

Origen y Evolución de los Dinosaurios (Dinosauria: Saurischia - Ornithischia)

Roberto Díaz Aros
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile
cepchile@gmail.com
www.cepchile-paleontologia.es.tl



CHILE, Santiago, agosto 2010

| Millones años | Períodos | Eras |
|---------------|-------------|------------|
| 2 | Cuaternario | Cenozoico |
| 65 | Terciario | |
| 144 | Cretácico | Mesozoico |
| 208 | Jurásico | |
| 249 | Triásico | |
| 286 | Pérmico | Paleozoico |
| 320 | Carbonífero | |
| 360 | Devónico | |
| 406 | Silúrico | |
| 439 | Ordovicense | |
| 505 | Cámbrico | |
| 550 | Precámbrico | |
| 4600 | | |

DINOSAURIA (OWEN, 1842)

La definición más simple de la palabra “dinosaurio” que significa literalmente “lagarto terrible”, señala que corresponde a un término colectivo que comprende a dos órdenes de arcosaurios, los saurisquios y ornitisquios, que integran el taxón Dinosauria (Owen, 1842), un linaje dominante de los ecosistemas de la Era Mesozoica (Triásico, Jurásico y Cretácico) durante un tiempo aproximado de 165 millones de años.



| | | | | |
|----------|----------|------------|-----|-----|
| TRIASICO | INFERIOR | INDUANO | 251 | 249 |
| | | OLENEKIANO | 249 | 245 |
| | MEDIO | ANISIANO | 245 | 237 |
| | | LADINIANO | 237 | 228 |
| | SUPERIOR | CARNIANO | 228 | 216 |
| | | NORIANO | 216 | 203 |
| | | RAETIANO | 203 | 199 |



Los dinosaurios más antiguos de que se tiene conocimiento corresponden al Triásico Superior (Carniano, 228-216 ma.), no obstante se cree que los dinosaurios más basales para el clado deben ser encontrados en el Triásico Medio Superior (Ladiniano, 237-228 ma.), aunque algunos investigadores proponen que la divergencia que dio origen a los dinosaurios debe ser rastreada hasta el Triásico Medio Inferior (Anisiano, 245-237 ma.) - [Nesbitt et al., 2010. Nature Vol. 464:95-98]

¿DE DONDE EVOLUCIONARON LOS DINOSAURIOS?

“A partir de pequeños arcosaurios dinosauriformes que evolucionaron durante el Triásico Medio, hace unos 240 millones de años, en el perfeccionamiento del bipedismo, modificando profundamente sus extremidades posteriores, sus caderas y, de modo principal, sus pies para adaptarse a la carrera. Esta condición de la posición de las patas por debajo del cuerpo, en lugar de a los costados como en un cocodrilo, sumada al digitigradismo (caminar sobre los dedos) hizo que pudiesen correr de modo más veloz que sus competidores y aventajarlos así en la competencia por los alimentos. De este modo, rápidamente, en unos pocos millones de años, se tornaron las formas dominantes en todos los ecosistemas terrestres del mundo.”

[Pablo Chiarelli, Dinosaurios un Mundo Perdido, Ediciones Continente, 2008]

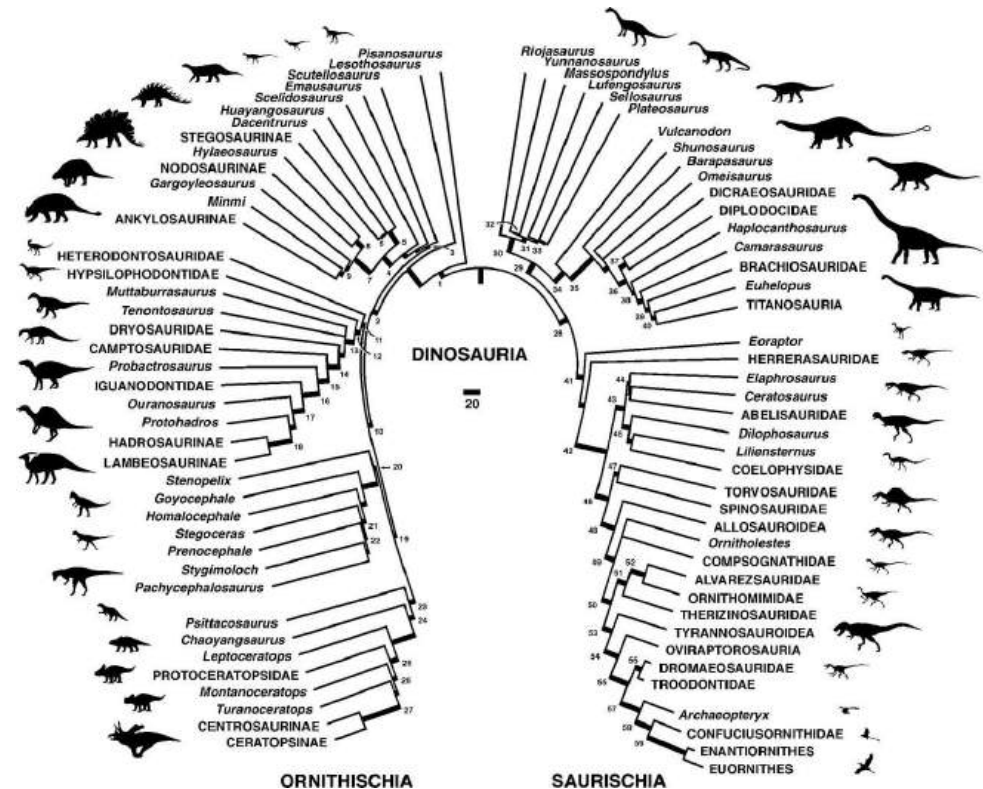
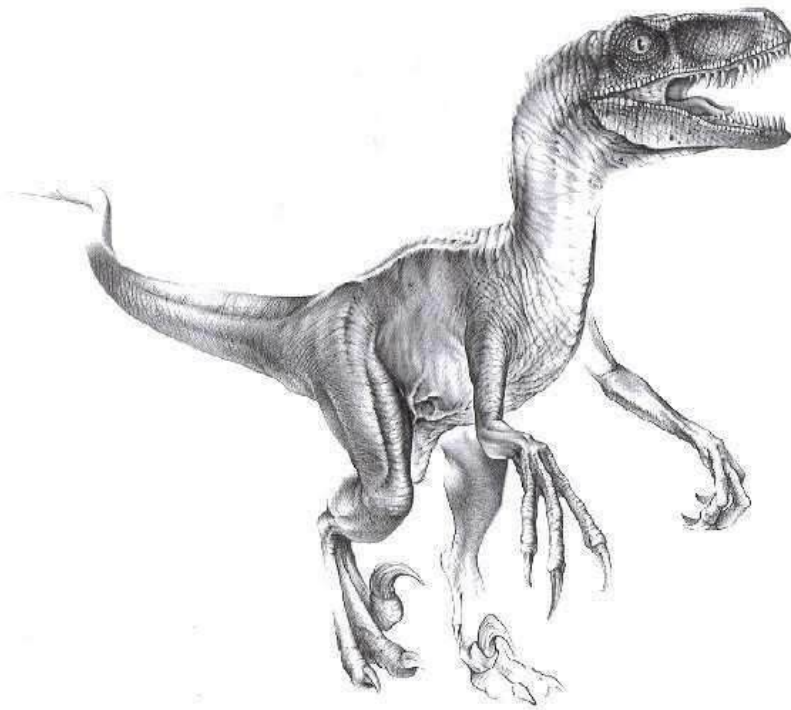
| | | | | |
|----------|----------|------------|-----|-----|
| TRIASICO | INFERIOR | INDUANO | 251 | 249 |
| | | OLENEKIANO | 249 | 245 |
| | MEDIO | ANISIANO | 245 | 237 |
| | | LADINIANO | 237 | 228 |
| | SUPERIOR | CARNIANO | 228 | 216 |
| | | NORIANO | 216 | 203 |
| | | RAETIANO | 203 | 199 |

INVESTIGANDO EL ORIGEN DE LOS DINOSAURIOS

Para reconstruir la filogenia de los dinosaurios y establecer sus orígenes, es necesario trabajar sobre los siguientes puntos:

1.- Analizar la anatomía de los primitivos representantes del grupo

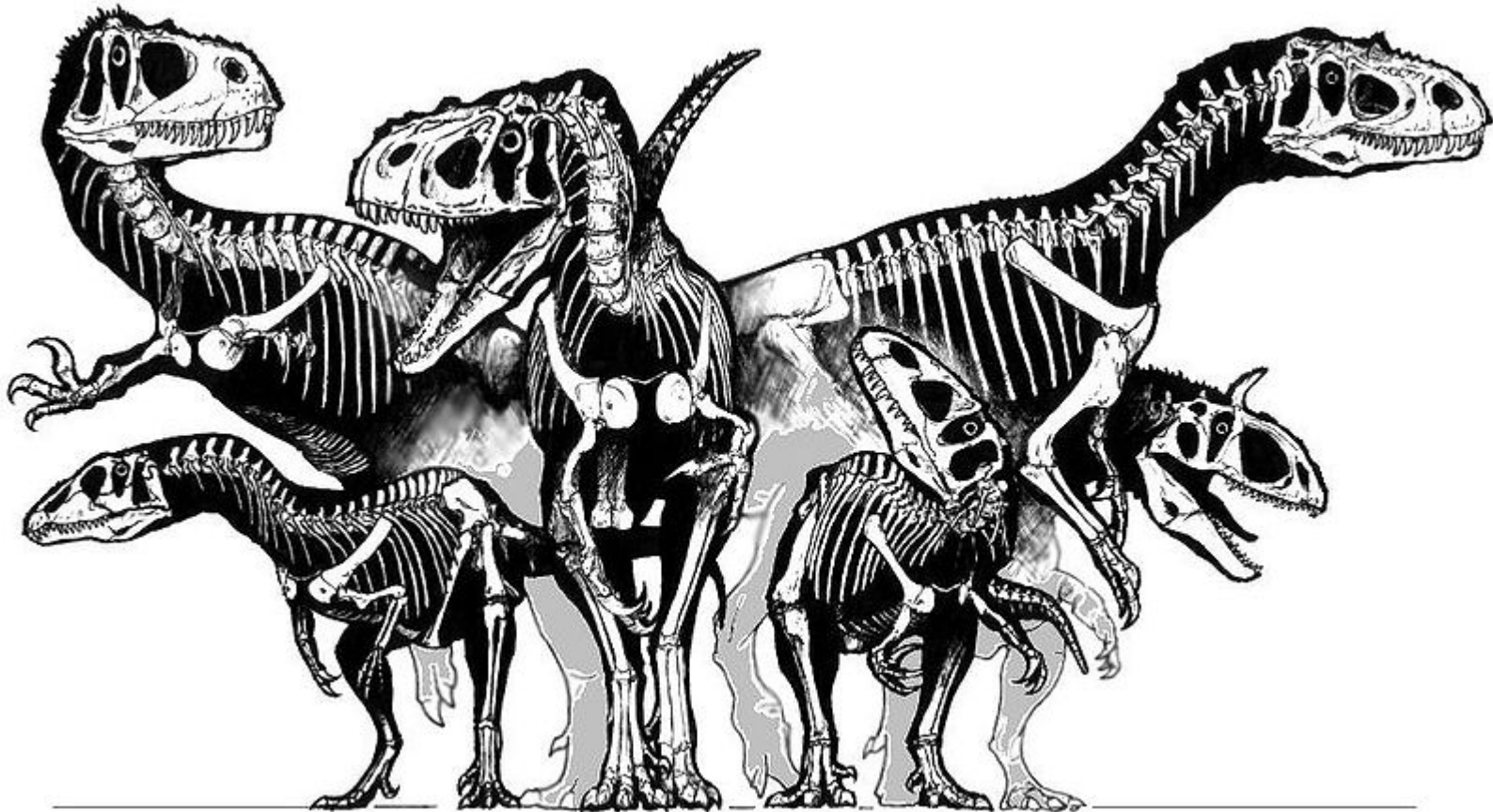
2.- Establecer sus relaciones de parentesco



ASPECTOS FUNDAMENTALES A CONSIDERAR SOBRE EL ORIGEN DE LOS DINOSAURIOS

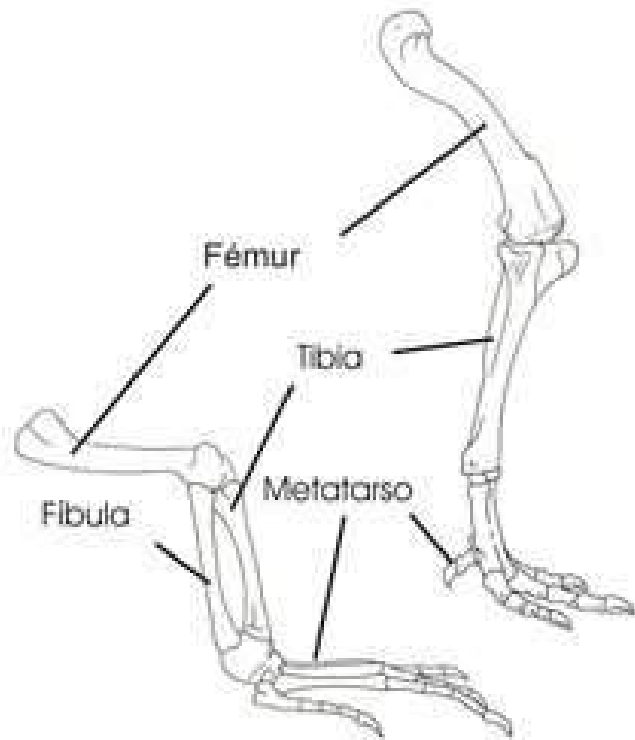
1.- ¿Conforman los dinosaurios un grupo monofilético?

2.- ¿Cuáles son las relaciones de parentesco entre los principales grupos dinosaurianos?

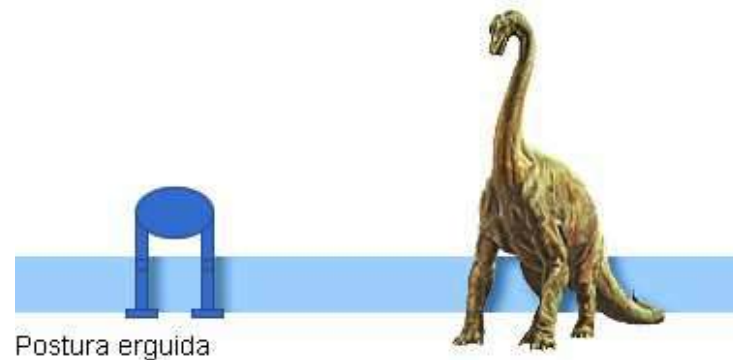


UN ASPECTO SINGULAR DE DINOSAURIA

Los dinosaurios evidencia una característica singular especialmente en la construcción de la columna vertebral, pelvis y miembros posteriores y que conferirían a este linaje un carácter más derivado que el resto de los reptiles. Los dinosaurios, a diferencia de cualquier otro reptil, salvo grupos más cercanos, presentan una disposición particular de sus extremidades, que se disponen debajo del cuerpo, a manera de columnas y no dispuestas a los costados como sucede con la mayoría de los reptiles. Esto llevó a Owen a clasificar a los dinosaurios dentro de un clado exclusivo, el clado Dinosauria.

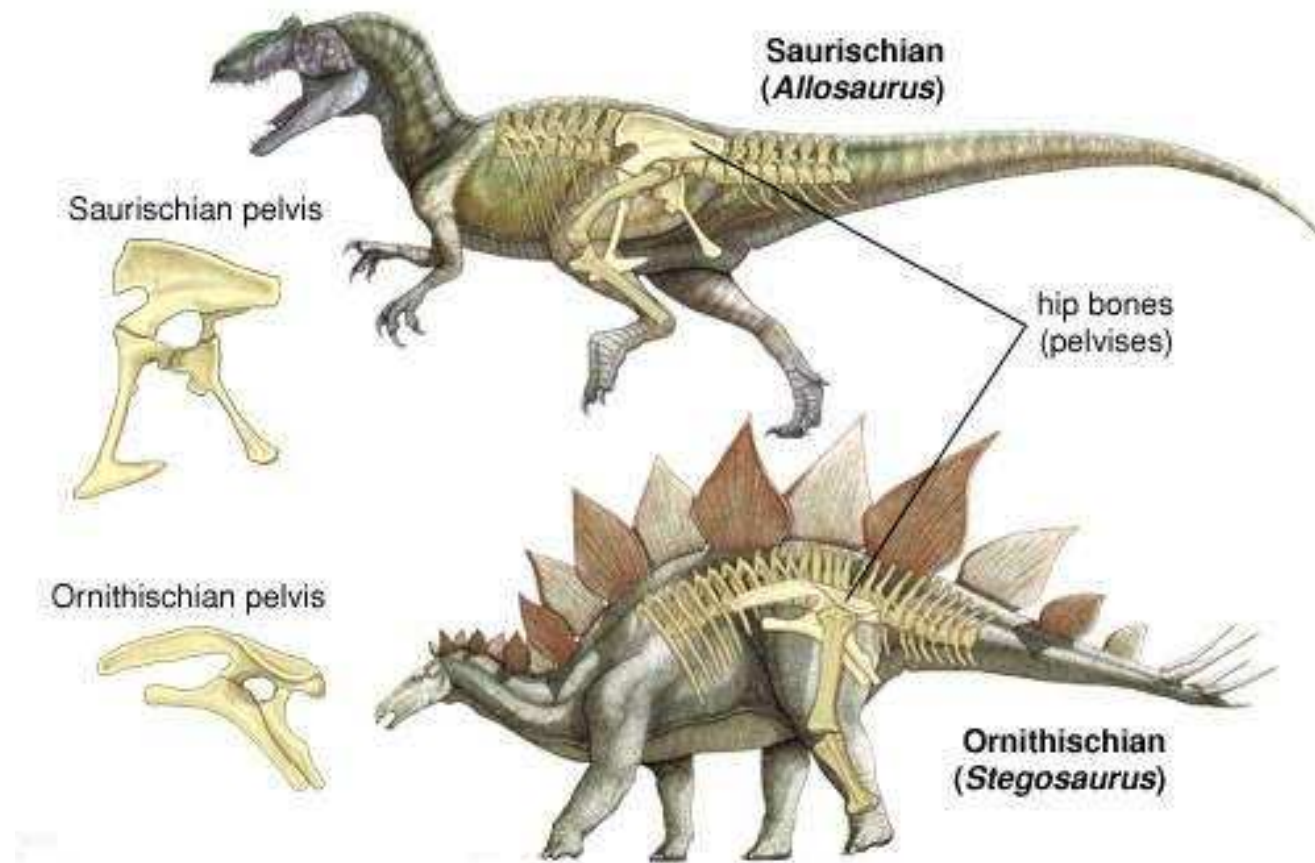


Diferencia estructural en la conformación de la extremidad posterior entre un reptil común y los dinosaurios. [Alan Charig, La verdadera historia de los dinosaurios, pág. 16, 1993]

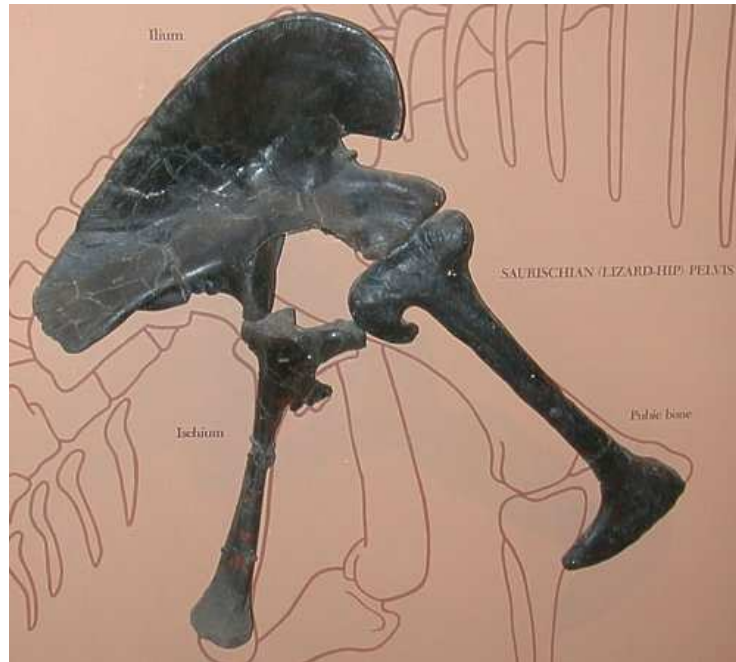


SAURISCHIA Y ORNITHISCHIA (SEELY, 1888)

No obstante, y más allá de la singular disposición de las extremidades de los dinosaurios observada por Owen, junto con el hallazgo de nuevos restos asignados a dinosaurios, se hizo claro que el linaje comprendía también notables diferencias que llevaron a clasificarlos en dos grupos menos inclusivos Saurischia y Ornithischia (Seely, 1888).



Saurisquios y ornitisquios evidencian una diferencia significativa en la construcción de la pelvis (ilión, pubis e isquión) que en los Saurischia presenta el pubis orientado anteroventralmente (disposición propúbica o cadera de reptil), mientras que en los Ornithischia presenta el pubis orientado posteroventralmente (disposición opistopúbica o cadera de ave).



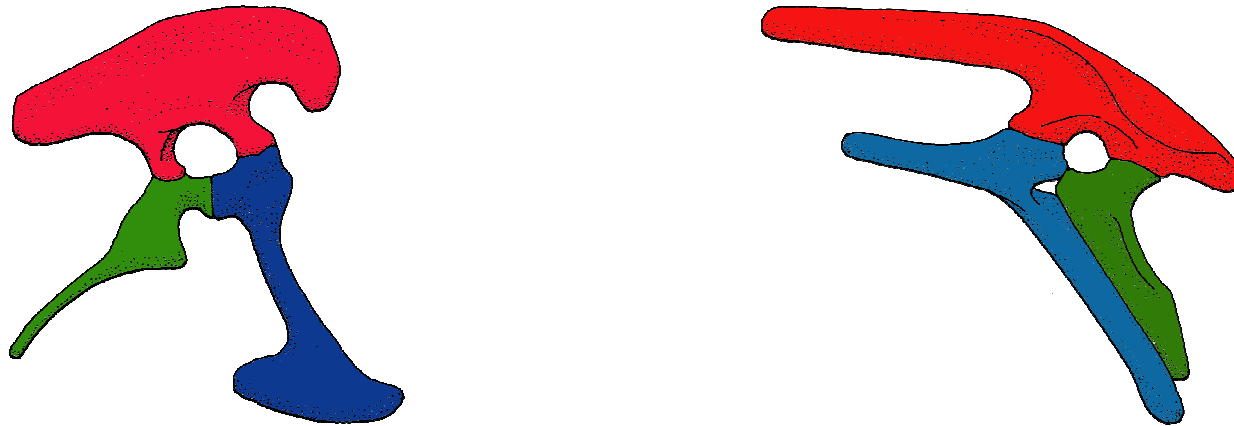
Cadera Propúbica



Cadera Opistopúbica



Esta notable diferencia, a más de otros rasgos apomórficos de Ornithischia, llevaron a pensar durante gran parte del Siglo XX que Dinosauria conformaba un grupo polifilético y que había evolucionado a partir de más de un antepasado o ancestro, lo cual dificultaba enormemente el estudio del grupo y derivó en una gran confusión respecto a la validez taxonómica del grupo, ya que existía la impresión de que los dinosaurios comprendían linajes cercanamente emparentados pero que evidenciaban grandes diferencias.



La estructura divergente de la pelvis llevó a Harry Seely a clasificar los dinosaurios en dos linajes separados, Saurischia (con el pubis orientado anteroventralmente) y Ornithischia (con el pubis orientado posteroventralmente).

Por otra parte y hasta la segunda mitad del Siglo XX, no existía una diagnosis clara de los dinosaurios, carencia que en parte resultaba del pensamiento de que Dinosauria era un grupo polifilético, a lo cual se sumaba la falta de consenso respecto al valor informativo, desde el punto de vista diagnóstico, de ciertos rasgos o caracteres considerados al momento de definir una diagnosis concreta de estos animales. Igualmente, existía poca claridad respecto a aspectos relacionados con el tiempo de inicio de la radiación de los dinosaurios y así también respecto a los modelos a seguir para estudiar la radiación de los principales taxa dentro de Dinosauria.



PROBLEMAS RESPECTO AL ORIGEN DE LOS DINOSAURIOS

Por muchos años ha habido confusión respecto al origen de los dinosaurios, por una variedad de razones:

1.- Incerteza respecto a qué es un dinosaurio y qué no es un dinosaurio

2.- Incerteza respecto a la validez del taxón Dinosauria

3.- Incerteza respecto al tiempo de inicio de la radiación de los dinosaurios

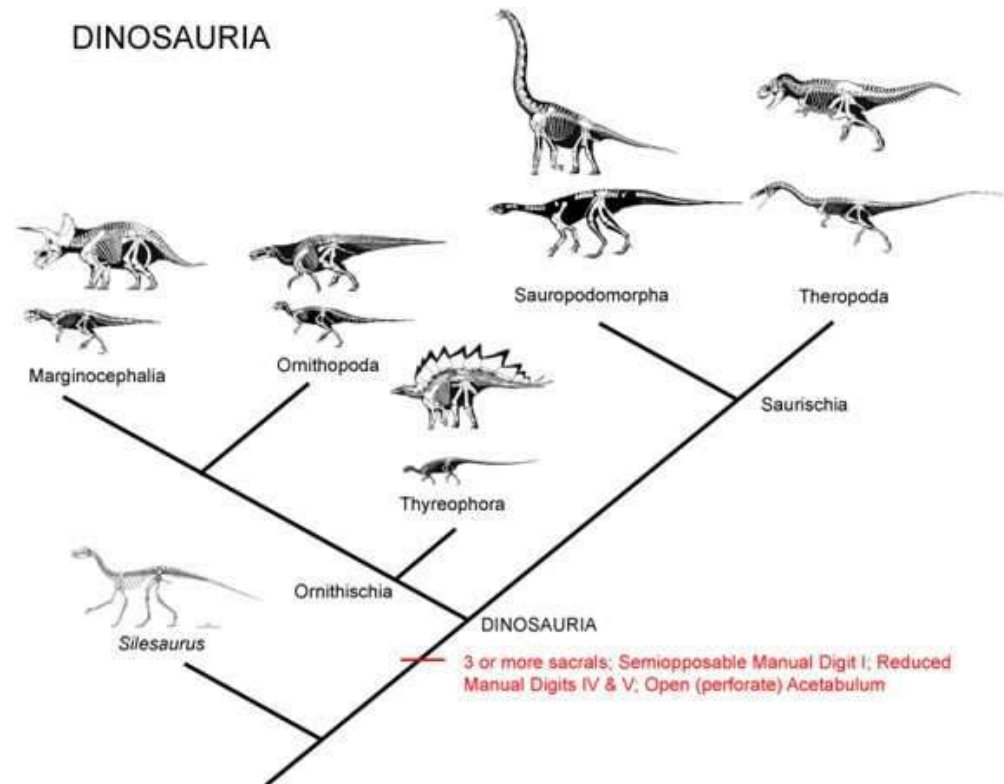
4.- Incerteza con relación a los modelos a seguir para estudiar la radiación de los principales taxones dentro de Dinosauria

El advenimiento de la cladística, que clasifica a los diferentes taxones de acuerdo a las novedades evolutivas (apomorfías) y los caracteres derivados (sinapomorfías) que se observa en las especies, ha ido entregando una respuesta a los puntos 1 y 2. El punto 3 es aún debatido, aunque los más antiguos dinosaurios encontrados en Argentina han permitido obtener cierta claridad sobre el tema. Los modelos de radiación, punto 4, han estado siendo estudiados y ya se tiene una mediana claridad respecto a cómo es que se radiaron los principales grupos dinosaurianos a partir del período Triásico Medio a Superior.

Todo esto perduró hasta que Bakker y Galton (1974) presentaron argumentos basados en los rasgos compartidos por Saurischia y Ornithischia (sinapomorfías) y que demostraban de manera clara que ambos linajes compartían un antepasado común. Esta propuesta fue seguida más tarde por Bonaparte (1975).



Robert Bakker (1945), paleontólogo norteamericano.



LAS SINAPOMORFIAS EVIDENCIADAS POR SAURISCHIA Y ORNITHISCHIA INDICAN QUE AMBOS LINAJES POSEEN UN ANTEPASADO COMUN MAS RECIENTE QUE CON CUALQUIER OTRO ARCOSAURIO LO CUAL CONSTITUYE A DINOSAURIA COMO UN GRUPO NATURAL O MONOFILETICO.

DIAGNOSIS TEMPRANA DE DINOSAURIA

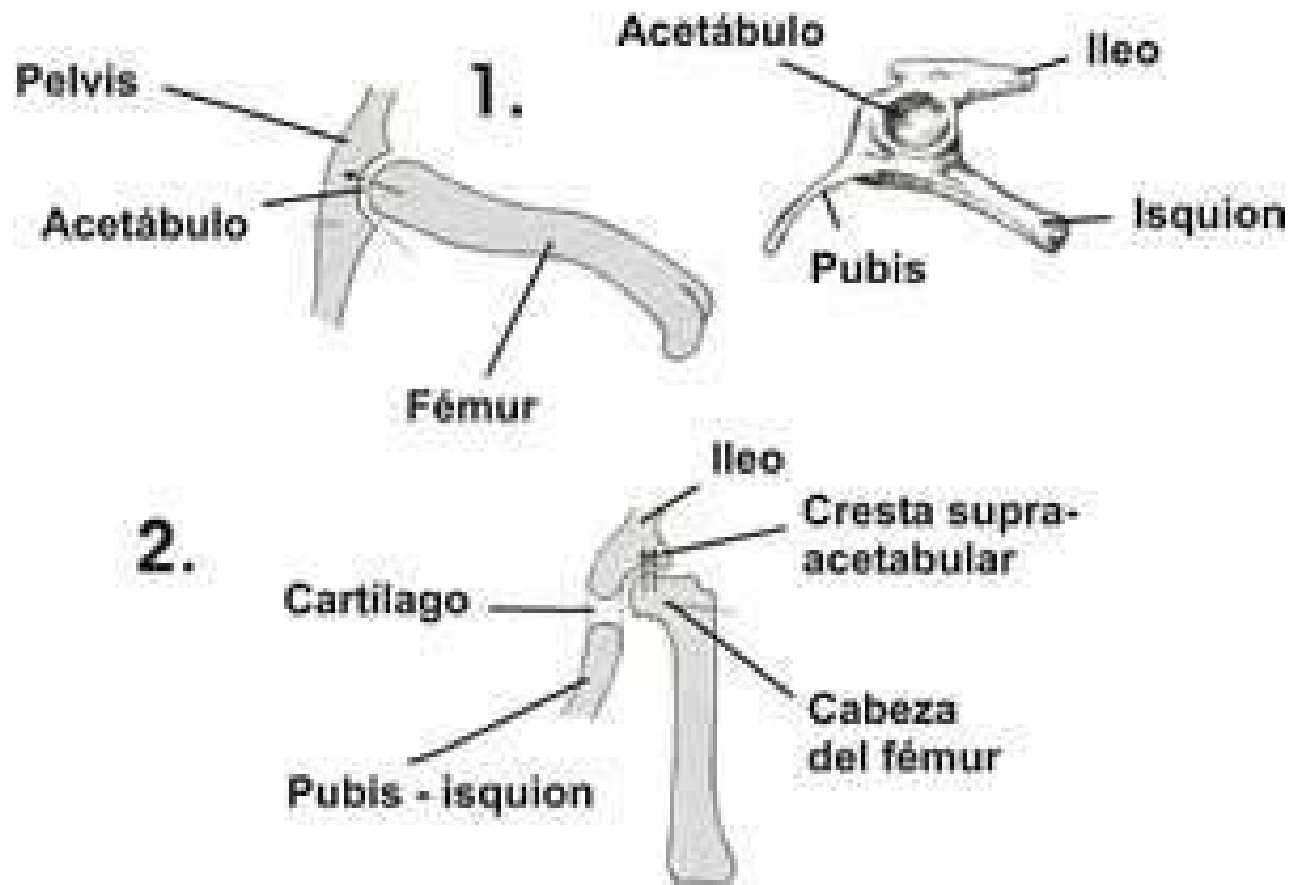
(BAKKER Y GALTON, 1974)

“Contrariamente a Seely, cuyas observaciones estuvieron dirigidas a poner el acento en las diferencias anatómicas entre saurisquios y ornitisquios, Bakker y Galton prestaron atención en las semejanzas compartidas por dichos grupos y parientes más próximos. Observaron que saurisquios y ornitisquios fueron bípedos en sus inicios, y que sus patas traseras adoptaban una postura vertical, rasgos que se encontraban ausentes en otros reptiles arcosaurios. Los caracteres que listaban en apoyo de su hipótesis incluían:

- Acetábulo perforado
- Cabeza femoral diferenciada del resto del hueso (diáfisis)
 - Fíbula reducida
 - Tarso mesotarsal
 - Postura digitígrada”

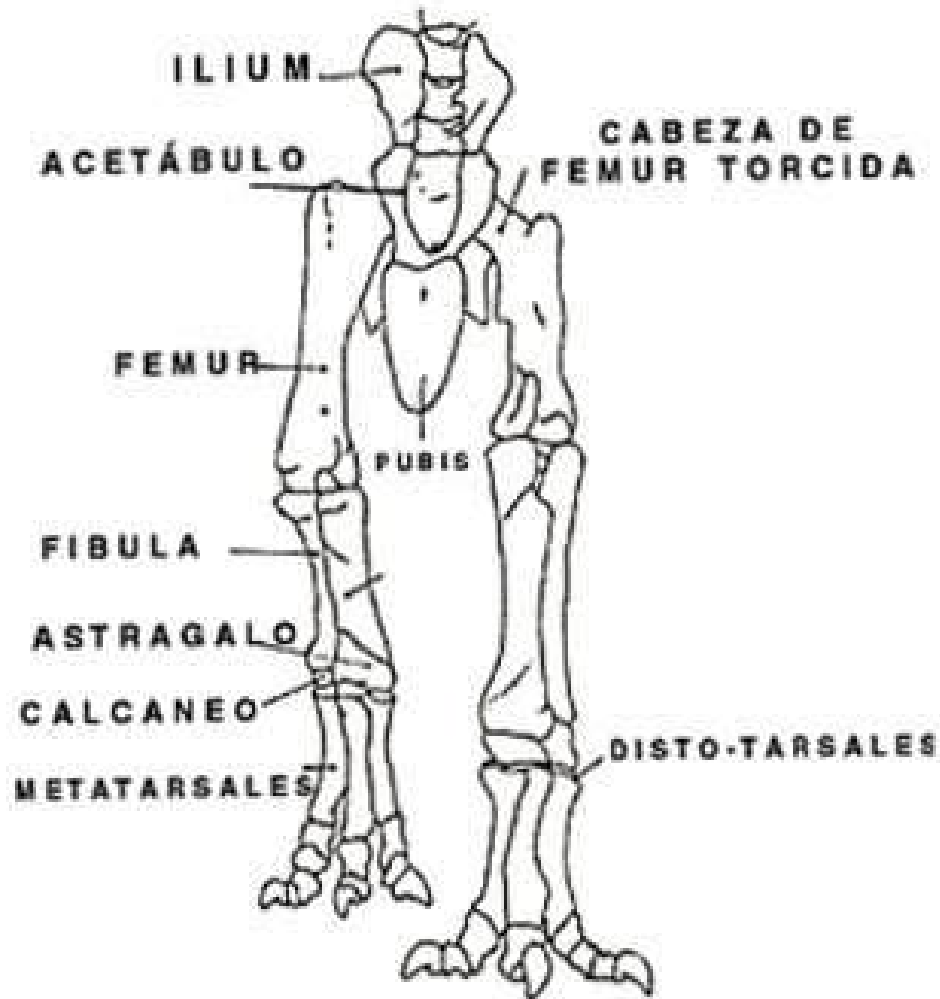
[F. Novas, 1994. Investigación y Ciencia N° 217, pág. 53]

ACETABULO PERFORADO



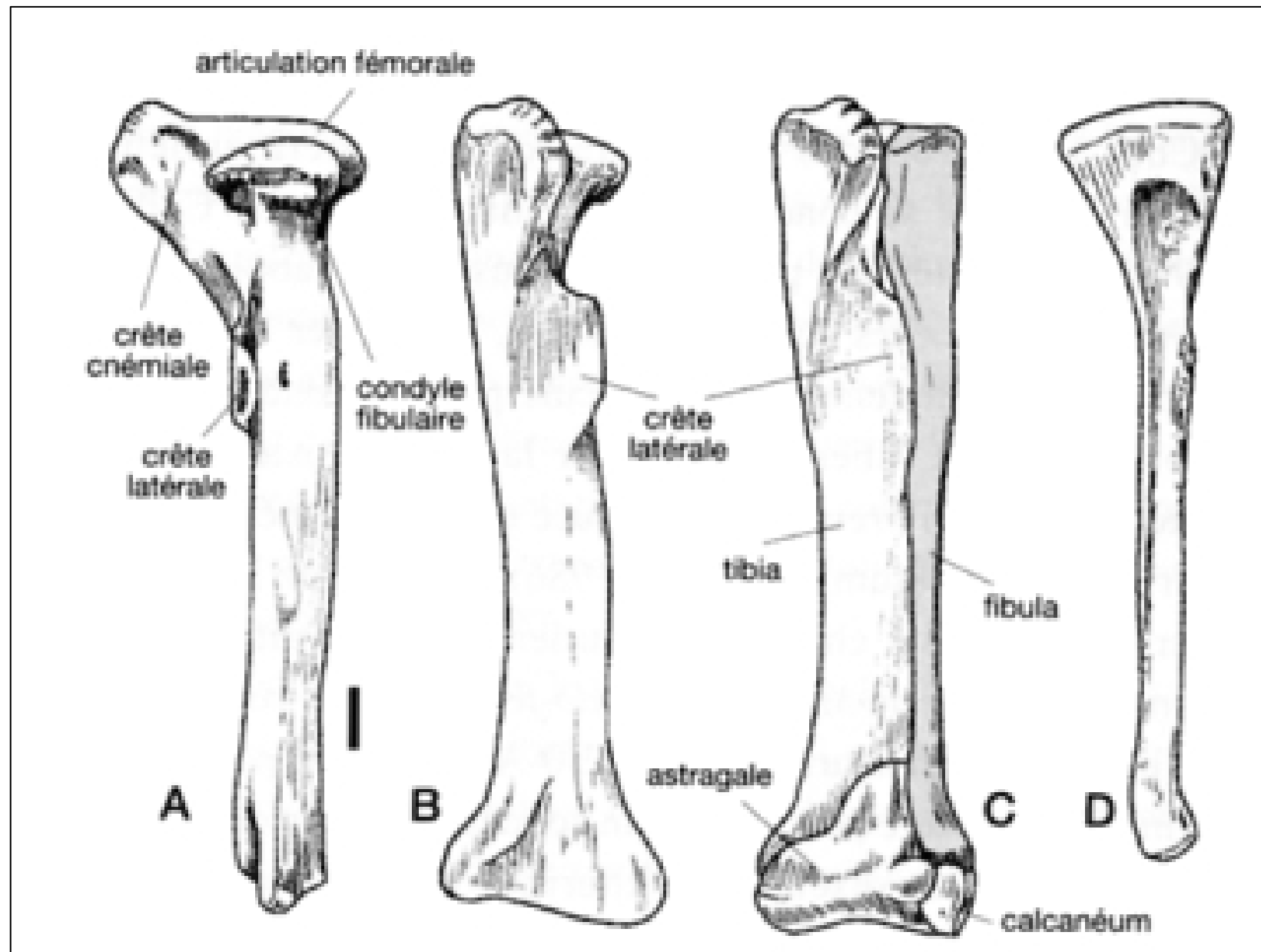
La ausencia de osificación en la parte posterior del acetábulo dinosauriano se debe específicamente a la menor presión que ejerce el fémur debido a que la postura bípeda o con extremidades a manera de columnas ejerce más bien una presión vertical que horizontal como ocurre en los demás reptiles. En consecuencia, la osificación es reemplazada por una estructura cartilaginosa.

