

CAPÍTULO 17

REPTILES MARINOS MESOZOICOS

Marianella Talevi; Marta S. Fernández y Yanina Herrera

1. INTRODUCCIÓN

Durante el Mesozoico, la transición evolutiva a la vida en el mar fue relativamente frecuente entre los reptiles. Diversos linajes de reptiles no avianos (más de 12 grandes linajes) fueron muy exitosos en sus reiteradas colonizaciones marinas. La expresión “reptiles marinos” engloba informalmente a estos linajes que claramente no constituyen un

grupo monofilético (es decir, este grupo no incluye a un antecesor común reciente y a todos sus descendientes) y se utiliza para incluir cualquier reptil capaz de crecer y alimentarse en un entorno marino (Hua y Buffetaut 1997).

En Argentina, durante el Jurásico y el Cretácico, cuatro linajes se desempeñaron como predadores pelágicos: plesiosaurios (plesiosauromorfos

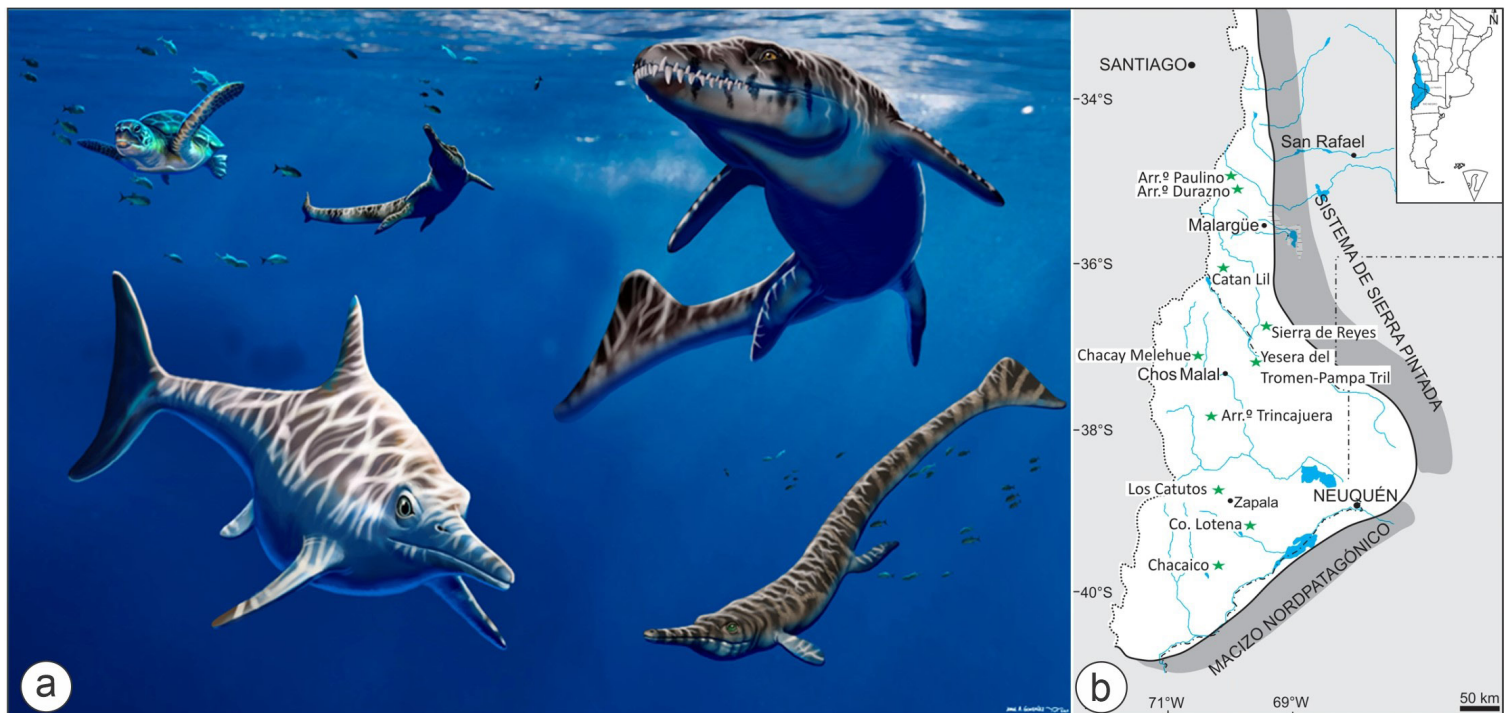


Figura 1. a) Reptiles marinos (tortugas, ictiosaurios y cocodrilos) del Jurásico Tardío – Cretácico Temprano de la Cuenca Neuquina. Créditos Jorge González. b) Mapa de la Cuenca Neuquina con las principales localidades fósiles.

y plesiosauromorfos), mosasaurios, ictiosaurios y cocodrilos marinos; roles que en los mares y océanos actuales desempeñan los grandes tiburones y cetáceos odontocetos. A estos linajes se suman las tortugas. Argentina tiene un registro de reptiles marinos jurásicos (Fig. 1) muy diverso taxonómicamente y de gran calidad en cuanto a su preservación; mientras que los reptiles del Cretácico Superior, del norte de Patagonia y la Península Antártica son comparativamente más escasos.

2. PLESIOSAURIOS

El clado Plesiosauria (Fig. 2a) constituye el grupo más derivado dentro de los Sauropterygia (reptiles diápsidos acuáticos). El rango estratigráfico del grupo se extiende desde el Triásico Superior hasta el Cretácico Superior. Su distribución es global, se los ha registrado en todos los continentes, incluyendo la Antártida (O’Keefe 2001). Esta distribución comprende zonas de aguas cálido-templadas a relativamente frías, y de mares abiertos

a posibles registros en ambientes de mezcla y dulceacuícolas (Kear 2006). La morfología observada en los plesiosaurios varía entre dos grandes planes corporales: pliosauromorfo (caracterizados por un cráneo relativamente grande y una región cervical relativamente corta) y plesiosauromorfo (caracterizado por un cráneo relativamente pequeño y una región cervical relativamente larga) (O’Keefe 2001) aunque algunos géneros (p. ej. *Aristonectes*) presentan características que no concuerdan con ninguno de estos dos morfotipos (Fig. 2b).

Los plesiosaurios no tienen representantes vivos o cercanamente emparentados, así como tampoco análogos actuales adecuados, es por esto que los estudios de tipo sistemático han predominado sobre los paleobiológicos y evolutivos, aunque en los últimos años se ha avanzado de forma considerable en éstas temáticas como lo demuestran estudios paleohistológicos (Talevi y Fernández 2014), ontogenéticos (O’Gorman *et al.* 2017), morfofuncionales (O’Gorman y Fernández 2017) y paleopatológicos (Fig. 3) (Talevi *et al.* 2021).

