

## EL ORIGEN DE LOS DINOSAURIOS (Dinosauria: Saurischia - Ornithischia)

Roberto DÍAZ AROS

Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

cepchile@gmail.com

www.cepchile-paleontologia.es.tl

La definición más simple de la palabra “dinosaurio” ( **δεινος σαυρος** : literalmente “lagarto terrible” en griego) señaló que corresponde a un término colectivo que comprende a dos órdenes de arcosaurios (Archosauria, Cope, 1869), 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.

Los arcosaurios son un grupo de reptiles que evolucionaron durante el Triásico temprano (Olenekiano, ± 249,5 - 245,9 millones de años) y que se diversificaron notablemente a principios de la Era Mesozoica. Se cree de manera general, que los dinosaurios evolucionaron dentro de este grupo biológico, adoptando rasgos y características, como el bipedalismo, que los convirtieron en un linaje muy exitoso y que más tarde los llevó a conformar un grupo dominante.

El taxón Dinosauria fue reconocido formalmente por Owen en 1842, quien fundamentalmente observó la singularidad de estos animales en la construcción de la columna vertebral, pelvis y miembros posteriores y que conferían 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.

En efecto, una de las principales características anatómicas de los dinosaurios, radica en la propiedad de presentar las extremidades locomotoras en posición vertical, por debajo del cuerpo tal y como se evidencia en los mamíferos por ejemplo, y no en posición lateral o hacia los costados, como en la mayoría de los reptiles. En los dinosaurios y específicamente respecto del tren locomotor posterior, el fémur articula con la pelvis y se dispone en ángulo recto insertándose en el acetábulo

por medio de la cabeza femoral. Esta novedosa disposición permite, desde una perspectiva biomecánica, que el peso del cuerpo descansa sobre las extremidades posteriores, que actúan como pilares, incidiendo decisivamente en la habilidad motriz. (Fig. 1)



Fig. 1: los dinosaurios presentaban sus extremidades posteriores ubicadas debajo del cuerpo, tal como ocurre con los mamíferos actuales. (Copyright © Jorge Aragón Palacios)

No obstante, y más allá de la singular disposición de las extremidades que Owen observó en los dinosaurios y con base en el hallazgo de nuevos restos asignados a este grupo, se hizo claro que el linaje comprendía especímenes que dejan ver también notables diferencias lo que llevó a clasifi-

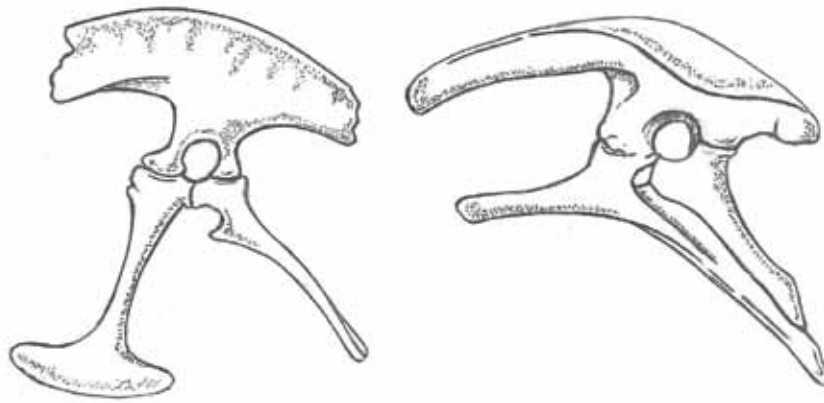


Fig. 2: la estructura divergente de la pelvis llevó a Harry Seely a clasificar a los dinosaurios en dos linajes separados, Saurischia (con el pubis orientado anteroventralmente) y Ornithischia (con el pubis orientado posteroventralmente). (Copyright © Jorge Aragón Palacios)

carlos en dos grupos menos inclusivos Saurischia y Ornithischia (Seely, 1888).

Si bien saurisqueos y ornisqueos evidencian semejanza en cuanto a la disposición a manera de columnas de las extremidades, es claro también que dejan ver una diferencia significativa en la construcción de la pelvis (ilion, pubis e isquion), que en los primeros presenta el pubis orientado anteroventralmente (disposición propúbica o cadera de reptil), mientras que en los últimos presenta el pubis orientado posteroventralmente (disposición opistopúbica o cadera de ave). Esta notable diferencia, a más de otros rasgos apomórficos de los ornisqueos, 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 ancestro, lo cual vino a dificultar enormemente el estudio de estos animales y derivó en una gran confusión respecto a la validez taxonómica del grupo ya que según este criterio Dinosauria estaría compuesto por dos linajes diferenciados, saurisqueos y ornisqueos, con una relación filogenética cercana pero que evidenciaban un ancestro común distinto. (Fig. 2)

El pensamiento de que los dinosaurios constituían un grupo polifilético influyó negativamente en el estudio del grupo ya que impidió formular una diagnosis clara del linaje, carencia que en parte resultaba además de la falta de consenso respecto al valor informativo, desde el punto de vista diagnóstico, de ciertos rasgos o caracteres compartidos considerados al momento de definir una diagnosis concreta de estos animales.

Todo lo anterior, perduró hasta que Bakker y Galton (1974) presentaron sólidos argumentos basados en los rasgos compartidos por Saurischia y

Ornithischia (sinapomorfías) y que demostraban de manera clara que ambos linajes compartían un ancestro común y por tanto eran consecuentemente un grupo monofilético que podía ser reconocido a través de aquellos rasgos que se originaron en dicho ancestro común y que son compartidos por todo el grupo y sus descendientes, a saber: Acetábulo perforado, cabeza femoral diferenciada del resto del hueso (diáfisis), fíbula reducida, tarso mesotarsal y postura digitígrada.

En la nueva interpretación de Dinosauria propuesta por Bakker y Galton y que fue seguida más tarde por un investigador argentino (Bonaparte, 1975), las sinapomorfías evidenciadas por saurisqueos y ornisqueos, indicarían que ambos linajes comparten un ancestro común más reciente que con cualquier otro arcosaurio, agregándose más tarde otros rasgos con base en análisis posteriores y que se cree serían propios de los dinosaurios, a saber: la presencia de tres vértebras en el sacro y la presencia de una cavidad en la parte posteroventral del ilion, la *fossa brevis*, que aloja un músculo que actúa como retractor femoral, el *Caudifemoralis brevis*. (Novas, 1994a; Brusatte et al., 2010)

Con base en estos elementos diagnósticos que evidencian la existencia de un ancestro común, la monofilia de los dinosaurios ha llegado a ser ampliamente aceptada y ha sido el pensamiento dominante hasta el día de hoy. (Gauthier, 1986; Benton & Clark, 1988; Sereno, 1997, 1999a, 1999b; Sereno & Arcucci, 1993, 1994; Juul 1994; Novas 1996; Benton, 1999). Asimismo, el consenso alcanzado respecto a la monofilia de los dinosaurios junto con el advenimiento de la cladística como herramienta de trabajo, sumado a nuevos e im-

portantes hallazgos fósiles realizados en los últimos años, ha ido aportando elementos concretos respecto a la validez de Dinosauria como grupo natural y dicho consenso es considerado en la actualidad como un principio de base en la interpretación del registro fósil de los dinosaurios.

Por algún tiempo, los rasgos diagnósticos de los dinosaurios aportados por Bakker y Galton (1974) 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 los dinosaurios, enfrentó a los investigadores a la necesidad de lograr una diagnosis más acotada y mucho más específica. (Novas, 1994a; Brusatte et al., 2010)

## NÚCLEO BASE DEL CUAL EVOLUCIONARON LOS DINOSAURIOS

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 evidente que el ancestro común de los dinosaurios, con toda seguridad debe buscarse entre los arcosaurios, grupo de reptiles que evolucionó y se diversificó durante el Triásico Inferior ( $\pm 251,0 - 249,5$  millones de años).

Dentro de los arcosaurios y específicamente dentro de un grupo, los Avemetarsalia (Benton, 1999), el registro fósil evidencia una serie de adaptaciones que dicen relación con la estrategia locomotora del grupo dejando ver una novedad evolutiva especialmente en la estructura del tobillo, a saber una disposición mesotarsal de los huesos del tobillo y que es una de las primeras adaptaciones hacia un bipedalismo creciente dentro del linaje, adaptación que se evidencia mucho más definidamente en el grupo menos inclusivo de los Ornithodira (Gauthier, 1986).

En sedimentos correspondientes al Triásico Medio ( $\pm 245,9 - 228,7$  millones de años), se han informado restos fósiles de arcosaurios de constitución ligera que en gran medida anticipan el diseño y estructura anatómica de los primeros dinosaurios, evidenciando extremidades posteriores con un mayor desarrollo que las anteriores y que se ubicaban debajo del cuerpo gran parte del tiempo asignándoles una gran capacidad de movimiento. (Novas, 1994a)

Entre estos animales podemos señalar a *Lager-*

*peton chanarensis* (Romer, 1971), encontrado en Argentina y descrito inicialmente a partir de restos de una extremidad posterior derecha. En un trabajo posterior se publicó algunos materiales adicionales entre los que se cuentan un ilion, un fémur, restos de tibia y fibula y algunas vértebras. (Romer, 1972)

Si bien *Lagerpeton* manifiesta afinidades estructurales con los dinosaurios, como fíbula reducida, tarso mesotarsal y postura digitigrada, evidencia también rasgos que lo alejan de éstos, como por ejemplo un acetábulo cerrado, sólo dos vértebras en el sacro y ausencia de *fossa brevis*. No obstante, este animal evidencia también un interesante proceso de sacralización que afecta a la última vértebra dorsal, proceso que claramente responde a un requerimiento de carácter biomecánico producto de las exigencias impuestas por una tendencia creciente 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 Dinosauromorpha (Benton, 1985).

En un clado menos inclusivo nombrado como Dinosauriformes (Novas, 1992), se incluye a *Lagosuchus talampayensis* (Romer, 1971), un arcosaurio de apariencia esbelta, de gran movilidad y un poco más avanzado que *Lagerpeton* o *Dromomeron*, que poseía rasgos característicos de dinosaurio, aunque no pertenecía al linaje de los dinosaurios. En un trabajo posterior, el mismo Romer 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 cincuenta por ciento más grande que la especie tipo. Algunos años más tarde y con base en ejemplares más completos de *Lagosuchus*, Bonaparte publicó una detallada descripción de los restos fósiles de este animal y destacó en él varios rasgos en común con los dinosaurios, nombrándolo como tipo de la Familia Lagosuchidae (Bonaparte. 1975).

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 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, argumentando 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 & Arcucci, 1994), conformando otro género e integrando junto a *L. talampayensis*, la familia Lagosuchidae dentro de Dinosauriformes. Si bien Sereno y Arcucci, consideraron a *L. talampayensis* como *nomen dubium* (Sereno & Arcucci, 1994), en opinión de Bonaparte, el género y especie *Lagosuchus talampayensis* son absolutamente válidos ya que están refrendados por numerosos caracteres evidenciados en el holotipo en sus vértebras y extremidades anteriores y posteriores (Bonaparte, 1999). Se sigue este criterio en el presente trabajo.

Sin embargo, lentamente y conforme van siendo cribados los lechos fosilíferos de mediados del Triásico en Argentina, han ido apareciendo formas que se encuentran aún más cercanas a los dinosaurios que los miembros de la Familia Lagosuchidae (*Lagosuchus* y *Marasuchus*). Estamos hablando de *Pseudolagosuchus major* (Arcucci, 1987) exhumado en estratos geológicos correspondientes al Ladiniano ( $\pm 237,0 - 228,7$  millones de años) de la Formación Los Chañares, del Triásico medio de La Rioja, un pequeño arcosaurio de unos 30 cm. de longitud y conocido sólo a través de restos parciales del poscráneo.

Algunas formas poco conocidas, permanecen en un ámbito de duda respecto a su verdadera posición taxonómica. Tal es el caso de *Saltopus elginensis* (Huene, 1910), un arcosaurio que presenta rasgos afines con los dinosaurios y que incluso es considerado por algunos como uno de los dinosaurios más antiguos que se conoce. No obstante, otros investigadores proponen que se trate de un nuevo lagosúquido que vivió durante el Triásico Superior hace unos 223 millones de años (Carnianno:  $\pm 228,7 - 216,5$  millones de años).

Si bien *Saltopus* ha sido clasificado varias veces como un saurisquio, incluso hasta como un miembro del grupo Theropoda (Marsh, 1881), la real posición taxonómica de este espécimen está aún en discusión debido a que los restos recuperados están pobremente conservados. Algunos investigadores proponen que se trate de un primitivo dinosauriforme y muy cercano a *Lagosuchus* (Rauhut & Hubgerbuhler, 2000; Langer, 2004). En igual situación se encuentra *Lewisuchus admixtus*

(Romer, 1972), un arcosaurio del Triásico Medio ( $\pm 245,9 - 228,7$  millones de años).

Otro dinosauriforme, *Eucoelophysys baldwini* (Sullivan & Lucas, 1999) fue informado para el Triásico Superior de Nuevo México, el cual evidencia rasgos más avanzados que otros dinosauriformes más basales como *Lagosuchus*, *Marasuchus* o *Pseudolagosuchus*, dejando ver una relación aún más cercana con dinosaurios posteriores, al punto de que ha sido considerado incluso como un dinosaurio (terópodo) por varios autores (Sullivan & Lucas, 1999; Hecker et al., 2000; Tykosky & Rowe, 2004; Carrano & Sampson, 2004).

A estos últimos hallazgos 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 constituye el hecho de que presenta tres vértebras en el sacro, al igual que la mayor parte de los dinosaurios. También presenta *fossa brevis* en el margen caudal del ilion (Dzik, 2003; Stoinski et al., 2011). Un estudio de Nesbitt et al., (2005) propuso que *Eucoelophysys* y *Silesaurus* estaban estrechamente emparentados, lo cual también fue apoyado por Ezcurra (2006) quien propuso además que ambos debían integrar el grupo hermano de Dinosauria, dentro de Dinosauriformes.

Aún el informe de un nuevo dinosauriforme, *Sacisaurus agudoensis* (Frigolo & Langer, 2007), del Triásico Tardío de Brasil, permite apreciar rasgos compartidos con *Silesaurus* y presenta además, rasgos afines con los ornitisquios, como la presencia en la mandíbula de un proceso que en mucho asemeja al hueso predentario de dinosaurios posteriores dentro del orden Ornithischia, pudiendo eventualmente ser clasificado como un ornitisquio basal, sin embargo no evidencia rasgos diagnósticos de Dinosauria, lo cual lo deja fuera de este taxón.

*Sacisaurus* y *Silesaurus* representan los más probables antepasados de los Ornithischia y aportan antecedentes importantes que podrían llegar a explicar la divergencia temprana que da origen a saurisquios y ornitisquios dentro de Dinosauria, dejando ver que dicha divergencia pudiera haberse producido tempranamente en la evolución de los dinosaurios. Ambos dinosauriformes evidencian una estructura pélvica de morfología propúbica, rasgo que en todo caso se sospecha también para *Pisanosaurus mertii* (Casamiquela, 1967), el más antiguo ornitisquio conocido. Lo anterior, per-



mite inferir que *Sacisaurus* y *Silesaurus* se ubican en una etapa anterior a la divergencia concreta de saurisquios y ornitisquios, dejando ver además que la adquisición de una cadera opistopúbica y que clásicamente ha sido reconocida como la cadera Ornithischia es una condición derivada y que fue adquirida en un tiempo en que el clado Ornithischia ya estaba definido, posterior a la aparición de *Pisanosaurus* y surgiendo como condición a partir de la cadera propúbica de los Saurischia y que en sí es a su vez un rasgo plesiomórfico de Archosauria.

*Asilisaurus kongwe* (Nesbitt et al., 2010) corresponde a un género de dinosauriforme clasificado como silesáurido, que se encontró en Tanzania (África) y que corresponde al Anisiano ( $\pm 245,9 - 237,0$  millones de años). Según se desprende de los restos fósiles de al menos 14 especímenes encontrados, el animal era de pequeño tamaño, no más de un metro de altura y posiblemente 2 a 3 metros de largo, con un peso que oscilaba entre los 10 a 30 kilos. Se ha logrado reconstruir gran parte del esqueleto y en base a la información recopilada se cree que el animal caminaba en cuatro patas y que evidenciaba una dieta herbívora u omnívora.

Uno de los más recientes hallazgos lo constituye *Diodorus scytobrachion* (Kammerer, Nesbitt, & Shubin, 2011), un género de dinosauriforme silesáurido del Carniano – Noriano ( $\pm 228,7 - 203,6$  millones de años) de la Formación Timezgadiouine de la Cuenca Argana de Marruecos. Se piensa que *Diodorus* pueda ser un taxón hermano de *Sacisaurus*, dentro de la familia Silesauridae.

## LAGOSÚQUIDOS Y SILESAURIDOS LOS ANCESTROS INMEDIATOS DE LOS DINOSAURIOS

En resumen, *Dromomeron* y *Lagerpeton* (Familia Lagerpetonidae, Arcucci, 1986) más todas las formas afines a *Lagosuchus* y *Marasuchus* (Lagosuchidae, Bonaparte, 1975), componen el material de base sobre el cual se trabaja para establecer las transformaciones morfológicas que derivaron más tarde en el surgimiento de los dinosaurios y constituyen formas que representarían las etapas evolutivas previas a la aparición de los verdaderos dinosaurios que dominaron durante la Era Mesozoica. A estas formas pudiera agregarse *Saltopus*. Aún, en un ámbito estrechamente más cercano y siendo considerado un grupo hermano de los verdaderos dinosaurios dentro de dinosauriformes, se debe considerar a *Silesaurus* y *Eucoelophysis*, a los cuales también se deben agregar *Pseudolagosuchus*, *Lewisuchus*, *Asilisaurus*, *Sacisaurus* y *Diodorus* dentro de la Familia Silesauridae (Langer et al., 2010).

Se hace claro en este contexto, que Dinosauria se desarrolla en estrecha relación con estos grupos de vertebrados y aparece en el registro fósil en un tiempo aproximado al Triásico Superior (Carniano:  $\pm 228,7 - 216,5$  millones de años) aunque algunos investigadores creen que el ancestro común de todos los dinosaurios, y que también era un dinosaurio, debió aparecer con toda seguridad en un tiempo anterior (Ladiniano:  $\pm 237,0 - 228,7$  millones de años).

*Lagosuchus* y *Marasuchus*, son en muchos aspectos muy semejantes a los verdaderos dinosaurios y como Familia (Lagosuchidae), adquirieron una organización anatómica muy semejante a la de dinosaurios primitivos, siendo de hecho considerados estrechamente relacionados al grupo de los terópodos. (Bonaparte, 1975) junto a los cuales conforman en opinión de Novas, un grupo muy cercano, dentro de Dinosauriformes. (Novas, 1994a)

Los lagosúquidos son formas que aparecen en rocas del Triásico Inferior ( $\pm 251,0 - 245,9$  millones de años) dentro de Archosauria y que ya presentaban definitivamente rasgos anatómicos y estructurales tendientes al bipedalismo. En este sentido y puesto que los dinosaurios son los primeros vertebrados bípedos, es que este tipo de formas fósiles se presentan interesantemente como los ancestros más inmediatos de los dinosaurios, aunque los lagosúquidos presentan sólo dos vértebras en el sacro, a diferencia de los dinosaurios que en su mayoría presentan tres, y además, los lagosúquidos no presentan *fossa brevis* en el ilion para contener el músculo retractor del fémur *caudifemoralis brevis*.

Sin embargo, otras formas como *Silesaurus* y *Sacisaurus*, parecen anteceder a formas de dinosaurios herbívoros, como los ornitisquios, con los cuales comparten rasgos anatómicos exclusivos como la presencia de una estructura predentaria en la mandíbula. No obstante, resulta interesante observar, que tanto *Silesaurus* como *Sacisaurus* presentan una cadera de tipo propúbica, semejante a los lagosúquidos y a los dinosaurios saurisquios, pero mostrando claras orientaciones anatómicas que los relacionan con formas de dinosaurios herbívoros del tipo ornitisquios, rasgos que permitirían asumir que la forma propúbica es plesiomórfica y la forma opistopúbica (propia de los ornitisquios) es derivada para los dinosaurios.

Concluyendo, dentro de las características que los lagosúquidos y silesáuridos habían adquirido, se puede establecer los siguientes rasgos, que los acercan a los dinosaurios posteriores y que tienen que ver con su forma de locomoción bípeda: Cabeza femoral diferenciada del resto del hueso femoral (diáfisis), desarrollo de cresta cnemial en el sector proximal de la tibia, fíbula reducida; tarso mesotar-

sal, con un astrágalo desarrollado y un calcáneo reducido, huesos metatarsales elongados, condición digitígrada. (Arcucci, 1987; Bonaparte, 1975; Ezcu

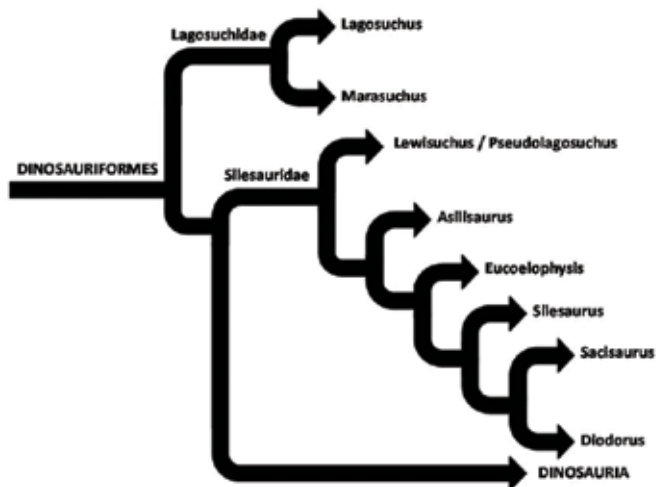


Fig. 3: cladograma que ilustra las relaciones filogenéticas de Dinosauria con grupos de arcosaurios más cercanos dentro de Dinosauriformes.

rra, 2006; Ferigolo & Langer, 2007; Romer, 1971 y 1972; Sereno, 1993 y 1994; Sullivan, 1999) (Fig. 3)

## EL REGISTRO FÓSIL Y LOS DINOSAURIOS BASALES

Los dinosaurios más antiguos que se conocen hasta el momento, se han encontrado en Argentina y Brasil, en estratos de principios del Triásico Superior y a los cuales se les ha asignado una antigüedad aproximada de 228 a 230 millones de años (Carniano).

En efecto, restos fósiles procedentes de la Formación Ischigualasto al oeste de Argentina, han posibilitado la descripción de tres especies que pueden ser consideradas fundamentales para establecer una correcta interpretación del origen y evolución de los dinosaurios: *Herrerasaurus ischigualastensis*

(Reig, 1963), *Pisanosaurus mertii* (Casamiquela, 1967), *Eoraptor lunensis* (Sereno et al., 1993).

A estas tres especies se suman dos ejemplares colectados en Brasil, *Staurikosaurus pricei* (Colbert, 1970), de la Formación Santa María en Río Grande do Sul y que pudiera incluso ser más antiguo que los ejemplares argentinos, para el cual se ha señalado una data de 225 a 231 millones de años (Ladiniano – Carniano) y *Saturnalia tupiniquim* (Langer et al., 1999), un saurisquio que también fue colectado en la misma Formación Santa María y que ha sido datado en aproximadamente 223 millones de años (Carniano).

*Herrerasaurus* es señalado como un saurisquio basal (algunos investigadores proponen que es un terópodo basal) que vivió hace unos 228 millones de años y que evidencia rasgos plesiomórficos de Archosauria como la presencia de sólo dos vértebras en el sacro. Es interesante notar sin embargo, que la última vértebra dorsal evidencia señales de estar en un proceso de sacralización que tiende a incorporar una tercera vértebra en el sacro, como se observa en dinosaurios más avanzados.

Se distinguen algunos rasgos interesantes en el ilion de *Herrerasaurus*, como la ausencia de *fossa brevis* (cavidad que aloja al músculo retractor femoral *caudifemoralis brevis*) en la parte posteroventral del ilion. Igualmente, el ilion de este animal 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 característico de dinosaurio, además de otros rasgos del cráneo y poscráneo que lo definen como un dinosaurio saurisquio más derivado, de ahí que algunos autores lo consideren probablemente un terópodo basal. (Fig. 4)

Con relación a *Pisanosaurus*, se piensa que corresponde al dinosaurio ornitisquio más antiguo que se conoce, un herbívoro provisto de dientes apropiados para masticar vegetales fibrosos (Sereno, 1999; But-



Fig. 4: *Herrerasaurus ischigualastensis* (Copyright © Daniel Bancho Fernández - Niño)

ler et al., 2007). Según se evidencia a partir de los restos fósiles publicados, las extremidades posteriores de este dinosaurio se asemejan en gran medida a las de *Lagosuchus* y *Pseudolagosuchus*, pudiéndose inferir que la estructura pélvica de este animal, que sólo se conoce a partir de restos parciales, se dispusiera con el pubis orientado anteroventralmente, sugiriéndose en consecuencia que, mientras los ornitisquios desarrollaron rápidamente transformaciones anatómicas relacionadas con el aparato masticador, retuvieron sin embargo una condición plesiomórfica en su cadera con el pubis en orientación propúbica tal como los saurisquios, aunque estas conclusiones no están avaladas absolutamente por el registro fósil ya que no se han encontrado restos completos de la cadera de este dinosaurio.

Resulta claro sin embargo, que la condición plesiomórfica de una cadera propúbica dio origen a una condición más derivada con una cadera opistopúbica, como se observa ya en ornitisquios tempranos. Siendo así, la condición del pubis orientado posteroventralmente (orientación opistopúbica) y que llevó a Seely a clasificar a los dinosaurios en saurisquios y ornitisquios (Seely, 1888), a saber dos grupos morfológicamente distintos y para quienes se pensó un ancestro común diferente, se basó en la observación de una condición derivada para Ornithischia y que fue adquirida tempranamente dentro de un grupo que presentaba una cadera con el pubis orientado anteroventralmente (orientación propúbica), conclusión esta última

que viene a confirmar la monofilia de los dinosaurios propuesta por Bakker y Galton en 1974.

*Eoraptor* por su parte, fue clasificado inicialmente como un saurisquio basal (Langer, 2004, Yates, 2005), eventualmente un terópodo basal (Serenó, 1999a; Ezcurra, 2006), que vivió en el Triásico Superior (Carniano) hace unos 228 - 225 millones de años, en Ischigualasto, Argentina. No obstante, las últimas investigaciones lo clasifican como un probable prosaurópodo. (Martínez et al., 2011).

La discrepancia en cuanto a la correcta asignación taxonómica de *Eoraptor* obedece a que este animal evidencia mandíbulas con dientes muy variados, algunos dientes muy afilados y diseñados para cortar carne como los de los dinosaurios carnívoros, otros dientes curvados diseñados para triturar hierbas y plantas como los de los saurópodos y algunos en forma de hoja diseñados para arrancar ramas de los árboles. Este tipo de dentición se piensa podría indicar una transición de la condición carnívora, que en este caso sería plesiomórfica, a una alimentación más bien herbívora, como la de los prosaurópodos y más tarde de los saurópodos, que sería una condición derivada a partir de ancestros carnívoros. Si bien este animal evidencia rasgos plesiomórficos de arcosaurios más antiguos especialmente en la morfología de la cadera, a diferencia de *Herrerasaurus*, presenta tres vértebras en el sacro, rasgo que es propio de dinosaurios. (Fig. 5)



Fig. 5: *Eoraptor lunensis*  
(Copyright © Daniel Banchero Fernández - Niño)





Fig. 6: *Staurikosaurus pricei* (Copyright © Daniel Banchemo Fernández - Niño)

*Staurikosaurus* es un dinosaurio de unos 2 m. de longitud y unos 80 cm. de altura, de la Formación Santa María en Río Grande do Sul y que evidencia un rasgo anatómico interesante ya que posee sólo dos vértebras en el sacro, con la primera vértebra caudal en proceso de sacralización, no obstante, evidencia un acetábulo perforado, característica que ya es propia de Dinosauria. (Fig. 6)

Si bien, en un principio se nombró a *Staurikosaurus* dentro de la Familia Staurikosauridae (Galton, 1977), estudios posteriores (Serenó & Novas, 1993) lo ubican junto a *Herrerasaurus* dentro de la Familia Herrerasauridae (Benedetto, 1973).

