

Evopuzzles: una nueva metodología activa para la enseñanza-aprendizaje de las relaciones evolutivas de los tetrápodos. Primera parte: paleozoico-mesozoico**Evopuzzles: a new active methodology for the teaching-learning of the evolutionary relationships of the tetrapods. First part: Paleozoic-Mesozoic**

DOI:10.34117/bjdv5n7-109

Recebimento dos originais:10/06/2019

Aceitação para publicação: 08/07/2019

Ramón González Ruiz

Doutor em Biologia

Instituição de atualização: Universidade de Jaén. Departamento de Biologia Animal, Vegetal e Ecologia.

Endereço completo (institucional):Las Lagunillas S / N. 23071-Jaén (Espanha)

Email: ramonglz@ujaen.es

María Sáinz Pérez

Bacharel em Farmácia

Instituição de atualização:Universidade de Jaén. Departamento de Biologia Animal, Vegetal e Ecologia.

Endereço completo (institucional):Las Lagunillas S / N. 23071-Jaén (Espanha)

Email: mariasainzperez@gmail.com

RESUMEN

Los múltiples eventos climatológicos y tectónicos ocurridos en nuestro planeta, han proporcionado el motor necesario para impulsar de un modo decisivo los cambios evolutivos en el Reino Animal, marcado una dirección y un ritmo en la evolución, y proporcionando, en función de los diferentes requerimientos biológicos, unas condiciones propicias o desfavorables para las diversas líneas filogenéticas.

Si imaginamos la secuencia evolutiva como un diagrama bidimensional representado en un tablero, y a las especies integrantes de las diferentes líneas, como piezas de un crono-puzzle, integradas en este, y cuya proximidad filogenética, o “grado de parentesco”, los sitúa en una determinada y única posición. De este modo podremos visualizar a grandes rasgos los cambios que han ocurrido en la paleo-diversidad, lo que nos permitiría igualmente evaluar de un modo objetivo los efectos que a gran escala, han causado las diferentes extinciones masivas.

Para ilustrar las líneas evolutivas, en esta actividad se ha procedido a seleccionar los géneros/especies más emblemáticos de tetrápodos desde el punto de vista evolutivo (Paleozoico-Mesozoico), y en particular a aquellos cuya singularidad los ha convertido en auténticos iconos contemporáneos. Paralelamente, el apoyo online (<http://www.evopuzzles.es>) permite adquirir conocimientos complementarios y específicos sobre los diferentes grupos/especies representados, así como una mejor comprensión y asimilación de los conocimientos.

Palabras clave: Metodología activa; relaciones evolutivas de los tetrápodos; evolución de diversidad animal; anápsidos; sinápsidos; diápsidos; saurópsidos; arcosaurios; lepidosaurios; dinosaurios; pterosaurios; ictiosaurios; sarcoperigios; anfibios; lissanfibios, mamíferos.

ABSTRACT

The multiple climatic and tectonic events that have occurred on our planet have provided the necessary engine to decisively drive the evolutionary changes in the Animal Kingdom, marking a direction and a rhythm in evolution, and providing, depending on the different biological requirements, favorable or unfavorable conditions for the various phylogenetic lines. If we imagine the evolutionary sequence as a two-dimensional diagram represented on a board, and the integrating species of the different lines, as pieces of a chrono-puzzle, integrated into it, and whose phylogenetic proximity, or "degree of kinship", places them in a certain and unique position. In this way we can visualize broadly the changes that have occurred in the paleo-diversity, which would also allow us to evaluate in an objective way the effects that on a large scale have caused the different mass extinctions.

To illustrate the evolutionary lines, in this activity we have proceeded to select the most emblematic genres / species of tetrapods from the evolutionary point of view (Paleozoic-Mesozoic), and in particular those whose singularity has turned them into authentic contemporary icons. In parallel, the online support (<http://evopuzzles.es>) allows acquiring complementary and specific knowledge about the different groups / species represented, as well as a better understanding and assimilation of knowledge.

Keyword: Active methodology; evolutionary relationships of the tetrapods; evolution of animal diversity; anapsids; synapsids; diapsids; sauropsids; archosaurs; lepidosaurs; dinosaurs; pterosaurs; ichthyosaurs; sarcoperigios; amphibians; lissanfibios, mammals.

1 INTRODUCCIÓN

Los múltiples eventos geológicos y bioclimáticos ocurridos en el planeta, han impulsado los cambios evolutivos acontecidos en el en el Reino Animal, marcando una dirección evolutiva, y un ritmo en la variación biológica. Estos eventos han modulado, según las circunstancias, la selección de las líneas filogenéticas mejor adaptadas a las nuevas condiciones ambientales. La variación gradual de la complejidad estructural y de la diversidad a lo largo del tiempo, y en particular en los vertebrados, desde formas basales relativamente simples (Paleozoico inferior), hasta los diferentes linajes -ramas del árbol evolutivo- de las que en la actualidad solo conocemos el resultado final de este largo proceso, ha planteado la necesidad de elaborar materiales didácticos específicos y metodologías asequibles para su adecuada comprensión. Dentro del contexto universitario, estos conocimientos se abordan en Titulaciones de las titulaciones en Ciencias Biológicas, así como en Ciencias Ambientales, siendo tratados en asignaturas como: "Evolución Animal", "Diversidad Animal y Evolución", "Diversidad Animal y Vegetal", "Vertebrados" y "Zoología".

2 OBJETIVOS

Este proyecto surge como respuesta a la escasez de material didáctico específico, pretendiendo por tanto cubrir -o al menos en parte- esta laguna, y aportando una metodología asequible e intuitiva, capaz de facilitar la transmisión de una información de actualidad. Dado que los contenidos abordados proceden en su mayor parte de investigaciones llevadas a cabo en las décadas más recientes, y a la vista de su impacto en la opinión pública en general, se ha procurado aplicar una metodología sencilla e intuitiva.

En esta obra se tratan todas las líneas evolutivas de los vertebrados tetrápodos (Anfibios, Reptiles, Aves y Mamíferos), proporcionando una visión espacial suficientemente completa en cuanto a variedad de formas, con el objeto de:

- Caracterizar la paleo fauna de los diferentes periodos geológicos, visualizando las notables variaciones que han tenido lugar en la Diversidad Animal.
- Evaluar el impacto que los principales eventos bioclimáticos han tenido en los principales hitos evolutivos y en las variaciones de la Diversidad Animal. En particular, el provocado por las 4 de las 6 grandes Extinciones Masivas que han tenido lugar en la Tierra desde la aparición de los Tetrápodos hasta nuestros días (Devónico/Pérmico; Pérmico/Triásico; Triásico/Jurásico y Cretácico/Paleoceno).
- Posibilitar el conocimiento de los taxones concretos de animales prehistóricos que poblaron la Tierra, situándolos en un contexto geográfico y cronológico. Con esta integración se pretende estimular la capacidad deductiva.
- El sistema bidimensional basado en la participación activa, y planteado a modo de juego de mesa tiene como objeto estimular y ejercitar la memoria visual, facilitándoles la asimilación y adecuada organización espacio-temporal de los conocimientos.

3 DESARROLLO DE LA INNOVACIÓN DIDÁCTICA. <http://www.evopuzzles.es/>

3.1 DESCRIPCIÓN GENERAL

Se ha comenzado por seleccionar las especies más emblemáticas, por su relevancia en la evolución animal, y se han representado en una secuencia espacio-temporal, mediante un modelo bidimensional, basado en figuras geométricas: piezas cuadradas –fijas- y octogonales –móviles-. El adecuado ensamblaje del conjunto permite acceder a la información objeto de este estudio. Se consideran de este modo las series evolutivas como un diagrama bidimensional representado en un tablero, y a las especies integrantes como piezas de un puzle, cuya posición y contenido permite visualizar las relaciones evolutivas de los linajes de los vertebrados

tetrápodos, para lo que se utilizan iconos que permiten situar las fichas en una determinada y única posición correcta.

Cada ficha octogonal se encuentra en contacto con 4 cuadrangulares, a la vez que con otras 4 del mismo tipo. Los octógonos, dependiendo del modelo en cuestión, corresponden fichas específicas en las que se recoge diversa información de la especie representada: biología, ecología, etología...

Las piezas cuadrangulares permiten el engarce de las anteriores, y corresponden a distintas categorías, propiedades o características sobre la ecología de las especies tratadas, con las que se relacionan los animales (piezas octogonales). Los distintos grupos de organismos tratados en ellas se representan en su zona central.

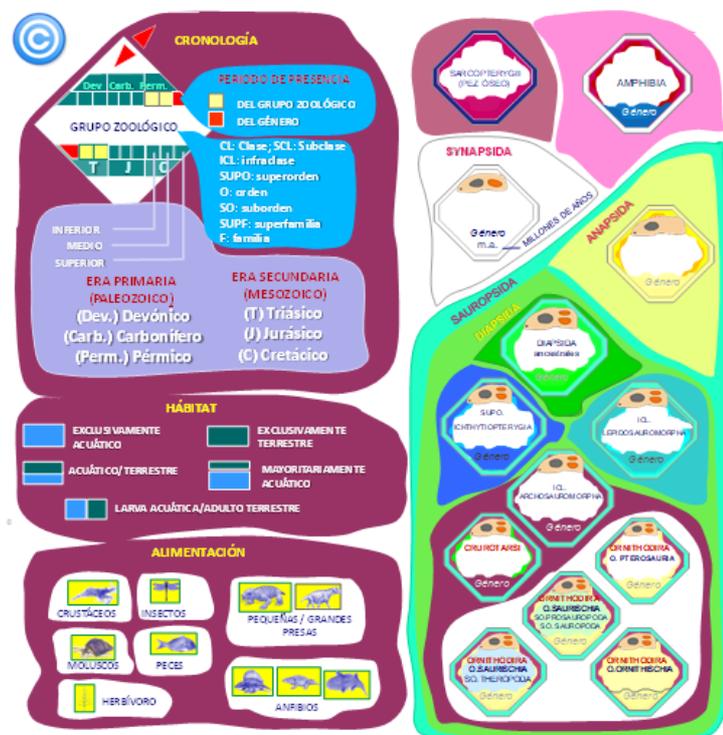


Figura 1. Descripción de los símbolos utilizados. Fichas cuadradas (izquierda, superior): Información sobre los periodos geológicos en los que vivieron las diferentes especies (escalas temporales de Paleozoico y Mesozoico), e indicación de las abreviaturas correspondientes a los diferentes niveles taxonómicos. Ficha octogonal: Símbolos para designar el hábitat y la fuente de alimentación de las especies representadas (izquierda, centro e inferior, respectivamente), e indicación de los diferentes diseños y combinaciones de colores de las fichas en función de las líneas evolutivas de los tetrápodos (*Sarcopterigios*, *Anfibios*, *Sinápsidos*, *Anápsidos* y *Diápsidos*).

La actividad didáctica presentada aquí, consiste por tanto en colocar las piezas octogonales en el lugar correcto, para lo que el usuario se vale de las correspondencias entre las piezas,

representadas mediante iconos representativos de los diversos aspectos abordados (ecología, alimentación, distribución paleo geográfica y zona geográfica donde han sido recuperados los restos fósiles). Estos iconos se sitúan en las zonas periféricas de las fichas octogonales, en su zona de contacto con las piezas cuadradas, por lo que su correcta correspondencia espacial permite establecer una relación lógica entre octógonos-cuadrados, así como entre los octógonos contiguos. Una vez correctamente colocadas, se obtiene una visión de conjunto, que permite acceder a datos concretos sobre aspectos taxonómicos, filogenéticos, paleo geográficos.

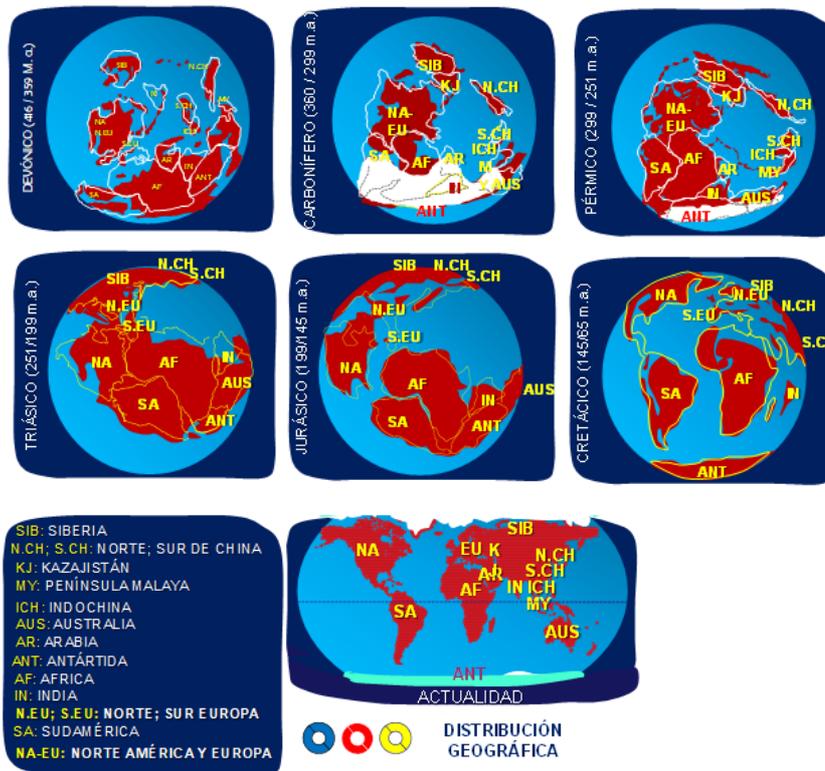


Figura 2. Descripción de las fichas cuadradas: Representación de las tierras emergidas durante los periodos Devónico a Cretácico, en relación a la distribución actual de los continentes.