Para los pliosauromorfos, considerados como predadores de ataque rápido, se ha inferido una

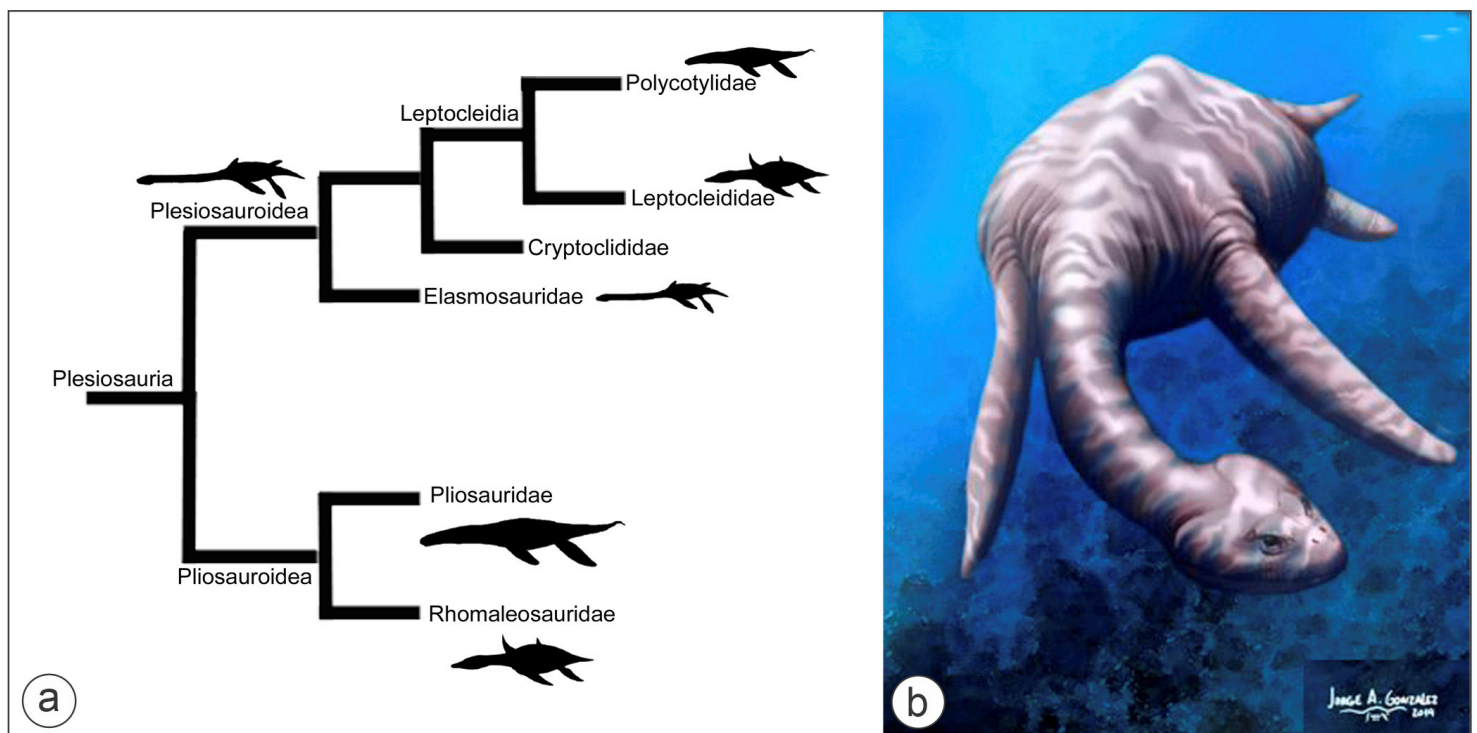


Figura 2. a) Cladograma de Plesiosauria (modificado de Benson *et al.* 2012). b) Ilustración de plesiosaurio aristonectino, créditos Jorge González.

dieta compuesta por peces y otros reptiles marinos, mientras que para los plesiosauros se ha propuesto una dieta basada en peces pequeños e invertebrados (McHenry *et al.* 2005). Asociados a plesiosauros se han registrado gastrolitos (*i.e.* rocas redondeadas contenidas dentro de la cavidad digestiva de un organismo). La función o rol biológico de estos elementos es aún discutida. Entre las hipótesis más mencionadas están la de control de la flotación y trituración de la ingesta, siendo esta última la más aceptada por diferentes autores (O’Gorman *et al.* 2012).

Para ambos morfotipos se ha inferido que se desplazaban en el agua empleando sus extremidades anteriores y posteriores y quizás la región caudal podría haber tenido también una participación activa en la locomoción (Wilhelm 2010). En cuanto a su locomoción, en especial los movimientos realizados durante la natación, al igual que con los gastrolitos, son tema de controversia. Si bien en la actualidad se pueden observar ejemplos de tetrápodos secundariamente adaptados a la vida marina que utilizan sus extremidades para propulsarse (p. ej. ballenas, delfines), sólo en plesiosauros y tortugas marinas ambos pares de miembros (anteriores y posteriores) están implicados en la locomoción (O’Keefe y Carrano 2005). Esto ha llevado a pos-

tular dos modelos de natación para el grupo: vuelo acuático y remado. Ambos tipos de locomoción implican diferentes movimientos y estructura de las aletas. Liu *et al.* (2015) han propuesto que las extremidades anteriores tendrían un movimiento de tipo vuelo acuático, no muy diferente al de las tortugas y pingüinos de hoy en día, mientras que las extremidades posteriores eran utilizadas principalmente para la maniobrabilidad y la estabilidad. Finalmente, Muscutt *et al.* (2017) propusieron que las aletas posteriores generaban más empuje y más eficiencia en la locomoción al trabajar en conjunto con las aletas delanteras, a su vez esto podría explicar por qué los plesiosauros retuvieron dos pares de aletas durante más de 100 millones de años.

2.1. Registro en Argentina

A nivel global, durante el Triásico la herpetofauna marina se caracterizó por formas adaptadas a ambientes costeros o mares epicontinentales, mientras que a partir del Jurásico estuvo dominada por formas pelágicas (Massare 1987). En el hemisferio sur los registros jurásicos de reptiles marinos provienen de las provincias de Mendoza y Neuquén (Cuenca Neuquina), centro-norte y sur de Chile y constituyen los referentes del Gondwana en el Jurásico (Gasparini y Fernández 2011). Las formas

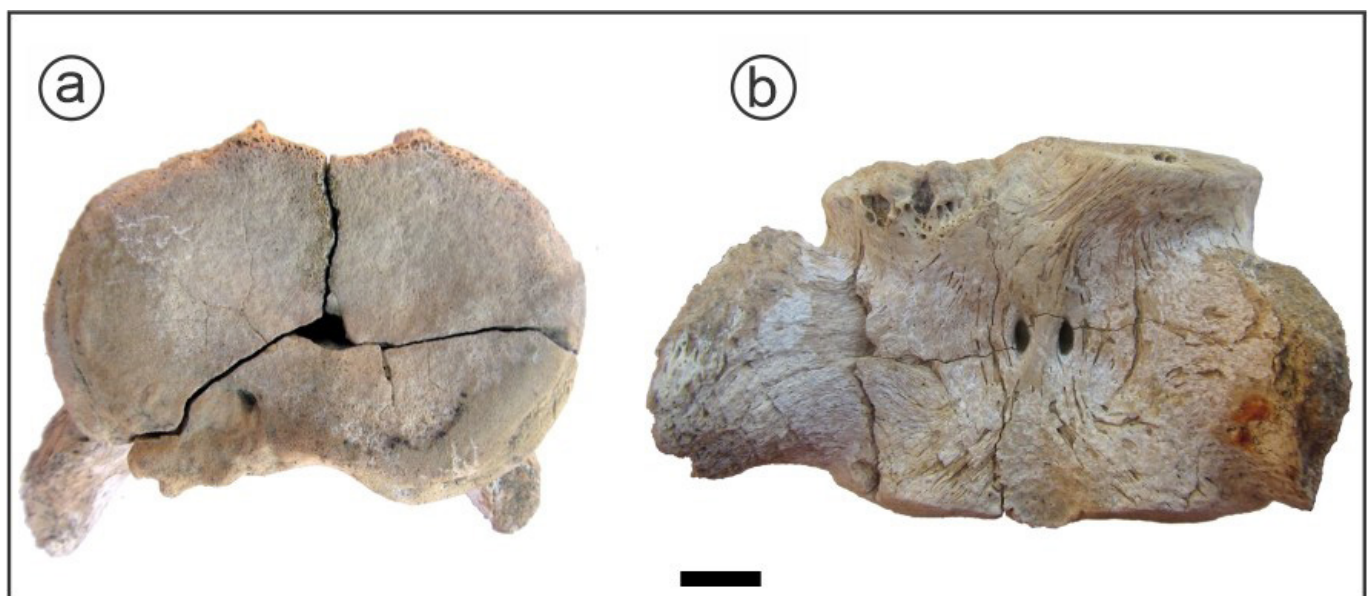


Figura 3. Vértebra patológica de plesiosaurio. a) Vista anterior. b) Vista ventral. Escala 1 cm. Tomado de Talevi *et al.* (2021).

