



DISTRIBUCIÓN DE LA BIOMASA Y EXTINCIONES EN COMUNIDADES DE TETRÁPODOS TERRESTRES (DINOSAURIOS)

*Antonio MONCLOVA BOHÓRQUEZ**

Dept. Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla

ABSTRACT

The systematic and paleoecologic data necessary to interpret the ecologic process of extinction are normally sparse. The record of terrestrial tetrapods however shows these complex ecological relationships. The tetrapods adapt themselves to their environment with an evolutionary rhythm that keeps pace with major ecological changes. The relative distribution of biomass among the population of predator and prey species demonstrate this ecological activity. By comparing the physiology and adaptation of fossil and living groups we can infer the distribution of biomass in extinct communities. Among the communities dominated by dinosaurs we can infer ecological structure in the fossil record using the ages of the different genera, their biomass and trophic structures, and their relative abundance within each community to interpret predatory-prey relationships as a curve. This curve varies from the Jurassic to the Cretaceous, allowing interpretation of stability within the trophic web and its relation to environmental changes to estimate the negative effects on community structure in relation to the distribution of biomass. During the Cretaceous prey species changed their size, reflecting changes in the vegetation. This caused an inversion of the standard of biomass distribution among predators, being victims of the metabolic and etological adaptations of the prey species. These, on the other hand, could not tolerate the specialization of certain predators and major environmental changes.

Keywords: Biomass, Extinction, Tetrapods, Dinosaurs.

RESUMEN

La distribución de la biomasa entre predadores y presas en comunidades desaparecidas muestra la actividad ecológica. Podemos deducir esta distribución en comunidades de Dinosaurios usando datos bibliográficos de los distintos géneros, considerando el significado del registro fósil. A tal fin, relacionamos el porcentaje de individuos en la comunidad con su biomasa real, para obtener los rendimientos alimentarios y la actividad ecológica predador-presa. Esta relación varía del Jurásico al Cretácico. Los cambios en la vegetación y en el tamaño de las presas en el Cretácico, produjo la inversión del patrón de distribución de biomasa en los predadores. Estos fueron víctimas de su metabolismo y de las adaptaciones anatómico-etológicas de las presas. Estas, de otro lado, sin presión predatoria, y con alimento limitado (gran cambio medioambiental) estuvieron predispuestas a la extinción por cualquier cambio medioambiental excesivo.

Palabras clave: Biomasa, Extinciones, Tetrápodos, Dinosaurios.

INTRODUCCIÓN

Hace 65 millones de años se extinguieron los Dinosaurios y aunque también lo hicieron todos los vertebrados por encima de un cierto tamaño, no tuvo por qué ser ésta la causa de dicha extinción. La relación cambio ambiental - adaptación ecológica

pudo ser la causa, como en casos posteriores (Graham & Lundelius, 1984). En el Jurásico Superior los Dinosaurios herbívoros alcanzaron un gran tamaño y muchos géneros seguramente desarrollaron pautas fisiológicas, reproductoras y etológicas, con lo que los cambios climáticos y florísticos del Cretácico (Bakker, 1978, 1986; Dodson, 1971) implicaron nuevas adaptaciones dentro del grupo.

* Dirección actual: Calle Larga, n.º 130 bajo. Puerto de Santa María. 11500 (Cádiz).

Cambios climáticos, florísticos y geográficos

El clima puede ser la causa de la redistribución de grupos enteros (McCoy & Connor, 1980; Pianka, 1966), de su coevolución con otros (Graham & Lundelius, 1984) y de su declive o expansión (Ostrom, 1970), a pesar de su fisiología. Muchos autores apuntan la relación clima-extinción en los Dinosaurios (Russell, 1965; Bakker, 1986), debiéndose incluir el clima dentro de una explicación más compleja. Las sucesivas asociaciones de Dinosaurios acontecidas en el Cretácico fueron acompañadas muy probablemente de cambios climáticos, a veces bruscos, y una explicación en este sentido, para la súbita extinción al final del período requeriría estar asociada, de alguna forma, a los factores varios expuestos por la extensa bibliografía cañafrota reciente.

Los cambios eustáticos acarrear fuertes implicaciones medioambientales (Hay & Pitman, 1973) variables en cada región, afectando a la heterogeneidad del medio y a la dinámica de ocupación de nichos por diversificación, variando de forma distinta la relación de biomasa entre predadores y presas (Guthrie, 1984; McArthur, 1975).