CABEZA FEMORAL DIFERENCIADA DE LA DIAFISIS

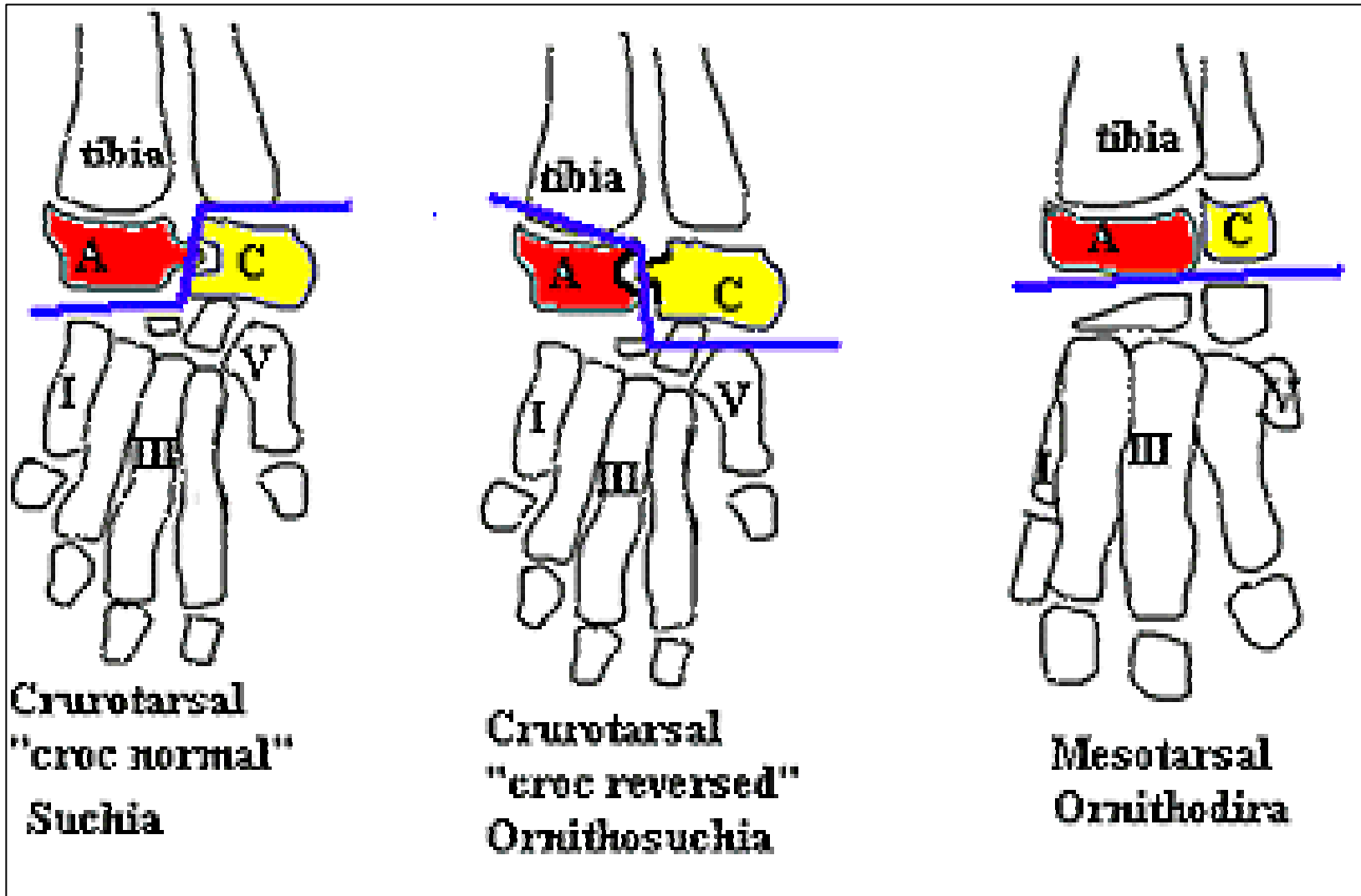


A diferencia de los reptiles, que descansan el peso de su cuerpo sobre los músculos de las extremidades, lo que los obliga a estar en constante contacto con el suelo, los dinosaurios apoyan el peso de su cuerpo sobre sus extremidades, lo que ha significado algunos cambios estructurales en la morfología de sus patas.

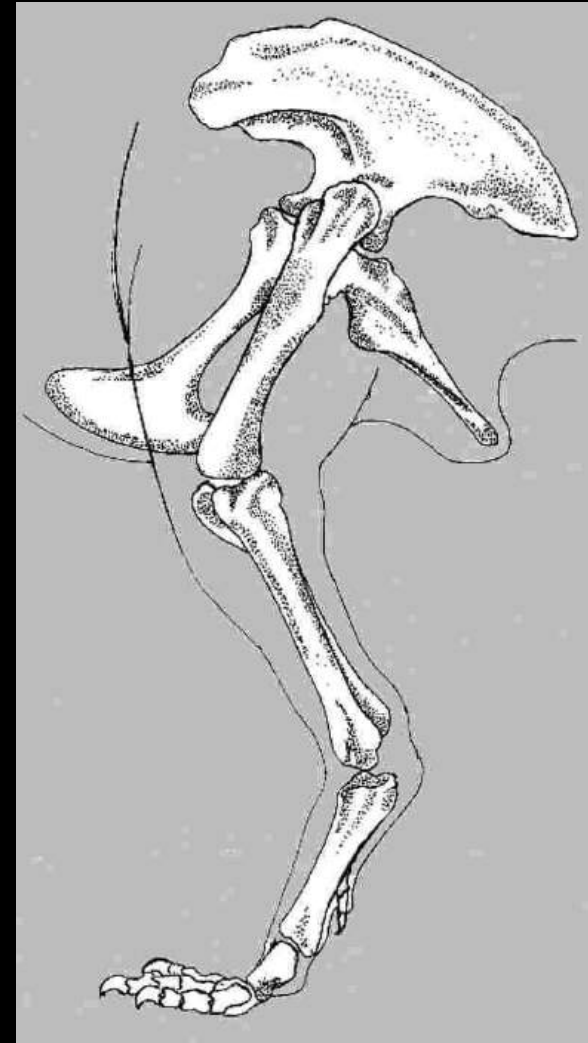
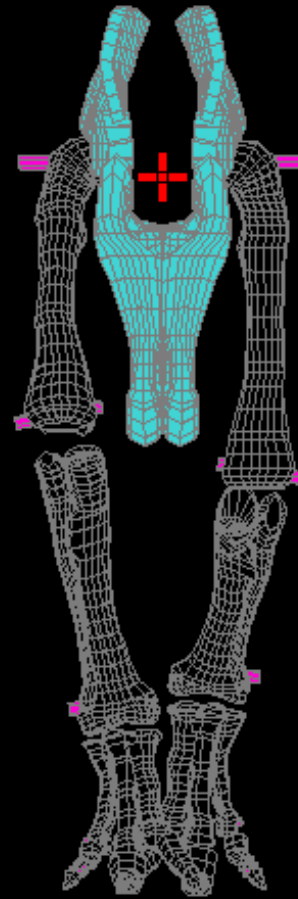
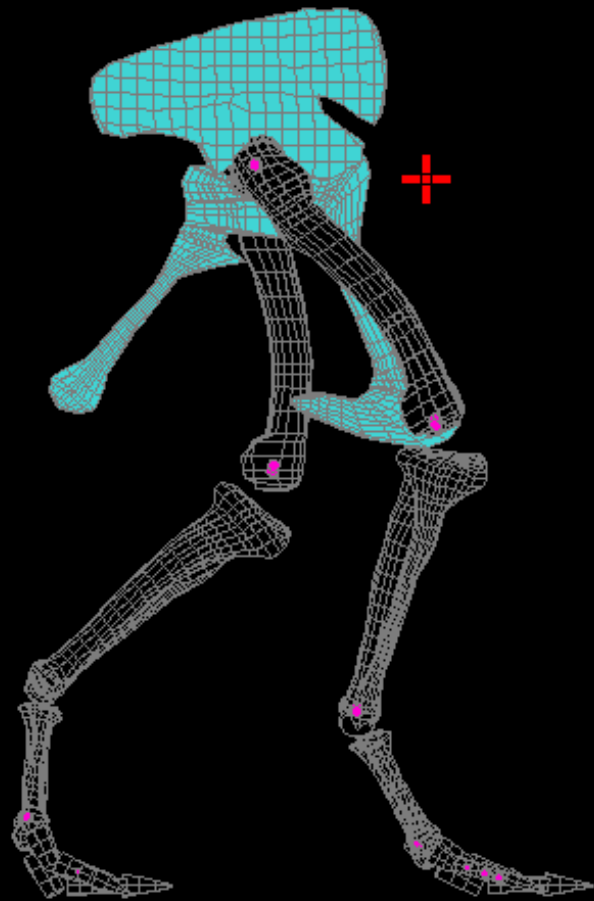
FIBULA REDUCIDA



TARSO MESOTARSAL

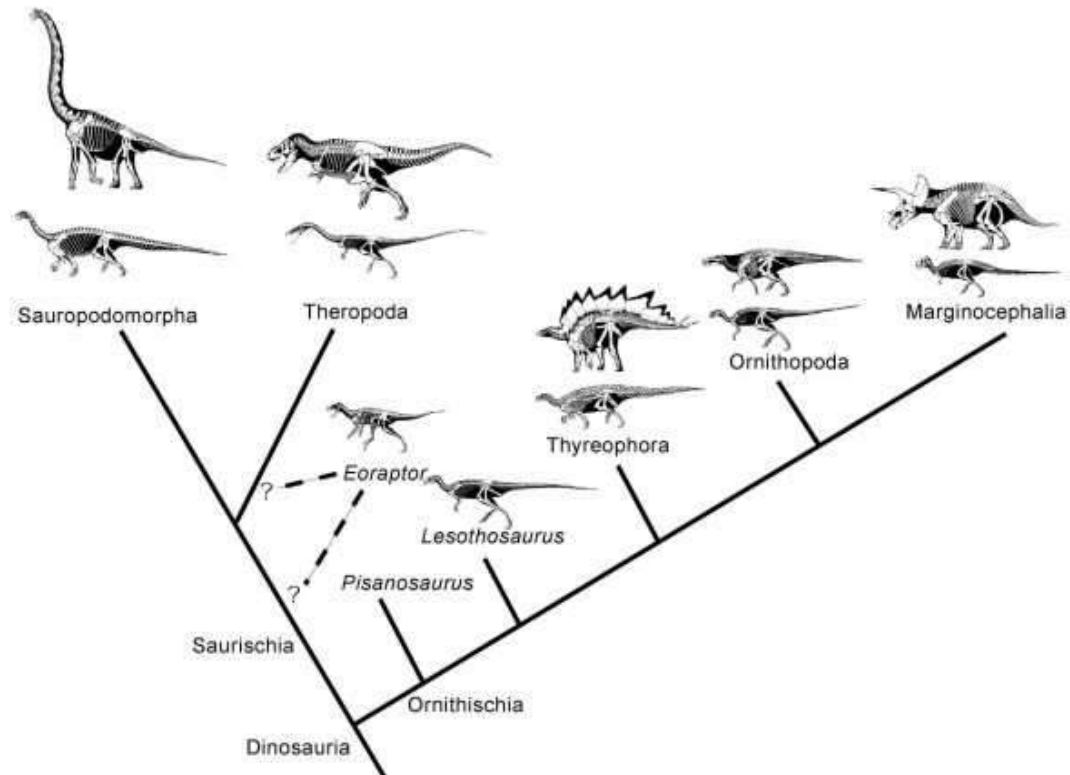


POSTURA DIGITIGRADA



LA MONOFILIA DE DINOSAURIA

La monofilia de los dinosaurios llegó a ser ampliamente aceptada y ha sido el pensamiento dominante hasta el día de hoy. (Gauthier, 1986; Benton & Clark, 1988; Sereno, 1999b, 1997; Sereno & Arcucci, 1993, 1994; Juul 1994; Novas 1996a; Benton, 1999), siendo considerada como un principio de base en la interpretación del registro fósil de los dinosaurios.

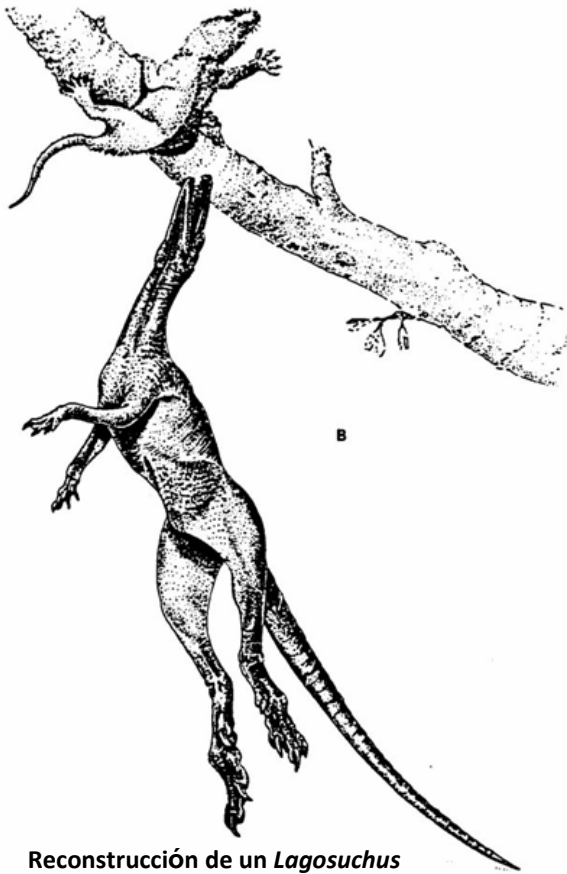


El consenso existente respecto a la monofilia de Dinosauria y el advenimiento de la cladística como herramienta de trabajo, sumado a nuevos e importantes hallazgos fósiles realizados en los últimos años, ha ido entregando respuestas concretas respecto a la validez de Dinosauria como grupo natural, hipótesis que ha ido alcanzando cada vez mayor aceptación desde que fuera por primera vez propuesta enfáticamente por Bakker y Galton en 1974.

Por algún tiempo, los rasgos diagnósticos de los dinosaurios parecieron estar suficientemente claros y se trabajó con ellos en la interpretación de los nuevos hallazgos, sin embargo, el incremento del registro fósil y la incorporación al registro de nuevas formas con características que anticipan la estructura de dinosaurios, enfrentó a los investigadores a la necesidad de lograr una diagnosis más acotada y mucho más específica.

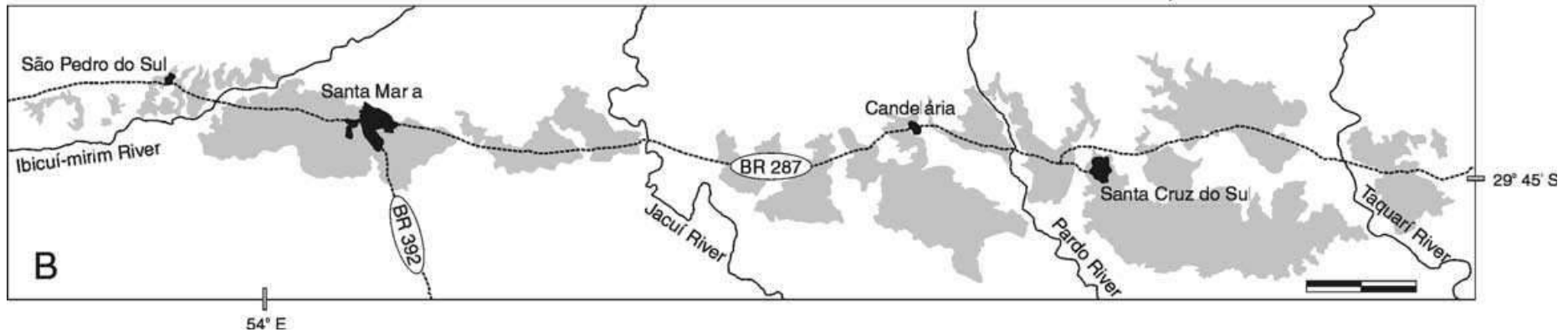
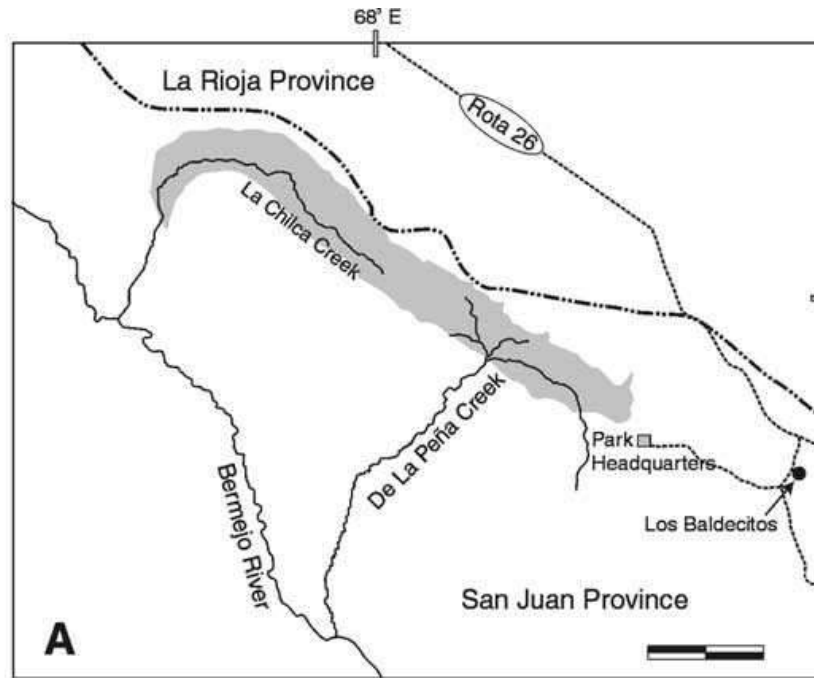


"Un año después, en 1975, José Bonaparte, del Museo Argentino de Ciencias Naturales, presentó un estudio pormenorizado del pequeño *Lagosuchus*; en él reconocía numerosos rasgos dinosaurianos que permitieron cubrir parte del hiato morfológico (*) existente entre los dinosaurios, mayoritariamente bípedos, y los primitivos arcosaurios cuadrúpedos. *Lagosuchus* manifestaba un estrecho parentesco con los dinosaurios" [F. Novas, 1994. *Investigación y Ciencia* N° 217, pág. 53]



Reconstrucción de un *Lagosuchus* intentando atrapar a un mamífero temprano hecha por Robert Bakker (1986).

(*) Hiato morfológico refiere a un vacío de información respecto a las diferencias anatómicas observadas entre dinosaurios y sus antepasados más inmediatos dentro de los arcosaurios.



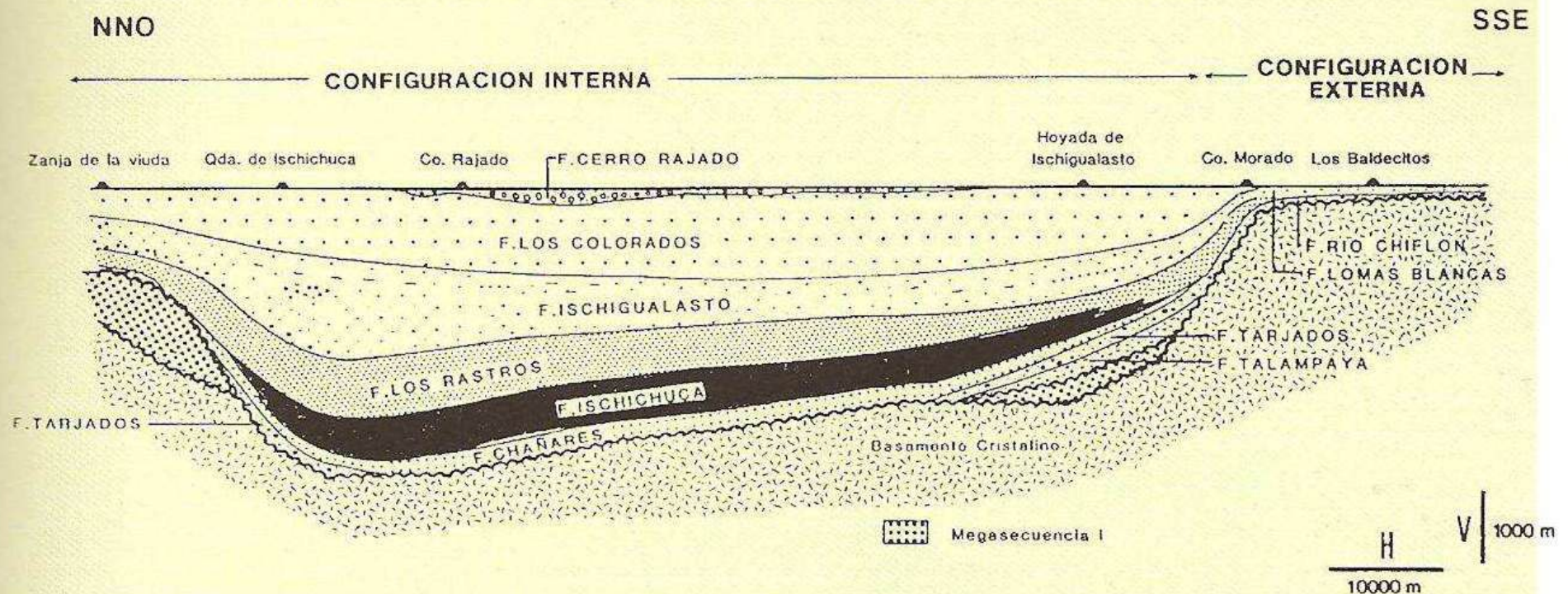
Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. II The Ischigualastian and a Carnian global correlation. Langer, (2005) *Journal of South American Earth Sciences* 19 ,219–239

FORMACION ISCHIGUALASTO, FRENGUELLI, 1948

La Formación Ischigualasto forma parte de una cuenca sedimentaria junto a otras formaciones subyacentes como la Formación Los Rastros, Ischichuca y Los Chañares, correspondientes al Triásico Medio. En posición suprayacente se encuentra la Formación Los Colorados, correspondiente junto a la Formación Ischigualasto al Triásico Superior.

La relación de la Formación Ischigualasto con la unidad subyacente, Formación Los Rastros, es concordante, transicional, excepto en algunos lugares que por efectos de erosión fluvial de cursos de agua localizados aparecen discontinuidades. Igual relación concordante y transicional existe en la mayor parte de las amplias exposiciones del contacto entre la Formación Ischigualasto y la Formación Los Colorados.

Reconstrucción de la cuenca Ischigualasto-Villa Unión



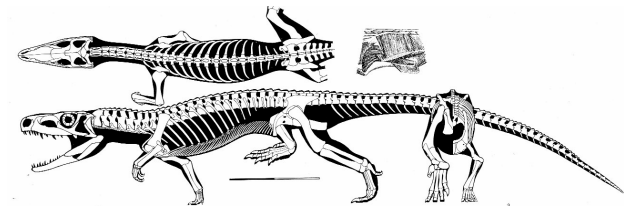
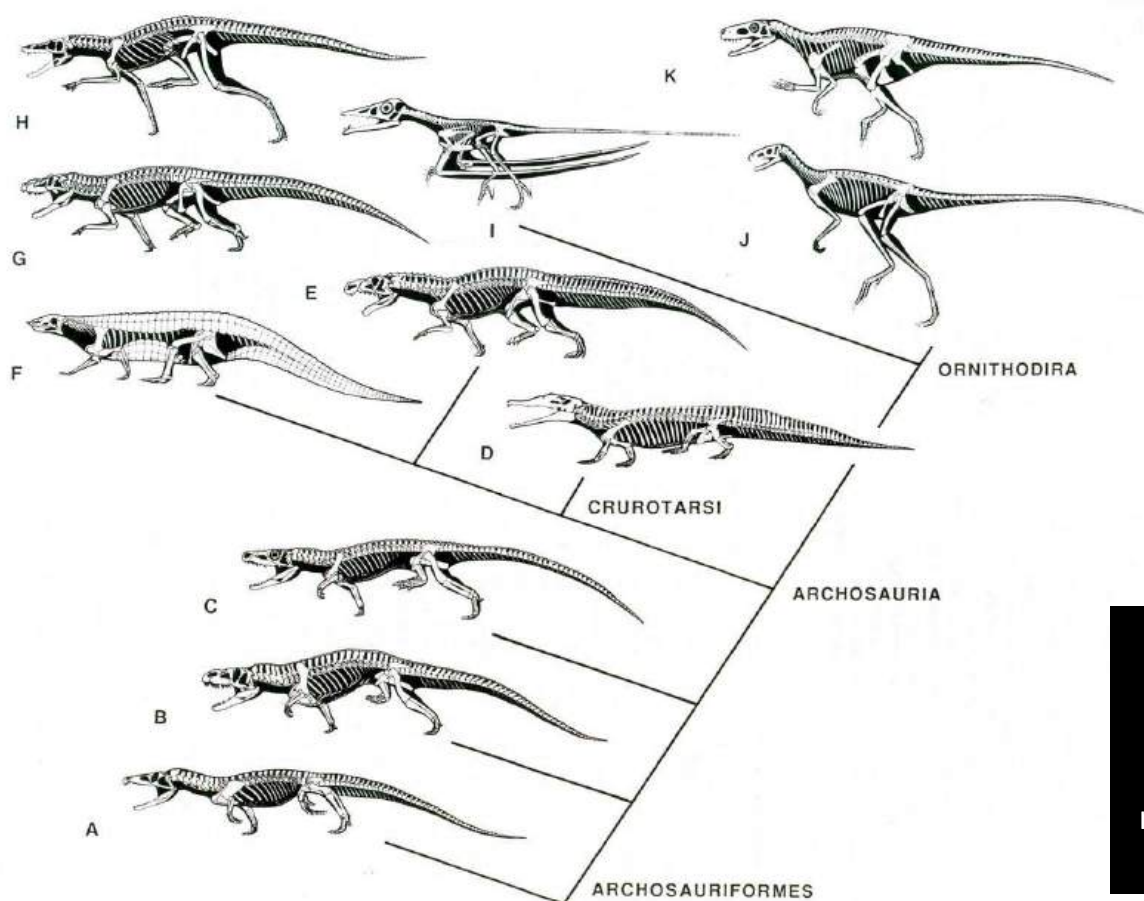
Cuadro cronológico de las Formaciones Triásicas de Ischigualasto - Villa Unión

| PERÍODO | COLUMNA ESTRATIGRÁFICA | EDADES PROVINCIALES | EDADES EUROPEAS | ANTIGÜEDAD AÑOS |
|-------------------|------------------------|-------------------------|-----------------|-----------------|
| Triásico Superior | HIATO | HIATO | Rético | 219 m.a. |
| | Form. Los Colorados | Coloradense | Noriano | 225 m.a. |
| | Form. Ischigualasto | HIATO | | |
| | Form. Ischigualasto | Ischigualastense | Carniano | 231 m.a. |
| Triásico Medio | Form. Los Rastros | HIATO | Ladiniano | 238 m.a. |
| | Form. Ischichuca | | | |
| | Form. Los Chañares | Chañareense | Anisiano | 243 m.a. |
| | HIATO | HIATO | | |
| Triásico Inferior | Form. Tarjados | Puestoviejense Superior | Escitiano | 248 m.a. |
| | Form. Talampaya | ----- | | |
| | HIATO | Puestoviejense Inferior | | |

*Las edades Provinciales están basadas en el estudio de las faunas de reptiles.
La amplitud cronológica de las formaciones y de los hiatos es tentativa*

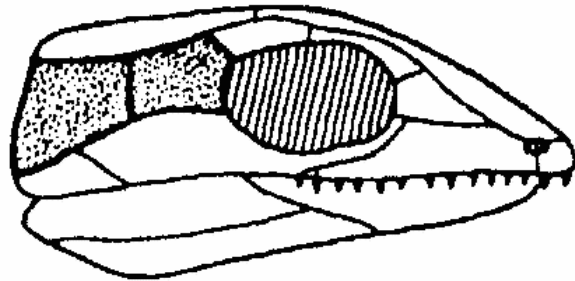
ARCHOSAURIA (COPE, 1869)

La investigación sobre el origen de los dinosaurios ha permitido establecer que este linaje desarrolló su historia evolutiva dentro del clado de los arcosaurios, un grupo de reptiles diápsidos que evolucionaron durante el Triásico temprano (Olenekiano, $249,7 \pm 0,7 - 245,0 \pm 1,5$ millones de años) y que se diversificaron notablemente a principios de la Era Mezozoica.

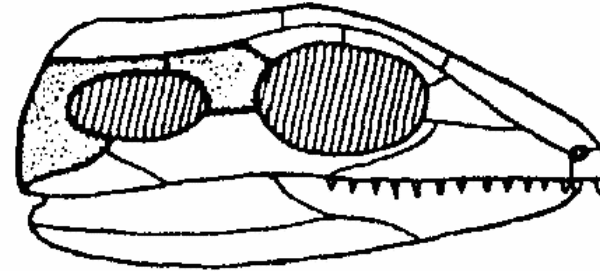


Euparkeria capensis (Broom, 1913), un arcosauriforme que vivió a principios del período Triásico (247 – 245 ma.) y que mostraba una tendencia al bipedalismo, rasgo que se desarrollaría posteriormente en los dinosaurios.

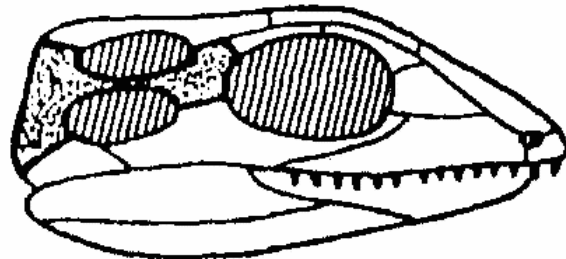
MORFOLOGIA CRANEAL DE TETRAPODOS CONTINENTALES



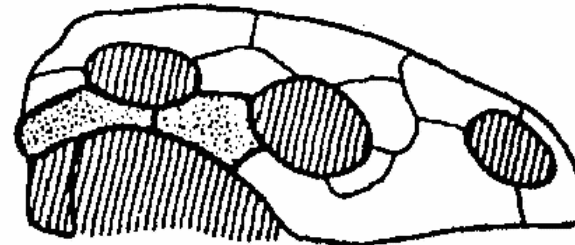
ANÁPSIDO



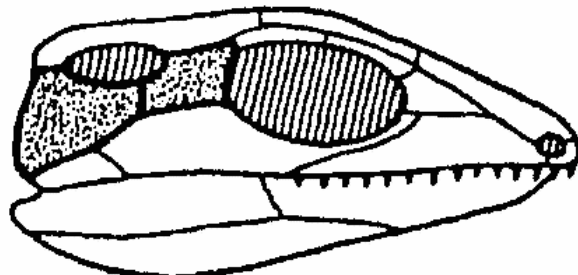
SYNÁPSIDO



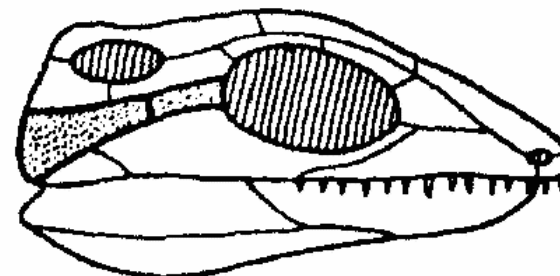
DIÁPSIDO



DIÁPSIDO MODIFICADO



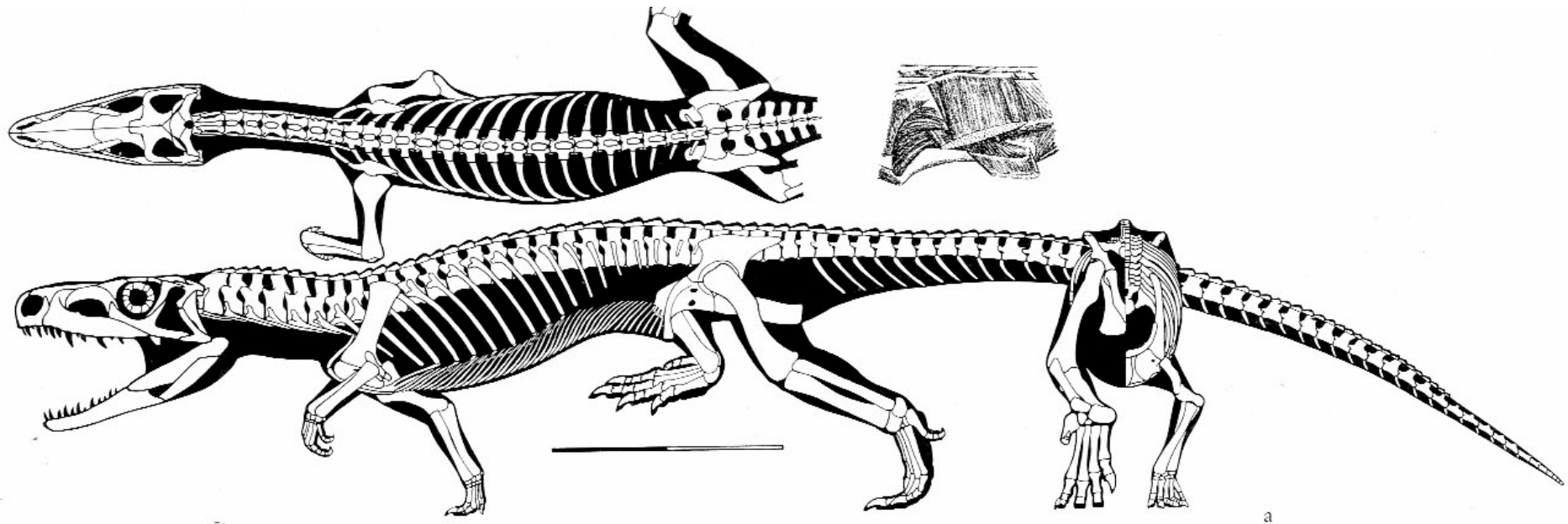
EURYÁPSIDO



PARÁPSIDO

Los arcosaurios son un grupo de reptiles diápsidos que evolucionaron de los Archosauriformes durante el período Olenekiano (Triásico temprano).

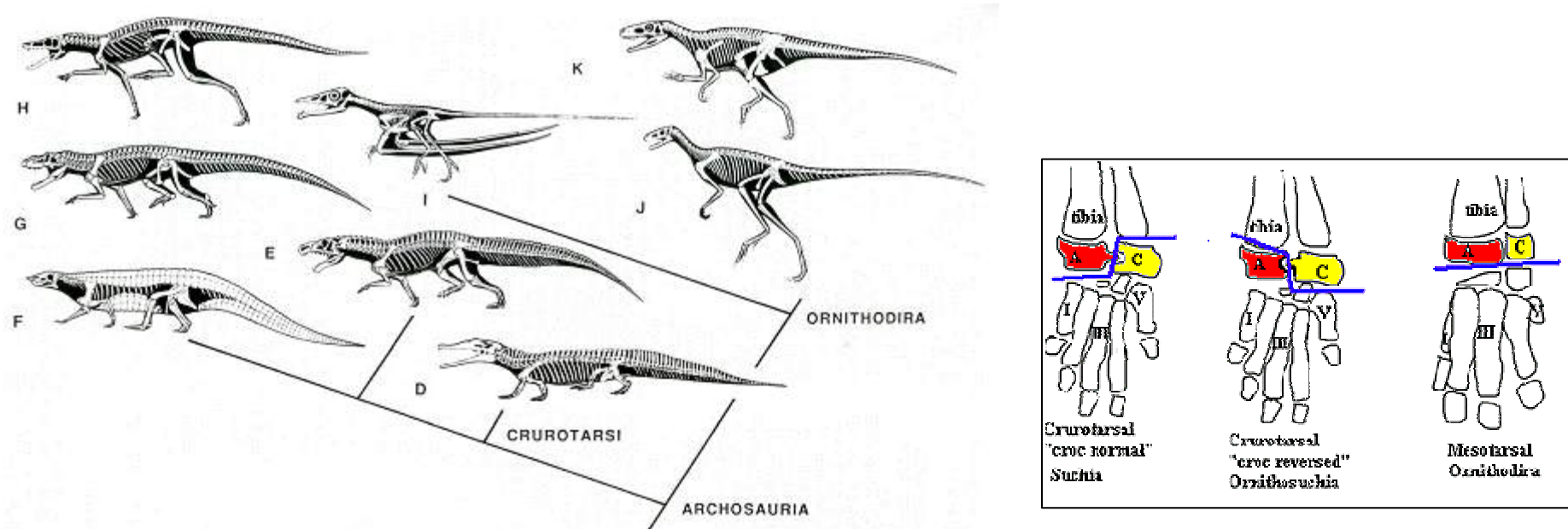
LOS ARCHOSAURIOS



Los arcosaurios se caracterizan por una compresión lateral de los dientes, por tener un corazón con cuatro cámaras y por una tendencia a la marcha bípeda. Este último rasgo es, tal vez, el que más modificó la anatomía de los arcosaurios; así, las extremidades posteriores son mucho más largas y robustas que las anteriores y se mantienen verticalmente debajo del cuerpo; al mismo tiempo, el isquión y el pubis se alargaron para permitir la inserción de los músculos de las patas posteriores, el fémur tiene una cabeza lateral y la tibia se hace larga y robusta, fusionándose a veces con los huesos proximales del tarso; los dedos se reducen a tres largos y dirigidos hacia adelante y uno dirigido hacia atrás.

ORNITHODIRA (GAUTHIER, 1986)

Los **Ornithodira** constituyen un clado de arcosaurios caracterizado por las novedades evolutivas de su caminar bípedo y su pisada digitígrada, además de sus cuellos curvados en forma de "S".

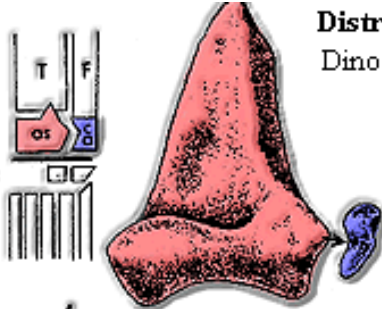


Muy temprano en la evolución de los arcosaurios se verifica una divergencia anatómica que da origen a dos formas estructurales diversas, los Crurotarsia y los Ornithodira. La divergencia tiene que ver con la distinta conformación de la estructura de los huesos tarsales (tobillo), que en los crurotarsos adquiere un nivel de torsión en que el punto de flexión pasa por entre el astrágalo y el calcáneo de forma discontinua y con base en una articulación a manera de gozne o bisagra.

En cambio en los ornitodiros, el punto de flexión es líneal y uniforme, adquiriendo una disposición mesotarsal.

Advanced Mesotarsal

Base of astragalus forms laterally elongate half-cylinder at right angles to ascending process. Calcaneum is reduced & tuber is absent. Joint is distal to both.



Distribution:

Dinosaurs, pterosaurs -- probably all ornithodires

Evolution of the Archosaur Ankle

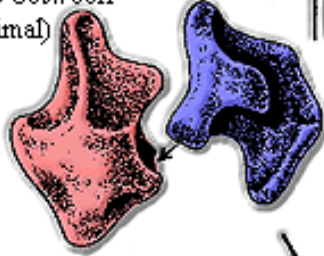
Substantially modified from Chatterjee (1982).

"Crocodile Reversed"

Calcaneal peg fits in astragalus. No perforating foramen. Joint is between calcaneum (proximal) and astragalus (distal).

Distribution:

Euparkeria,
Ornithosuchidae



"Crocodile Normal"

Astragalar peg fits in calcaneum & hook slides over saddle on calcaneum. No perforating foramen. Calcaneal tuber faces posteriorly. Joint is between astragalus (proximal) & calcaneum (distal)

Distribution:

All Crurotarsi except ornithosuchids



Primitive Mesotarsal

Ankle with perforating foramen. Astragalus convex above foramen & concave below. Calcaneum with tuber projecting laterally. Both sutured to crus & joint distal to both.