jurásicas de plesiosaurios de Argentina provienen de la Formación Molles (Bajociano), Formación Lajas (Calloviano) y Formación Vaca Muerta (Tito-niano), de la Cuenca Neuquina (provincia de Neuquén). La fragmentación de Laurasia y Gondwana permitió la apertura de pasajes y corredores que favorecieron la dispersión y diversificación de la

herpetofauna marina. En años recientes las exploraciones y estudios de reptiles marinos del Cretácico Superior de Patagonia y la Península Antártica están aportando una nueva mirada desde el sur del Gondwana (O’Gorman 2016; O’Gorman *et al.* 2019). En el caso de plesiosaurios cretácicos, los registros provienen de las provincias de Neuquén:

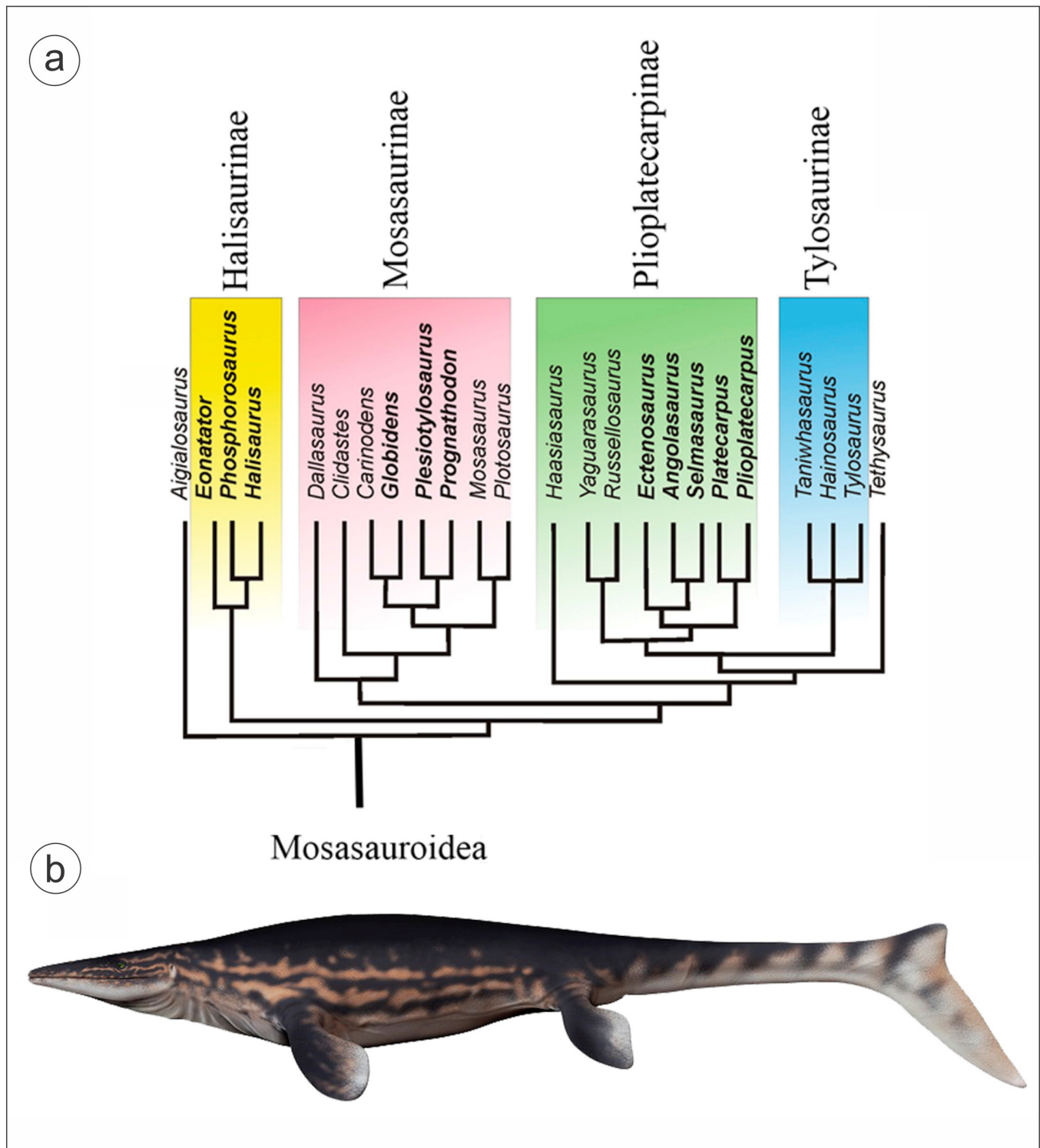


Figura 4. a) Cladograma simplificado de Mosasauroida (modificado de Polcyn *et al.* 2014). b) Ilustración de mosasaurio, créditos Francisco Hueichaleo.

Formación Agrio (Valanginiano – Hauteriviano); provincia de Río Negro: Formación Allen (Campaniano – Maastrichtiano), Formación Jagüel (Maastrichtiano) y Formación Los Alamos (Campaniano – Maastrichtiano), provincia de Chubut: Formación La Colonia (Campaniano – Maastrichtiano), Formación Lefipán (Maastrichtiano) y de la provincia de Santa Cruz: Formación Mata Amarilla (Campaniano – Maastrichtiano) y Formación Calafate (Maastrichtiano). Fuera del ámbito patagónico se han hallado restos de plesiosaurios en la provincia de Mendoza, provenientes de la Formación Loncoche (Campaniano – Maastrichtiano).

3. MOSASAURIOS

Los mosasaurios fueron un grupo de escamados que invadieron el ambiente marino durante el Cretácico Tardío. El registro más antiguo es del Cenomaniano mientras que el registro más joven es del Maastrichtiano tardío. Su distribución geográfica abarca a todos los continentes, incluida la Antártida. Las relaciones filogenéticas de los mosasaurios con los demás escamados aún es motivo de debate. En la actualidad se los relaciona con los Aigialosaurios, un grupo de reptiles escamados varanoideos que invadió el ambiente acuático durante el Cenomaniano (Dutchak y Caldwell 2009). De acuerdo con la filogenia presentada por Polcyn y colaboradores en 2014, dentro de los mosasaurios se reconocen cuatro subfamilias: Halisaurinae, Mosasaurinae, Plioplatecarpinae y Tylosaurinae (Fig. 4a), de las cuales hay registros en Argentina y Antártida.

El grupo tuvo una diversificación rápida y con gran variedad de formas, mostrando especializaciones a la vida acuática muy variadas. La gran mayoría han sido consideradas formas oportunistas o predatoras generalistas, aunque con una gran variedad en la morfología dentaria, sin embargo, algunos géneros como *Globidens* se han especializado en un tipo de alimentación durofágica (Massare 1987).