4 DESCRIPCIÓN ESPECÍFICA

PALEOZOICO: PERIODOS DEVÓNICO/PÉRMICO (416 a 251 M.a.).

4.1 PERÍODO DEVÓNICO (416 a 359 M.a)

Paleogeografía

Durante este periodo, geográficamente predomina el super continente Gondwana al sur, y al norte se encuentran el continente Siberia, y la formación del pequeño super continente de Europa + América, en posición intermedia. Se produjo en este período una gran actividad tectónica, por la aproximación de Laurasia (Euramérica y Siberia) y Gondwana. El super

continente Euramérica, que surgió a principios del Devónico por la colisión de Laurentia y Báltica, se situó en la zona del trópico de Capricornio, zona que es naturalmente seca, y que como ocurre actualmente, está sometida a la convergencia de dos grandes circulaciones atmosféricas (Células de Hadley y de Ferrel). En estos ambientes sub desérticos se formaron grandes depósitos de arenisca roja, compuestas por óxido de hierro (color rojo, *hematites*). El resto de los continentes permanecieron unidos al super continente Gondwana, situado al sur, y de condiciones frías. El nivel del mar durante el Devónico era elevado en todo el mundo, por lo que gran parte de las tierras estaban sumergidas bajo mares poco profundos, donde vivían los organismos característicos de los arrecifes tropicales. El profundo y enorme océano, denominado Panthalassa («océano universal») abarcaba la mayor parte del planeta.



Figura 3. Evopuzle: Diversidad y evolución de los Tetrápodos (I): Paleozoico.

Este es el período de expansión de los peces, especialmente de los *Placodermos*, de los *Condrictios seláceos* (tiburones), y de los *Osteictios*, tanto *Sarcopterigios* (de los que derivan los vertebrados terrestres), como *Actinopterigios* (este es el tipo de peces óseos que actualmente dominan los mares). Este hecho ha valido para calificar al Devónico como «Edad de los peces». Los restos son muy diversos incluso en los depósitos de agua dulce de ríos y lagos. De este tiempo datan restos de *Sarcopterigios* marinos, muy similares a los *Celacantos* actuales. A mediados de este periodo los *Placodermos* comienzan a superar a

los *Ostracodermos*, que se diversifican y llegan en ocasiones a alcanzar grandes dimensiones (*Dunkleosteus*, de hace 380 a 360 millones de años que alcanzaba los 6 m de largo). Del linaje de los *Sarcopterigios* (son los representados en las dos primeras fichas de la fila inferior del puzzle) surgen los géneros anfibios *Ichthyostega* y *Acanthostega*, que constituyen formas de transición entre los peces y los *Tetrápodos*. Dicha transición ocurrió durante la extinción del Devónico-Carbonífero, y probablemente a partir del género *Eusthenopteron*. Durante el Silúrico (hace 450 M. a.) comienza la colonización de los hábitats terrestres por los Briofitos (musgos, o plantas no vasculares), y poco después (Silurico) aparecen sus descendientes, las plantas vasculares, o Traqueofitas. La expansión de las plantas terrestres contribuyó, junto a la mayor continentalización, a un progresivo enfriamiento del clima, que culminó con la crisis de extinción que marca el final del Devónico.

4.2 PERÍODO CARBONÍFERO (359 a 299 M.a.).

Paleogeografía

Desde sus comienzos se produce un descenso gradual en las temperaturas polares en el sur, lo que ocasiona la glaciación de Gondwana durante todo el período. Esto no obstante tuvo escaso efecto en los trópicos, donde proliferaban bosques exuberantes, a poca distancia de los glaciares del polo sur. Europa y Norteamérica se encontraban principalmente situadas en el ecuador.

En la primera mitad de este periodo se producen dos acontecimientos relevantes:

- La disminución del nivel del mar a causa de la expansión de los glaciares en Gondwana, ocasionando un importante enfriamiento del clima.

- La aparición de extensos mares epicontinentales, y la extinción masiva de la vida oceánica, resultando principalmente afectados los *Crinoides* y *Ammonoideos* (con pérdidas del 40 y 80% de sus géneros, respectivamente).

En el Carbonífero medio, Gondwana contacta con Euramérica, mientras que al final del periodo, los climas antes tropicales cambian hacia condiciones más secas, mientras que Gondwana y Siberia se caracterizan por condiciones bastante más frías. Los continentes del sur permanecieron unidos en el súper continente Gondwana, que acabó colisionando con Euramérica (Europa más Norteamérica). Al mismo tiempo, gran parte de la actual zona oriental de la placa de Eurasia se unió a Europa a lo largo de la línea de los Urales. Se reúnen la mayor parte de las tierras emergidas en un gran supercontinente –Pangea- aunque China del Norte y China del Sur estaban todavía separados de Laurasia. En el Carbonífero Superior,

Pangea adquiere forma circular. Los dos grandes océanos del Carbonífero son Panthalassa (océano global), y Paleo-Tetis, este estaba rodeado por Pangea.

En este periodo se produce la diversificación de los primitivos peces óseos de hábitos anfibios, los *Sarcopterigios*, lo que fue estimulado gracias a la desaparición de los grandes depredadores acuáticos, los *Placodermos*, causada a su vez por la segunda gran Extinción Masiva, que tuvo lugar a finales del Devónico, hace 350 M. a. La conquista del medio terrestre, y la huida de los *Sarcopterigios* de los hábitats acuáticos -que se han tornado inhóspitos a causa de la contaminación de los mares- representó el mayor salto evolutivo que haya tenido lugar en el planeta.

En este puzzle se representan las distintas líneas evolutivas de los primitivos *sarcopterigios*: Las formas de vida anfibia, representadas en las dos líneas inferiores, y aquella/s que desarrollaron huevo amniota (las restantes fichas del puzzle).



Figura 4. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Sarcopterigios* extantes durante el Carbonífero.

Durante el Carbonífero, la innovación evolutiva más notoria de algunos anfibios fue la aparición del *huevo amniota*, lo que los convirtió en *reptiles*, y los liberó de su dependencia acuática para la reproducción, permitiéndoles explorar ecosistemas del interior, lejos de los mares, lagos y ríos donde se habían originado sus ancestros.

Hasta hace poco, los reptiles más antiguos conocidos se habían datado en el Carbonífero superior, no obstante, se piensa que ya existirían en el Carbonífero inferior. Probablemente, aquellos primeros reptiles usaban sus afilados dientes para perforar la cutícula de los insectos, mientras que la mayor parte de los anfibios carecían de fuerza al morder, debido a la debilidad de sus mandíbulas). Los reptiles primitivos se han encontrado en el interior de tocones de árboles fosilizados en Nueva Escocia (Canadá), y sus desechos fecales indican una alimentación de insectos y caracoles.

Con la aparición del huevo amniota, y la independencia de los hábitats acuáticos, comienza el dominio de los reptiles *sinápsidos* y *anápsidos*, que se mantendrá hasta la siguiente extinción, a finales del Pérmico.

4.3 PERIODO PÉRMICO (299 a 251 M.a.)

Paleoclimatología y su influencia en la flora y la fauna

Desde el comienzo de este periodo, los polos presentaban gruesas y extensas capas de hielo, por lo que durante este periodo el nivel del mar se mantuvo generalmente bajo. Se produce en este periodo la unión entre Siberia y Europa y se levantan los Urales, por lo que la única zona terrestre de gran tamaño que aún estaba separada de Pangea era el sudeste asiático, y así continuaría durante el Mesozoico.

Rodeado del gran océano Panthalassa, la mayor parte de Pangea se situaba en la zona ecuatorial y se extendía hacia los polos, mientras que el océano Paleo-Tetis se situaba entre Asia y Gondwana.

Las grandes dimensiones del super continente Pangea tuvo como consecuencia climas con variaciones extremas de calor y frío, y condiciones monzónicas con precipitaciones estacionales. Las zonas desérticas estaban muy extendidas y en general la climatología favoreció a las *gimnospermas*, plantas con semillas encerradas en un receptáculo, frente otras plantas como los *helechos*, que se reproducen mediante dispersión de esporas. Los primeros árboles modernos (coníferas, ginkgos y cicadáceas) aparecieron en este periodo.

La unión de la mayor parte de los grandes continentes en el super continente Pangea, podría ser la causa principal de la extinción generalizada de especies marinas, hacia finales de este período, pues ello desencadenó la severa reducción de las zonas costeras someras, que constituían los hábitats predilectos de muchos organismos marinos.

Por otra parte, la elevación de importantes cadenas montañosas favoreció los contrastes climáticos en el planeta, mientras que las barreras locales que suponían las nuevas cordilleras, favoreció el aislamiento reproductivo, y el provincialismo.

El contraste entre climas de las regiones polares (que continuaban siendo bastante frías) y las ecuatoriales (considerablemente más cálidas), favoreció la diversificación de floras muy diferentes en el planeta. En cualquier caso, estas continuaron adaptándose a climas cada vez más secos, continuación de lo que había comenzado en el Carbonífero superior. Las condiciones climáticas propiciaron el depósito de grandes espesores de evaporitas, y de depósitos de sal que actualmente son muy comunes en los territorios de antiguos desiertos pérmicos.

La fauna terrestre de principios del Pérmico estaba dominada por *anfibios sarcopterígios* y *reptiles sinápsidos*. Entre los anfibios existía una relativa diversidad, que incluía a los *Estegocéfalos* precursores de los tetrápodos, a los *Temnospóndilos*, *Lepospóndilos*, *Antracosaurios* y *Diadectomorfos*.

5 SINÁPSIDOS

La fauna terrestre de principios del Pérmico estaba dominada por los *Sinápsidos Pelicosaurios*, que fueron los primeros reptiles mamíferoides, los cuales ocuparon el vértice de la cadena trófica en los ecosistemas terrestres. Vivían en zonas pantanosas, y a veces eran semiacuáticos. De ellos, *Dimetrodon* era carnívoro con afilados y agudos dientes que les permitía despedazar a sus presas, a diferencia de los anfibios carnívoros pérmicos (como *Eryops*) que atacaban presas pequeñas, que engullían sin masticar. Entre los *Pelicosaurios* había tanto carnívoros (*Ofiacodóntidos*, *Esfenacodóntidos*) como herbívoros (*Edafosáuridos*, *Caséidos*). No obstante, durante la segunda mitad del Pérmico, las formas herbívoras fueron reemplazadas por los *Terápsidos Dinocéfalos* (de los que había también carnívoros y omnívoros) y por los herbívoros *Terápsidos Dicinodontos*. Paralelamente, los *Pelicosaurios* carnívoros fueron desplazados por los *Sinápsidos Gorgonópsidos* y *Terocéfalos*, grupo este último del que evolucionaron los *Cinodontos*. A finales del Pérmico la fauna de sinápsidos estaba compuesta por los herbívoros *Dicinodontos* y por los carnívoros *Gorgonópsidos*, *Terocéfalos* y los más avanzados *Cinodontos*, de los que posteriormente surgirán los *Mamíferos*, a mediados del siguiente periodo, el Triásico.

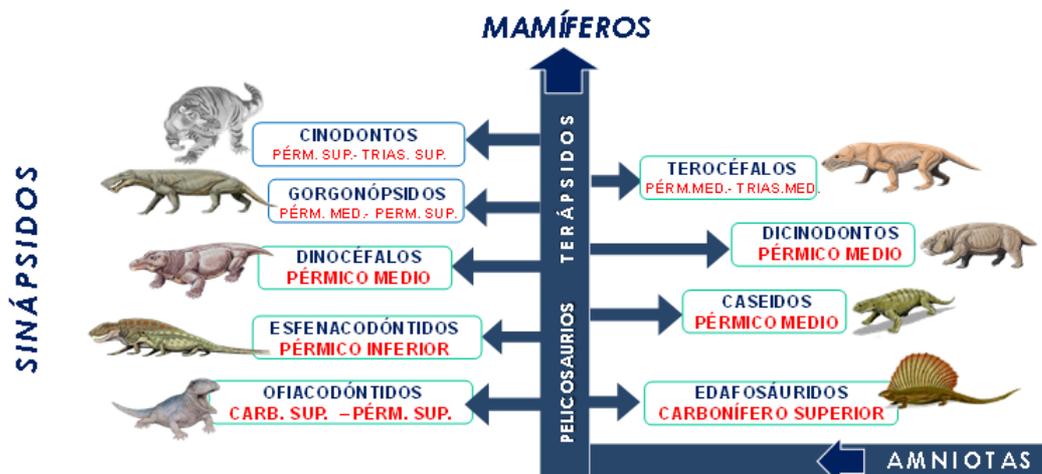


Figura 5. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Sinápsidos* extantes durante el Pérmico.

5.1 SAURÓPSIDOS

Anápsidos

Los anápsidos más antiguos conocidos –los *Captorrínidos*- datan del Carbonífero Superior; eran semejantes a pequeños lagartos, aunque anatómicamente muy diferentes. A mediados del Pérmico aparecen los acuáticos *Mesosaurios* (no confundir con los *Mosasaurios*) en zonas litorales de las costas de Gondwana.

En este período los anápsidos alcanzaron su máximo desarrollo. Durante la segunda mitad de este periodo, el tronco de los anápsidos parareptiles se diversifica, originándose los masivos *Pareasaurios*, los *Procolofonios* y los *Millerosaurios*. Los primeros eran herbívoros de mediano a gran tamaño, que vivieron hasta la Gran Extinción Masiva del Pérmico, también llamada “la gran mortandad”.

