

Julia B Desojo
Museo de La Plata, UNLP

Juliana Sterli
Museo Paleontológico Egidio Feruglio

Lucas Fiorelli
CRILAR-Conicet

Tortugas y arcosaurios en los inicios del Mesozoico

Introducción

A la Era Mesozoica, entre 252 y 66 millones de años atrás (Ma), se la conoce comúnmente como la 'edad de los reptiles', ya que estos vertebrados eran muy diversos, abundantes y dominaban en todo el planeta Tierra. Sin duda, los reptiles más conocidos de la Era Mesozoica son los dinosaurios. Sin embargo, durante el Mesozoico existieron numerosos grupos de reptiles que conquistaron diferentes ambientes. En los mares, estaban representados por los placodontes, plesiosaurios, ictiosaurios, mosasaurios, cocodrilos y tortugas, mientras que en la tierra convivían dinosaurios, lagartos, tuataras, serpientes, cocodrilos y tortugas, y el nicho aéreo había sido conquistado por

reptiles voladores como pterosaurios y aves. En el ambiente acuático de agua dulce (lagos, ríos, deltas) los reptiles dominantes eran las tortugas y los cocodrilos.

El Triásico (252-200Ma) marca el comienzo de la Era Mesozoica. Este período es trascendental para la biota porque documenta el origen y la diversificación de muchos grupos de organismos, sobre todo de ambientes continentales (terrestres o de agua dulce). Fue un período de diversificación de las floras y faunas de todo el mundo. La Argentina es particularmente un lugar privilegiado para estudiar el Triásico continental ya que es uno de los pocos lugares en el hemisferio sur donde se han preservado rocas de esa edad que portan una gran diversidad de vertebrados fósiles. Es entonces el objetivo de este artículo dar

¿DE QUÉ SE TRATA?

Durante el Triásico (252-200 millones de años atrás) vivieron en el actual territorio argentino diversos reptiles además de los dinosaurios. Estos reptiles no voladores se desarrollaban principalmente en ambientes continentales (terrestres y de agua dulce).

a conocer la diversidad de reptiles encontrados en el Triásico de la Argentina y su aporte al conocimiento global del grupo, haciendo foco en grupos poco conocidos de reptiles continentales no voladores y no dinosaurianos.

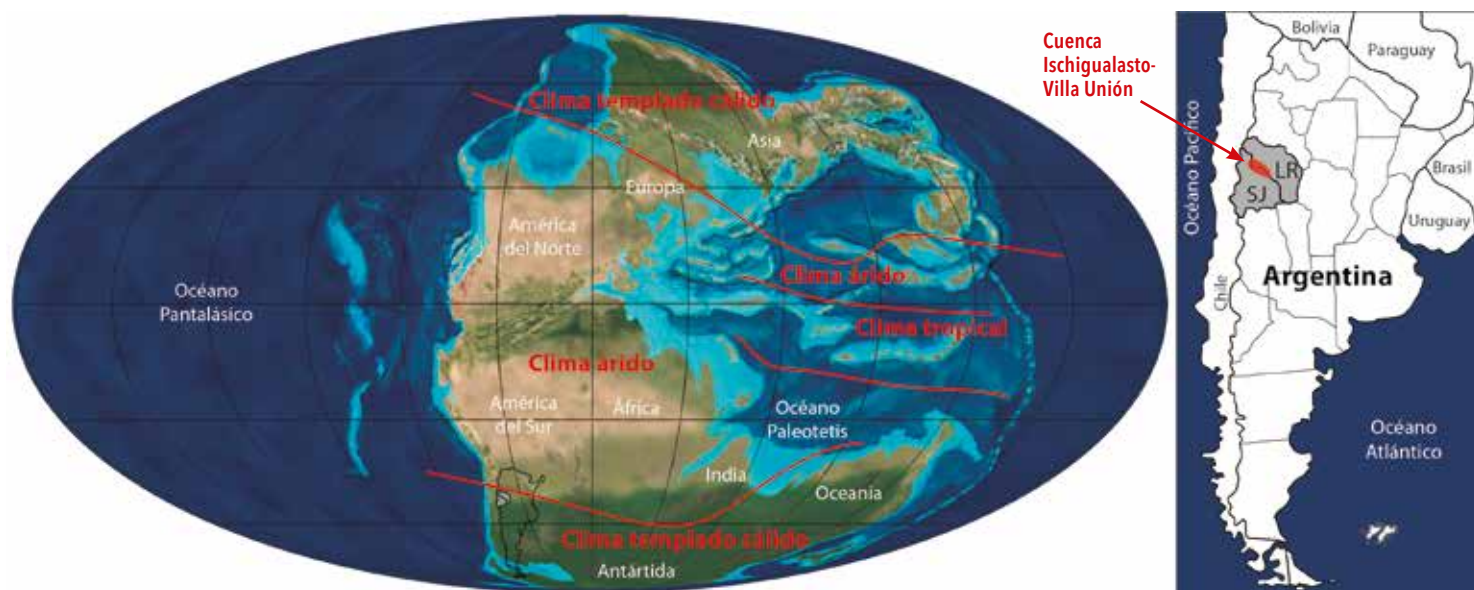
El Triásico continental de Argentina

A comienzos del Período Triásico, todos los continentes estaban unidos en el supercontinente denominado Pangea, que luego comenzó a fragmentarse. El clima global era principalmente cálido y monzónico (con estaciones alternadas de lluvias y de sequías).