Las adaptaciones más notorias a la vida acuática son la compresión lateral de la cola, miembros transformados en aletas y la elongación del cráneo (Fig. 4b). A su vez la organización microestructural de sus tejidos óseos (*i.e.* cambios en la densidad ósea), es indicativa de modos de vida acuáticos y de una partición dentro de la columna de agua, indicando ocupación de diferentes nichos ecológicos. Así, los mosasaurios con una alta densidad ósea (p. ej. *Platecarpus*) habrían sido formas más costeras en tanto que géneros como *Clidastes* y *Tylosaurus* con una densidad ósea menor habrían sido formas nadadoras rápidas habitando zonas más profundas o de mar abierto (Sheldon 1997).

La extinción del grupo está vinculada a los eventos relacionados con el límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg) y es interpretada de dos formas diferentes: la primera hipótesis sugiere una desaparición progresiva del grupo a lo largo del Cretácico Tardío, representada con una disminución en cuanto a la diversidad a lo largo de la secuencia estratigráfica (Polcyn *et al.* 2014). La segunda hipótesis propone una extinción repentina asociada al evento Cretácico/Paleógeno, en la que el grupo mantiene una diversidad similar a lo largo de su historia (Ghallager *et al.* 2012).

3.1. Registro en Argentina

Dentro de Argentina restos de mosasaurios han sido registrados en la Formación Jagüel (Maastrichtiano), en la localidad de Liu Malal, provincia de Mendoza. Los restos hallados son escasos y han sido referidos a Mosasaurinae (Gasparini *et al.* 2001). En la misma formación, pero en el ámbito patagónico se los ha registrado en la provincia de Río Negro. Allí, se han reconocido diversos ejemplares asignados a las subfamilias Halisaurinae, Mosasaurinae y Plioplatecarpinae (Fernández y Talevi 2015). Dentro del hemisferio sur cabe destacar el abundante registro del grupo en Antártida, en la Formación López de Bertodano (Maastrichtiano tardío) expuesta en la Isla Marambio y Formación Santa Marta (Campaniano) en la Isla James Ross.

4. ICTIOSAURIOS

Los ictiosaurios fueron, durante la mayor parte del Mesozoico, predadores muy exitosos en los mares y océanos de todo el mundo y componentes importantes en las comunidades de depredadores marinos durante más de 150 millones de años (Kelley y Pyenson 2015). Si bien en forma convergente diferentes linajes de tetrápodos marinos transformaron sus patas en aletas, los ictiosaurios fueron únicos en cuanto al modo en el que esta transformación se produjo. Los miembros (particularmente los anteriores) aumentaron la cantidad de falanges por dedos (=hiperfalangia) combinado con, excepto unas pocas excepciones, el aumento en la cantidad de dedos (=hiperdactilia). Acompañados de estos cambios, el patrón en el que los huesos de los miembros se conectaban entre sí también se modificó profundamente conformando una red anatómica única entre los tetrápodos (Fernández *et al.*

2020). El rango estratigráfico del grupo se extiende desde el Triásico Inferior hasta el inicio del Cretácico Superior (Fischer *et al.* 2016). Contrariamente a lo que ocurrió con la mayoría de los linajes de grandes predadores marinos mesozoicos, su desaparición no estuvo vinculada con extinciones masivas. Así, los registros más modernos de ictiosaurios datan del Cenomaniano tardío, aproximadamente 30 millones de años antes de la extinción Cretácico/Paleógeno que marcó el fin de, entre otros, plesiosaurios, mosasaurios y -sobre las masas continentales- de los dinosaurios no-avianos.

A partir de formas marino-costeras de “ictiosauriomorfos”, que surgieron poco después de la extinción Permo – Triásica, el patrón corporal de este linaje sufrió profundas modificaciones. Estos reptiles fueron los primeros tetrápodos en desarrollar un “cuerpo en forma de pez” (su nombre significa “pez lagarto”) y, junto con los cetáceos, los

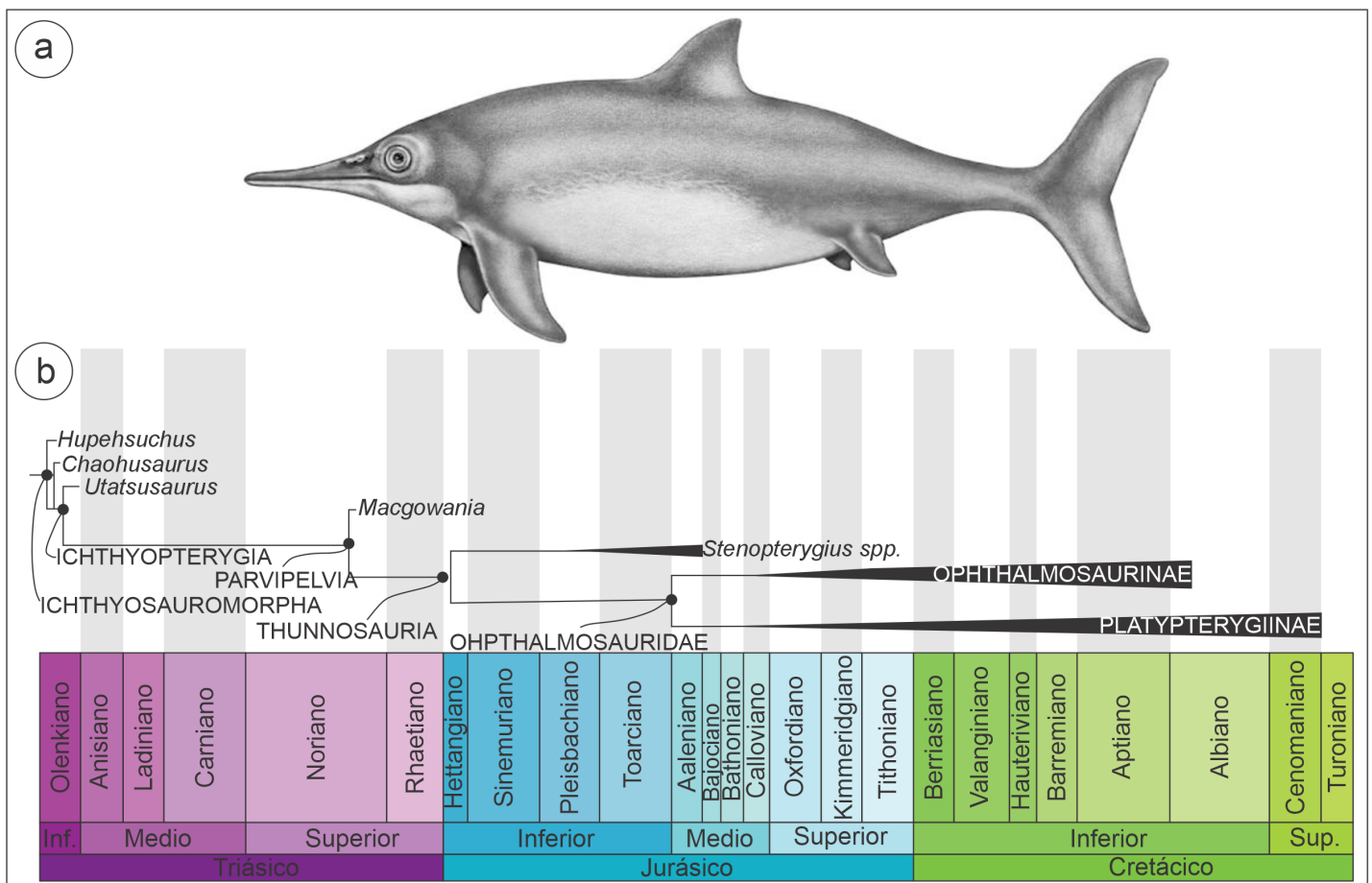


Figura 5. a) Reconstrucción de un ictosaurio parvipelviano (créditos Manuel Copello). b) Cladograma de Ichthyosauromorpha (modificado de Motani *et al.* 2017).