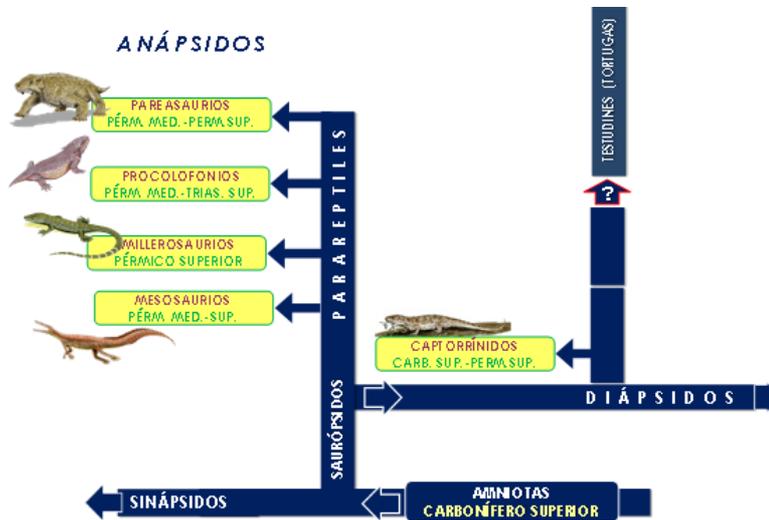


Figura 6. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de los primitivos *Parareptiles* (Anápsidos) extantes durante el Pérmico.

5.2 DIÁPSIDOS

Durante el Pérmico la diversidad de diápsidos se limitaba a escasos grupos primitivos basales como los *Areoscélidos*, los *Eosúquios* (algunos de ellos adaptados a la vida acuática) y los *Avicéfalos*, grupo que contaba con especies capaces de efectuar cortos planeos.

Un grupo de pequeños diápsidos, comenzaba a despuntar; estos eran los *Neodiápsidos*, o saurios antepasados de los reptiles más modernos: los *Lepidosaurios* y los *Arcosaurios*, y que surgieron a finales del Pérmico. Estos eran no obstante aún muy escasos, y entre ellos destacaban los *Eolacertílios*, capaces de efectuar planeos, al igual que los mencionados *Avicéfalos*.

A finales del Pérmico surgen los primeros *Arcosaurios*, importante línea de saurópsidos en la que, en el siguiente período, surgirán los *Cocodrilos*, los *Pterosaurios*, y los *Dinosaurios*. A finales del Pérmico su diversidad era aún escasa, citándose entre ellos, a los *Prolacertifomes* y a los *Proterosúquidos*. Los primeros no obstante solo estaban representados por escasas especies; entre las de mayor tamaño, *Protorosaurus* (de hasta 2 m de longitud, y con aspecto de lagarto con patas y cuello muy largos). Los *Proterosúquidos* estaban entre los mayores reptiles terrestres a finales del Pérmico, de apariencia similar a un cocodrilo (mandíbulas alargadas, poderosos músculos en el cuello, patas cortas y cola larga), adaptados para capturar presas como los *Dicinodontos* (*Lystrosaurus*). Se cree que eran depredadores de emboscada, esperando por sus presas cuando se acercaban al agua. Presentaban patas robustas, que les permitían caminar en tierra, por lo que el cambio de ambiente tierra-agua era una gran ventaja que les permitirían controlar su temperatura corporal calentándose con la luz solar, o enfriándose en el agua.

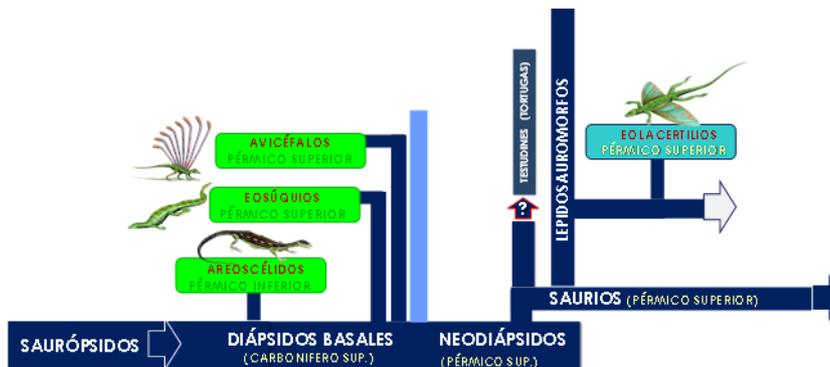


Figura 7. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de primitivos *Diápsidos* y de los precusores *Lepidosauromorfos*, extantes en el Triásico

(II) MESOZOICO: TRIÁSICO (251/199 M.a.).

Paleo geografía

Durante el Triásico, casi todas las masas de tierra emergida estaban incluidas en el super continente *Pangea*, que se situaba en la zona ecuatorial, en el que se abría un gran golfo, ocupado por el Mar de Tethys (el resto de las aguas formaban el océano de Panthalassa). Al norte, Laurasia comprendía a Norteamérica, Europa y a gran parte de la actual Asia. Al sur, Gondwana comprendía África, Arabia, India, Australia, la Antártida y Sudamérica.

En el Triásico, *Pangea* se desplazaba muy lentamente hacia el norte, y a causa de ese proceso se manifiestan los primeros signos de su fraccionamiento, al final de este periodo, con la aparición de grietas en la parte oriental de Norteamérica, respecto de Europa y noroeste de África.



Figura 8. Evopuzle: “Diversidad y evolución de los Tetrápodos (II): Triásico”

Anfibios

En este periodo eran abundantes los anfibios *Temnospondilos* (como *Batracosuchus*, de 1 m de longitud), que habían sobrevivido a la extinción masiva del Pérmico-Triásico, y se encontraban mayoritariamente en sistemas acuáticos, junto a los primeros *Lisanfibios* (los anfibios del tipo actual), cuyo registro en el Triásico es incipiente y escaso (*Triadobatrachus*).



Figura 9. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de primitivos *Sarcopterigios* extantes en el Triásico, y sus derivados Lisanfibios. En color gris tenue se indican los taxones ya extintos.

Sinápsidos

En la línea evolutiva de los sinápsidos, con la extinción Masiva del Pérmico-Triásico desaparecen la mayor parte de las especies de *Dicinodontos* y *Cinodontos* que habían dominado en la segunda parte del Pérmico. No obstante, aún permanecen unos pocos *Dicinodontos*, tales como el herbívoro *Lystrosaurus*, ampliamente extendido en Gondwana. También persisten los *Cinodontos*, aunque presentaban menor tamaño, parecidos a las actuales comadrejas. Los restantes reptiles sinápsidos se rediversificaron, dando como resultado la aparición de los *Mamíferos*, que evolucionaron a partir de los *Cinodontos*, al final del Triásico. Lo más significativo fue la aparición de los primeros *Mamíferos* a partir de los terápsidos *Cinodontos Morganucodontos*. Los primeros mamíferos en aparecer fueron los *Aloterios Triconodontos*, que se mantienen hasta finales del Cretácico, y –presumiblemente- los primitivos *Monotremas*, si bien de esto no se tienen evidencias fósiles, datándose los primeros, del periodo Cretácico.



Figura 10. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de Sinápsidos. En color tenue se indican los taxones extintos en el Triásico.

Anápsidos

En la línea evolutiva de los anápsidos, a finales del Pérmico desaparecen los *Pareasaurios*, los *Millerosaurios* y los primitivos *Captorrínidos*. A finales del Triásico los anápsidos solo están representados por los *Procolofonios*.

Aunque continúa siendo objeto de discusión, ciertos autores sitúan aún a los *Captorrínidos* en la base evolutiva de los *Testudines* (tortugas). En este sentido, hemos de señalar aquí que en fechas recientes se ha realizado un estudio del cráneo de un fósil inicialmente clasificado entre los anápsidos *Millerosaurios* (*Eunotosaurus africanus*) en el que se concluyó que sus ventanas temporales se habrían cerrado a causa de algún factor evolutivo, criterio que, según este estudio, habría que aplicar a las tortugas, por cuanto estas en realidad serían *Diápsidos*, y emparentadas con los *saurios* primitivos, de finales del Pérmico.

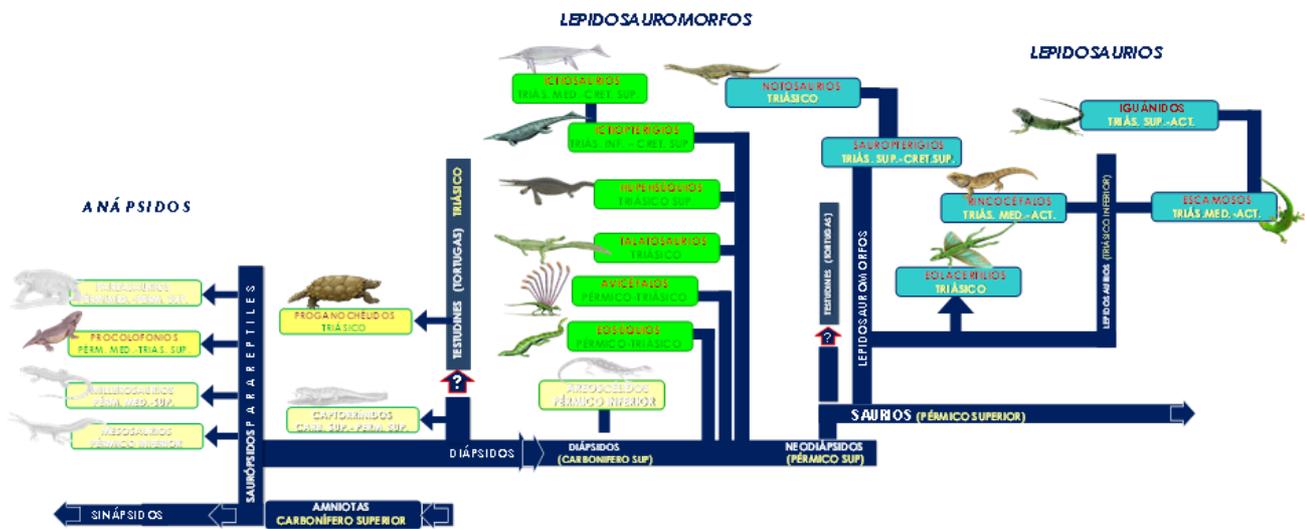


Figura 11. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Anápsidos*, *Testudines*, *Lepidosauromorfos* y *Lepidosaurios*. En color tenue se indican los taxones extintos en el Triásico.

Diápsidos.

Entre los diápsidos *Lepidosaurios*, desde principios del Triásico proliferan dos grupos muy emparentados, los *Notosaurios*, acuáticos, y con dientes afilados y aserrados, de hasta 4 m de longitud. Los *Notosaurios* (Triásico Inferior) fueron los primeros reptiles en colonizar el océano, aunque desaparecieron a finales de este periodo, en la Extinción Masiva de finales del Triásico. No obstante, los *Notosaurios* dieron origen a los *Plesiosaurios*, que dominaron los mares hasta finales del Mesozoico. Estos tenían un largo cuello, patas plenamente adaptadas a la natación y eran aún más hidrodinámicos que sus ancestros *Notosaurios*.

Entre los diápsidos *Lepidosauromorfos*, lo más significativo durante este periodo fue la aparición de diversos grupos adaptados al medio acuático, como los *Eosúquios*, *Talatosaurios*, los *Hupehsúquios*, y más notablemente, los *Ictiopterígios*. Estos últimos alcanzaron un gran éxito evolutivo, originando desde mediados de este periodo a los *Ictiosaurios*, de hasta 15 m

de longitud, y parecidos a delfines. Junto con los *Plesiosaurios*, estos dominaron los mares del resto del Mesozoico.

Entre los *Lepidosauromorfos* terrestres aparecen durante el Triásico los *Rincocéfalos* (tuataras) así como los primeros *Escamosos*, ancestros de serpientes, lagartos e iguanas.

En la línea evolutiva de los *Arcosaurios* proliferan inicialmente varios grupos de reptiles como los *Eritrosúquidos* y los *Fitosaurios* (tipo cocodrilo), los *Etosaurios* (herbívoros acorazados), los *Rincosaurios* (de aspecto similar al cerdo), los depredadores *Rauisúquidos* (como *Postosuchus*), y los variados *Prolacertiformes* (presentes al final del Pérmico, y que se diversifican en este período). Entre los *Prolacertiformes* había formas similares a los actuales lagartos, formas piscívoras de largos cuellos, incluso formas planeadoras con alas, que les permitían breves vuelos entre los árboles de los bosques (sus alas, que carecían de plumas, surgían tanto de las patas delanteras como de las traseras). Estos grupos de reptiles arcosaurios reemplazaron en los ecosistemas terrestres a los extintos sinápsidos, no obstante, desaparecieron posteriormente, en la Gran extinción Masiva del Triásico-Jurásico.

Entre los *Arcosaurios* más avanzados se diversifican una variedad de formas casi bípedas, agrupadas en dos grandes troncos, o linajes:

- Los *Crurotarsos* (Figura 12, derecha), donde se incluyen a grupos generalmente acuáticos, que a finales del Mesozoico, darán lugar a los verdaderos cocodrilos, similares a los actuales.

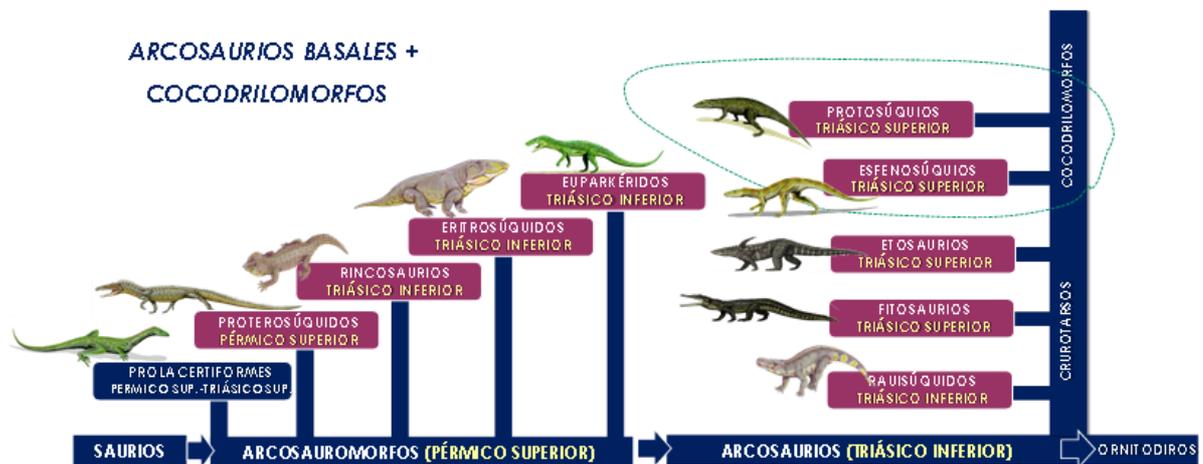


Figura 12. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Arcosauromorfos* y *Arcosaurios* extantes en el Triásico.