Ese período fue muy importante para la evolución de los reptiles ya que se documenta en él una gran diversidad de grupos extinguidos, tales como los diferentes linajes de arcosaurios basales (parientes lejanos de los cocodrilos y dinosaurios), como también los primeros representantes de linajes de reptiles que reconocemos actualmente como cocodrilos, tuataras (esfenodontes) y tortugas, entre otros.

A diferencia de los afloramientos triásicos marinos, los cuales son muy abundantes en Europa, las rocas triásicas continentales son muy abundantes en América del Norte y América del Sur, en especial Brasil y Argentina. El registro fósil del Triásico de Sudamérica ha sido crucial para dilucidar esta historia evolutiva y comprender el establecimiento de los ecosistemas terrestres actuales. A diferencia de otras cuencas triásicas mundialmente conocidas (por ejemplo, Norteamérica, Sudáfrica, Rusia), las cuencas de Sudamérica, en particular las cuencas de rift del oeste de la Argentina, son muy famosas. Estas son la cuenca de Cuyo, la de Marayes y la de Ischigualasto-Villa

Unión. Estructuralmente se trata de cuencas extensionales de gran espesor, algunas de las cuales superan los 4.000 metros de rocas. De notable importancia es la cuenca Ischigualasto-Villa Unión, que se extiende ampliamente entre las provincias de San Juan y La Rioja, abarcando un lapso temporal desde el Pérmico Tardío (~250Ma) al Triásico Tardío (~210Ma). El relleno sedimentario inicial comenzó con el rompimiento de Pangea, durante el límite Pérmico-Triásico, ejemplificado por las rocas de la formación geológica llamada Talampaya y representada por sedimentos rojizos mayormente aluviales y fluviales. Sobre Talampaya se encuentra la formación geológica Tarjados (de edad triásica temprana a triásica media) ampliamente extendida en la región y caracterizada por rocas rojas-violáceas, evidencias de ríos y lagos en esa zona. Tarjados solo presenta importantes restos fósiles de vegetales, algunas trazas y huellas de animales, e indicios de vertebrados terrestres muy fragmentarios. Continúan sobre Tarjados las cuatro unidades de rocas del grupo Agua de la Peña, de edad triásica media-tardía (las formaciones Chañares, Los Rastros, Ischigualasto y Los Colorados). Estas se caracterizan por representar una gran variedad de ambientes, desde sistemas aluviales, lacustres, deltaicos y fluviales, pero con importante aporte volcánico. Durante el Triásico Tardío, la región estuvo dominada por un clima templado (con veranos secos e inviernos húmedos), pero con marcadas variaciones de templado húmedo a semidesértico durante todo el período. En este contexto, estas formaciones son mundialmente reconocidas por las asociaciones de vertebrados muy bien preservadas que incluyen a los temnospóndilos (anfibios primitivos) y diversos terápsidos (amniotas que incluyen a los mamíferos), numerosos arcosaurios y otros reptiles.



Mapa de Pangea con las franjas climáticas y mapa de la Argentina mostrando la ubicación de la cuenca Ischigualasto-Villa Unión en las provincias de San Juan y La Rioja.