únicos tetrápodos en lograr esta transformación tan profunda para la vida marina obligatoria (Motani 2002).

Los ictiosauriomorfos con forma de pez forman un grupo llamado Parvipelvianos (que significa una pequeña cintura pélvica) entre cuyas características más conspicuas se destacan la presencia de una aleta dorsal y otra caudal en forma de media luna cuyo lóbulo ventral estaba sostenido por la columna vertebral (Fig. 5a). En algunos yacimientos excepcionales, como los de Lyme Regis, Holzmaden y Solnhofen de Inglaterra y Alemania, se han preservado esqueletos completos con el contorno del cuerpo incluyendo las aletas (Bardet y Fernández 2000). Los ictiosaurios parvipelvianos surgieron en el Triásico Tardío (Noriano) y se convirtieron rápidamente en las formas dominantes de ictiosauriomorfos. Dentro de este clado, a principios del Jurásico Medio, surgen los ictiosaurios oftalmosáuridos (Fig. 5b). Este grupo adquiere rápidamente una distribución global tal como lo testimonian sus fósiles que han sido encontrados en todos los continentes incluyendo Antártida y se convierten rápidamente en las formas dominantes y, a partir del Bajociano, únicas de ictiosaurios.

Los ictiosaurios, cuyas longitudes corporales oscilaban entre el medio metro hasta los 15 metros, fueron componentes de las comunidades de tetrápodos marinos de todo el mundo actuando como depredadores de peces, belemnites y ocasionalmente otros reptiles marinos (incluyendo tortugas y aves, Kear *et al.* 2003). Además de las características únicas antes mencionadas, estos reptiles se destacan por sus grandes y robustos anillos escleróticos a partir de los cuales se puede estimar el tamaño de sus globos oculares (Motani 1998; Fernández *et al.* 2005). Se sabe así que estos reptiles llegaron a tener los ojos más grandes entre todos los vertebrados llegando a 25 cm de diámetro en *Temnodontosaurus*. Esto indica que los ictiosaurios tenían grandes capacidades visuales dado que, cuanto más grande es la retina, mayor es la cantidad de células fotorreceptoras -cuyo tamaño está físicamente restringido- que puede albergar. Varias localidades han preservado registros excepciona-

les de este linaje tanto en cantidad como en calidad (p. ej. Lyme Regis, Holzmaden) lo que ha permitido tener una base sólida de datos paleobiológicos tales como sus estrategias reproductivas, fisiología y capacidades de desplazamiento. Como la mayoría de los reptiles marinos mesozoicos, este linaje desarrolló viviparidad, registros del Triásico del sur de China indican que esta estrategia se adquirió muy tempranamente. Las hembras preñadas de especies de *Stenopterygius* del sur de Alemania (Jurásico Inferior) permitieron saber que las hembras de mayor tamaño tenían mayor cantidad de embriones (hasta superar la decena) (Böttcher 1990). En cuanto a la posición de nacimiento, las formas más tempranas de ictiosauriomorfos probablemente nacían en la misma posición que los tetrápodos terrestres en tanto que las formas jurásicas parían sus crías como actualmente lo hacen los cetáceos (*i.e.* de cola) (Motani *et al.* 2014). Algunos estudios basados en datos de isótopos de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$), indicaron que los ictiosaurios (del mismo modo que los plesiosaurios) podrían haber mantenido una temperatura corporal elevada y constante (homeotermia) lo que les habría permitido mantener una actividad muscular constante de modo eficiente. Estas capacidades se condicen con la capacidad que habrían tenido los ictiosaurios de nadar sostenidamente grandes distancias (Bernard *et al.* 2010).

4.1. Registro en Argentina

El registro más abundante y diverso de ictiosaurios corresponde a oftalmosáuridos recuperados de niveles titonianos y titoniano – berriasianos de la Formación Vaca Muerta expuestos en varias localidades de Neuquén y sur de Mendoza (p. ej. Cerro Lotena, Los Catutos, Yesera del Tromen-Pampa Tril, Chacaico, Chacay Melehue, Sierra de Reyes; Fig. 1). Hasta el presente se han identificado al menos cuatro especies de este clado (p. ej. Campos *et al.* 2021, Fernández *et al.* 2021). Aunque menos abundantes, son muy significativos los registros de ictiosaurios del Bajociano temprano de la Formación Los Molles recuperados de la localidad de Chacaico Sur (provincia del Neuquén). Estos registros corresponden a la especie de oftalmosáurido

más antigua (*Mollesaurus periallus*) y a un no-ofthalmosáurido (*Chacaicosaurus cayi*) de afinidades filogenéticas con las especies del Jurásico Inferior de Europa, y un fragmento de rostro de afinidades inciertas. A estos registros se suma un fragmento de aleta anterior del límite Aaleniano/Bajociano del sur de Mendoza que es, hasta el presente, el registro inequívoco más antiguo de ofthalmosáurido.

5. COCODRILOS MARINOS

La visión generalizada de los cocodrilos como grandes predadores carnívoros y de hábito semia-

cuático que cambiaron poco en el tiempo dista mucho de ser correcta. Desde el Triásico Tardío -hace aproximadamente 237 millones de años- hasta la actualidad, los crocodilomorfos o cocodrilomorfos (término utilizado para definir al grupo que contiene a los cocodrilos actuales y a varias formas extintas relacionadas) incluyen formas omnívoras, herbívoras, formas de hábito terrestre y hasta formas completamente adaptadas al medio acuático (marino pelágico).

Los talatosuquios, vulgarmente conocidos como cocodrilos marinos, están representados por dos familias, los teleosauroides (Jurásico Temprano – Cretácico Temprano) y los metriorrincoideos (Jurásico Temprano – Cretácico Temprano) (Fig.