- Los *Ornitodiros*, es la segunda rama (Figura 13) de los que surgen los *Pterosaurios*, inicialmente solo los *Ramforrincoideos*, capaces de realizar vuelos de una cierta duración. Entre los *Ornitodiros* se encuentran los *Lagosúquidos*, ancestros de los *Dinosaurios*, que a finales del

Triásico ya superaban los 8 m. Entre estos se encontraban ya presentes los ancestros de los *Saurisquios* (como es el caso de los *Prosaurópodos*, los *Terópodos Herrerasáuridos* y *Coelofisoides*) y los ancestros de los *Ornitisquios* que, a diferencia de los *Saurisquios*, se encontraban entonces menos diversificados.

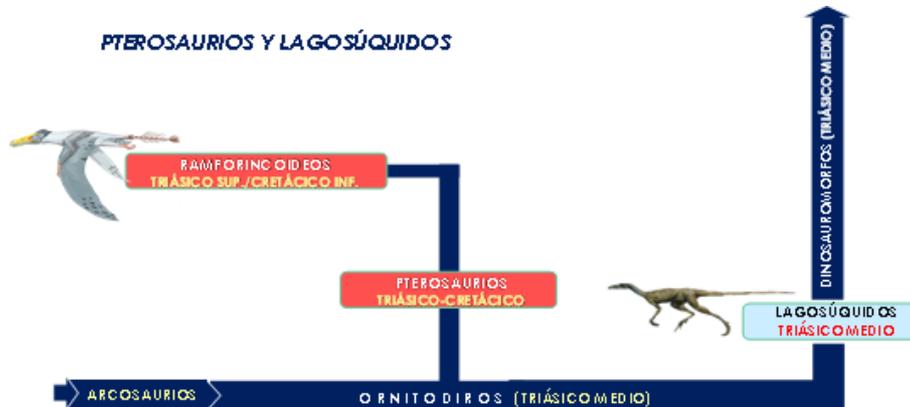


Figura 13. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Arcosaurios* *Ornitodiros* primitivos.

En la línea evolutiva de los *Arcosaurios* debieron también aparecer Los primeros testudines (tortugas), pues sus restos fósiles más antiguos datan de finales de este período (*Odontochelys* y *Proganochelys*). *Odontochelys* era acuática y poseía dientes y únicamente la parte ventral del caparazón (plastrón), mientras que *Proganochelys*, que vivió 10 M.a. después, ya tenía el caparazón completamente formado, y era terrestre.

(III) MESOZOICO: JURÁSICO (199/145 M.a.).

Clima y paleogeografía

La existencia de barreras marinas entre el norte y el sur del planeta, origina un mayor gradiente de temperaturas entre los polos y el ecuador. No obstante, los gradientes térmicos no eran tan pronunciados como lo son hoy día, y no existe prueba de la existencia de hielo polar durante este periodo. En la segunda mitad de este periodo se produce un aumento del nivel del mar, causando la inundación de grandes áreas de América del Norte y del este de Europa, por lo que gran parte de estos continentes estaban sumergidos bajo mares tropicales poco profundos.

Lo más significativo de este periodo por tanto fue la fragmentación de *Pangea*, lo que propició una mayor influencia oceánica en relación al Triásico, en el que el clima era principalmente cálido y seco. Se pasó por tanto a una etapa subtropical lluviosa y húmeda, lo que hizo retroceder los antes extensos y abundantes desiertos.

La fragmentación de Pangea se produjo mediante un proceso de fractura que se inició en la región del océano Tetis, que avanzó formando un estrecho brazo que separó Europa de África, lo que dio lugar a un supercontinente septentrional, *Laurasia*, y a un super continente meridional, *Gondwana*. Posteriormente, la fractura se extendió a lo largo del eje N-S, por lo que comienza la separación de Sudamérica y África. La apertura del océano Atlántico ocasionó la inundación estacional de esta nueva extensión, de forma que el agua que entraba periódicamente desde el océano Tetis se evaporaba estacionalmente, lo que dio lugar a grandes depósitos de rocas evaporitas que actualmente se encuentran a ambos lados del Atlántico (España, Marruecos y Terranova. No obstante, durante el Jurásico, el Atlántico Norte era relativamente estrecho, y el Atlántico Sur llegaría a formarse realmente hasta el Cretácico, después de la completa fragmentación de Gondwana.

Anfibios

Durante el Triásico inferior se extinguieron los primitivos anfibios reptilianos -los *Antracosaurios*- por lo que en el Jurásico solo permanecen los primitivos anfibios *Temnospóndilos*, como un vestigio de la primitiva fauna de los anfibios paleozoicos. Lo más significativo durante el Jurásico fue la aparición de los otros dos grupos de anfibios más modernos de *Lisanfibios*, que se suman a los ya existentes *Anuros*. Estos son los *Ápodos* (gimnofionas o cecilias) y los *Urodelos* (*Caudados*: tritones y salamandras) los cuales que se mantienen hasta la actualidad.

DIVERSIDAD Y EVOLUCIÓN DE LOS TETRÁPODOS (III) MESOZOICO: JURÁSICO (199/145 m.a.)



Figura 14. Evopuzzle: “Diversidad y evolución de los Tetrápodos (III): Jurásico”

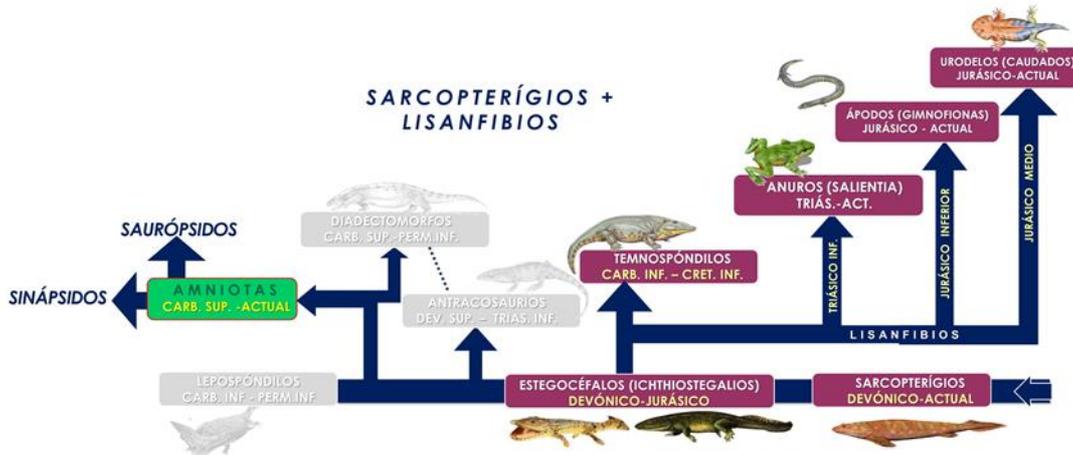


Figura 15. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de primitivos anfibios *Sarcopterigios* extantes en el Jurásico, y sus derivados Lisanfibios. En tonalidad gris tenue se indican los taxones ya extintos en este periodo.

Sinápsidos

En lo que respecta a los primitivos *Terápsidos Dicinodontos* ciertos autores indican que estos aún habrían sobrevivido a la gran Extinción Masiva del Triásico-Jurásico. Recordemos que este tipo de terápsidos ha habia superado la anterior extinción, o Gran Mortandad (Pérmico-

Triásico). Lo más significativo fue la aparición de nuevos grupos de *Mamíferos Aloterios* durante el Jurásico, apareciendo los *Multituberculados*, que perdurarán hasta el periodo Oligoceno, lo que les convierte en el grupo de mamíferos de mayor duración en la historia del planeta. Por otra parte, durante el Jurásico habrían aparecido los *Marsupiales (Metatherios)*, en los que tiene lugar una fase inicial embrionaria, en el útero materno, naciendo en un estado larvario, muy poco desarrollado, para después arrastrarse hasta la bolsa marsupial donde se produce su maduración. En ellos se produjo un cambio que resultará decisivo para la aparición de los primeros *Euterios*: una de las membranas internas del huevo se transformaría, para formar la placenta, lo que muy probablemente ocurrió como resultado de la inserción en el genoma de un *retrovirus* que aportaba uno de los genes que tiene la función controlar el desarrollo de este órgano. Como consecuencia, los mamíferos pasaron a ser placentarios vivíparos. Ambos grupos -*Marsupiales y Placentarios*- se habrían originado en lo que hoy es China.

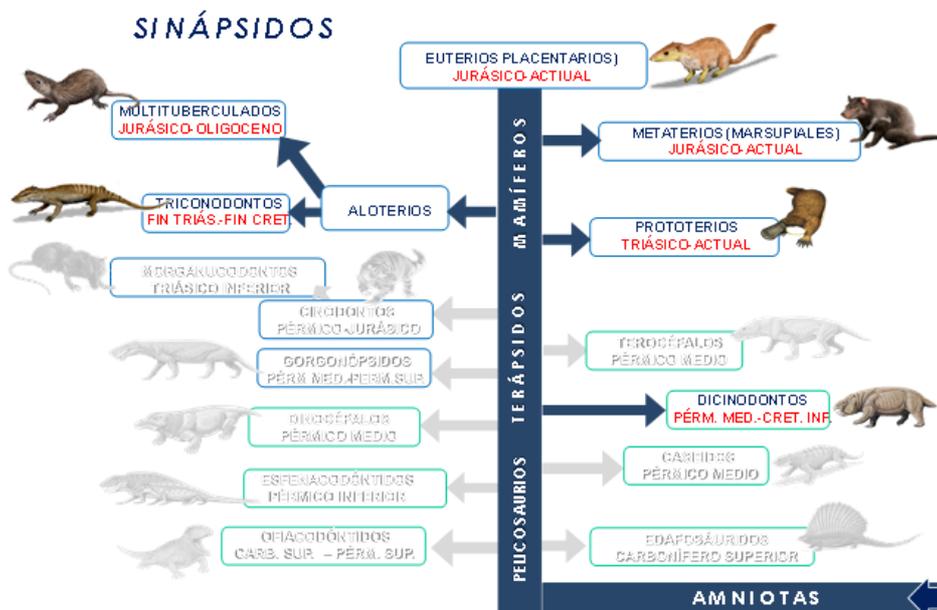


Figura 16. Esquema evolutivo de las probables relaciones filogenéticas de los *Testudines* (tortugas) en relación a los anápsidos. En tonalidad más tenue se indican los grupos ya extintos durante el Jurásico.

Diápsidos

Testudines.

Durante el Jurásico aparecen los dos subórdenes de *Testudines* (tortugas) y se mantienen hasta la actualidad. Los *Criptodiros* es un suborden que incluye a la mayoría de las tortugas marinas y terrestres. Se diferencian de las tortugas del orden *Pleurodiros* (tortugas de cuello lateral), en que los primeros contraen el cuello e forma recta, y lo esconden en el escudo óseo,

en lugar de girarlo de forma lateral para esconderlo bajo el reborde del escudo óseo. En los *Pleurodiros*, por tanto, el cuello se dobla en un plano horizontal, introduciendo la cabeza en el espacio existente delante de una de sus dos extremidades anteriores.

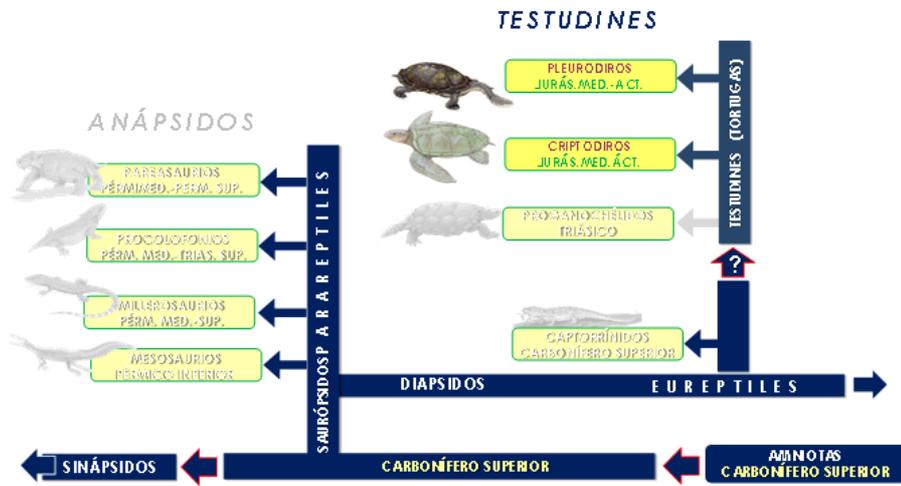


Figura 17. Esquema evolutivo de las probables relaciones filogenéticas de los taxones de *Testudines* (tortugas) extantes en el Jurásico, en relación a los ya extintos *Anápsidos* (en tono más tenue).

Lepidosaurios y sus ancestros Lepidosauromorfos.