Aunque algunos autores señalan evidencia de *fossa brevis* en *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus* (Novas, 1993; Langer, 2004), lo cual también es seguido por Colbert (1970), un análisis posterior de los restos descarta la presencia de este rasgo para los herrerasáuridos. (Stoinski et al., 2011)

Distintos análisis señalan a los herrerasáuridos y a *Eoraptor* como terópodos basales (Novas, 1992, 1993; Sereno, 1993; Sereno & Novas, 1992, 1993), quizás como un grupo cercano fuera de Theropoda, o como saurisquios basales, llegando incluso a ser considerados más lejanamente desde el punto de vista filogenético como un grupo hermano de Dinosauria (Holtz, 1995; Holtz & Padian, 1995). Lo anterior, implica no obstante, que si los herrerasáuridos y *Eoraptor* no son en verdad terópodos, o aún, si no son en verdad saurisquios, es claro que las características afines que éstos muestran con estos linajes, indican claramente que los saurisquios podrían haber aparecido y comenzado a diversificarse como tales, más o menos por aquel mismo tiempo en que aparecen los herrerasáuridos y *Eoraptor*, es decir a principios del Carniario  $\pm$  228,7 - 216,5 millones de años (Serenó et al., 1993). Como ya se dijo antes, Martínez et al., (2011), ubican a *Eoraptor* como un prosaurópodo

basal, pero aun dentro de los saurisquios.

Aún dentro de Sauropodomorpha (Huene, 1932), debemos considerar a *Saturnalia tupiniquim* (Langer et al., 1999), un dinosaurio que vivió hace unos 223 millones de años (Carniario) en Sudamérica y cuyos restos fueron colectados en la Formación Santa María de Río Grande do Sul, Brasil. *Saturnalia* era un pequeño dinosaurio de 1,5 m. de largo, unos 50 cm. de alto y de hábitos herbívoros que ha sido descrito en base a un ejemplar bien conservado. La ubicación taxonómica de este dinosaurio no ha sido fácil ya que por su naturaleza primitiva deja ver rasgos de sauropodomorfos y terópodos, dentro de Saurischia, no obstante, quienes publicaron el hallazgo lo asignaron a Sauropodomorpha (Langer et al., 1999). Más tarde el mismo Langer propuso que *Saturnalia* pudiera eventualmente ser considerado como un miembro originario del grupo de los sauropodomorfos confirmando su ubicación como sauropodomorfo (Langer, 2003; Langer & Benton, 2006).

En un trabajo posterior se señala semejanzas importantes entre *Saturnalia* y el primitivo saurisquio *Guaibasaurus candelariensis* (Bonaparte et al., 1999), ubicando a ambos en la Familia Guaibasauridae (Bonaparte et al., 1999; Bonaparte et al., 2007). *Guaibasaurus*, corresponde a un saurisquio basal que vivió entre unos 227 a 220 millones de años (Carniario) en la localidad de Candelaria, Río Grande do Sul, Brasil. Este animal evidencia un acetábulo parcialmente perforado y tres vértebras en el sacro, pero no presenta *fossa brevis* (Bonaparte et al., 1999, 2007). Otros investigadores clasifican a *Guaibasaurus* como un terópodo basal (Yates, 2007; Langer et al., 2007) o como un sauropodomorfo basal (Ezcurra, 2008).



## OTROS DINOSAURIOS BASALES

Con una antigüedad estimada de 230 millones de años (Ladiniano) y procedente de la Formación Santa María, en Brasil, se informa a *Spondylosoma absconditum* (Huene, 1942), un dinosaurio pobremente conocido debido a lo mal conservado y fragmentario de los restos colectados. *Spondylosoma* es considerado como un dinosaurio por el propio Huene (1942) y Bonaparte (1978), probablemente un saurisquio primitivo, aunque su verdadera condición es actualmente considerada incierta debido a lo fragmentario de sus restos. Otros investigadores consideran a *Spondylosoma* no como dinosaurio o bien como una forma afín a los herrerasáuridos. (Galton, 2000; Langer, 2004) Un dinosaurio basal y muy interesante es *Chindesaurus bryansmalli* (Long & Murry, 1995) un saurisquio que vivió a fines del período Triásico, entre 225 – 210 millones de años (Carniano – Noriano) en Norteamérica y que fue inicialmente clasificado como perteneciente a la Familia Herrerasauridae, junto a *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus* (Long & Murry, 1995), posición que también es seguida por otros investigadores (Hunt et al., 1998; Irmis et al., 2007), sin embargo estudios posteriores consideran a *Chindesaurus* como un saurisquio basal (Nesbitt et al., 2007) o como un terópodo basal (Yates, 2007).

Más allá de esto y recientemente, se ha dado a conocer el hallazgo de *Tawa hallae* (Nesbitt et al., 2009), un terópodo de hace unos 214 millones de años (Triásico Superior, Noriano:  $\pm 216,5 - 203,6$  millones de años) cuya relación filogenética con los dinosaurios de Sudamérica, considerados basales dentro del clado Theropoda, resulta sorprendente y probatoria de que esté nuevo género encontrado en una cantera de Nuevo México está estrechamente relacionado con los géneros sudamericanos a través de un ancestro común, a pesar de haber sido desenterrado en Norteamérica, antecedente que habla de una dispersión amplia y temprana del linaje de los terópodos. Análisis anatómicos permiten apreciar que *Tawa* está relacionado con dinosaurios más antiguos como *Herrerasaurus*, con el cual evidencia rasgos compartidos especialmente en la estructura del poscráneo.

En efecto, la pelvis de *Tawa* es bastante plesiomórfica y no derivada como en los terópodos posteriores, observándose por ejemplo que el proceso preacetabular del ilion no se extiende anterior al pedúnculo púbico como es propio de dinosaurios más derivados y que evidencian el ilion expandido anteroposteriormente. El pubis presenta un pie

púbico medianamente desarrollado, un rasgo propio de terópodos más derivados y que también es compartido con *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus* y que sin embargo no se observa en *Eoraptor* y en Dinosauriformes anteriores a los dinosaurios. Aún otro detalle interesante lo constituye la presencia de sólo dos vértebras en el sacro de *Tawa*, un rasgo plesiomórfico de Archosauria y que también se observa en *Herrerasaurus* y en *Staurikosaurus*.

De las comparaciones realizadas con *Tawa*, los investigadores han confirmado la hipótesis de que los dinosaurios se originaron en lo que ahora es América del Sur dando origen posteriormente a los grandes grupos dentro del linaje. Hasta aquí, *Tawa* constituye un verdadero aporte a nuestra mejor comprensión del clado Dinosauria y contribuye además a comprender de manera más clara las intrincadas relaciones filogenéticas en el período temprano de evolución y dispersión de los primeros dinosaurios.

El hallazgo de otro dinosaurio, *Panphagia protos* (Martinez & Alcober 2009), un sauropodomorfo basal de Neuquén, Argentina, datado en aproximadamente unos 228 millones de años (Triásico Superior, Carniano:  $\pm 228,7 - 216,5$  millones de años), 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 ya que aporta importantes antecedentes sobre la divergencia de Saurischia en dos clados menos inclusivos Theropoda y Sauropodomorpha.

Los restos fósiles de *Panphagia* pertenecen a la Formación Ischigualasto, Argentina, y han sido asignados al mismo estrato que *Eoraptor*, con una antigüedad aproximada de 228 millones de años (Triásico Superior, Carniano:  $\pm 228,7 - 216,5$  millones de años). Su hallazgo permite concluir que el clado Sauropodomorpha se habría separado del tronco común de los sauriscios en una época muy temprana en la historia de los dinosaurios y que la divergencia de Sauropodomorpha, respecto de Theropoda, dentro de Saurischia, debiera haberse producido algunos millones de años antes en el Triásico Medio, probablemente en el Ladiniano ( $237,0 \pm 2,0 - 228 \pm 2,0$  millones de años).

Los antecedentes aportados por *Panphagia*, impiden pensar que Theropoda y Sauropodomorpha pudieran haber alcanzado su divergencia antes de que “fueran dinosaurios”, llevando a concluir que la divergencia entre estos dos grupos se produce dentro de Dinosauria y probablemente en un tiempo cercano a los 228 millones de años, considerando que *Panphagia* es el sauropodomorfo

más antiguo de que se tiene noticia y que compare con los saurisquios más antiguos las sinapomorfías propias del clado Saurischia.

## CONSIDERACIONES GENERALES SOBRE LA DIAGNOSIS DE DINOSAURIA

Si bien en 1974 Bakker y Galton propusieron una diagnosis para Dinosauria basada en sinapomorfías básicas que definían al grupo, se hizo claro más tarde que con la incorporación al registro fósil de *Lagerpeton* y los lagosúquidos (*Lagosuchus* y *Marasuchus*), a más de otros dinosauriformes basales como los silesáuridos (*Silesaurus*, *Eucoelophysis*, *Lewisuchus*, *Asilisaurus*, *Sacisaurus* y *Diodorus*), se hacía necesario afinar la diagnosis de los dinosaurios, ya que muchos rasgos propuestos inicialmente como diagnósticos para Dinosauria, se evidenciaban también en estos linajes que no necesariamente eran dinosaurios y que evidentemente estaban relacionados con ellos, dejando ver que varios de los rasgos diagnósticos que habían definido hasta entonces a los dinosaurios, no eran suficientemente informativos, a la luz de nuevos hallazgos, haciéndose necesario definir con un rango de mayor certeza qué es y qué no es un dinosaurio.

Es claro que en los lagosúquidos como también en los silesáuridos, se reconocen rasgos que un principio fueron considerados característicos de Dinosauria, a saber: cabeza femoral diferenciada del resto del hueso, fíbula reducida, tarso mesotarsal y postura digitígrada, etc., que evidencian un estrecho parentesco con los dinosaurios, pero que en estricto rigor no permiten considerarlos como dinosaurios, ya que nuevos análisis indican que además de todos los rasgos anteriormente señalados, los dinosaurios evidencian el acetábulo perforado, tres vértebras en el sacro y la presencia de una cavidad llamada *fossa brevis* en el borde posteroventral del ilion. Estos rasgos en conjunto, son los que definen desde el punto de vista anatómico a un dinosaurio, y si bien dentro de éstos últimos rasgos algunos también se encuentran presentes en formas muy derivadas de silesáuridos, en su conjunto no están presentes en ningún lagosúquido ni silesáurido conocido, más sí en los dinosaurios, salvo algunas excepciones de dinosaurios basales.

Concluyentemente, los análisis anatómicos de formas previas a los dinosaurios y de los dinosaurios basales ya señalados, permite establecer que si bien éstos comparten rasgos que los diferencian

de otros grupos de arcosaurios, se requiere definir cuáles de estos rasgos pueden servir específicamente de soporte a la monofilia de los dinosaurios y pueden llegar a ser reconocidos verdaderamente como rasgos diagnósticos de Dinosauria, ya que los rasgos propuestos por Bakker y Galton en 1974, a la fecha no resultan ser exclusivos de los dinosaurios, a excepción de la perforación acetabular, presentándose además en el linaje de los lagosúquidos y también en los silesáuridos, que no son dinosaurios.

Para definir la diagnosis de Dinosauria, se requiere entonces referir rasgos que estén presentes exclusivamente en este grupo y ausentes en los lagosúquidos y silesáuridos sus grupos más cercanos dentro de Dinosauriformes. Estos rasgos exclusivos de Dinosauria, deben por otra parte, estar presentes en el antepasado hipotético del linaje o en el primer dinosaurio.

Comparando a Dinosauria con los lagosúquidos y silesáuridos, se puede definir con claridad a lo menos tres sinapomorfías predominantes que distinguen a los dinosaurios de cualquier otro linaje de vertebrados conocidos, incluidos sus grupos más cercanos, a saber:

- a) Estructura de la columna vertebral en relación con el hueso sacro, en que se presentan tres o más vértebras fusionadas.
- b) Acetábulo perforado.
- c) Presencia de una fosa (*fossa brevis*) en el sector ventral posterior del ilion.

Estos tres rasgos, compartidos por la mayoría de los dinosaurios, salvo formas muy basales, tienen que ver indudablemente con la estrategia locomotora del grupo y que hacen de Dinosauria un linaje singular y por tanto monofilético, permitiendo desde el punto de vista anatómico definir qué es y qué no es un dinosaurio, no obstante y considerando que la transición hacia Dinosauria se produjo en un contexto filogenético muy acotado, la presencia o no de estos últimos tres rasgos es considerada una condición incierta para dinosaurios basales, aunque se encuentran presentes en todos los dinosaurios posteriores. Igualmente y en el mismo sentido, algunas de estas tres sinapomorfías se dejan ver en silesáuridos más derivados, a excepción del acetábulo perforado.

Con relación a lo anterior y si bien *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus*, no presentan tres vértebras en el sacro, es claro que esta condición puede ser considerada como una retención del rasgo plesiomórfico de Archosauria. No obstante, en estos dos animales se deja ver a su vez, un esfuerzo

anatómico por incorporar una tercera vértebra al sacro, como se observa en todos los dinosaurios. La presencia de tres vértebras en el sacro se deja ver también en *Eoraptor* y *Guaibasaurus*. (Bona parte et al., 2007)

Por otra parte la presencia de sólo dos vértebras en el sacro se hace evidente en todos los géneros que no son dinosaurios del clado Dinosauriformes, excepto en *Silesaurus*, en el cual se evidencian tres vértebras sacras (Dzik, 2003; Dzik & Sulej, 2007). Igualmente y con relación a *Silesaurus*, se observa que no presenta acetábulo perforado, aunque si presenta *fossa brevis*, haciendo claro que corresponde a un ejemplar que está en un punto inmediatamente anterior a la aparición de los propios dinosaurios. (Dzik, 2003; Stoinski et al., 2011)

Con base en estos rasgos diagnósticos, se puede inferir que a inicios del Triásico Superior (Carniense: ± 228,7 – 216,5 millones de años) o más bien en un tiempo inmediatamente anterior (Ladiniano: ± 237,0 - 228,7 millones de años), debió aparecer en el escenario evolutivo el primer dinosaurio y antepasado directo de los dinosaurios posteriores. En este primer dinosaurio debían evidenciarse ya los rasgos característicos del linaje y que lo señalaban como el primer representante de Dinosauria, a saber:

1.- La columna vertebral aumentó su área de contacto con la pelvis e incorporó al sacro una tercera vértebra provocando la expansión anteroposterior del ilion.

2.- En el ilion y específicamente en su margen posteroventral, se desarrolló una cavidad denominada *fossa brevis* como punto de origen del músculo *caudifemoralis brevis*, que actúa fundamentalmente como retractor femoral, acción que ejerce de manera sinérgica con el músculo *caudifemoralis longus* (plesiomórfico para Archosauria) adaptación musculoesquelética que obedece a un requerimiento biomecánico como resultado de la especialización de los dinosaurios a una estrategia de locomoción bípeda.

3.- Como resultado de su nueva disposición anatómica, el movimiento del fémur se restringió a un plano sagital y disminuyó el contacto directo con el acetábulo, cavidad que dejó de osificarse en un amplio sector de la zona posterior que dejó de ejercer fuerza mecánica hacia el fémur, provocando que el acetábulo aparezca completamente perforado en los dinosaurios.