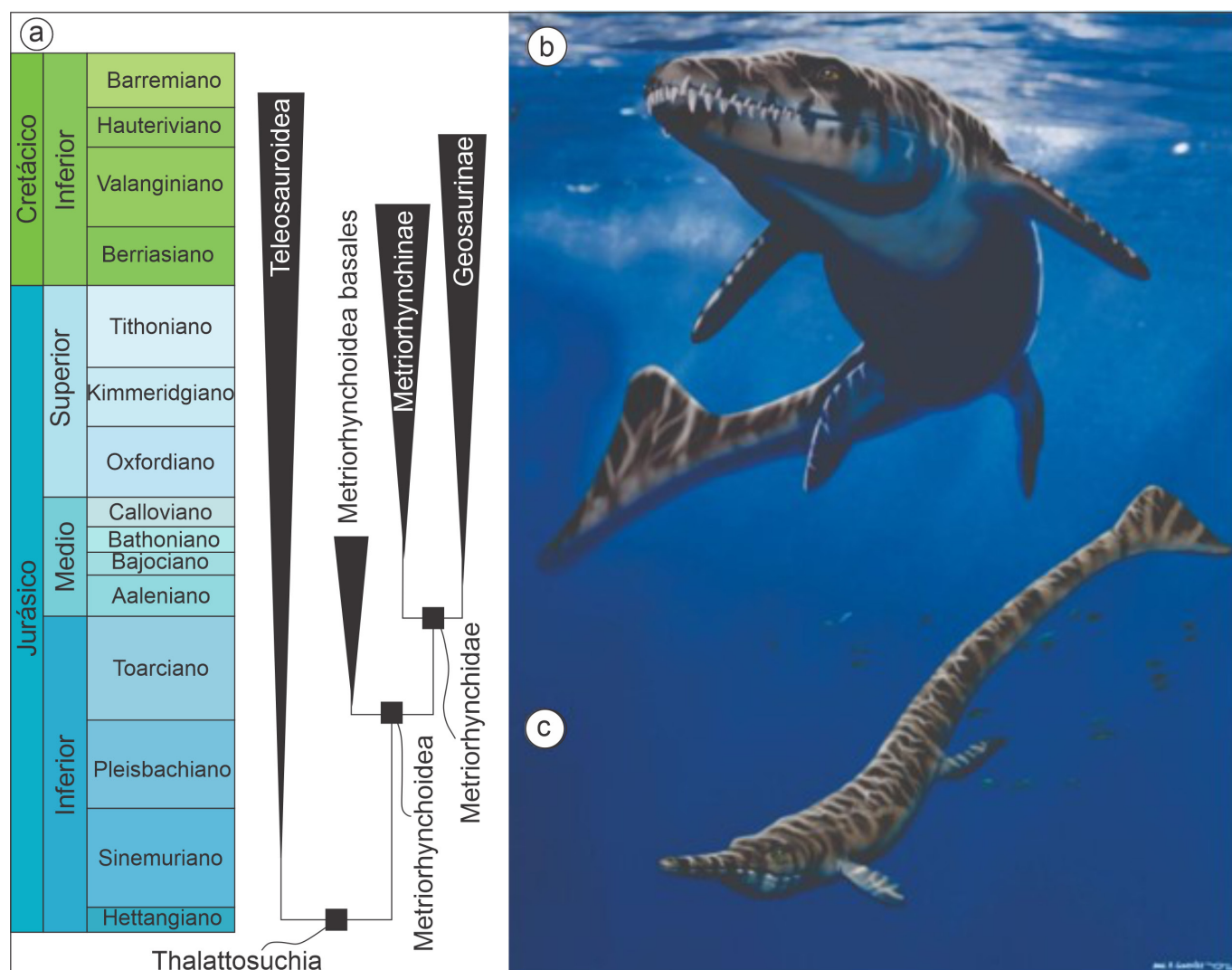


Figura. 6. a) Cladograma simplificado de Thalattosuchia. b) Ilustración del Geosaurinae argentino *Dakosaurus andiniensis*. c) Ilustración del Metriorhynchinae argentino *Cricosaurus araucanensis*. b y c, créditos Jorge González.

6a). Los teleosauroides vivieron en ambientes marinos cercanos a la costa (p. ej. estuarios y albuferas), en ambientes marinos profundos e incluso en ecosistemas de agua dulce de África, Europa, Asia y América del Sur. Dado el hocico alargado y tubular, la gran cantidad de dientes y las órbitas dirigidas dorsalmente, la mayoría de las especies de teleosauroides son frecuentemente considerados como análogos marinos de los gaviales actuales (cocodrilo de la India o gaviol del Ganges). Estas características morfológicas sugieren que su alimentación habría estado compuesta de presas pequeñas y de movimientos rápidos (p. ej. peces y calamares). Otras especies de este grupo, con hocicos más cortos y menor cantidad de dientes, pero más robustos, se habrían alimentado de presas duras (p. ej. tortugas). Los metriorrincoideos pueden dividirse en dos grupos: los “metriorrincoideos basales” -que vivieron durante el Jurásico Temprano y el Medio y cuyos restos fueron encontrados en varios países de Europa y en Estados Unidos- y los metriorrinquidos (Metriorhynchidae). Los metriorrinquidos vivieron del Jurásico Medio al Cretácico Temprano en ambientes marinos de Europa y América (Sur, Norte y Central). Fueron formas completamente adaptadas a vivir en ambientes marinos que, a diferencia de todos los crocodilomorfos, no tenían el cuerpo cubierto de placas óseas (*i.e.* osteodermos), el miembro anterior era corto y en forma de aleta, los elementos constituyentes del miembro posterior estaban alineados dándole a este una forma de remo o paleta y la cola era asimétrica, con un lóbulo inferior grande y un lóbulo superior pequeño y carnoso (similar a la de los ictiosaurios). Además, las órbitas estaban posicionadas lateralmente (y no dorsalmente como en los cocodrilos vivos) (Figs. 6b-c). La morfología de los “metriorrincoideos basales” era intermedia entre los teleosauroides y los metriorrinquidos.

Dentro de los metriorrinquidos, hasta ahora los únicos representantes de los talatósquidos hallados en Argentina, se reconocen dos subfamilias: Geosaurinae y Metriorhynchinae (Figs. 6, 7). Los geosaurinos (Geosaurinae), eran formas grandes

(largo corporal estimado de no más de 7 m), de hocico corto a moderadamente corto y alto, con menor cantidad de dientes de mayor tamaño y de bordes aserrados y cortantes (Figs. 6b, 7b). Estas características les habrían permitido alimentarse de presas de gran tamaño, peces, reptiles e incluso de otros cocodrilos marinos (p. ej. Young *et al.* 2010). Por otro lado, los metriorrinquinos (Metriorhynchinae) eran formas de pequeño tamaño (de no más de 3 m de largo corporal), de hocico largo y delgado con una numerosa cantidad de dientes muy aguzados (Figs. 6c, 7a), que se habrían alimentado mayormente de peces pequeños e invertebrados (p. ej. belemnites, amonites) (p. ej. Massare 1987). Una particularidad del registro fósil argentino de metriorrinquidos es la preservación excepcional de moldes naturales de estructuras blandas contenidas en el cráneo (p. ej. glándulas, vasos sanguíneos, encéfalo, nervios, entre otras). Con base en estos moldes naturales se reportó la presencia de glándulas de la sal hipertrofiadas en el género *Cricosaurus* (Fernández y Gasparini 2000; Fig. 7b) y recientemente en el género *Dakosaurus* (Fernández y Herrera 2021; Fig. 7f). Como ocurre en los reptiles y las aves actuales, la función de la glándula de la sal es eliminar el exceso de sal ingerida a través de la comida o de beber agua de mar. Estas glándulas se ubicaban lateralmente en el cráneo y por delante de las órbitas. Además, los metriorrinquidos se caracterizaban también por poseer un sistema vascular cefálico bien desarrollado, lo que indica un importante suministro de sangre hacia la cabeza que podría haber desempeñado un rol en la termorregulación del encéfalo y de los órganos de los sentidos (Herrera *et al.* 2018). Los datos basados en isótopos de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) tomados de la apatita de los dientes, indicaron que los metriorrinquidos habrían sido endotermos imperfectos, es decir, que eran capaces de elevar su temperatura corporal por encima de la del medio ambiente por medio de producción de calor metabólico (como los endotermos), pero no podían mantenerla constante como si lo habrían hecho los ictiosaurios y plesiosaurios (Séon *et al.* 2020).