Los grandes Saurópodos y sus crías requerían mucho alimento al final del Jurásico (Case, 1978; Weaver, 1983), provocando la sobreexplotación de Gimnospermas, más lentas en recuperarse que las nuevas Angiospermas, que progresivamente las sustituyeron durante el Cretácico (Johnson & Raven, 1970).

Cambios en la diversidad

Los cambios climáticos, eustáticos, florísticos, mezclas faunísticas, etc., pudieron provocar un descenso de la diversidad poco antes de que algún evento pusiese definitivo fin a los Dinosaurios (Bakker, 1986; Russell, 1984; Jablonski, 1985; Smit & Van der Kaars, 1984). El número de familias parece persistir durante el Cretácico (Russell, 1984), aunque varió sensiblemente el reparto de biomasa por categorías de tamaño (Bakker, 1986), viéndose favorecidos ciertos géneros, como podemos apreciar mediante el Índice de Simpson y la Abundancia relativa de géneros para varios enclaves finicretácicos en los Cuadros 1 y 2.

La diversidad de géneros, familias u órdenes se relaciona en los Mamíferos actuales con el área ocupada por la comunidad (Flessa, 1975), con una menor correlación en familias u órdenes (Lillegraven, 1972). En los Dinosaurios el registro fósil incompleto y, quizás, la menor fragmentación de los continentes (Kurten, 1967), influyeron negativamente en la diversidad y en el reparto preferente de la biomasa entre determinados géneros de herbívoros finicretácicos, que pudo sustituir a una verdadera reducción de la diversidad. Ciertos grupos de Dinosaurios Saurópodos poseían una alta inversión parental (pocas y grandes crías), que unida a una reducción de la vegetación base de su alimento y su sustitución por otra, redujeron sus representantes; se pasó del ramo-

neo al pastizaje, con las consecuencias del menor rendimiento alimenticio que esto supone (Bakker, 1978; Farlow, 1976; Mattson, 1980), y grupos como los Ceratópsidos se diversificaron rápidamente (Ostrom, 1966), adaptándose a la nueva flora, a terrenos abiertos y a defenderse de los poderosos depredadores Tiranosáuridos, desplazando —en consecuencia— a los demás géneros dentro de la biomasa total de herbívoros.

LOCALIDAD	GENERO MAS ABUNDANTE	INDICE SIMPSON
Judith-River	Varios	3.8
Scollard	Saurolophus (75%)	1.4
Edmonton HellCreek	Triceratops (80%)	1.3

Cuadro 1. Diversidad y género más abundante (Modificado de Bakker, 1986).

FORMACION GEOLOGICA	Nº GENEROS DOMINANTES
Old-Man	6
Edmonton Inferior	2
Hell Creek-Lance Edmonton Superior	1 (Triceratops)

Cuadro 2. Géneros dominantes en el Cretácico Final (Modificado de Bakker, 1986).

La radiación de los Dinosaurios “pastadores” en el Cretácico (Ornitópodos, Anquilosaurios y, sobre todo al final, Ceratópsidos) generó una red trófica en la que la biomasa de herbívoros aparecía estable frente a los cambios ambientales en relación a su posible alimento (Briand, 1983; Holling, 1973; Glasser, 1982), llegando incluso a verse favorecidos por esos cambios, al ocupar nichos nuevos o vaciados (Walker & Valentine, 1984) por adaptación alimentaria, y provocando cambios tanto en el reparto de la biomasa de las presas (aumento de su categoría de tamaño) como en la relación de biomasa depredador-presa (disminución, según veremos más adelante) (Cohen, 1977; Levin, 1970).

RELACIÓN DE BIOMASA ENTRE DINO-SAURIOS PREDADORES Y PRESAS

En los ecosistemas actuales se han estudiado las relaciones de biomasa tanto en Reptiles (Janzen, 1976; Western, 1974) como en Mamíferos (Kutilec, 1974). La evolución de la relación entre los factores medioambientales y lo que podríamos denominar "capacidad predatoria" y "condición de presa" (condicionantes morfoetológicos de predadores y presas), afectan directamente a la relación de biomasa entre predadores y presas de una comunidad. Mientras los factores medioambientales influyen en la diversidad al establecer reglas de actuación depredadoras (p. ej. la densidad de vegetación controla la dispersión de presas y la estrategia depredadora; Briand, 1983), la morfología y el tamaño de los predadores y el método de elección de sus presas vendrían impuestos por el tamaño, abundancia y distribución de biomasa de estas últimas (Rozenweig, 1968), pudiéndose llegar a la captura de presas inhabituales o a una alta selección.