Entre los primitivos *Diápsidos basales* del tipo lepidosauromorfo, durante el Jurásico únicamente persisten los *Ictiosaurios*, grupo que tuvo un gran éxito evolutivo, y se mantuvo hasta los comienzos del Cretácico. Se diversifican los *sauropterigios*, desdoblándose en dos grupos: *Plesiosaurios* y *Pliosaurios*. Por otra parte, en el tronco de los lepidosaurios terrestres, en el Jurásico se mantienen pequeños reptiles tipo lagarto que corresponden a los órdenes *Rincocéfalos*, *Escamosos*, e *Iguánidos*.

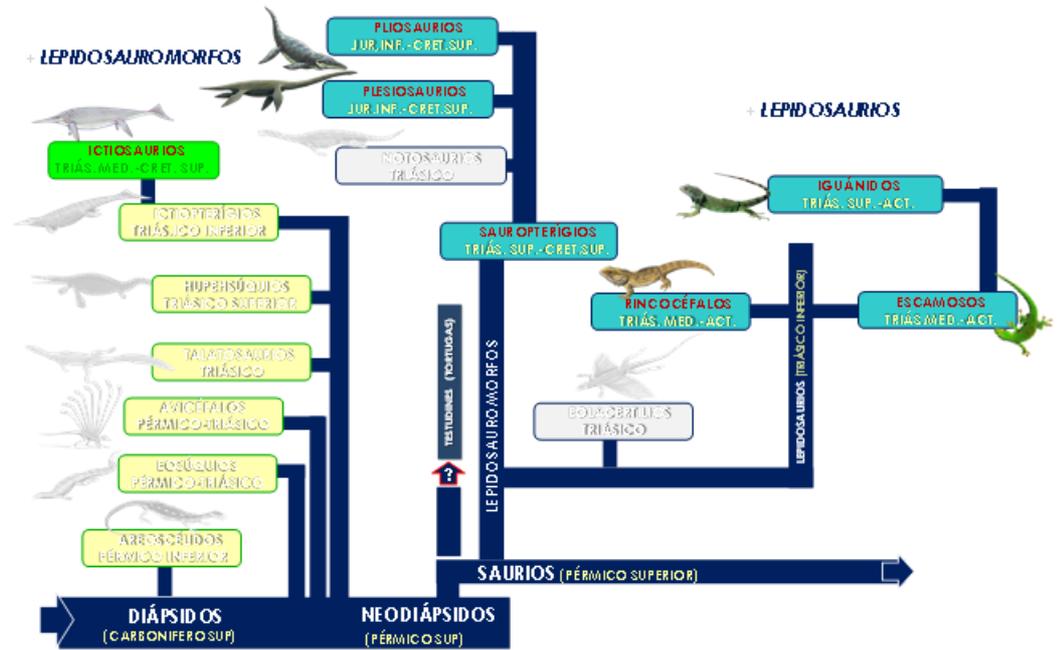


Figura 18. Esquema evolutivo de las probables relaciones filogenéticas de los taxones de *Lepidosaurios* extantes en el Jurásico, en relación a sus ancestros *Lepidosauromorfos*, y a los Diápsidos basales. En tono más tenue se indican los grupos extintos en este periodo.

Arcosaurios

Cocodrilomorfos

Entre los *Arcosaurios Crurotarsos*, en el Jurásico habían desaparecido ya los grupos más primitivos, y continúan diversificándose los *Cocodrilomorfos*, con la aparición de los *Talatosúquios* ("cocodrilos marinos"), orden que vivió desde principios del Jurásico hasta mediados del Cretácico (190 a 125 M.a.). Cocodrilos con aletas, eran marinos, cosmopolitas, y sobrevivirían hasta comienzos del Cretácico.

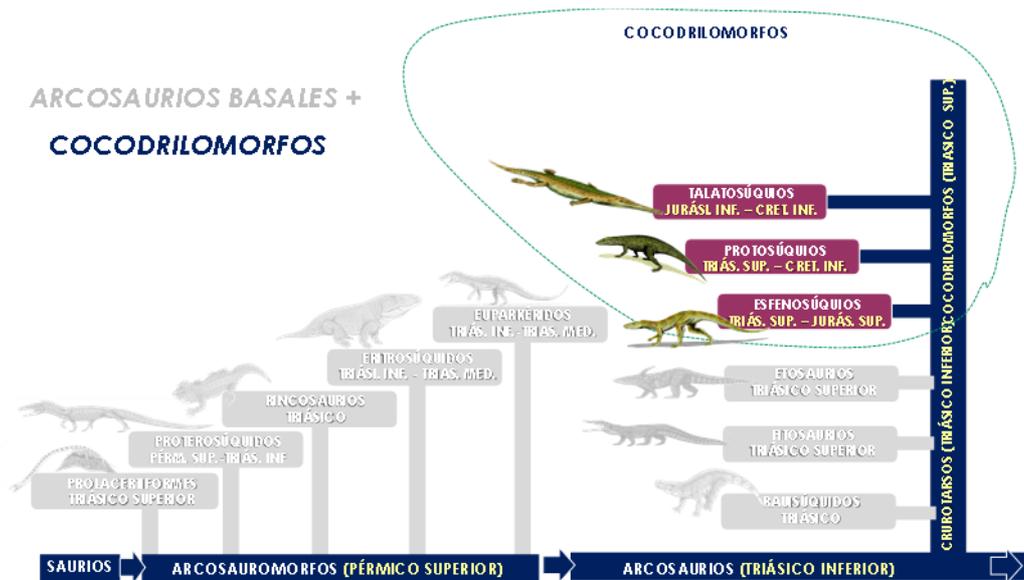


Figura 19. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Arcosaurios Crurotarsos* extantes durante el Jurásico. En tono gris tenue se indican los grupos extintos en este periodo.

Pterosaurios

Durante el Jurásico los cielos estaban surcados por los grandes *Pterosaurios*. Las especies de este grupo de reptiles *Ornitodios* (estos no eran dinosaurios) se alimentaban de peces que capturaban con sus largos picos provistos de dientes puntiagudos. En este periodo, el grupo de *Pterosaurios Pterodactiloides* comenzaron a dominar y a reemplazar gradualmente a los más primitivos *Ranforrincoideos*. En los *Pterodactilodes* la cola era muy corta, la cabeza era de mayor tamaño y el cuello más largo que en los pterosaurios triásicos, los *Ranforrincoideos*.

Dinosaurios Ornitisquios.

En la línea evolutiva de los *Dinosaurios Ornitisquios*, a principios del Jurásico aparecen géneros primitivos como *Lesothosaurus* en África. También, surge en el Jurásico la línea evolutiva la de los *Genasáuridos* (dinosaurios con mejillas) que es el clado más basal de ornitisquios donde, además de los *Neornitisquios*, se incluye al ancestro común de *Tireóforos* y *Cerápodos*, por lo que contiene a la mayor parte de los *Ornitisquios*. De este clado se diversifican dos líneas: los *Marginocéfalos*, donde se incluyen *Heterodontosáuridos*, *Paquicefalosáuridos* y *Ceratósidos*; y los *Cerápodos*, que incluye a los *Marginocéfalos* y los *Ornitópodos*, aunque en este periodo solo aparecerán las formas más primitivas.

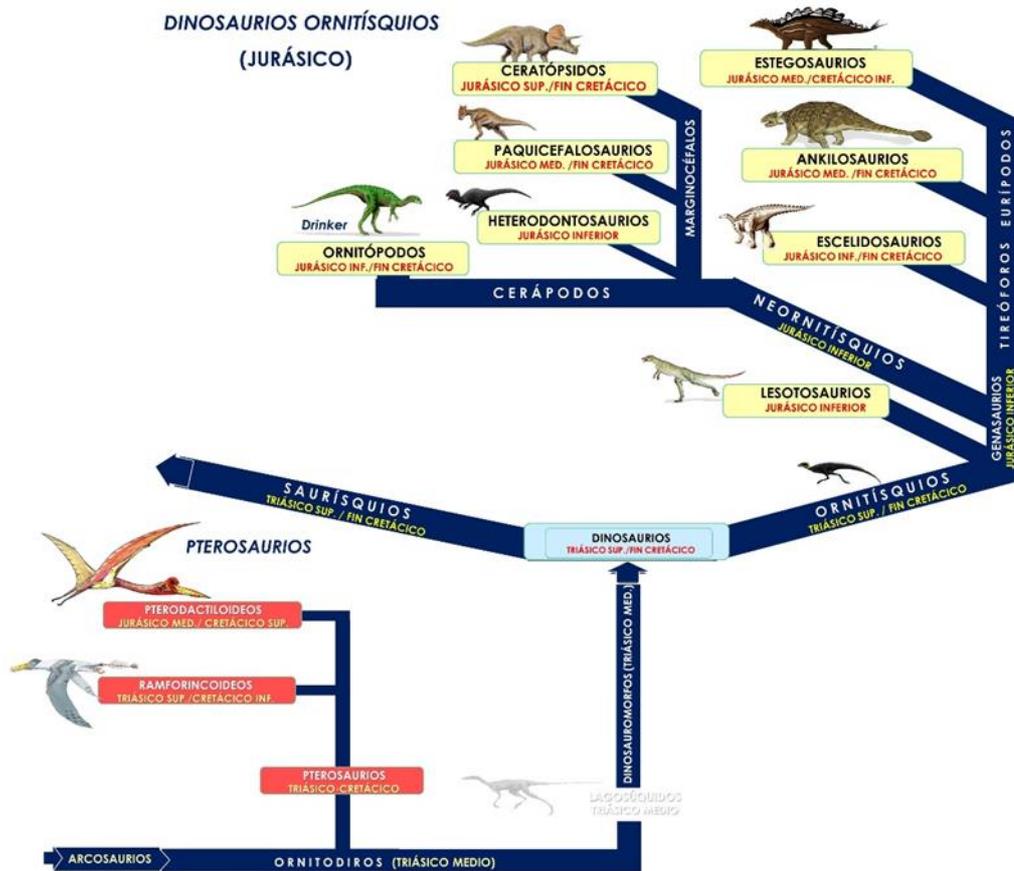


Figura 20. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los grupos de *Arcosaurios Ornitodiros* extantes durante el Jurásico, en particular las líneas de los *Pterosaurios* (inferior izquierda) y de los *Dinosaurios Ornitísquios*. Los clados se indican mediante letras blancas sobre fondo azul. En color gris tenue se indica a los *Lagosúquidos*, ancestros de los dinosaurios, y extinto en este periodo.

Dinosaurios Saurisquios

Terópodos

Estos, que eran mayoritariamente depredadores, aumentaron su tamaño adaptándose a las nuevas presas. Entre los terópodos más primitivos, originados de líneas que surgieron en el Triásico, dominan en el Jurásico los *Ceratósauridos* (*Ceratosaurus*, *Berberisaurus*...), que se distribuían principalmente en el hemisferio Sur, manteniéndose hasta el Cretácico (*Abelisaurus*, *Aucasaurus*..).

Más evolucionados que los *Ceratósauridos*, aparecen en el Jurásico diferentes líneas evolutivas de una nueva rama, los *Tetanuros* (dinosaurios de “cola rígida”), entre los que se encuentran los *Megalósauridos* (también denominados *Espinosáuridos*) y los *Carnosaurios* (o *Alosáuridos*). Los *Megalósauridos* eran depredadores bípedos cuyo tamaño aumentó hasta el Jurásico Medio (*Megalosaurus*, *Spinosaurus*, *Torvosaurus*, *Giganotosaurus*). Su tipo de

alimentación debió ser muy variada, según las especies, principalmente atacaban a otros dinosaurios, o bien a peces, como *Spinosaurus*, o *Baryonyx*.

Otra línea evolutiva de *Tetanuros* eran los *Carnosaurios*, los cuales presentaban ojos grandes, cráneo grande y estrecho, y fémur más largo que la tibia. Entre ellos destacan los *Alosáuridos* (*Allosaurus*), que presentan manos con tres dedos y por lo general pequeños "cuernos" o crestas en la cabeza.

Del tronco evolutivo *Tetanuros*, aparecen a finales del Jurásico los *Celurosaurios* (dinosaurios de "cola hueca"), si bien estos alcanzarán su apogeo hasta el siguiente periodo, el Cretácico. Todos eran bípedos, y principalmente carnívoros, aunque en el Cretácico aparecerán especies con hábitos alimenticios variados, tanto insectívoros (*Alvarezsáuridos*), omnívoros (*Ornitomimosáuridos*, *Oviraptóridos*, *Troodontidos*), y herbívoros (*Tericinosáuridos*). Entre los *Celurosáuridos* se incluyen los dinosaurios *Terópodos* de mayor y menor tamaño que se hayan conocido, no obstante estos vivieron en el Cretácico (*Tyrannosaurus* y *Microraptor* respectivamente).

Terópodos tipo ave.

En el Jurásico, aun no existen las *Aves*, propiamente dichas. Estas, no obstante, evolucionarán de una rama del clado *Avialanos*, el cual se puede definir como aquel que contiene a todas las *Aves* y a los dinosaurios *Maniraptores* más cercanos a ellas. En este periodo, los ancestros *Avialanos* más antiguos que se conocen son las especies de los géneros *Aurornis* y *Archaeopteryx*, que obviamente presentaban rasgos de reptil, como era la presencia de dientes en las mandíbulas, que formaban a su vez un pico, y muchos huesos en la zona caudal, entre otros caracteres.

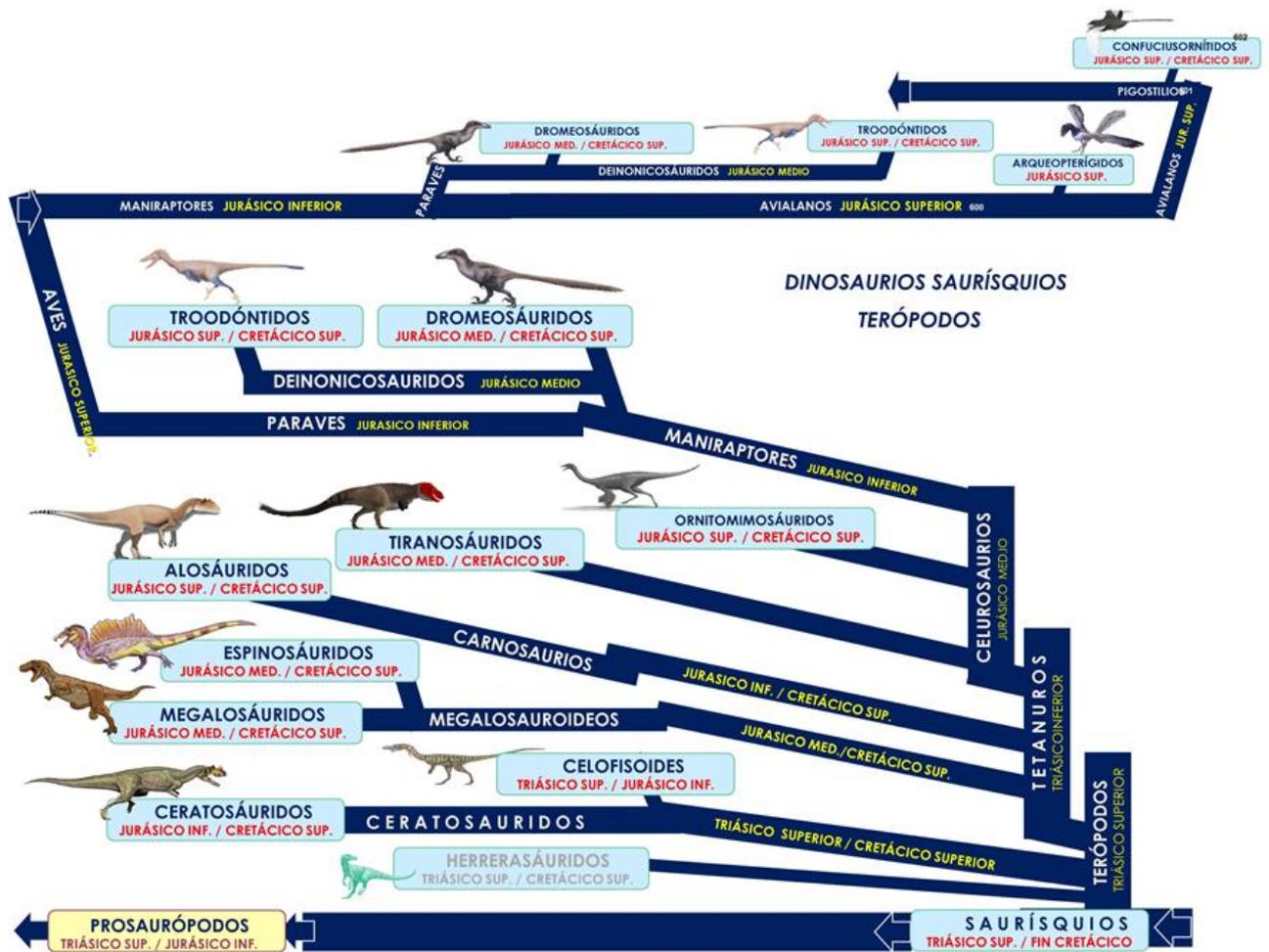


Figura 21. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Saurisquios Terópodos* extantes durante el Jurásico. Los clados se indican mediante letras blancas sobre fondo azul. En tonalidad más tenue, se indican los grupos extintos en este periodo.

Saurisquios Saurópodos

Los primeros *Saurópodos* aparecen en el Triásico Superior, estos sustituyen ecológicamente a los *Prosauropodos* y evolucionarán notablemente durante el Jurásico, alcanzando su mayor diversidad en la segunda mitad de este periodo (hace 150 M.a.), citándose algunos de los dinosaurios de mayor tamaño que hayan existido. Originalmente, en el Jurásico Inferior dominan los *Cetiosauridos*, y a mediados de este periodo evolucionan los *Diplodócidos* (*Diplodocus*) y *Dicreosauridos* (*Amargasaurus*), que se mantendrán hasta principios o mediados del Cretácico.

A mediados del Jurásico evoluciona una nueva rama de *Saurópodos*, los *Macronaria*, cuyo nombre se debe a que en estos la nariz se situaba en lo más elevado de la frente, presentando narinas de grandes dimensiones. Eran saurópodos de cola corta y de pequeño a gran tamaño (en

este grupo se encuentran el saurópodo más pequeño y también el de mayor tamaño). De esta línea surgen los *Titanosauriformes*, que contiene a los *Braquiosáuridos*, grandes saurópodos de cuello largo, y con miembros anteriores más largos que los posteriores, lo que les daba un aspecto inclinado hacia la zona posterior, y provistos de una corta cola (*Brachiosaurus*).

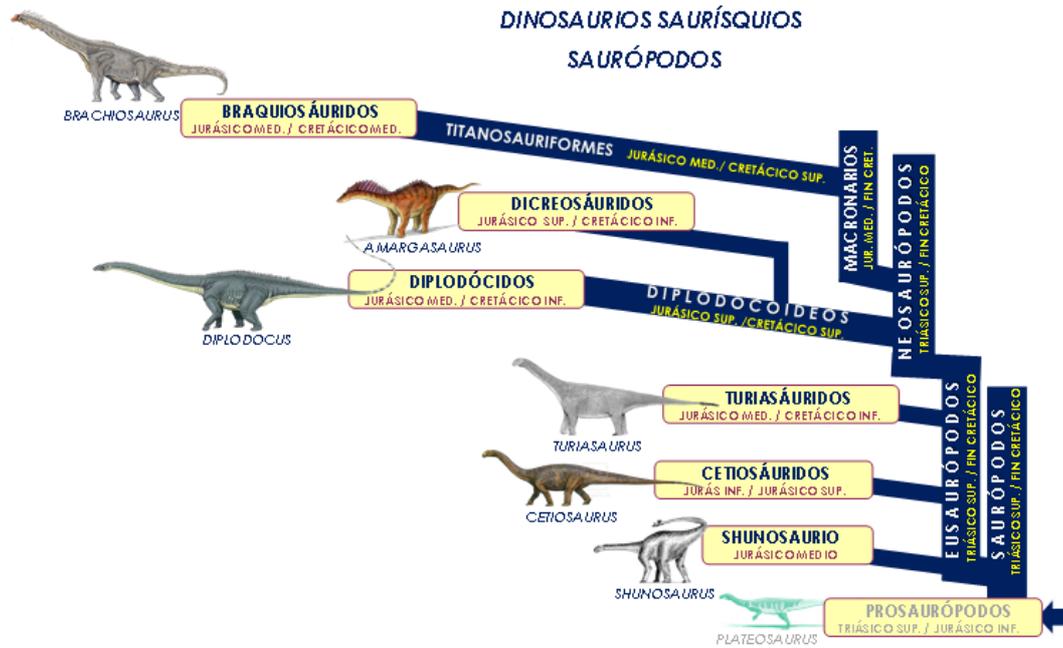


Figura 22. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los grupos de *Saurisquios Saurópodos* extantes durante el Jurásico. Los clados se indican mediante letras blancas sobre fondo azul. En tonalidad más tenue, los *Prosaurópodos* (extintos en este periodo).

MESOZOICO: CRETÁCICO (145/65 M.A.).

Clima y paleogeografía. Su influencia en la fauna.

Durante este periodo, el nivel de los mares estaba en continuo ascenso, creciendo hasta cotas jamás alcanzadas anteriormente, incluso zonas anteriormente desérticas, se convirtieron en llanuras inundadas. En su punto máximo, menos del 20% de la superficie de la Tierra estaba sobre el nivel del mar (hoy día la superficie emergida es del 29 %).

Las temperaturas ascendieron hasta alcanzar su valor máximo a mediados del Cretácico, no habiendo hielo en los polos. Los sedimentos muestran que las temperaturas en la superficie tropical del océano debieron haber sido 9 a 12 °C más cálidas de lo que lo son en la actualidad. Aunque el planeta no debió de ser mucho más cálido que en el Triásico o el Jurásico, no obstante, el gradiente de temperatura entre los polos y el ecuador debió de ser menor; lo que hizo reducir notablemente los vientos y corrientes oceánicas, dando lugar por lo tanto a océanos

relativamente estancados. Desde mediados de este periodo las temperaturas iniciaron un lento descenso que fue acelerándose progresivamente, y a finales del período, las temperaturas habían disminuido aproximadamente 10 °C.

El súper continente *Pangea* continuó su división para dar lugar a los continentes actuales, aunque con posiciones sustancialmente diferentes. A principios del Cretácico existían dos súper continentes: *Laurasia* y *Gondwana*, separados por el mar de Tetis, y al final del periodo los continentes presentan una configuración semejante a la actual. La progresiva separación de los continentes supuso la formación de amplias plataformas y de grandes arrecifes. Mientras el Atlántico se ampliaba, entre Laurasia y Gondwana, una importante masa de agua se extendía desde las aguas del Polo Norte hasta México, mientras que otra vía marina cruzaba África a través de la región del Sahara central. El mar de Tetis, que anteriormente limitaba con el sur de Europa, creció considerablemente.

La división de la Tierra en doce o más masas de tierra aisladas, favoreció el desarrollo de faunas y floras endémicas. Estas poblaciones, producto del aislamiento de los continentes insulares del Cretácico Superior, evolucionaron hasta generar gran parte de la actual diversidad de la vida terrestre. En las latitudes superiores a los 50°, tanto meridionales como septentrionales se originaron enormes yacimientos de carbón.

Durante el Cretácico, el mar de Tetis rebosaba de micro plancton, lo que originó la formación de grandes depósitos de petróleo (más de la mitad de las reservas petrolíferas mundiales corresponden a yacimientos originados en el mar de Tetis, tales como Golfo Pérsico, el norte de África, el Golfo de México y Venezuela).



Fig. 23. Evopuzzle representativo de la diversidad y evolución de los Tetrápodos durante el Cretácico.

Anfibios

Los primitivos anfibios *Sarcopterígios* se encontraban ya extintos, y los únicos supervivientes *Temnospóndilos* desaparecen por completo a principios de este periodo (hace 120 M.a). Sus descendientes *Lisanfibios* (*Urodelos*, *Anuros* y *Ápodos*) se encuentran ahora en periodo de expansión y diversificación. No obstante, se desconoce su origen filogenético, habiéndose propuesto a ancestros *Temnospóndilos*, *Lepospóndilos*, o a ambos.

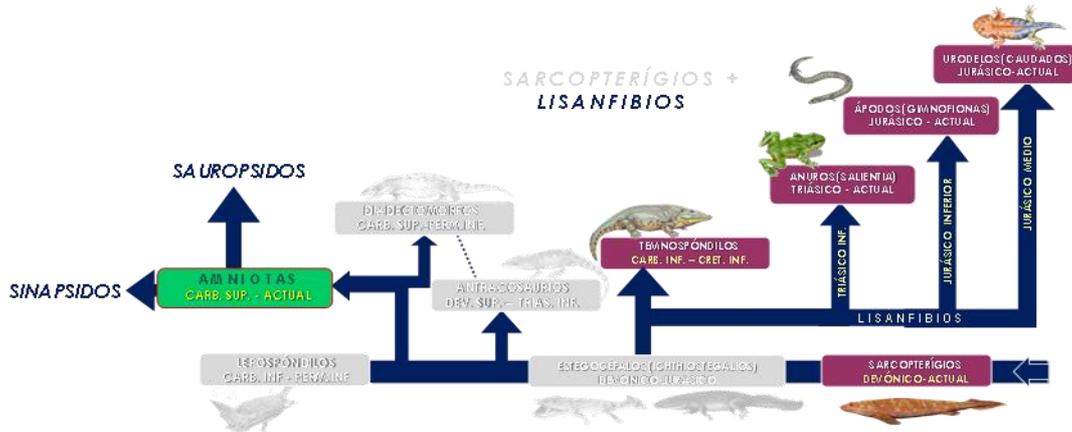


Figura. 24. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los anfibios extantes durante el Cretácico. Los anfibios de tipo actual (*Lisanfibios*) se sitúan en relación a sus ancestros más probables, los *Sarcopterígios* *Temnospóndilos*. En color gris tenue se representan los taxones ya extintos en este periodo.

Sinápsidos

Los sinápsidos cambian poco desde el Cretácico, no obstante, se habían diversificado las tres principales ramas actuales: los *Prototerios* –o *Monotremas*-, los *Metaterios* –o *Marsupiales*- y los *euterios* –o *placentarios*-. Además, eran abundantes los primitivos mamíferos *Aloterios*, tanto los *Triconodontos*, los cuales desaparecerían a finales de este periodo, como los *Multituberculados*, que se extinguieron más adelante, en el Oligoceno (hace unos 30 M.a).

La especie marsupial más antigua conocida -*Sinodelphys szalyi*- fue descubierta en China, (hace 125 M.a.). Se trata de un pequeño animal de unos 15 cm, de costumbres arborícolas. Respecto de los reptiles, los *Mamíferos*, en especial los *Placentarios*, suponen un considerable avance en la atención y el cuidado de sus crías, lo que debió de ser decisivo para su éxito evolutivo. Además, la alimentación durante la lactancia permitía al pequeño mamífero crecer bajo la supervisión de sus padres.

Los *Mamíferos* eran un componente minoritario de la fauna del Cretácico, relegados a hábitats subterráneos y arborícolas (*Purgatorius*). El impacto del asteroide (5ª gran Extinción Masiva), marcó el declive de los *Dinosaurios*, y desencadenó la inversión ecológica posterior, por cuanto a comienzos de la Era Terciaria (Cenozoica) serán inicialmente las *Aves*, y posteriormente los *Mamíferos*, los grupos que se disputarían el papel dominante.