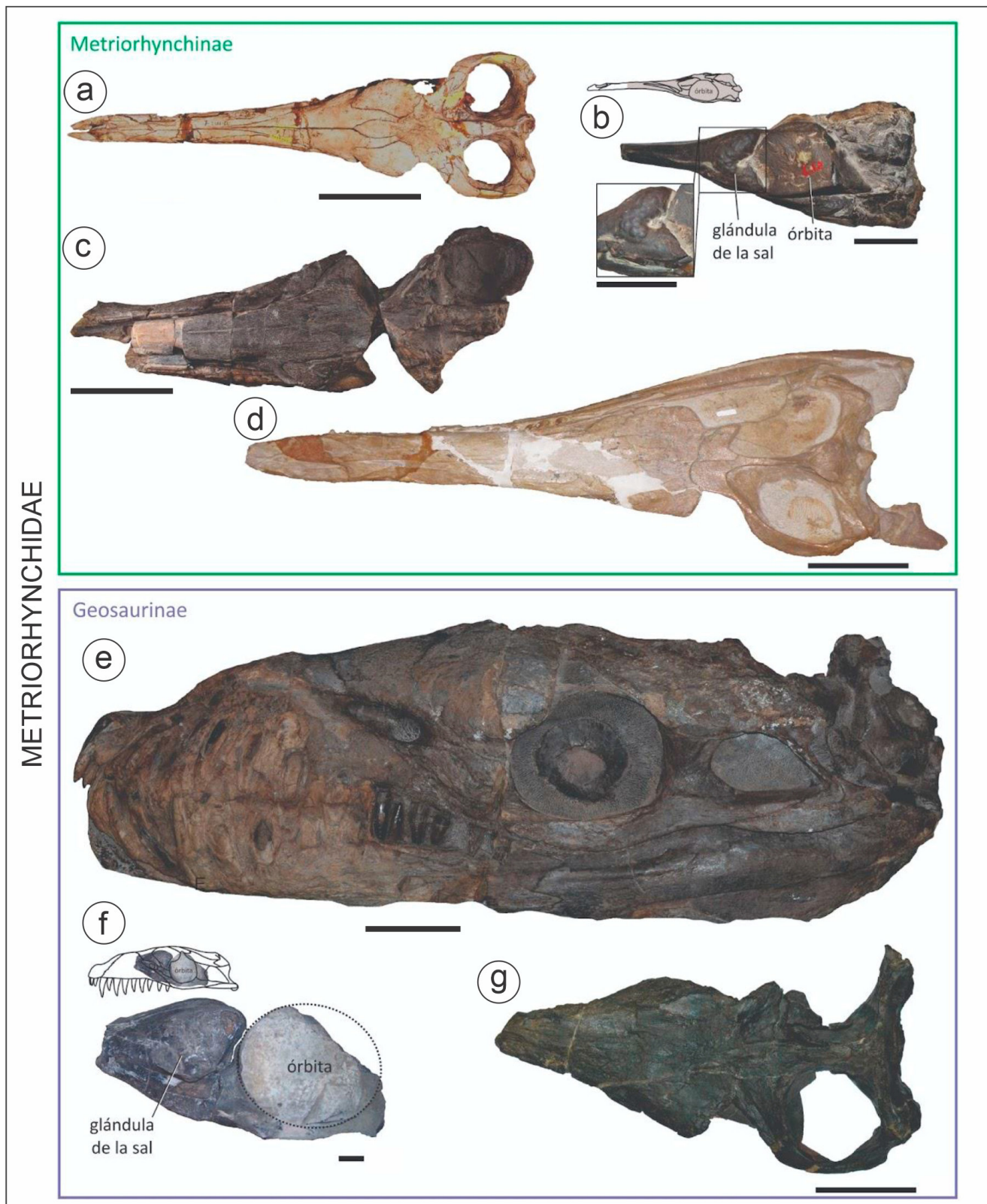


Figura 7. a-b) *Cricosaurus araucanensis* (materiales de Cerro Lotena y Sierra de Reyes). a) Cráneo en vista dorsal. Escala 10 cm (tomado de Herrera 2015). b) Molde natural en vista lateral (espejado) de la glándula de la sal y pequeño esquema del cráneo indicando la posición que ocupó el molde. Escala 5 cm (tomado de Herrera 2015). c) *Cricosaurus puelchorum*, cráneo en vista dorsal (ejemplar de Arroyo Paulino, Mendoza). Escala 5 cm (tomado de Herrera et al. 2021). d) *Cricosaurus lithographicus* (ejemplar de Los Catutos, Neuquén). Escala 10 cm (tomado de Herrera et al. 2013). e-f) *Dakosaurus andiniensis* (ejemplares de Yesera del Tromen-Pampa Tril y Mallín Quemado, Neuquén). e) Cráneo en vista lateral (espejado). Escala 10 cm (tomado de Herrera 2015). f) Molde natural en vista lateral de la glándula de la sal y pequeño esquema del cráneo indicando la posición que ocupó el molde. Escala 3 cm (tomado de Fernández y Herrera 2021). g) *Purranisaurus potens* (ejemplar del sur de Mendoza). Escala 10 cm (tomado de Herrera et al. 2015).

5.1. Registro en Argentina

En Argentina sólo se recuperaron fósiles correspondientes a metriorrincoideos (superfamilia Metriorhynchoidea), siendo el registro más antiguo de este grupo un ejemplar exhumado de niveles del Bathoniano superior (Jurásico Medio) de la Formación Los Molles en la provincia de Neuquén (Gasparini *et al.* 2005). El resto de los fósiles pertenecientes a esta superfamilia fueron encontrados en niveles titonianos (Jurásico Superior) y berriasianos (Cretácico Inferior) de la Formación Vaca Muerta en varias localidades de las provincias de Neuquén y Mendoza (p. ej. Cerro Lotena, Los Catutos, Yesera del Tromen-Pampa Tril, Sierra de Reyes, Arroyo Paulino) (Fig. 1). Hasta la actualidad se han identificado cinco especies distribuidas en tres géneros que incluyen a representantes de las dos subfamilias, los Metriorhynchinae (género *Cricosaurus*) y los Geosaurinae (géneros *Dakosaurus* y *Purranisaurus*) (Fig. 7). Los géneros *Cricosaurus* y *Dakosaurus* tienen afinidades filogenéticas con formas del Jurásico de Europa, en tanto que *Purranisaurus* sería un género endémico de la Cuenca Neuquina (Herrera *et al.* 2015).

6. TORTUGAS

Las tortugas representan uno de los ejemplos más exitosos de tetrápodos secundariamente marinos. Hoy día las tortugas marinas pueden mantener su fisiología diaria sin acceso a tierra, acceso que queda limitado solo a las hembras para la anidación. Las características del esqueleto de estos reptiles permiten tener un registro fósil relativamente bueno. Entre las características más elocuentes del esqueleto vinculadas funcionalmente con la vida marina se pueden mencionar el alargamiento y aplanamiento de los elementos carpales y aumento en la rigidez de los miembros anteriores, la reducción de las uñas y la persistencia de fenestras en el caparazón y plastrón aún en estado adulto. Dentro de este linaje, la transición a la vida en ambientes marinos evolucionó varias veces en forma independiente, tanto en los grupos basales como en criptodiras y pleurodiras. Así ya desde el Triásico Tardío algunas tortugas “stem”, como *Odontochelys*, habrían vivido en entornos marino-costeros (Goedert *et al.* 2023). Entre los panpleurodiros se reconocen al menos dos intentos independientes de adaptación al mar: los platiquelidos del Jurásico Tardío (Fig. 8a) incluyen formas de hábitos marino-costeros como, entre otros, *Notoemys* (ver Re-