En base a las relaciones indicadas podríamos comparar (sea cual sea la discutida fisiología de los Dinosaurios, ésta se afectaría negativamente ante cambios ambientales muy bruscos) los sistemas predador-presa de Dinosaurios con los de comunidades de Mamíferos actuales. Aunque el tamaño medio de los primeros superase en más del ochenta por ciento al de los segundos, sus hábitos como predadores y presas debieron asemejarse en sus pautas básicas (Bakker, 1986; Dobson *et al.*, 1980; Farlow, 1976, 1976a), permitiendo una comparación por tamaños relativos dentro de las categorías alimentarias.

Las comparaciones se favorecerían por la gran actividad mostrada en los Dinosaurios (Alexander, 1976; Farlow, 1981), como por sus pautas de desarrollo (Case, 1978), la lata inversión parental (Bakker, 1986; Thomas & Olson, 1980) o el comportamiento social (Ostrom, 1972; Horner, 1984).

Por último, en relación a la distribución de biomasa, indicaremos que un aumento fuerte del número de individuos de un taxón de nicho alimentario característico, frente a otros competidores, provoca un mayor desequilibrio en el reparto de la biomasa consumidora y potencialmente consumible (Cohen, 1977; Glasser, 1972).

Significado del número de citas en el estudio de la relación entre biomasa de predadores y de presas en paleocomunidades

El proceso tafonómico desvía la interpretación de datos en el análisis de paleocomunidades. Estos procesos son relativamente bien conocidos en el caso de las paleocomunidades de Mamíferos (Behrensmeyer & Hill, 1980) y con aproximación en las de Dinosaurios (Dodson *et al.*, 1980; Sternberg, 1970). En ocasiones los datos han sido utilizados para realizar análisis fisiológicos de paleocomunidades (Bakker, 1972, 1986; Farlow, 1976).

Según lo dicho, utilizar el número de citas de los distintos géneros hallados en el campo, para analizar la distribución de la biomasa en la paleocomunidad, tiene sus limitaciones. El número de citas de un taxón en un nivel estratigráfico, a lo largo de una cuenca sedimentaria, es consecuencia de la acción del medio físico sobre los restos previamente abandonados y esparcidos por los predadores y necrófagos; este valor adecuadamente tratado sirve para conocer las relaciones tróficas existentes en la cuenca.

Análisis de la Formación Morrison (Jurásico Superior, Estados Unidos)

Para que el número de localidades en que se cita a un determinado género dentro de la formación adquiera significado estadístico, podemos considerar parámetros elementales como: presencia o no del género, abundancia relativa de la presencia en su categoría trófica (sobresale o no), porcentaje del número de citas dentro del total, etc. Para establecer el área ocupada por la comunidad de Dinosaurios, especialmente los de gran talla, podemos utilizar las homogeneidades de la cuenca sedimentaria para darle la categoría de biotopo, de forma que al número de citas le daríamos categoría de número de hallazgos (tomando localidades por citas) (Dodson *et al.*, 1980; Dodson *et al.*, 1980a; Coombs, 1975). En este planteamiento, consideramos sucesiones faunísticas amplias fuera de los estrechos márgenes bioestratigráficos.

Para dar significado a la distribución de biomasa obtenida, seleccionamos los géneros siguiendo criterios de tamaño, abundancia y coincidencia: el género *Haplocanthosaurus*, muy raro, primitivo y bajo en la serie estratigráfica; *Brachiosaurus*, herbívoro enorme, muy raro; *Camptosaurus* y *Stegosaurus*, herbívoros ornitisquios de menor porte, que suelen aparecer juntos y aislados, por lo general, de cualquier Saurópodo; *Ceratopsus*, carnívoro grande y muy raro; *Allosaurus*, carnívoro grande y muy abundante; *Camarasaurus* y *Diplodocus*, herbívoros grandes que siempre aparecen juntos; *Apatosaurus*, gran herbívoro sólo abundante cuando no dominan los géneros anteriores (Dodson *et al.*, 1980; Farlow, 1976a). De todos estos géneros seleccionamos los del Cuadro 3.