Los reptiles del Triásico de Argentina

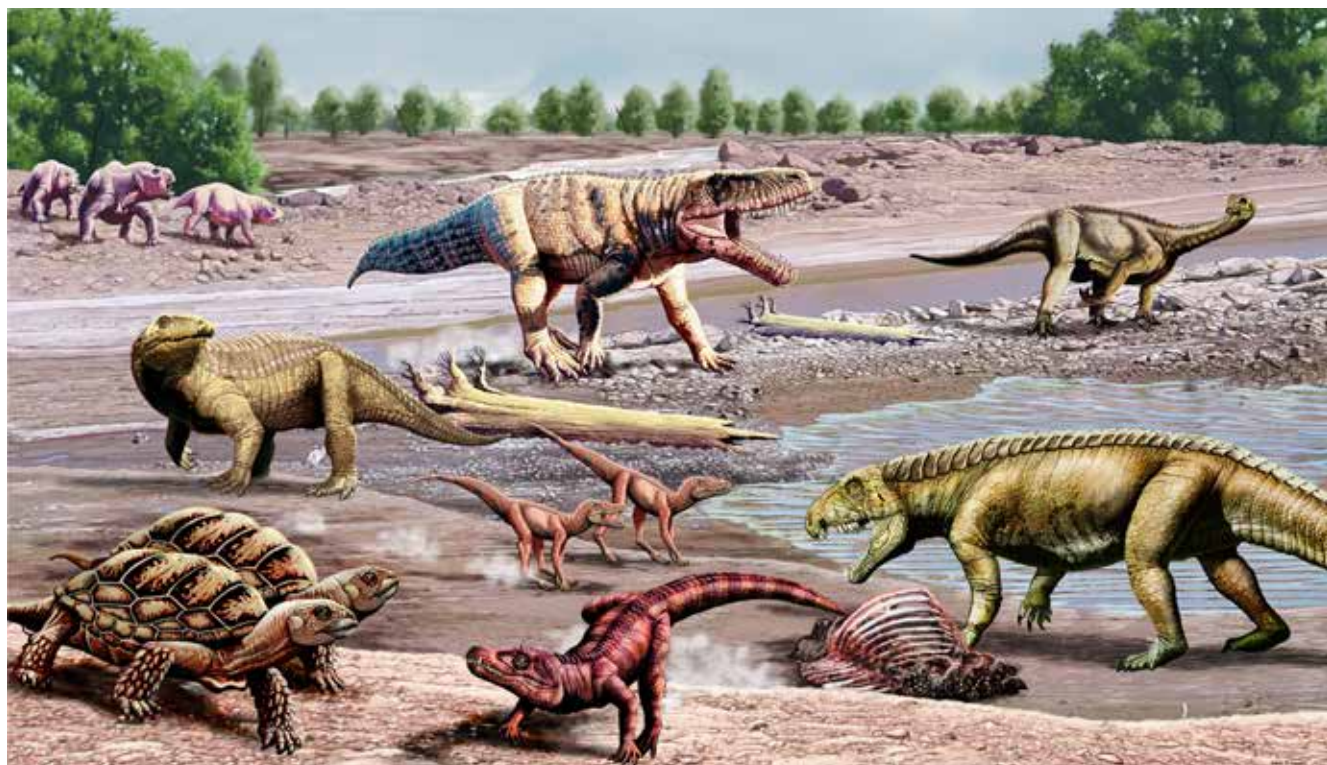
El Triásico de la Argentina es importante a nivel mundial porque en él se registra una gran diversidad de reptiles y, en muchos casos, también se hallan los primeros representantes de varios linajes de esos amniotas. La diversidad de reptiles del Triásico argentino consiste en pterosaurios (reptiles voladores), esfenodontes (parientes lejanos del tuatara actual), dinosaurios, arcosaurios basales (emparentados con los dinosaurios y cocodrilos actuales) y tortugas. En este artículo nos enfocaremos en estos dos últimos grupos.

Los arcosaurios son un grupo muy diverso de reptiles que incluye, entre otros, a los cocodrilos, a los dinosaurios (y por ende a las aves) y a los pterosaurios. Durante el Triásico se registran los primeros representantes de los arcosaurios, denominados informalmente arcosaurios basales, a los que se conocía antiguamente como 'tecodontes'. Hace unos 235Ma, los arcosaurios basales eran muy diversos e incluían una gran variedad de formas tales como animales cuadrúpedos con corazas dorsales y ventrales (por ejemplo, los aetosaurios y erpetosúquios que medían de 1-6m), grandes carnívoros con una hilera de placas dorsales articuladas (por ejemplo, los raiúsúquidos que medían de 3-8m), predadores de pequeño y mediano tamaño con placas dorsales (por ejemplo,

