida por que sus huesos no tenían anillos de crecimiento. Por estas altas tasas de crecimiento se cree eran endotermos (Horner & Gorman, 1988; Russell, 1989) (Figura 3.6).

Figura 3.6 Representación esquemática de *Maiasaura*.

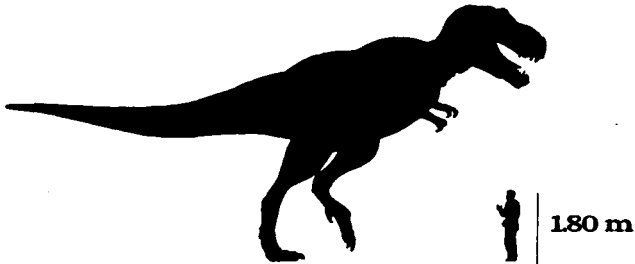


### 3.6.3.2. *Tyrannosaurus*.

Los Tiranosaurios fueron Terápodos con diversas estructuras avanzadas para atacar presas, que aparecieron a mediados del Cretácico. Estos Terápodos son mejor conocidos en el oeste de Norteamérica y de Asia Central. Según Paul (1988), los Tiranosaurios fueron la expresión final y más acabada de la evolución de los grandes Terápodos. Eran más veloces que los Velociraptors y tenían cráneo más fuerte. Por la disposición de sus ojos, pudieran haber tenido visión binocular, aunque no tan perfecta como la de los mamíferos y aves actuales. También tenían capacidad craneana grande.

Tenían mandíbulas grandes y fuertes, patas traseras poderosas y sus manos eran pequeñas, con sólo dos dedos. Se cree que la única función de éstas era para ayudarlo a ponerse de pie (Benton 1989). Se piensa que el Tiranosauro presentaba una combinación de tamaño, velocidad y armas que lo hacían ser un depredador eficaz. Por la fuerza y flexibilidad de sus extremidades traseras se cree fue uno de los animales más veloces en su tiempo. El *Tyrannosaurus rex* fue el dinosaurio carnívoro terrestre más grande. Medía 15 m de longitud, tenía dientes afilados de 20 cm y pesaba 5.7 toneladas en promedio (Paul, 1988) (Figura 3.7).

Figura 3.7 Figura esquemática de *Tyrannosaurus*.



### 3.7 Resultados del modelo de simulación DINOENER.

Los aspectos que se tomaron en cuenta para el desarrollo del modelo fueron: a) el efecto del tamaño de los dinosaurios sobre la capacidad de carga del ambiente; b) el efecto de la productividad primaria neta (PPN) sobre la capacidad de carga del ambiente; c) el efecto de la eficacia de depredación sobre la capacidad de carga del ambiente y d) el efecto del tipo de control corporal de temperatura sobre la tasa de depredador-presa. Para ello, se corrieron 6 simulaciones, cuyos resultados aparecen en las tablas 1-6, cada una tomando en cuenta los cuatro rangos de productividad y las comunidades descritas anteriormente. Los resultados se presentan a continuación.

**Tabla 3.1.** Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km<sup>2</sup>) en diferentes escenarios productivos.

ENDOTERMIA-TASA ANUAL DE DEPREDACIÓN DEL 5 %.

Dinosaurio	Productividad (x10 <sup>9</sup> kcal/km <sup>2</sup> /año)			
	Alta 40	Fértil 5	Media 2	Baja 0.5
<i>Ultrasaurus</i>	220.1	27.5	11.0	2.8
<i>Allosaurus</i>	0.91	0.11	0.05	0.01
<i>Iguanodon</i>	100.9	12.6	5.1	1.3
<i>Velociraptor</i>	0.19	0.02	0.009	0.002
<i>Maiasaura</i>	84.9	10.6	4.2	1.1
<i>Tyrannosaurus</i>	0.47	0.06	0.02	0.006

**Tabla 3.2.** Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km<sup>2</sup>) en diferentes escenarios productivos.

ECTOTERMIA-TASA ANUAL DE DEPREDACIÓN DEL 5 %.

Dinosaurio	Productividad (x10 <sup>9</sup> kcal/km <sup>2</sup> /año)			
	Alta 40	Fértil 5	Media 2	Baja 0.5
<i>Ultrasaurus</i>	4965.4	620.7	248.3	62.1
<i>Allosaurus</i>	479.0	59.9	24.0	6.0
<i>Iguanodon</i>	2189.8	273.7	109.5	27.4
<i>Velociraptor</i>	92.9	11.6	4.6	1.2
<i>Maiasaura</i>	1823.8	228.0	91.2	22.8
<i>Tyrannosaurus</i>	241.0	30.1	12.1	3.0

Tabla 3.3. Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km<sup>2</sup>) en diferentes escenarios productivos.

ENDOTERMIA-TASA ANUAL DE DEPREDACIÓN DEL 10 %.

Dinosaurio	Productividad (x10 <sup>9</sup> kcal/km <sup>2</sup> /año)			
	Alta 40	Fértil 5	Media 2	Baja 0.5
<i>Ultrasaurus</i>	220.1	27.5	11.0	2.8
<i>Allosaurus</i>	1.8	0.23	0.09	0.02
<i>Iguanodon</i>	1000.9	12.6	5.0	1.3
<i>Velociraptor</i>	0.38	0.05	0.019	0.005
<i>Maiasaura</i>	84.8	10.6	4.2	1.1
<i>Tyrannosaurus</i>	0.95	0.12	0.047	0.012

Tabla 3.4. Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km<sup>2</sup>) en diferentes escenarios productivos.

ECTOTERMIA-TASA ANUAL DE DEPREDACIÓN DEL 10 %.

Dinosaurio	Productividad (x10 <sup>9</sup> kcal/km <sup>2</sup> /año)			
	Alta 40	Fértil 5	Media 2	Baja 0.5
<i>Ultrasaurus</i>	4965.4	620.7	248.3	62.1
<i>Allosaurus</i>	958.0	119.7	47.9	12.0
<i>Iguanodon</i>	2189.8	273.7	109.5	27.4
<i>Velociraptor</i>	185.8	23.2	9.3	2.3
<i>Maiasaura</i>	1823.8	228.0	91.2	22.8
<i>Tyrannosaurus</i>	482.0	60.3	24.1	6.0

Tabla 3.5. Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km<sup>2</sup>) en diferentes escenarios productivos.

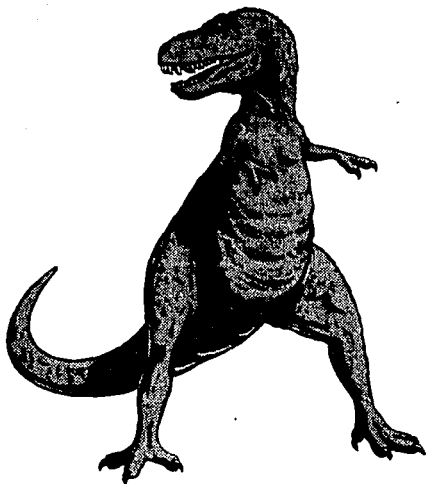
ENDOTERMIA-TASA ANUAL DE DEPREDACIÓN DEL 15 %.