A continuación establecemos el "Valor de la Biomasa Compensada o Relativa" (B_c) de cada género, en relación a los demás en la región o área considerada como biotopo:

$$B_c = \frac{N_s}{N_t} \cdot P_m \quad (1)$$

P_m = Peso medio; N_t = Número de citas totales; N_s = Número de citas sobresalientes.

No consideramos en B_c el número total de yacimientos de la Formación, pues al considerarla a toda ella como un biotopo de homogeneidad paleogeográfica, aunque en alguna localización no aparezca algún género, en conjunto se consideran citas de

un hipotético gran yacimiento (Dodson *et al.*, 1980a). Aunque esto sea una generalización, por la disparidad de hallazgos en cada cita, podemos compensarlo en parte por el factor N_s utilizado.

GENERO	Nº CITAS EN QUE DOMINA	Nº CITAS EN LA FORMACION	PESO (kg)	B _c	1/P	% IP
Allosaurus	1	13	1500	105	-	-
Camarasaurus	4	13	25000-7500	0,46	24,4	
Diplodocus	4	12	10000	3300	0,34	33,1
Apatosaurus	1	12	40000	3200	0,83	13,5
Camptosaurus	1	6	900	134	0,90	12,5
Stegosaurus	1	12	2500	200	0,68	16,5

Cuadro 3. Parámetros de significancia de las citas de los géneros de Dinosaurios más importantes de la Formación Morrison (a partir de datos de Dodson *et al.*, 1980) en relación con el reparto de la biomasa.

En el Cuadro 3 los valores de B_c para los seis géneros escogidos aparecen junto a los "Índice de Importancia de Área por Coincidencia" (% IP) e "Índice de Preferencia Predatoria" (en valor inverso: 1/P):

$$\frac{1}{P} = \frac{C_{ic}}{C_{ips}} - \frac{C_{cpd}}{C_{ips}} + \frac{C_{cps}}{C_{ipd}} \quad (II)$$

$$\% IP = 100 \cdot \frac{1/P}{\sum_n 1/P} \quad (III)$$

C_{ic} = Número de citas coincidentes de Predadores y Presas; C_{ips} = Número total de citas Presas; C_{ipd} = Número total de citas Predadores; C_{cpd} = Número de citas en que Presas coinciden con Predador como género sobresaliente; C_{cps} = Número de citas en que Predador coincide con Presa como género sobresaliente. Los valores del segundo y tercer términos (en II) significan, respectivamente, el valor de las citas de la presa respecto del predador y viceversa. Los parámetros aportados por (II) y (III) son de interés para facilitar un cálculo más exacto de la relación entre las biomasa de predadores y presas, pues al ser considerados (en un análisis más detallado que el que aquí exponemos) proporcionarían a la B_c valores más ajustados.

A partir de (I) podemos ver la evolución de la relación de biomasa: un aumento en el "Peso medio" (P_m) de los predadores y un descenso simultáneo en el de las presas, implica un descenso brusco de la relación de biomasa entre ambos. Podemos desarrollar una proporcionalidad entre la "Biomasa Compensada" (B_c) de los predadores y presas, para ver la relación entre "Importancia de las citas", "Peso medio" de ambos y la propia variación de B_c de ambos; podemos establecer la expresión:

$$\frac{\sum B_{cpd} \cdot 100}{\sum B_{cpd} + \sum B_{cps}} = \frac{\sum (N_s/N_t \cdot P_m)_{pd} \cdot 100}{\sum (N_s/N_t \cdot P_m)_{pd} + \sum (N_s/N_t \cdot P_m)_{ps}} \quad (IV)$$

El valor de (IV) nos indica el porcentaje de biomasa

de predadores respecto a la total. En el Cuadro 4 aparecen simbolizadas las diversas tendencias de tamaños y hallazgos de Dinosaurios grandes en el Jurásico y Cretácico (A), así como la dinámica de la relación de tallas y biomasa (separadamente) entre los predadores y las presas, y el modelo trófico a que estas relaciones tienden (B).