A más de los rasgos diagnósticos ya especificados, otros autores e investigadores (Brusatte et

al., 2010) adicionan aún otras novedades evolutivas que estarían presentes en dinosaurios y no en otros grupos cercanos, a saber:

- 1.- Cavidad glenoidea dirigida posteriormente.
- 2.- Presencia de una cresta anterior abarcando los dos tercios proximales del húmero (cresta deltopectoral).
- 3.- Proceso ascendente del astrágalo.

Sobre estos últimos rasgos compartidos por Dinosauria, se puede observar que el primero se encuentra presente en *Silesaurus*, también el tercero, de manera que ya no serían exclusivos de Dinosauria, no obstante se encuentran presentes en todos los dinosaurios. La cresta deltopectoral (una inserción muscular en el húmero), no obstante, sólo se encuentra en dinosaurios.

Hoy en día más allá de los esfuerzos que ya se han realizado, se continúa procurando definir de manera aún más acotada un conjunto de sinapomorfías que constituyan los rasgos diagnósticos de Dinosauria y que lo definan como grupo natural, incluyendo a su ancestro común, que al evidenciar los rasgos antes señalados ya era un dinosaurio y a todos los descendientes del clado, incluidas las aves, que también son dinosaurios.

Finalmente, se busca documentar de manera pormenorizada cómo es que este linaje apareció en el escenario evolutivo hace unos 228 millones o quizás un poco antes, tiempo a partir del cual los dinosaurios se diversificaron y dispersaron por todo el mundo, llegando a constituir el linaje dominante de los ecosistemas de la Era Mesozoica, la era "cuando los dinosaurios regían sobre la Tierra".

**AGRADECIMIENTO:** Agradezco al Dr. Rafael Royo-Torres de la Fundación Conjunto Paleontológico Teruel - Dinopolis, por la revisión de este artículo y por sus valiosas sugerencias. Al Sr. Daniel Bancharo Fernández-Niño y al Sr. Jorge Aragón Palacios por las ilustraciones que complementan y enriquecen este trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA:

ARCUCCI, A. (1986): *New materials and reinterpretation of Lagerpeton chanarensis romer (thecodontia, Lagerpetonidae nov.) from the Middle Triassic of La Rioja, Argentina*. Ameghiniana (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.) 23 (3-4): 233-242, Buenos Aires.

ARCUCCI A. B. (1987): *Un nuevo Ligosuchidae (Thecodontia - Pseudosuchia) de la Fauna de los Chañares (Edad Reptil Chañarensis, Triásico Medio), La Rioja, Argentina*. Ameghiniana 24:89-94.

- BAKKER, R.T. Y GALTON, P. (1974): *Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates*. Nature, Vol. 248:168-172.
- BENEDETTO, J. L. (1973): *Herrerasauridae, nueva familia de Saurisquios Triásicos*. Ameghiniana 10: 89–102.
- BENTON, M. J. (1985): *Classification and phylogeny of the diapsid reptiles*. Zool. J.Linn. Soc. London 84: 97-164.
- BENTON, M.J. (1999): *Scleromochlus taylori and the origin of dinosaurs and pterosaurs*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 354:1423-1446.
- BENTON, M. J., AND CLARK, J. (1988): *Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia*. In: Benton, M. J. (ed.). The Phylogeny and Classification of Tetrapods. Vol. 1, Amphibians, Reptiles, Birds. Clarendon Press, Oxford. Pp. 289-332.
- 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 Lago-suchus talampayensis Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia*. Acta. Geol. Lilloana 13:5-90.
- BONAPARTE, J. F. (1978): *El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrapods*. Opera Lilloana 26: 1-569.
- BONAPARTE, J.F. (1999): *Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha*. Ameghiniana 36(2):115-187.
- BONAPARTE, J.F., FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A.M. (1999): *A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil.* Proceedings of the second Gondwanan Dinosaurs symposium. National Science Museum Monographs, Tokyo 15:p89-109.
- BONAPARTE, J.F., BREA, G., SCHULTZ, C.L., AND MARTINELLI, A.G. (2007): *A new specimen of Guaibasaurus candelariensis (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil*. Historical Biology, 19(1):73-82.
- BRUSATTE, S. L., NESBITT, S. J., IRMIS, R. B., BUTLER, R. J., BENTON, M. J., AND NORELL, M. A. (2010): *The origin and early radiation of dinosaurs*. Earth-Science Reviews 101: 68-100.
- BUTLER, R. J., SMITH, R.M. H. & NORMAN, D. B. (2007): *A primitive ornithischian dinosaur from the Late Triassic of South Africa, and the early evolution and diversification of Ornithischia*. Proceedings of the Royal Society B 274, 2041–2046.
- CARRANO, M.T. & SAMPSON, S.D. (2004): *A review of coelophysoids (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Europe, with comments on the late history of the Coelophysoidea*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte 2004(9):537-558.
- CASAMIQUELA, R. M. (1967): *Un nuevo dinosaurio ornithischio Triásico (Pisanosaurus mertii:Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina*. Ameghiniana 4:47-64.
- COLBERT, E. H. (1970). *A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil*. Am. Mus. Novit. 2405: 1-39.
- COPE, E. D. (1869): *Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia, and Aves of North America*. Trans. Am. Phil. Soc. 14: 1-252.
- 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 archosaurs Eucoelophyis baldwini Sullivan & Lucas, 1999 from the Upper Triassic of New Mexico, USA*. Geodiversitas 28(4):649-684.
- EZCURRA, M. D. (2008): *A new early dinosaur from the Carnian Ischigualasto Formation (Nw Argentina) and the origin of dinosaurs*. In: Libro de Resúmenes, III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados (eds. J. O. Calvo, R. J.Valieri, J. D. Porfiri and D. dos Santos), p. 87. Universidade Nacional del Comahue, Neuquen, Argentina.
- EZCURRA, M.D. (2010): *A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny*. Journal of Systematic Palaeontology, 8:371-425.
- FERIGOLO, J. & LANGER, M. C. (2007): *A late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predentary bone*. Historical Biology 19, 23–33.
- GALTON, P.M. (1977): *On Staurikosaurus pricei, an early saurischian from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae*. Palaeontologische Zeitschrift 51;234-245