Dinosaurio	Productividad x10 <sup>9</sup> (kcal/km <sup>2</sup> /año)			
	Alta 40	Fértil 5	Media 2	Baja 0.5
<i>Ultrasaurus</i>	220.1	27.5	11.0	2.8
<i>Allosaurus</i>	2.7	0.34	0.14	0.034
<i>Iguanodon</i>	100.9	12.6	5.1	1.3
<i>Velociraptor</i>	0.57	0.071	0.028	0.007
<i>Matiasaura</i>	84.8	10.6	4.2	1.1
<i>Tyrannosaurus</i>	1.4	0.12	0.071	0.018

Tabla 3.6. Capacidad de carga de dinosaurios (biomasa fresca en ton/km<sup>2</sup>) en diferentes escenarios productivos.

ECTOTERMIA-TASA ANUAL DE DEPREDACIÓN DEL 15 %.

Dinosaurio	Productividad (x10 <sup>9</sup> kcal/km <sup>2</sup> /año)			
	Alta 40	Fértil 5	Media 2	Baja 0.5
<i>Ultrasaurus</i>	4965.4	620.7	248.3	62.1
<i>Allosaurus</i>	1437.0	179.6	71.8	18.0
<i>Iguanodon</i>	2189.8	273.7	109.5	27.4
<i>Velociraptor</i>	278.6	34.8	13.9	3.5
<i>Matiasaura</i>	1823.8	228.0	91.2	22.8
<i>Tyrannosaurus</i>	723.0	90.4	36.2	9.0



**Tyrannosaurus rex** fue el terópodo más grande en el Cretácico. Tenía una gran mandíbula con dientes aserrados de hasta 20 cm. Se estima que podía llegar a desplazarse a velocidades de cerca de 50 km/hr (Noll, 1993).



## CAPITULO 4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.

### 4.1 General.

Existen dos principales tipos de teorías sobre la desaparición de los dinosaurios de la Tierra: la gradualista y la catastrófica. En la primera se piensa que los cambios graduales pudieron llevar a la extinción de los dinosaurios durante la barrera K-T, favoreciendo la radiación posterior de los mamíferos. Se cree que cambios climáticos como un enfriamiento paulatino pudo disminuir fuertemente la productividad primaria hasta hacer desaparecer comunidades.

Kauffman (1984), encuentra evidencia de desorden en la química de los océanos y en la vida marina 2 millones años antes de la barrera K-T, esto lo atribuye a grandes variaciones en el nivel de los mares. Boersma (1984) reporta que a partir de finales del Cretácico temprano existió una disminución importante en la temperatura de los océanos, lo cual debió influir en el clima terrestre, sus conclusiones se basan en el análisis isotópico de foraminíferos. El Jurásico y el Cretácico fueron periodos en los que ocurrieron grandes rupturas continentales, o sea que hubo gran actividad en las placas tectónicas de la Tierra. En el Cretácico existió un incremento en la actividad volcánica y el nivel de los mares tuvo grandes fluctuaciones (Courtillet, 1990).

Entre las teorías catastróficas, las cuales se caracterizan por concluir que la desaparición de los dinosaurios se debió principalmente a una catástrofe repentina, se encuentra la de Alvarez (1980), quien postuló que la desaparición de los dinosaurios se debió al choque de un meteorito sobre la Tierra. Para ello, se han encontrado grandes cantidades de iridio, un elemento que es abundante en los meteoritos, en capas geológicas pertenecientes a la barrera K-T. El impacto pudo haber generado polvo que al extenderse a todo el planeta este se oscureció, por lo que al disminuir la luz solar se interrumpió la fotosíntesis, colapsándose las cadenas alimenticias. La obscuridad también produjo

temperaturas extremadamente frías, condición que se conoce como invierno por impacto. Sin embargo, los dinosaurios descubiertos en Australia, la cual estaba contigua a la Antártida, difícilmente podrían haber sido afectados por el invierno por impacto pues estos dinosaurios estaban adaptados a el frío y a la oscuridad, a menos que este evento haya durado mucho tiempo (Vichers & Rich, 1993).

También se podría explicar este evento terminal por intensa actividad volcánica. El iridio encontrado en la barrera K-T pudo haber sido expulsado del manto de la tierra por actividad volcánica masiva (Officer & Drake, 1985 y Courtillot, 1990).

En los últimos años, en la península y las costas de Yucatán se han encontrado evidencias de lo que puede ser un cráter de aproximadamente 300 km de ancho, que se ha identificado como el sitio donde ocurrió el impacto en la barrera K-T. Se calcula que el diámetro del asteroide fue de 16 km., liberando al momento de la coalición energía equivalente a 200 bombas de hidrógeno (Folger, 1994).

Los dinosaurios y los pterosaurios fueron de las pocas especies terrestres que se extinguieron al final del Cretácico. Las tortugas, cocodrilos, muchas lagartijas y la mayoría de los mamíferos y aves lograron sobrevivir (Gore, 1989). Para algunos autores como Raven y Johnson (1988), el hecho de que a diferencia de los dinosaurios, otros animales terrestres pasaron la barrera K-T, sugiere que la extinción de los dinosaurios debió ser causada por factores graduales más que catastróficos.

Los resultados del modelo de simulación tienden a favorecer la teoría gradualista; sin embargo, de una forma más compleja de lo que se imaginaba. Por otra parte esto no descarta la posible influencia de factores que pudieran haber servido como aceleradores del proceso de extinción de los dinosaurios como son los impactos de meteoritos o alta actividad volcánica.

Según los resultados, existieron varios factores que pudieron haber influido en una disminución de las poblaciones de dinosaurios: la reducción en la productividad primaria neta al disminuir las concentraciones de CO<sub>2</sub> en la atmósfera terrestre; el efecto del

tamaño de los dinosaurios en la capacidad de carga del ambiente y el probable paso en la termoregulación de los dinosaurios de la ectotermia a la endotermia.

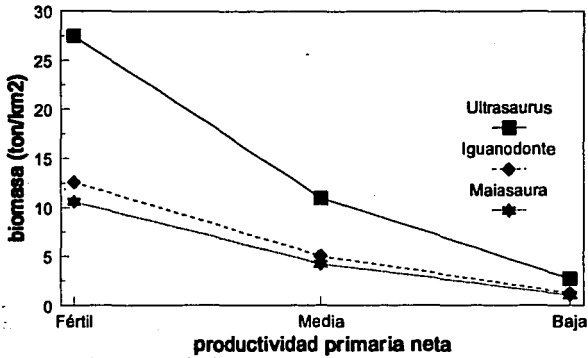
#### 4.2 Efecto de la reducción de la productividad primaria neta.

Al disminuir la concentración de bióxido de carbono en la atmósfera (Barron *et al.*, 1981; 1982; 1983; Fisher, 1981 y Fairbridge, 1982), el efecto de invernadero disminuye y baja la temperatura disminuyendo la productividad primaria.

Las productividades consideradas en el modelo son teóricas pero factibles. Sin embargo, hasta que se acoplen modelos de paleoclimas del Mesozoico, con modelos de productividad primaria, tomando en cuenta los efectos de diferentes concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub>, se podrán tener cuantificaciones realistas. Los datos de productividad primaria se encuentran actualmente en nuestro planeta (Odum, 1972), el nivel promedio más alto pudo ser factible debido a las altas concentraciones de CO<sub>2</sub> que existieron en el Mesozoico (Barron, *et al.*, 1981; Barron & Washington, 1982; Walker, 1982; Barron, 1983).