A

Nº DE CITAS		RELACION EN CITAS	TAMAÑO		FACTOR QUE INFLUYE	ETAPA PROBABLE
PD	PS		PD	PS		
↑	↓	↑	↑	↓	Dientes PD fosilizan mejor	Cretacico (?)
↓	↑	↓	↓	↑	Huesos PS fosilizan mejor	Juracico (?)

B

P _m	PS _m	P _m	PD _m	TIENDE A SER IGUAL	B _c / B _c	TROFISMO PROBABLE TIENDE A
↑	↑	+	↓			MAMIFERO
↓	↓	+	↓			MAMIFERO
↓	↑		↑	↑		REPTIL
↓	↑	+	↑	↑	↑	REPTIL

Cuadro 4. (A): Relación entre citas, tamaños y factores tafonómicos de preservación en paleocomunidades de Dinosaurios del Jurásico y Cretácico de Norteamérica. (B): Relación entre los pesos y su distribución en Dinosaurios, y con relación a la "Biomasa compensada" (B_c), indicando el tipo de estructura trófica a la que se asemeja el modelo. PD = predadores; PS = presas (ver texto).

Análisis de la Formación Oldman (Cretácico Superior, Estados Unidos)

Varios son los factores que pueden considerarse en el análisis de la relación de biomasa, pudiéndose aplicar las aproximaciones sobre el número de individuos o sobre el peso estimado para cada género o taxón. Podemos relacionar porcentajes de predadores y presas con sus biomasa estimadas, con el número de sus individuos por taxón y con el número de éstos, obteniendo la "Dispersión de Biomasa":

$$\frac{\% PD}{\% PS} \cdot \frac{nG_{pd}}{nG_{ps}} \cdot \frac{\sum_n B_{ps}}{\sum_n B_{pd}} = \frac{N_{pd}}{N_{ps}} \quad (V)$$

nG_{pd} y nG_{ps} = Número taxones predadores y presas; B_{pd} y B_{ps} = Biomasa obtenidas a partir del registro fósil para predadores y presas; N_{pd} y N_{ps} = Número de individuos predadores y presas; % PD y % PS = Porcentaje de predadores y presas.

Por las razones expuestas en el apartado anterior, B puede ser sustituida por B_c para el caso de la Formación Morrison y para la Formación Oldman podemos utilizar los datos calculados por Farlow (1976) expuestos en el Cuadro 5. Si en los cálculos

partimos de los valores del número de individuos (N), los valores de % PS y de % PD no serán obtenidos por separado, sino como un cociente entre ambos.

GRUPOS	Nº INDI-VIDUOS	PESO kg	% EN TOTAL DE BIOMASA
Hadrosaurios	268	5556	69.1 (PS)
Anquilosaurios	35	3662	5.9 (PS)
Ceratopsianos	115.5	4273	22.9 (PS)
Tiranosauridos	22	2000	2.1 (PD)

Cuadro 5. Relación entre el número de individuos de cada grupo, su peso estimado y el porcentaje de su biomasa dentro de la biomasa total. PD = predadores; PS = presas (Modificado de Farlow, 1976).

Los cambios en la relación N_{PD}/N_{PS} nos dan idea sobre el desplazamiento de la biomasa entre los distintos estratos de la comunidad. En la Formación Morrison (utilizando B_c) obtenemos 0,198 y para la Formación Oldman (utilizando los datos de Farlow, 1976) obtenemos 0,048. El descenso del cociente indicaría que cuando la masa de las presas se dispersa y la de los predadores converge, la relación de sus biomasa desciende.

El aumento de biomasa de predadores provocará un acentuado descenso de la relación N_{PD}/N_{PS} para los mismos % PD-PS. Los valores se pueden comparar con los obtenidos para grandes Mamíferos actuales, como el león africano (Bakker, 1986). El valor es mayor en Tiranosáuridos que en *Allosaurus* y menor que en el león en condiciones de hábitat con perturbación humana (Sinclair, 1979). La variación en el tiempo del número o tamaño de los predadores y/o presas, provocará: 1.º) Variación del número de presas requeridas por cada predador. 2.º) Variación del área de alimentación de las presas. Por último, indicar que ocasionalmente se pueden producir el emparejamiento de tallas entre predadores y sus presas (p. ej. los Ornitópodos, generalmente de talla menor que los Saurópodos, y los Tiranosáuridos de gran talla), variaciones que provocarán cambios en la eficacia predatoria (porcentaje de predadores respecto a presas).