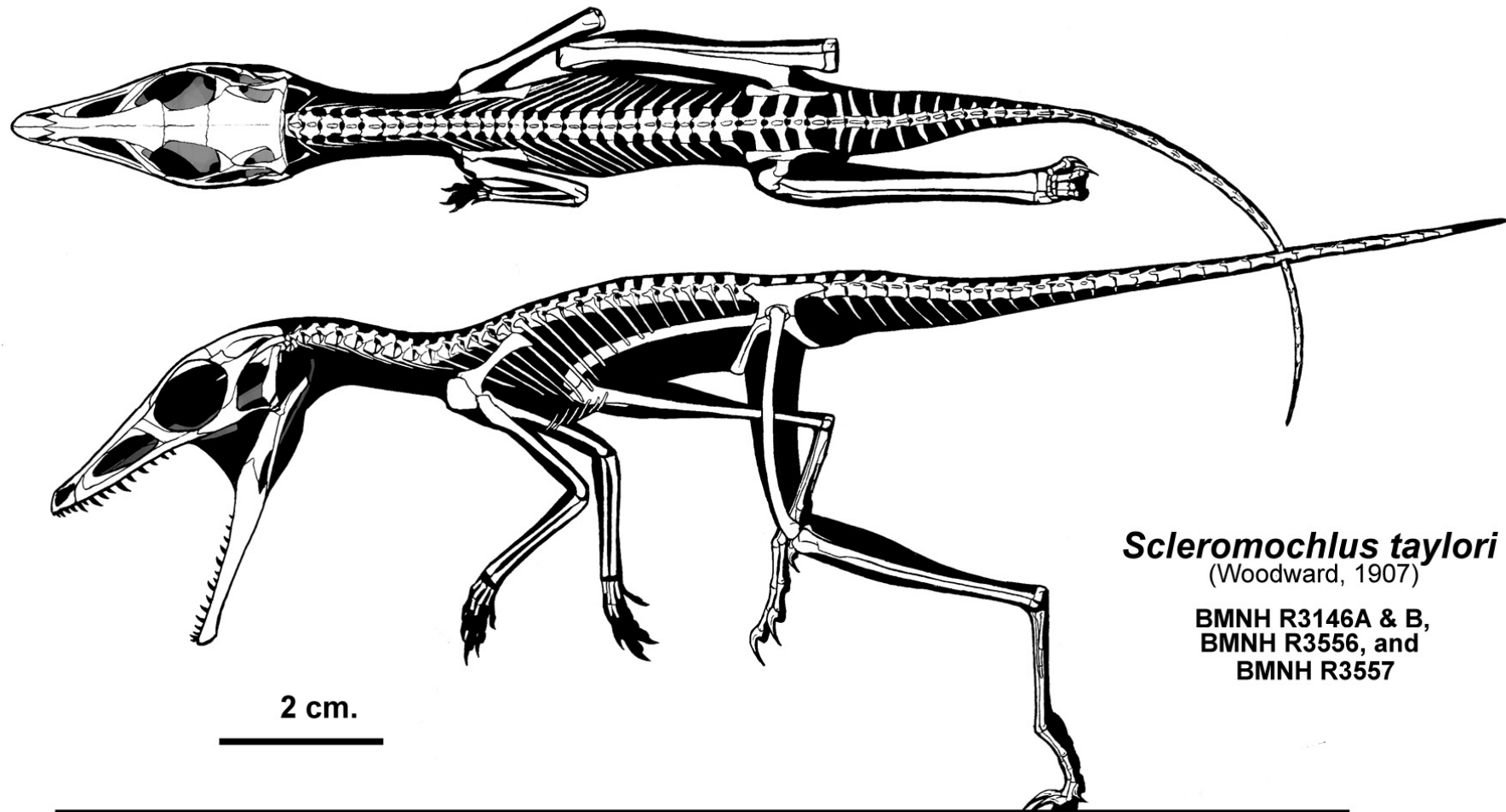


Distribution

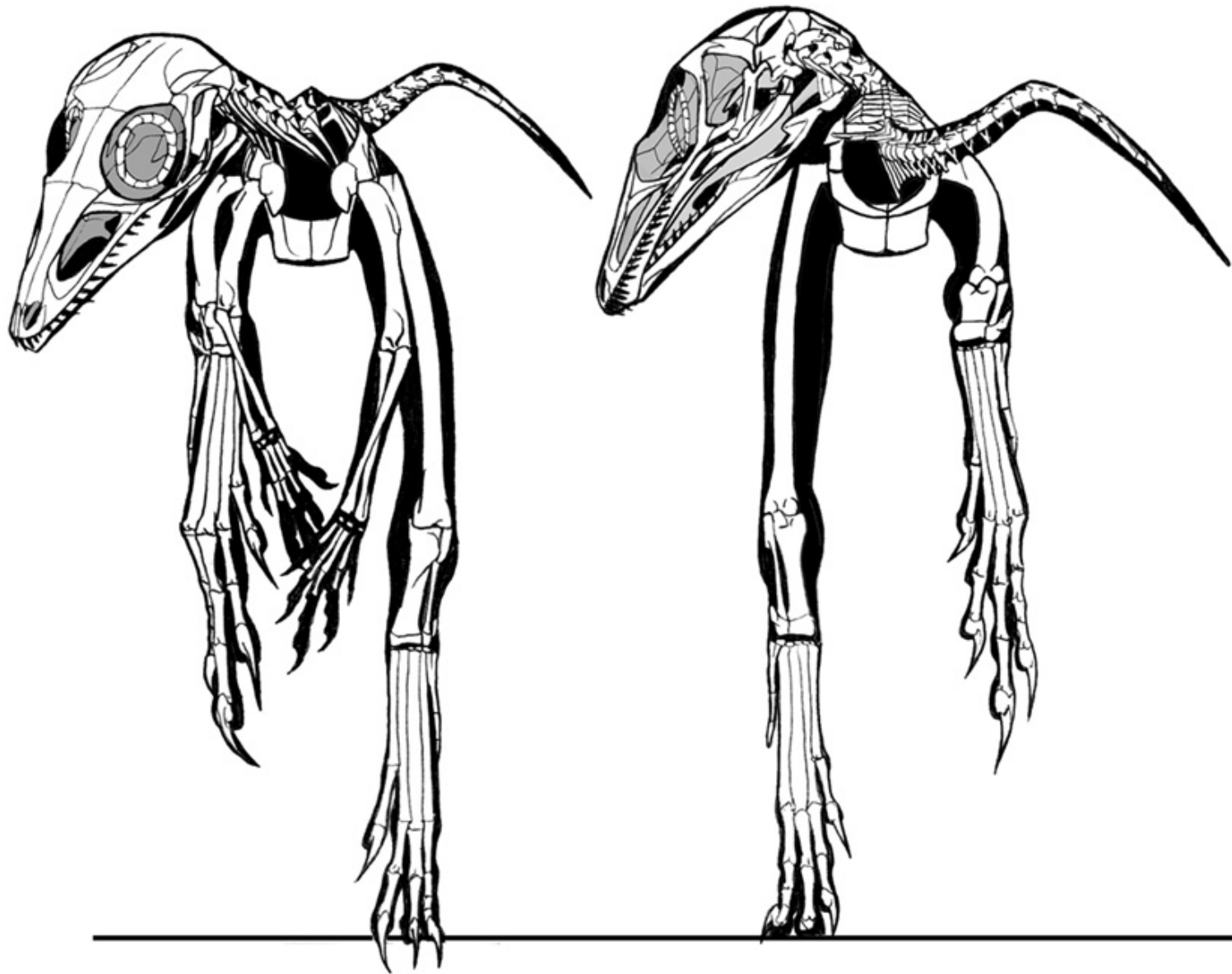
Archosauromorphs, except archosaurs, euparkeriids and possibly erythrosuchids



En la base de los Ornithodira aparece *Scleromochlus taylori* (Woodward, 1907) , un pequeño arcosaurio del Triásico Tardío.



Uno de los rasgos que distingue a *Scleromochlus* es el desarrollo alométrico negativo de su extremidad anterior, que es mucho menos desarrollada que la extremidad posterior, que asume funcionalmente la mayor parte del esfuerzo locomotor, provocando a su vez que este animal evidencie adaptaciones específicas respecto al tren posterior, como son el alargamiento de los huesos tibiales y metatarsales, adoptando un medio de locomoción digitígrado. *Scleromochlus* presenta un tarso mesotarsal.



Las extremidades de *Scleromochlus* se ubican debajo del cuerpo en posición parasagital, adoptando una forma de locomoción bípeda y digitígrada.

DINOSAUROMORPHA (BENTON, 1984)

Los **dinosauromorfos (Dinosauromorpha)**, o dinosaurios en sentido amplio, constituyen un clado de saurópsidos arcosauromorfos que incluye a los dinosaurios y varios géneros estrechamente emparentados con ellos, pero no considerados estrictamente dinosaurios.

Las aves (descendientes de los dinosaurios) son los únicos dinosauromorfos que han llegado a nuestros días.



Entre las formas basales destacan *Lagerpeton* del Triásico Medio (Ladiniano) de Argentina y *Dromomeron*, un género biespecífico del Triásico Superior (Noriano) de Arizona, Nuevo México y Texas. También se incluye a *Marasuchus* y *Lagosuchus*, muy similares entre si, y los silesáuridos, como *Silesaurus* del Triásico Superior (Carniano) de Polonia, *Eucoelophysis* del Carniano-Noriano de Nuevo México, *Pseudolagosuchus* del Ladiniano de Argentina, y tal vez *Sacisaurus* del Noriano de Brasil, y *Technosaurus* del Carniano de Texas.

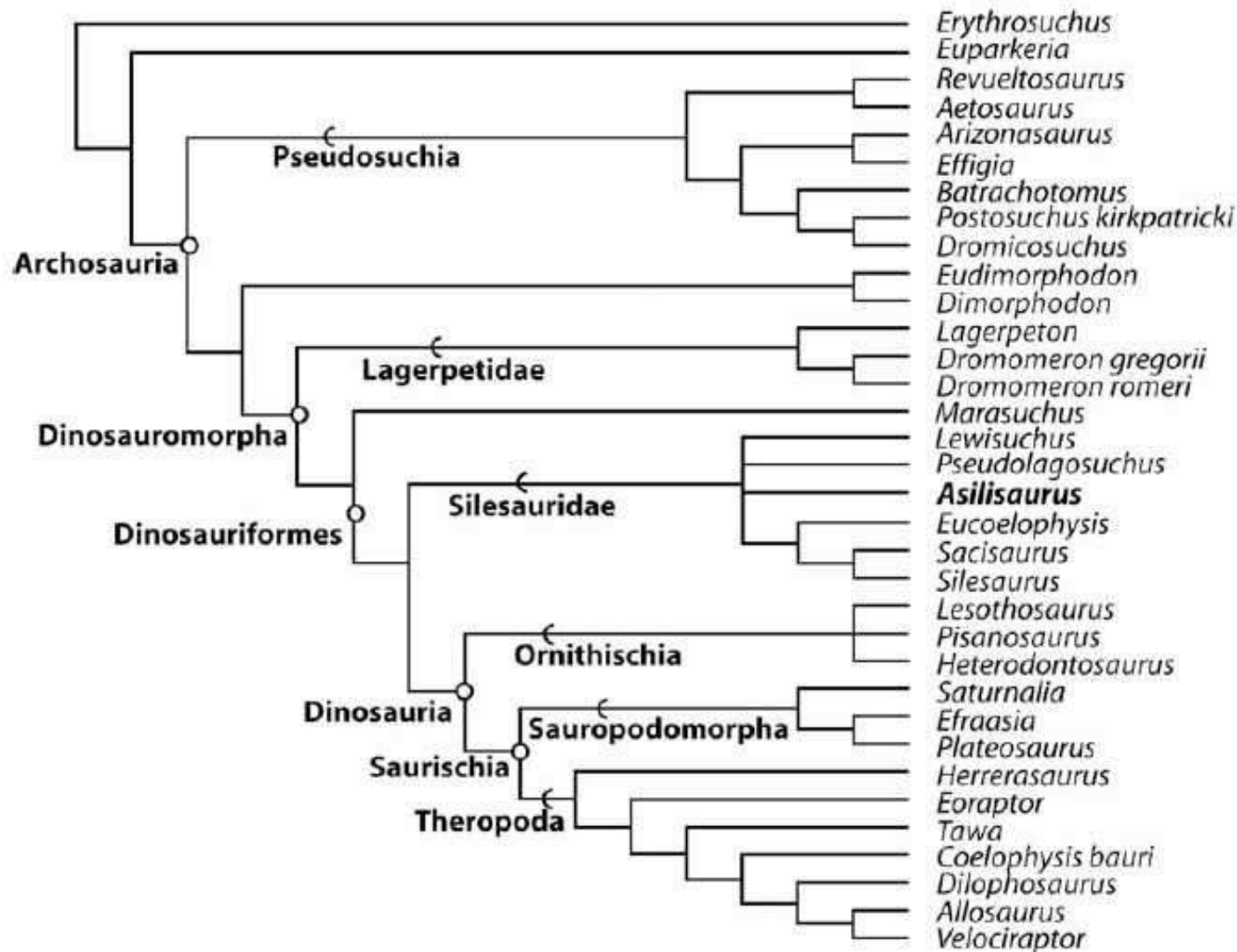


Figure S2. The relationships of early avian-line archosaurs with the inclusion of *Asilisaurus*. Strict consensus of six most parsimonious trees (TL = 745; CI = 0.472; RI = 0.705) when *Lewisuchus* and *Pseudolagosuchus* are treated as separate taxa.

Lagerpeton chanarensis (Romer, 1971)

Entre estos animales podemos señalar a *Lagerpeton chanarensis* (Romer, 1971), encontrado en Argentina y descrito inicialmente a partir de restos de una extremidad posterior derecha. En un trabajo posterior Romer (1972) publicó algunos materiales adicionales entre los que se cuentan un ilión, un fémur, restos de tibia y fíbula y algunas vértebras. Bonaparte (1984) dio a conocer una pelvis completa.

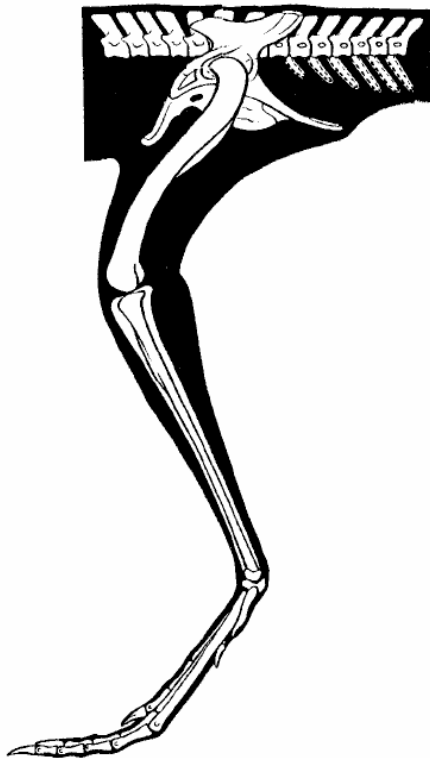
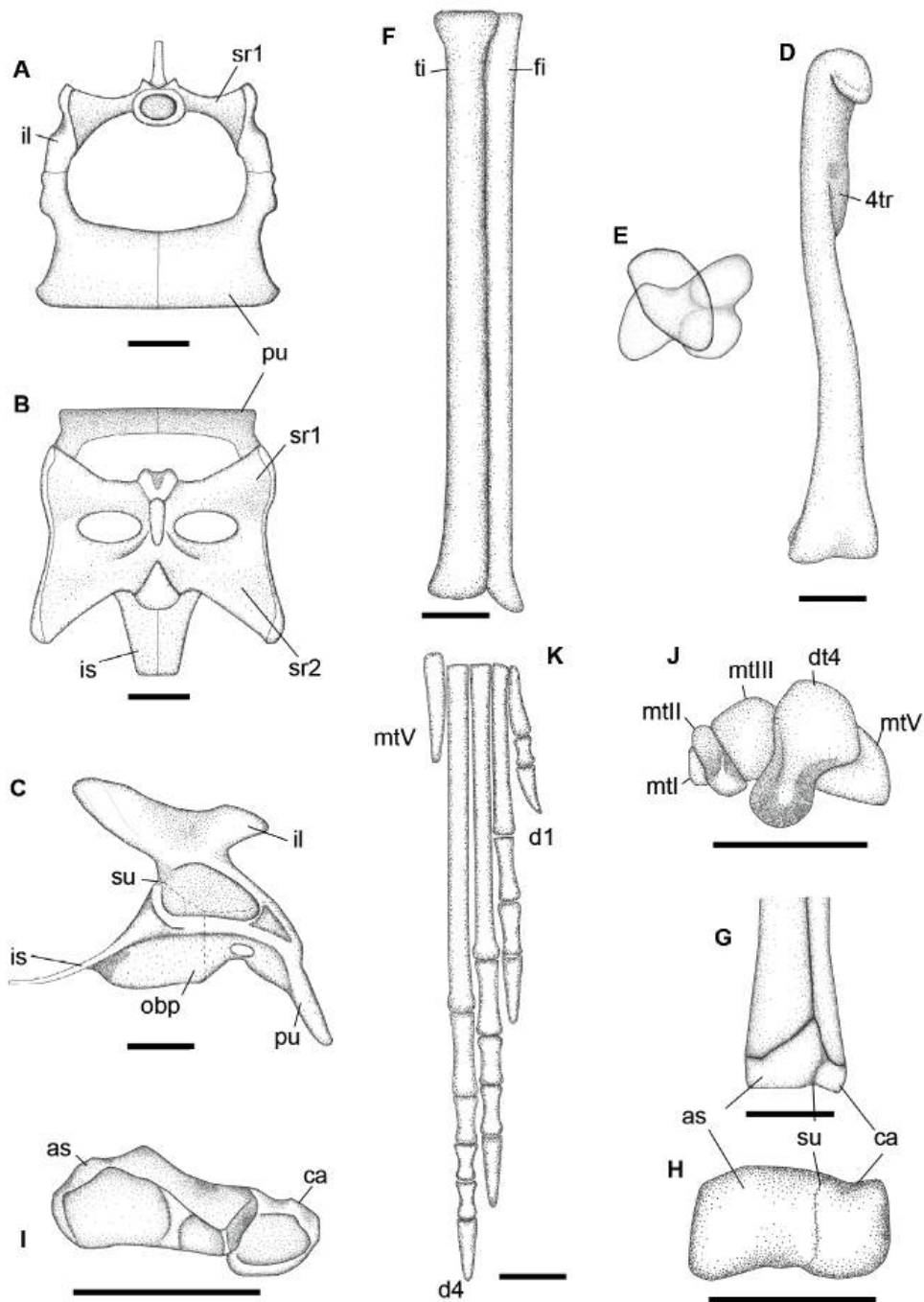


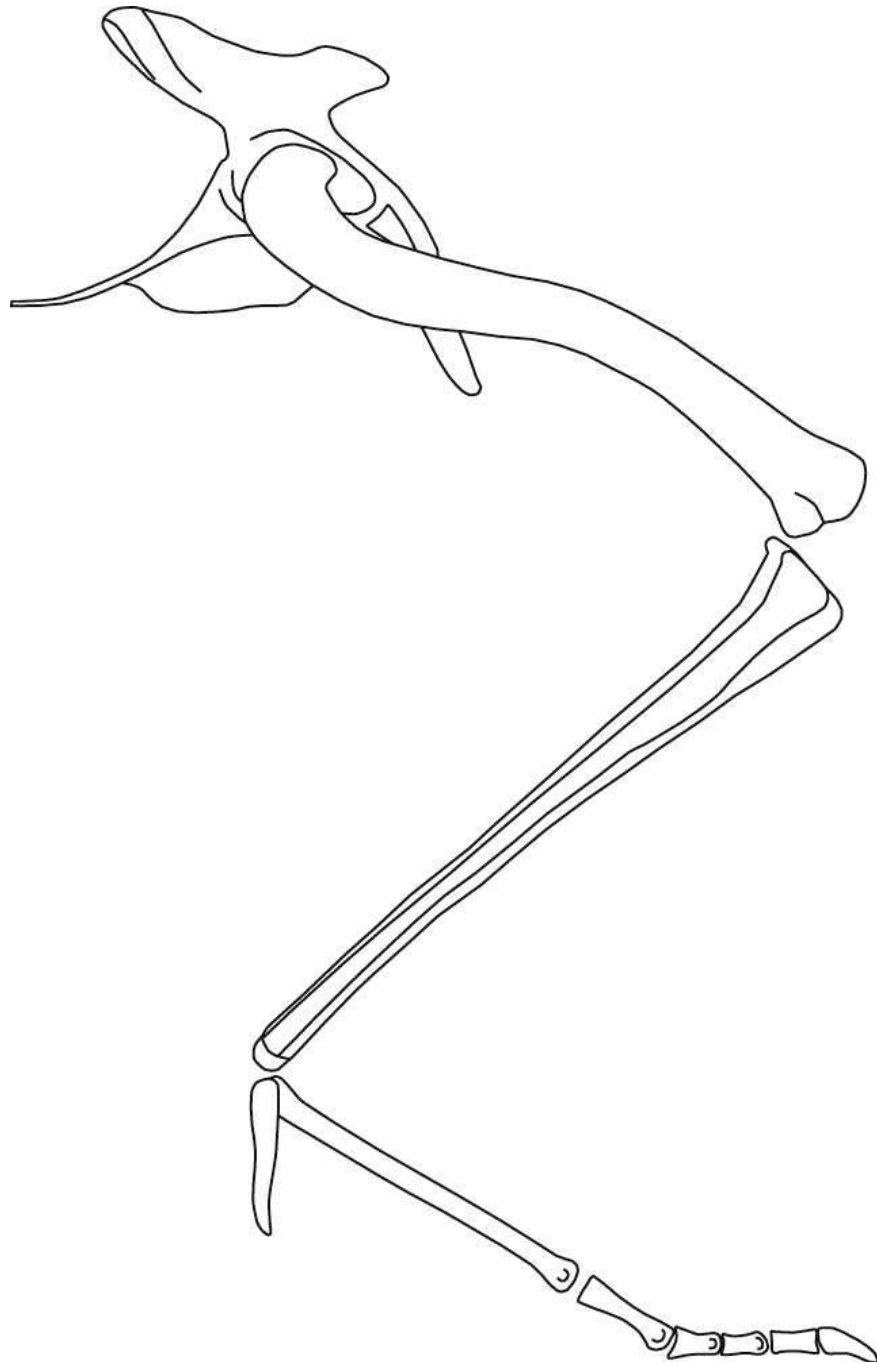
FIGURE 2 Reconstruction of *Lagerpeton* pelvis and hind-limb in lateral view. From Sereno and Arcucci (1994 a).

Si bien *Lagerpeton* manifiesta afinidades estructurales con los dinosaurios, evidencia rasgos que lo alejan de éstos, como por ejemplo un acetábulo cerrado y sólo dos vértebras en el sacro, No obstante, este animal evidencia un proceso de sacralización que afecta a la última vértebra dorsal, proceso que probablemente responda a un requerimiento mecánico producto de las exigencias impuestas por una tendencia a adquirir un bipedalismo más definido que otros arcosaurios menos avanzados.

Hoy en día, *Lagerpeton* es considerado un auténtico precursor de los dinosaurios y es clasificado junto a *Dromomeron* (Irmis et al., 2007. Nesbitt et al., 2007), un género del Triásico Tardío de Norteamérica, en la Familia Lagerpetonidae (Arcucci, 1986), dentro del clado más inclusivo Dinosauriformes (Benton, 1985) y separado del clado menos inclusivo Dinosauria (Novas, 1992) que comprende a los Lagosuchidae (Bonaparte, 1975) y formas afines más Dinosauria



Reconstructional drawing of the osteology of the pelvic girdle and hindlimb of *Lagerpeton chanarensis* (PVL 4619, UPLR 06). Pelvis (PVL 4619) in A, anterior view, B, dorsal view, and C, lateral view. D, left femur (PVL 4619) in anterior view. E, depicting the torsion of femoral head against the distal femoral condyles. F, tibia and fibula in anterior view (PVL 4619). G, depicting the contact of tibia and fibula with astragalus and calcaneum in UPLR 06. H, astragalus and calcaneum (UPLR 06) in ventral view. J, dorsal view on dt IV and metatarsus of UPLR 06. K, reconstructional drawing of the pes of *Lagerpeton* based on PVL 4619 and UPLR 06 in plantar view. 4tr: fourth trochanter, as: astragalus; ca: calcaneum; d1, 2: digit 1, 2; dt I-IV: distal tarsal I-IV; fi: fibula; il: ilium; is: ischium; mtI-V: metatarsal I-V; obp: obturator plate; pu: pubis; sr 1-2: sacral ribs 1-2; su: suture; ti: tibia. Scale bar equals 1 cm.



Reconstructional drawing the pelvic girdle and hindlimb of *Lagerpeton chanarensis* in lateral view; based on PVL 4916 and UPLR 06. Not to scale.

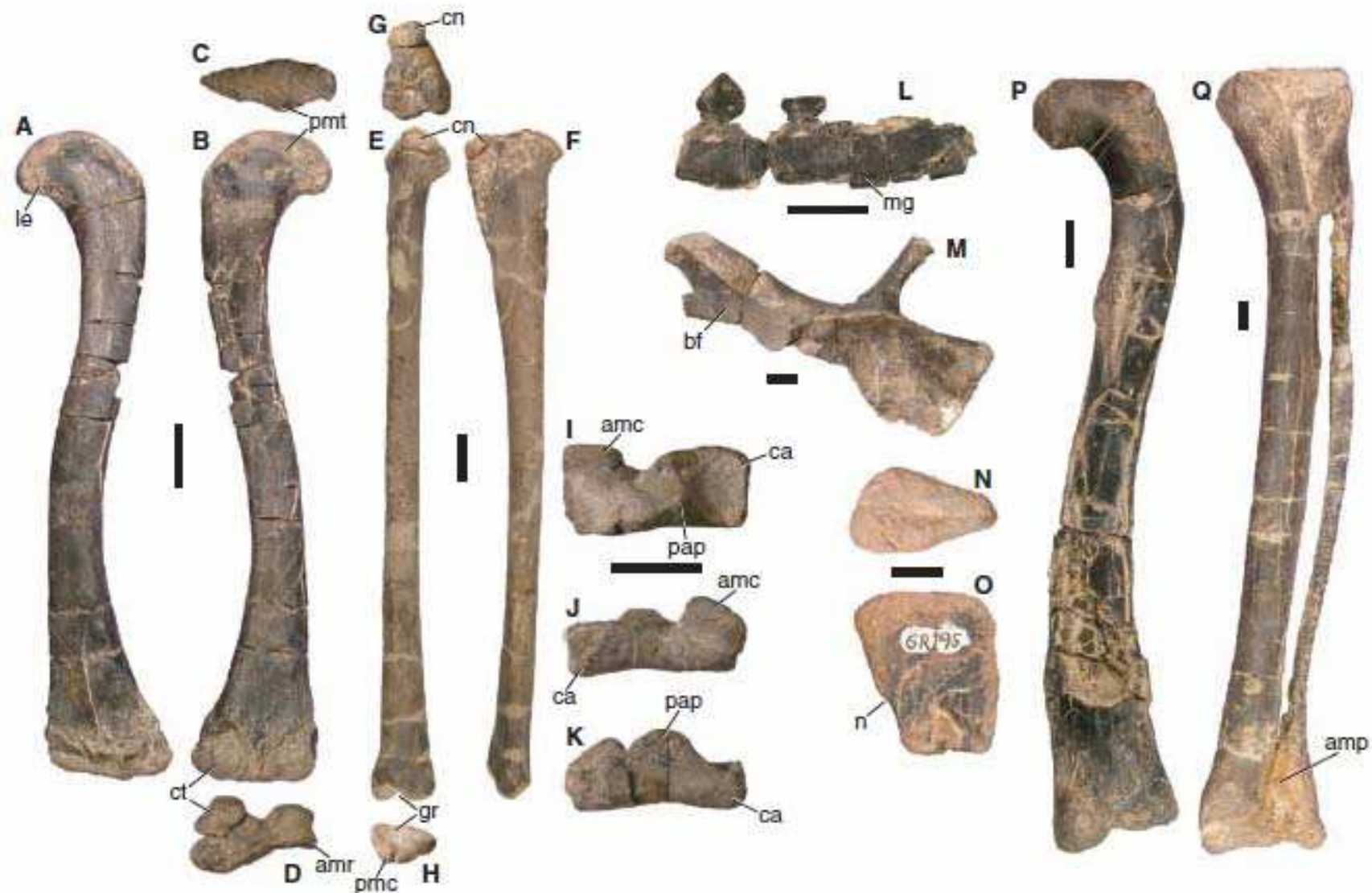
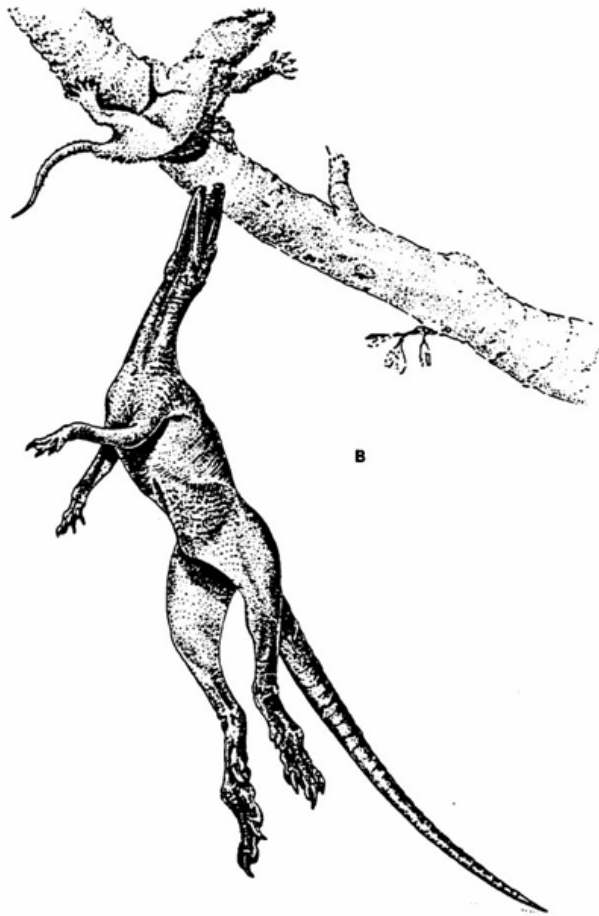


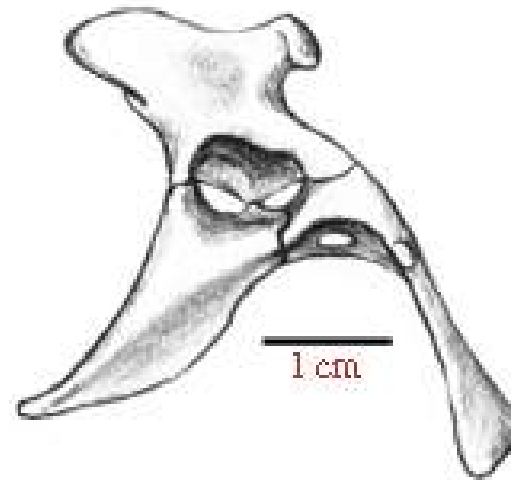
Fig. 2. Dinosauriforms from the HQ. (A to D) Femur of *D. romeri* (GR 218) gen. et sp. nov. in anterior (A), posterior (B), proximal (C), and distal (D) view. (E to H) Tibia of *D. romeri* (GR 222) in anterior (E), lateral (F), proximal (G), and distal (H) view. (I to K) Astragalocalcaneum of *D. romeri* (GR 223) in proximal (I), anterior (J), and posterior (K) view. (L to O) *Silesaurus*-like dentary (GR 224) in medial view (L), ilium (GR 225) in lateral view (M), and proximal femur (GR 195) in proximal (N) and posterior (O) view. (P) *Chindesaurus bryansmalli*

femur (GR 226) in posterior view; and (Q) coelophysoid theropod fused tibia, fibula, and astragalocalcaneum (GR 227) in anterior view. Abbreviations are as follows: anteromedial crest (amc), anteromedial process (amp), anteromedial ridge (amr), brevis fossa (bf), calcaneum (ca), cnemial crest (cn), crista tibiofibularis (ct), groove (gr), lateral emargination (le), meckelian groove (mg), notch (n), posterior ascending process (pap), posteromedial crest (pmc), posteromedial tuber (pmt). Scale bars, 1 cm.

DINOSAURIFORMES (NOVAS, 1992)

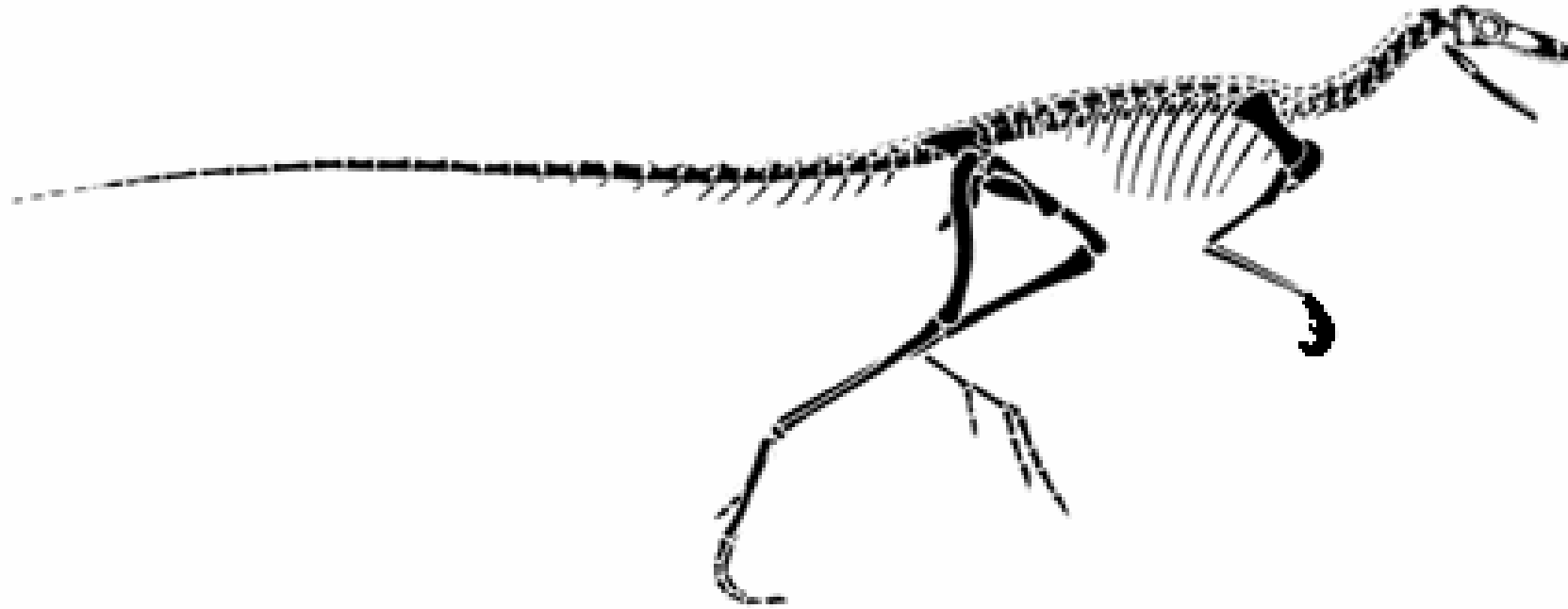


Dentro de Dinosauriformes encontramos a *Lagosuchus talampayensis* (Romer, 1971), un arcosaurio de apariencia esbelta, de gran movilidad y un poco más avanzado que *Lagerpeton* o *Dromeron*, y que poseía rasgos característicos de dinosaurio, aunque no pertenecía al linaje de los dinosaurios.



Los **dinosauriformes** son un clado de saurópsidos arcosaurios que incluye a los dinosaurios y varios géneros basales estrechamente emparentados con ellos, pero no considerados estrictamente como dinosaurios. Las aves, descendientes directos de los dinosaurios, son los únicos representantes actuales de los dinosauriformes.

Lagosuchus talampayensis (Romer, 1971)



Romer, al igual que Bonaparte, vislumbró la vinculación entre *Lagosuchus* y los dinosaurios primitivos, especialmente por los caracteres que éste evidenciaba en el tarso, aunque no logró documentar adecuadamente sus conclusiones.

En un trabajo posterior, el mismo Romer (1972) dio a conocer el hallazgo de nuevos materiales asignados a *Lagosuchus*, materiales mucho más completos y en los que reconoció a una nueva especie *Lagosuchus lilloensis* (Romer, 1972), considerando el mayor tamaño de este último ejemplar y que era al menos un 50% más grande que la especie tipo.

Los restos de *Lagosuchus* fueron exhumados en la provincia de La Rioja, Argentina en 1964. Algunos años más tarde, Bonaparte (1975), descubrió ejemplares más completos y publicó una detallada descripción del esqueleto de este animal, en que destaca varios caracteres en común con los dinosaurios.

LAGOSUCHUS Y LOS DINOSAURIOS BASALES

Lagosuchus comparte varios rasgos con los dinosaurios, así como aquellos rasgos que diferencian a los dinosaurios de los restantes arcosaurios.

Dentro de los rasgos comunes que comparte *Lagosuchus* con los Dinosauria, se puede citar:

1.- *Lagosuchus* y Dinosauria presentan una condición bípeda y digitígrada

2.- *Lagosuchus* y Dinosauria presentan una cabeza femoral diferenciada del resto del hueso femoral

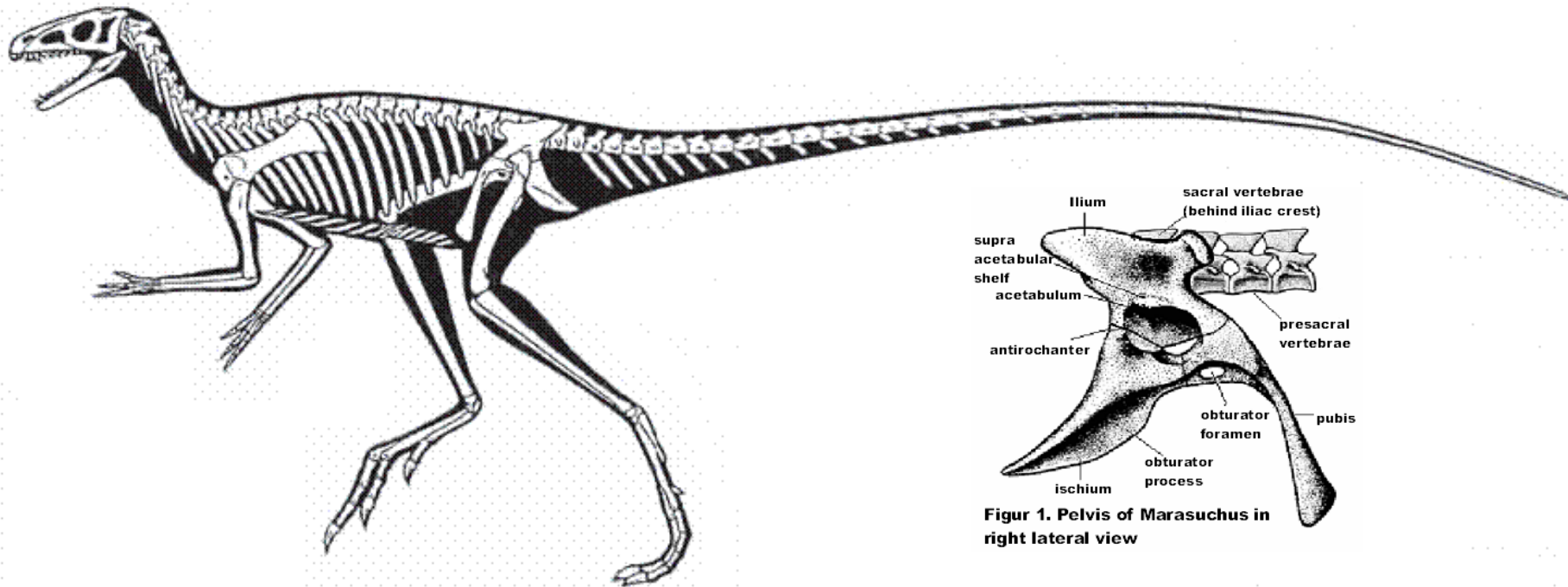
3.- *Lagosuchus* y Dinosauria presentan una fíbula reducida

4.- *Lagosuchus* y Dinosauria presentan una condición tarsomesotarsal, con un astrágalo desarrollado y un calcáneo reducido



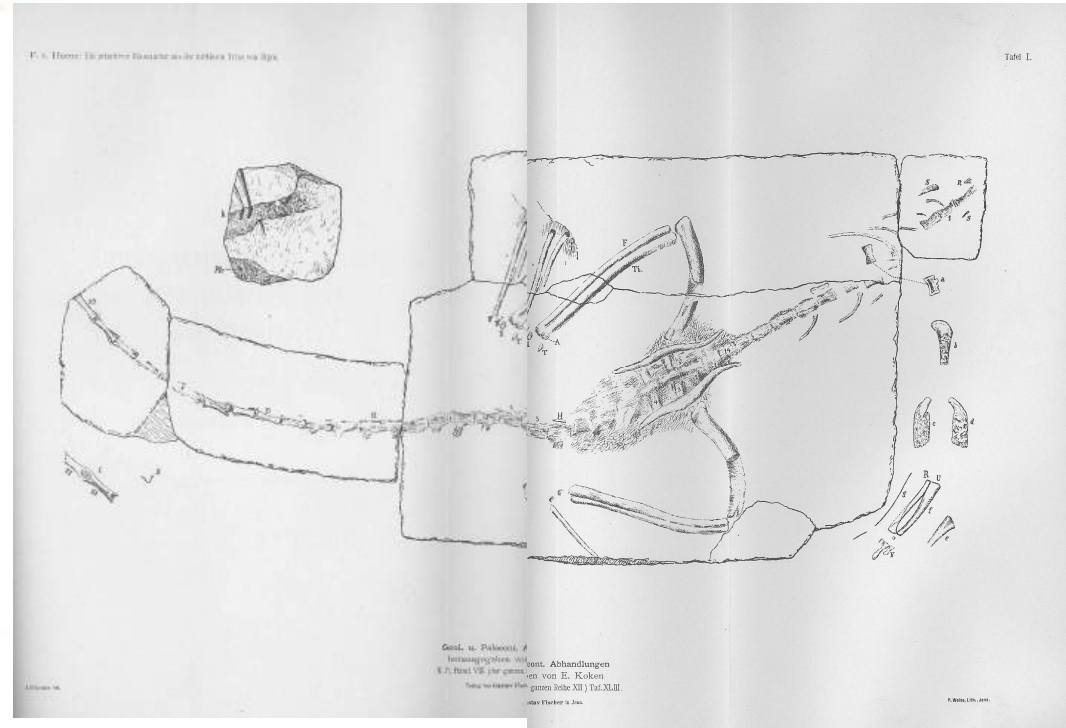
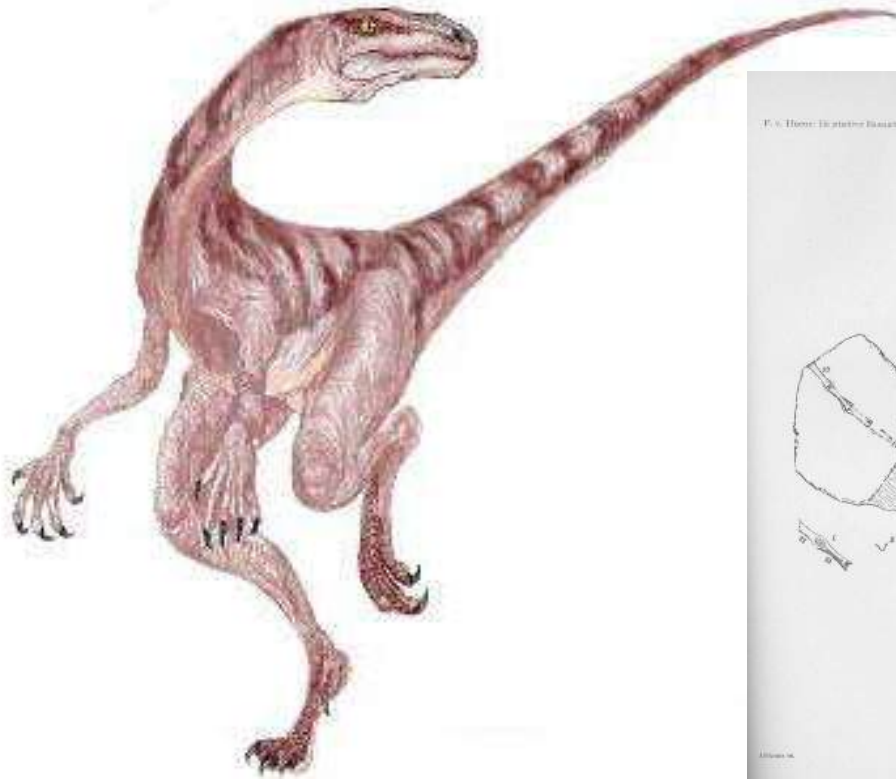
Marasuchus lilloensis (Romer 1972 / Sereno & Arcucci, 1994)

Análisis anatómicos posteriores de los restos de *L. lilloensis* realizados por el paleontólogo norteamericano Paul Sereno, de la Universidad de Chicago, junto con Andrea Arcucci, de la Universidad de La Rioja en Argentina, revelaron que tal como anticiparan Romer y Bonaparte, desde un punto de vista evolutivo, *Lagosuchus* estaba verdaderamente a un paso de distancia de los dinosaurios. La nueva especie descrita por Romer, sin embargo, fue impugnada por Sereno, sobre la base que este nuevo ejemplar era sustancialmente diferente de la especie tipo *L. talampayensis*, y en consecuencia en otras publicaciones científicas comenzó a aparecer como *Marasuchus lilloensis* (Romer 1972 / Sereno y Arcucci, 1994), conformando otro género e integrando junto a *L. talampayensis*, la familia Lagosuchidae dentro de Dinosauriformes.