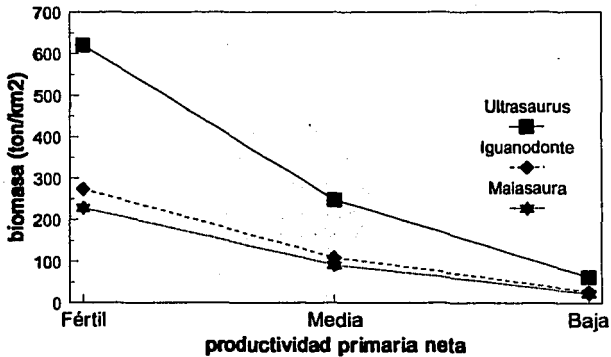
En el caso de una disminución gradual de la productividad primaria de la tierra, el efecto sobre la capacidad de carga del ambiente es drástico (Figuras 4.1 y 4.2). En el caso de *Ultrasaurus* con una productividad primaria hipotética fértil ( $5 \times 10^9$  kcal/km<sup>2</sup>/año), la capacidad de carga es de 27.5 ton/km<sup>2</sup> en el caso de endotermia y 620.7 ton/km<sup>2</sup> en el de ectotermia. Mientras que con una productividad primaria baja ( $0.5 \times 10^9$  kcal/km<sup>2</sup>/año), la capacidad de carga disminuiría a 2.8 ton/km<sup>2</sup> en caso de endotermia y a 62.1 ton/km<sup>2</sup> en el caso de ectotermia. Si en el Mesozoico se llegó a productividades primarias netas de  $40 \times 10^9$  kcal/km<sup>2</sup>/año, la capacidad de carga de *Ultrasaurus* pudo llegar a la cifra hipotética de 4,975 ton/km<sup>2</sup> en caso de ectotermia (tabla 3.2). En este último caso, la capacidad de carga del ambiente no se alcanzaría debido a que el tamaño de los individuos sería el factor principal limitante (55 individuos de 90 toneladas en un kilómetro cuadrado).

Figura 4.1 Efecto de la productividad sobre la capacidad de carga de herbívoros endotermos



nota: tasa de depredación del 5 %

Figura 4.2 Efecto de la productividad sobre la capacidad de carga de herbívoros ectotermos

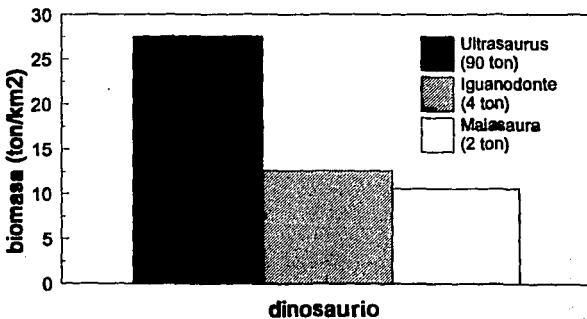


nota: tasa de depredación del 5 %

### 4.3 Efecto del tamaño de los dinosaurios sobre la capacidad de carga del ambiente.

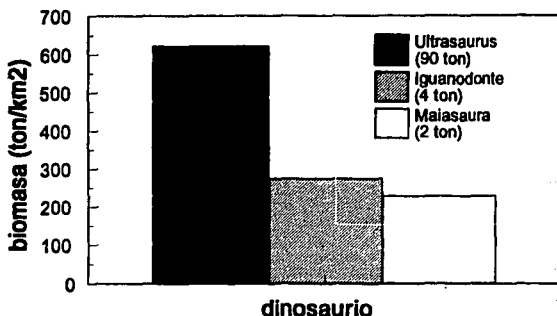
Al menor tamaño del animal la capacidad de carga del ambiente se reduce (Figuras 4.3 y 4.4), pues la tasa de gasto de energía por unidad de masa disminuye al aumentar el tamaño del animal (Peters, 1983). Conforme las comunidades de dinosaurios herbívoros tuvieron tamaños menores, la capacidad de carga del ecosistema disminuyó. Si, además de esto, se toma en cuenta que los dinosaurios carnívoros fueron cada vez más eficientes y muchos de ellos más poderosos (Paul, 1988), resulta que los dinosaurios en general pudieron sufrir bajas dramáticas en la densidad de sus poblaciones.

Figura 4.3 Efecto del tamaño sobre la capacidad de carga de herbívoros endotermos



nota: productividad fértil

Figura 4.4 Efecto del tamaño sobre la capacidad de carga de herbívoros ectotermos



nota: productividad fértil

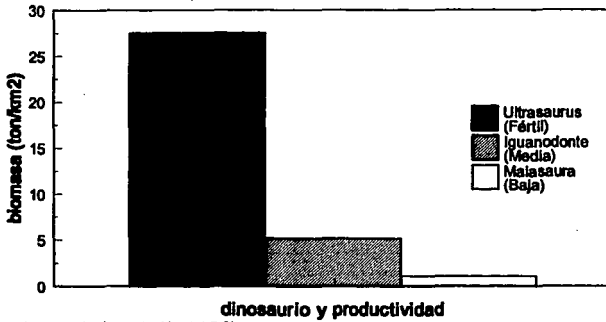
En los resultados del modelo, en el caso del dinosaurio herbívoro *Ultrasaurus* cuyo peso es de 90 ton, la capacidad de carga es de 27.5 ton/km<sup>2</sup> en el caso de ser endotermo y de 620.7 ton/km<sup>2</sup> suponiendo ectotermia. En el dinosaurio herbívoro más pequeño, el *Maiasaura* con peso de 2 toneladas, la capacidad de carga del ambiente es de 10.6 ton/km<sup>2</sup> en el caso de endotermia y 228 ton/km<sup>2</sup> si fuera ectotermo. Esto nos lleva a dos conclusiones principales: a) el costo energético de los endotermos es alto en los ecosistemas y b) a menor tamaño del dinosaurio, es mayor el costo energético para el ecosistema. Esto último es relevante ya que los dinosaurios herbívoros durante el Triásico eran pequeños y poco especializados, en el Jurásico tardío alcanzaron su máximo tamaño y a partir de el Cretácico temprano tendieron a evolucionar a tamaños menores por lo que disminuyó la capacidad de carga del ambiente. En el Jurásico tardío y el Cretácico temprano la mayoría de los dinosaurios herbívoros estaban en la máxima categoría de tamaño (>1000

kg), muy pocos o ninguno en la categoría intermedia ( 1-1000 kg ) y pocos en la más pequeña (<1 kg ) en el Jurásico tardío y el Cretácico temprano la fauna de herbívoros estaba en la categoría de mayor tamaño (>1000 kg.) (Wing & Tiffney, 1987). Durante este tiempo los Saurópodos alcanzaron a tener pesos de hasta 100 ton. Posteriormente, los saurópodos desaparecieron del hemisferio norte, pero en el hemisferio sur la familia de los titanosarios siguió evolucionando, pero aparentemente su abundancia y tamaño no fue como en el Jurásico (Czercas & Czercas, 1991). En el Cretácico medio y tardío, los mamíferos herbívoros pequeños (de menos de 1 kg.) llegaron a ser casi igual de abundantes que los dinosaurios herbívoros siendo estos últimos de menor tamaño (Wing & Tiffney, 1987). Durante este tiempo, los dinosaurios herbívoros dominantes fueron los Hadrosaurios y los Ceratosáuridos tanto en diversidad como en abundancia (Horner & Gorman, 1988; Horner & Weishampel, 1989).

#### **4.4 Efecto del tamaño-productividad sobre la capacidad de carga del ambiente.**

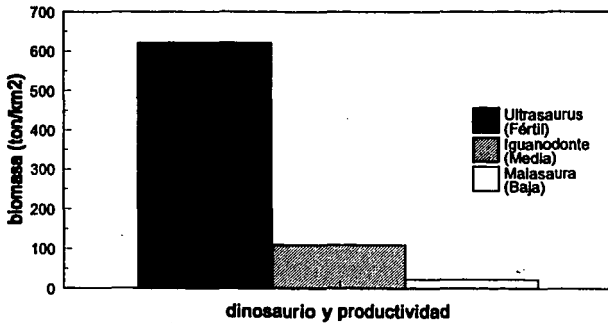
Si tomamos en cuenta tanto el efecto de tamaño como la productividad hipotética para las diferentes etapas geológicas, se obtienen los siguientes resultados (Figuras 4.5 y 4.6). Considerando una productividad fértil durante el Jurásico tardío, cuando existieron los Ultrasaurus, la capacidad de carga sería de 621 ton/km<sup>2</sup> en el caso de que fueran ectotermos (Figura 4.5) y 28 ton/km<sup>2</sup> en caso de endotermia (Figura 4.6). Durante el Cretácico temprano, con una disminución de productividad a la media actual, los dinosaurios como el Iguanodon disminuyeron su biomasa a 11 ton/km<sup>2</sup> como ectotermo y 5 ton/km<sup>2</sup> como endotermos. Si durante el Cretácico tardío, durante de la barrera K-T, la productividad primaria fue baja (semiárida), los Maiasaura hubieran tenido una capacidad de carga de 22.8 ton/km<sup>2</sup> en el caso de ectotermia y de 1.1 en el caso de endotermia. El impacto de la disminución de la productividad y la tendencia a disminuir de tamaño de los dinosaurios herbívoros al final del Cretácico, es considerable.

Figura 4.5 Efecto del tamaño-productividad sobre la capacidad de carga de herbívoros endotermos



nota: tasa de depredación del 5 %.

Figura 4.6 Efecto del tamaño-productividad sobre la capacidad de carga de herbívoros ectotermos



nota: tasa de depredación del 5 %.

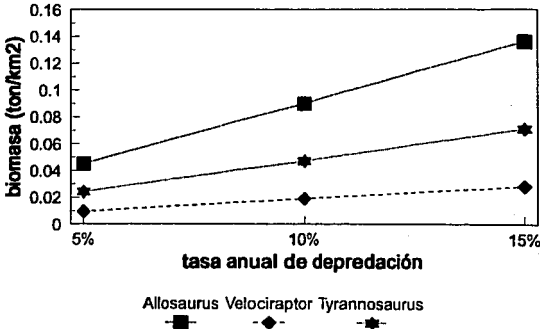


#### 4.5 Efecto de la eficacia de depredación en la capacidad de carga del ambiente.

Si tomamos tres tasas hipotéticas anuales de depredación de 5, 10 y 15 % de dinosaurios carnívoros sobre herbívoros, y se supone que éstas tasas de depredación están dadas por una mayor eficacia en la depredación, se puede observar que la capacidad de carga para los carnívoros aumenta (Figuras 4.7 y 4.8). Esto es importante ya que los tiranosaurios del final del Cretácico son considerados más aptos en la depredación que los alosauros del Jurásico tardío (Paul, 1988).

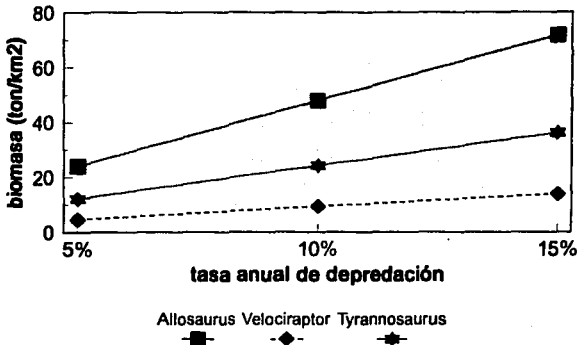
Paul (1988), considera que la mayoría de los carnívoros de Cretácico fueron los más poderosos, y de ellos la familia Tyrannosauridae fueron los depredadores más eficaces. Esto sugiere que la evolución de dinosaurios carnívoros hacia una mayor eficiencia, pudo aumentar la capacidad de carga de éstos, aumentando así también, la presión sobre las comunidades de herbívoros. La pendiente de las líneas de las Figuras 4.7 y 4.8 no tiene mucho significado ya que está afectada por los diferentes tamaños de los herbívoros de las diferentes comunidades.

Figura 4.7 Efecto de la eficacia de depredación sobre la capacidad de carga de carnívoros endotermos



.nota: productividad media

Figura 4.8 Efecto de la eficacia de depredación sobre la capacidad de carga de carnívoros ectotermos



nota: productividad media

#### 4.6 La tasa depredador-presa y la regulación térmica.

Utilizando el modelo de simulación se obtuvieron los siguientes resultados del efecto del tipo de regulación térmica sobre las posibles tasas depredador-presa ( $d/p$ ) de los dinosaurios. La tasa es aquí definida por el porcentaje de la biomasa del depredador relativa a la biomasa de sus presas (Paul, 1988). En el caso de la endotermia, la tasa varió de 0.2 a 1.7 % en las comunidades estudiadas bajo las diferentes tasas de depredación (Figura 4.9). En el caso de la ectotermia, las tasas tuvieron valores desde 4.2 % en el caso de los Velociraptor/Iguanodon con una tasa anual de depredación del 5 %, a una tasa depredador-presa de casi 40 % en el caso de la comunidad Tyrannosaurus/Maiasaura con una tasa de depredación del 15 % (Figura 4.10).

Figura 4.9 Tasa depredador/presa en dinosaurios endotermos

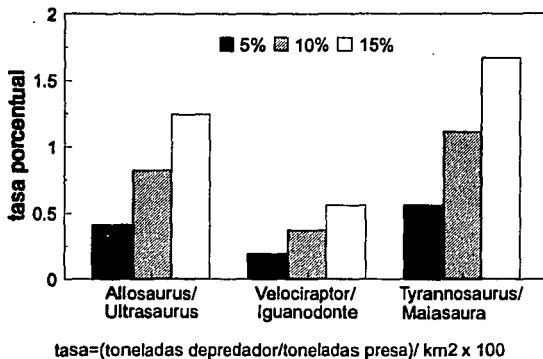
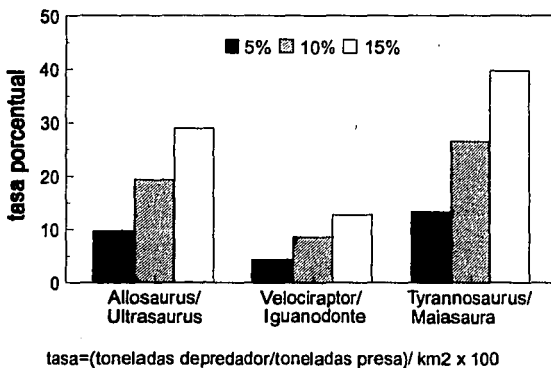


Figura 4.10 Tasa depredador/presa en dinosaurios ectotermos



Los resultados del modelo tienden a corroborar la hipótesis de que la tasa depredador-presa de los ectotermos es mucho mayor que la de los endotermos. Esto es importante, ya que hasta ahora, las comunidades fósiles de dinosaurios muestran tasas  $d/p$  bajas, lo que sugiere la presencia de endotermia (Bakker, 1990). Sin embargo, aún son pocas las comunidades estudiadas y existe un gran margen de error en la determinación de las tasas depredador-presa en comunidades fósiles. Por otra parte, los resultados del modelo también corroboran la hipótesis de que la tasa  $d/p$  puede variar con la eficacia de depredación (Béland & Russell, 1980). El valor bajo de la tasa  $d/p$  de 4.2 % en el caso de los *Velociraptor/Iguanodon*, siendo ectotérmicos, se obtiene con una tasa anual de depredación del 5 %. Esto sugiere que en comunidades con bajas tasas de depredación, también es posible la ectotermia.

#### 4.7 Conclusiones.

Los resultados del modelo demuestran la factibilidad de una gran reducción en la capacidad de carga ambiental hacia la barrera K-T. Sin embargo, muchos factores entrelazados, y no uno sólo, pudieron causar esta reducción. Entre ellos se encuentran: la disminución de la productividad primaria debido a una reducción del  $CO_2$  en la atmósfera; la deriva continental existente durante el Mesozoico; la evolución en tamaño y capacidad de obtención de alimento de los dinosaurios. Las teorías se complican aún más si se advierte que los dinosaurios pudieron evolucionar y hasta en cierto momento mezclarse, en su mecanismo de regulación de temperatura. El posible paso de la ectotermia a la endotermia durante el período de existencia de los dinosaurios, aumenta aún más las diferencias posibles en la capacidad de carga del ambiente del Triásico a la barrera K-T.

Cada vez se apoya más fuertemente la controvertida opinión de que los dinosaurios eran de sangre caliente (Ostrom, 1980; Paul, 1988). La endotermia dentro de los ecosistemas es costosa energéticamente, sin embargo, su existencia en los dinosaurios es factible, debido a que los requerimientos energéticos de animales de gran tamaño tienden

a ser menores. Se ve claramente en los resultados que conforme aumenta la masa del animal, la capacidad de carga (biomasa por  $\text{km}^2$ ) también aumenta (Peters, 1983).

De las diferentes líneas de evidencia analizadas para entender cual es el posible tipo de termoregulación de los dinosaurios, la mayoría son susceptibles de varias interpretaciones, pocas son contundentes pero ninguna elimina la endotermia. La postura erecta en vertebrados modernos sólo se da en endotermos, pero no existe una relación causa efecto entre ellas (Ostrom, 1980). Una de las evidencias en favor de endotermia en dinosaurios es la combinación de la postura erecta con grandes distancias entre el corazón y el cerebro en los grandes dinosaurios. Esto hace posible pensar en que los dinosaurios presentaban un corazón con cuatro cámaras, circulación sistémica y pulmonar totalmente separada y presión sanguínea mayor que la de reptiles actuales; todas estas condiciones se ha visto que son necesarias para ser un endotermo en la actualidad (Ostrom, 1980). Otra de las evidencias más fuertes es la presencia de dinosaurios polares, en donde las condiciones climáticas van más allá de las tolerables para cualquier reptil moderno. El cráneo de *Leaellynasaura amicagraphica* encontrado en Victoria, Australia, la cuál se encontraba dentro del círculo polar Antártico durante el Cretácico temprano, tiene características de un animal con adaptaciones importantes para poder sobrevivir a la larga noche invernal (Vichers & Rich, 1993).

Los resultados más contundentes de la posibilidad de endotermia se encuentran en los estudios realizados con tomografía computarizada en los cráneos de therópodos del Cretácico (Bakker, 1992). El hecho de que a diferencia de otros dinosaurios, estos therópodos tenían cráneos con adaptaciones similares a las aves actuales, tal como la salida del nervio 5º par craneal, no sólo nos hace pensar que algunos therópodos actualmente se encuentran representados como aves, sino que también pudieron haber desarrollado la endotermia antes de la barrera K-T. Los dinosaurios herbívoros más importantes de finales del Cretácico, los Hadrosaurios y los Ceratosáuridos tenían dentadura especializada y dentición oclusiva, esto podría estar relacionado con endotermia, pues podían dividir la

comida en pedazos más pequeños obteniendo más energía (Vichers & Rich, 1993), sin embargo éstas pruebas no son contundentes.

Desafortunadamente, los estudios paleoecológicos de los dinosaurios están aún en su comienzo. Conforme estos avancen, se llegará a un mejor conocimiento de la posible ecofisiología de estos organismos, y con ello, sus requerimientos energéticos. En su avance, los modelos de simulación serán de gran ayuda para entender el funcionamiento de los ecosistemas terrestres entonces existentes, y así, en la interpretación de los posibles cambios físicos y biológicos que pudieron haber existido en la barrera K-T.

## CAPITULO 5. BIBLIOGRAFIA.

- Allen, L.H. Jr. (1986). *Plant Responses to Rising CO<sub>2</sub>*. 79th Annual Meeting of the Air Pollution Control Association, Minneapolis.
- Alvarez, L.W. & Alvarez, W. & Asaro, F. & Michel H.V. (1980). Extraterrestrial Cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction. *Science*, **208**, (4448) pp. 1095-1108.
- Alvarez, W. & Asaro, F. (1990). An Extraterrestrial Impact. *Scientific American*. pp. 44-52.
- Axelrod, D.I. (1984). An Interpretation of Cretaceous and Tertiary Biota in Polar Regions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **45**: 105-147.
- Bakker, R.T. & Galton, P.M. (1974). Dinosaur Monophyly and a New Class of Vertebrates. *Nature*, **248**:168-172.
- Bakker, R.T. (1972). Anatomical and Ecological Evidence of Endothermy in Dinosaurs. *Nature*, **238**: 81-85.
- Bakker, R.T (1980). Dinosaur Heresy- Dinosaur Renaissance: Why We Need Endothermic Archosaurs for a Comprehensive Theory of a Bioenergetic Evolution. En: Roger D.K. Thomas & Everett C. Olson. eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*, West View Press, Colorado.
- Bakker, R.T. (1986). *The Dinosaur Heresies: New Theories Unlock the Mystery of the Dinosaur and Their Extinction*, William Morrow & Co. Inc., New York.
- Bakker, R.T. (1992). Inside The Head of a Tiny T. Rex. *Discover*, **13** (3). pp 58-69.
- Barron, E.J., Schneider H. and T. Starley L. (1981). An Ice Free Cretaceous? Results From Climate Model Simulations. *Science*, **212** (4494), pp 501-508.
- Barron, E.J., Washington W.M. (1982). Cretaceous Climate: A Comparison of Atmospheric Simulations with The Geologic Record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **40**: 103-133.
- Barron, E.J.(1983). A Warm Equable Cretaceous: the Nature of the Problem. *Earth-Science Rev.* **19**: 305-338.