- GALTON, P. M. (2000): *Are Spondylosoma and Staurikosaurus (Santa Maria Formation, Middle-Upper Triassic, Brazil) the oldest known dinosaurs?* Paläontologische Zeitschrift 74, 393–423.
- GAUTHIER, J. A. (1986): Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 8:1-55.
- HECKERT, A. B., HARRIS, J. D., LUCAS, S. G., AND ZEIGLER, K. E. (2000): *Additions to the fauna of the Upper Triassic Snyder Quarry, Petrified Forest Formation (Revueltoian: early-mid Norian), north-central New Mexico.* *New Mexico Geol.* 22:46.
- HOLTZ, T. R. (1995): *A new phylogeny of the Theropoda.* *J. Vert. Paleontol.* 15 (suppl.): 35A.
- HOLTZ, T. R., JR. & PADIAN, K. (1995): *Definition and diagnosis of Theropoda and related taxa.* *J. Vert. Paleontol.* 15 (suppl.): 35A.
- HUENE, F.R. (1910): *Ein primitiver Dinosaurier aus der mittleren Trias von Elgin.* *Geol. Pal. Abh. n. s.,* 8: 315-322.
- HUENE, F.R. (1932): *Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte.* *Monogr. Geol. Palaeontol., ser. 1.,*4:1-361.
- HUENE, F.R. (1942): *Die fossilen Reptilien des süd-amerikanischen Gondwanalandes.* C.H. Beck:Munich, 342 p.
- HUNT, A. P., LUCAS, S. G., HECKERT, A. B., SULLIVAN, R. M. & LOCKLEY, M. G. (1998): *Late Triassic dinosaurs from the western United States.* *Géobios* 31: 511-531.
- 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
- JUUL, L. (1994): *The phylogeny of basal archosaurs.* *Palaeontol. Afr.* 31: 1-38.
- KAMMERER, C. F., NESBITT, S. J. & H. SHUBIN, N. H. (2011): *The first basal dinosauriform (Silesauridae) from the Late Triassic of Morocco.* *Acta Palaeontologica Polonica* (in press). doi:10.4202/app.2011.0015.
- LANGER, M.C. (2003): *The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph Saturnalia tupiniquim (Late Triassic, Brazil).* *PaleoBios*, 23(2): September 15,2003.
- LANGER, M.C: (2004): *Basal Saurischia.* In Weishampel, Dodson and Osmolska (eds.). *The Dinosauria* Second Edition. University of California Press. 861 pp.
- LANGER, M. C. & BENTON, M. J. (2006): *Early dinosaurs: a phylogenetic study.* *Journal of Systematic Palaeontology* 4, 309–358.
- 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.
- LANGER, M., BITTENCOURT, J. & SCHULTZ, C. (2007): *The inclusivity and phylogenetic position of Guaibasaurus candelariensis: a basal dinosaur from the Late Triassic of Brazil.* 67th Annual Meeting. Society of Vertebrate Paleontology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 3, 103A-104A.
- LANGER, M.C., EZCURRA, M.D., BITTENCOURT, J.S., & NOVAS, F.E. (2010): *The origin and early evolution of dinosaurs.* *Biological Reviews* 85:55-110. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00094
- LONG, R. A., AND MURRY, P. A. (1995): *Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States.* *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.* 4: 1-254.
- 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.
- MARTINEZ R. N., SERENO, P.C., ALCOBER, O.A., COLOMBI, C.E., RENNE, P. R., MONTAÑEZ, I. P. Y CURRIE, B. S. (2011): *A Basal Dinosaur from the Dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea.* *Science* Vol 331.
- MARSH, O.C. (1881): *Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V.* *The American Journal of Science and Arts*, series 3 21: 417-423.
- MARSH, O. C. (1884a): *Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII.* *The Order Theropoda.* *Am. J. Sci., ser. 3,* 27: 329-340.
- NESBITT, S.J., IRMIS, R.B. & PARKER, W.G. (2005): *A critical review of the Triassic North American dinosaur record.* In Kellner, A.W.A., Henriques, D.D.R., & Rodrigues, T. (eds.), *II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados*, Boletim de Resumos. Rio de Janeiro: Museum Nacional/UFRJ, 139.
- NESBITT, S. J., IRMIS, R. B., AND PARKER, W. G. (2007): *A critical re-evaluation of the Late Triassic dinosaur taxa of North America.* *J. Syst. Palaeontol.* 5:209-243.

- NESBITT, S. J.; IRMIS, R. B.; PARKER, W. G.; SMITH, N. D.; TURNER, A. H. & ROWE, T. (2009): *Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauromorphs from the Late Triassic of North America*. Journal of Vertebrate Paleontology 29 (2): 498-516.
- NESBITT, S.J.; SIDOR, C.A.; IRMIS, R.B.; ANGIELCZYK, K.D.; SMITH, R.M.H. & TSUJI, L.M.A. (2010): *Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithomiridae*. Nature 464: pp. 95-98.
- NOVAS F. E. (1992): *Phylogenetic relationships of basal dinosaurs, the Herreriasauridae*. Paleontology 63:677-690.
- NOVAS F. E. (1993): *New information on the systematics and postcranial skeleton of Herreriasaurus ischigualastensis (Theropoda: Herreriasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina*. J. Vert. Paleontol. 13: 400-423.
- NOVAS F.E. (1994a): *Origen de los Dinosaurios*. Investigación y Ciencia, N° 217:52-59.
- NOVAS, F.E. (1994b): *"New information on the systematics and postcranial skeleton of Herreriasaurus ischigualastensis (Theropoda: Herreriasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina"*. Journal of Vertebrate Paleontology, Vol. 13:400-423.
- NOVAS, F. E. (1996): *Dinosaur monophyly*. J. Vert. Paleontol. 16:723-741.
- OWEN, R. (1842): *Report on British fossil reptiles, part II*. Report of the British Association for the Advancement of Science 11:60-204.
- RAUHUT, O.M.W. AND A. HUNGERBÜHLER. (2000): *A review of European Triassic theropods*. Gaia, 15:75-88.
- REIG, O. A. (1963): *La presencia de dinosaurios sauriscarios 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
- SEELEY, H. G. (1888): *On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria*. Proceedings of the Royal Society of London 43:165-171.
- SERENO, P.C. (1993): *The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod Herreriasaurus ischigualastensis*. J. Vert. Paleontol. 13:425-450.
- SERENO, P.C. (1997): *The origin and evolution of dinosaurs*. Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 25: 435-489.
- SERENO, P.C. (1999a): *The evolution of dinosaurs*. Science 284: 2137-2147.
- SERENO, P.C. (1999b): *A rationale for dinosaurian taxonomy*. J. Vert. Paleontol. 19: 788-790.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. (1993): *Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: Lagerpeton chanarensis*. J. Vert. Paleontol. 13: 385-399.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. (1994): *Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: Marasuchus lilloensis, gen. nov.* J. Vert. Paleontol. 14:53-73.
- SERENO, P. C. & NOVAS, F. E. (1992): *The complete skull and skeleton of an early dinosaur*. Science 258: 1137-1140.
- SERENO, P. C. & NOVAS, F. E. (1993): *The skull and neck of the basal theropod Herreriasaurus ischigualastensis*. J. Vert. Paleontol. 13: 451-476.
- SERENO, P. C., FORSTER, C. A., ROGERS, R. R. & MONETTA, A. M. (1993): *Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of the Dinosauria*. Nature 361: 64-66.
- STOINSKI, S., T. SUTHAU & H.-C. GUNGA. (2011): *Reconstructing body volume and surface area of dinosaurs using laser scanning and photogrammetry*. Pp. 94-104. In N. Klein, K. Remes, C. T. Gee, and P. M. Sander, eds. Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis.
- SULLIVAN, R. M. & LUCAS, S. G. (1999): *Eucoelophysis baldwini, a new theropod dinosaur from the Upper Triassic of New Mexico, and the status of the original types of Coelophysis*. J. Vert. Paleontol. 19:81-90.
- TYKOSKY, R.S., ROWE, T., (2004): *Ceratosauria*. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmolska, H. (Eds.), The Dinosauria. University of California Press, Berkeley, California, pp. 47-70.
- YATES, A. M. (2005): *A new theropod dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and its implication for the early evolution of theropods*. Palaeontologia Africana 41, 105-122.
- YATES, A. M. (2007): *Solving a dinosaurian puzzle: the identity of Aliwalia rex Galton*. Historical Biology 19, 93-123.