Reconstrucción de *Marasuchus lilloensis*. (Tomado de Benton, M. J. (2006): The origin of the Dinosaurians. En (Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense, Ed.): *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. 11-19. Salas de los Infantes, Burgos, España.

Saltopus elginensis (Von Huene, 1910)



Saltopus (gr. pie saltador) es un género representado por una única especie de dinosauriforme, posiblemente un Lagosuchidae. Vivió a finales del Triásico, hace 223 millones de años en el Carniano de Inglaterra. Fue bautizado por Friedrich von Huene, quien lo descubrió en 1910, a partir de un pequeño esqueleto que se encontró en una cantera de arenisca. El *Saltopus* fue un pequeño y ágil animal bípedo de solo 60 centímetros de largo, que posiblemente se alimentaba de animales del tamaño de una lagartija e insectos. El *Saltopus* tenía largas patas traseras y se piensa que era un animal saltador, sin embargo posiblemente caminaba, como su pariente el *Coelophysis*. Sus huesos eran huecos como los de las aves. Podría haber pesado un kilogramo (basado en el estudio de especies similares). Su cabeza era larga con decenas de dientes afilados y tenía cinco dedos en cada pata.

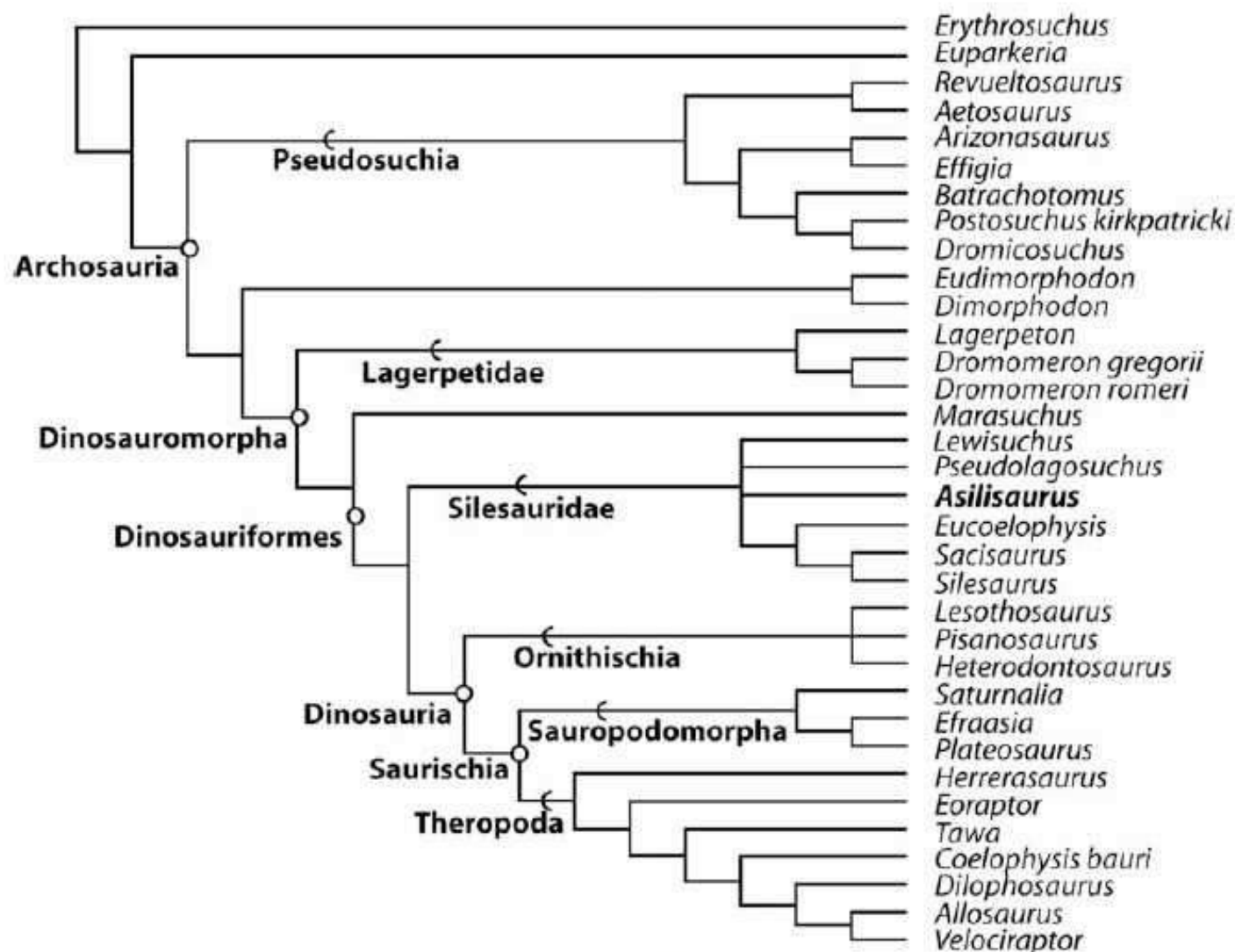
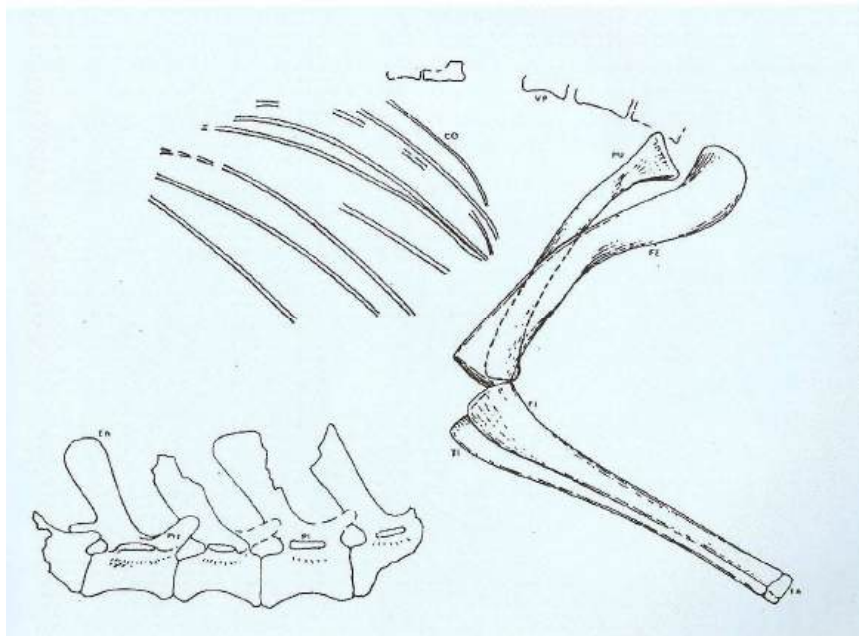


Figure S2. The relationships of early avian-line archosaurs with the inclusion of *Asilisaurus*. Strict consensus of six most parsimonious trees (TL = 745; CI = 0.472; RI = 0.705) when *Lewisuchus* and *Pseudolagosuchus* are treated as separate taxa.

Pseudolagosuchus major (Arcucci, 1987)

Como parte de Dinosauriformes y siempre dentro de Lagosuchidae, debemos considerar a otro arcosaurio muy grácil y que al igual que *Lagosuchus* y *Marasuchus* (de los cuales pudiera ser un ejemplar adulto), evidencia rasgos muy próximos a Dinosauria. Estamos hablando de *Pseudolagosuchus major* (Arcucci, 1987) en quien se observa una clara afinidad con los miembros de Lagosuchidae, sin embargo, en opinión de Bonaparte (1975) existen diferencias que justifican su separación a nivel de género con *Lagosuchus* y *Marasuchus* dentro de esta familia.



Pseudolagosuchus major, Arcucci, 1987. Vista lateral del material holotipo, con fragmentos de cuerpos vertebrales dorsales, pubis, fémur, tibia, fíbula y vértebras caudales proximales. Tomado de Arcucci.

Lagosuchus, *Marasuchus* y *Pseudolagosuchus*, son en muchos aspectos muy semejantes a los verdaderos dinosaurios, junto a los cuales conforman en opinión de Novas (1994), un grupo hermano, dentro de Dinosauriformes.

Asilisaurus kongwe (Nesbitt et al., 2010)

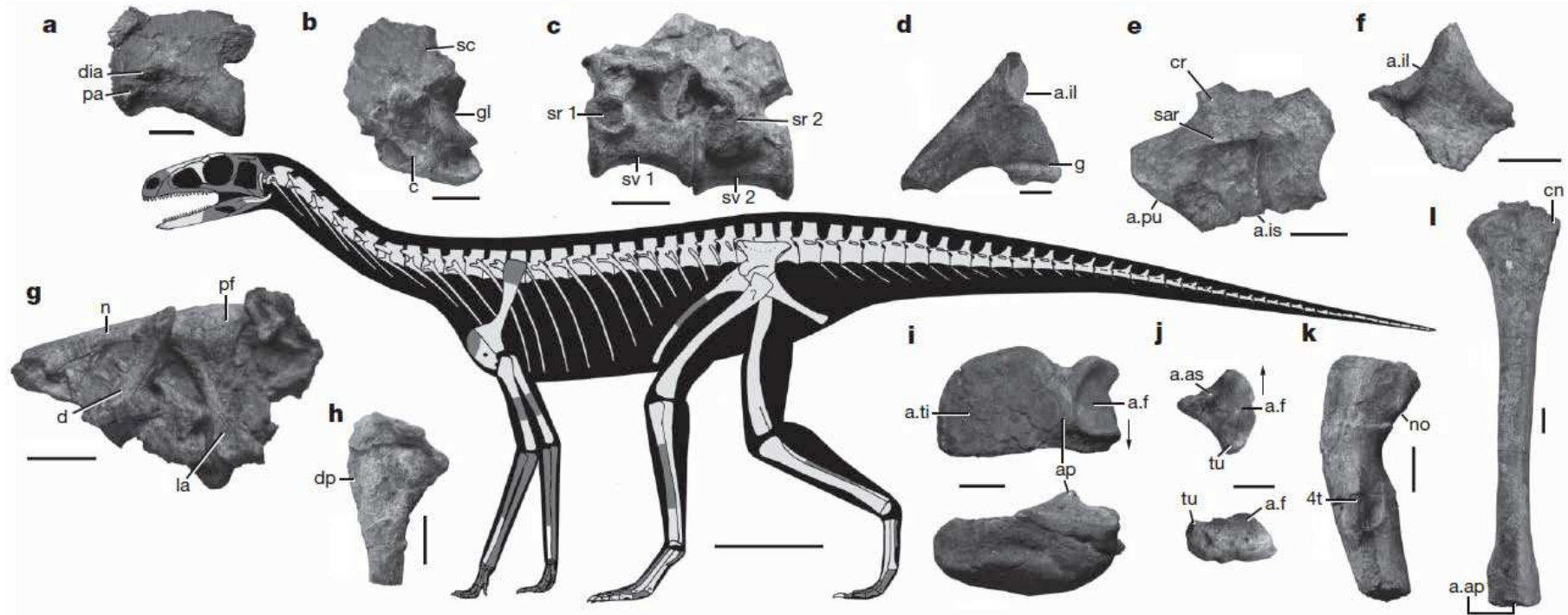


Figure 2 | Skeletal anatomy of *Asilisaurus kongwe*. **a**, Anterior cervical vertebra (NMT RB21). **b**, Left scapulocoracoid (NMT RB10). **c**, Sacrum (NMT RB11) (reversed). **d**, Proximal portion of the pubis (NMT RB14) (reversed). **e**, Ilium (NMT RB13) (reversed). **f**, Proximal portion of the ischium (NMT RB12) (reversed). **g**, Anterior portion of the skull (NMT RB15) (reversed). **h**, Proximal portion of the left humerus in posterior view (NMT RB16). **i**, Left astragalus in proximal (top) and anterior (bottom) views (NMT RB17). **j**, Right calcaneum in proximal (top) and lateral (bottom) views (NMT RB18). Arrows in **i** and **j** indicate the anterior direction. **k**, Proximal

portion of a left femur in posteromedial view (NMT RB19). **l**, Right tibia in lateral view (NMT RB20). Panels **a–f** are shown in lateral view. Scale bars: 1 cm (**a–l**); 10 cm for the skeleton. Dark grey bones represent missing elements and missing portions of the skeleton based on *Silesaurus*⁵. 4t, fourth trochanter; a., articulates with; ap, anterior process; as, astragalus; c, coracoid; cn, cnemial crest; cr, crest; d, dentary; dia, diapophysis; dp, deltopectoral crest; f, fibula; g, groove; gl, glenoid; il, ilium; is, ischium; la, lacrimal; n, nasal; no, notch; pa, parapophysis; pf, prefrontal; pu, pubis; sar, supra-acetabular rim; sc, scapula; sr, sacral rib; sv, sacral vertebra; ti, tibia; tu, tuber.

Silesaurus opolensis (Dzik, 2003)

A las formas anteriores y como antecedentes complementarios, se agrega *Silesaurus opolensis* (Dzik, 2003), un dinosauriforme de Europa, datado en unos 230 millones de años y cuyo tamaño, era de unos 2,3 m., un bípedo facultativo y de hábitos herbívoros, probablemente una forma anterior a los ornitisquios. Un detalle interesante respecto a este dinosauriforme lo compone el hecho de que presenta tres vértebras en el sacro, un rasgo que es diagnóstico de Dinosauria.

Silesaurus opolensis (Dzik, 2003)

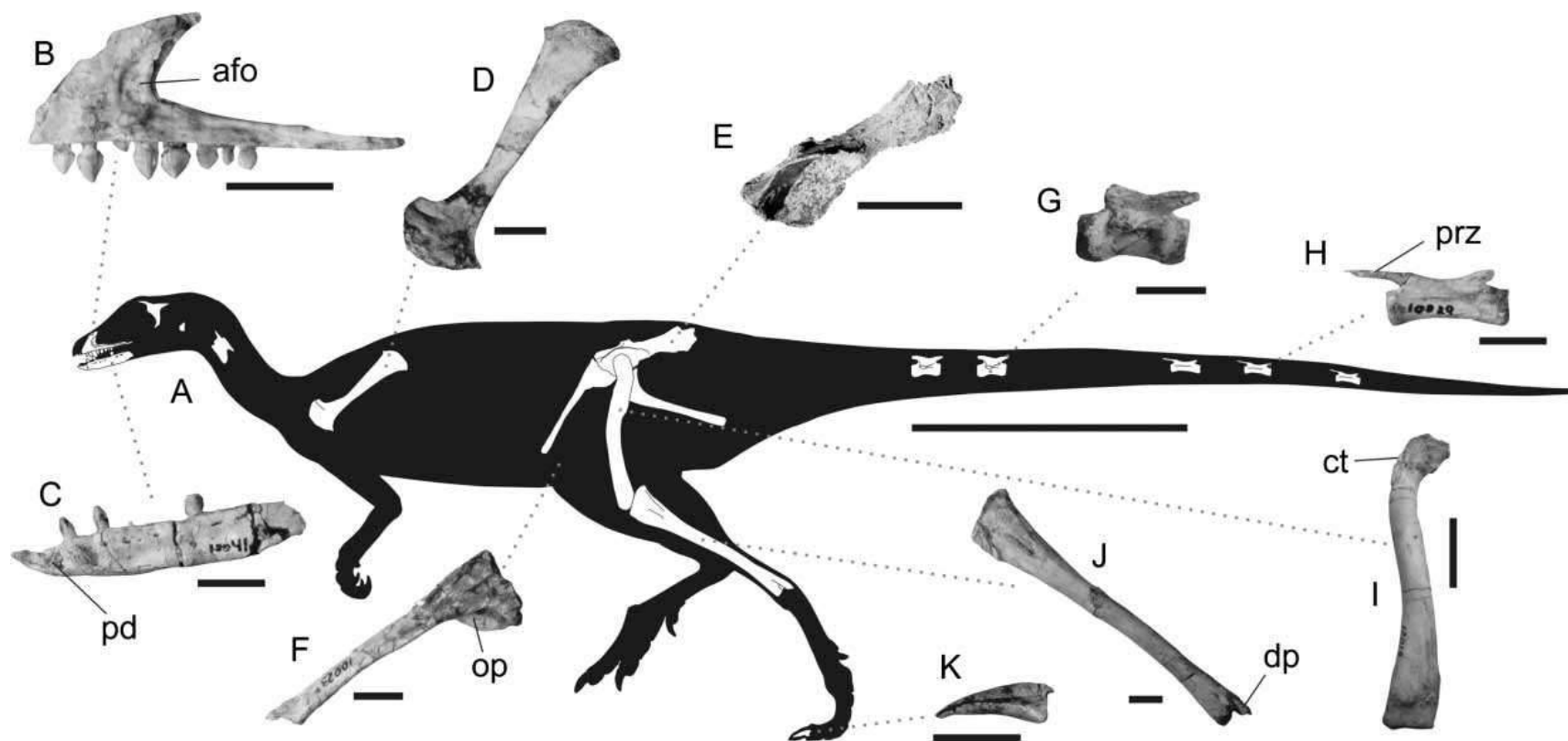
Based primarily on type specimen ZPAL Ab III/361 and specimen ZPAL Ab III/364. Rigorous skeletal drawing shows known all known parts of *Silesaurus*.



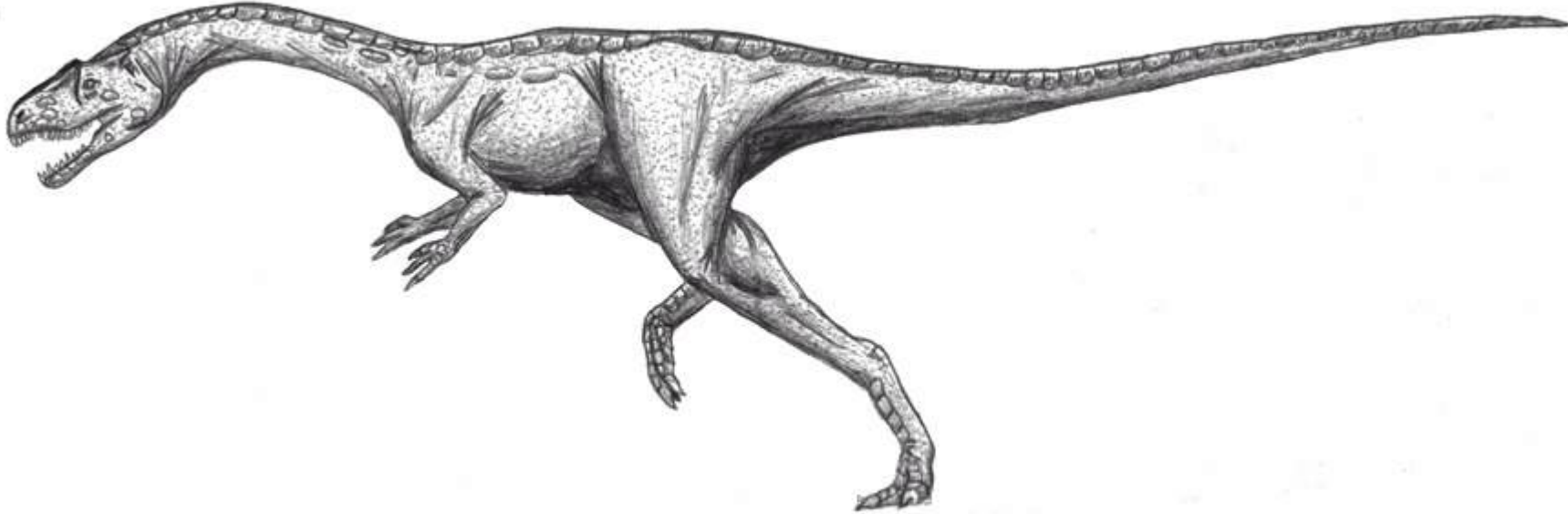
Copyright Scott Hartman, 2004.

Sacisaurus agudoensis (Ferigolo & Langer, 2006)

Aún el informe de un nuevo dinosauriforme, *Sacisaurus agudoensis* (Ferigolo y Langer, 2006), del Triásico Tardío de Brasil, permite apreciar rasgos afines con *Silesaurus* y presenta además, rasgos sinapomórficos con Ornithischia (Seely, 1888), pudiendo eventualmente ser clasificado como un ornitisco basal, sin embargo, la carencia de otros rasgos diagnósticos de Dinosauria, lo dejan fuera de este taxón, aunque aporta antecedentes importantes que podrían llegar a explicar la divergencia temprana, dentro de Dinosauria, y que da origen a saurisquios y ornitiscos, y que indica que dicha divergencia pudiera haberse presentado tempranamente en la evolución de los dinosaurios.



Chindesaurus bryansmalli (Long & Murry, 1995)



Chindesaurus fue un género de dinosaurio saurisquio herrerasáurido que vivió a finales del período Triásico, hace unos 225 a 210 ma. en el Carniano y el Noriano, en lo que es hoy Norteamérica. El espécimen holotipo (un esqueleto parcial) fue descubierto en el Parque Nacional del Bosque Petrificado, Arizona, por Bryan Small en 1984. Chindesaurus midió entre 2 y 3 metros, y fue formalmente descrito por Long y Murry en 1995.

| PERÍODO | COLUMNA ESTRATIGRÁFICA | EDADES PROVINCIALES | EDADES EUROPEAS | ANTIGÜEDAD AÑOS |
|-------------------|------------------------|-------------------------|-----------------|-----------------|
| Triásico Superior | HIATO | HIATO | Rético | 219 m.a. |
| | Form. Los Colorados | Coloradense | Noriano | |
| | Form. Ischigualasto | HIATO | Carniano | 225 m.a. |
| Triásico Medio | Form. Los Rastros | HIATO | Ladiniano | 231 m.a. |
| | Form. Ischichuca | | | |
| | Form. Los Chañares | Chañareense | Anisiano | 238 m.a. |
| | HIATO | HIATO | | |
| Triásico Inferior | Form. Tarjados | Puestoviejense Superior | Escitiano | 243 m.a. |
| | Form. Talampaya | ----- | | |
| | HIATO | Puestoviejense Inferior | | |

*Las edades Provinciales están basadas en el estudio de las faunas de reptiles.
La amplitud cronológica de las formaciones y de los hiatos es tentativa*

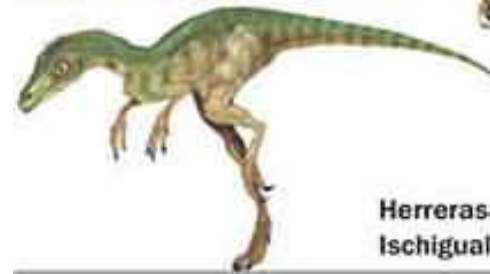
ANCESTRÍA DINOSAURIANA

ESPECIES A TRAVÉS DE LOS SIGLOS

HACE MILLONES DE AÑOS

En la zona se encontraron fósiles de los dinosaurios más antiguos y primitivos conocidos hasta ahora.

Eoraptor Lunensis

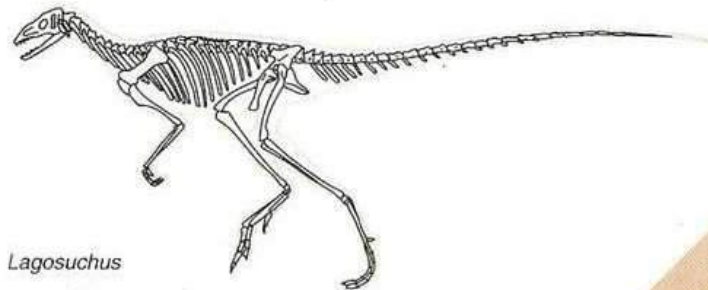
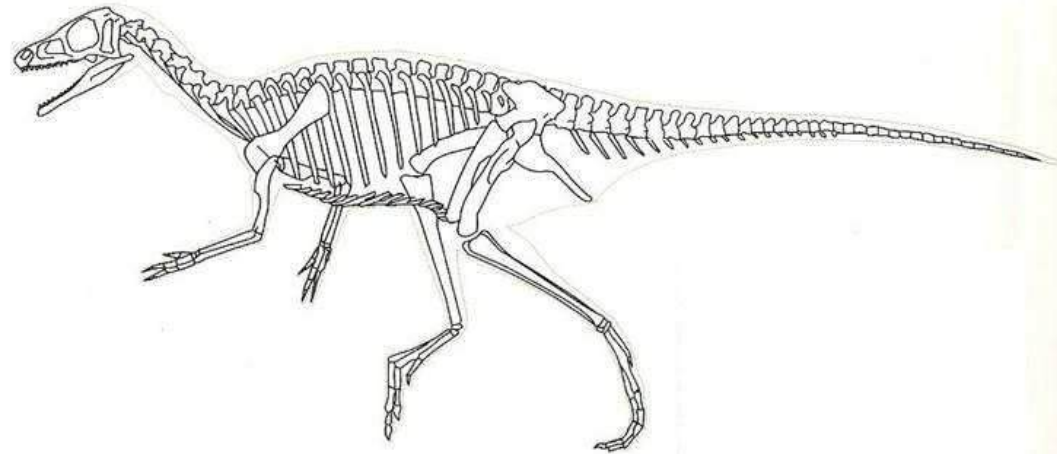


Herrerasaurus Ischigualastensis



Es probable que el proceso de diversificación evolutiva de los dinosaurios haya estado en pleno desarrollo en tiempos mesotriásicos, en congruencia con la presencia en la Formación Ischigualasto de linajes diferenciados de saurisquios y ornitisquios. No sería improbable que ya en el momento de depositación de la Formación Los Chañares (unos 235 millones de años atrás) hubiera ya verdaderos dinosaurios. El registro fósil indica que los dinosaurios aparecieron por los menos unos 15 millones de años antes de dominar numéricamente las comunidades de tetrápodos terrestres de la Era Mesozoica.

EN EL LINAJE de los dinosauriformes que condujo a la aparición de los dinosaurios se manifestaron diversas modificaciones anatómicas que incluyen aumento del tamaño corporal, incremento de la robustez de los huesos del esqueleto, remodelación de las articulaciones de varios huesos craneanos, vértebras del cuello, caderas y miembros posteriores, como también el desarrollo de nuevas estructuras óseas relacionadas con un incremento del volumen y complejidad del sistema muscular. De acuerdo con los datos disponibles, el dinosaurio ancestral sería un animal pequeño (50-100 centímetros de longitud), ágil, bípedo y de hábitos cursoriales.

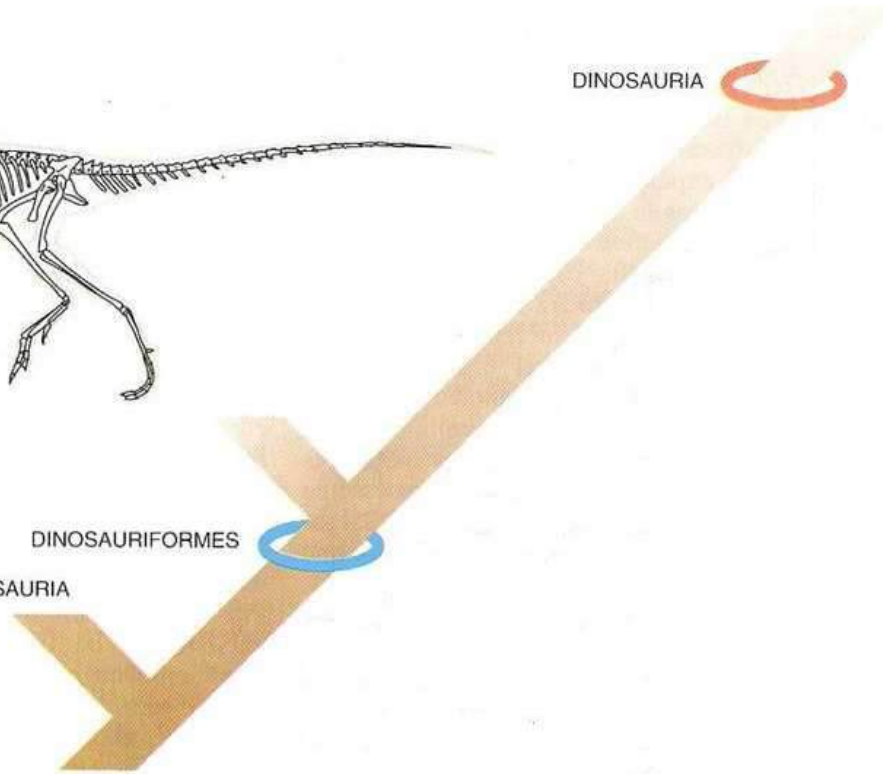


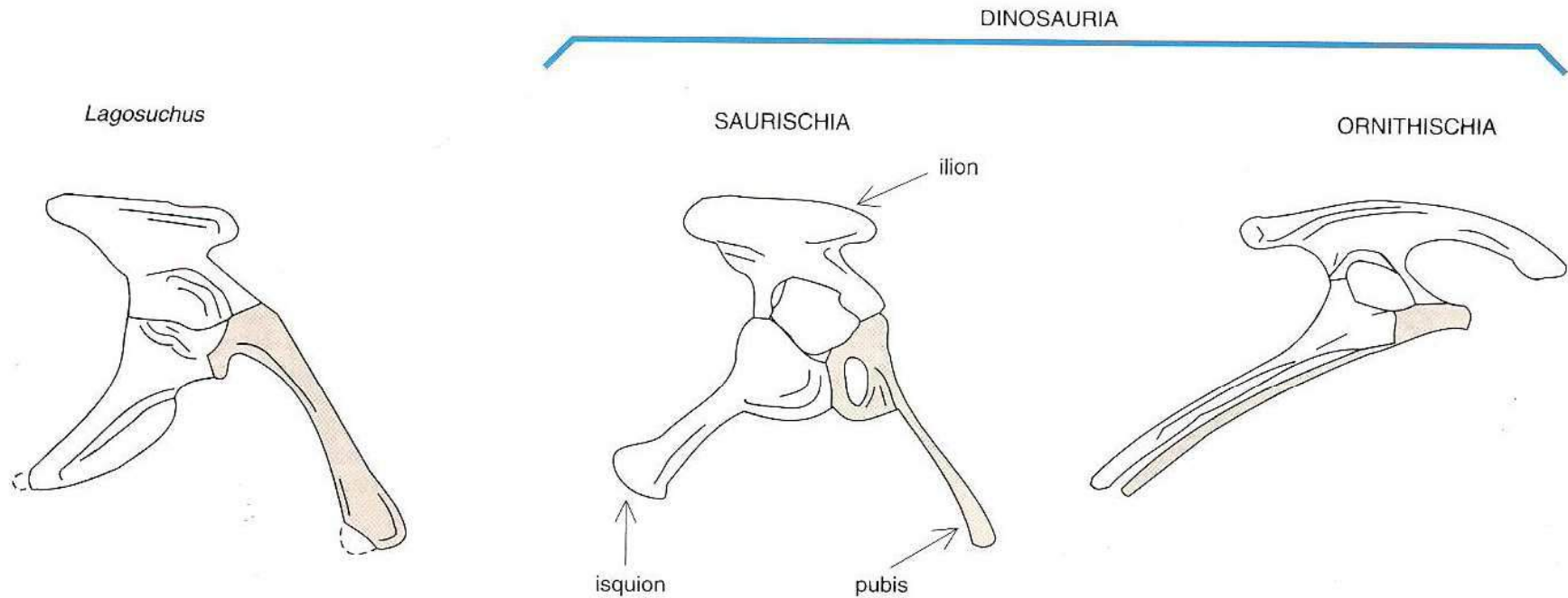
Lagosuchus

DINOSAURIA

DINOSAURIFORMES

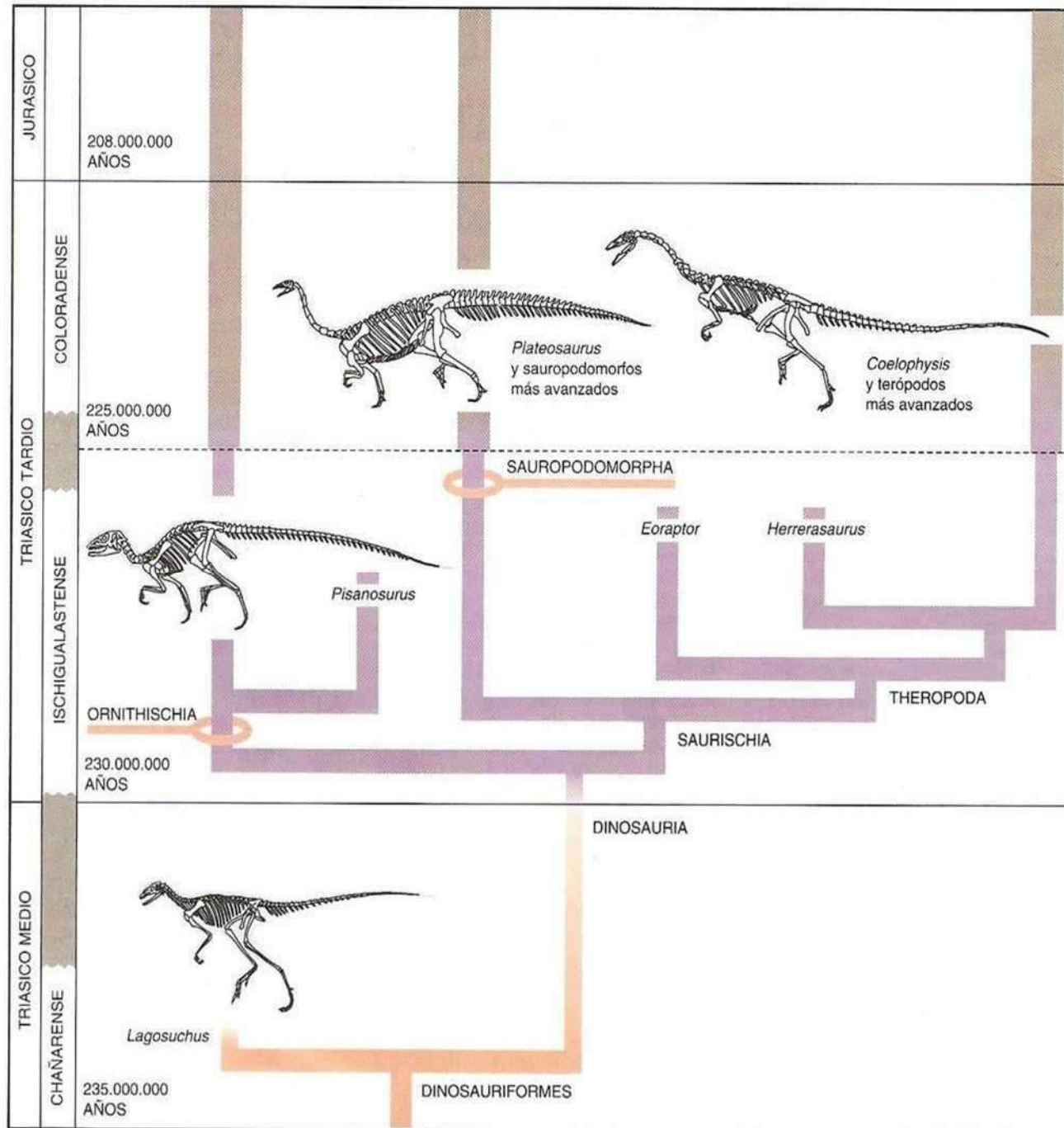
PTEROSAURIA





5. SAURISQUIOS Y ORNITISQUIOS han venido diferenciándose en razón de la orientación del pubis. Si bien es cierto que la orientación posteroventral de este hueso constituye una clara sinapomorfía de los ornitisquios, no es correcto considerar a la proyección anteroventral del pubis como rasgo diagnóstico

de Saurischia. En efecto, la orientación anteroventral del pubis se presenta en la mayoría de los arcosaurios (*Lagosuchus*), indicando que se trata de un rasgo plesiomórfico. No están en el pubis, sino en el cráneo, vértebras, mano e isquion los caracteres diagnósticos de Saurischia.



NUCLEO BASE DEL CUAL EVOLUCIONARON LOS DINOSAURIOS

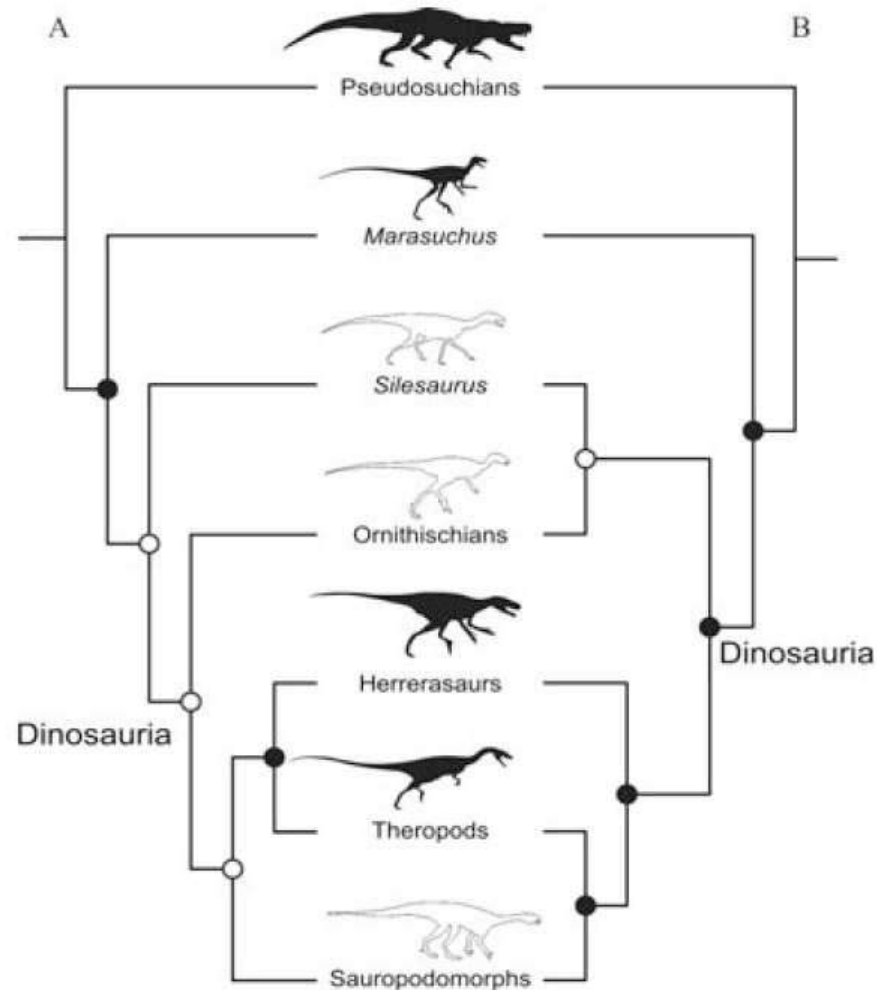
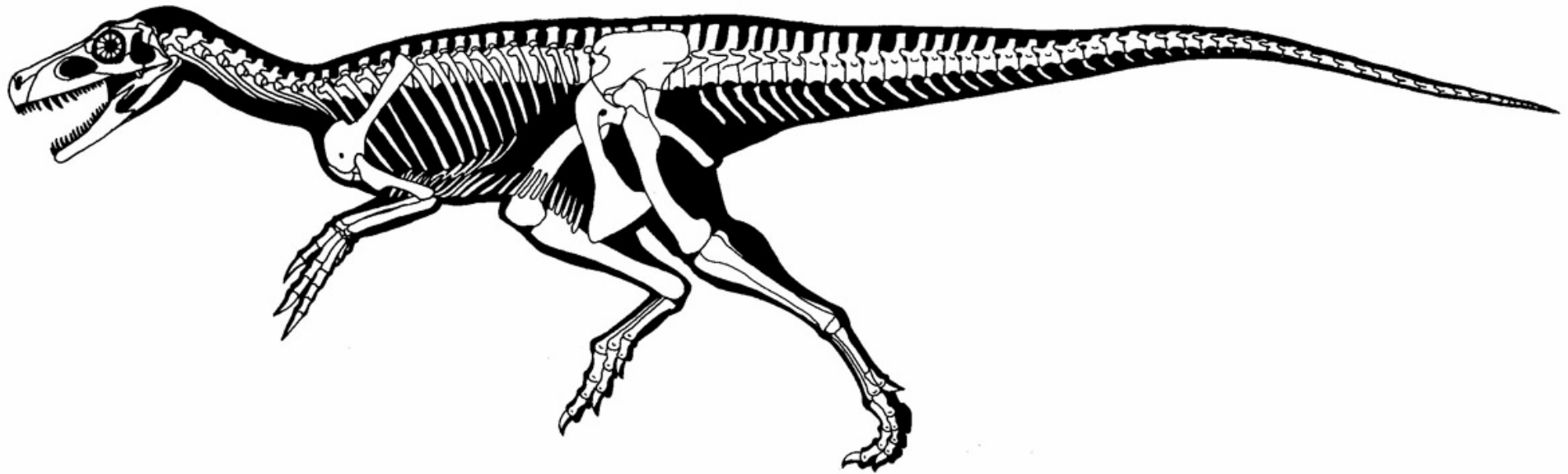


Fig. 14. Hypotheses of basal dinosaur/dinosauriomorph relationships in which either omnivory (A) or carnivory (B) is unambiguously reconstructed as ancestral to Dinosauria. White and black silhouettes/circles, respectively, indicate omnivorous and carnivorous taxa/optimizations. Silhouettes adapted from various sources.

Es claro que rastrear el origen y evolución de los dinosaurios no constituye un trabajo fácil desde el punto de vista paleontológico, sin embargo, se hace claro que el antepasado directo de los dinosaurios, con toda seguridad debe buscarse entre los arcosaurios, grupo de reptiles que evolucionaron durante el Triásico Temprano, época a partir de la cual estos animales se diversificaron considerablemente.

Si bien durante el Triásico Medio algunos arcosaurios podían llegar a alcanzar grandes dimensiones, superando incluso los 4 metros de longitud, se han encontrado restos fósiles de arcosaurios de menor tamaño y constitución más ligera y que en gran medida se podría decir que anticipan el diseño y estructura de los primeros dinosaurios, con extremidades posteriores largas y que se mantenían debajo del cuerpo gran parte del tiempo asignándoles una gran capacidad de movimiento.

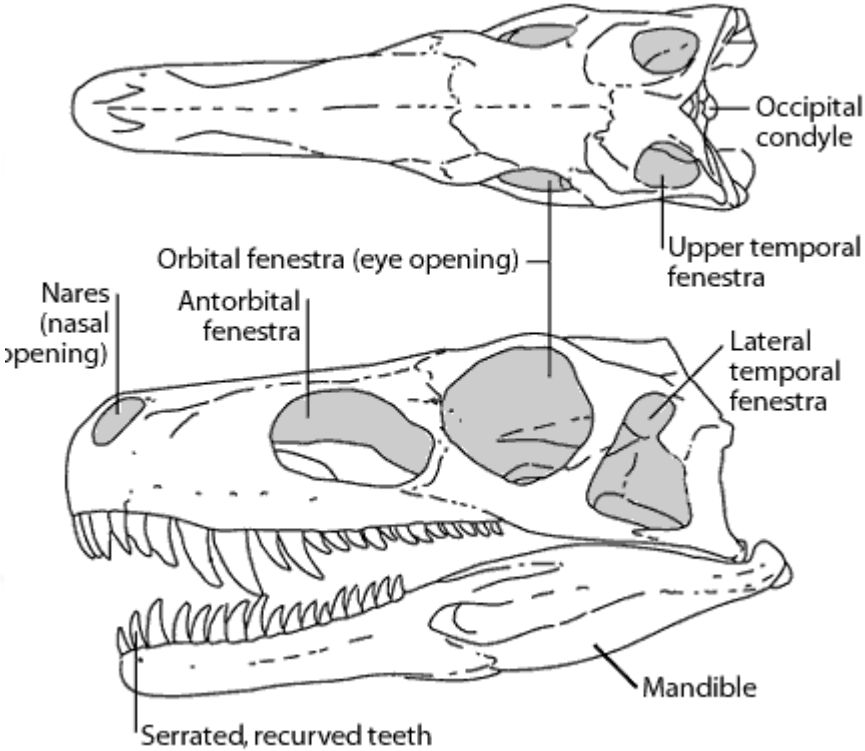
Herrerasaurus ischigualastensis (Reig, 1963)



Gentileza de Daniel Banchero

En 1960 y a partir del hallazgo de gran parte de un esqueleto articulado, desde las primeras vértebras dorsales hasta la cola completa, y de otros materiales aislados, Reig describió este dinosaurio en 1963.

CRANEO DE *HERRERASAURUS ISCHIGUALASTENSIS*



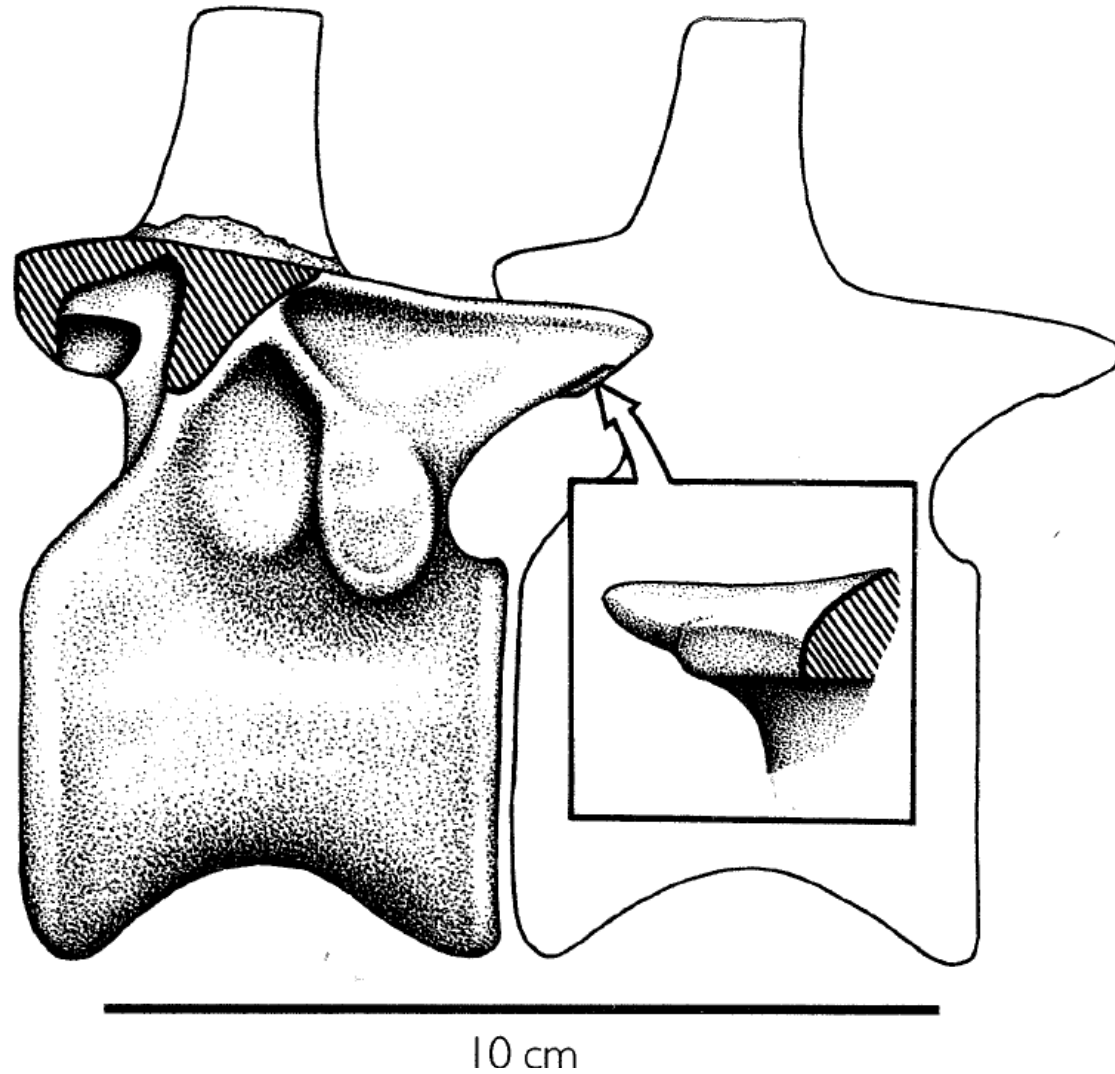
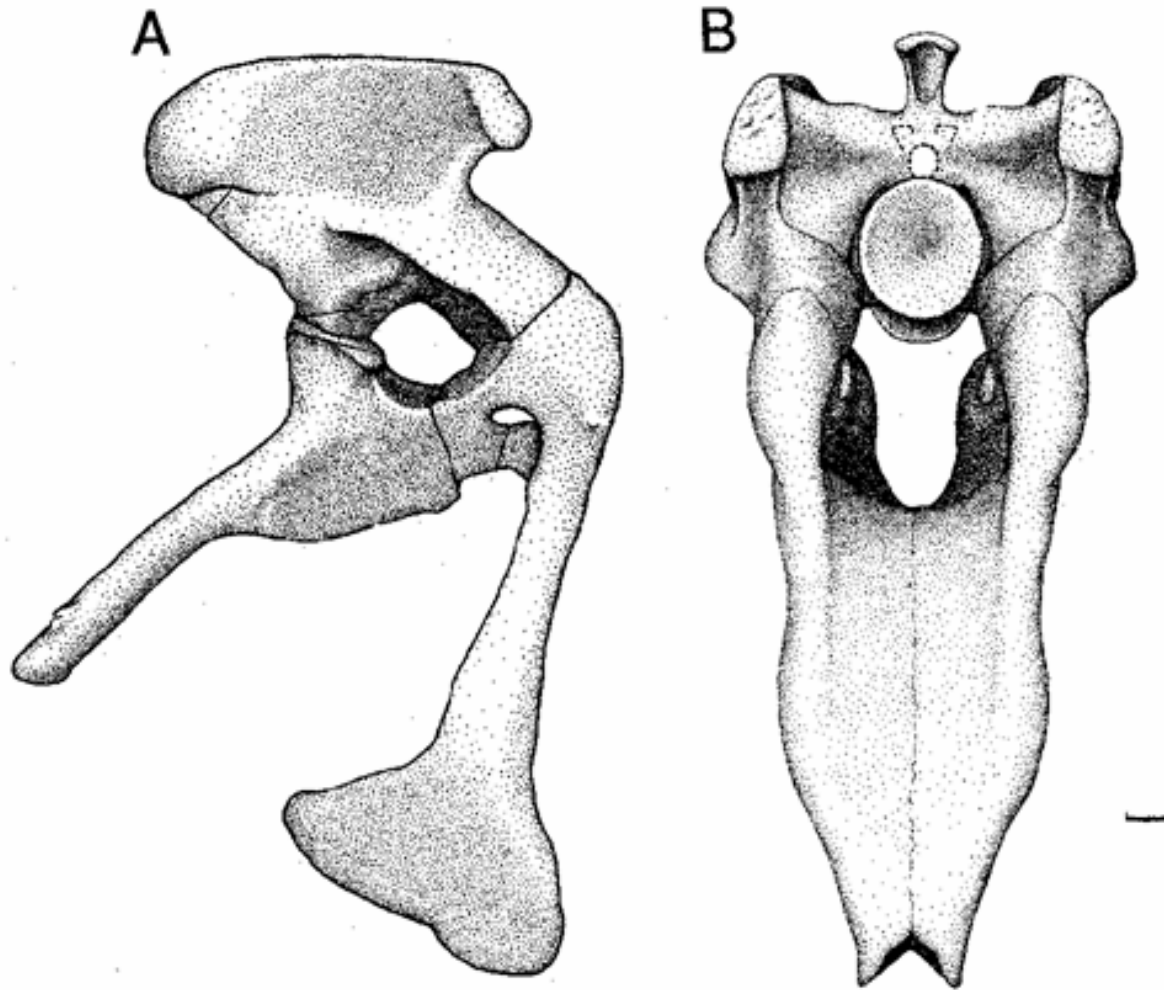
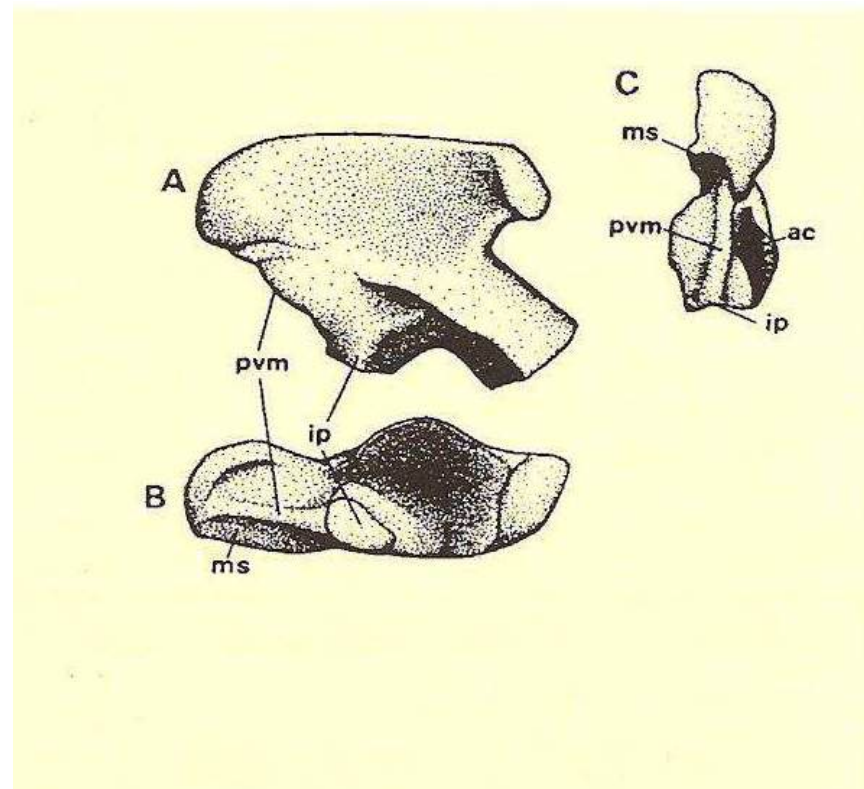


Figure III.2. (a) Dorsal lateral vertebrae of *Herrerasaurus* indicating the extra hyposphene–hypantrum articulations. (b) Hypantrum in medial view. (c) Twisted thumb (digit I of the hand).

ACETABULO PERFORADO DE *H. ISCHIGUALASTENSIS*

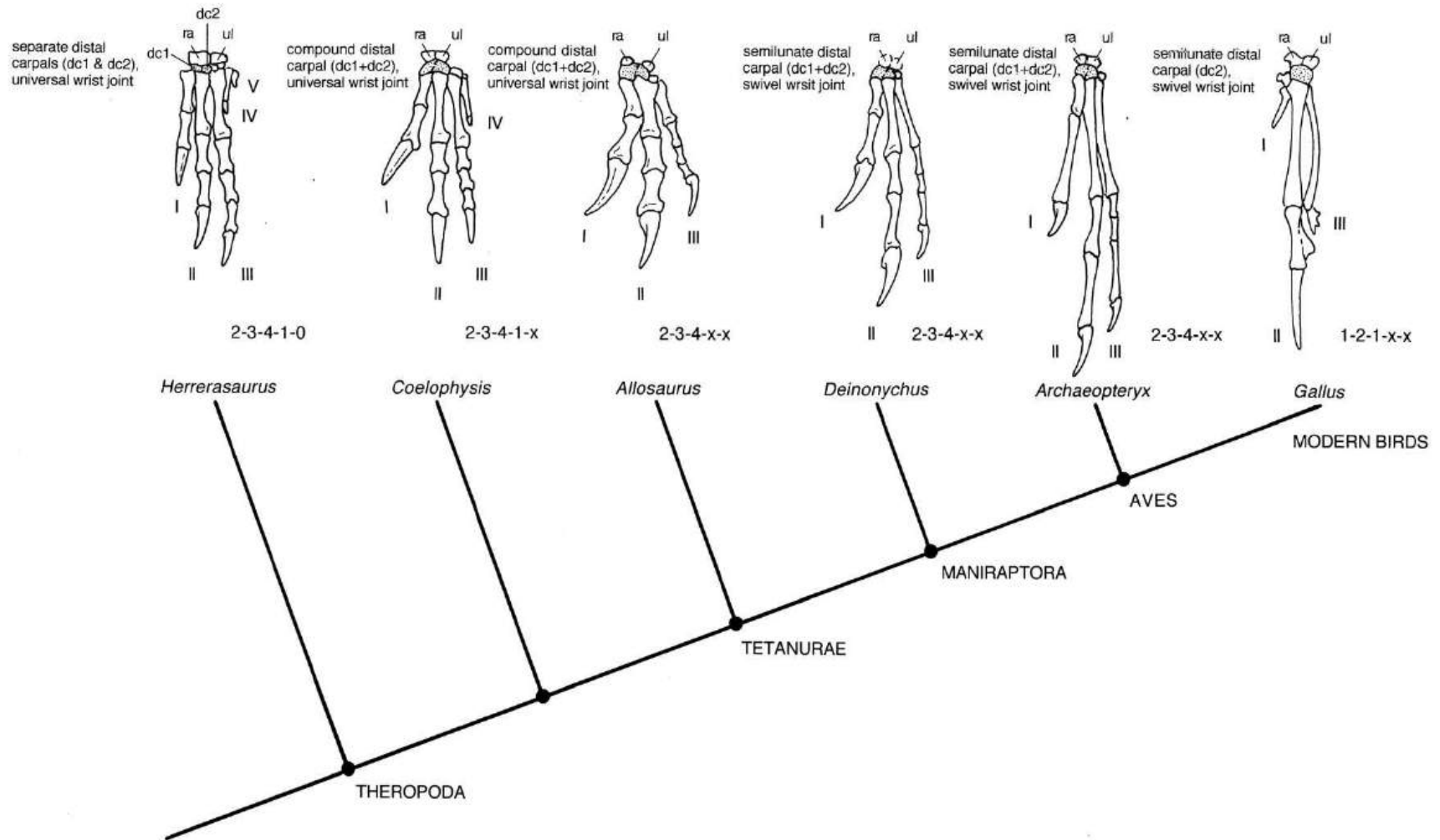


H. ischigualastensis evidencia rasgos plesiomórficos de Archosauria como la presencia de sólo dos vértebras en el sacro y ausencia de *fossa brevis* (cavidad que aloja al músculo *Caudifemoralis brevis*, un retractor femoral), en la parte postero-inferior del ilión.



Igualmente, el ilión no presenta el proceso preacetabular característico de los dinosaurios, y el pedúnculo púbico se proyecta de manera plesiomórfica respecto a dinosaurios más derivados. No obstante, *Herrerasaurus* presenta el acetábulo perforado, un rasgo de la cadera característico de dinosaurio, además de otros rasgos que lo definen como un dinosaurio, probablemente un terópodo basal.

Herrerasaurus es considerado un dinosaurio ancestral no sólo por su rasgo de antigüedad sino también porque desde el punto de vista estructural presenta características primitivas, como por ejemplo, la presencia de cinco dígitos en la extremidad anterior. Los dinosaurios más tardíos presentan disminución digital.

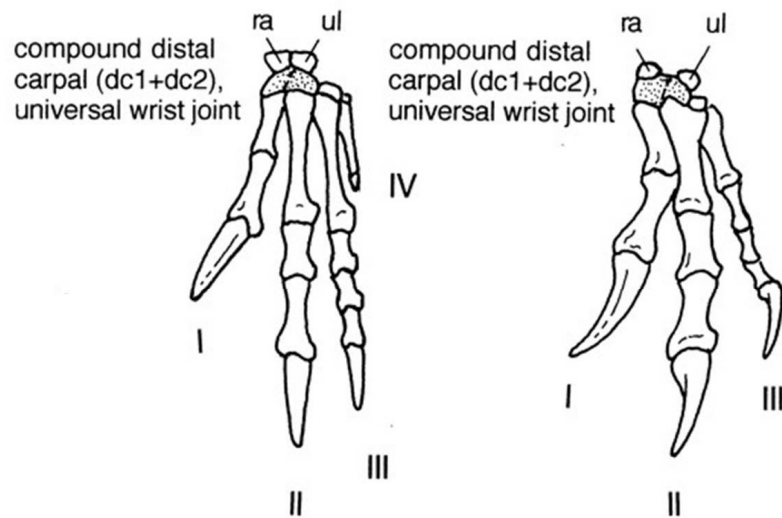




2-3-4-1-0

La reducción digital en los dinosaurios probablemente obedece al cambio en la estrategia locomotora de este linaje, que pasa de una estrategia cuadrúpeda a una estrategia bípeda, en que las extremidades anteriores dejan de ser utilizadas para la locomoción y pasan a ser utilizadas en el esfuerzo de caza para atrapar la presa.

Este cambio en el uso de las extremidades anteriores de los dinosaurios, incidió en que los dígitos IV y V se redujeron notablemente y finalmente desaparecen en dinosaurios del período Jurásico.



2-3-4-1-x

2-3-4-x-x

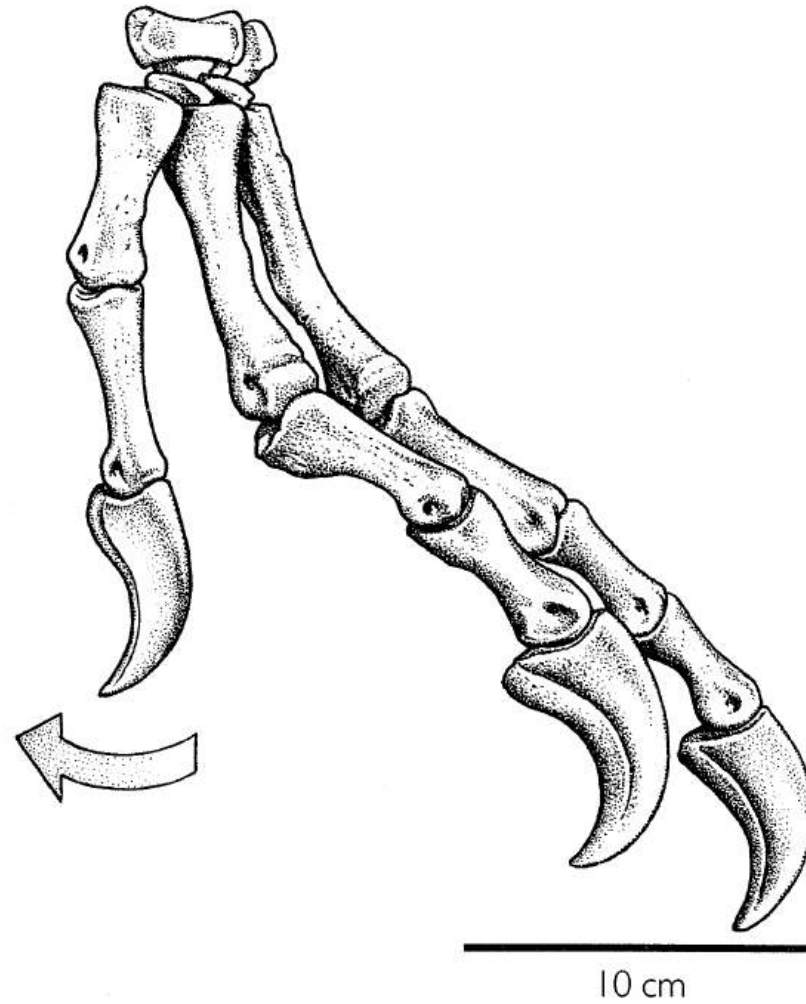
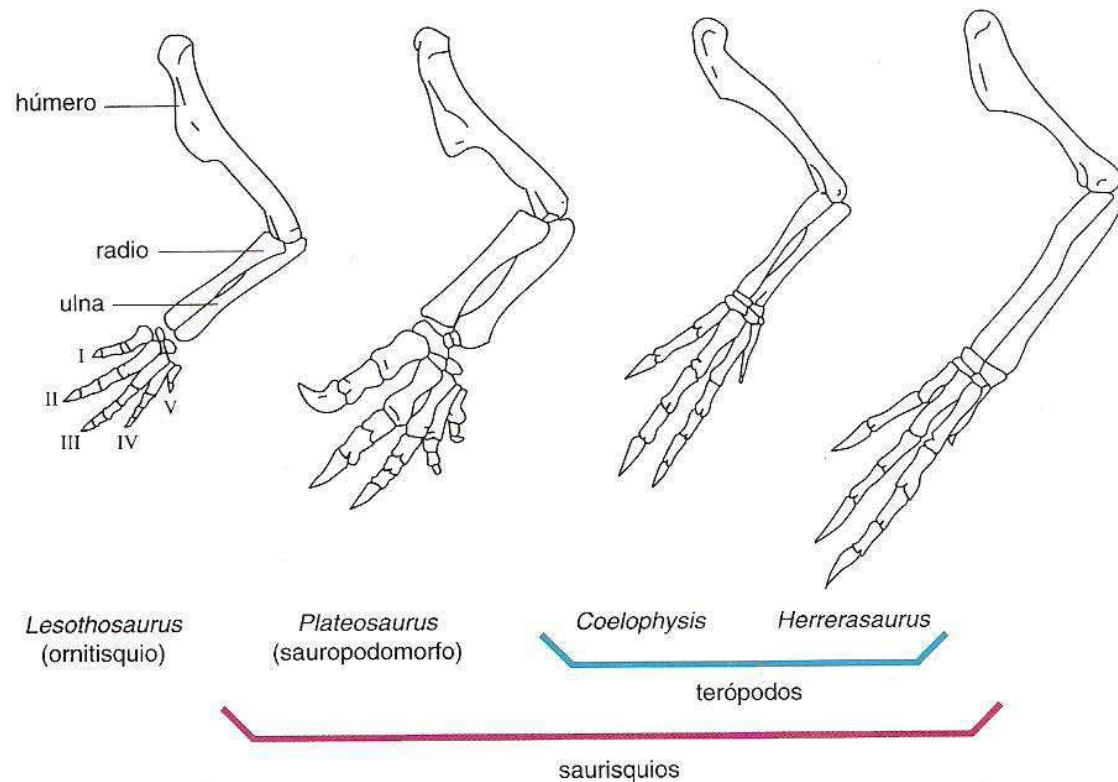


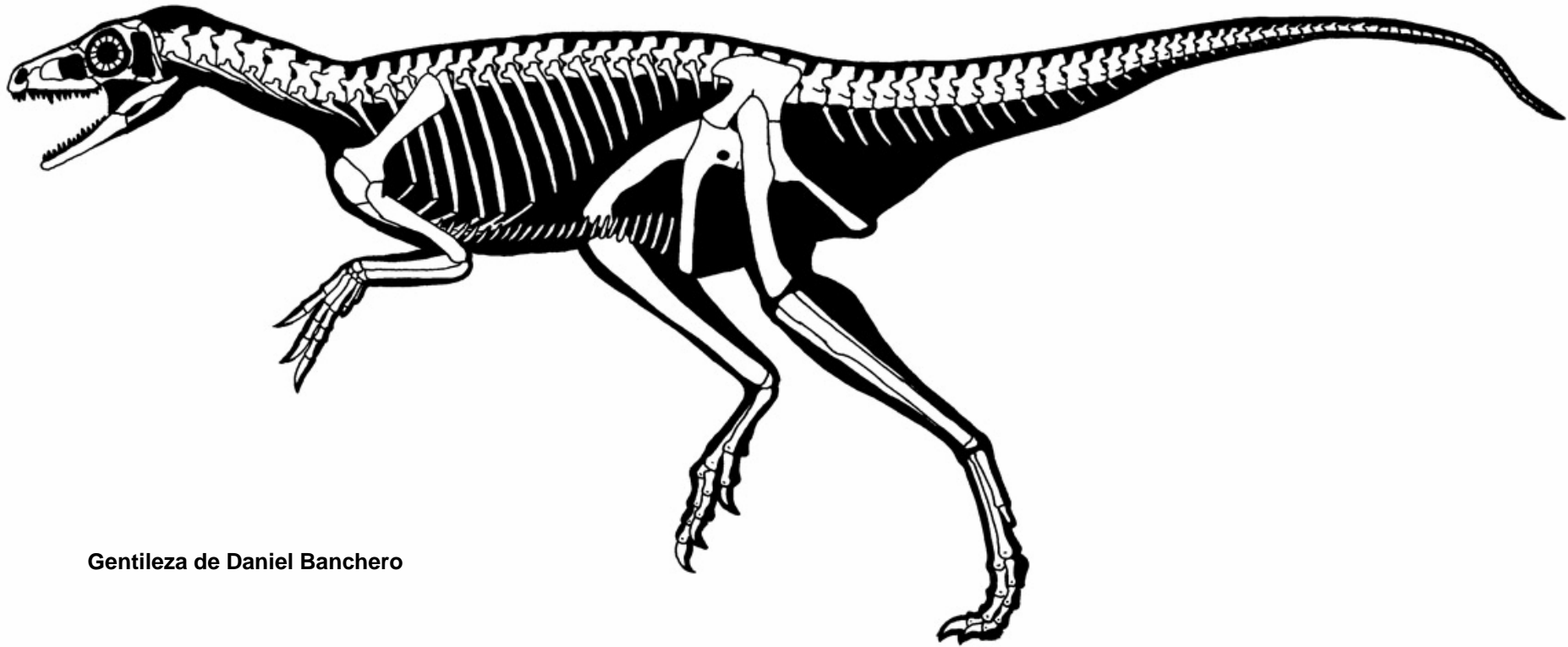
Figure III.2. (a) Dorsal lateral vertebrae of *Herrerasaurus* indicating the extra hyposphene–hypantrum articulations. (b) Hypantrum in medial view. (c) Twisted thumb (digit I of the hand).



Los dedos centrales de la mano de *Herrerasaurus* terminan en grandes garras marcadamente curvas, semejantes a las que las aves rapaces presentan en sus pies. Las garras eran flexionadas por músculos que se insertaban en prominentes tubérculos proximoventrales. Los dedos externos, atrofiados, eran inútiles en la manipulación. Cada uno de estos detalles anatómicos concuerda con los que exhiben otros terópodos primitivos, como *Coelophysis*, a la par que diferencian a *Herrerasaurus* de ornitisquios y saurisquios sauropodomorfos, en los cuales las manos son más cortas y la atrofia de los dedos externos no es tan marcada.



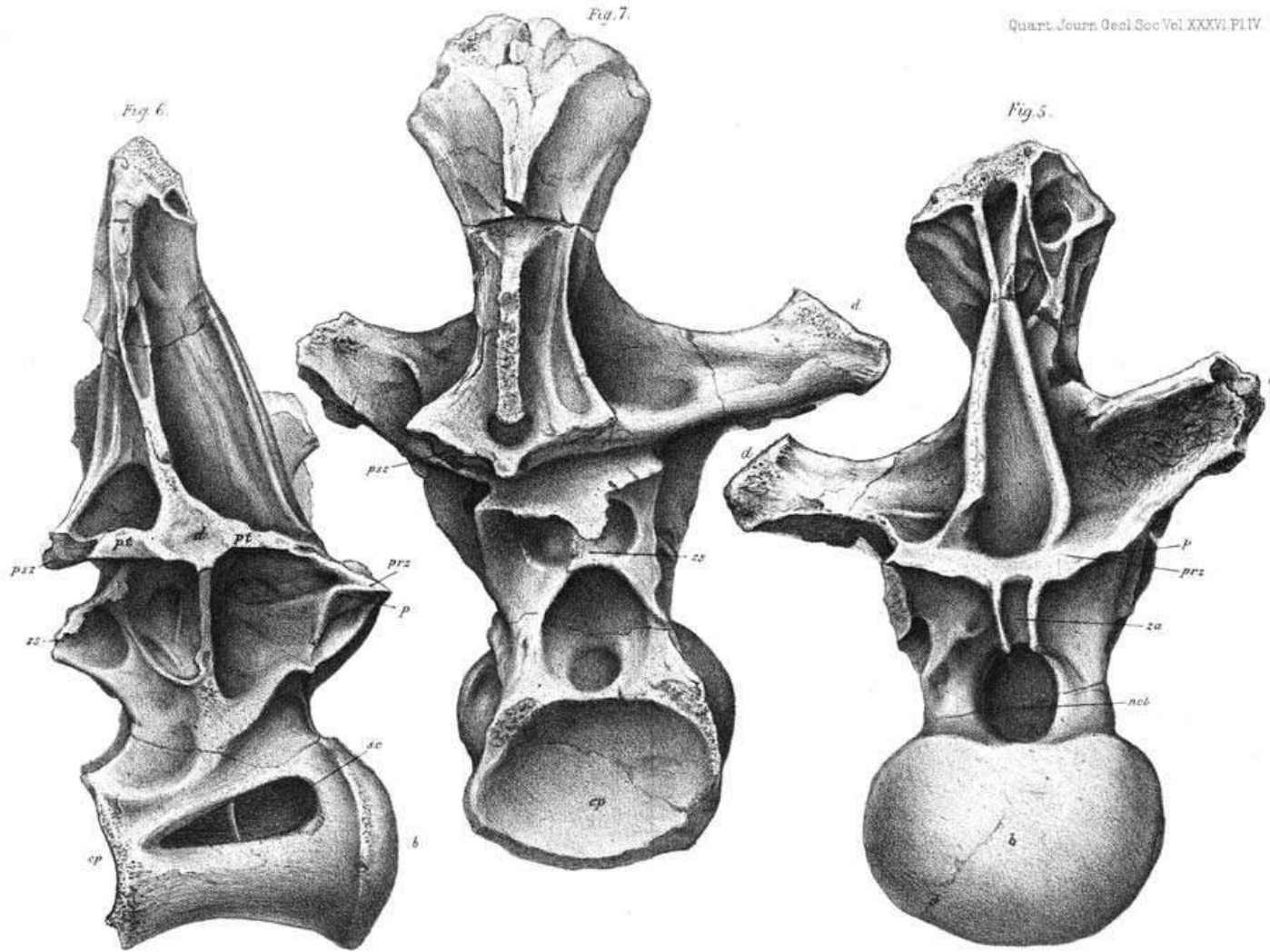
Eoraptor lunensis (Sereno et. al., 1993)



Gentileza de Daniel Banchemo

Eoraptor es un género representado por una única especie de dinosaurio saurisquio, terópodo, que vivió en el Triásico Superior (230 y 225 millones de años), en Argentina. Medía aproximadamente 1 metro de longitud y 30 cm. de altura, con un peso estimado de 9 kilos. Poseía extremidades delanteras más bien largas, manos provistas de cinco dedos (con dos de ellos vestigiales), patas adaptadas para la velocidad con 4 dedos, una cola que al correr se mantenía recta equilibrando la parte delantera de su cuerpo.

Herrerasaurus y *Eoraptor* comparten con eusaurisquia la presencia de articulaciones accesorias hyposfeno-hypantro en las vertebrae dorsales

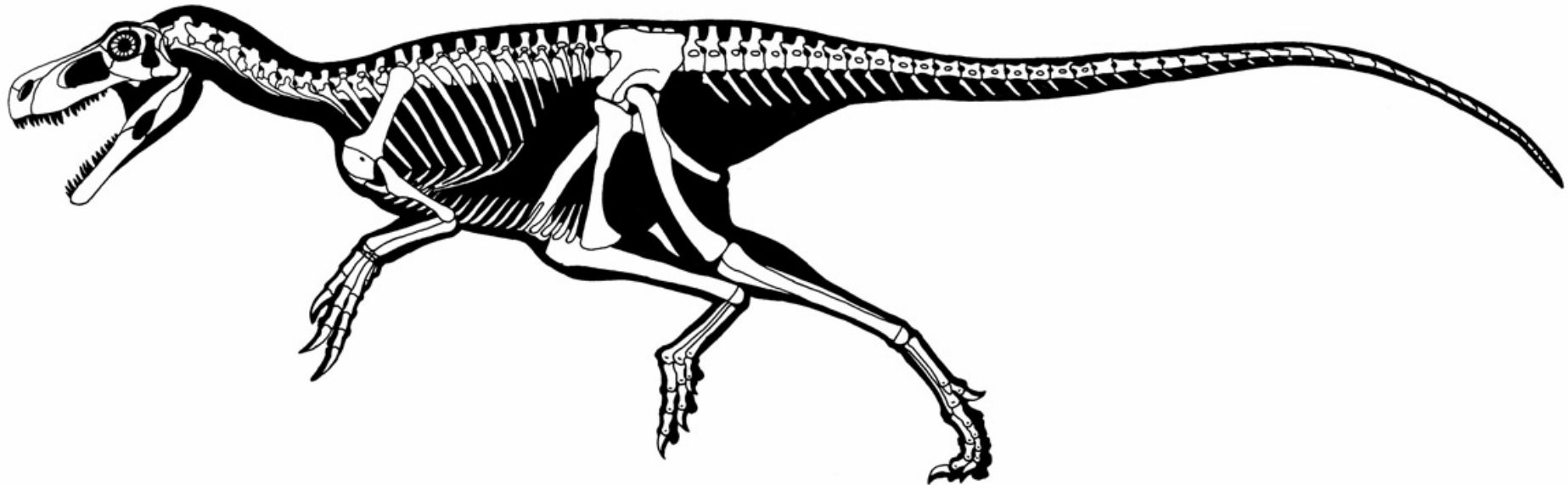


C. Bergey lith.

VERTEBRÆ OF ORNITHOPSIS

Hankens imp.

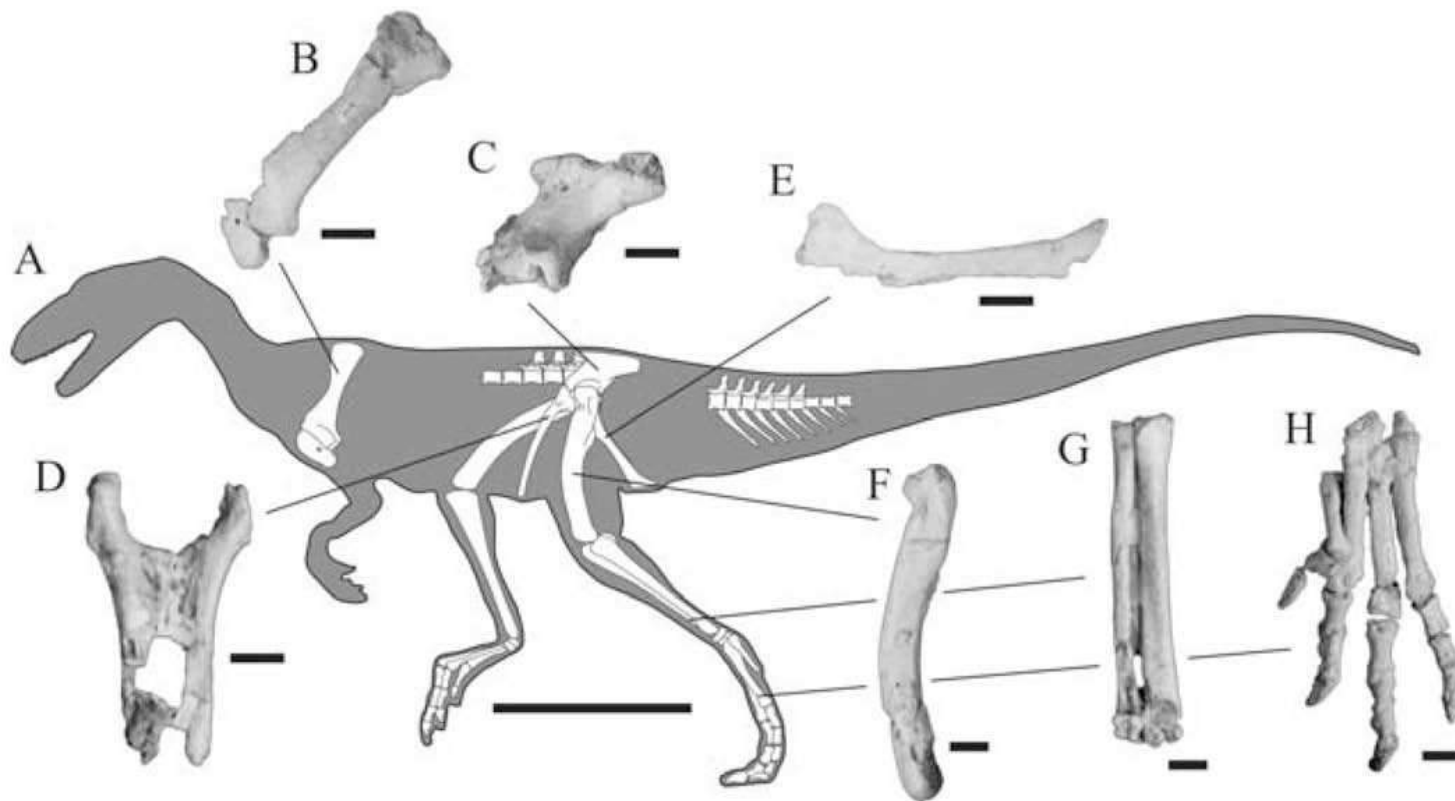
Staurikosaurus pricei [Colbert, 1970]



Gentileza de Daniel Banchemo

A estos ejemplares fósiles debemos agregar a *Staurikosaurus pricei*, un dinosaurio del período Triásico (225-231 millones de años) de la Formación Santa María en Río Grande do Sul en Brasil. Se piensa que este dinosaurio pueda ser el más antiguo de que se tiene referencia.

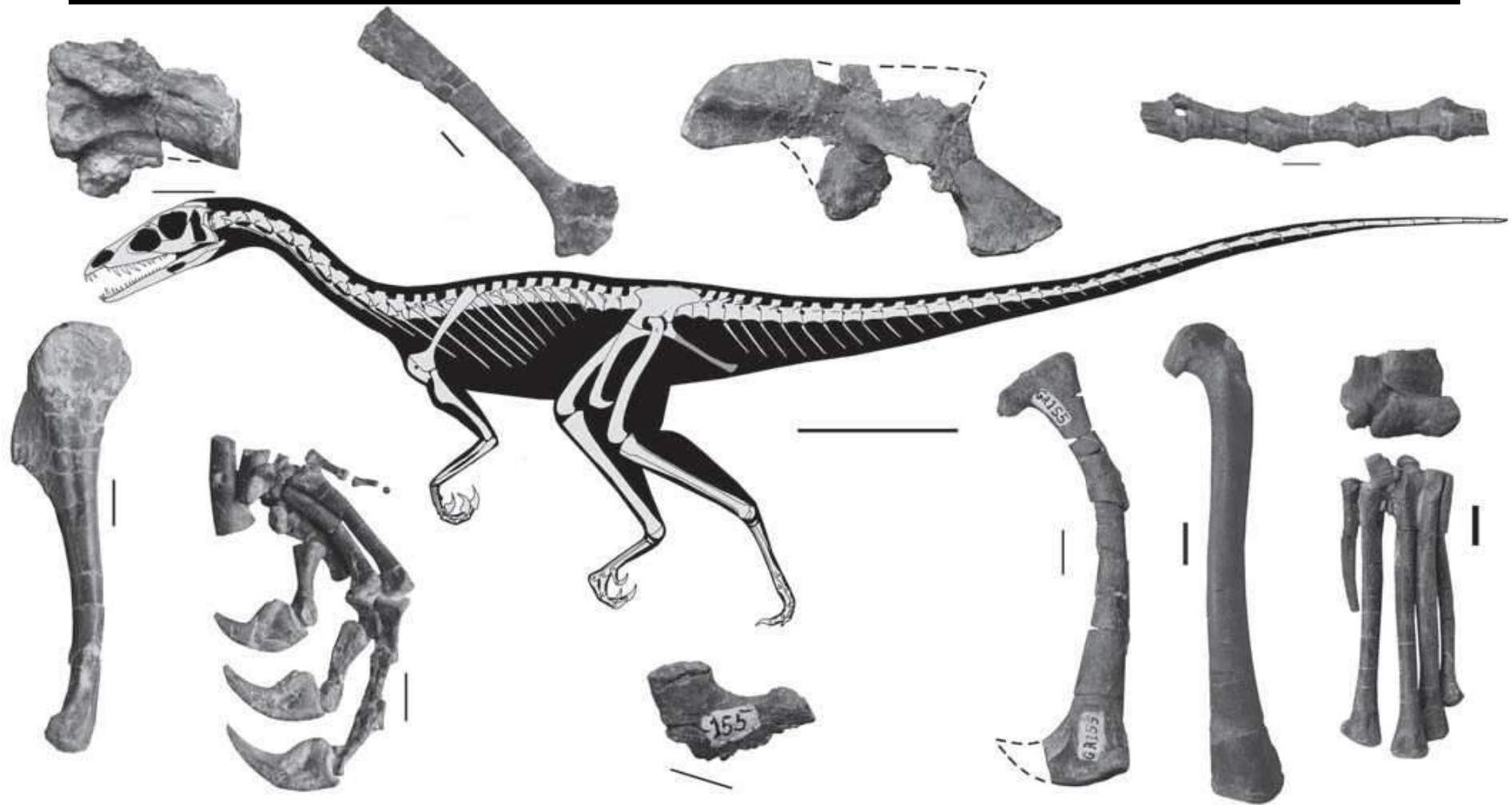
Guaibasaurus candelariensis (Bonaparte et al., 1998)



(Bonaparte et al., (2007) señalaron semejanzas importantes entre *Saturnalia* y el primitivo saurisquio *Guaibasaurus candelariensis* (Bonaparte et al., 1998), ubicando a ambos en la Familia Guaibasauridae. Al igual que Langer, Bonaparte refirió que *Saturnalia* podría corresponder a un miembro muy basal de Sauropodomorpha o bien formar parte del linaje que dio origen a los sauropodomorfos y a los terópodos. De hecho, Bonaparte consideró que *Saturnalia* era en algunos aspectos más parecido a los terópodos que a los sauropodomorfos.

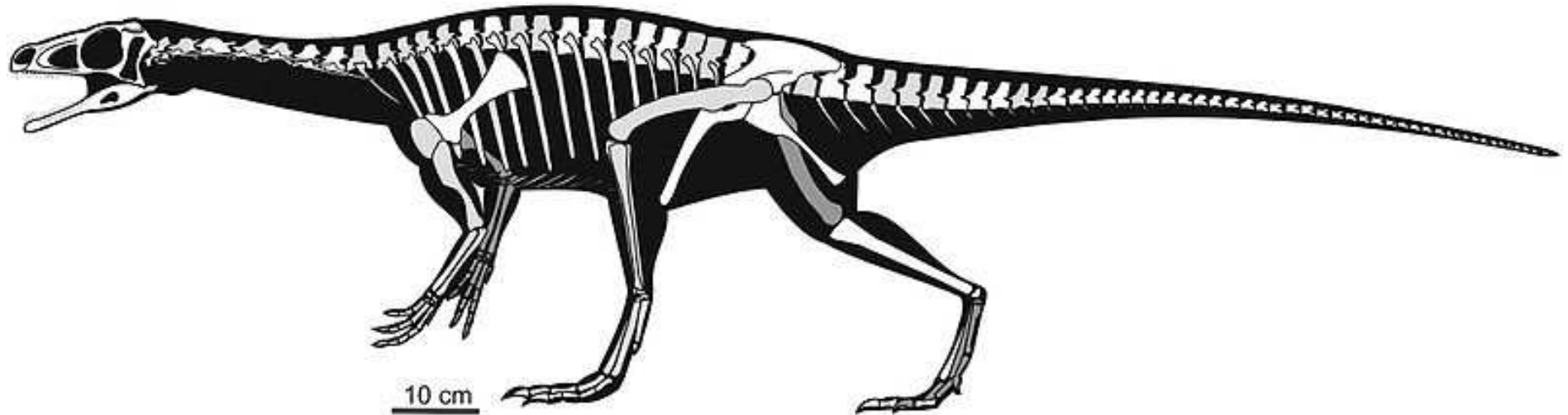
Por su parte, *G. candelariensis*, corresponde a un saurisquio basal que vivió entre unos 227 a 220 millones de años (Carniano) en la localidad de Candelaria, Río Grande do Sul, Brasil.

Tawa hallae (Nesbitt et al., 2009)



Tawa hallae, un terópodo de hace unos 214 m.a.(Triásico Superior, Noriano), y que indica de manera concluyente que la dispersión de los dinosaurios sudamericanos y basales para el clado Theropoda, se produjo tempranamente en el período Triásico, a partir de unos 228 millones de años. La relación filogenética entre *T. hallae* y los dinosaurios del sur del continente americano, considerados basales dentro del clado Theropoda, resulta sorprendente y probatoria de que esté nuevo género encontrado está estrechamente relacionado con los géneros del Sur a través de un ancestro común, a pesar de haber sido desenterrado en una cantera de Nuevo México (Norteamérica), aspecto que habla de una dispersión amplia y temprana del linaje.

Panphagia protos (Martínez & Alcober, 2009)



El hallazgo de *Panphagia protos* (Martínez & Alcober 2009), un Sauropodomorpha (von Huene, 1932) basal de Neuquén, Argentina, datado en aproximadamente unos 228 millones de años (Triásico Superior, Carniano), viene a complementar de manera importante el núcleo evolutivo de base sobre el cual se piensa pudieron haberse diversificado los distintos linajes dentro de Dinosauria.

Resulta interesante notar que *Panphagia*, el más antiguo dinosaurio sauropodomorfo encontrado hasta la fecha, aporta aún más antecedentes sobre la diversificación de los dinosaurios y ahora, interesantemente, sobre la divergencia de saurisquios en Theropoda y Sauropodomorpha, dos linajes importantes en el estudio de los dinosaurios.

Saturnalia tupiniquim (Langer et al., 1999)

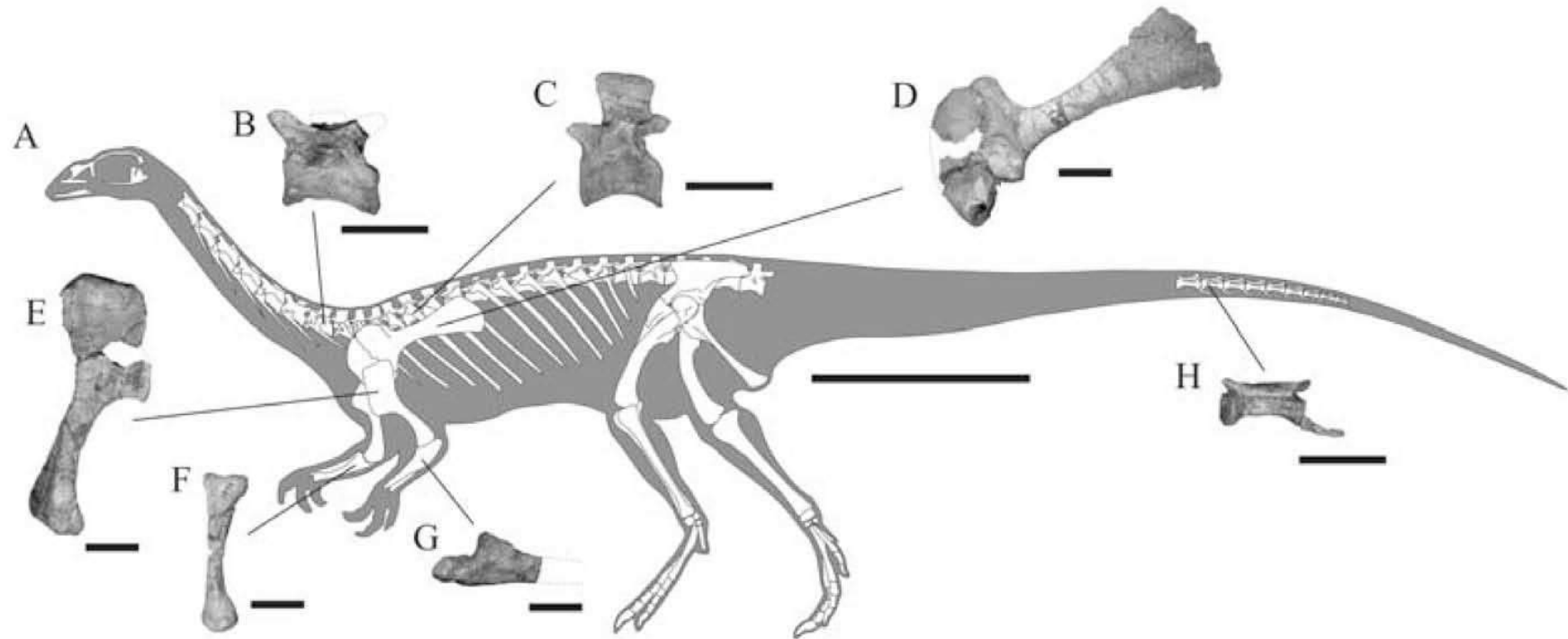
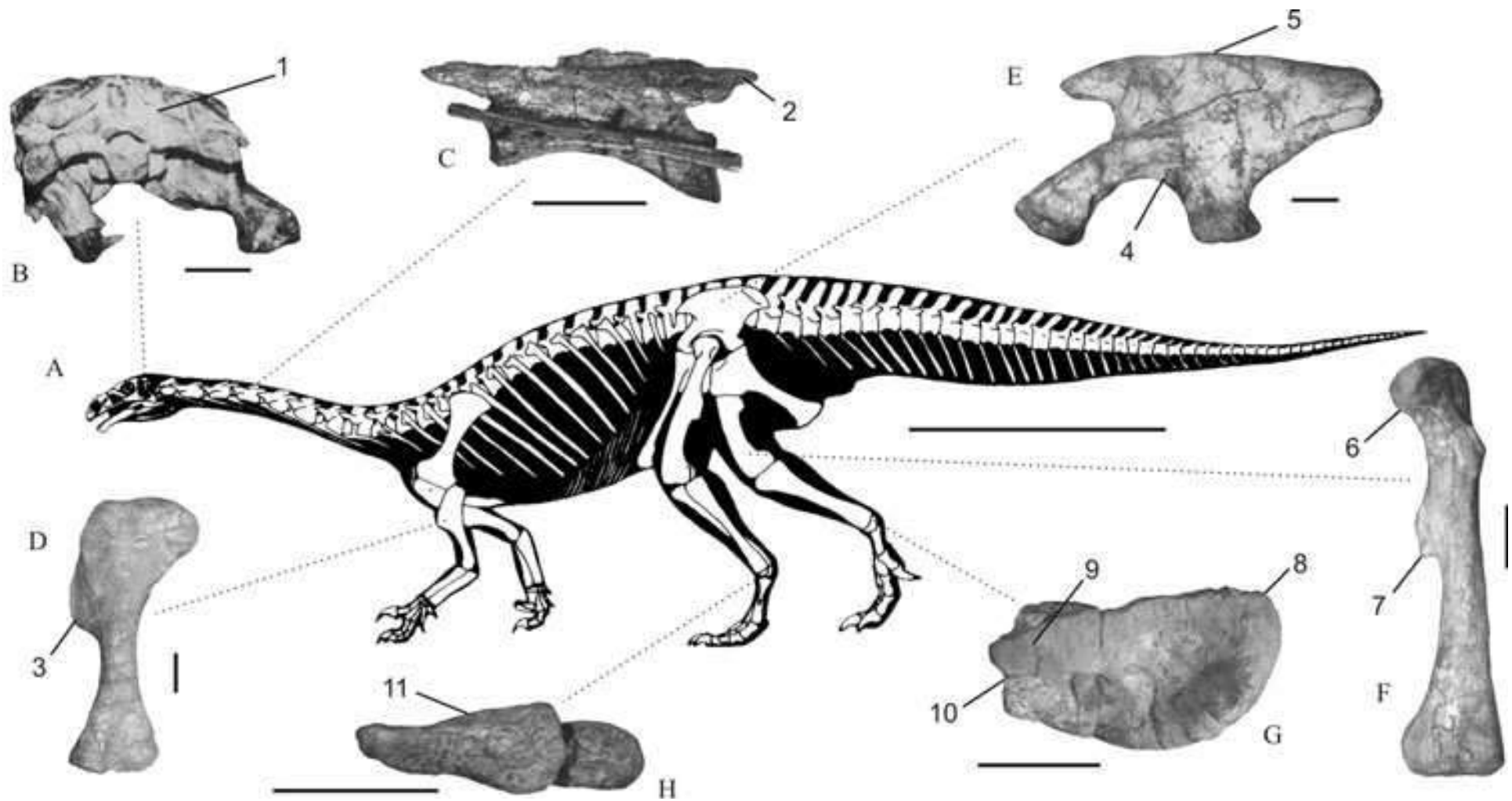


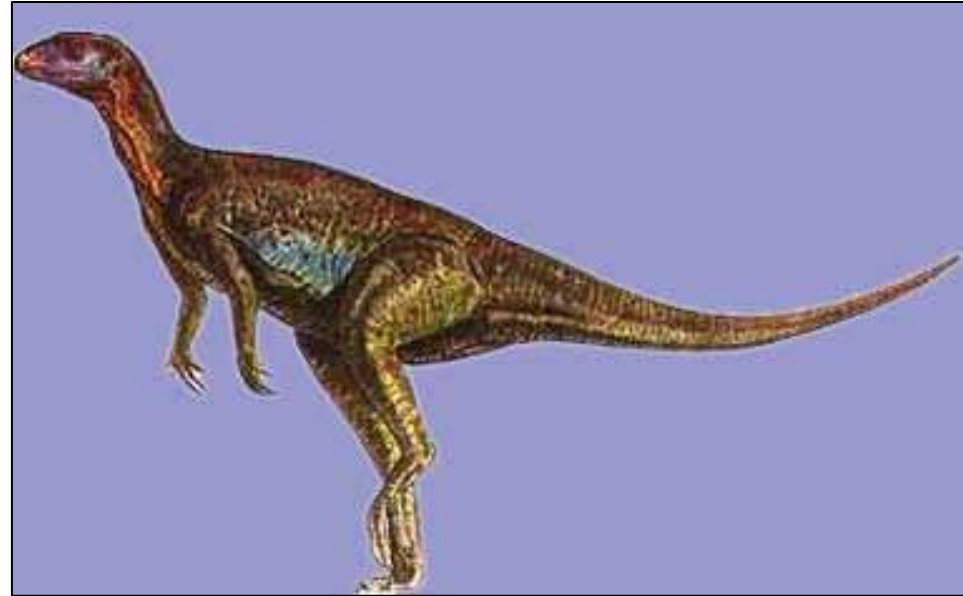
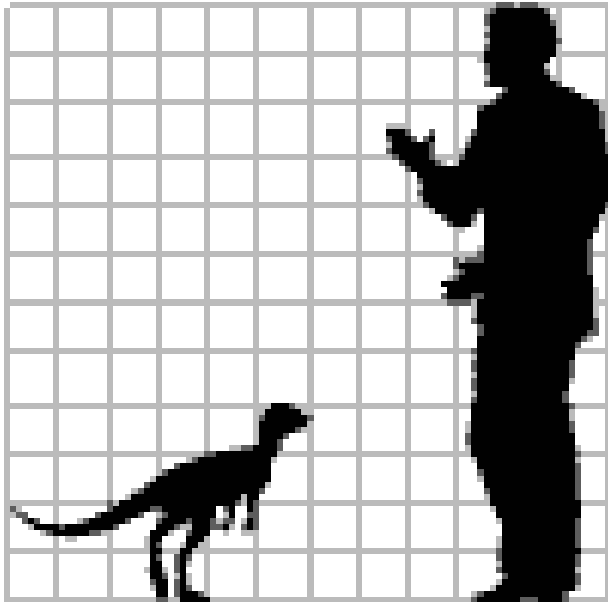
Figure 3 Skeletal reconstruction of *Saturnalia tupiniquim*. **A**, preserved bones on shaded outline; **B**, 8th cervical vertebra in lateral aspect; **C**, 4th trunk vertebra in lateral aspect; **D**, right scapulocoracoid (reversed) in lateral aspect; **E**, right humerus in lateral aspect; **F**, right radius in medial aspect; **G**, right ulna in lateral aspect; **H**, distal caudal vertebra in lateral aspect. **B–D, H** based on MCP 3845-PV and **E–G** based on MCP 3846-PV. Scale bars: **A** = 250 mm; **B–H** = 20 mm.

Aún dentro de los Sauropodomorpha, debemos considerar a *Saturnalia tupiniquim* (Langer et al., 1999), un dinosaurio que vivió hace unos 223 millones de años (Carniano) en Sudamérica. Sus restos fueron colectados en la Formación Santa María de Río Grande do Sul, Brasil. Era un pequeño dinosaurio de 1,50 m. de largo, unos 50 cm. de alto y probablemente unos 10 k. de peso.



The dinosaur *Plateosaurus engelhardti*. (A) Skeletal reconstruction (from Yates, 2003a), with indications of the better known apomorphic traits of Dinosauria. (B) Occipital view of the skull (from Galton, 1985a) indicating (1) a foramen-sized post-temporal fenestra. (C) Lateral view of a cervical vertebra, indicating (2) the presence of epiphyses. (D) Caudal view of the left humerus, indicating (3) a long deltopectoral crest. (E) Lateral view of the left ilium, indicating (4) an open acetabulum and (5) an arched dorsal margin. (F) Cranial view of the left femur, indicating (6) a femoral head inturned and distinctly offset from the shaft and (7) an asymmetrical fourth trochanter. (G) Proximal view of the left astragalus, indicating (8) an acute anteromedial corner, (9) a broader ascending process, and (10) a reduced fibular articulation. (H) Cranial view of the lateral distal tarsals, indicating (11) a proximally flat lateral distal tarsal. All figured material refers to the mounted skeletons (GPIT I and III) of the "Sauriersaal" at Institut für Geologie und Paläontologie, Tübingen (Weishampel & Westphal, 1986), except: B = SMNS 12949. Scale bars: A = 1 m; B-E, G-H = 5 cm; F = 10 cm.

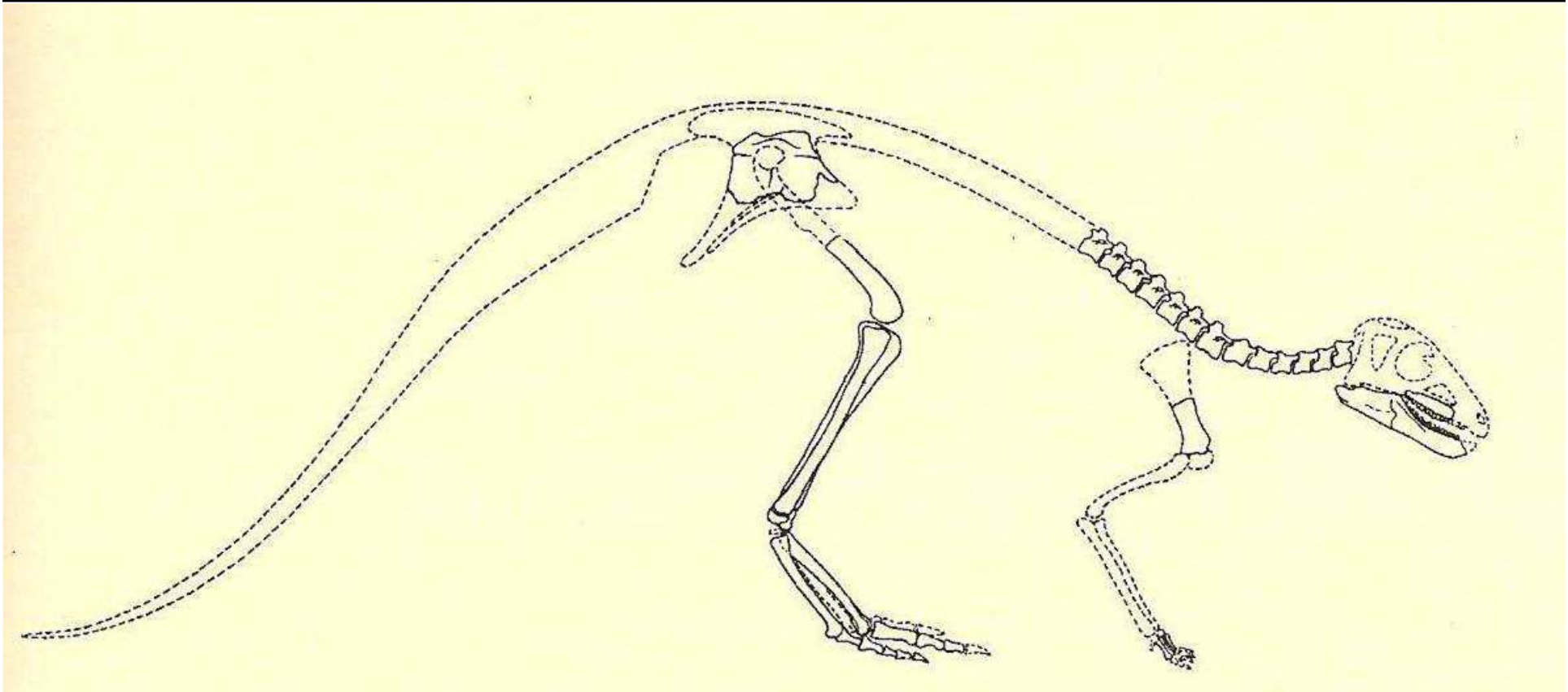
Pisanosaurus mertii (Casamiquela, 1967)



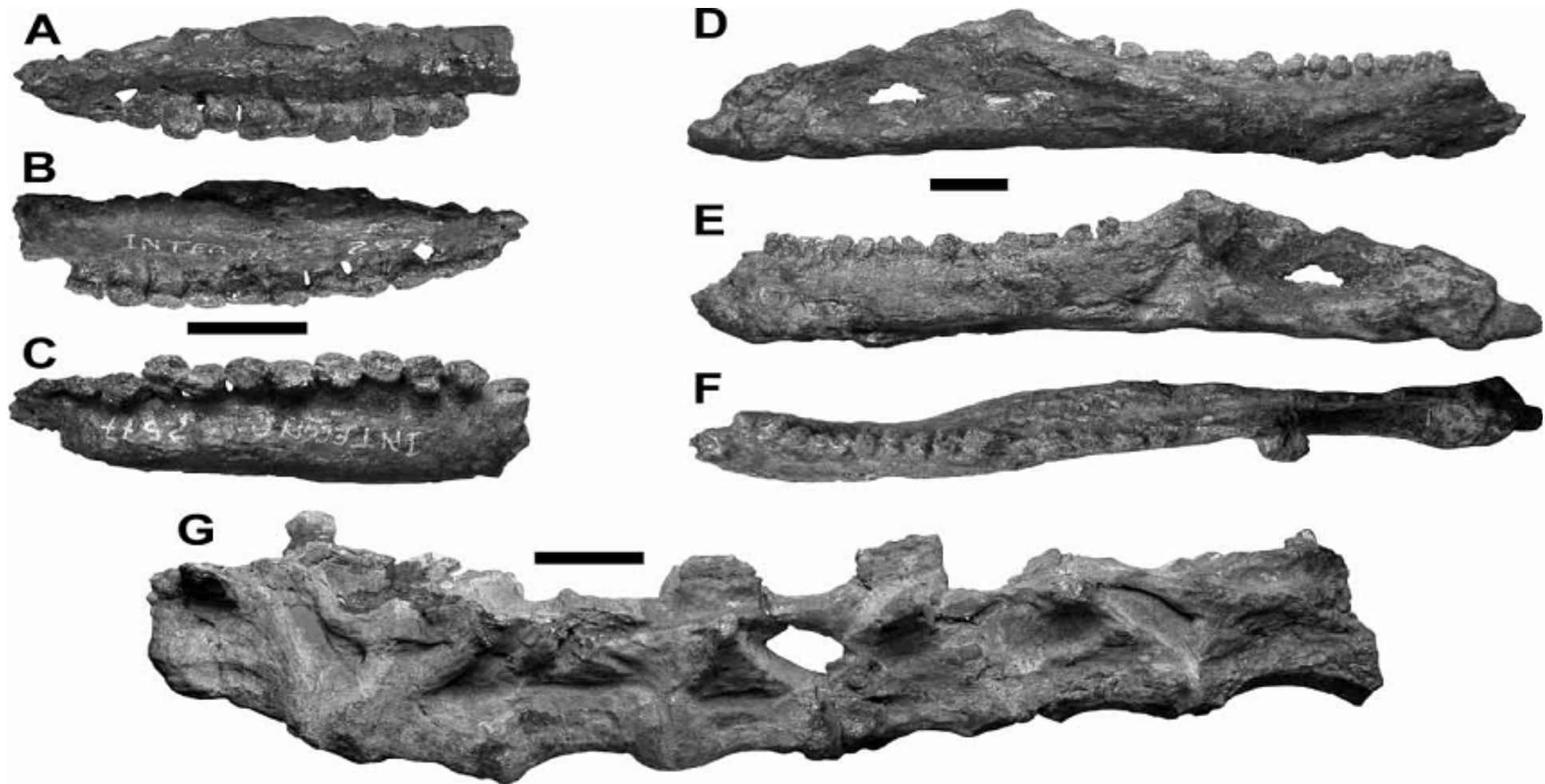
Entre los ornitischios, *Pisanosaurus* es el más antiguo conocido. Sus rasgos avanzados más sobresalientes se observan en el aparato masticador, provisto de “mejillas” resultantes del desplazamiento en dirección lingual de la hilera dental respecto a la superficie lateral de los huesos maxilar y dentario. Esto sugiere que *Pisanosaurus* poseía labios que impedían la pérdida del alimento por los lados de la boca. Los dientes son cilíndricos y forman una superficie de desgaste continua que debió de estar adaptada para masticar material vegetal fibroso.

Durante gran parte del Triásico prosperaron las coritospermas (*Dicroidium* y otros taxones afines), helechos de aspecto arbustivo y arborescente que habrían conformado parte sustancial de la dieta de *Pisanosaurus*.

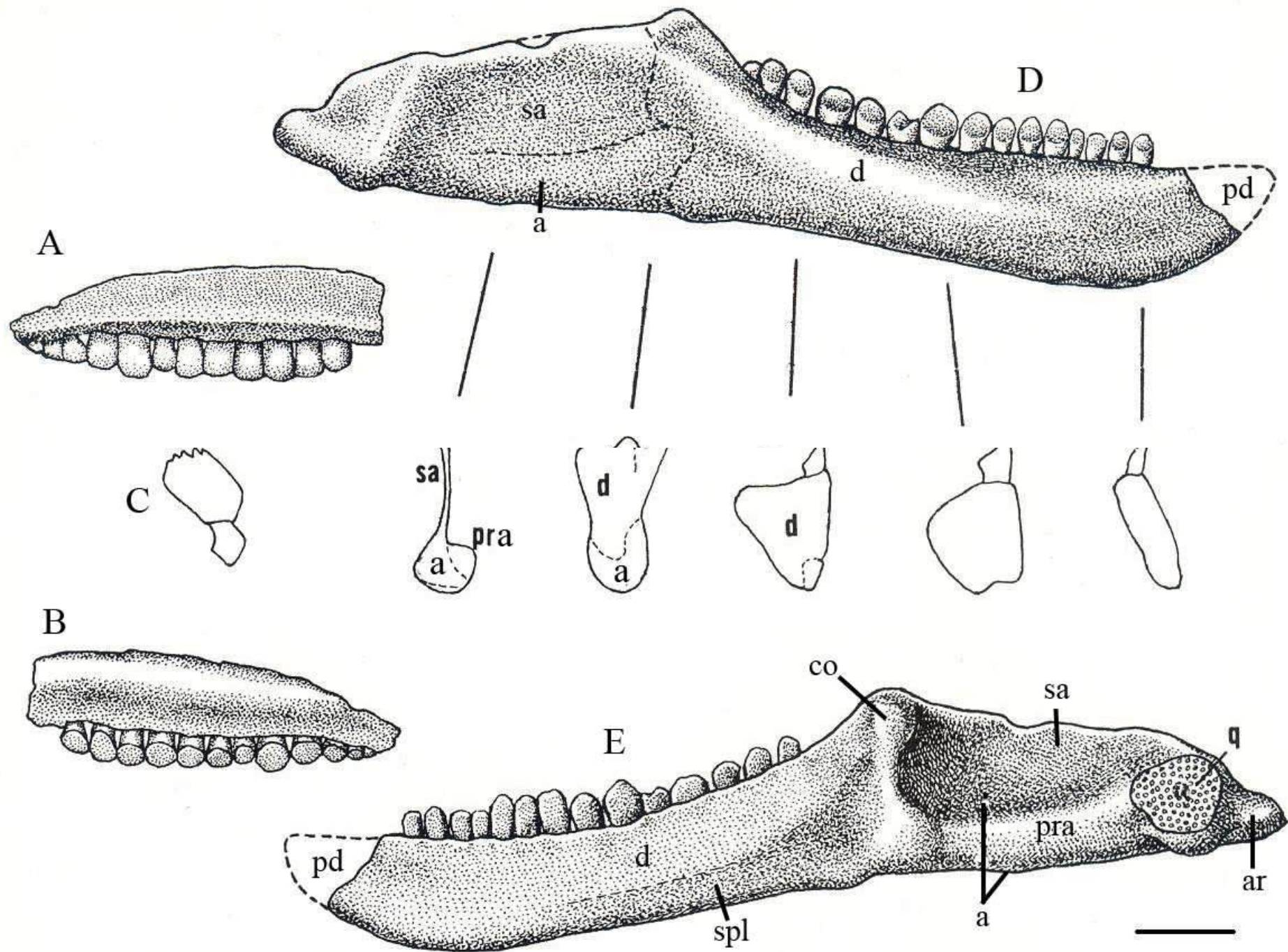
Los miembros posteriores de *Pisanosaurus* exhiben rasgos primitivos. Cabe, pues, inferir que *Pisanosaurus* ocupa una posición basal dentro de *Ornithischia*, y que los caracteres derivados de las mandíbulas los adquiriesen, por convergencia, ornitisquios más avanzados. Los huesos pelvianos no aclaran si el pubis de *Pisanosaurus* se orienta posteroventralmente (como en los restantes ornitisquios) o si se dirige hacia delante (como en saurisquios y arcosaurios más primitivos. Sin embargo, la presencia de *Pisanosaurus* en la Formación Ischigualasto indica que los ornitisquios transformaron rápidamente su aparato masticador, mientras que el locomotor retuvo una condición semejante a la de *Lagosuchus* y *Pseudolagosuchus*.

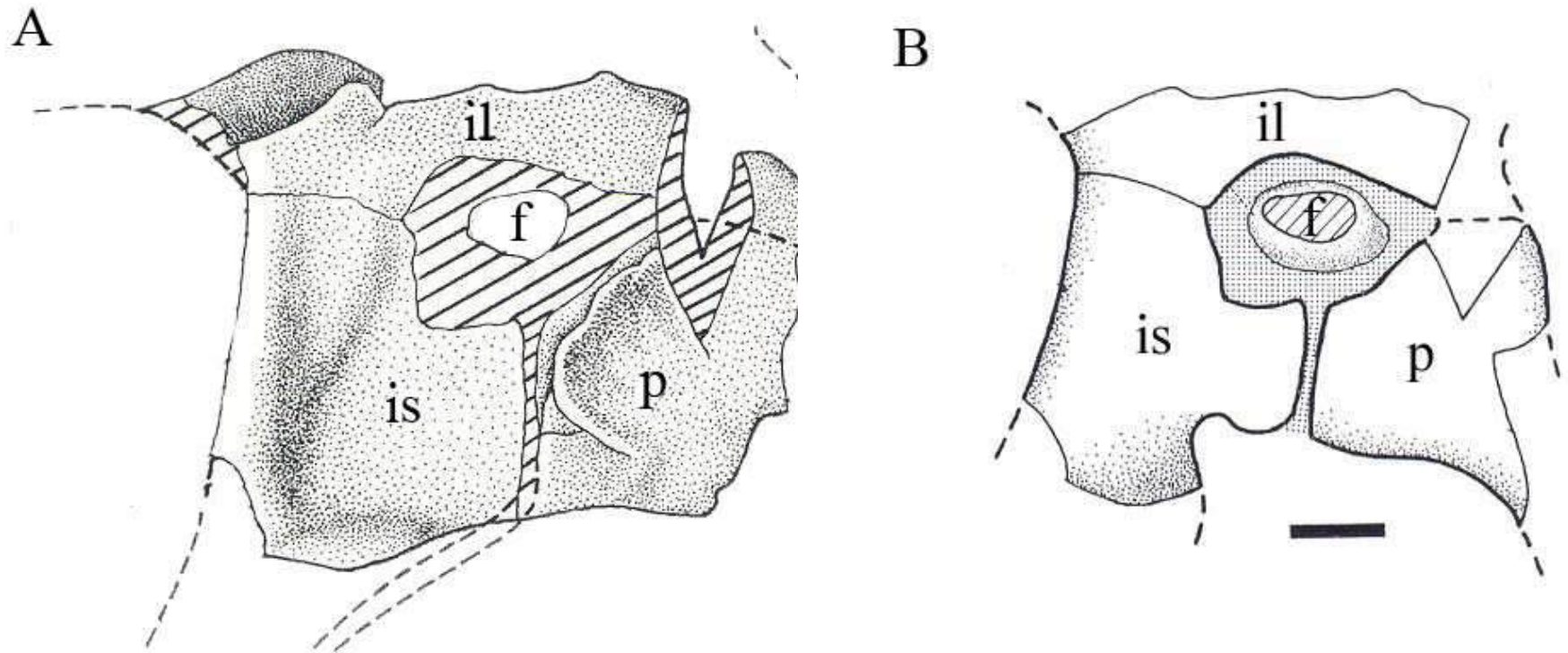


Reconstrucción de *Pisanosaurus mertii* a partir de los restos fósiles que de este animal se han encontrado. Tomado de Bonaparte.