- Bauer, M.E. and Friedl R.R. (1980). Application of Size-Metabolism Allometry to Therapsids and Dinosaurs. En: Roger D.K. Thomas & Everett C. Olson. eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. West View Press, Colorado.
- Béland, P. and D.A. Russell (1980). Dinosaur Metabolism and Predator/Prey Ratios in the fossil Record. En: Roger D.K. Thomas & Everett C. Olson. eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. West View Press, Colorado. pp 85-102.
- Benton, M. J. (1989). *Tras las Huellas de los dinosaurios*. Editorial Acanto S.A. Barcelona España.
- Bohor, B.F. Ford, E.E., Modreski, P.J. and Triplehorn, D.M. (1984). Mineralogic Evidence for an Impact Event at the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Science*, **224**: 867-869.
- Boersma, A (1984). Campanian Through Paleocene Paleotemperature and carbon isotope sequence and the Cretaceous- Tertiary Boundary in the Atlantic Ocean. In: W.A. Berggren and J.A. van Couvering (Editors). *The New Uniformitarianism*. Princeton University Press, Princeton, N.J., pp 247-277.
- Charig, A.J. (1976). *Dinosaurs Monophyly an a New Class of Vertebrates: A Critical Review. Morphology and Biology of Reptiles*, Linn.Soc.Symp. Ser.3 pp 65-104. Academic Press N.Y.
- Chenel, P. (1986). *Life and Death of Dinosaurs*. Barron's Educational Series, Inc. N.Y.
- Colbert, E. H. (1964). *Problems in Climatology*. A. Naird Ed. Interscience, New York. pp. 617.
- Colbert, E. H. (1982). La Vida Sobre los Continentes a la Deriva. *El Redescubrimiento de la Tierra*. CONACYT. México. pp 253-262
- Coutillot, V. E. (1990). A Volcanic Eruption. *Scientific American*. Oct. pp. 53-60.
- Currie, P.J. (1987). New Approaches to studying dinosaurs in Dinosaur Provincial Park. En: Czerkas, S.J. and Olson E.C. eds. *Dinosaurs Past and Present II*. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, pp. 100-117.



- Czerkas, S. J. and Czerkas S. A. (1991). *Dinosaurs: A Global View*. Mallard Press. 247pp.
- Farlow, J. O. (1976). A Consideration of the Trophic Dynamics of a Late Cretaceous Large Dinosaurs Community (Oldman Formation), *Ecology*, **57**: 841-857.
- Farlow, J.O. (1980). Predator/Prey Biomass Ratios, Community Food Webs and Dinosaur Physiology. En: Roger D.K. Thomas & Everett C. Olson. eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. West View Press, Colorado. pp 55-84
- Fairbridge, R.W. (1982). Historia del Clima en la Tierra. *El Redescubrimiento de la Tierra*. pp 233-250. CONACYT. México.
- Fischer, G. A.. (1981). Climatic Oscillations in the Biosphere. En: Matthew H. Nitecki ed. *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time*. Academic Press. Illinois. pp. 103-129.
- Folger, T. (1994). This Battered Earth. *Discover*. Vol.15 (1): pp 32-34.
- Forrester, J.W.(1961). *Industrial Dynamics*. Massachusetts Institute of Technology Press. Cambridge, Massachusetts.
- Ganong, W.F. (1968). *Fisiología Médica*. El Manual Moderno S.A. México.
- Geigy, (1965). *Tablas Científicas*. J. R. Geigy S.A., Basilea, Suiza. 783pp.
- Gore, R. (1989). Extinctions. *National Geographic*, **175** (6): 662-699.
- Goudvia H., W. K. and Miller R. (1991). *The History of Earth*. Workman Publishing. New York.
- Goudriaan, J. (1992). Le Role de la Végétation. *La Recherche*. **23** (243).
- Greenberg, N. (1980). Physiological and Behavioral Thermoregulation in living Reptiles. En: Roger D.K. Thomas and Everett C. Olson eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. West View Press, Colorado. pp 141-166.
- Halstead, L. B. and Halstead J. (1981). *Dinosaurs*. Sterling Publishing Co. Inc. New York. 170 p.

- Hartman, W. K. and Miller R. (1991). *The History of Earth*. Workman Pub. Co. Inc. N. Y.
- Hemmingsen, A.M. (1960). *Energy Metabolism as Related to Body Size and Respiratory Surfaces, and its Evolution*. Reports of the Steno Memorial Hospital and Nordinsk Insulin Laboratorium. Num. 9.
- Homer, R. (1984). The Nesting Behavior of Dinosaurs. *Scientific American*, **250**:130-137.
- Homer, J. R. (1986). Ecological and Behavioral Implications Derived From a Dinosaur Nesting Site. En: Czerkas, S.J. & Olson E.C. eds. *Dinosaurs Past and Present II*. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, pp. 50-63.
- Homer, J. R. and Gorman J. (1988). *Digging Dinosaurs*. Harper and Row Publishers, N.Y. pp 210.
- Homer, J. R. and Weishampel D.B. (1989). Dinosaur Eggs: The Inside Story. *Natural History*. Number 12. pp 60-67.
- Kauffman, E.G. (1979). Biogeography and biostratigraphic-Cretaceous. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt. A. University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, pp. 418-487.
- Kauffman, E.G. (1984). The Fabric of Cretaceous Marine Extinctions. In: W.A. Berggren and J.A. Van Couvering (eds.), *Catastrophes in Earth History: The New Uniformitarianism*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., pp 151-246.
- Krassilov, V. A. (1973). Climatic Changes in Eastern Asia as Indicated by Fossil Floras, in Early Cretaceous. *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecolo.*, **13**: 261-273.
- Krassilov, V. A. (1981). Changes in Mesozoic Vegetation and the Extinction of the Dinosaurs. *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecolo.*, **34**: 207-224.
- Krebs, Ch. J. (1978). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper and Row Publishers, N.Y. USA.
- Lambert, D. (1988). *Guía de Campo de los Dinosaurios*. Editorial EDAF, S.A. España.

- Lambert, D. (1990). *Dinosaur Data Book. Facts and Fictions About The World's Largest Creatures*. Avon Books. N.Y.
- Leitch, A. (1992). Leave Them Bones Alone. *Discover*, **13** (3): p 32.
- Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Noll, D. (1993). *The Age of Dinosaurs*. Computer Support Corporation, Dallas. 46pp.
- Norman, D. y Milner A. (1989). *Los Dinosaurios*. Ed. ALTEA, México, 63 pp.
- Odum, E. P. (1972). *Ecología*. Nueva Editorial Interamericana, S.A. de C.V. México. 639 pp.
- Officer, C.B. and Drake, C.L. (1985). Terminal Cretaceous Environmental Events. *Science*, **227**:1161-1167.
- Olson, C. E. & Thomas Roger D.K. (1980). Introduction. En: Roger D.K. Thomas and Everett C. Olson eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. West View Press. Colorado.
- Ostrom, J.H. (1972). Were some dinosaurs gregarious?, *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **11**, pp. 287- 301.
- Ostrom, J.H. (1976). On a new specimen of the Lower Cretaceous theropod dinosaur *Deinonychus antirrhopus*. *Brevioria*, **439**: 1-21.
- Ostrom, J.H. (1980). The Evidence for Endothermy in Dinosaurs. En: Roger D.K. Thomas and Everett C. Olson eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. West View Press. Colorado. pp 15-54.
- Paul, G. S. (1986). The Science and Art of Restoration the Life Appearance of Dinosaurs and Their Relatives: A Rigorous How-To Guide. En: Czerkas Sylvia J. & Olson Everett C. eds. *Dinosaurs Past and Present II*. University of Washington Press, Seattle. pp 5-49.
- Paul, G. S. (1988). *Predatory Dinosaurs of the World*. Simon and Shuster Inc. U.S.A. 464pp.