Análisis de la relación de biomasa entre grandes Dinosaurios predadores y presas

La eficiencia predatoria se ve afectada por la variación de tallas a lo largo del tiempo, si las presas aumentan de talla (p. ej. Jurásico Superior) la talla de los depredadores puede aumentar y si la talla de las presas desciende (p. ej. Cretácico Superior) su número puede aumentar inicialmente. El aumento numérico de una determinada presa afectará al porcentaje total predador-presa, implicándose distintos aspectos relacionados con uno o varios tipos de presas (capacidad de producción de biomasa, eficacia reproductora, hábitos infra e interespecíficos, méto-

dos de alimentación, etc.). La producción primaria de un área mantiene a un determinado número de presas (Weaver, 1983) y si un grupo o género de éstas aumenta su número de individuos, el balance energético requerido por el total de las presas se inclinaría en favor del género o grupo en aumento, especialmente en el caso de que tuviese necesidades alimentarias superiores a las de las demás presas. El área hábitat inicial no produciría alimento suficiente para las necesidades de dichas presas en aumento.

En el Cretácico Superior la rápida evolución de las Angiospermas facilitó, junto al clima, la radiación de los Ceratópsidos, concluyendo al final con formas adaptadas al terreno abierto (Alexander, 1976; Ostrom, 1966), con ventaja sobre los hadrosaurios, dominantes en zonas más cerradas (Ostrom, 1964). La dentición de los Ceratópsidos indica una alimentación a base de, entre otras, plantas silicificadas (p. ej. gramíneas) de valor nutritivo estacional y difíciles de consumir (Mattson, 1980; White, 1978). Las cuales producen zonaciones vegetales que tienen un efecto negativo sobre los grandes Mamíferos herbívoros reduciendo la diversidad (biomasa concentrada en pocos géneros) (Guthrie, 1984). La adaptación de los Ceratópsidos a los alimentos provocó, según lo dicho, su reducción en la diversidad primero y, posteriormente, su reducción en número. La gran talla requiere mucho alimento continuamente y el régimen zonal y estacional —especialmente sujeto a fluctuaciones— de la vegetación limita el número de individuos.

Para mantener la relación predador/presa, el área de alimentación debería aumentar aprovechándose al máximo la producción vegetal todo el año (aprovechamiento extensivo); si el área no aumenta o incluso disminuye, la comunidad de herbívoros puede enfrentarse a la extinción. Este efecto negativo puede agudizarse si los grandes carnívoros ante la dificultad de captura de las presas (prácticamente reducidas a los grandes Ceratópsidos en algunas zonas —Cuadros 1 y 2—, muy protegidos y seguramente rápidos) modificaron su alimentación (Arnold, 1972). Pudiendo tender a consumir presas menores y menos habituales (Janzen, 1976), crías de los grandes herbívoros, crías propias (autolimitándose, Fox, 1975) o, incluso, compitiendo por las carroñas.

La progresiva concentración de la biomasa de presas en las más difíciles de capturar, la consiguiente reducción de su diversidad y la talla de los predadores grandes en relación a la de sus presas (mayor que en el Jurásico Superior) reducen la eficacia predatoria, lo que acentúa más el fenómeno, perjudicando a las necesidades alimentarias del predador. La biomasa de las presas se dispersa en el Cretácico Superior respecto del Jurásico, al reducirse la talla general de las grandes presas, las cuales más móviles y protegidas se enfrentan a predadores mayores y necesitados de mucho alimento, cualquier alteración del sistema aumentaría la competencia entre los predadores, según lo expuesto, y negativamente para ellos mismos (Morse, 1980).

CONCLUSIONES

Hemos realizado una aproximación al tema de la distribución de la biomasa entre los predadores y presas en las comunidades de Dinosaurios y su posible relación con los fenómenos de extinción del final del Cretácico. Consideramos los principales factores abióticos y bióticos que pudieron relacionarse con el cambio faunístico acontecido al pasar del Jurásico Superior al Cretácico. Durante el último período los predadores alcanzaron grandes tallas y las presas de gran tamaño no alcanzaron las tallas enormes del Período precedente (se produce el paso del ramoneo al pastizaje, de menor rendimiento energético, a consecuencia del cambio florístico).