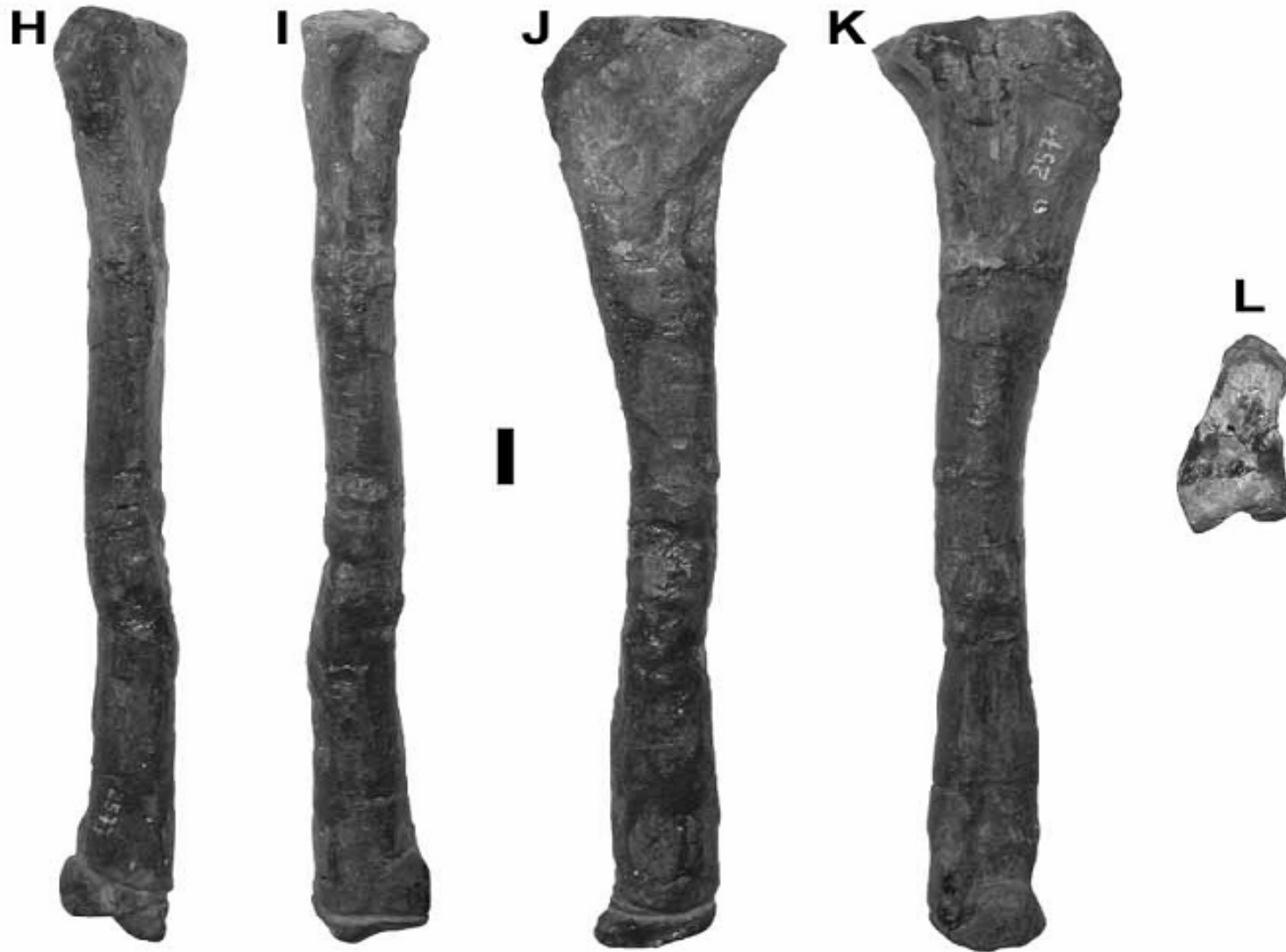


Selected elements of the holotype of *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. (A), lateral view of maxilla; (B), medial view of maxilla; (C), occlusal view of maxilla; (D), lateral view of right lower jaw; (E), medial view of left lower jaw; (F), occlusal view of right lower jaw; (G), dorsal vertebrae in lateral view; Scale bars equal 1 cm.

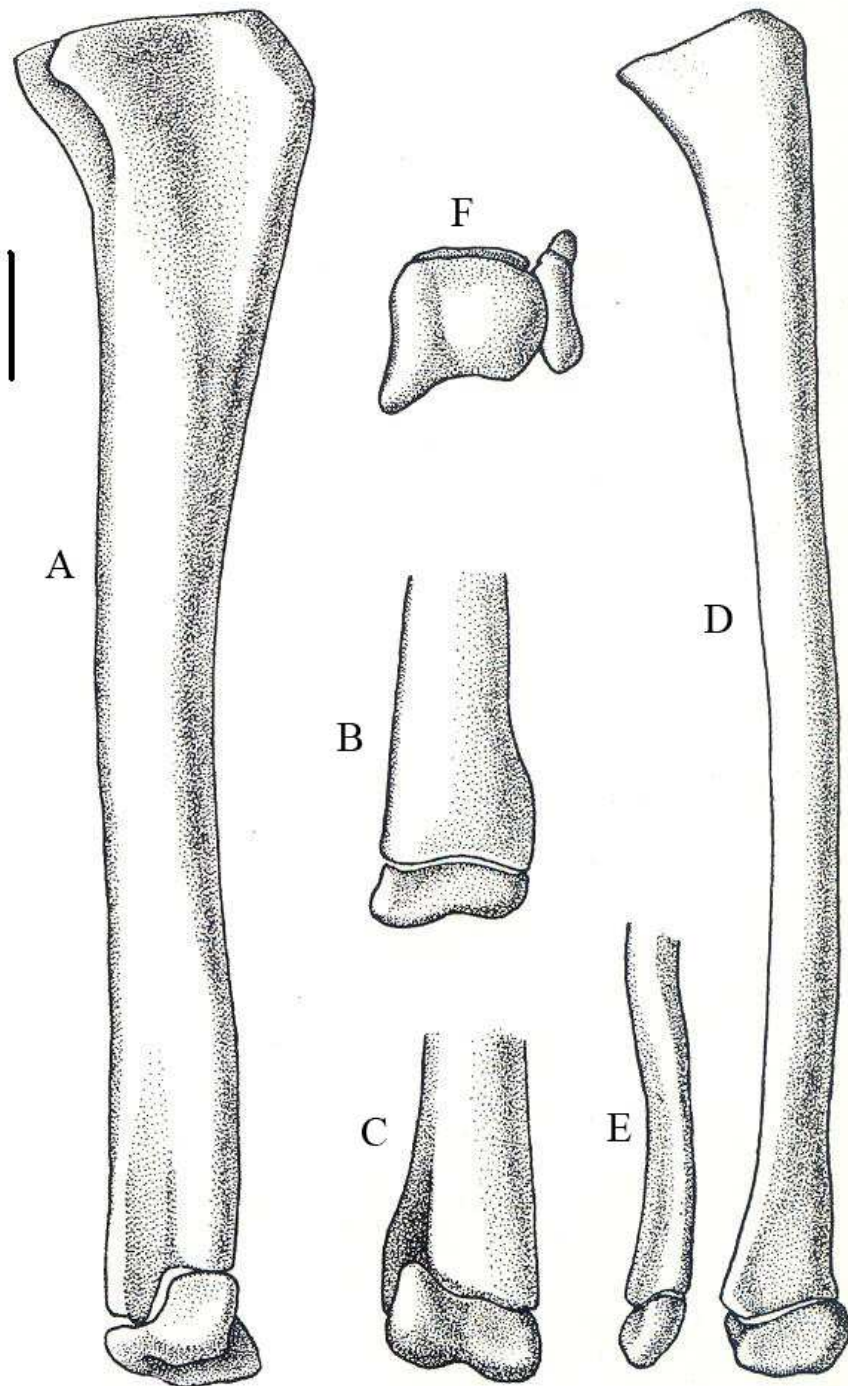




Pelvic impression of *Pisanosaurus mertii*. A, Bonaparte's (1976) illustration indicating a posteroventrally deflected pubis (dashed lines); B, Sereno's (1991) illustration indicating an anteroventrally deflected pubis. Abbreviations: f, femoral head; il, ilium; is, ischium; p, pubis. Scale bar = 1 cm. (A, modified from Bonaparte, 1976; B, modified from Sereno, 1991.)

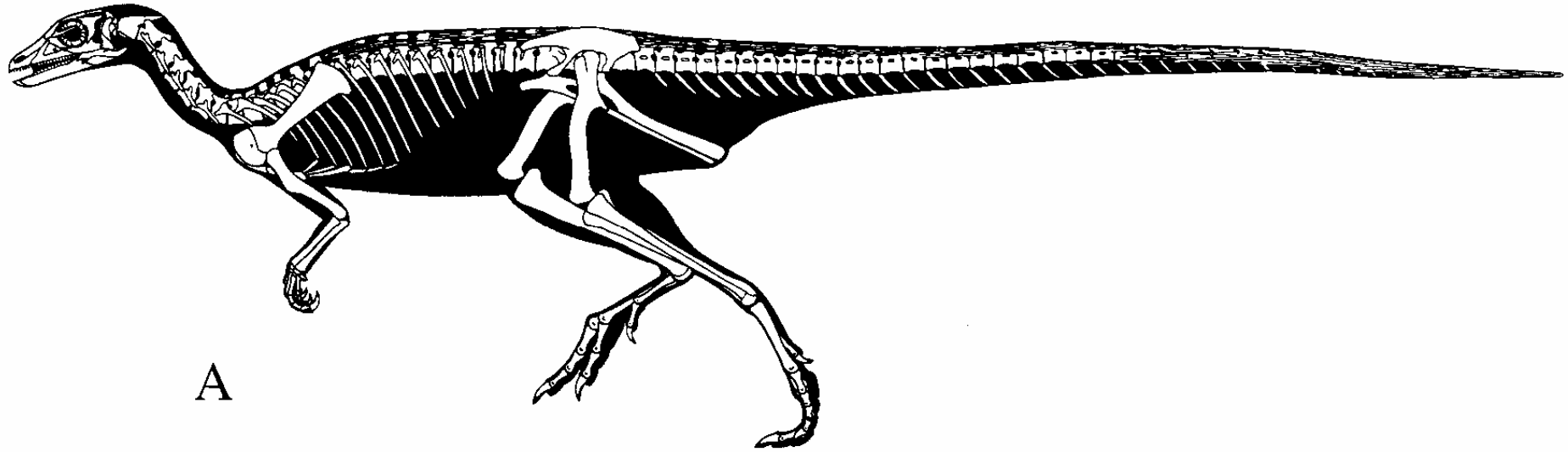


Selected elements of the holotype of *Pisanosaurus mertii* (PVL 2577) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. (H), anterior view of right tibia and astragalus; (I), posterior view of right tibia and astragalus; (J), medial view of right tibia and astragalus; (K), lateral view of right tibia and astragalus; (L), proximal view of right tibia. Scale bars equal 1 cm.



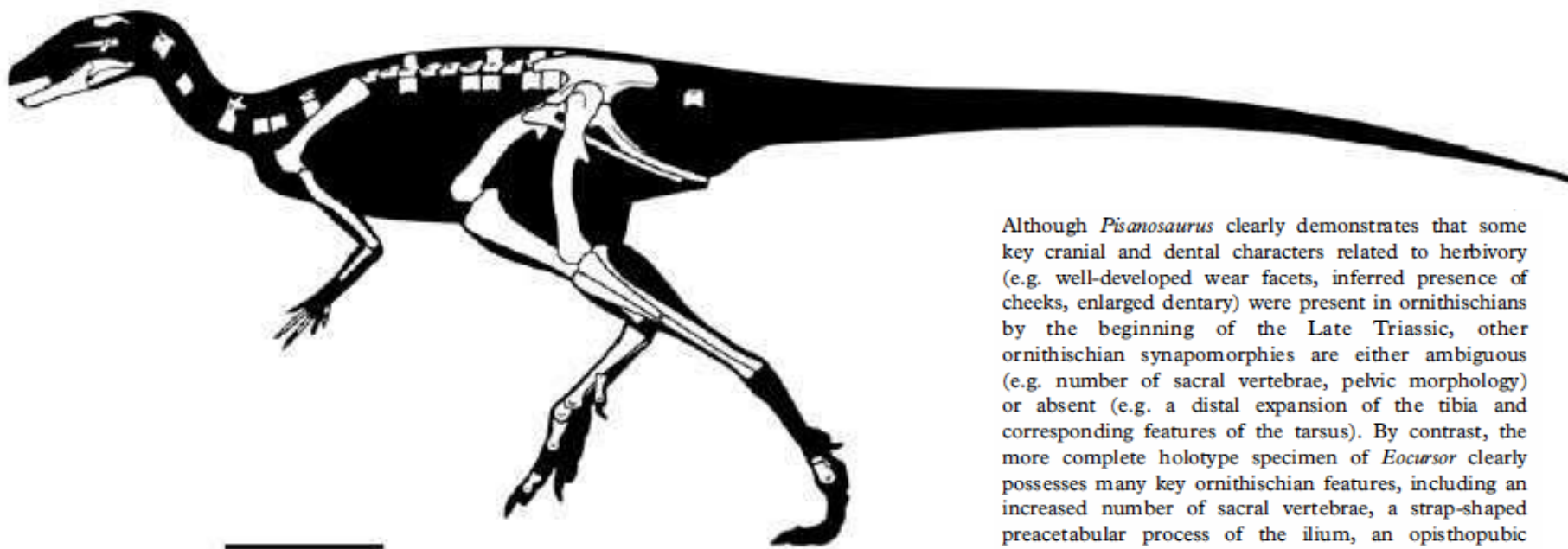
Right crus of *Pisanosaurus mertii*. A, tibia and astragalus in lateral view; B, distal tibia and astragalus in posterior view; C, distal tibia and astragalus in anterior view; D, fibula and calcaneum in lateral view; E, distal fibula and calcaneum in anterior view; F, astragalus and calcaneum articulated with the tibia and fibula in ventral view. Scale bar = 1 cm. (From Bonaparte, 1976.)

Lesothosaurus diagnosticus (Galton, 1978)



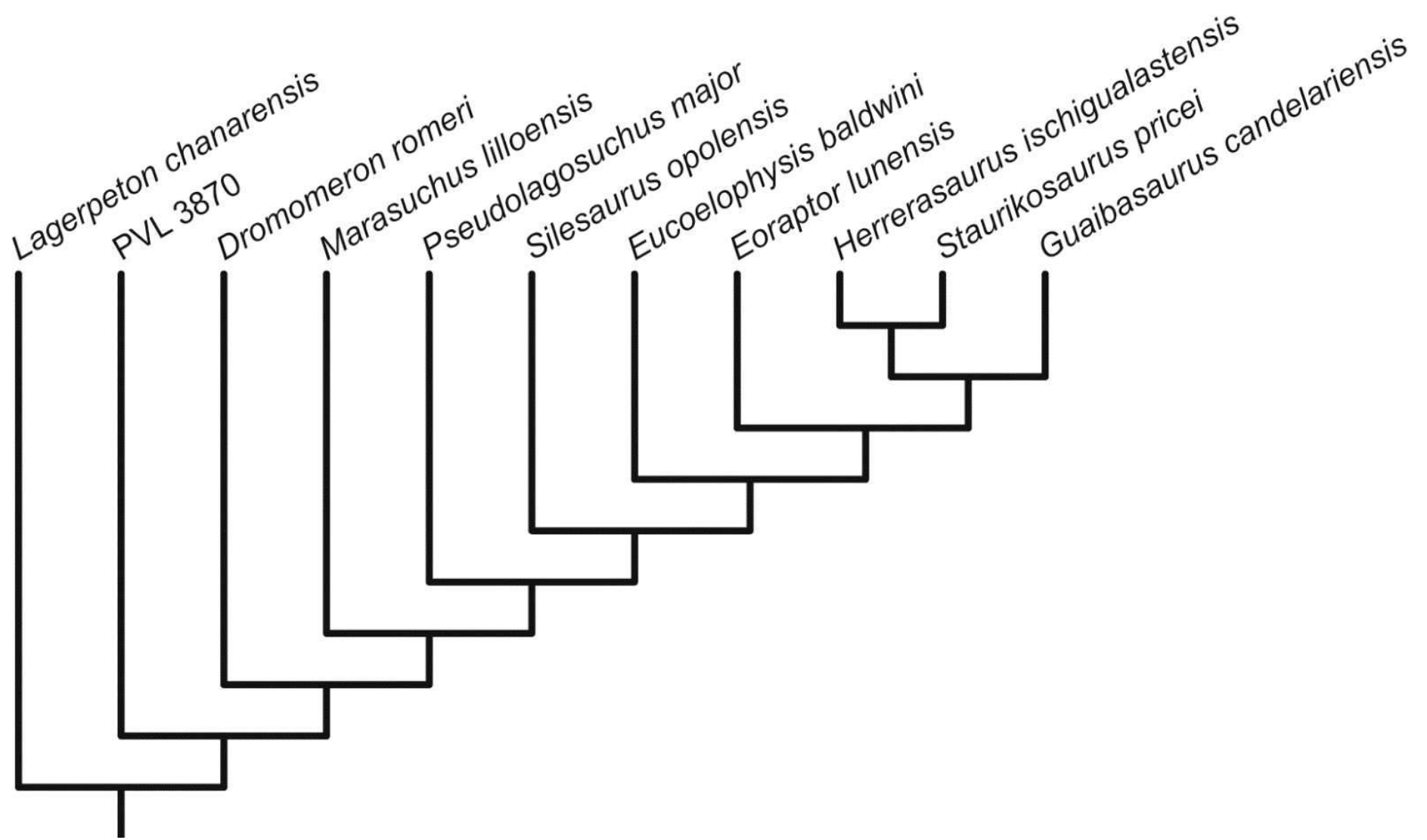
Butler 2005). The interpretation of the position of *Lesothosaurus* suggested by Sereno (1984, 1986, 1991a, 1999a) is based upon a number of putative synapomorphies supposedly shared by Genasauria and absent in *Lesothosaurus*; Butler (2005) recently demonstrated that most of these characters are either present in *Lesothosaurus* or absent in some basal thyreophorans/neornithischians. Butler (2005) sugges-

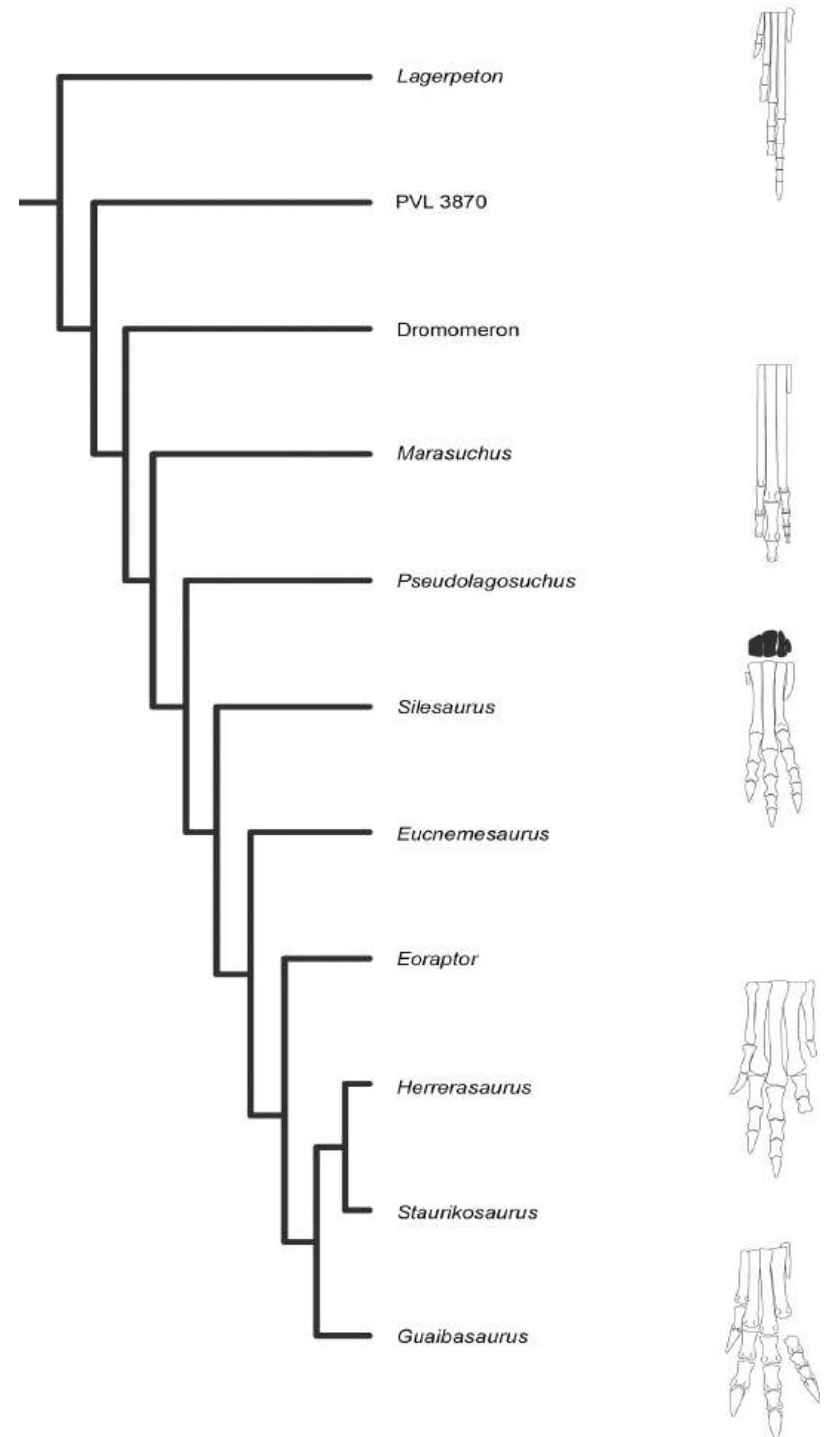
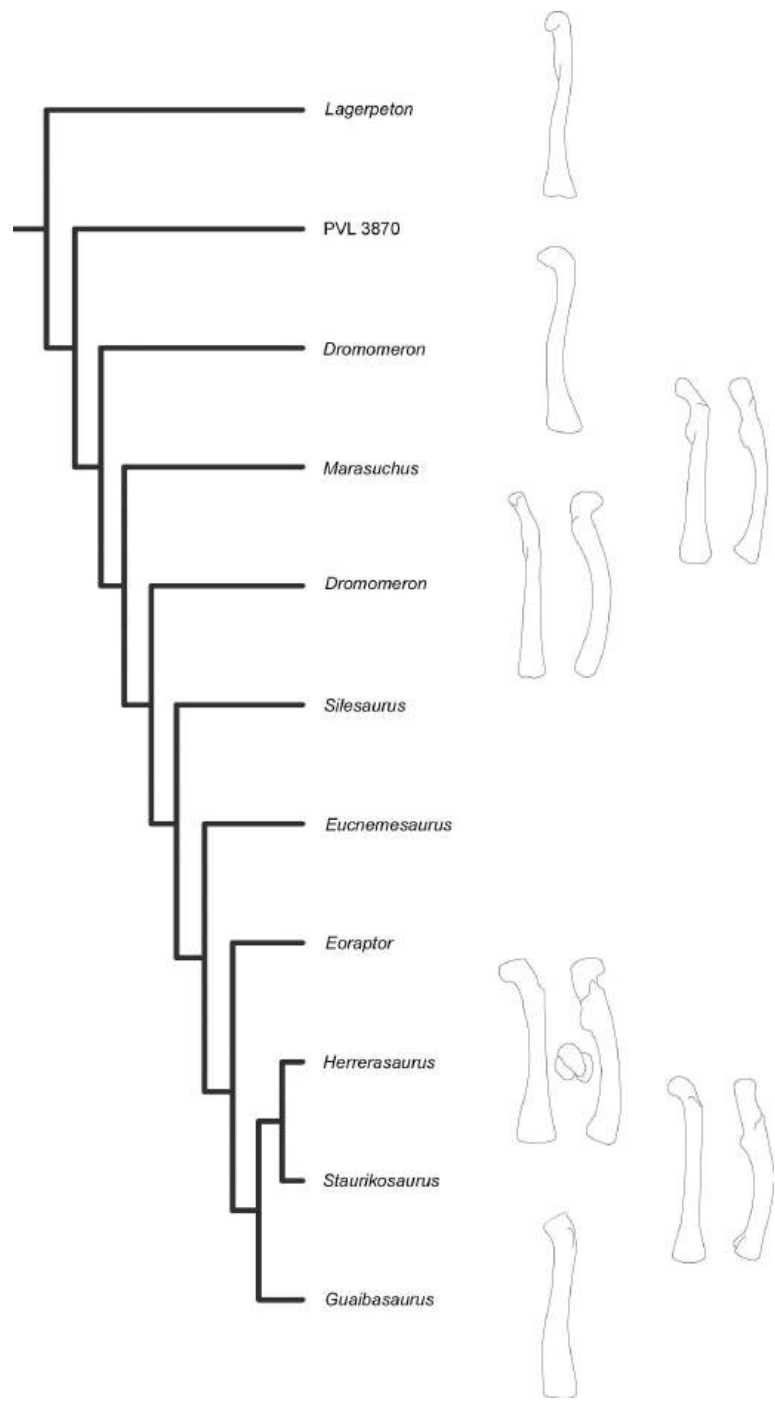
Eocursor parvus (Butler, Smith, & Norman, 2007)

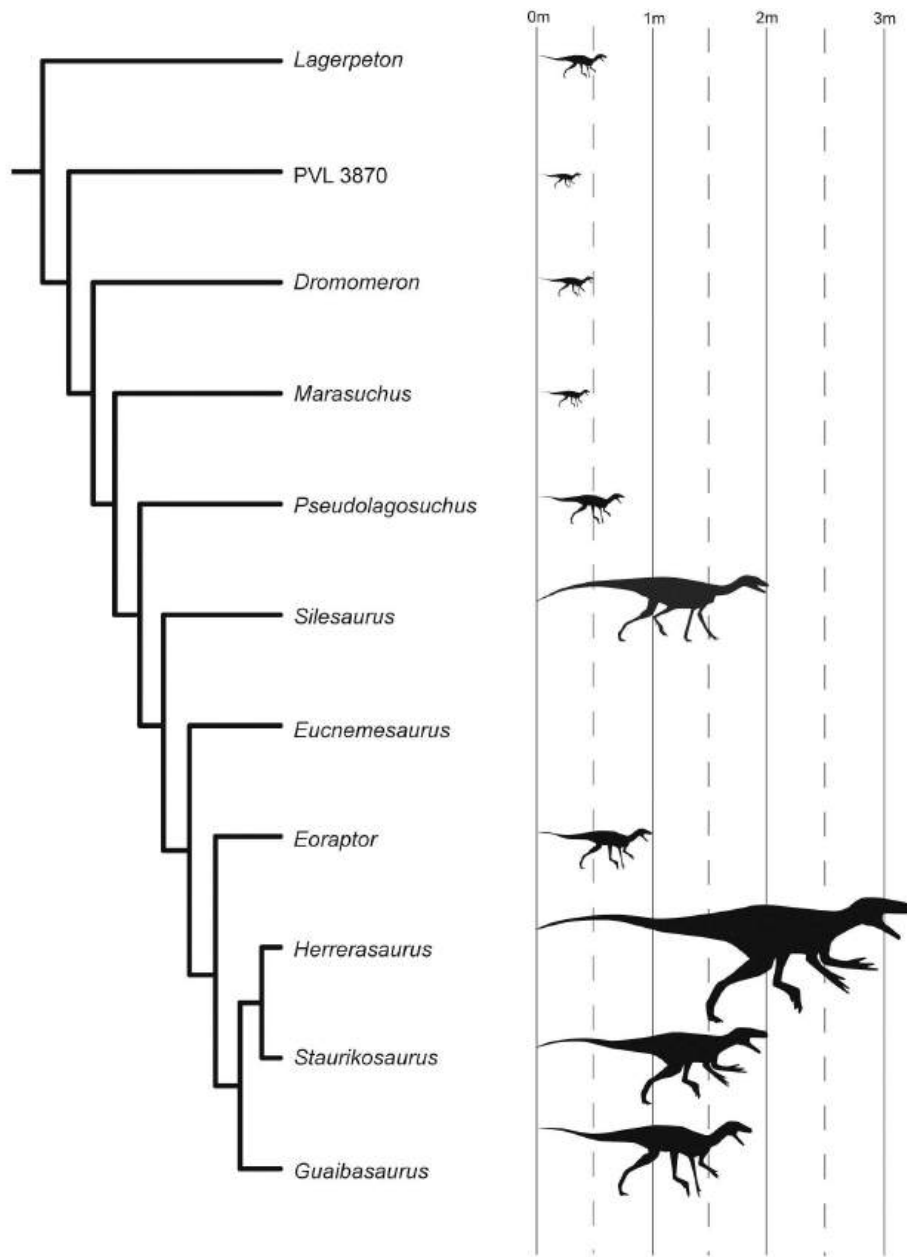



Although *Pisanosaurus* clearly demonstrates that some key cranial and dental characters related to herbivory (e.g. well-developed wear facets, inferred presence of cheeks, enlarged dentary) were present in ornithischians by the beginning of the Late Triassic, other ornithischian synapomorphies are either ambiguous (e.g. number of sacral vertebrae, pelvic morphology) or absent (e.g. a distal expansion of the tibia and corresponding features of the tarsus). By contrast, the more complete holotype specimen of *Eocursor* clearly possesses many key ornithischian features, including an increased number of sacral vertebrae, a strap-shaped preacetabular process of the ilium, an opisthopic pelvis with a well-defined prepubic process, a blade-shaped anterior trochanter, a pendant fourth trochanter and a distally expanded tibia (Sereno 1999). *Eocursor* provides the earliest unambiguous evidence for the evolution of these features.

Figure 2. Anatomy of the holotype of *E. parvus* (SAM-PK-K8025). (a) Right mandible in lateral view. (b) Right scapula in lateral view. (c) Right humerus in posterior view. (d) Preserved manual phalanges in dorsal view. (e) Left ilium in lateral view (preacetabular process is missing). (f) Preacetabular process of right ilium in lateral view. (g) Prepubic process of left pubis in medial view. (h) Elements of pelvic region and hindlimb, including dorsal and sacral vertebrae, ischia (right ischium in medial view; left ischium in dorsal view), pubes, right tibia and fibula. (i) Right femur in lateral view. (j) Right metatarsals 2 (left) and 3 (right) in medial view. Scale bars, 10 mm. Abbreviations: ac, acromion process; at, anterior trochanter; be, buccal emargination; bs, brevis shelf; dna, neural arch of dorsal vertebra; dpc, deltopectoral crest; dsna, neural arch of dorsosacral vertebra; ex pt, extensor pit on dorsal surface of distal end of manual phalanx; fib, fibula; ft, fourth trochanter; lisch, left ischium; lpub, left pubis; obt f, obturator foramen; posp, pubic shaft; prp, prepubic process; risch, right ischium; rpub, right pubis; saf, supra-acetabular flange; spt, spout-shaped mandibular symphysis; sgrd, weak ridge on lateral surface of surangular; tib, tibia.







-  obligate biped
-  obligate quadruped
-  facultative biped

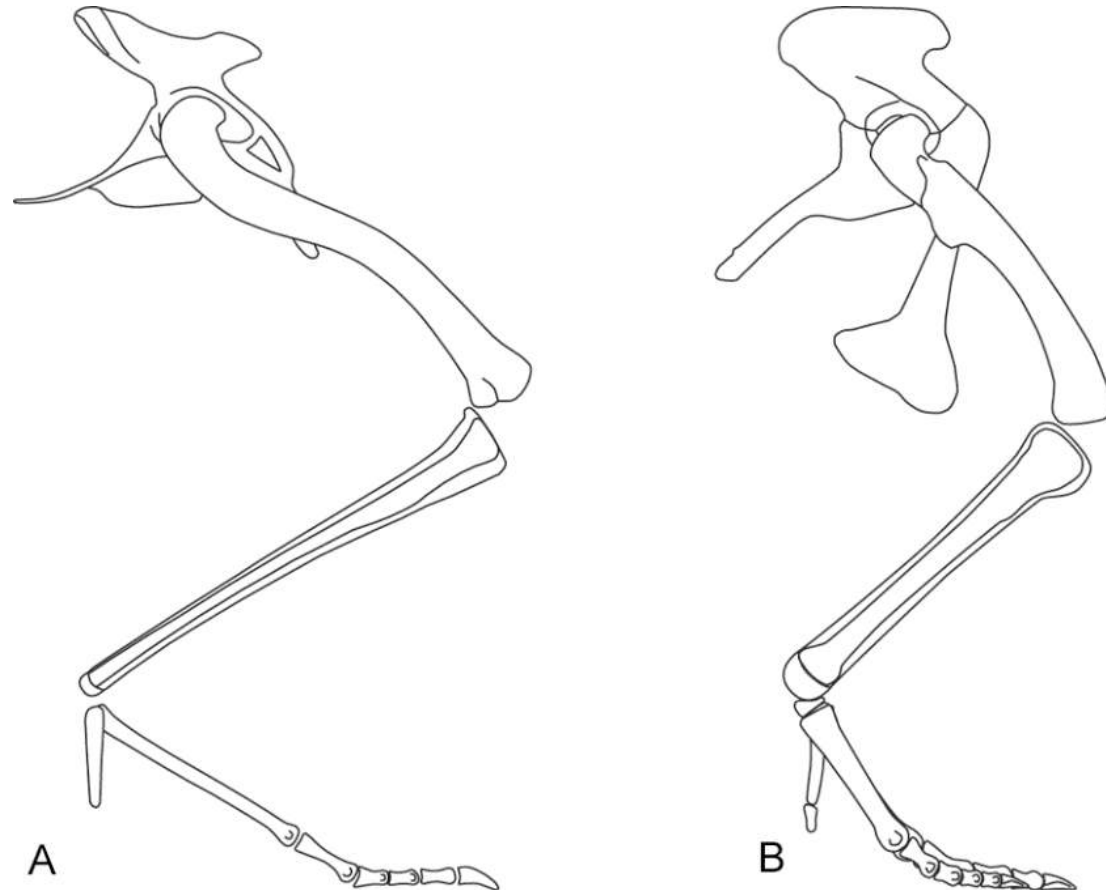
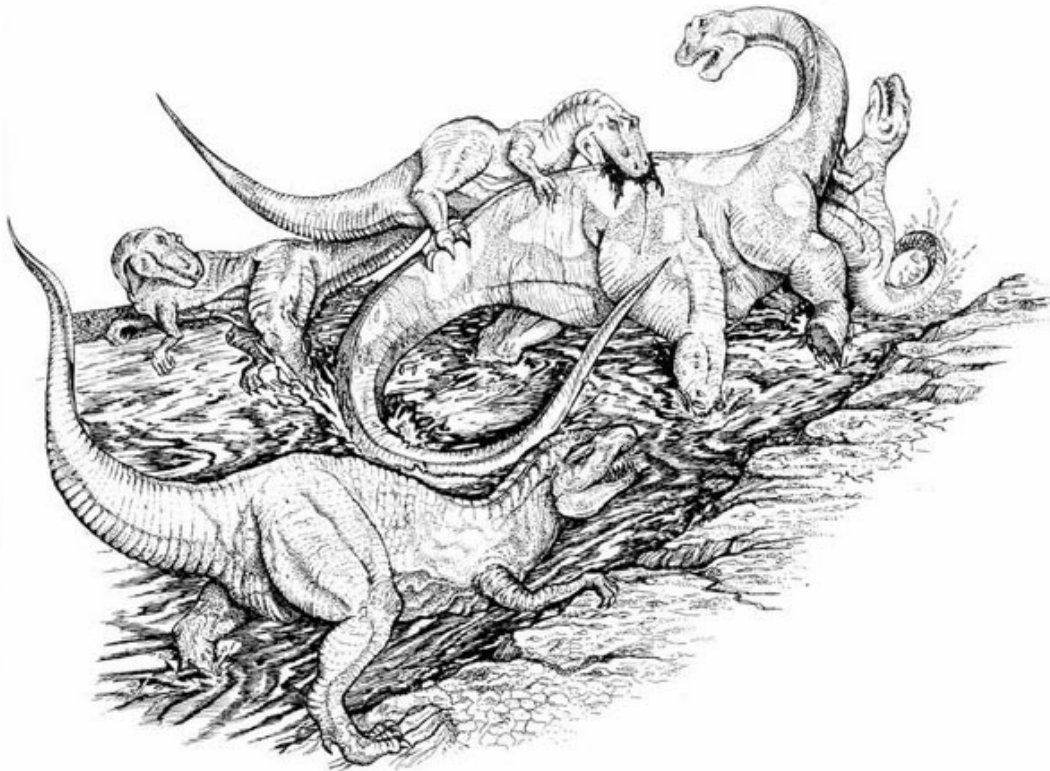


Diagram showing the hindlimb proportions of A, *Lagerpeton*, B, *Herrerasaurus*,

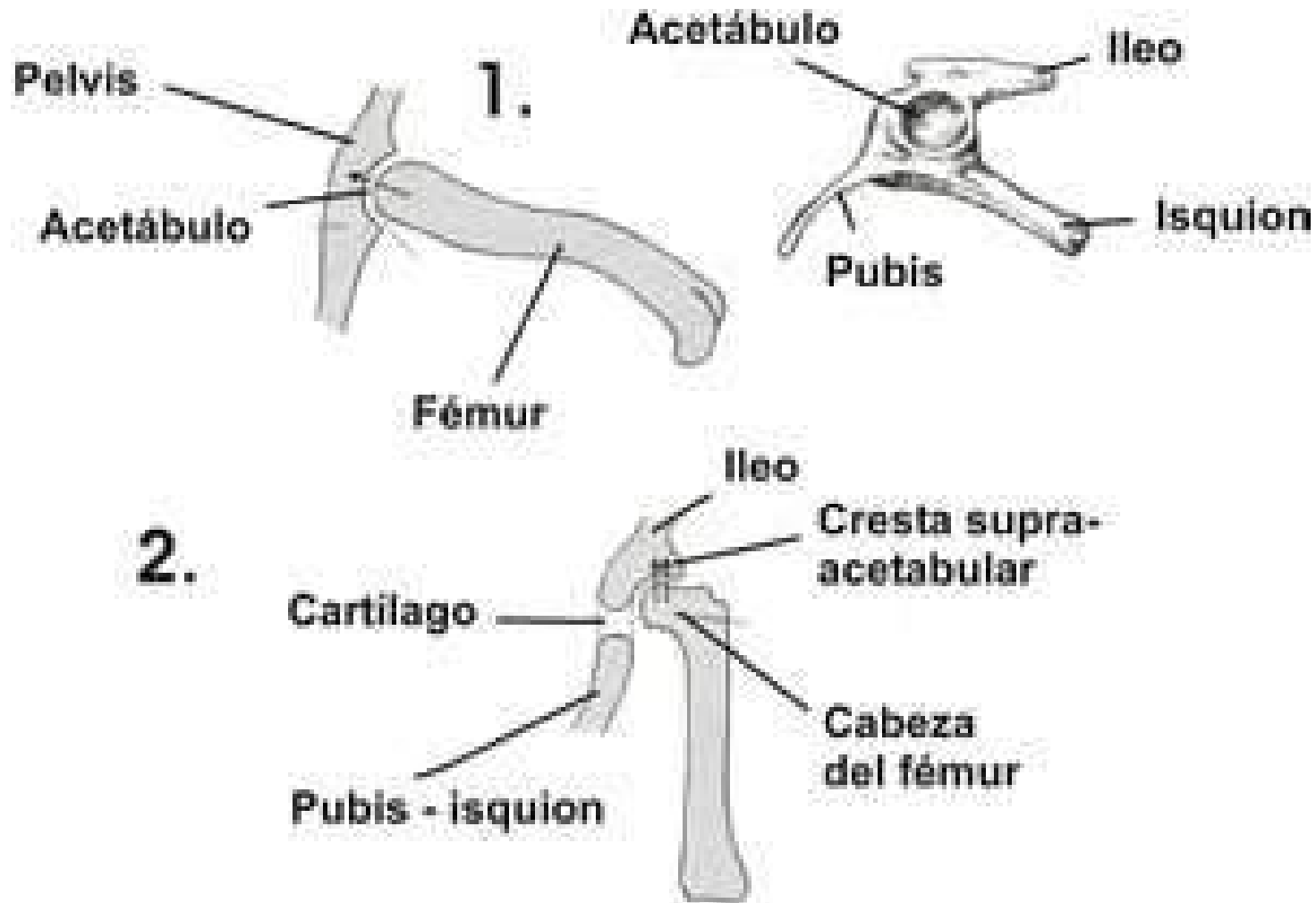
LA MONOFILIA DE LOS DINOSAURIOS

"Para sustentar la hipótesis de monofiletismo es necesario reconocer apomorfías (rasgos novedosos) compartidos por saurisquios y ornitisquios, y ausentes en lagosuchus y grupos emparentados más inmediatos. Se considera que estas apomorfías evolucionaron en el ancestro común de Saurischia y Ornithischia, es decir, en una especie ancestral que también fue dinosaurio. Para que Dinosauria sea monofilético no sólo debe incluir a su especie ancestral, sino también a todos sus descendientes, las aves. Estas últimas no son otra cosa que dinosaurios vivientes." [F. Novas, 1994. *Investigación y Ciencia* N° 217, pág. 53]



Para que Dinosauria sea monofilético no sólo debe incluir a su especie ancestral, sino también a todos sus descendientes, a saber, las aves, que por muchos hoy en día son reconocidas como los descendientes directos de los dinosaurios.