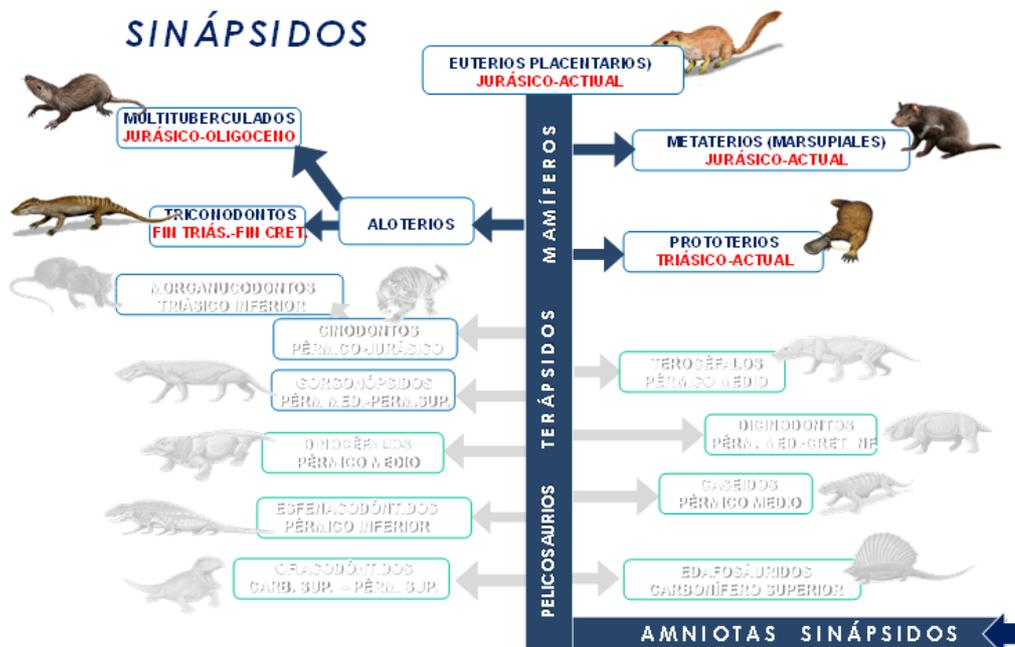


Figura 25. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Sinápsidos* extantes durante el Cretácico. En color gris se representan los grupos ya extintos en este periodo.

Saurópsidos Diápsidos

Testudines, Lepidosauromorfos y Lepidosaurios

El papel ecológico de los *Ictiosaurios*, los cuales ya habían desaparecido desde comienzos de este periodo, fue ocupado por *tiburones* y *peces Teleósteos* (tales como el género *Xiphactinus*, que media de 2 a 4 m). Estos por tanto ganan protagonismo como depredadores marinos. También las tortugas marinas ganan protagonismo como depredadores, y alcanzan en este periodo sus máximas dimensiones (*Archelon*, de 4 m de envergadura). Otros reptiles marinos que destacaron fueron los *Plesiosaurios* del tipo *Elasmosáurios*, de cuello largo, y que llegaban a los 12 m de longitud.

Entre los *Lepidosaurios* marinos destacan los grandes *Mosasauros*, que con sus 17 m de longitud eran los depredadores marinos dominantes en el Cretácico Superior. Son estos el resultado de una adaptación a la vida marina, de grandes lagartos terrestres -los mayores que hayan existido-, por cuanto estos están emparentados con las actuales lagartos y *serpientes* (las cuales ya comienzan a despuntar desde mediados de este período, como *Pachyrhachis*). Los *Mosasauros* se alimentaban de peces y *Ammonoides*, y poseían largas mandíbulas con dientes afilados, cuerpo delgado y extremidades en forma de pala.

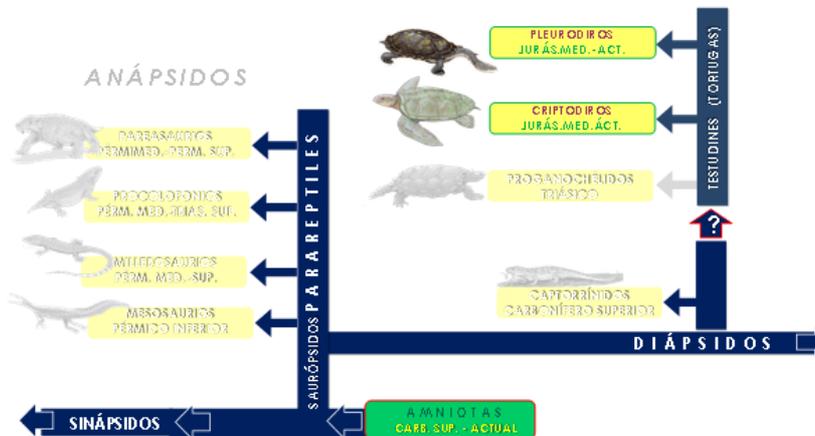


Figura 26. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Testudines* (tortugas) extantes en el Cretácico, en relación a los hipotéticos diápsidos de procedencia. En tonalidad tenue se representan los grupos ya extintos en este periodo.

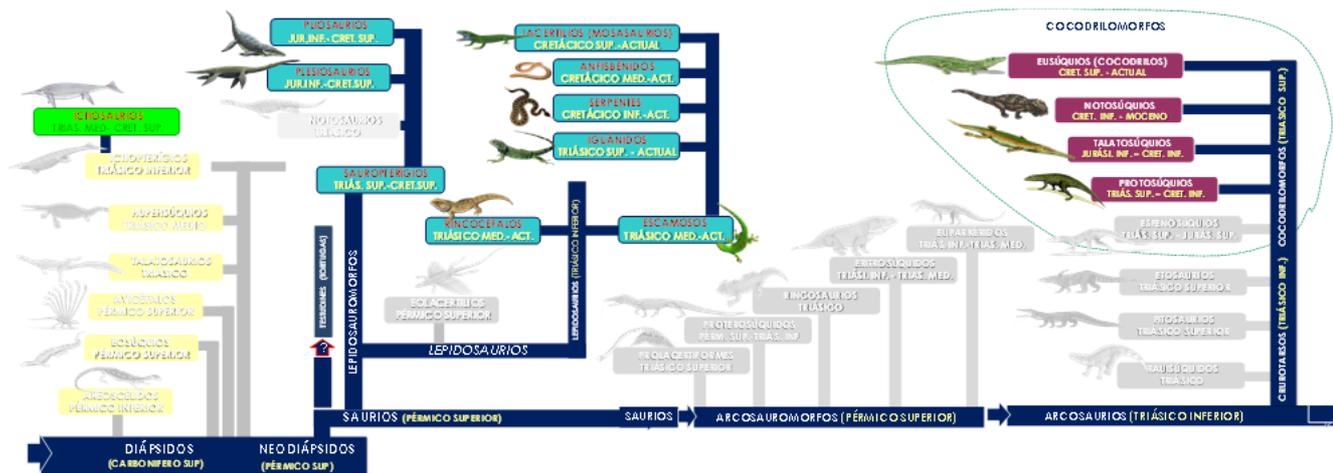


Figura 27. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Lepidosauromorfos*, *Lepidosaurios* y *Arcosaurios Crurotarsos* (*Cocodrilomorfos*) extantes en el Cretácico. En tonalidad más tenue, o en color gris, se representan los grupos extintos.

Pterosaurios

Los *Pterosaurios* de cola larga (los *Ramforrincoideos*) se extinguieron en el Jurásico, siendo desplazados por los *Pterodactiloideos* (o pterosaurios de cola corta), lo cuales se diversificaron en todos los continentes, que presentan durante el Cretácico una tendencia a la pérdida de los dientes, al aumento de tamaño, o bien a desarrollar grandes crestas (*Pteranodon*). Al final del Cretácico, las especies de pterosaurios pertenecen a una de estas dos familias:

- *Pteranodóntidos*, (vivieron en lo que hoy es Norteamérica), con una envergadura de 5 a 8 metros, y con pico afilado, desprovisto de dientes en la parte delantera.
- *Azhdárquidos*. Muy extendidos en el mundo, caracterizados por sus largas extremidades y cuellos y con grandes cabezas, de mandíbulas alargadas y puntiagudas. El género *Quetzalcoatlus* ha sido el reptil volador de mayor tamaño conocido.

Dinosaurios Ornitisquios

En la línea evolutiva de los *Tireóforos*, los grupos de *Escelidosáuridos*, *Anquilosáuridos* y *Estegosáuridos*, que ya estaban presentes en el Jurásico, experimentan un gran éxito ecológico durante el Cretácico. Los *Anquilosaurios*, muy próximos evolutivamente a los *Estegosáuridos*, presentaban tamaños de hasta 10 metros de longitud y 6 toneladas. Estos se protegían de los depredadores mediante un blindaje de placas óseas en el cráneo y cuerpo, cuernos óseos en la cabeza, e hileras de espinas en la zona dorsal, conjuntamente con una maza de hueso en el extremo de la cola.

En la línea evolutiva, o rama de los *Marginocéfalos*, destacan durante el Cretácico los *Paquicefalosáuridos*, dinosaurios bípedos, con grandes engrosamientos craneales (*Pachycephalosaurus*); y los *Ceratósidos*, muy abundantes en Norteamérica y Asia; y que presentaban una cabeza protegida por una armadura ósea provista de cuernos (*Triceratops*, *Protoceratops*).

Los dinosaurios dominantes pertenecen a la línea evolutiva de los *ornitópodos* (*Iguanodon*, *Hypsilophodon*), cuya mayor capacidad adaptativa les permitió desplazar a los también herbívoros *saurisquios saurópodos*. La razón fundamental de este desplazamiento radicaba en la capacidad de los *ornitópodos* para la masticación, a diferencia de los *saurópodos*. Eran en general bípedos, aunque para desplazarse más rápidamente adoptaban posición cuadrúpeda.

Entre los *ornitópodos*, en el Cretácico superior dominan los *hadrosaurios*, de 10 a 15 metros de longitud, y con la parte anterior de su hocico aplanada, formando una especie de pico de pato, provisto de dientes. Era frecuente entre los *hadrosaurios* las prolongaciones óseas del cráneo dirigidas hacia atrás, adoptando la forma de variadas y coloridas crestas tubulares, a través de las que el aire de los conductos nasales podía circular, emitiendo sonidos característicos (*Parasaurolophus*).

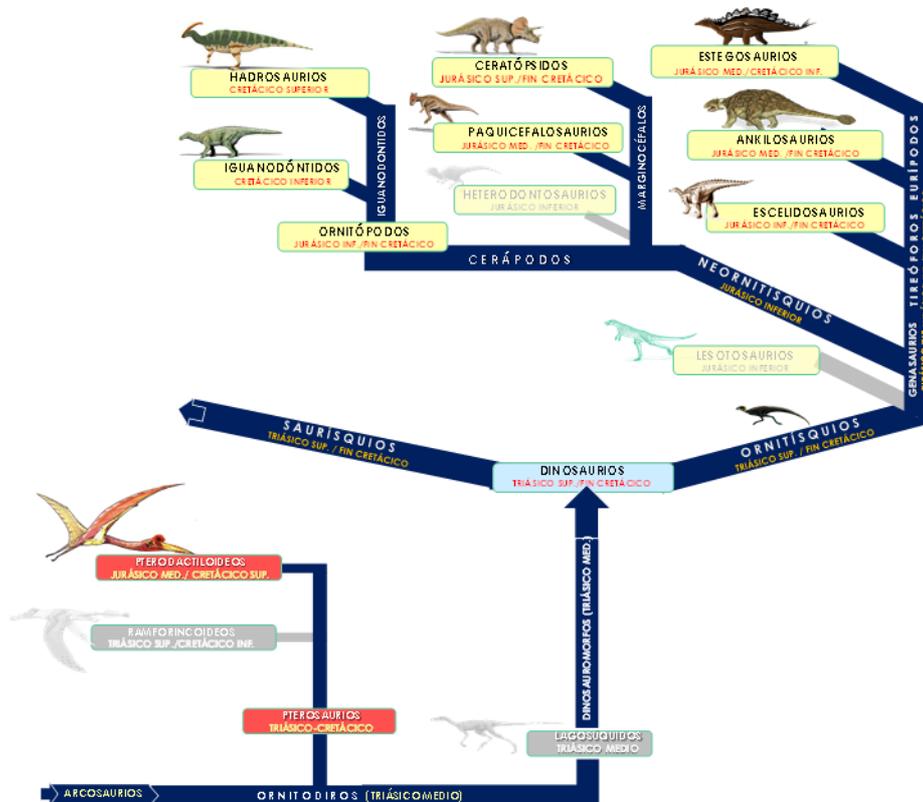


Figura 28. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Arcosaurios* extantes durante el Cretácico, en particular, los correspondientes a *Pterosaurios* y *Dinosaurios Ornitisquios*. En tonalidad tenue se representan los grupos extintos.

Dinosaurios Saurisquios

Terópodos

Los Dinosaurios carnívoros son muy abundantes en el Cretácico, entre ellos aún persisten especies de las líneas evolutivas correspondientes a los primitivos *Ceratosáuridos*, así como a los *Tetanuros* (o dinosaurios de cola rígida) tales como los *Megalosáuridos*, los *Espinosáuridos*, y los *Alosaurios* del clado *Carnosaurios*.

ambos muy semejantes, y muy probablemente, los máximos depredadores, aunque se piensa que podrían haberse alimentado de animales muertos.