Hemos discutido el significado del número de citas de los distintos grupos de Dinosaurios en la Formación Morrison (Jurásico Superior) y la Formación Oldman (Cretácico Superior). Estableciéndose unas relaciones de biomasa entre predadores y presas de cada comunidad, relación que aumenta al pasar de un período a otro, debido a la concentración (aumento por individuo) de la biomasa en predadores y a la dispersión (disminución por individuo) en las presas durante ese tránsito. El predominio de presas difíciles de capturar y bien adaptadas a su entorno provocó la crisis alimentaria de los predadores, que favoreció el crecimiento incontrolado de las presas. Estas últimas, con los problemas de abastecimiento continuado que la vegetación fuertemente zonal plantea para poblaciones muy elevadas de consumidores de gran talla, sufrieron una progresiva regresión.

La dinámica ecológica genera el progresivo desequilibrio de la relación de biomasa predador/presa existente en el Jurásico Superior, y posteriormente esa misma dinámica, ante una brusca alteración del medio pudo volverse contra ellos en el Cretácico Final. La inversión o cambio en el reparto de la biomasa entre los predadores y presas en comunidades de grandes Dinosaurios pudo colaborar en su extinción ante la primera perturbación que afectara a un equilibrio trófico que ya no era tal.

BIBLIOGRAFÍA

- Alexander, R.M. 1976. Estimates of speeds of Dinosaurios. *Nature*, **261**, 129-130.
- Arnold, S.J. 1972. Species densities of predator and prey. *American Naturalist*, **106**, 220-236.
- Bakker, R.T. 1972. Anatomical and ecological evidence of endothermy in Dinosaurios. *Nature*, **238**, 81-85.
- Bakker, R.T. 1978. Dinosaurios feeding behaviour and the origin of flowering plant. *Nature*, **274**, 661-663.
- Bakker, R.T. 1986. *The Dinosaurios heresies*. W. Morrow & Co. Inc., N. York.
- Behrensmeyer, A.K. & Hill, A. P. Eds. 1980. *Fossils in the making: Vertebrate: Taphonomy and paleoecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Briand, F. 1983. Environmental control of food web structure. *Ecology*, **64**, 253-263.
- Case, T.J. 1978. Speculation on the growth rate and reproduction of some Dinosaurios. *Paleobiology*, **4**, 320-328.
- Cohen, J.E. 1977. Ratio of prey to predator in community food web. *Nature*, **270**, 165-167.
- Coombs, W.P. 1975. Sauropods habits and habitats. *Paleogeography, Paleoclimatology Paleoecology*, **17**, 1-33.
- Dodson, P. 1971. Sedimentology and taphonomy of the Oldman Formation (Campanian) Dinosaurios. *Paleogeography, Paleoclimatology Paleoecology*, **10**, 21-74.
- Dodson, P.; Behrensmeyer, A.K.; Bakker, R.T.; McIntosh, J.S. 1980. Taphonomy and paleoecology of the Dinosaurios beds of the Morrison Formation. *Paleobiology*, **6**, 208-232.
- Dodson, P.; Behrensmeyer, A.K.; Bakker, R.T. 1980a. Taphonomy of the Morrison Formation and Cloverly Formation of Western United States. *Memoires Société Géologique France*, **59**, 139, 87-93.
- Farlow, J.O. 1976. A consideration of the trophic dynamics of a Late Cretaceous large-Dinosaurios community (Oldman Formation). *Ecology*, **57**, 841-857.
- Farlow, J.O. 1976a. Speculation about the diet foraging behaviour of large carnivores Dinosaurios. *American Midland Naturalist*, **95**, 186-191.
- Farlow, J.O. 1981. Estimates of Dinosaurios speed from a New Trackway Site in Texas. *Nature*, **294**, 747-748.
- Flessa, K.W. 1975. Area, continental drift and mammalian diversity. *Paleobiology*, **1**, 189-194.
- Fox, L.R. 1975. Cannibalism in natural population. *Annual Review Ecology and Systematic*, **6**, 87-106.
- Glasser, J.W. 1979. The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities. *American Naturalist*, **113**, 631-644.
- Glasser, J.W. 1982. On the causes of temporal change in communities: modification of the biotic environment. *American Naturalist*, **119**, 375-390.
- Graham, R.W. & Lundelius, E.L. 1984. Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinction. In: *Quaternary Extinction* (Eds. P.S. Martin & R.C. Klein). University of Arizona Press, Tucson, 223-249.
- Guthrie, R.D. 1984. Mosaic, allelochemicals and nutrients. In: *Quaternary Extinction* (Eds. P.S. Martin & R.C. Klein). University of Arizona Press, Tucson, 259-298.
- Hays, J.D. & Pitman, W.C. 1973. Lithospheric motion, sea level changes and climatic and ecological consequences. *Nature*, **246**, 18-22.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of biological systems. *Annual Review Ecology and Systematic*, **4**, 1-23.
- Horner, J.R. 1984. The nesting behaviour of Dinosaurios. *Scientific American*, **250**.
- Jablonski, D. 1985. Causes and consequences of mass extinction a comparative approach. In: *Dynamic of Extinction* (Ed. D.V. Elliot). Wiley, N. York.
- Janzen, D.H. 1976. The depression of Reptiles biomass by large herbivores. *American Naturalist*, **110**, 371-400.
- Johnson, M.P. & Raven, P.H. 1970. Natural regulation of plant species diversity. *Evolutionary Biology*, **4**, 127-162.
- Kurten, B. 1967. Continental drift and the paleogeography of Reptiles and Mammals. *Commentationes Biologicae Soc. Sci. Fennica*, **31**, 1-8.

- Kutilek, M.J. 1974. The density and biomass of large mammals in Lake Nakuru National Park. *East African Wildlife Journal*, **12**, 201-212.
- Lillegraven, J.A. 1972. Ordinal and familial diversity of Cenozoic Mammals. *Taxonomy*, **21**, 261-274.
- Levin, S.A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of competitive exclusion principle. *American Naturalist*, **104**, 413-423.
- Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review Ecology and Systematic*, **11**, 119-162.
- McArthur, J.W. 1975. Environmental fluctuations and species diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond Eds.). Harvard University Press, Cambridge.
- McCoy, E.D. & Connor, E.F. 1980. Latitudinal gradient in the species diversity of North America Mammals. *Evolution*, **34**, 193-203.
- Morse, D.H. 1980. *Behavioral mechanism in Ecology*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Ostrom, J.H. 1964. A reconsideration of paleoecology of Hadrosaurian Dinosaurs. *American Journal Scientific*, **262**, 975-997.
- Ostrom, J.H. 1966. Functional morphology and evolution of Ceratopsian Dinosaurs. *Evolution*, **20**, 290-308.
- Ostrom, J.H. 1970. Terrestrial vertebrates as indicators of Mesozoic climates. *Proc. North American Paleontological Convention*, 347-376.
- Ostrom, J.H. 1972. Were some Dinosaurs gregarious? *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, **11**, 287-301.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradient in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, **100**, 33-46.
- Rozenzweig, M.L. 1968. The strategy of body size in mammalian carnivores. *American Midland Naturalist*, **80**, 229-315.
- Russell, D.A. 1965. Body temperatures of Dinosaurs and its relationships to the extinction. *Journal Paleontology*, **39**, 497-501.
- Russell, D.A. 1984. The gradual decline of the Dinosaurs —fact or fallacy? *Nature*, **307**, 360-361.
- Sinclair, A.R.E. & Norton-Griffiths, M. (Eds.). 1979. *Serengeti: Dynamic of a ecosystem*. University Chicago Press, Chicago.
- Smit, J. & Van der Kaars, S. 1984. Terminal Cretaceous extinction in the Hill Creek area. Montana: Compatible with catastrophic extinction. *Science*, **223**, 1177-1179.
- Thomas, R.D.K. & Olson, E.C. (Eds.). 1980. *A cold look at the warm-blooded Dinosaurs*. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Walker, T.D. & Valentine, J.W. 1984. Equilibrium models of evolutionary species diversity and the number of empty niches. *American Naturalist*, **124**, 887-899.
- Weaver, C. 1983. The improbable endotherm: the energetics of the Sauropod Dinosaurs *Brachiosaurus*. *Paleobiology*, **9**, 173-182.
- Western, D. 1974. The distribution, density and biomass density of lizard in a semiarid environment of Northern Kenya. *East African Wildlife Journal*, **12**, 49-62.
- White, T.C.R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, **33**, 71-86.