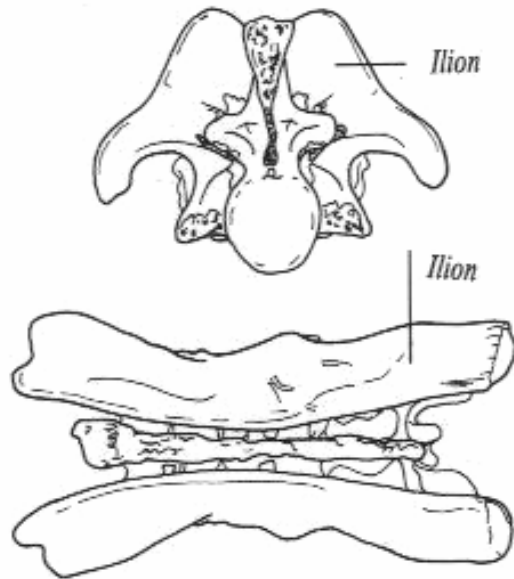
ACETABULO PERFORADO



La ausencia de osificación en la parte posterior del acetábulo dinosauriano se debe específicamente a la menor presión que ejerce el fémur debido a que la postura bípeda o con extremidades a manera de columnas ejerce más bien una presión vertical que horizontal como ocurre en los demás reptiles. En consecuencia, la osificación es reemplazada por una estructura cartilaginosa.

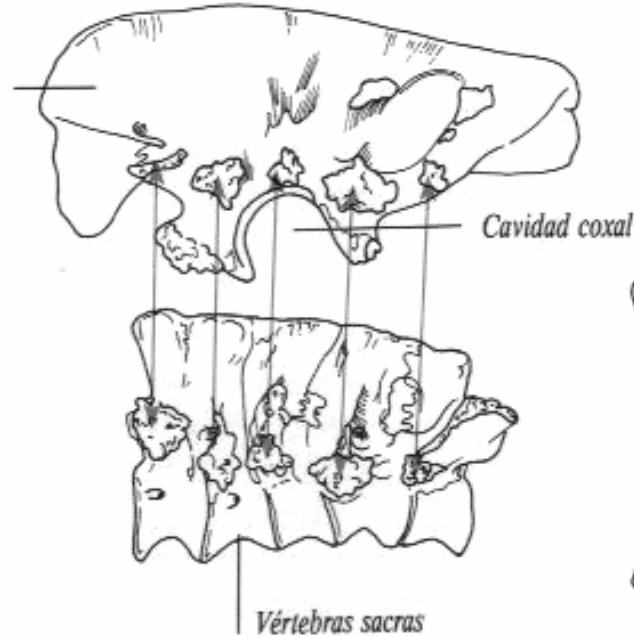
PRESENCIA DE TRES O MAS VERTEBRAS SACRAS

Pelvis (frente)

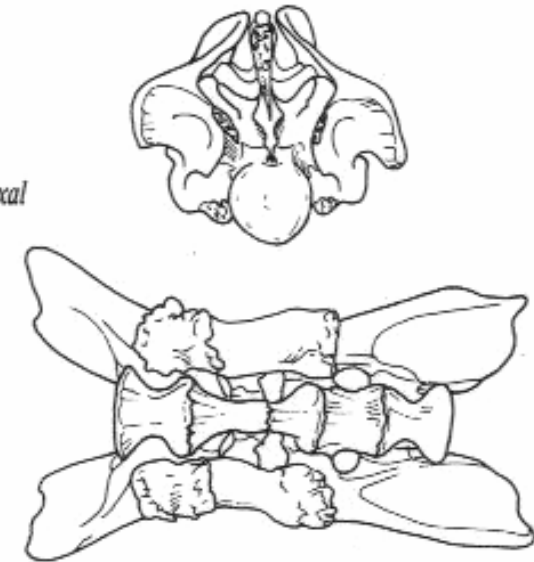


Pelvis (desde arriba)

Pelvis (vista esquemática)



Pelvis (vista posterior)

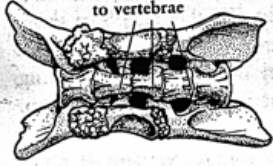


Pelvis (desde abajo)

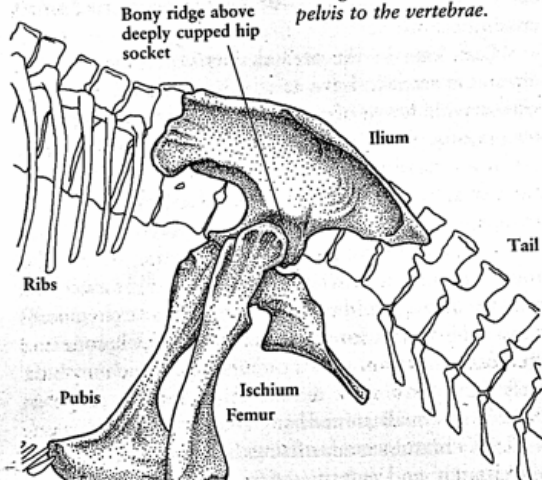
La columna vertebral robusteció sus contactos con las caderas al incorporar al sacro un tercer segmento, proveniente de las vértebras dorsales; no sólo el ilión parece haberse expandido hacia delante y atrás para albergar este nuevo segmento vertebral, sino que las dos vértebras sacras primordiales se acortaron también para ceder espacio a la nueva vértebra. [F. Novas, 1994. Investigación y Ciencia N° 217, pág. 54]

Dinosaur legs

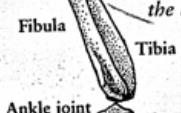
Sacral ribs fix ilium to vertebrae



The hips, legs and feet of Tyrannosaurus, a large but fast-running theropod, are typical of a saurischian dinosaur. This view (left) of the upper bones of the pelvis seen from below shows the strong attachment of the pelvis to the vertebrae.



Left General view of the hind limbs of Tyrannosaurus. The ischium and pubis form the lower part of the pelvis.

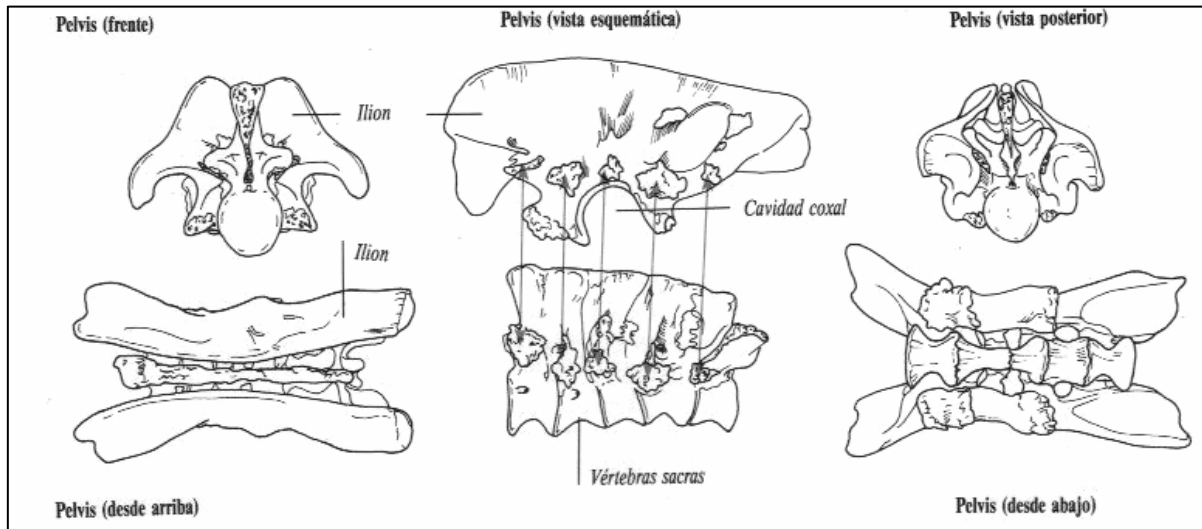


Right Hind foot of Tyrannosaurus. Like most dinosaurs it puts only three toes to the ground, which is why dinosaur footprints tend to be bird-like. The first toe is behind the metatarsals. There is no fifth toe.

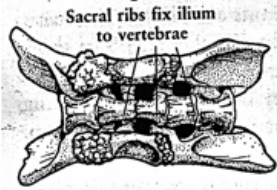


LA COLUMNA VERTEBRAL

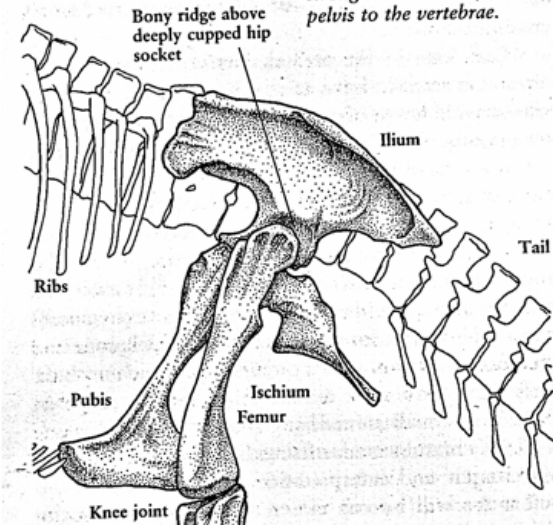
La construcción de la columna vertebral que en su sección sacra presenta de 3 a 5 vértebras fusionadas lleva a proponer que Dinosauria debía conformar un grupo totalmente separado y distinto, toda vez que ningún otro grupo de reptiles presenta esta característica.



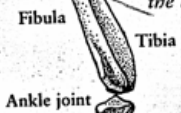
Dinosaur legs



The hips, legs and feet of Tyrannosaurus, a large but fast-running theropod, are typical of a saurischian dinosaur. This view (left) of the upper bones of the pelvis seen from below shows the strong attachment of the pelvis to the vertebrae.



Left General view of the hind limbs of Tyrannosaurus. The ischium and pubis form the lower part of the pelvis.



Right Hind foot of Tyrannosaurus. Like most dinosaurs it puts only three toes to the ground, which is why dinosaur footprints tend to be bird-like. The first toe is behind the metatarsals. There is no fifth toe.

ILION EXPANDIDO

El mayor esfuerzo que se ejerce sobre la pelvis y los huesos de las extremidades al caminar con los patas en posición columnar requirió cambios estructurales en los huesos comprometidos en dicho esfuerzo



DESARROLLO DE UN PIE PUBICO



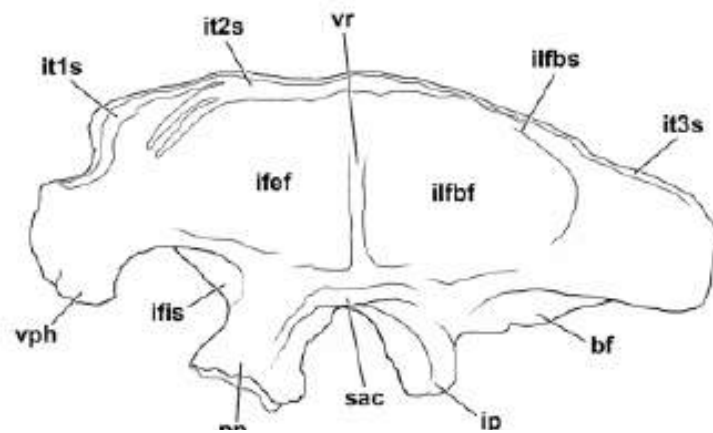
El pubis se presenta expandido en su extremo distal, sitio donde se originaba el músculo *puboisquiofemoralis* que habría incrementado la capacidad para mover con mayor rapidez hacia delante al fémur.

ALARGAMIENTO DEL PUBIS

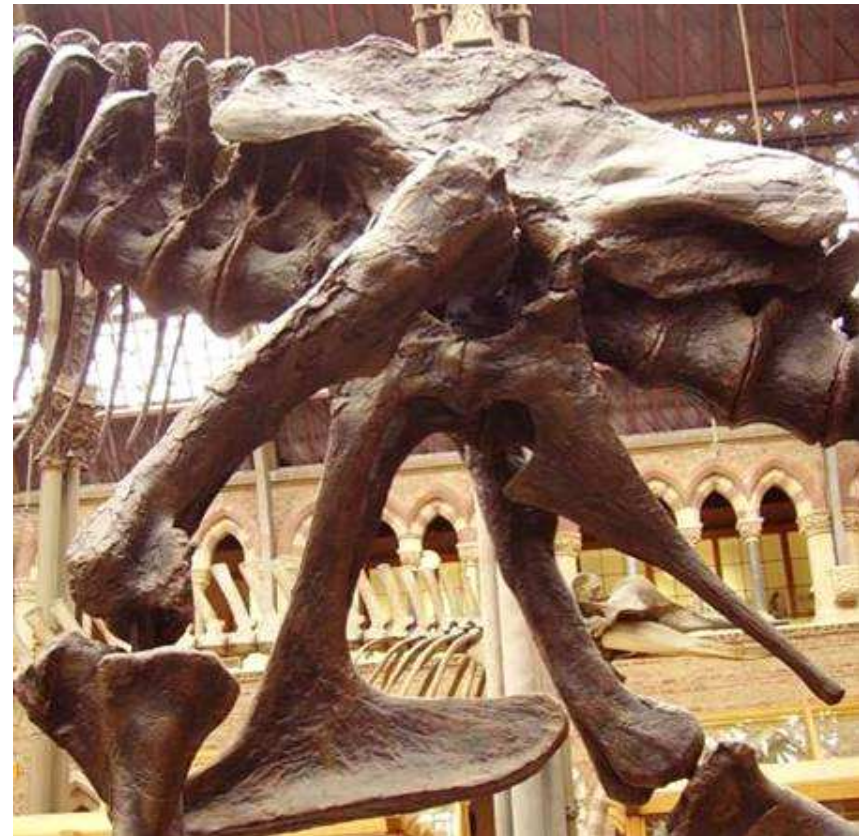


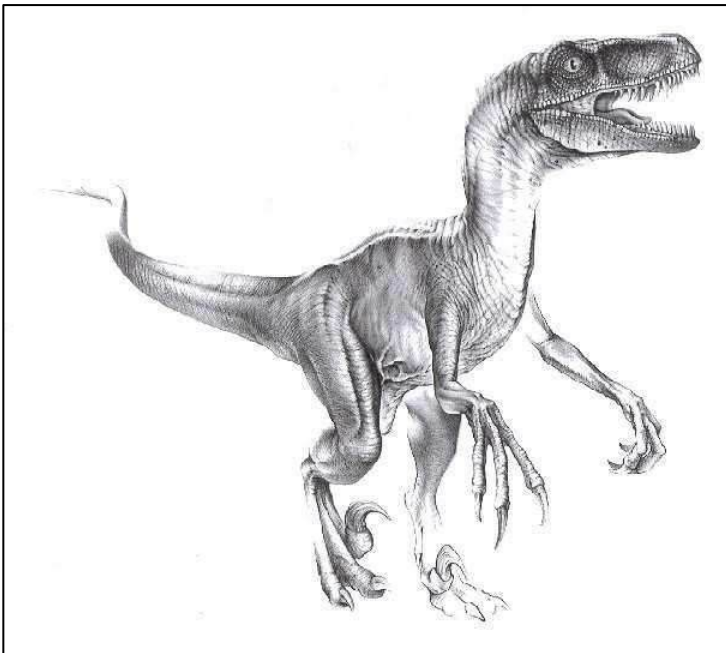
A diferencia de *Lagosuchus* y otros arcosaurios, el pubis de los dinosaurios evidencia un alargamiento, tendiendo a igualar la longitud del fémur, mejorando de esta manera el rendimiento de músculos aductores y protractores de los miembros posteriores.

PRESENCIA DE FOSSA BREVIS EN EL ILION



En el margen posteroventral del ilion se desarrolló una fosa (*fossa brevis*) donde tomaba origen el músculo *caudifemoralis brevis*, un fuerte retractor femoral.

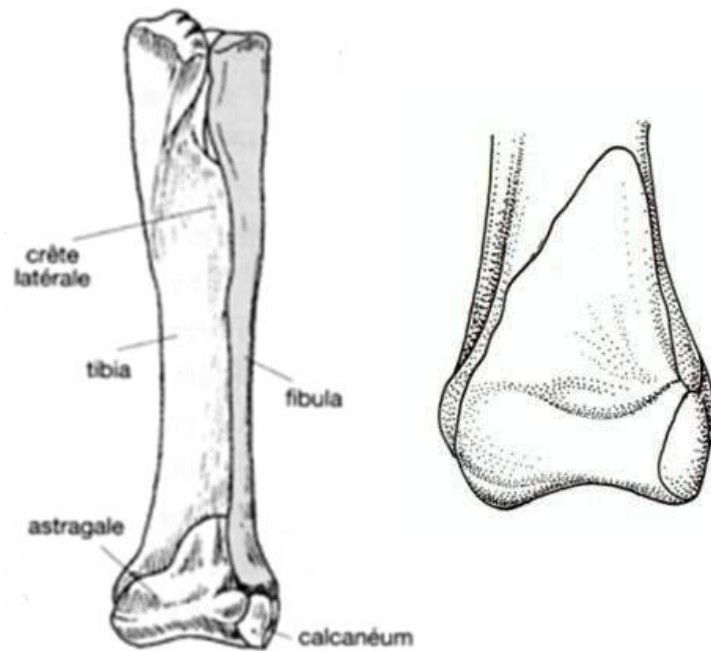




La *fossa brevis* permitía a los dinosaurios alojar músculos especialmente adaptados para los movimientos de marcha rápida y detención (*Caudifemoralis brevis*). Este músculo, sumado a otro de semejante naturaleza, el músculo *Caudifemoralis longus*, permitía a los dinosaurios adquirir una rapidez de movimientos que no se observa de ordinario en los reptiles. También para algunos estudiosos la conformación ósea y muscular del grupo dinosauriano es una fuerte evidencia a favor de un metabolismo mucho más activo que el de los reptiles comunes y con una actividad que no se observa en reptiles ectotérmicos. De ahí que no son pocos los estudios que sostienen firmemente la endotermia de los dinosaurios.



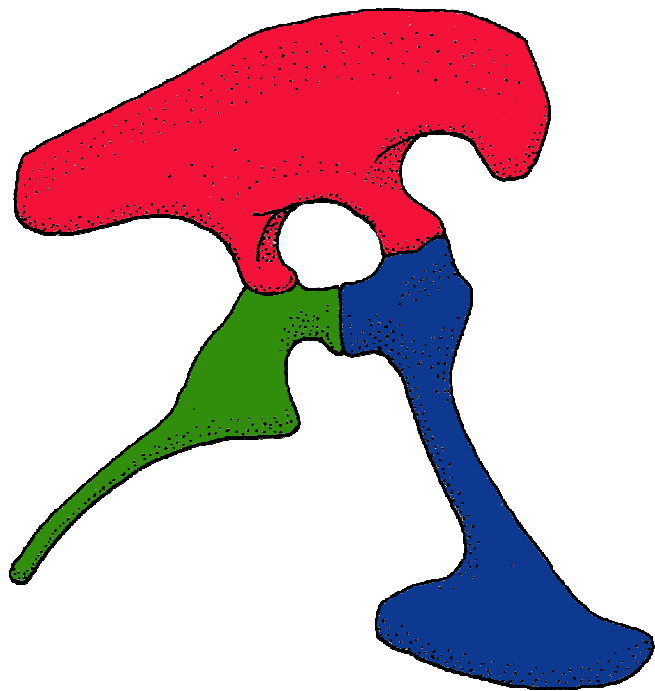
PROCESO ASCENDENTE DEL ASTRAGALO



La posición de las extremidades a manera de columnas, llevó a que los dinosaurios modificaran la forma y disposición de los huesos del tobillo (astrágalo y calcáneo), los cuales más que girar como sucede en los reptiles comunes, están destinados a sostener la mecánica de marcha que estos animales adoptaron.

A diferencia de los reptiles que son de disposición crurotarsida, en que el astrágalo y calcáneo se disponen a manera de cuña uno respecto del otro, en los dinosaurios se adopta una disposición ornithodira, en que el astrágalo y calcáneo se articulan de manera paralela.

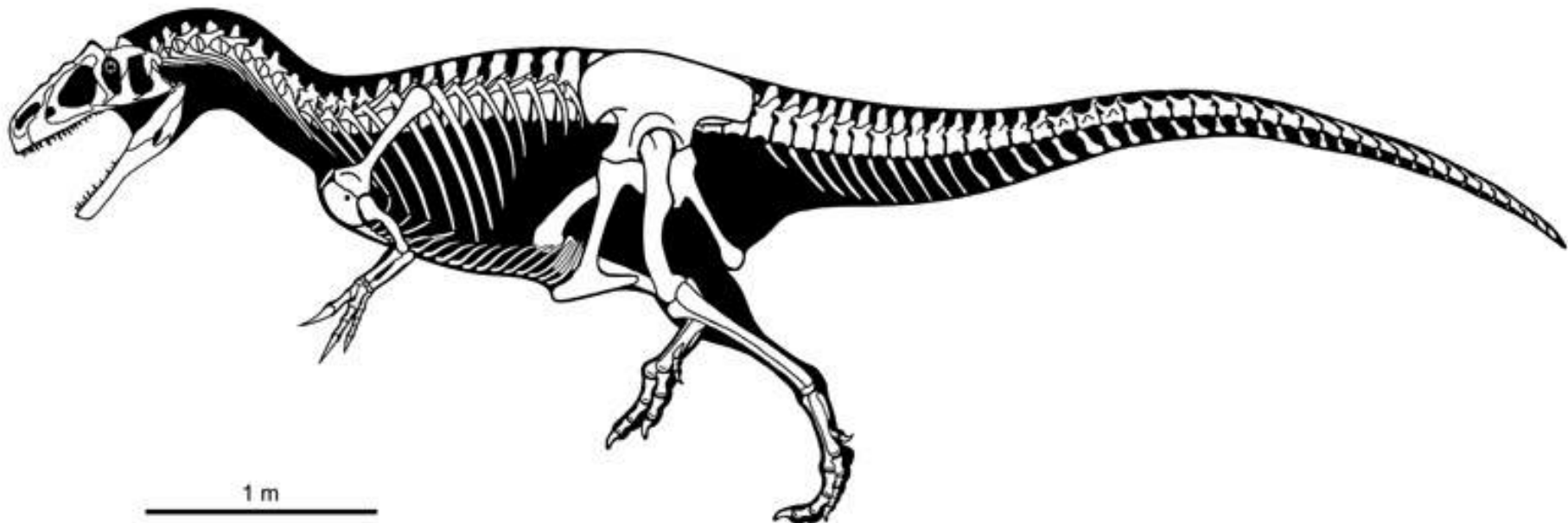
FORMA SUBTRIANGULAR DEL ISQUION



En Dinosauria el extremo distal del isquión forma una barra de sección subtriangular, a diferencia de la mayoría de los reptiles, ornitisquios incluidos, en los cuales es transversalmente aplanado.

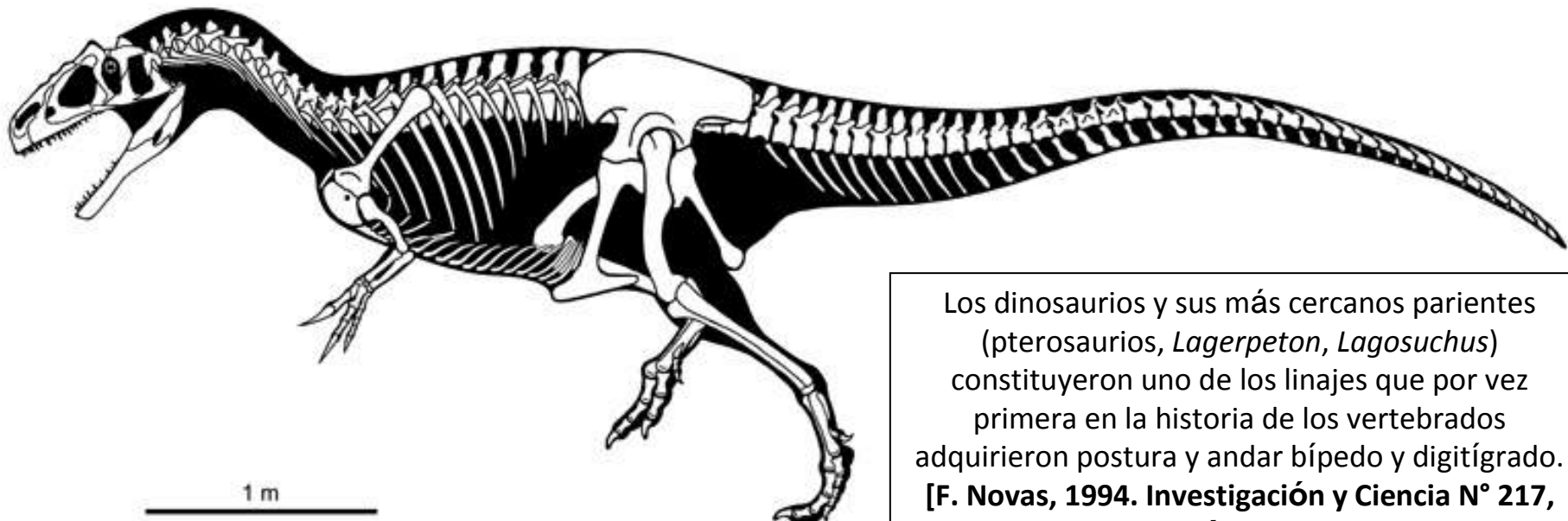
Puesto que los dinosaurios son **ARCOSAURIOS**, presentan rasgos plesiomórficos de **ARCHOSAURIA** como su linaje más inclusivo.

- Cráneo diápsido
- Dientes comprimidos lateralmente
- Fenestra anteorbital y mandibular
- Pelvis propúbica
- Fórmula falangeal 2-3-4-3-3
- Corazón tetracamerado



Puesto que los dinosaurios son **ORNITODIROS**, presentan rasgos plesiomórficos de **ORNITHODIRA** como su linaje más inclusivo.

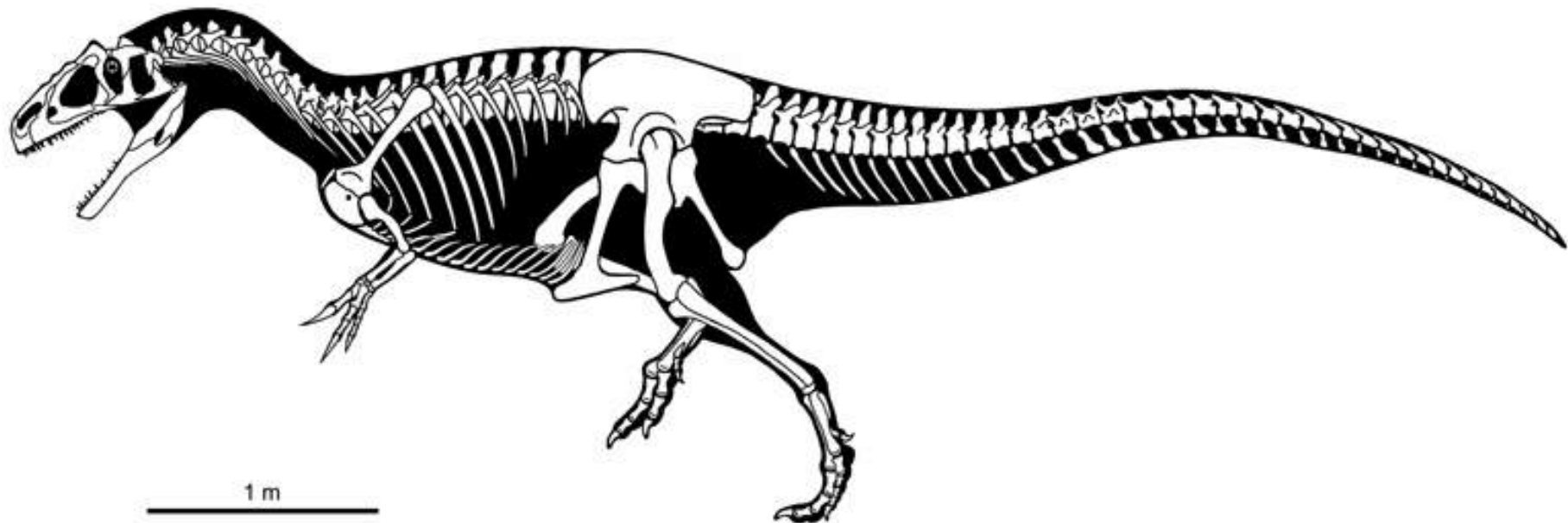
- Cuello largo y de conformación sigmoidea
- Extremidad anterior más corta que la extremidad posterior
- Fémur más bien recto y ubicado en posición parasagital, debajo del cuerpo
 - Forma de locomoción bípeda
 - Tibia y metatarsos alargados
 - Tarso mesotarsal
 - Caminar digitígrado



Los dinosaurios y sus más cercanos parientes (pterosaurios, *Lagerpeton*, *Lagosuchus*) constituyeron uno de los linajes que por vez primera en la historia de los vertebrados adquirieron postura y andar bípedo y digitígrado. [F. Novas, 1994. *Investigación y Ciencia* N° 217, pág. 54]

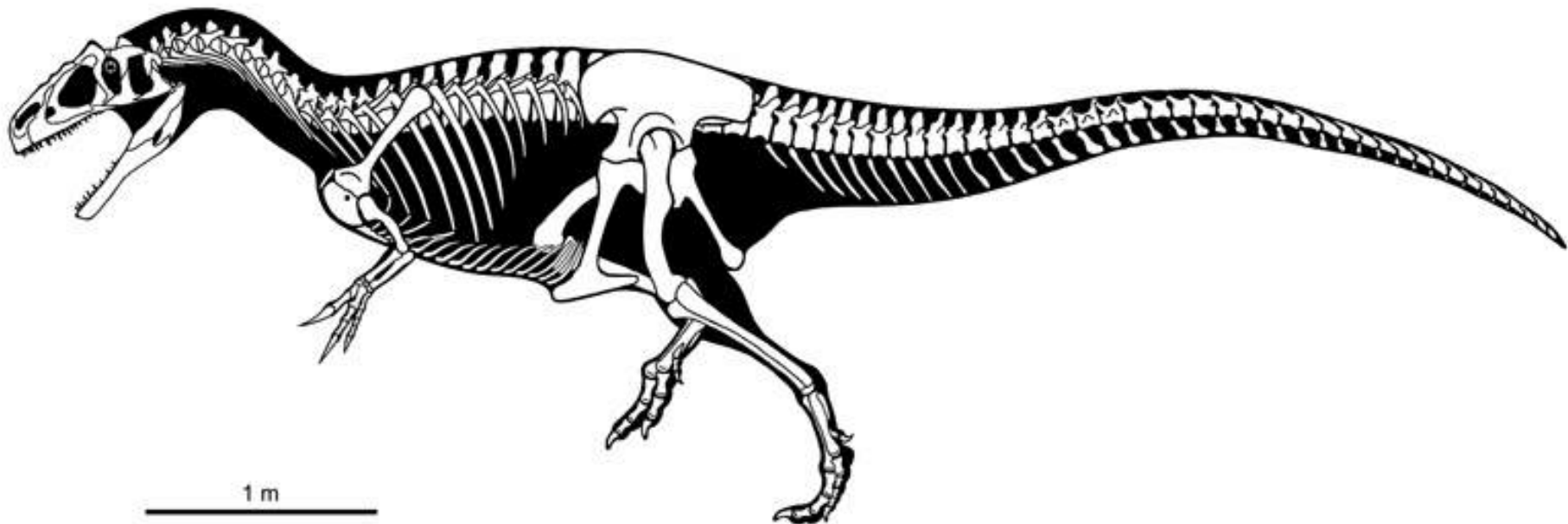
Puesto que los dinosaurios son **DINOSAUMORFOS**, presentan rasgos plesiomórficos de **DINOSAUMORPHA** como su linaje más inclusivo.

- Fíbula reducida



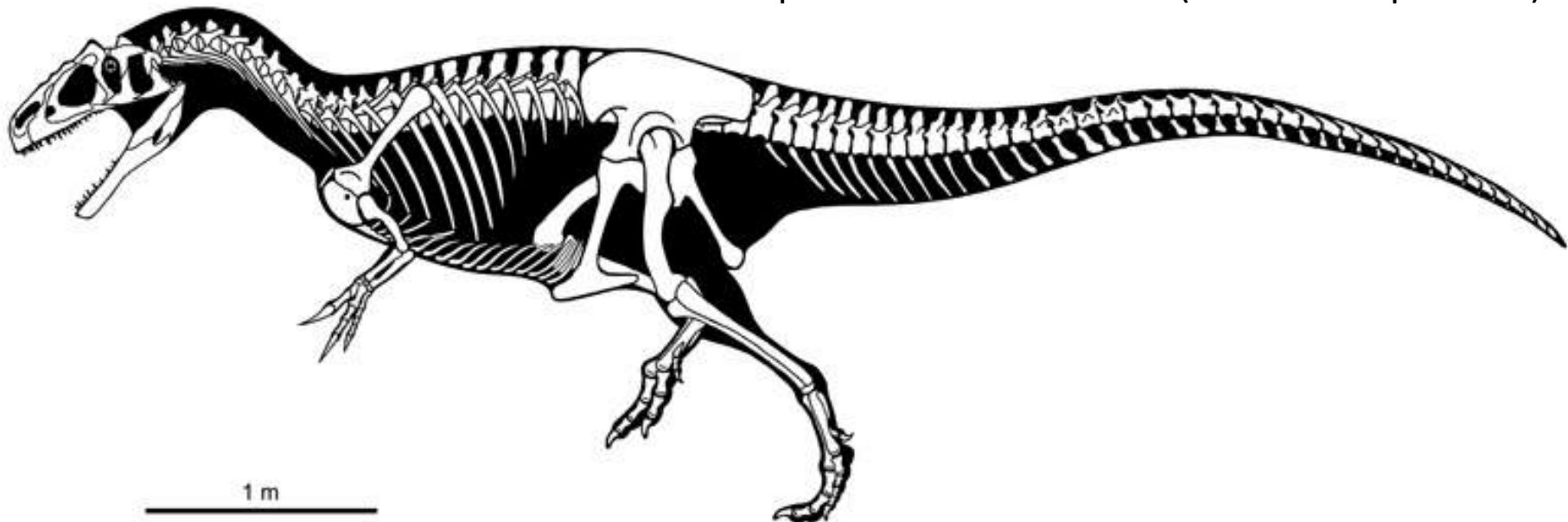
Puesto que los dinosaurios son **DINOSAURIFORMES**, presentan rasgos plesiomórficos de **DINOSAURIFORMES** como su linaje más inclusivo.

- Cabeza femoral diferenciada de la diáfisis
- Cabeza femoral de contorno subrectangular
- Cuarto trocanter más desarrollado
- Pubis alargado
- Cresta Cnemial en el borde anterior de la tibia
- Zigoapófisis elongadas en el nivel caudal



Puesto que los dinosaurios son **DINOSAURIOS**, presentan rasgos sinapomórficos de **DINOSAURIA**.

- Presencia de tres o más vértebras en el sacro
 - Acetábulo perforado
 - Ilión expandido anteroposteriormente
 - Borde supracetabular
- Pedúnculo púbico e isquiático bien definido y ubicado en posición subvertical
 - Presencia de fossa brevis en el margen posteroventral del ilión
 - Presencia de pie púbico
 - Isquión de forma subtriangular
 - Proceso ascendente del astrágalo
- Cavidad glenoide dirigida posteriormente
- Cresta anterior abarcando los dos tercios proximales del húmero (cresta deltopectoral)



El dinosaurio de sangre caliente

Pörksen: Como podemos leer en un resumen biográfico, en algún momento salió de Chile para seguir estudiando en Inglaterra. Y fue allí donde se encontró con uno de sus profesores, el neuroanatomista J.Z. Young.

Maturana: En 1954 recibí una beca Rockefeller y trabajé con el profesor Young. Cada quince días, me dijo, tenía que escribirle un ensayo sobre un tema que luego discutíamos. Entre las reglas de juego centrales, en las que insistía sin falta, estaba que uno mismo tenía que elaborar la fundamentación de la propia argumentación. Young, como antes mi madre, me enseñó a confiar en mis propias ideas y reflexiones. Un día le llevé un ensayo donde afirmaba que los dinosaurios ya habían sido de sangre caliente. Algunos de mis compañeros se burlaban de mí por esa teoría y me llamaban el dinosaurio de sangre caliente. Mi pensamiento les parecía una herejía absurda, ya que entonces se pensaba que sólo aves y mamíferos, pero no los dinosaurios

que son reptiles, podían ser de sangre caliente. Los dinosaurios eran, esa era la doctrina, reptiles y por lo tanto de sangre fría. Hoy sabemos que no es así. Cuando le presenté mis argumentos al profesor Young, estuvo muy interesado y me mandó donde un famoso paleontólogo para analizar con él mi teoría del dinosaurio de sangre caliente. Es decir que él me abrió un espacio de reflexión tranquila, de pensamiento autónomo. Lo que esperaba de uno era un análisis serio y responsable, pero no que uno se adhiriera a tal o cual opinión general o escuela, ciegamente y sin pensar.

Humberto Maturana, biólogo de la Universidad de Chile



Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

Roberto Díaz Aros
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile
cepchile@gmail.com
www.cepchile-paleontologia.es.tl

BIBLIOGRAFIA Y REFERENCIAS

- Arcucci, A. (1987).** "A new Lagosuchidae (Thecodontia-Pseudosuchia) from the Los Chañares Fauna (Chañarian Reptile Age, Middle Triassic), La Rioja, Argentina". *AMEGHINIANA (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.)* 24 (1-2): 89-94, Buenos Aires, 1987.
- Bakker, R.T. y Galton, P. (1974).** "Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates". *Nature, Vol. 248:168-172.*
- Benton, M. J. (2006).** "The origin of the Dinosaurs". En (*Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense, Ed.*): *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno. 11-19. Salas de los Infantes, Burgos, España.*
- Bonaparte, J. F., (1975).** "Nuevos materiales de Lagosuchus talampayensis". *Acta Geológica Lilloana, vol. 13:1-90.*
- Casamiquela R.M. (1967).** "Un nuevo dinosaurio ornitisquio triásico (*Pisanosaurus mertii*, Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina". *Ameghiniana, 5(2):47-64.*
- Dzik, J. (2003).** "A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland". *Journal of Vertebrate Paleontology, 23(3): 556-574.*
- Ezcurra, M.D. (2006).** "A review of the systematic position of the dinosauriform archosaur *Eucoelophysis baldwini* Sullivan & Lucas, 1999 from the Upper Triassic of New Mexico, USA". *GEODIVERSITAS 2006 28 (4) © Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.*

Ferigolo, J.; & Langer, M.C. (2006). ["A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone"](#). *Historical Biology* 19 (1): 1–11.

Gauthier, J. A. (1986). "Saurischian monophyly and the origin of birds". *In*: Padian, K. (ed.): *The Origin of Birds and the Evolution of Flight. Memoirs of the California Academy of Sciences* 8: 1–55.

Irmis, R. B.; Parker, W. G.; Nesbitt, S. J. & Liu, J. (2007). "Early ornithischian dinosaurs: the Triassic record". *Historical Biology*, 2007; 19(1): 3-22

Langer, M.C., Abdala, F., Richter, M., and Benton, M. (1999). "A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil." *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **329**: 511-;517.

Martínez, R. N. & Alcober, O. A. (2009). "A Basal Sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the Early Evolution of Sauropodomorpha". *Plos One*, vol. 4, issue 2 E4397.

Nesbitt, S. J.; Irmis, R. B.; Parker, W. G.; Smith, N. D.; Turner, A. H. & Rowe, T. (2009). "Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauriforms from the Late Triassic of North America". *Journal of Vertebrate Paleontology* **29** (2): 498–516.

SIMILAR CITA

Nesbitt, S. J.; Smith, N. D.; Irmis, R. B.; Turner, A. H.; Downs A. & Norel M. A. (2009). "A complete Skeleton of Late Triassic Saurischian and Early Evolution of Dinosaurs". *Science*, vol 326. 11.12.2009

Novas, F.E. (1992). "Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae". *Paleontology*, Vol. 35:51-62.

Novas F.E. (1994a). "Origen de los Dinosaurios". *Investigación y Ciencia*, Nº 217: 52-59.

Novas, F.E. (1994b). "New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina". *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 13:400-423.

Rauhut, O.M.W. & A. Hungerbühler. (2000). "A review of European Triassic theropods." *Gaia*, 15: 75-88.

Reig, O. A. (1963). "La presencia de dinosaurios saurisquios en los "Estratos de Ischigualasto" (Mesotriásico superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina)". *Ameghiniana*, 3, :3-20.

Romer, A. S. (1971). "The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. IX. The Chañares Formation". *Breviora*, 377:1-8.

Romer, A. S. (1972). "The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XV. Further remains of the thecodonts *Lagerpeton* and *Lagosuchus*". *Breviora* 394:1-7

Sereno, P. S. (1997). "The origin and evolution of dinosaurs." *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 1997. 25:435–89.