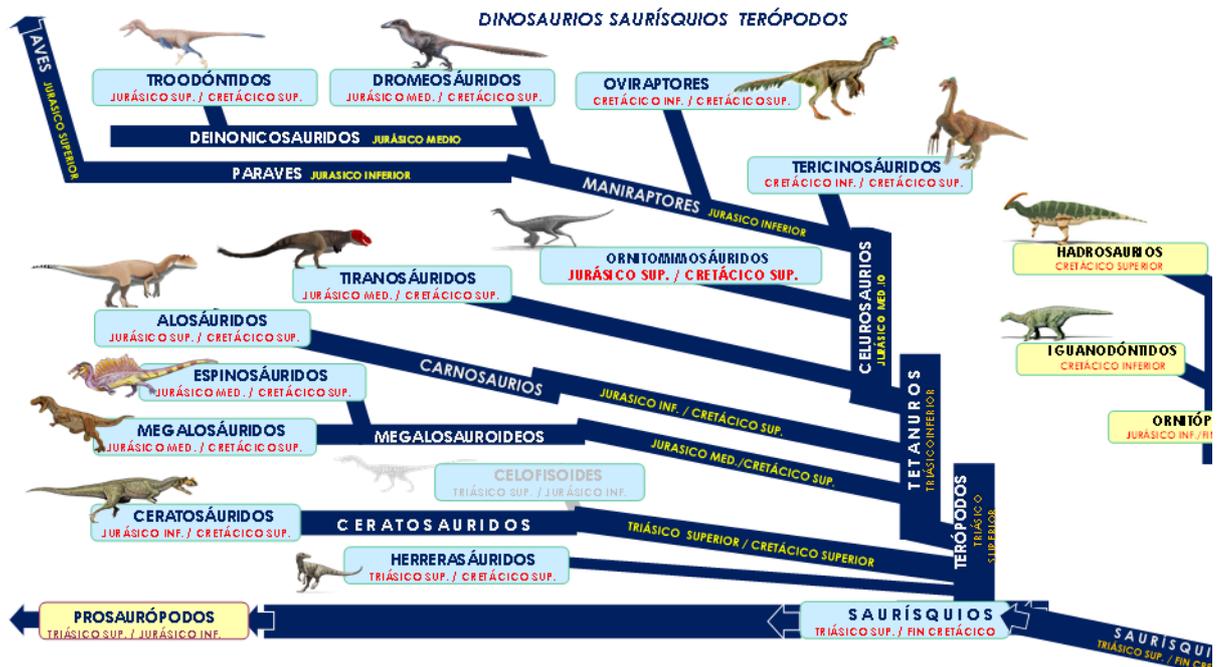


Figura 29. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Dinosaurios Saurisquios* *Terópodos* extantes en el Cretácico. En tonalidad tenue se representan los grupos extintos.

Procedentes del clado *Celurosaurios* (dinosaurios de cola hueca), la línea evolutiva de los *Tiranosáuridos* alcanza su mayor importancia durante el Cretácico. Muy probablemente estos dinosaurios tendrían plumas en al menos parte del cuerpo. Entre ellos destaca *Tyrannosaurus rex* (Norteamérica) y su especie próxima asiática, *Tarbosaurus bathar*. Otros *celurosaurios* del Cretácico eran los *ornitomimosaurios*, cuyo nombre se debe a su semejanza con las aves corredoras (*Ornithomimus*, *Gallimimus*). A partir de estos surge, a finales del Jurásico, la rama de los *maniraptores*, que representan la línea más evolucionada de *celurosaurios*, apareciendo inicialmente formas provistas de garras curvas (*Deinonicosaurios*, *Ovirraptores*, *Tericinosáuridos*..), de transición hacia las *Aves*. A partir del grupo de los *Deinonicosáuridos*

se originan los *Troodontidos* y los *Dromeosáuridos*, ambos situados en la línea evolutiva hermana al clado *paraves*. Los *Deinonicosaurios* estaban cubiertos de plumas, como las aves actuales, y de ellos, un grupo de *Dromeosaurios* -los *Microraptores*- poseían alas muy similares a las de las aves primitivas, además de otro segundo par en las patas posteriores.

Por último, el clado *paraves* presenta una serie de dinosaurios generalmente de pequeño que suponen una transición evolutiva hasta las *aves*.

Aves

Las primeras aves verdaderas aparecen en el Cretácico (hace 95 M.a.) de las que son ejemplos los géneros *Hesperornis* e *Ichthyornis*. Por tanto, las aves estaban ya casi completamente definidas desde principios del Cretácico (*Euornithes*, o «aves verdaderas»), no obstante, en el Cretácico, las aves tenían *gastralia* (costillas en el vientre), sínfisis púbica, y presentaban *pigóstilos* completamente modernos (*Patagopteryx*, *Gansus*, *Hollanda*...). De este periodo se conservan restos fósiles relativamente abundantes, de aves acuáticas (como *Ichthyornis*, *Hesperornis*), debido a que después de su muerte, sus restos tienen más posibilidades de fosilizar, al ser cubiertos por los sedimentos.

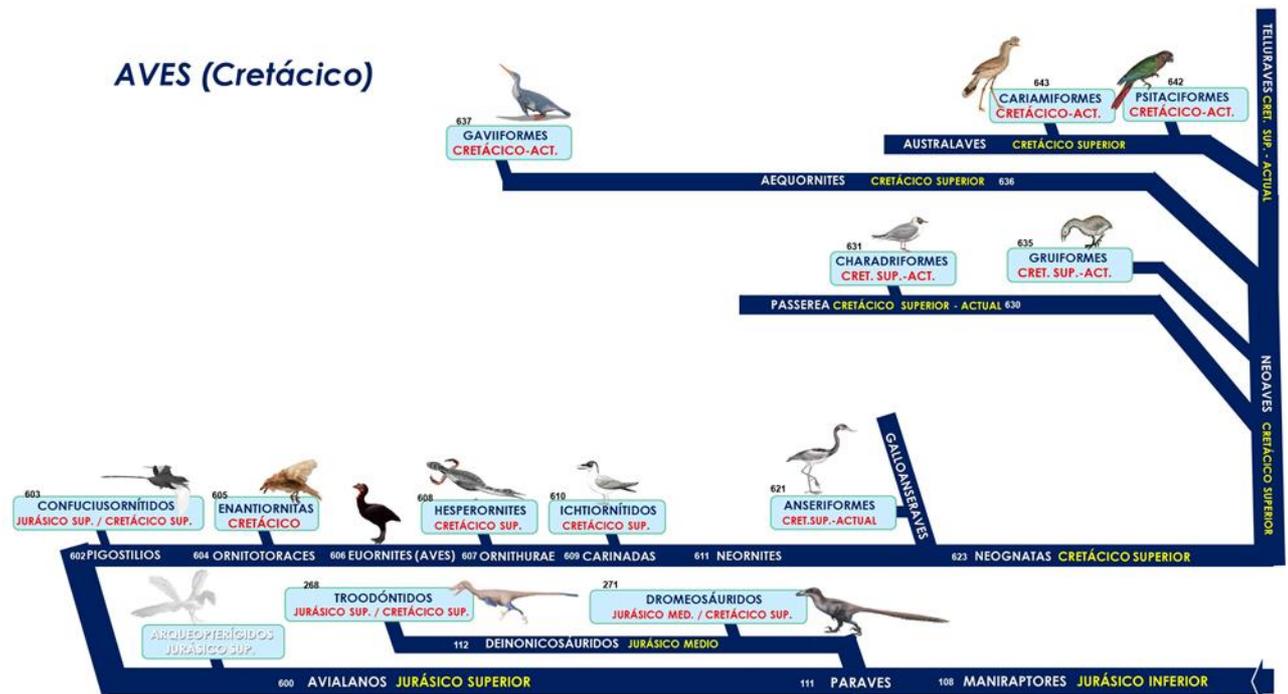


Figura 30. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones del clado basal *Avialanos* extantes en el Cretácico, indicando los de transición desde los dinosaurios, hasta el origen de las *Aves* modernas (*Euornithes*). Se indican los clados resultantes (letras blancas en fondo azul) y los taxones presentes en el Cretácico. En tonalidad más tenue se representan los grupos extintos.

Saurópodos

Como se ha indicado anteriormente, los *Saurópodos* ya estaban desde finales del Jurásico (hace aproximadamente 150 millones de años) ampliamente distribuidos en todo el mundo, en especial los *Neosaurópodos* de las familias *Diplodócidos*, *Dicreosaúridos* y *Braquiosáuridos*. No obstante, desde principios del Cretácico estos grupos de dinosaurios experimentan un declive en diversidad, desapareciendo *Diplodócidos* como *Dicreosaúridos* a principios de este periodo, e igual ocurrió con los *Braquiosáuridos*, a mediados del Cretácico.

A finales de este periodo, la única rama de saurópodos que aún sobrevivía era la familia de los *Titanosáuridos*, a la que pertenecen los máximos registros de tamaño en los dinosaurios: *Argentinosaurus* alcanzaba los 33 m de longitud, y las 77 toneladas de peso, lo que lo sitúa entre los mayores dinosaurios conocidos (26 m de *Brachiosaurus*, 39 m de *Turiasaurus*, 32 m de *Diplodocus*...). Esta línea constituye un clado de *Saurópodos Macronarios*, que estaban muy ampliamente distribuidos en el mundo, caracterizados por cabezas pequeñas, cráneos anchos, grandes ventanas en la nariz "macronarinas"), y pequeñas crestas formadas por los huesos nasales. Sus cuellos y colas eran cortos en comparación con los de los *Saurópodos* del Jurásico, siendo sus patas delanteras comparativamente más gruesas, y sus vértebras dorsales no estaban ahuecadas. Además, presentaban en la piel pequeños grupos de escamas óseas, como los *Anquilosaurios*.

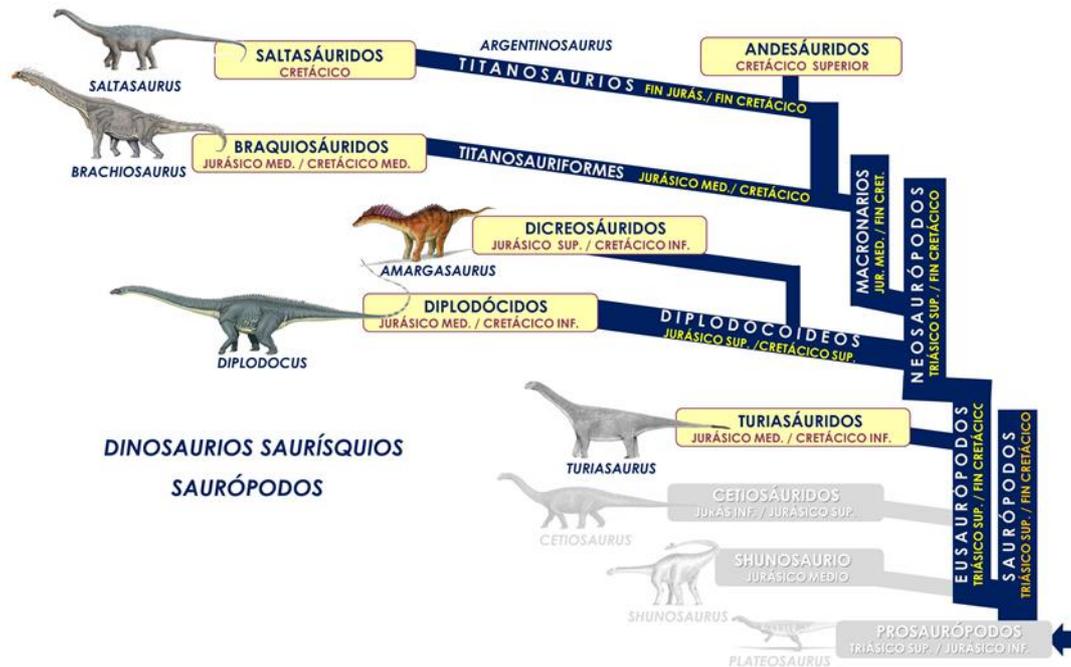


Figura 31. Esquema evolutivo de las relaciones filogenéticas de los taxones de *Dinosaurios Saurísquios Saurópodos* extantes en el Cretácico, indicando los clados (letra blanca sobre fondo azul) y los taxones correspondientes a cada clado. En tono gris tenue se representan los grupos extintos.

REFERÊNCIAS

- BENTON, M. J. (2006). "The origin of the Dinosaurs" Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense, Ed. en *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. 11-19. Salas de los Infantes, Burgos, España, 12 pp.
- DZIK, J. (2003). "A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland" en *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(3): 556-574.
- FERIGOLO, J. y LANGER, M.C. (2006). "A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeantary bone" en *Historical Biology* 19 (1): 1-11.
- GUILLO, J-M., GUÉRY, L.; HULIN, V. y GIRONDOT, M. (2012). "A large phylogeny of turtles (Testudines) using molecular data" en *Contributions to Zoology*, 81 (3) 147-158 (2012)
- IRMIS, R. B., PARKER, W. G., NESBITT, S. J. y LIU, J. (2007). "Early ornithischian dinosaurs: the Triassic record" en *Historical Biology*, 2007; 19(1): 3-22

IRMIS, R. B., PARKER, W. G., SMITH, N. D., TURNER, A. H. y ROWE, T. (2009). "Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauromorphs from the Late Triassic of North America" en *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (2): 498–516.

LANGER, M.C., ABDALA, F., RICHTER, M., y BENTON, M. (1999). "A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil" en *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 329: 511-517.

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

NESBITT, S. J.; SMITH, N. D.; IRMIS, R. B., TURNER, A. H., DOWNS A. y NOREL M. A. (2009). "A complete Skeleton of Late Triassic Saurischian and Early Evolution of Dinosaurs" en *Science*, vol 326. 11.12.2009

NOVAS F.E. (1994). "Origen de los Dinosaurios" en *Investigación y Ciencia*, N° 217: 52-59.

RAUHUT, O.M.W. y HUNGERBÜHLER. (2000). "A review of European Triassic theropods" en *Gaia*, 15: 75-88.

1997. 25:435–89.

STERLI, J. (2010). "Phylogenetic relationships among extinct and extant turtles: the position of Pleurodira and the effects of the fossils on rooting crown-group turtles" en *Contributions to Zoology*, 79 (3) 93-106 (2010).