- Penning de Vries, F.W.T. (1975). The Cost of Maintenance Processes in Plant Cell. *Annals of Botany*, 39, 77-92.
- Penning de Vries, F.W.T. & van Laar, H.H. (1982). Simulation of Growth Processes and the Model BACROS. En: *Simulation of Plant Growth and Crop Production*. Penning de Vries, F.W.T. & van Laar, H.H., Eds., Simulation Monographs, PUDOC, Wageningen, pp.114-135.
- Peters, R.H.. (1983). *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press. U.S.A. 328 pp.
- Raven, P. H. and Johnson G. B. (1989). *Biology*. Times Mirror / Mosby College Publishing. USA pp 1142.
- Reader, J. (1986). *The Rise of Life. The First 3.5 Billion Years*. Alfred A. Knopf, Inc. U.S.A. 192 pp.
- Regal, P.J. and Gans Carls (1980). The Revolution in Thermal Physiology: Implications for Dinosaurs. En: Roger D.K. Thomas and Everett C. Olson eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. West View Press. Colorado, pp. 167-188.
- Romer, A.S. (1971). *Anatomía Comparada*. Nueva Editorial Interamericana. México, 435 pp.
- Russell, D.A. (1989). *An Odyssey in Time: The Dinosaurs of North America*. University of Toronto Press & National Museum of Natural Sciences.e, Canada, 239 pp.
- Ricqlés de, A. J. (1980). Tissue Structures of Dinosaur Bone: Funcional Significance and Possible Relation to Dinosaur Physiology. En: Roger D.K. Thomas and Everett C. Olson. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. West View Press, Colorado, pp. 103-140.
- Rigby, J. Keith Jr. (1986). The Last of The North America Dinosaurs. En: Czerkas Sylvia J. & Olson Everett C. eds. *Dinosaurs Past and Present II*. University of Washington Press, Seattle, pp. 119-135.
- Satish, K. Srivastava. (1981). Evolution of Upper Cretaceous Phytogeoprovinces and their Pollen Flora. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 35: 155-173.

- Seymour, R.S. (1976). Dinosaurs, endothermy and blood pressure. *Nature* No. 262, pp. 207-208.
- Sohol, N.F. (1969). North America Cretaceous Biotic Provinces Delineated by Gasteropods. En: *Proc. North American Paleontology Convention II*. Allen Press, Lawrence, Kansas, pp. 1610-1637.
- Spotilia, J. R. (1980). Constraints of Body Size and Environment on the Temperature Regulation of Dinosaurs. En: Roger D.K. Thomas and Everett C. Olson eds. *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. West View Press, Colorado, pp 233-252.
- Templado, J.. (1974). *Historia de las Teorías Evolucionistas*. Ed. Alhambra. España.
- Tucker, M. E. and Benton, M.J. (1982). Triassic Environments, Climates and Reptiles Evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, 40: 361-379.
- Vakhrameev, V. A. (1975). Main Features of Phytogeography of the Globe in the Jurassic and Early Cretaceous Time. *Paleontol. Zh.*, 2: 123-133.
- Vickers, P. and Rich, T. H. (1993). Australia's Polar Dinosaurs. *Scientific American*. 269:40-45.
- Volkheimer, W. (1975). *Historia de las Teorías Evolucionistas. Parte A. Los Indicadores del Paleoclima*. Imprenta CONI S.A.C.I.F.L. Perú.
- Walker, J. C. G. (1982). Climatic Factors On The Archean Earth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology. Palaeoecology*. No.40, pp 1-11.
- Wing, S.L. and Tiffney, B.H. (1987). The Reciprocal Interaction of Angiosperm Evolution. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 50:179-210. .
- Wolfe, A. J. and Garland R Upchurch, Jr. (1986). Vegetation, Climatic and Floral Changes at the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Nature*, 324: 148-152.
- Zimmer, C. (1992). Ruffled Feathers. *Discover*, 13 (5): 44-54.

## APÉNDICE I. CLASIFICACION.

Los primeros fósiles de dinosaurios fueron encontrados al principio de 1820, pero fue hasta 1842 cuando Richard Owen creó un nuevo Orden dentro de la Clase de los Reptiles llamada dinosauria, que en griego significa "lagartija terrible". Tradicionalmente, los dinosaurios fueron clasificados en dos órdenes de la subclase Archosauria, de la clase Reptilia (Romer, 1971). La subclase Archosauria comprende vertebrados con la región temporal de tipo diápsido con especializaciones hacia la bipedestación; fueron y representan los reptiles dominantes. Se incluyen los siguientes órdenes:

Orden Thecodontia, que preceden a los dinosaurios, aves y otros animales que vivían en el Triásico.

Orden Crocodilia, (cocodrilos y caimanes).

Orden Pterosauria, reptiles voladores con alas membranosas.

Orden Saurischia, dinosaurios con pelvis tipo reptil, de tres ramas.

Orden Ornithischia, dinosaurios con pelvis tipo ave con cuatro ramas.

En esta clasificación tradicional tenemos dos linajes de dinosaurios sin mucha relación entre sí, pero ambos descendientes de los Thecodontos. A los Archaeopteryx se les incluía dentro de la Clase de las Aves.

Actualmente existen varios autores que consideran que los dinosaurios son radicalmente diferentes a el resto de los reptiles, tanto estructural como fisiológicamente. La revolución en el estudio de los dinosaurios comenzó a mediados de los años sesenta cuando Ostrom (1976), encontró en Montana, E.U.A., algunos ejemplares del Cretácico de una nueva especie de Velociraptor. Este descubrimiento ha tenido gran relevancia, pues el ejemplar tiene gran similitud con las aves y características que hacen pensar que era un animal ágil y de sangre caliente (Paul, 1988).

Los *Archaeopteryx*, considerados a menudo como las primeras aves, son los dinosaurios más exitosos dentro del Orden Saurischia y se ha comprobado que están más relacionados con los Terópodos. Hay autores, como Paul (1988), que opinan que hay Terópodos, tales como el *dramaeosaurio* que se asemejan más a las aves que el *Archaeopteryx*. Para este autor la frase clave que describe a los Terópodos es: "similar a las aves". Considerando su gran parentesco, las aves pueden ser Terópodos voladores y los Terópodos se pueden concebir como aves terrestres primitivas. Bakker y Galton (1974), argumentaron que los Ornithischios, los Saurischios y las aves deberían formar la subclase de los dinosaurios.

Otros autores han sugerido que los dinosaurios poseen características taxonómicas suficientes para ser elevado a rango de Clase. Paul (1988) propone que los Archosaurios tengan rango de Clase y se incluyan en ella a: los thecodontos, cocodrilos, pterosaurios, dinosaurios y aves, y ya no considerarlos vertebrados inferiores. Para este autor los dinosaurios siguen vivos en forma de aves.

Charig (1976) opina que si los dinosaurios son monofiléticos, entonces los Ordenes Saurischia y Ornithischia ya no son clases equivalentes. Consideró que los Saurischios son sólo aquellos dinosaurios que conservaron las caderas relativamente primitivas y que los Ornithischios son uno de los grupos que evolucionaron caderas tipo aves. Inclusive Bakker (1992) va más lejos y abandona estos términos. Lo mismo hizo Paul (1988), y en su lugar forma cuatro nuevos grupos pero con el rango de Superorden:

1) Los Paleodinosaurios en donde se incluyen, entre otros, a los primeros depredadores con cuatro dedos: los protodinosaurios *lagosuchus* y los un poco más avanzados *staurikosaurios*. No se sabe como los paleodinosaurios están relacionados con los demás dinosaurios porque son arcaicos y poco especializados, por lo que los coloca como los posibles ancestros de cualquiera de los otros superórdenes.

2) Los *Herreravia*, tipificados por el gigantesco *Herrerasaurus*, se incluye también al "*Protoavis*". Los *herreravianos* todavía son de forma tecodonte con pies de

cuatro dedos, pero con la parte baja de la cadera y la parte de arriba de los brazos tipo ave. Se cree que desarrollaron estas especializaciones tipo ave de manera independiente al resto de los grupos y que surgieron a partir de los paleodinosaurios, independientemente de los Terópodos.