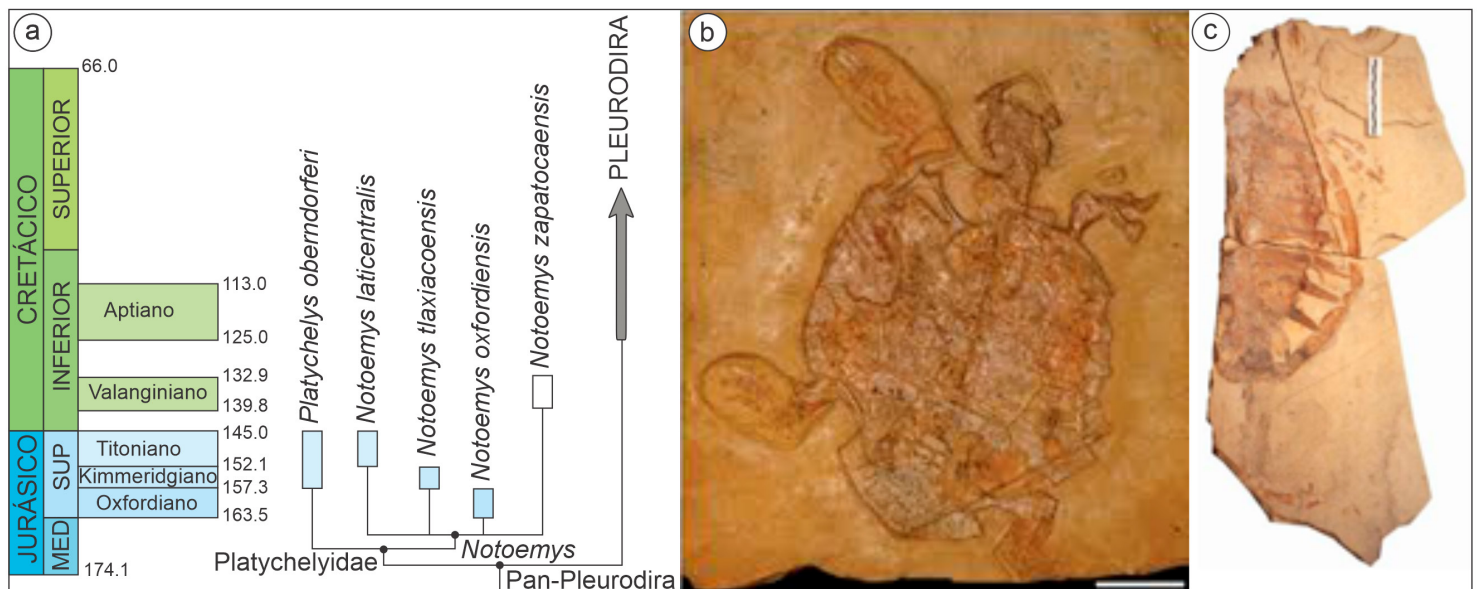


Figura 8. a) Relaciones filogenéticas de los Platyquelidos (modificada de López-Conde *et al.* 2017). b) *Neusticemys neuquina*. Escala 10 cm (modificado de Fernández y de la Fuente 1993). c) *Notoemys laticentralis*. Escala 10 cm (modificado de Fernández y de la Fuente 1994).

gistro Argentino) y algunas formas cretácicas de botremídidos (Evers y Benson 2019).

Los quelonioideos, un grupo de tortugas criptodiras que habrían surgido en el Cretácico Inferior, desarrollaron hábitos de vida no solo marinos sino pelágicos. Hoy este linaje está representado por unas pocas especies (seis de quelónidos y la tortuga laúd, *Dermochelys coriacea*, único representante viviente de los dermoquelídidos). Además de los quelonioideos, otros tres clados de tortugas no-pleurodiras (los talasoquelídeos, protostegidos y sandownidos) incluyeron formas con hábitos marinos. La dinámica que habrían tenido las transiciones evolutivas al medio marino ha sido controversial durante las últimas décadas. De acuerdo con la hipótesis filogenética de las tortugas propuestas por Evers y Benson (2019), habría habido tres transiciones independientes a la vida marina entre las tortugas no-pleurodiras representadas por: *Odon-tochelys* en el Triásico, los angolaquelonios (que incluiría a los talasoquelonios jurásicos) y el gran clado de quelonioideos que incluiría a los protostegidos cretácicos).

6.1. Registro en Argentina

En Argentina, los registros más significativos de tortugas marinas mesozoicas son los recuperados de niveles titonianos (Jurásico Superior) de la Formación Vaca Muerta en distintas localidades de la Cuenca Neuquina (p. ej. Cerro Lotena, Los Catutos, Arroyo Durazno; Fig. 1). En estos niveles se recuperaron ejemplares referibles al panpleurodiro *Notoemys laticentralis* y al talasoquelideo *Neusticemys neuquina* (Fernández y de la Fuente 1993)

(Figs. 8b-c). El mayor número de ejemplares, incluso de diferentes estadios ontogenéticos, corresponden a este último taxón (de la Fuente *et al.* 2021). Si bien ambas especies han sido recuperadas de los mismos yacimientos y como parte de conjuntos faunísticos integrados por reptiles marinos pelágicos (*i.e.* ictiosaurios, pliosaurios y cocodrilos metriorrínquidos), la morfología de sus miembros y caparazón es marcadamente diferente (particularmente características vinculadas funcionalmente con el modo de vida). Los miembros anteriores y posteriores de *Notoemys* son comparables al de las actuales tortugas de agua dulce. Las proporciones entre el largo del húmero/ fémur y zeugopodio anterior/ posterior no indican una elongación significativa del miembro anterior; los huesos del carpo y metacarpo no están aplanados, y las carillas articulares de los huesos que los componen, así como la de las falanges son redondeadas indicando los miembros anteriores flexibles. Por el contrario, *Neusticemys neuquina* tiene miembros anteriores elongados, carpales aplanados y el patrón de las carillas articulares de los huesos de los miembros indica que la flexibilidad del mismo estaba reducida, característica que sugiere miembros anteriores rígidos como es característico de las tortugas marinas. Asimismo, el caparazón de *Neusticemys* era más liviano dado por la persistencia (aún en estado adulto) de fenestras y el miembro posterior presenta un patrón muy peculiar que incluye la elongación del dedo V (de la Fuente y Fernández 2011), hasta ahora solo compartido por esta especie y el talasoquelideo *Thalassemys bruntrutana* del Jurásico Tardío del sur de Alemania.



Marianella Talevi nació en General Roca, Río Negro, Argentina. Se doctoró en Ciencias Naturales en la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de la Plata. Se especializa en paleohistología de tetrápodos marinos jurásico-cretácicos de Patagonia y Antártida. Es investigadora adjunta del CONICET, Profesora Asociada en las Licenciaturas en Paleontología y Geología de la Universidad Nacional de Río Negro y Directora del Doctorado Mención Ciencias de la Tierra de la UNRN.



Marta S. Fernández nació en La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. Se doctoró en Ciencias Naturales en la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de la Plata. Se especializa en paleobiología y evolución de tetrápodos marinos jurásico – cretácicos de Patagonia y Antártida. Es investigadora Principal del CONICET y Profesora en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata.



Yanina Herrera nació en la CABA, Argentina, es Licenciada en Ciencias Biológicas por la Universidad de Buenos Aires y Doctora en Ciencias Naturales por la Universidad Nacional de La Plata. Su línea de investigación se centra en el estudio de la distribución, diversidad y disparidad morfológica de los “cocodrilos marinos” (Thalattosuchia) y en el estudio de las adaptaciones secundarias de los Crocodyliformes a la vida marina. Es investigadora Independiente del CONICET y Jefa de Sección (vertebrados no mamíferos) en la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata.