



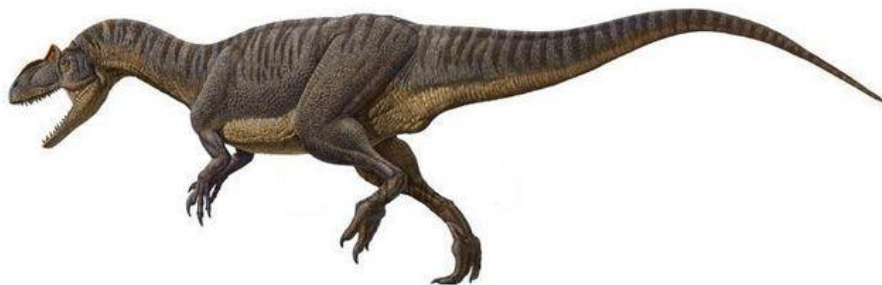
Universidad de La Laguna



Sección de Biología

Paleobiodiversidad de dinosaurios en torno a la Cuenca Proto-Atlántica durante la apertura del Océano Atlántico (Jurásico-Cretácico Inferior)

Dinosaur paleobiodiversity around the Proto-
Atlantic Basin during the opening of the
Atlantic Ocean (Jurassic-Lower Cretaceous)



Sara Pérez Martín

Grado de Biología

Julio 2016

SOLICITUD DE DEFENSA Y EVALUACIÓN TRABAJO FIN DE GRADO Curso Académico: 2015/2016	ENTRADA Fecha: Núm:
--	--------------------------------------

Datos Personales



Nº DNI o pasaporte: 42419089M	Nombre y Apellidos: Sara Pérez Martín
Teléfono: 636818062	Dirección de correo electrónico: sara_pe_ma@hotmail.com

SOLICITA la defensa y evaluación del Trabajo Fin de Grado

TÍTULO

PALEOBIODIVERSIDAD DE DINOSAURIOS EN TORNO A LA CUENCA PROTO-ATLÁNTICA DURANTE LA APERTURA DEL OCÉANO ATLÁNTICO (JURÁSICO-CRETÁCICO INFERIOR)

Autorización para su depósito, defensa y evaluación

D./Dña. Carolina Castillo Ruiz	
Profesor/a del Departamento de	
y D./Dña. Penélope Cruzado Caballero	
Profesor/a de la Licenciatura de Paleontología de la Universidad Nacional de Río Negro (Argentina)	
autorizan al solicitante a presentar la Memoria del Trabajo Fin de Grado	
	
Fdo.: Carolina Castillo Ruiz	Fdo.: Penélope Cruzado Caballero

La Laguna, a _4_ de ___julio___ de 2016_



Firma del interesado/a

SR/A. PRESIDENTE DE LA COMISIÓN DE GRADO DE LA FACULTAD DE BIOLÓGÍA

Documentación a adjuntar:

- Un ejemplar en formato electrónico de la Memoria conforme a las normas de presentación establecidas en el Anexo I del Reglamento para la elaboración y defensa del TFG.
- Informe-evaluación de los tutores en sobre cerrado y firmado.

Índice

1. Introducción	1
2. Objetivos	2
3. Contexto geográfico y geológico del archipiélago canario	3
4. Material y métodos	6
4.1. Elección de los intervalos temporales a estudiar	6
4.2. Elección de los grupos de dinosaurios a estudiar	8
4.3. Definición del clado Dinosauria y características morfológicas de los grupos estudiados.	9
4.4. Herramientas de búsqueda	14
4.5. Herramientas gráficas y otros recursos	15
5. Resultados y discusión	15
5.1. Intervalo temporal Aalenense-Caloviense (Jurásico Medio)	17
5.2. Intervalo temporal Titoniense-Berriasiense (Límite Jurásico-Cretácico)	19
5.3. Intervalo temporal Valanginian-Hauterivian (Cretácico inferior)	21
5.4. Intervalo temporal Albiense-Cenomaniense (Límite Cretácico Inferior-Cretácico Superior)	23
5.5. Síntesis de los cambios producidos en la paleobiodiversidad de dinosaurios en la cuenca Proto-Atlántica durante el Jurásico Medio-Cretácico Inferior	25
6. Conclusiones	26
7. Agradecimientos	28
8. Referencias	28

Resumen/Abstract

Los dinosaurios dominaron los ecosistemas terrestres durante el Jurásico y el Cretácico, mientras se producía la apertura del Océano Atlántico y se depositaban los sedimentos que constituyen la serie mesozoica del Complejo Basal de la isla de Fuerteventura. En este trabajo se ha realizado un estudio de la paleobiodiversidad de dinosaurios en los continentes que rodeaban la cuenca Proto-Atlántica (Norteamérica, Europa, África y Sudamérica) en los periodos coincidentes con el registro fósil mesozoico de Fuerteventura. Como resultado se ha observado que la paleobiodiversidad de dinosaurios predominante estaba compuesta por un total de 9 familias (Allosauridae, Megalosauridae, Carcharodontosauridae, Spinosauridae, Cetiosauridae, Brachiosauridae, Diplodocidae, Rebbachisauridae y Stegosauridae), un suborden (Iguanodontia) y un clado (Titanosauria). Dicha paleobiodiversidad de dinosaurios ha sufrido múltiples cambios a lo largo del periodo estudiado. En la zona donde emergerán las Islas Canarias, sedimentos terrígenos procedentes del margen continental africano daban forma a un abanico submarino en el fondo de la cuenca extensional del Proto-Atlántico. En estos sedimentos se han registrados los fósiles de las especies y géneros *Bositra buchi*, *Salpingoporella* sp., *Neocomites* sp. y *Partschiceras* sp., los cuales han aportado limitados datos sobre la apertura del Océano Atlántico.

Palabras clave: Canarias, Complejo Basal, Mesozoico, Dinosauria, Proto-Atlántico.

Dinosaurs roamed the terrestrial ecosystems during the Jurassic and the Cretaceous, at the same time of the opening of the Atlantic Ocean and sedimentary deposition that constitutes the Mesozoic series of the Basal Complex of the island of Fuerteventura. In this work, a study has been carried out of dinosaur paleobiodiversity in the continents surrounding the proto-Atlantic basin (North America, Europe, Africa and South America) in the periods corresponding to the Mesozoic fossil record of Fuerteventura. As a result, it has been observed that the paleobiodiversity of the dominant dinosaurs was comprised by a total of 9 families (Allosauridae, Megalosauridae, Carcharodontosauridae, Spinosauridae, Cetiosauridae, Brachiosauridae, Diplodocidae, Rebbachisauridae, Stegosauridae), one suborder (Iguanodontia) and one clade (Titanosauria). Said dinosaur paleobiodiversity has suffered multiple changes throughout the studied period. In the area where the Canary Islands will one day emerge, terrigenous sediments originating from the westernmost part of the African continent gave shape to a deep-sea fan in the sea-floor in the extensional basin of the proto-Atlantic. In these sediments, fossils have been recorded of the following genera and species: *Bositra buchi*, *Salpingoporella* sp., *Neocomites* sp. and *Partschiceras* sp., which have yielded limited data regarding the opening of the Atlantic Ocean.

Keywords: Canaries, Basal Complex, Mesozoic, Dinosauria, proto-Atlantic.

1. Introducción

En la historia de la Tierra el Jurásico y el Cretácico se destacan, sin lugar a dudas, por ser la época en la que los dinosaurios tuvieron su apogeo. Este clado apareció en el Triásico superior (c. 230 Ma) y dominó los ecosistemas terrestres a través del Jurásico y Cretácico. El clado de los dinosaurios tras la extinción masiva de finales del Triásico, pasó a ser el grupo dominante sustituyendo a grupos extintos como los Crurotarsi Sereno and Arcucci 1990 y los antiguamente denominados Thecodontia Owen 1859. Pero también fue la época en la que tuvo lugar la apertura del Océano Atlántico, lo que constituyó un acontecimiento de gran importancia al provocar cambios en el clima, la geografía y la biodiversidad a escala global (Dunhill et al., 2016; Ford & Golonka, 2003).

La apertura del Océano Atlántico comenzó durante el Triásico Inferior, cuando el supercontinente Pangea inició su fragmentación. Durante el Jurásico Inferior-Medio Norteamérica fue separándose de Gondwana formando el Atlántico Central (Ford & Golonka, 2003). En el Jurásico Medio se extendió el Neotetis por el noroeste, a través del Proto-Mediterráneo, produciendo una conexión con el Atlántico Central. En el Jurásico Superior se abrió una gran vía marítima que conectó el Golfo de México y Centroamérica con el sur de Europa y el Tetis, formando el Proto-Caribe (Tennant et al., 2016). Durante el Cretácico Inferior se abrió el Atlántico Sur separando a África y Sudamérica (Ford & Golonka, 2003). Por último, a finales del Cretácico Inferior quedaron aisladas todas las grandes masas continentales (Dunhill et al., 2016). Esta fragmentación continental prevaleció a lo largo del Mesozoico como atestiguan los patrones biogeográficos y las tasas de evolución de los dinosaurios no avianos. El aumento de la endemidad, el registro de extinciones regionales y la disminución de las migraciones entre masas continentales (Dunhill et al., 2016) así como fenómenos de vicarianza a nivel continental (Upchurch et al., 2002), son pruebas que confirman dicha fragmentación.

Durante este periodo las Islas Canarias aún no habían comenzado a formarse. Si bien los edificios volcánicos son jóvenes (Fuerteventura, la primera en emerger, tiene 20 Ma, Mioceno), Canarias cuenta con afloramientos mesozoicos anteriores a las primeras etapas de construcción de las islas. En estas localidades, ubicadas en el Complejo Basal de Fuerteventura, hay restos fósiles de organismos marinos que habitaban la cuenca Proto-

Atlántica durante el Jurásico y Cretácico (Steiner et al., 1998). Con ayuda de estos fósiles se ha realizado un estudio que relaciona la historia submarina de las Islas Canarias con las tierras emergidas de alrededor, las cuales, como se dijo anteriormente, se encontraban habitadas por dinosaurios.

2. Objetivos

El objetivo principal de este trabajo es contextualizar el registro fósil mesozoico del Archipiélago Canario, concretamente de la base del Complejo Basal de Fuerteventura, en la historia paleobiogeográfica y en la paleobiodiversidad del clado de los dinosaurios. Para ello se realizaron reconstrucciones paleobiogeográficas y de paleobiodiversidad de las faunas mesozoicas entorno a la cuenca Proto-Atlántica.

Los objetivos específicos que se han llevado a cabo son los siguientes:

- Estudio de la paleobiodiversidad de los dinosaurios alrededor en la Cuenca Proto-Atlántica durante la apertura del Océano Atlántico. Dicha apertura se desarrolló desde el Jurásico Medio hasta finales del Cretácico Inferior. Se ha llevado a cabo una revisión y análisis de la bibliografía y de las bases de datos disponibles de Europa, África, Norteamérica y Sudamérica en dicho periodo.
- Revisión de la bibliografía disponible sobre los yacimientos mesozoicos del Complejo Basal de Fuerteventura.
- Realización de mapas de distribución paleobiogeográfica de las tierras emergidas y de los principales grupos de dinosaurios estudiados, para los intervalos temporales registrados en el Complejo Basal de Fuerteventura. Los mapas se han centrados en los continentes que rodeaban la cuenca en estudio geolocalizando en todos la posición aproximada del archipiélago canario.
- Revalorizar la parte más antigua del registro fósil de Canarias, al contextualizar los hallazgos realizados en las islas dentro de la historia de la vida mundial.

3. Contexto geográfico y geológico del archipiélago canario

El archipiélago canario se localiza actualmente en el borde norte de la zona subtropical del océano Atlántico (29° 17'N, 13° 18'O). Desde el punto de vista geodinámico, el archipiélago y, por tanto, Fuerteventura, está situado dentro de la Placa Africana, en una posición tectónica de intraplaca, en ambiente oceánico cercano al borde continental de tipo pasivo del noroeste africano (Casillas et al., 2008). Esta localización permite que existan yacimientos con sedimentos marinos de la Cuenca Proto-Atlántica de edad mesozoica. La datación de dichos sedimentos se realizó a partir de los restos fósiles de invertebrados marinos que se encontraron en su interior (Steiner et al., 1998). Estos sedimentos se localizan en la isla de Fuerteventura, formando parte del Complejo Basal que aflora fundamentalmente en el sector occidental de la isla, en el llamado Macizo de Betancuria (Fig. 1).

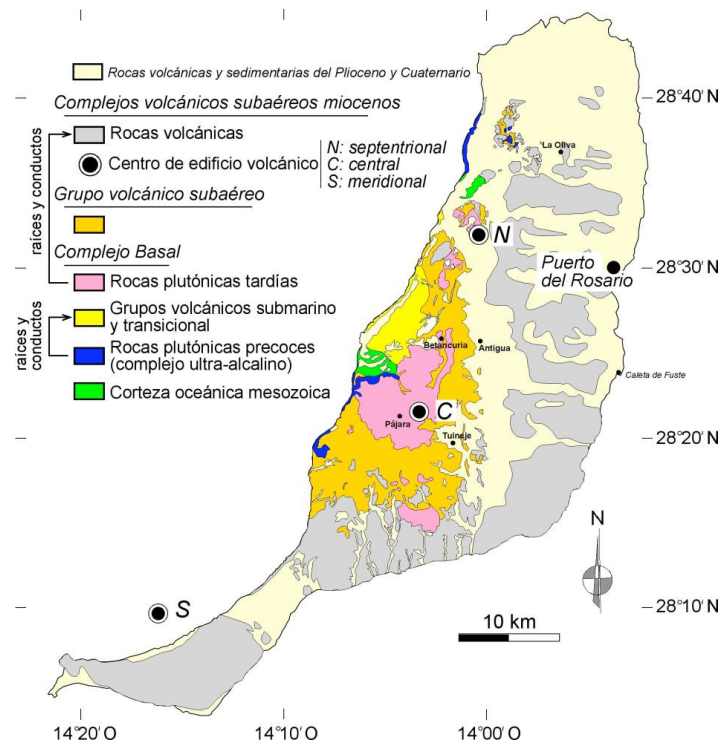


Figura 1: Mapa geológico de la Isla de Fuerteventura mostrando las principales unidades geológicas (N: Norte, C: Central, S: Sur). (Modificado de Casillas et al., 2008).

El nacimiento y emersión de la Isla de Fuerteventura y su posterior evolución se llevó a cabo según dos ciclos volcánicos fundamentales: crecimiento submarino y crecimiento subaéreo. Estos ciclos han dado lugar a la formación de diversas rocas representadas en la isla por cuatro grandes unidades geológicas: el Complejo Basal, el Grupo volcánico subaéreo, los

Complejos volcánicos subaéreos del Mioceno (Serie I, de acuerdo con la terminología clásica empleada por los investigadores de la escuela del Prof. Fúster), y las rocas volcánicas (Series II, III y IV, siguiendo la terminología citada) y sedimentarias de edad plio-cuaternaria (Casillas et al., 2008; Fig. 1).

El Complejo Basal forma parte de la fase de crecimiento submarino de Fuerteventura, y es la primera de las unidades geológicas de las que está formada la isla. Está representado por una secuencia sedimentaria de fondo oceánico. Sobre esta hay materiales volcánicos submarinos, que constituyen la primera etapa de construcción de la isla.

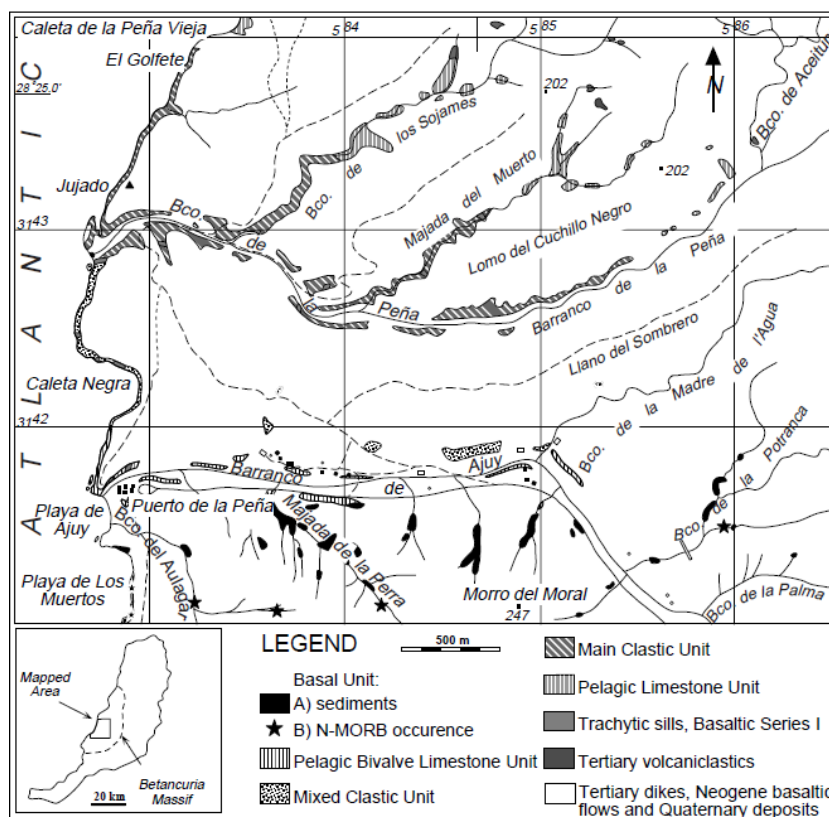


Figura 2: Mapa de los afloramientos del Macizo de Betancuria y del Complejo Basal de Fuerteventura. ★ B) Basaltos de tipo N-MORB de edad Jurásico Inferior, materiales más antiguos de corteza oceánica en el Atlántico Central. (Tomado de Steiner et al., 1998).

Esta secuencia sedimentaria pre-volcánica mesozoica aparece en dos sectores de la costa occidental de la isla: entre la Punta de la Laja y la playa de Jarubio en la costa Norte, donde se encuentra muy fracturada, y entre el Puerto de la Peña y la Caleta de la Peña Vieja en Ajuy (Fig. 2. En este último sector, esta secuencia presenta un espesor aproximado de 1.600 m

(Casillas et al., 2008). Se han diferenciado cinco unidades en estos sedimentos (Steiner et al., 1998, Fig. 3).

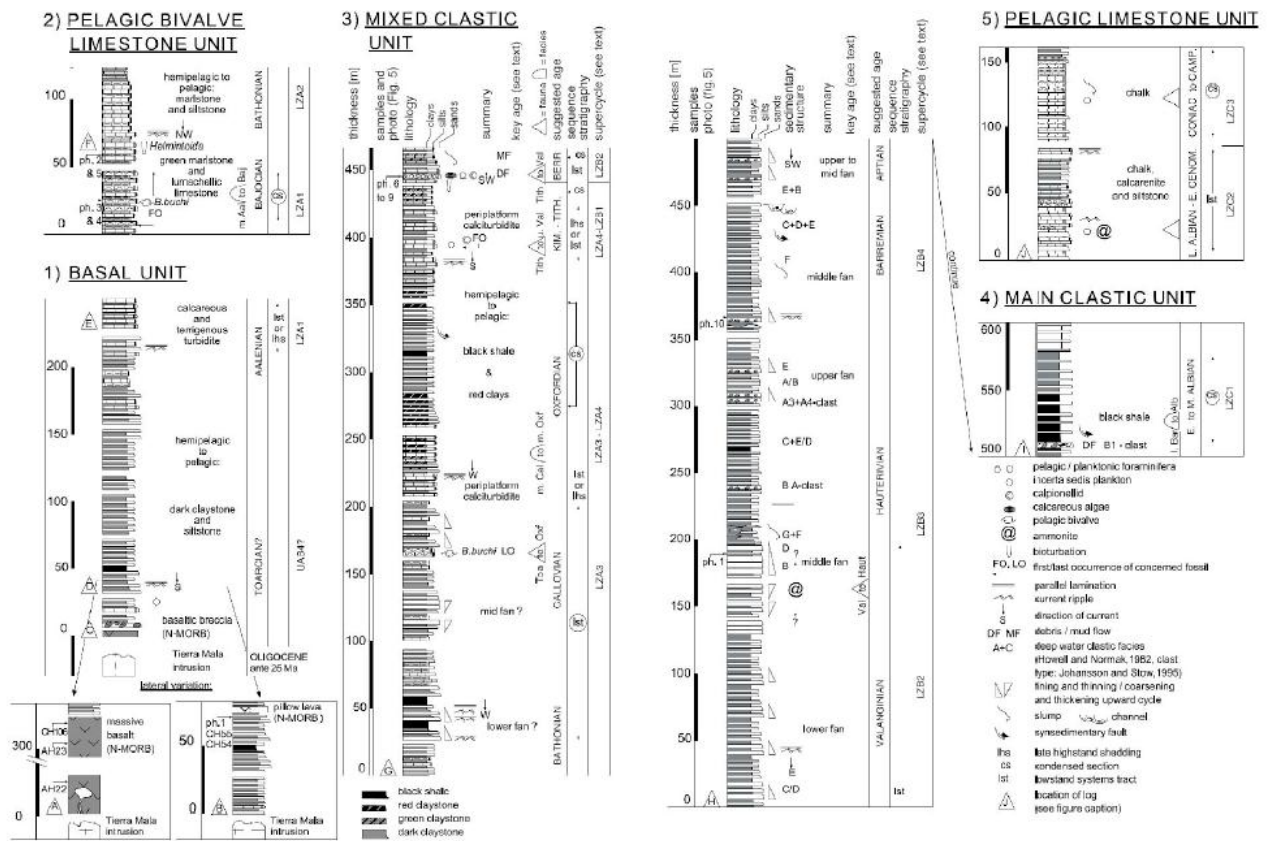


Figura 3: Detalle de las cinco unidades que forman la serie mesozoica de Fuerteventura. 1) Unidad Basal, 2) Unidad de Calizas con bivalvos pelágicos, 3) Unidad Clástica Mixta, 4) Unidad Clástica Principal, 5) Unidad de Calzas Pelágicas (Tomado de Steiner et al., 1998).

Según Steiner y colaboradores (1998) los sedimentos oceánicos registrados se depositaron entre el Jurásico Inferior y el Cretácico, siendo los materiales más antiguos de Canarias. En ellos se han encontrado restos fósiles de bivalvos (*Bositra buchi* Roemer 1836), algas calcáreas (*Salpingoporella* sp. Pia 1918) y ammonoideos (*Neocomites* sp. Uhlig 1905 y *Partschiceras* sp. Fucini 1920), así como otros organismos marinos mesozoicos, que habitaron la cuenca Proto-Atlántica (Fig. 3).

Por sus valores científicos excepcionales y su belleza paisajística los materiales que forman el Complejo Basal de Fuerteventura se incluyen en dos figuras de protección de la Red de Espacios Naturales de Canarias (BOC nº 157 de 24 de diciembre de 1994): el Parque Rural de Betancuria⁴ cuya superficie abarca la mayoría de los afloramientos del Complejo Basal, y en su interior se encuentra el Monumento Natural de Ajuy, donde se pueden observar los

materiales sedimentarios de fondo marino (Fig. 4). Además, los afloramientos con fósiles han sido catalogados en la Carta Paleontológica de Fuerteventura (siguiendo la Ley 4/1999, de 15 de marzo, de Patrimonio Histórico de Canarias) por su interés desde el punto de vista del patrimonio paleontológico.



Figura 4. Depósitos mesozoicos de Fuerteventura. A. Vista general de los materiales sedimentarios del Jurado, atravesados por diques posteriores. B. Detalle de los sedimentos de fondo marino de profundidad de la cuenca Proto-Atlántica durante la apertura del océano Atlántico (Foto proyecto CGL2009-12949).

4. Material y métodos

4.1. Elección de los intervalos temporales a estudiar

Los intervalos de tiempo elegidos corresponden a la edad asignada a los estratos de la serie sedimentaria mesozoica del Complejo Basal de Fuerteventura a partir de la presencia de fósiles con interés bioestratigráfico. Se trata de especies marinas con una amplia distribución (mundial), independientes del control de facies, fácilmente reconocibles, muy abundantes y que vivieron durante un corto periodo de tiempo. Así pues, de acuerdo con las dataciones propuestas por Steiner y colaboradores (1998) se ha estudiado las ocurrencias de dinosaurios en las tierras emergidas circundantes al Proto-Atlántico en cuatro intervalos durante el Mesozoico:

-Aalenense-Calloviense (Jurásico Medio), desde 174.1 ± 1.0 Ma hasta 163.5 ± 1.0 Ma. Corresponde con los depósitos de la Unidad de Calizas con bivalvos pelágicos (Fig. 3, 2), donde aparece el bivalvo *Bositra buchi* Roemer 1836. Esta unidad aflora a lo largo de la orilla izquierda, cerca de la desembocadura, del Barranco de Ajuy y a lo largo de la costa norte del Puerto de la Peña (Fig. 2). Este bivalvo ostreido pertenece a la familia Posidoniidae Frech 1909. Tenía locomoción estacionaria y epifaúnica, es decir que vivía sobre el sustrato, con alimentación suspensívora. Vivía en ambientes marinos y salobres. Estuvo presente desde la base del Sinemuriense temprano hasta el Calloviense ($196.5-163$ Ma; Paleobiology DataBase). Steiner y colaboradores (1998) proponen una edad Aalenense medio-Bajociense medio para dicha unidad. Sin embargo, en este trabajo se ha decidido abarcar el Jurásico Medio al completo debido a la escasez del registro fósil de dinosaurios en dichas edades. De esta manera se ha obtenido una idea más completa de la paleobiodiversidad de dinosaurios de las áreas terrestres que circundaban el Proto-Atlántico, en este intervalo.

-Titoniense-Berriasiense (Límite Jurásico-Cretácico), desde 152.1 ± 0.9 Ma hasta 139.8 Ma. Corresponde con la presencia del alga calcárea *Salpingoporella* sp. Pia 1918 en la parte superior de la Unidad Clástica Mixta (Fig. 3, 3). Esta alga pertenece a la familia Dasycladaceae Kutzing 1843. Habitaba ambientes costeros, oligotróficos, hipersalinos, marinos y salobres. Tenía una arquitectura porosa y era epifaúnica. Estuvo presente desde la base del Noriense hasta el Cenomaniense ($228-93.9$ Ma; Paleobiology DataBase). Esta unidad aflora a lo largo de la costa, entre el sur de Caleta Negra y la desembocadura del Barranco de la Peña (Fig. 2).

-Valanginiense-Hauteriviense (Cretácico Inferior), desde 139.8 Ma hasta 129.4 Ma. Corresponde con la aparición del ammonites *Neocomites* sp. Uhlig 1905 (Renz et al., 1992), en la base de la Unidad Clástica Principal (Fig. 3, 4). Este ammonite era nectónico, es decir, que vivía en mar abierto, y carnívoro de desplazamiento activo. Estuvo presente desde la base del Titoniense hasta el techo del Aptiense tardío ($152.1-112$ Ma; Paleobiology DataBase). Esta unidad aflora a lo largo de la costa oeste de Fuerteventura, entre el extremo sur de la desembocadura del Barranco de la Peña y el sur de la Caleta de la Peña Vieja, a lo largo del Barranco de la Peña y también en las partes bajas del Barranco de Los Sojames y de la Majada del Muerto (Fig. 2).

-Cenomaniense-Albiense (Límite Cretácico Inferior-Cretácico Superior), desde 113.0 Ma hasta 93.9 Ma. Corresponde con aparición del ammonites *Partschiceras* sp. Fucini 1920 (Renz et al., 1992) en la Unidad de Calizas Pelágicas (Fig. 3, 5). Este era un ammonoideo neotónico, carnívoro y de movilidad activa, cuyo rango bioestratigráfico abarca entre 193.5 Ma y 83.6 Ma. La unidad aflora en la Caleta de la Peña Vieja, en la parte media del Barranco de la Peña, a lo largo de las partes altas de la Majada de la Perra y del Barranco de Los Sojames (Fig. 2).

4.2. Elección de los grupos de dinosaurios a estudiar

Con el fin de aportar una imagen representativa de los grupos de dinosaurios de las tierras emergidas bañadas por el Proto-Átlántico, donde más tarde se iniciaría la formación de las Islas Canarias, se eligió recopilar y trabajar los datos de diversidad de dinosaurios a nivel de familia (en la medida de lo posible). Este rango taxonómico es más útil para realizar estudios de paleobiogeografía que los géneros o las especies. Los géneros de dinosaurios son en su mayoría monoespecíficos y las especies son frecuentemente revisadas y renombradas a la luz de nuevos datos y re-análisis taxonómicos (Dunhill et al., 2016). Además, existen muy pocos géneros o especies que tengan una distribución más allá de un único continente.

Por otro lado, se procuró que las familias elegidas abarcaran la mayor diversidad ecológica posible y estuvieran mayoritariamente aceptadas en la comunidad paleontológica, incluyendo grupos de terópodos, saurópodos y ornitisquios. Otro criterio para la selección fue la abundancia de ocurrencias o apariciones en el registro fósil. Este último dato difícilmente podría aportar información sobre la abundancia de cada grupo de dinosaurios en sus respectivas épocas debido al sesgo producido por el muestreo desigual en las diferentes partes del mundo. Sin embargo, que una familia tenga un mayor número de ocurrencias, y por tanto un mayor número de restos fósiles, implicará que está mejor estudiada en cuanto a su posible distribución, ecología, morfología, etc.

Las familias seleccionadas fueron las siguientes: Megalosauridae Bonaparte 1850, Allosauridae Marsh 1878, Spinosauridae Stromer 1915, Carcharodontosauridae Stromer 1931, Diplodocidae Marsh 1884, Cetiosauridae Lydekker 1888, Brachiosauridae Riggs 1904, Rebbachisauridae Bonaparte 1997 y Stegosauridae Marsh 1880. Por último, hubo casos en los que incluso el rango de familia resultaba problemático por tener una clasificación en

discusión, por no abarcar, al menos en su mayor parte, un tipo ecológico concreto. Por estas razones por las que se seleccionaron estos dos grupos: Iguanodontia Baur 1891, que tiene rango de suborden, y Titanosauria (Bonaparte and Coria 1993), un clado sin categoría taxonómica definida pero ampliamente aceptada en las clasificaciones actuales.

4.3. Definición del clado Dinosauria y características morfológicas de los grupos estudiados.

Este clado fue definido por Owen en 1842 y está dividido en dos subclados, Saurischia Seeley 1888 y Ornithischia Seeley 1888 (Nesbitt, 2011; Carrano, 2015). Esta clasificación está basada en la estructura de la cadera. El subclado Ornithischia (ornis - ave; ischia - cadera) agrupa a todos aquellos dinosaurios con una pelvis tipo aviana, en la que al menos parte del pubis está dirigido posteriormente a lo largo del borde inferior del isquion. Los integrantes de este subclado son en su mayoría herbívoros cuadrúpedos. El subclado Saurischia (sauros – lagarto; ischia - cadera) reúne a los dinosaurios con una pelvis tipo reptiliana, en la que el pubis está dirigido anteriormente y ligeramente ventral. Este grupo, a su vez, se divide en Theropoda Marsh 1881, mayoritariamente carnívoros bípedos, y Sauropodomorpha Huene 1932, herbívoros cuadrúpedos de gran tamaño y largos cuellos (Fastovsky & Weishampel, 2009). Se postula que la radiación del clado Dinosauria se produjo en el Triásico, antes de la fragmentación de Pangea. Esto explicaría las amplias distribuciones por varios continentes que muestran muchas familias de dinosaurios (Serenó, 1997).

Las características generales para el reconocimiento de las nueve familias, un suborden y un clado de dinosaurios (Fastovsky & Weishampel, 2009; Upchurch et al., 2004; Web Paleobiology Database) representativos del periodo estudiado se describen a continuación.

Megalosauridae (Fig 5 A y B)

Es una familia de terópodos carnívoros que vivieron del Jurásico Medio al Jurásico Superior y es el clado hermano de Spinosauridae. Incluye a géneros conocidos como *Megalosaurus* Buckland 1824 (Fig. 5A) y *Torvosaurus* Galton & Jensen 1979 (Fig. 5C). Al igual que otros terópodos, eran bípedos y grandes, algunos de ellos sobrepasando la tonelada de peso y los más grandes llegando a medir 10 metros. Presentaban una primera falange ungueal (uña) de la mano era grande y una cabeza robusta poseía dientes curvados y aserrados.

Allosauridae (Fig. 5E)

Los alosaurios vivieron durante el Jurásico Superior. Eran grandes llegando hasta los 12 m de largo de *Epantherias* Cope 1878. Su cráneo poseía unas crestas bajas irregulares (extensiones del hueso lacrimal), sobre y delante de los ojos, teniendo gran variedad de formas y tamaños (Fig 5E, 2.). Los brazos de los alosaurios eran cortos en comparación a sus patas traseras. Eran carnívoros bípedos con garras y patas masivas, balanceadas por su pesada cola.

Spinosauridae (Fig 5B)

Es una familia de terópodos carnívoros de tamaño muy grande (13 a 18 m de largo) que vivieron desde el Jurásico Superior al Cretácico Superior. Estaban especializados en cazar peces, como demuestra la estructura de sus cráneos alargados y los dientes cónicos débilmente aserrados (Fig 5B, 4.). Su nombre se debe a la presencia de una vela en la espalda formada por el alargamiento de las espinas neurales de las vértebras dorsales que presenta el género tipo, *Spinosaurus* Stromer 1915, y cuya función es aún desconocida. *Spinosaurus* también destaca por ser el terópodo carnívoro más grande del que se tiene conocimiento

Carcharodontosauridae (Fig. 5D)

Esta familia de terópodos vivió desde Jurásico Superior hasta el inicio del Cretácico Superior. En ella están incluidos algunos de los mayores depredadores terrestres conocidos, tales como el *Carcharodontosaurus* Stromer 1931 y el *Giganotosaurus* Coria & Salgado 1995 (Fig. 5D). Se estima que este último pudo llegar a los 13 metros de longitud. Eran animales de complexión fuerte y robusta pero ligera, por lo que a pesar de ser terópodos de gran longitud no eran muy pesados. Estaban estrechamente relacionados con los alosaurios. Presentan una superficie rugosa en la parte superior del cráneo y el engrosamiento de los huesos nasales lo que indicaría la existencia de estructuras similares a crestas o cuernos (Fig 5D, 2.).

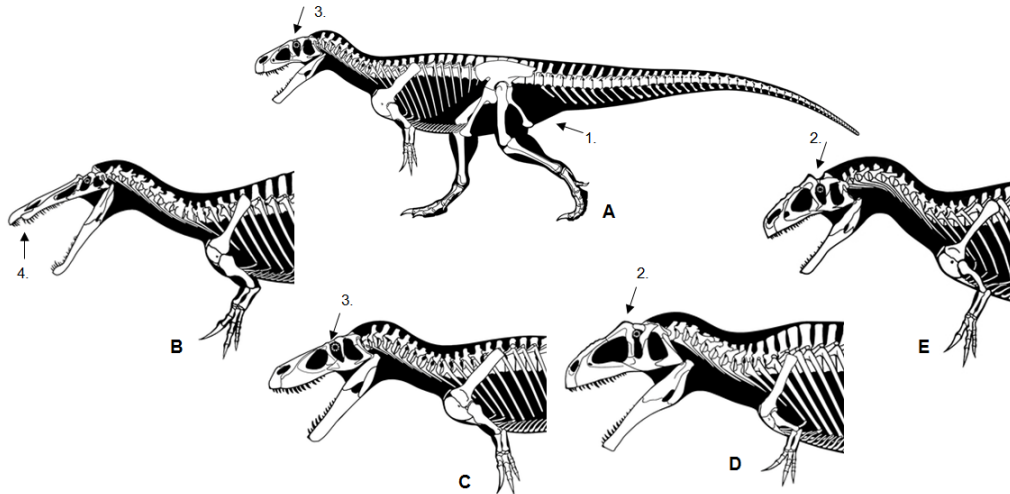


Figura 5: Esquema de las características anatómicas más notables de las familias de terópodos estudiadas: A: *Megalosaurus* (Megalosauridae); B: *Suchomimus* (Spinosauridae); C: *Torvosaurus* (Megalosauridae); D: *Giganotosaurus* (Carharodontosauridae); E: *Allosurus* (Allosauridae). 1.: Pelvis tipo Saurichia; 2.: Hueso lacrimal prominente; 3.: Hueso lacrimal poco prominente; 4.: Muesca en la unión entre la premaxila y la maxila.

Cetiosauridae (Fig. 6D)

Fue una familia de saurópodos primitivos que vivieron durante el Jurásico Medio-Superior. Podían alcanzar los 18 metros de largo, siendo más pequeños que los saurópodos más derivados. Su cuello era del mismo largo que su cuerpo, y la cola era considerablemente más larga. Sus vértebras dorsales eran pesadas y primitivas no presentando neumaticidad en sus centros vértebrales que aligeraran el peso como si aparecen en saurópodos más avanzados como *Brachiosaurus* Riggs, 1903 (Fig 6A).

Diplodocidae (Fig. 6E)

Estos saurópodos vivieron del Jurásico Superior al Cretácico Inferior. Incluye a algunos de los animales terrestres más largos conocidos, como *Supersaurus* Jensen 1985 (32-34 metros de largo) y *Diplodocus* Marsh 1878 (Fig. 6E) (24-26 metros de largo). Sus dientes eran alargados y no masticaban su comida, sino que dependían de gastrolitos (piedras que ingerían y se alojaban en el estómago) para descomponer las plantas de las que se alimentaban. Poseían un cuello muy largo en posición horizontal, que apenas podían elevar. La cola también era muy larga, ancha en la base y se estrechaba hacia su extremo distal dándole una forma de látigo, que hace que se piense que podría ser usada como defensa contra depredadores y en cortejos (Fig. 6E, 6.).

Brachiosauridae (Fig. 6A)

Grandes saurópodos que vivieron del Jurásico Superior hasta principios del Cretácico Superior. Se caracterizaban por tener las fosas nasales en la parte superior de la cabeza, con un arco nasal entre los ojos (Fig. 6A, 2.). Su cuello era largo y dirigido hacia arriba y los miembros anteriores más largos que los posteriores, lo que le daba a la espalda una inclinación posteroventral. Tenían una cola corta. Incluye a géneros tan conocidos como *Brachiosaurus* Riggs, 1903 (Fig. 6A) o *Giraffatitan* Paul, 1988, que con sus 13 metros de altura es uno de los dinosaurios más altos conocidos.

Rebbachisauridae (Fig. 6B)

Grandes saurópodos de cuello largo, que no solían superar los 10 metros de largo, vivieron durante todo el Cretácico. El único miembro de la familia que alcanzaba el tamaño de los saurópodos más grandes era *Rebbachisaurus* Lavocat 1954, con 20 metros de largo, el cual presentaba vertebras dorsales muy altas. Sus esqueletos estaba altamente neummatizados (lleno de espacios de aire que albergarían los sacos aéreos), pero las extremidades tenían una constitución robusta. Eran más primitivos que los diplodócidos.

Titanosauria (Fig. 6C)

Los miembros de este grupo vivieron durante todo el Jurásico y Cretácico. Tenían cabezas pequeñas, incluso en comparación con otros saurópodos. El cráneo era ancho, similar al de los braquiosauridos, pero más prolongado. Sus dientes eran algo espatulados, o semejantes a clavijas o lápices, y siempre muy pequeños. Sus cuellos eran relativamente cortos en comparación con otros saurópodos, y su cola de tipo látigo no era tan larga como las de los diplodócidos. Sus miembros posteriores eran comparativamente más largos que los anteriores. Tenían un tamaño variable, desde especies enanas como *Mayasaurus* Von Huene 1932, con 6 metros de longitud, hasta gigantes como *Argentinosaurus* Bonaparte & Coria, 1993 que llegó a los 30-35 metros de longitud.

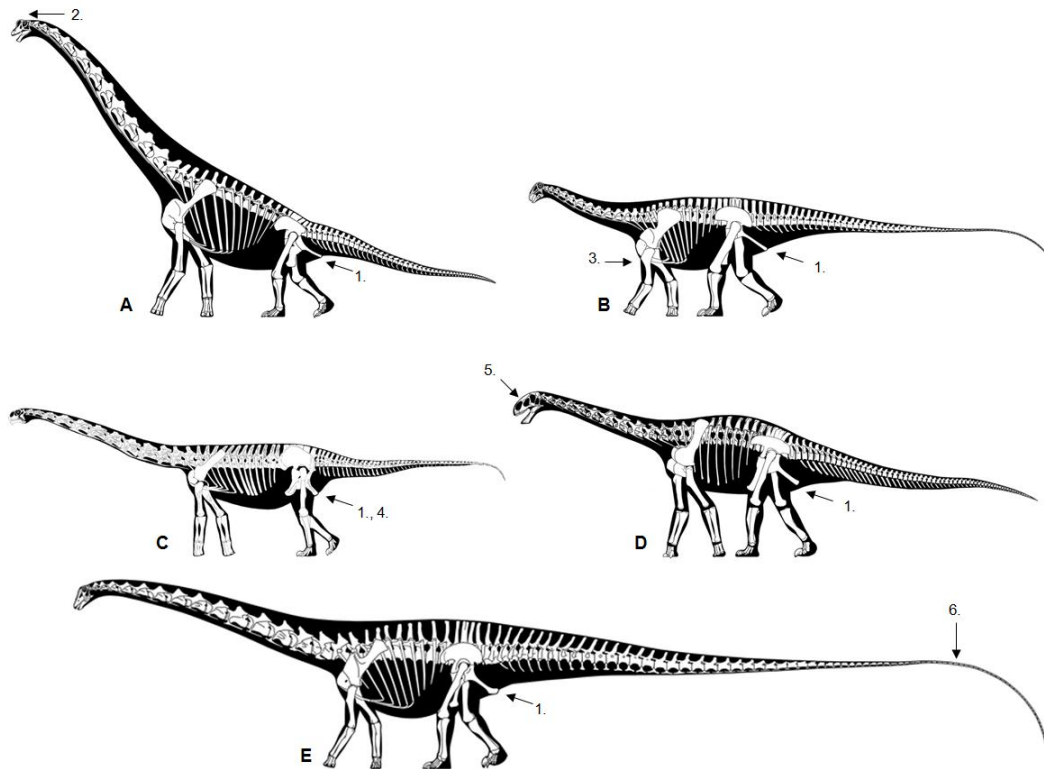


Figura 6: Esquema de las características anatómicas más notables de las familias de saurópodos estudiadas: A: *Brachiosaurus* (Brachiosauridae); B: *Nigersaurus* (Rebbachisauridae); C: *Andesaurus* (Titanosauria); D: *Cetiosaurus* (Cetiosauridae); E: *Diplodocus* (Diplodocidae). 1.: Cadera tipo Saurisquia; 2.: Arco nasal entre los ojos; 3.: Patas anteriores más cortas que las posteriores; 4.: Pubis e isquion cortos; 5.: Cabeza grande en relación con su cuerpo comparado con otros saurópodos; 6.: Parte distal de la cola en forma de látigo.

Stegosauridae (Fig 7 C y D)

Vivieron del Jurásico Superior al Cretácico Inferior. Eran dinosaurios de tamaño medio, 3-9 metros de longitud. Se caracterizaban por tener osteodermos que, en muchos casos se desarrollaron como espinas (Fig. 7D, 4.) y placas (Fig. 7C, 4.), y también por ser cuadrúpedos. Tenían la cabeza pequeña en relación con su cuerpo. Sus dedos tenían pezuñas. Eran herbívoros y se considera que eran solitarios. El género tipo es *Stegosaurus* Marsh 1877 (Fig. 7C).

Iguanodontia (Fig. 7 A y B)

Eran dinosaurios de tamaño grande de 7-12 metros de longitud, aunque los había pequeños de 2-3 metros de longitud como *Gasparinisauria* Coria & Salgado, 1996. Vivieron del Jurásico Medio al Cretácico Superior. Dentro de este suborden se incluyen géneros conocidos como *Iguanodon* Mantell 1825 (Fig. 7A) y *Parasaurolophus* Parks 1922 (Fig. 7B). Presentaban mandíbulas especializadas en forma de “pico de pato” (Fig. 7B, 2.) o con un pico (Fig. 7A, 2.) para arrancar la vegetación de la que se alimentaban. Eran cuadrúpedos facultativos, es decir,

que podían caminar tanto a dos como a cuatro patas. La subfamilia de los lambeosaurinos poseían llamativas crestas (Fig. 7B, 3.) que, según proponen algunos autores, utilizaban para producir sonidos.

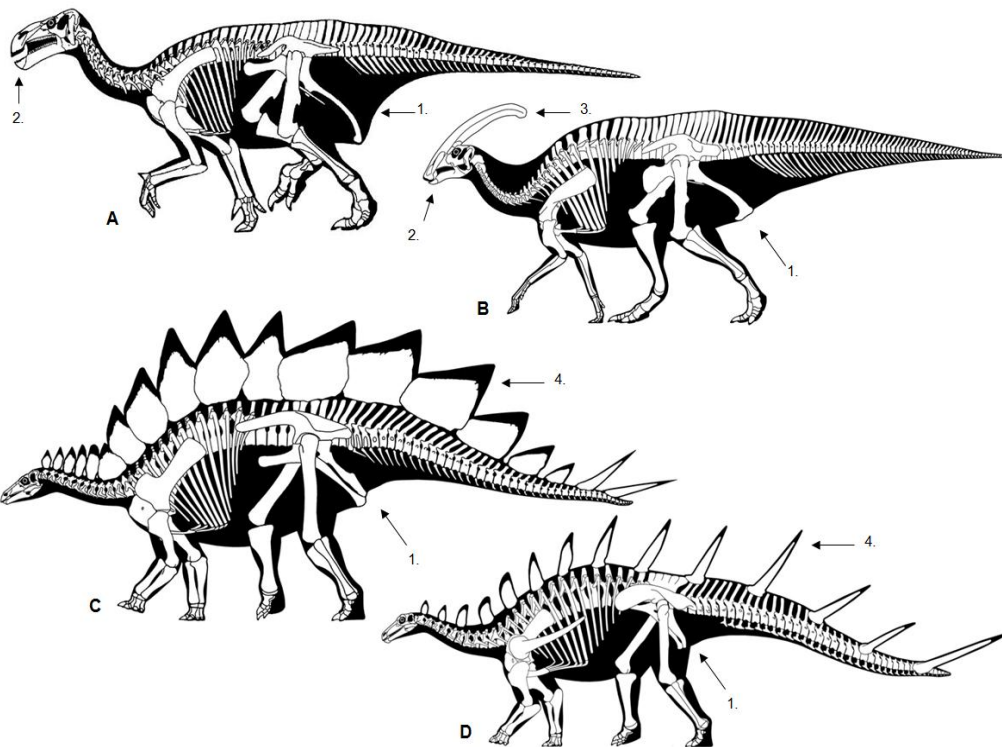


Figura 7 Esquema de las características anatómicas más notables de las familias de ornitiscios estudiados: A: *Iguanodon* (Iguanodontia); B: *Parasaurolophus* (Iguanodontia); D: *Stegosaurus* (Stegosauridae); E: *Kentrosaurus* (Stegosauridae). 1.: Pelvis tipo Ortithischia; 2.: Los huesos remaxilar y preentario han adoptado la forma de «pico de loro» o de «pico de pato»; 3.: Cresta ósea; 4.: Osteodermos desarrollados como placas o como espinas.

4.4. Herramientas de búsqueda

La principal herramienta de búsqueda de datos utilizada para la realización de este trabajo fue la “Paleobiology Database” (PaleoDB) (<https://paleobiodb.org>), de la cual se descargó las ocurrencias o apariciones de los grupos de dinosaurios seleccionados en los diferentes periodos elegidos. Dicha consulta se realizó el 5 de mayo de 2016. Después de procesarla se obtuvo una base de datos con un total de 993 registros. Por ocurrencias se entiende todos los yacimientos en los cuales se hayan encontrado restos corporales o icnofósiles (huellas preservadas) que se tenga certeza de que pertenecen a las familias o grupos estudiados en este trabajo. También se obtuvieron de PaleoDB varios mapas de las localizaciones de los

yacimientos de las diferentes familias de dinosaurios estudiadas, así como de los organismos marinos fósiles del Complejo Basal de Fuerteventura.

4.5. Herramientas gráficas y otros recursos

Para la realización de los esquemas paleobiogeográficos se utilizaron dos programas de edición gráfica: Photoshop CS6 y Manga Studio 5.0. Como modelo para dichos esquemas se utilizaron las reconstrucciones paleogeográficas aportadas por Deep Time Maps™ (<https://deeptimemaps.com/>, consultado el 16 de junio de 2016). Se intentó en la medida de lo posible que las épocas reconstruidas coincidieran o fueran muy cercanas a los intervalos elegidos. De esta manera se eligieron las correspondientes a las siguientes épocas relativas:

- 170 Ma para el intervalo Aalenience-Caloviense.
- 150 Ma para el intervalo Titoniense-Berriasiense.
- 120 Ma para el intervalo Valanginiense-Hauteriviense. En este caso no existen reconstrucciones paleogeográficas del intervalo por lo que se escogió la reconstrucción de hace 120 Ma por ser la de edad más próxima.
- 105 Ma para el intervalo Albiense-Cenomaniense.

También se buscaron siluetas de dinosaurios representativas de cada familia para completar los esquemas, todas ellas obtenidas de la página PhyloPic (<https://phylopic.org>, consultado el 26 de junio de 2016). Por último, se estimó la futura geolocalización relativa de las Islas Canarias en los mapas realizados por superposición del actual continente africano en el mapa de Gondwana (Fig. 9, 10, 11 y 12, Punto Rojo).

5. Resultados y discusión

Desde el Jurásico Medio al Cretácico Inferior, al tiempo que se depositaban los materiales fosilíferos marinos del Mesozoico de Canarias, y se estaba conformando el océano Atlántico central las faunas de dinosaurios en los ecosistemas terrestres circundantes sufrieron múltiples cambios y fluctuaciones tanto a en su distribución como en su composición (Tennant et al., 2016; Dunhill et al., 2016). Esto se puede evidenciar en los resultados obtenidos en este trabajo sobre el análisis de 993 registros de ocurrencias de dinosaurios (Tabla 1 y Figs. 9, 10, 11 y 12) en el periodo estudiado.

En la Tabla 1 se reflejan las familias que tienen mayor número de ocurrencias en los periodos temporales coincidentes con el registro fósil mesozoico de Fuerteventura (Jurásico Medio hasta el límite Cretácico Inferior-Superior). Se observa que dentro del clado Saurischia los herbívoros de la familia Diplodocidae son los más frecuentes (26,6%), hallándose el mayor número de citas en Norteamérica. La segunda familia en ocurrencias corresponde a Stegosauridae, un grupo de ornistisquios herbívoros, con el 14,6%, repartida entre Norteamérica, Europa y África.

Taxonomía	Ecología	Familia	O	O%	NA%	EU%	SA%	AF%
Clado Saurischia								
Theropod	Carnívoro	Megalosauridae	48	7,6	2,0	36,6	0,0	0,6
Theropod	Carnívoro	Allosauridae	85	13,5	27,2	4,5	0,0	0,0
Theropod	Carnívoro	Spinosauridae	49	7,8	0,3	11,6	14,6	16,0
Theropod	Carnívoro	Carcharadontosaurid	51	8,1	0,0	8,0	24,4	17,7
Sauropod	Herbívoro	Diplodocidae	167	26,6	47,3	2,7	7,3	12,2
Sauropod	Herbívoro	Cetiosauridae	36	5,7	0,0	22,3	9,8	3,9
Sauropod	Herbívoro	Brachiosauridae	57	9,1	4,8	0,9	0,0	23,2
Sauropod	Herbívoro	Rebbachisauridae	43	6,8	0,0	0,9	43,9	13,3
Clado Ornithischia								
Ornithopod	Herbívoro	Stegosauridae	92	14,6	18,4	12,5	0,0	13,3
Taxonomía	Ecología	Suborden/Clado	O	O%	NA%	EU%	SA%	AF%
Clado Saurischia								
Sauropod	Herbívoro	Titanosauria*	31	3,1	0,2	2,6	14,3	6,9
Clado Ornithischia								
Ornithopod	Herbívoro	Iguanodontia**	334	33,6	36,1	55,1	20,6	3,9
Total			993					

Tabla 1: Número de ocurrencias (O) y porcentajes de ocurrencias (O%) totales de las 9 familias, el clado Titanosauria (*) y del suborden Iguanodontia (**) de dinosaurios presentes en la cuenca del Proto-Atlántico, y su reparto por continentes. NA%: porcentaje de ocurrencias en Norteamérica; EU%: porcentaje de ocurrencias en Europa; SA%: porcentaje de ocurrencias en Sudamérica; AF%: porcentaje de ocurrencias en África.

Así mismo, destacamos el gran número de ocurrencias de los dinosaurios del suborden Iguanodontia repartidas en todos los continentes, principalmente en Norteamérica. Las ocurrencias del clado Titanosauria son más escasas, pero también se encuentran en todas las áreas geográficas circundantes a la cuenca Proto-Atlántica.

El continente con mayor número de ocurrencias es Norteamérica, con un total de 462, entre todos los intervalos. Dichas ocurrencias se acumulan principalmente durante el Titoniense-Berriasiense (Fig. 8). La mayoría de estas ocurrencias se localizan en Estados Unidos y pertenecen a la Formación Morrison. Esta es una formación geológica que ha proporcionado importantes yacimientos fosilíferos, tanto de dinosaurios como de otros organismos, del Jurásico Superior y que ha sido ampliamente estudiada (Foster & Lucas, 2006).

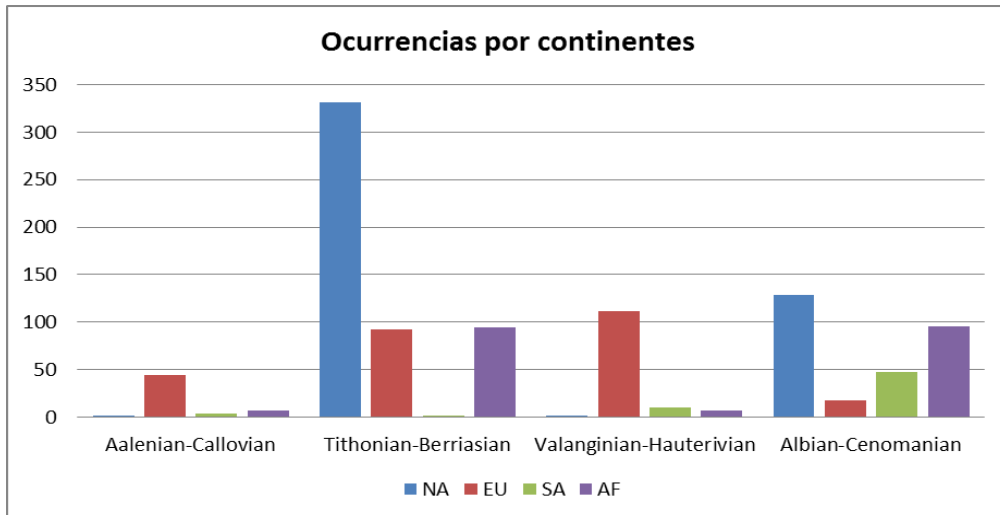


Figura 8: Número de ocurrencias de los grupos de dinosaurios estudiados por continentes. NA: Norteamérica; EU: Europa; SA: Sudamérica; AF: África.

5.1. Intervalo temporal Aalenense-Caloviense (Jurásico Medio)

En el punto donde en un futuro se formarían las Islas Canarias (Fig. 9, Punto Rojo) había comenzado la acumulación de sedimentos sobre la corteza oceánica del Atlántico Central (Steiner et al., 1998). En este periodo se está formando la Unidad Clástica de bivalvos pelágicos del Complejo Basal de Fuerteventura (Fig. 3, Steiner et al., 1998). El color verdoso de las rocas de esta unidad (Fig. 4), así como las bioturbaciones encontradas podrían indicar un ambiente de deposición oxigenado. Esto significa que era una zona en la que circulaban libremente corrientes marinas. Se propone que se encontraba entre la parte baja de la pendiente del abanico submarino y la llanura abisal. Durante el Aalenense-Bajociense este ambiente estaba habitado por el bivalvo *Bositra buchi*.

En las tierras que alrededor de la Cuenca Proto-Atlántica en este periodo se registran restos de dinosaurios pertenecientes a dos familias de terópodos: Allosauridae y Megalosauridae, y a un clado y dos familias de saurópodos: Titanosauria y Cetiosauridae (Fig. 9).

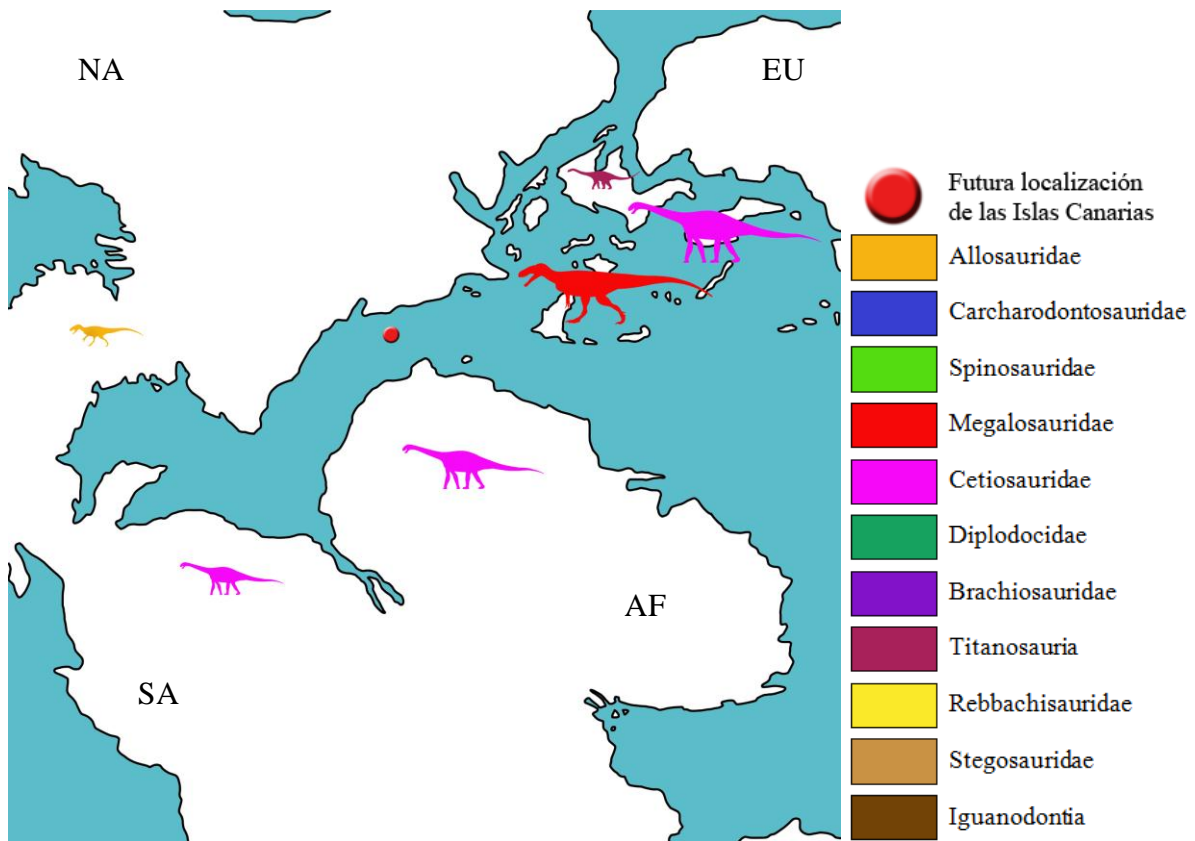


Figura 9: Paleobiodiversidad y distribución de dinosaurios en torno a la Cuenca Proto-Atlántica durante el Aalenense-Caloviense (Jurásico Medio). El tamaño de las siluetas representa de forma orientativa el número de ocurrencias de la familia o grupo. NA: Norteamérica; EU: Europa; SA: Sudamérica; AF: África.

Las faunas dominantes están constituidas por terópodos y saurópodos basales, destacando Megalosauridae (Carrano et al., 2012) y Cetiosauridae (Fig. 9), los cuales probablemente fueron depredador y presa. Hay que destacar que no se han encontrado miembros de la familia Megalosauridae fuera de Europa en esta época, lo que podría indicar endemismo. También es probable que esto se deba a la necesidad de más trabajos de campo o por el sesgo del registro fósil (Benson, 2010). En el esquema realizado para este trabajo (Fig. 9) puede apreciarse este aparente carácter endémico de la familia Megalosauridae durante el Jurásico Medio. Sin embargo, esta endemidad no se observa en la distribución de la familia Cetiosauridae (Fig. 9). Incluso puede apreciarse la existencia de una conexión entre Laurasia y Gondwana, que no se separaron definitivamente hasta el Jurásico Inferior (Tennant et al., 2016), en la distribución de estos saurópodos. Hay evidencias de que continuaron existiendo intercambios de fauna a través del Proto-Mediterráneo durante el Jurásico Inferior y el Cretácico, al formar una barrera discontinua debido a los cambios en el nivel del mar que hacían aflorar puentes de tierra temporales (Gheerbrant & Rage, 2006; Mateus, 2006).

A nivel global durante el Jurásico Medio se inicia un periodo de aumento del nivel del mar global relativo, el cual culminó en el Cretácico Superior. En este periodo prevalecieron unas condiciones de efecto invernadero, con el aumento de las temperaturas a nivel global. En el interior de los continentes dominaron los ambientes áridos (Ford & Golonka, 2003 y referencias en ese trabajo).

5.2. Intervalo temporal Titoniense-Berriasiense (Límite Jurásico-Cretácico)

Este intervalo se forma parte de la Unidad Clástica Mixta (Fig. 3; Steiner et al., 1998) del Complejo Basal de Fuerteventura. Está formada por calciturbiditas que son interpretadas por Steiner y colaboradores (1998) como depósitos de una cuenca sedimentaria compuestos por materiales derivados del talud continental cercano al punto donde surgirán las Islas Canarias (Fig. 10, Punto Rojo). Los ambientes de deposición van siendo cada vez más proximales a lo largo de la unidad. Es decir, comienzan en la parte baja del abanico submarino, a continuación pertenecen a la parte media y alta de dicho abanico y finalmente son de la parte alta del talud. Esto refleja que se fue produciendo una progradación del prisma sedimentario desde el margen continental de la zona norte de Gondwana hasta la corteza oceánica. Este intervalo corresponde con la parte superior de la unidad, que se formó en un ambiente marino profundo, batial o abisal. Está conformada por materiales terrígenos que se depositaron en un primer momento en la plataforma continental. Posteriormente fueron erosionados en un periodo de bajada del nivel del mar, cayendo por el talud continental hasta la parte superior del abanico submarino donde se resedimentaron. Estos materiales provenían de un ambiente a menor profundidad que contenían restos de gran diversidad de organismos: algas (*Salpingoporella pygmaea*), foraminíferos bentónicos (protozoos que vivían ligados al fondo), equinoideos, corales, braquiópodos y bivalvos (Steiner et al., 1998).

En las tierras que rodeaban la Cuenca Proto-Atlántica durante este mismo intervalo se registran restos de dinosaurios pertenecientes a las siguientes 8 familias, un suborden y un clado (Fig. 10):

- Terópodos: Allosauridae, Megalosauridae y Spinosauridae.
- Saurópodos: Diplodocidae, Brachiosauridae, Titanosauria, Cetiosauridae y Rebbachisauridae.
- Onitisquios: Iguanodontia y Stegosauridae.

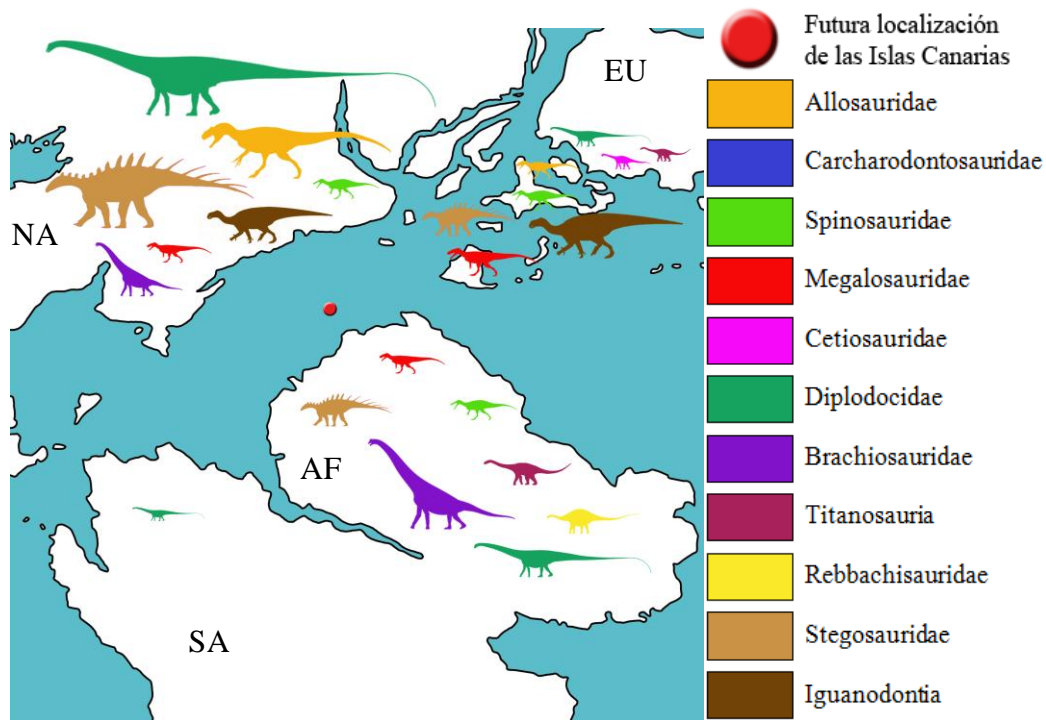


Figura 10: Paleobiodiversidad de dinosaurios en torno a la Cuenca Proto-Atlántica durante el Titoniense-Berriasiense (Límite Jurásico-Cretácico). El tamaño de la silueta representa de forma orientativa del número de ocurrencias de la familia o grupo. NA: Norteamérica; EU: Europa; SA: Sudamérica; AF: África.

En comparación con el intervalo anterior (Fig. 9) se observa un evidente aumento de la diversidad de familias de dinosaurios que transitan por las tierras emergidas del Proto-Atlántico. Si bien al final de dicho periodo se produce un significativo descenso de dicha diversidad a medida que nos acercamos al límite J/K (Tennant et al., 2016).

En el Jurásico Superior los megalosauridos ya no son los depredadores dominantes, sino que son los integrantes de la familia Allosauridae (Carrano et al., 2012). Si bien los megalosauridos ampliaron su distribución abarcando África, Europa y Norteamérica. Los saurópodos también se diversificaron desde el Jurásico Medio (Upchurch & Barrett, 2005) y aparecieron familias más derivadas como Brachiosauridae y Diplodocidae (Tennant et al., 2016), mientras que la familia Cetiosauridae parece quedar confinada en Europa. Por otro lado, los ornitiscuos están representados por la familia Stegosauridae y formas basales de Iguanodontia (Tennant et al., 2016). Durante este periodo Norteamérica, Europa y África comparten múltiples familias de dinosaurios (Fig. 10). Algunas de ellas están presentes en los tres continentes, como Stegosauridae, Spinosauridae, Megalosauridae y Diplodocidae, y en muchos casos un mismo género presenta una distribución multicontinental (*Torvosaurus* en Norteamérica y Europa o *Brachiosaurus* en Norteamérica y África). Esto ha llevado a pensar

en la existencia de una conexión terrestre entre estos tres continentes para dicho periodo. Los episodios de dispersión pudieron producirse durante las regresiones marinas, momentos en los que bajaba el nivel del mar. En este contexto el bloque Ibérico pudo tener un rol importante como conexión en Europa entre África y Norteamérica (Mateus, 2006) o al menos tuvo una estrecha conexión con Norteamérica (Escaso et al., 2007).

En cuanto a las condiciones globales el intervalo Titoniense-Valanginiense se caracterizaba por la inmersión de los márgenes continentales y el establecimiento de mares continentales interiores. Posteriormente, en el Valanginiense medio tuvo lugar una caída dramática del nivel del mar. Esta caída estaba relacionada con la reorganización global de las placas tectónicas. Las condiciones de efecto invernadero prevalecieron, con un aumento de la aridez en el interior de los continentes y en las vías marítimas marginales (Ford & Golonka, 2003 y referencias en ese trabajo).

5.3. Intervalo temporal Valanginiense-Hauteriviense (Cretácico inferior)

En este intervalo se encuentra el ammonites *Neocomites* sp., el cual marca la base de la Unidad Clástica Principal en el Complejo Basal de Fuerteventura (Steiner et al., 1998). Sus restos se han encontrado en sedimentos que se depositaron en la parte alta del abanico submarino. Estos materiales están formados por turbiditas que, en un contexto amplio, reflejan que se produjeron en un intervalo de clima cálido y húmedo, que favorecía la acumulación de los silicatos que contienen durante un periodo de nivel alto del mar a nivel global (Renz et al., 1992). La Unidad Clástica Principal puede haber resultado de la redeposición de los sedimentos del delta de la Formación de Tan Tan de la cuenca de Tarfaya, en Marruecos, situada al este de donde actualmente se encuentra Fuerteventura (Steiner et al., 1998).

Durante este intervalo en las tierras alrededor de la Cuenca Proto-Atlántica se registran restos de dinosaurios pertenecientes a las siguientes 8 familias, un suborden y un clado (Fig. 11):

- Terópodos: Megalosauridae, Carcharodontosauridae y Spinosauridae.
- Saurópodos: Diplodocidae, Brachiosauridae, Titanosauria, Cetiosauridae y Rebbachisauridae.
- Onitisquios: Iguanodontia.

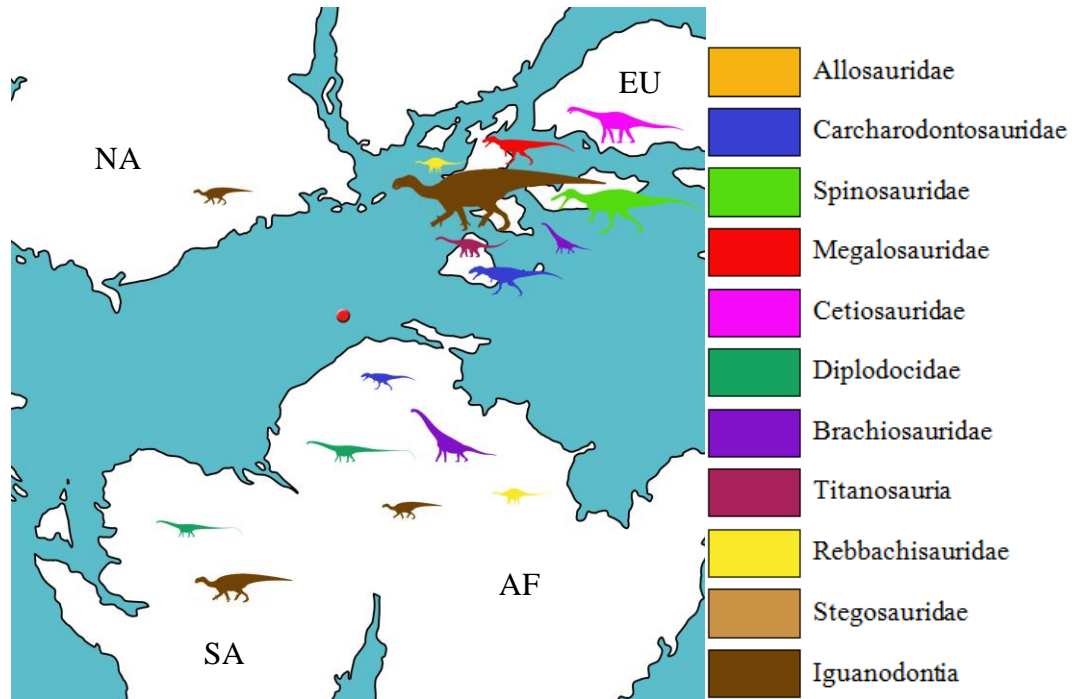


Figura 11: Paleobiodiversidad de dinosaurios en torno a la Cuenca Proto-Atlántica durante el Valanginiense-Hauteriviense (Cretácico Inferior). El tamaño de la silueta representa de forma orientativa del número de ocurrencias de esa familia o grupo. NA: Norteamérica; EU: Europa; SA: Sudamérica; AF: África.

En el esquema obtenido en este trabajo (Fig. 11) se pueden observar algunos resultados que coinciden con los obtenidos por Tennant et al., 2016. Se observan evidencias de que durante el límite J/K (Jurásico-Cretácico) se produjo una perturbación de la fauna de dinosaurios que afectó principalmente a terópodos, saurópodos y en menor medida a los ornitiscuos. Aparentemente se trata de una extinción selectiva entre los dinosaurios de gran tamaño.

En el Jurásico Tardío, los terópodos de medio y gran tamaño se vieron afectados por esta extinción principalmente en Europa y Norteamérica. La familia Allosauridae se extinguió en ambos continentes. Por otro lado, otros grupos de gran tamaño, que incluyen a las familias Carcharodontosauridae y Spinosauridae, que ya tenían sus primeros representantes en el Jurásico, comenzaron a diversificarse en África y Sudamérica durante el Cretácico Inferior (Tennant et al., 2016; Carrano et al., 2012). Los saurópodos también sufrieron un fuerte declive de su diversidad, desapareciendo un 60-80% de los taxones (Upchurch et al., 2015; Upchurch & Barrett, 2005). No existen registros de brachiosauridos durante el intervalo Hauteriviense-Berriasiense fuera de África y Europa (Fig. 11), si bien sí existen restos fósiles durante el Aptiense-Albiense de Norteamérica y durante el Barremiense de Sudamérica (Carballido et al., 2015). La familia Diplodocidae sobrevivió en Sudamérica y África

(McPhee et al., 2016). En cambio, los titanosáuridos no se vieron muy afectados (Mannion et al., 2013), y los rebbachisauridos, que tuvieron su origen en África en el Jurásico Superior, comenzaron a diversificarse en Europa y África (Carballido et al., 2012). Los ornitisquios no se vieron relativamente afectados comparados con otros grupos de dinosaurios, de hecho, los iguanodóntidos se diversificaron en todos los continentes estudiados a partir del límite J/K (Tennant et al., 2016). En contraste, la familia Stegosauridae no tiene registros durante este periodo (Fig. 11), aunque vuelven a aparecer en el siguiente intervalo estudiado (Fig. 12).

A nivel global durante el Valangiense medio al Aptiense inferior comenzó una rápida transgresión. El nivel del mar subió hasta alcanzar un pico de primer orden y se estabilizó durante los periodos Hauteriviense y Barremiense. El efecto invernadero global continuó, con climas cálidos estables. El interior de los continentes permanecía húmedo y sin registro de glaciaciones (Ford & Golonka, 2003 y referencias en este trabajo).

5.4. Intervalo temporal Albiense-Cenomaniense (Límite Cretácico Inferior-Cretácico Superior)

Al comenzar este intervalo, en la zona donde se situarán en un futuro las Islas Canarias (Fig. 12, Punto Rojo), se termina el sistema de abanico submarino profundo, coincidiendo con el evento anóxico del Cretácico (Steiner et al., 1998). Este evento consiste en una reducción de la concentración de oxígeno en los océanos a nivel global, dando lugar a que se depositen sedimentos de color negro debido a que son muy ricos en materia orgánica, por muerte de gran cantidad de organismos marinos. Se trata además de un periodo de inestabilidad gravitacional del talud continental africano, durante el que se produjeron depósitos de avalanchas. Este intervalo está marcado en el Complejo Basal de Fuerteventura por la presencia de los restos del ammonites *Parstchiceras* sp. (Renz et al., 1992).

Durante este periodo en las tierras que rodeaban la Cuenca Proto-Atlantica registran restos de dinosaurios pertenecientes a las siguientes familias o grupos (Fig. 12):

- Terópodos: Megalosauridae, Carcharodontosauridae y Spinosauridae.
- Saurópodos: Brachiosauridae, Titanosauria y Rebbachisauridae.
- Onitisquios: Iguanodontia y Stegosauridae.

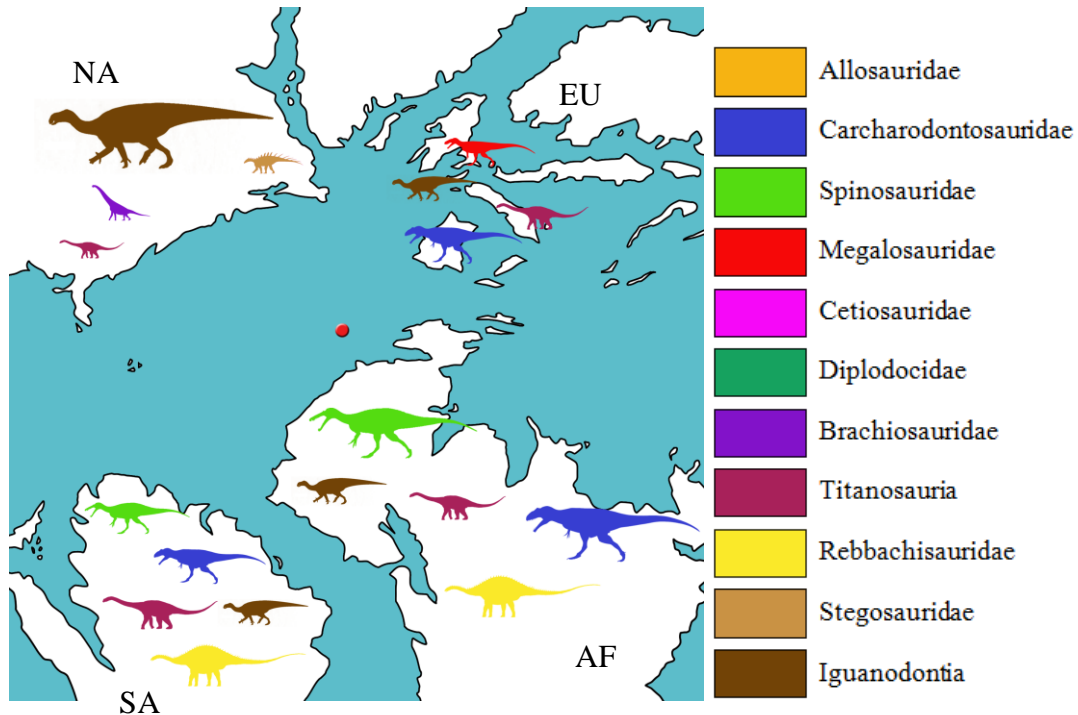


Figura 12: Paleobiodiversidad de dinosaurios en torno a la Cuenca Proto-Atlántica durante el Albiense-Cenomaniense (Límite Cretácico Inferior-Cretácico Superior). El tamaño de la silueta representa de forma orientativa del número de ocurrencias de esa familia o grupo. NA: Norteamérica; EU: Europa; SA: Sudamérica; AF: África.

Las familias Carcharodontosauridae (presentes en Europa, África y Sudamérica) y Spinosauridae (presentes en África y Sudamérica) (Fig. 12), que se estaban diversificando en el Cretácico Inferior, se han convertido en los terópodos dominantes (Novas et al., 2005; Carrano et al., 2012; Bertin, 2010). Los restos de *Megalosaurus* encontrados en los registros de este trabajo para esta época y la anterior deben tomarse con cautela, puesto que este género es considerado por algunos autores como un *nomen dubium* (Allain & Chure, 2002) y se reconoce su presencia exclusivamente en el Jurásico Medio (Carrano et al., 2012; Benson, 2010). En cuanto a los saurópodos, la familia Diplodocidae ya ha desaparecido (Tennant et al., 2016) y quedan los últimos representantes de Brachiosauridae en Norteamérica (Carballido et al., 2015). Quedando como los saurópodos dominantes y más diversificados en este periodo son rebbachisauridos (Carballido et al., 2012) y los titanosáuridos (Mannion et al., 2013). Estos últimos tuvieron representantes en todos los continentes estudiados (Wilson, 2006). Los iguanodontidos siguieron siendo abundantes y en este periodo se registran los últimos integrantes de la familia Stegosauridae durante el Cretácico Inferior en Norteamérica (Barrett & Willis, 2001).

A nivel global durante el Aptiense-Cenomaniense tuvo lugar una subida del nivel del mar y durante el Cenomaniense se registró el máximo nivel de todo el Fanerozoico. Este fue también un periodo de incremento de inmersión de los continentes. Las condiciones de efecto invernadero perduraron, con climas estables y calurosos e interiores de los continentes generalmente húmedos. En este intervalo se registró el pico de temperatura máximo del Cretácico. Algunos autores proponen que la aridez local en algunos puntos pudo deberse a efectos orográficos (Ford & Golonka, 2003 y referencias en ese trabajo).

5.5. Síntesis de los cambios producidos en la paleobiodiversidad de dinosaurios en la cuenca Proto-Atlántica durante el Jurásico Medio-Cretácico Inferior.

Durante el Jurásico Medio los principales grupos registrados fueron Megalosauridae (Carrano et al., 2012), como terópodos carnívoros, y Cetiosauridae, como saurópodos herbívoros. Posteriormente, en el Jurásico Superior, a los megalosáuridos se le unió la familia Allosauridae (Carrano et al., 2012), siendo estos últimos los depredadores dominantes. Con respecto a los saurópodos, los cetiosáuridos vieron reducida su diversidad, y aparecieron Brachiosauridae y Diplodocidae con abundancia de ocurrencias (Upchurch & Barrett, 2005; Tennant et al., 2016). Dentro de los ornitiskios dominaban la familia Stegosauridae.

Después del límite J/K, a principios del Cretácico Inferior, desaparecen aparentemente las familias de terópodos Allosauridae y Megalosauridae, y comienzan a diversificarse Spinosauridae y Carcharodontosauridae (Tennant et al., 2016; Carrano et al., 2012). Las familias de saurópodos Diplodocidae y Brachiosauridae permanecen pero con su distribución reducida (McPhee et al., 2016), mientras que la familia Rebbachisauridae y el clado Titanosauria se diversifican (Mannion et al., 2013; Carballido et al., 2012). Los ornitiskios stegosauridos casi desaparecen mientras que los iguanodóntidos se expanden por los 4 continentes estudiados (Tennant et al., 2016). Ya en el límite Cretácico Inferior-Cretácico Superior las familias de terópodos Carcharodontosauridae y Spinosauridae presentan abundancia de apariciones en casi todos los continentes estudiados (Novas et al., 2005; Carrano et al., 2012; Bertin, 2010). Los principales grupos de saurópodos presentes son Rebbachisauridae y Titanosauria (Carballido et al., 2012; Mannion et al., 2013) y dentro de los ornitiskios domina Iguanodontia, permaneciendo los últimos representantes de Stegosauria (Barrett & Willis, 2001).

Así pues, uno de los periodos de cambios en la fauna de dinosaurios más importantes fue el límite J/K, tal como se señala en el trabajo de Tennant y colaboradores (2016). Si bien como se indica en dicho trabajo, no se sabe si esto es debido al desplazamiento competitivo o a la sustitución oportunista, ya que algunos grupos declinaron seguidos de la radiación de nuevos grupos.