3) Los Phytodinosauria, término acuñado por Bakker (1986), incluyen los paleodinosaurios tipo prosaurópodos, el gran brontosaurus y los segnosaurios-ornithischios con cadera tipo ave y presencia de pico. Todo ellos eran herbívoros con dientes romos terminados en forma de cuchara, especiales para machacar plantas.

4) Los Terópodos, en donde se incluye a los terópodos (predadores) y a sus descendientes tipo ave. Esta es una clase de archosaurios muy definida, en donde tienen pies con tres dedos como las aves y en donde el hueso interior metatarsiano no se llega a unir al tobillo; también tienen manos con cuatro o menos dedos que no son adecuados para caminar, entre otras muchas características (Paul, 1988).

## 2.2 Clasificación moderna.

Esta revolución que se está dando en la clasificación de los dinosaurios ha generado propuestas con más sentido que las clasificaciones originales, pero no se ha llegado a un consenso que sea aceptado universalmente. El esquema que a continuación se detalla está tomado de Russell (1989). Es una clasificación intermedia entre una tradicional y una moderna filogenética (no se incluye todos los dinosaurios que existieron).



**SUPERORDEN DINOSAURIA**

**ORDEN SAURISCHIA. (Dinosaurios con cadera tipo reptil).**

**-Saurischions ancestrales, no asignados a ningún suborden.**

**Familia Herrerososauridae.**

*Herrerosaurus.*

**SUBORDEN TEROPODA.**

**Infraorden Ceratosauria**

**Familia Ceratosauridae.**

*Ceratosaurus*

*Coelophysis*

*Dilophosaurus*

*Syntarsus*

**Familia Baryonychidae.**

*Baryonyx*

**Familia Abelisauridae.**

*Carnotaurus*

**Familia Noasauridae.**

(noasaurus)

**Infraorden no asignado, terópodos pequeños de parentesco incierto.**

*Aristosuchus*

*Coelurus*

*Compsognathus*

*Longosaurus*

*Ornitholestes*

**Infraorden Carnosauria.**

**Familia Megalosauridae (posiblemente un grupo artificial).**

*Acrocanthosaurus*

*Altispinax*

*Megalosaurus*  
*Torvosaurus*

Familia Allosauridae  
*Allosaurus*

Familia Dryptosauridae  
*Dryptosaurus*

Familia Tyrannosauridae  
*Albertosaurus*  
*Daspletosaurus*  
*Tyrannosaurus*

Infraorden Ornithomimosauria.

Familia Ornithomimidae (dinosaurios avestruz).  
*Archaeornithomimus*  
*Dromiceiomimus*  
*Elaphrosaurus*  
*Ornithomimus*

Infraorden Deinonychosauria

Familia Dromaeosauridae  
*Velociraptor*  
*Dromaeosaurus*  
*Saurornitholestes*

Familia Troodontidae  
*Troodon* (Anteriormente *Stenonychosaurus*)

Infraorden Oviraptorosauria (oviraptors)

Familia Caenagnathidae  
*Cheirostenotes*  
*Microvenator*

## SUBORDEN SAUROPODOMORPHA

Infraorden Prosaurópoda

**Familia Anchisauridae**

*Anchisaurus*  
*Massopondylus*  
*Plateosaurus*

**Familia Melanorosauridae**

**Familia Segnosauridae**

**Infraorden Saurópoda (saurópodos y brontosaurios).**

**Familia Vulcanodontidae**

*Vulcanodon*

**Familia Cetiosauridae**

*Haplocanthosaurus*  
*Shunosaurus*

**Familia Euhelopodidae**

*Mamenchisaurus*

**Familia Diplodocidae (Saurópodos con cola en forma de látigo).**

*Apatosaurus* (Antes *Brontosaurus*)  
*Barosaurus*  
*Seismosaurus*  
*Supersaurus* (también *Diplodocus*)

**Familia Camarasauridae (Saurópodos con dientes de cuchara).**

*Camarasaurus*

**Familia Brachiosauridae (dinosaurios jirafa).**

*Ultrasaurus* (También *Brachiosaurus*)  
*Perolosaurus*  
*Pleurochoelus*

**Familia Titanosauridae**

*Alamosaurus*  
*Titanosaurus*

**ORDEN ORNITHISCHIA**  
(Dinosaurios con cadera tipo Ave).

Antiguos Ornithischions, no asignados a un suborden.

**Familia Fabrosauridae**

*Lesothosaurus*

*Nanosaurus*

*Othmelia*

*Thecnosaurus*

**SUBORDEN ORNITHOPODA**

**Infraorden Hypsilophodontia**

**Familia Heterodontosauridae**

*Pisanosaurus*

**Familia Hypsilophodontidae**

*Dryosaurus*

*Hypsilophodon*

*Tenontosaurus*

*Valdosaurus*

**Familia Thescelosauridae**

*Thescelosaurus*

**Infraorden Iguanodontia**

**Familia Iguanodontidae**

*Camptosaurus*

*Iguanodon*

**Familia Hadrosauridae (Hadrosaurios, dinosaurios pico de pato).**

**Subfamilia Hadrosaurinae (Hadrosaurios con cabeza aplanada).**

*Aralosaurus*

*Brachylophosaurus*

*Claosaurus*

*Edmontonsaurus*

*Hadrosaurus*

*Kritosaurus*

*Lophorothon*  
*Maiasaura*  
*Prosaurolophus*  
*Saurolophus*  
*Shatungosaurus*

Subfamilia Lambeosaurinae (Lambeosaurios, hadrosaurios con cabeza con cámara de aire o en forma de tubo).

*Barsboldia*  
*Corythosaurus*  
*Hypacrosaurus*  
*Lambeosaurus*  
*Parasaurolophus*

Dinosaurio acorazados, no asignados a ningún suborden.

*Scelidosaurus*  
*Scutellosaurus*

#### SUBORDEN STEGOSAURIA

Familia Stegosauridae (dinosaurios con placas).

*Huayangosaurus*  
*Lexovisaurus*  
*Stegosaurus*

SUBORDEN ANKYLOSAURIA (Dinosaurios Acorazados).

Familia Nodosauridae

*Edmontonia*  
*Hierosaurus*  
*Hoplitosaurus*  
*Hylaeosaurus*  
*Nodosaurus*  
*Panoplosaurus*  
*Priconodon*  
*Sauropelta*  
*Silvisaurus*

Familia Ankylosauridae

*Ankylosaurus*  
*Euoplocephalus*

**SUBORDEN PACHYCEPHALOSAURIA**

**Familia Homalocephalidae**

*Yaverlandia*

**Familia Pachycephalosauridae (Dinosaurios cabeza de domo).**

*Gravitholus*

*Ornatolitholus*

*Pachycephalosaurus*

*Stegoceras*

*Stygmoloch*

**SUBORDEN CERATOPSIA**

**Familia Psittacosauridae (psittacosaurios).**

**Familia Protoceratopsidae (dinosaurios sin cuernos).**

*Leptoceratops*

**Familia Ceraptopsidae (Dinosaurios comudos).**

**Subfamilia Centrosaurinae**

*Centrosaurus*

*Monoclonius*

*Pachyrinosaurus*

*Styracosaurus*

**Subfamilia Chasmosaurinae**

*Anchiceratops*

*Arrhinoceratops*

*Chasmosaurus*

*Diceratops*

*Eoceratops*

*Pentaceratops*

*Torosaurus*

*Triceratops*