6. Conclusiones/Conclusions

En los territorios que rodeaban a la Cuenca Proto-Atlántica durante la apertura del Océano Atlántico, entre el Jurásico Medio y el límite Cretácico Inferior-Cretácico Superior, se han contabilizado un total de 993 ocurrencias de dinosaurios que pertenecen a 11 grupos taxonómicos.

Durante Mesozoico la cuenca extensional que albergaba al archipiélago canario recibía el aporte sedimentario de la plataforma continental de Marruecos. Los grandes ríos que desembocaban en abanicos submarinos y el talud continental africano representan las fuentes principales de estos sedimentos. Dicha cuenca extensional se produjo por la apertura del Océano Atlántico, que comenzó en el Jurásico Medio. En el Complejo Basal de Fuerteventura existen los únicos afloramientos de corteza oceánica del Atlántico Central de aquella época.

El registro fósil mesozoico de Canarias nos da unos muy sutiles indicios de la apertura del Océano Atlántico. En el Jurásico se encuentran unas faunas marinas betónicas como son *Bositra buchi* y *Salpingoporella* sp., que podrían ser típicas de cuencas cerradas. Posteriormente, ya en el Cretácico Inferior existía un océano abierto habitado por faunas neotónicas como son los ammonites *Neocomites* sp. y *Parstchiceras* sp.

A lo largo del periodo estudiado se observa que se han producido múltiples cambios en la paleobiodiversidad de dinosaurios. Entre los posibles procesos causantes de estos cambios están los siguientes: la evolución paleogeográfica (desarrollo del Océano Atlántico y fragmentación terrestre), fenómenos de vicarianza o factores ecofisiológicos como el desplazamiento competitivo o a la sustitución oportunista. A continuación se exponen los cambios observados más importantes:

- Durante el Aalenense-Caloviense predominaban los terópodos de la familia Megalosauridae en Europa y los saurópodos de la familia Cetiosauridae en Europa, África y Sudamérica.
- Durante el Titoniense-Berriasiense predominaban los terópodos de la familia Allosauridae, los saurópodos de la familia Diplodocidae y los ornitisquios de la familia Stegosauridae en Norteamérica. En Europa predominaban los ornitisquios del suborden Iguanodontia y en África los saurópodos de la familia Brachiosauridae.
- Durante el Valanginiense-Hauteriviense predominaban en Europa los terópodos de la familia Spinosauridae y los ornitisquios del suborden Iguanodontia.
- Durante el Albiense-Cenomaniense predominaban los terópodos de las familias Spinosauridae y Carcharodontosauridae en Europa, África y Sudamérica. Los saurópodos de la familia Rebbachisauridae y del clado Titanosauria predominaban en África y Sudamérica. En Norteamérica predominaban los ornitisquios del clado Iguanodontia.

In the landmasses that surrounded the proto-Atlantic basin during the opening of the Atlantic Ocean, during the time interval ranging from the Middle Jurassic to the Lower Cretaceous-Upper Cretaceous boundary, a total of 993 occurrences of dinosaurs pertaining to 11 taxonomic groups have been recorded.

During the entire Mesozoic, the extensional basin that harbors the Canarian archipelago received sedimentary supply from the Moroccan continental shelf. The major rivers that empty into the basin forming deep-sea fans and the African continental slope are the main causes of these deposits. Said extensional basin was formed by the opening of the Atlantic Ocean, which took place during the Middle Jurassic. Outcrops of Central-Atlantic oceanic crust of that period are only known in Fuerteventura's Basal Complex.

The Mesozoic fossil record of Canary Islands yields very subtle traces of the opening of the Atlantic Ocean. Among the Jurassic marine benthonic fauna are *Bositra buchi* and *Salpingoporella* sp., that could be typical of closed basins. Later, an open ocean existed during the Lower Cretaceous inhabited by nektonic fauna including ammonites like *Neocomites* sp. and *Partschiceras* sp.

Throughout the studied period, it can be observed that multiple changes have taken place in the dinosaur paleobiodiversity. Among the possible causal processes of these changes are the following: the paleogeographic evolution (development of the Atlantic Ocean and landmass

fragmentation), phenomena of vicariance or ecophysiological factors (e.g. competitive displacement or opportunistic replacement). The most important changes that were observed are detailed below:

- During the Aalenian-Callovian, Europe was dominated both by theropods of the Megalosauridae family and sauropods of the Cetiosauridae family, the latter also occurring in Africa and South America.
- During the Tithonian-Berriasian, North America was dominated by theropods of the Allosauridae family, sauropods of the Diplodocidae family, and ornithischians of the Stegosauridae family. While Europe was dominated by ornithischians of the suborder Iguanodontia and Africa by sauropods of the Brachiosauridae family.
- The Valanginian-Hauterivian in Europe was dominated by theropods of the Spinosauridae family and ornithischians of the suborder Iguanodontia.
- The Albian-Cenomanian was dominated by theropods of the Spinosauridae and Carcharodontidae families in Europe, Africa and South America. The sauropods of the Rebbachisauridae family and the clade Titanosauria thrived in Africa and South America. Finally, the ornithischian clade Iguanodontia held sway over North America.

7. Agradecimientos

Quiero agradecer a mis tutoras, la Dra. Carolina Castillo Ruiz y la Dra. Penélope Cruzado Caballero, todo el esfuerzo y la ayuda prestados durante la realización de este trabajo. Ambas siempre estuvieron disponibles para resolver todas mis dudas, incluso a pesar de que una de ellas se encontrara a miles de kilómetros de distancia, lo que a mi parecer no ha supuesto ningún inconveniente. También quiero agradecer toda la ayuda y el apoyo prestados a Carlos Vermeersch Santana, también alumno del Grado de Biología, quién ha colaborado en la realización de casi todos los apartados de este trabajo y ha creado los mapas de paleobiodiversidad de dinosaurios.

8. Referencias

Barrett, P. M. y Willis, K. J. (2001). Did dinosaurs invent flowers? Dinosaur-angiosperm coevolution revisited. *Biological Reviews* 76, 411-477.

- Benson, J. (2010). A description of *Megalosaurus bucklandii* (Dinosauria: Theropoda) from the Bathonian of the UK and the relationships of Middle Jurassic theropods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158, 882-935.
- Bertin, T. (2010). A catalogue of material and review of the Spinosauridae. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 7(4), 1-39.
- Brusatte, S. L., Butler, R. J., Barrett, P. M., Carrano, M. T., Evans, D. C., Lloyd, G. T. y Williamson, T. E. (2015). The extinction of the dinosaurs. *Biological Reviews*, 90(2), 628-642.
- Carballido, J. L., Pol, D., Parra Ruge, M. L., Padilla Bernal, S., Páramo-Fonseca, M. E., y Etayo-Serna, F. (2015). A new Early Cretaceous brachiosaurid (Dinosauria, Neosauropoda) from northwestern Gondwana (Villa de Leiva, Colombia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(5), 1-12.
- Carballido, J. L., Salgado, L., Pol, D., Canudo, J. I. y Garrido, A. (2012). A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin; evolution and biogeography of the group. *Historical Biology*, 24(6), 631-654.
- Carrano M. T., Benson R. B. J. y Sampson S. D. (2012): The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda), *Journal of Systematic Palaeontology*, 10(2), 211-300.
- Carrano, M. T. 2015. Taxonomic opinions on the Dinosauria (en prensa)
- Casillas, R., Fernández C., Ahijado, A., Gutiérrez, M., García-Navarro, E. y Camacho, M.A. (2008). Crecimiento temprano y evolución tectónica de la Isla de Fuerteventura. Guía de Campo SGE. Universidad de La Laguna, Universidad de Huelva. XX Reunión de la Comisión de Tectónica de la Sociedad Geológica de España VII Congreso Geológico de España Fuerteventura.
- Dunhill, A. M., Bestwick, J., Narey, H. y Sciberras, J. (2016). Dinosaur biogeographical structure and Mesozoic continental fragmentation: a network-based approach. *Journal of Biogeography*. Special paper, 1-14.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Pimentel, N. L., Pereda-Suberbiola, X., ... y Barriga, F. (2007). New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften*, 94(5), 367-374.
- Fastovsky, D. E. y Weishampel, D. B. (2009). *Dinosaurs: A concise natural history*. Cambridge University Press.
- Ford, D. y Golonka, J. 2003. Phanerozoic paleogeography, paleoenvironment and lithofacies maps of the circum-Atlantic margins. *Marine and Petroleum Geology*, 20(3), 249-285.
- Foster, J. R., y Lucas, S. G. (Eds.). (2006). *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation: Bulletin 36 (36)*. New Mexico Museum of Natural History and Science.
- Gheerbrant, E., y Rage, J. C. (2006). Paleobiogeography of Africa: how distinct from Gondwana and Laurasia?. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241(2), 224-246.
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Barnes, R. N. y Mateus, O. (2013). Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168(1), 98-206.
- Mateus, O. (2006). Late Jurassic dinosaurs from the Morrison Formation (USA), the Lourinha and Alcobaca formations (Portugal), and the Tendaguru Beds (Tanzania): a comparison. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 36, 223-231.
- McPhee, B. W., Mannion, P. D., de Klerk, W. J. y Choiniere, J. N. (2016). High diversity in the sauropod dinosaur fauna of the Lower Cretaceous Kirkwood Formation of South Africa: Implications for the Jurassic–Cretaceous transition. *Cretaceous Research*, 59, 228-248.
- Nesbitt, S. J. (2011). The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History Number*, 352, 1-292.

Novas, F. E., de Valais, S., Vickers-Rich, P., y Rich, T. (2005). A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften*, 92(5), 226-230.

Otero, A. y D. Pol. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(5), 1138-1168.

Renz, O., Bernoulli, D. y Hottinger, L. (1992). Cretaceous ammonites from Fuerteventura, Canary Islands. *Geological Magazine*, 129(06), 763-769.

Sereno, P. C. (1997). The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 25(1), 435-489.

Steiner, C., Hobson, A., Favre, P., Stampfli, G. M. y Hernandez, J. (1998). Mesozoic sequence of Fuerteventura (Canary Islands): Witness of Early Jurassic sea-floor spreading in the central Atlantic. *Geological Society of America Bulletin*, 110(10), 1304-1317.

Tennant, J. P., Mannion, P. D., Upchurch, P., Sutton, M. D. y Price, G. D. (2016). Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic–Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover. *Biological Reviews*, 1-39.

Upchurch, P. y Barrett, P. M. (2005). A phylogenetic perspective on sauropod diversity. In: *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. Curry-Rogers, K. A. y Wilson, J. A. (Eds.), pp. 104–124. University of California Press, Berkeley.

Upchurch, P., Barrett, M. y Dodson, P. (2004). Sauropoda. In: *The Dinosauria* (2nd edition). Weishampel, D. B. Osmolska, H. y Dodson, P. (Eds.), pp. 259-322. University of California Press, Berkeley.

Upchurch, P., Hunn, C. A. y Norman, D. B. (2002). An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1491), 613-621.

Upchurch, P., Mannion, P. D. y Taylor, M. P. (2015). The anatomy and phylogenetic relationships of “*Pelorosaurus*” *becklesii* (Neosauropoda, Macronaria) from the Early Cretaceous of England. *PLoS ONE* 10, 1-51.

Wilson, J. A. (2006): An Overview of Titanosaur Evolution and Phylogeny. En: *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense, (Ed.), 169-190. Salas de los Infantes, Burgos.

Webs

1. PhyloPic: www.phylopic.org
2. Paleobiology DataBase: www.paleobiodb.org
3. Deep Time Maps™: www.deeptimemaps.com (fecha de consulta 4 de julio de 2016).
4. Red de Espacios protegidos del Gobierno de Canarias. Parque Rural de Betancuria. <http://www.gobiernodecanarias.org/cmayer/espaciosnaturales/espaciosnaturales/fuerteventura/f4.html> (fecha de consulta 4 de julio de 2016).
5. Red de Espacios protegidos del Gobierno de Canarias. Monumento Natural de Ajuy. <http://www.gobiernodecanarias.org/cmayer/espaciosnaturales/espaciosnaturales/fuerteventura/f10.html> (fecha de consulta 4 de julio de 2016).