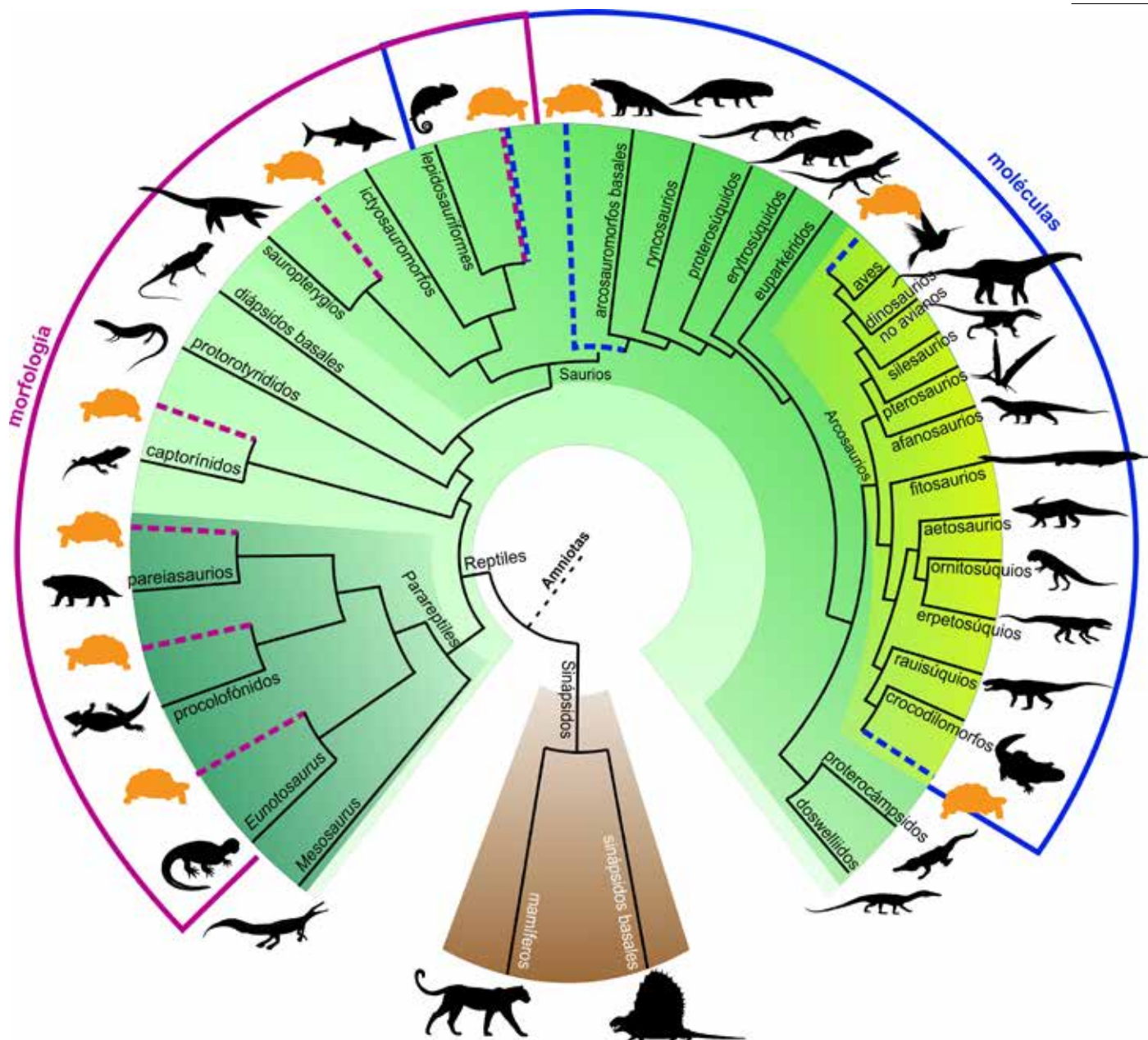
los gracilisúquidos que medían de 0,5-1,5m), formas bípedas facultativas/opcionales, con quijadas cortas y raras (por ejemplo, los ornitosúquidos) y grandes cuadrúpedos semiacuáticos con hocicos largos y placas articuladas dorsales y ventrales (por ejemplo, los fitosaurios). La mayoría de los arcosaurios basales eran formas carnívoras, y solo los aetosaurios eran formas herbívoras u omnívoras.

A pesar de su diversidad y abundancia durante el Triásico, todos los grupos de arcosaurios basales (excepto los ancestros de los cocodrilos actuales) solo vivieron durante unos 50Ma, y se extinguieron a fines del Triásico. Hasta el momento, las razones de su desaparición no son claras, aunque algunos paleontólogos señalan que la probable competencia con los dinosaurios más antiguos por los nichos ecológicos, los cambios climáticos de finales del Triásico, o ambos, podrían haber causado la extinción de estos grupos en uno o dos eventos consecutivos. En este sentido, análisis paleobiológicos de las diversas especies de arcosaurios basales, que están siendo llevados a cabo por paleontólogos y paleontólogas de la Argentina y de otros países, tienen como objetivo conocer más sobre los roles ecológicos de estos reptiles (por ejemplo, ¿qué comían?, ¿cómo se desplazaban?, ¿cómo crecían?, ¿tenían cuidados parentales?, entre otros) y de esta forma poder explicar ciertas incertidumbres como la de su extinción.

El otro grupo de reptiles continentales en que haremos foco son las tortugas. Estos reptiles son un grupo muy peculiar de amniotas reconocidos fácilmente por



Reconstrucción de la Formación Los Colorados con su diversa fauna de arcosaurios basales, tortugas, dinosaurios prosaurópodos y dicinodontes.



Filogenia con las probables posiciones de las tortugas (siluetas anaranjadas) en base a caracteres moleculares (líneas azules) o morfológicos (líneas magenta).

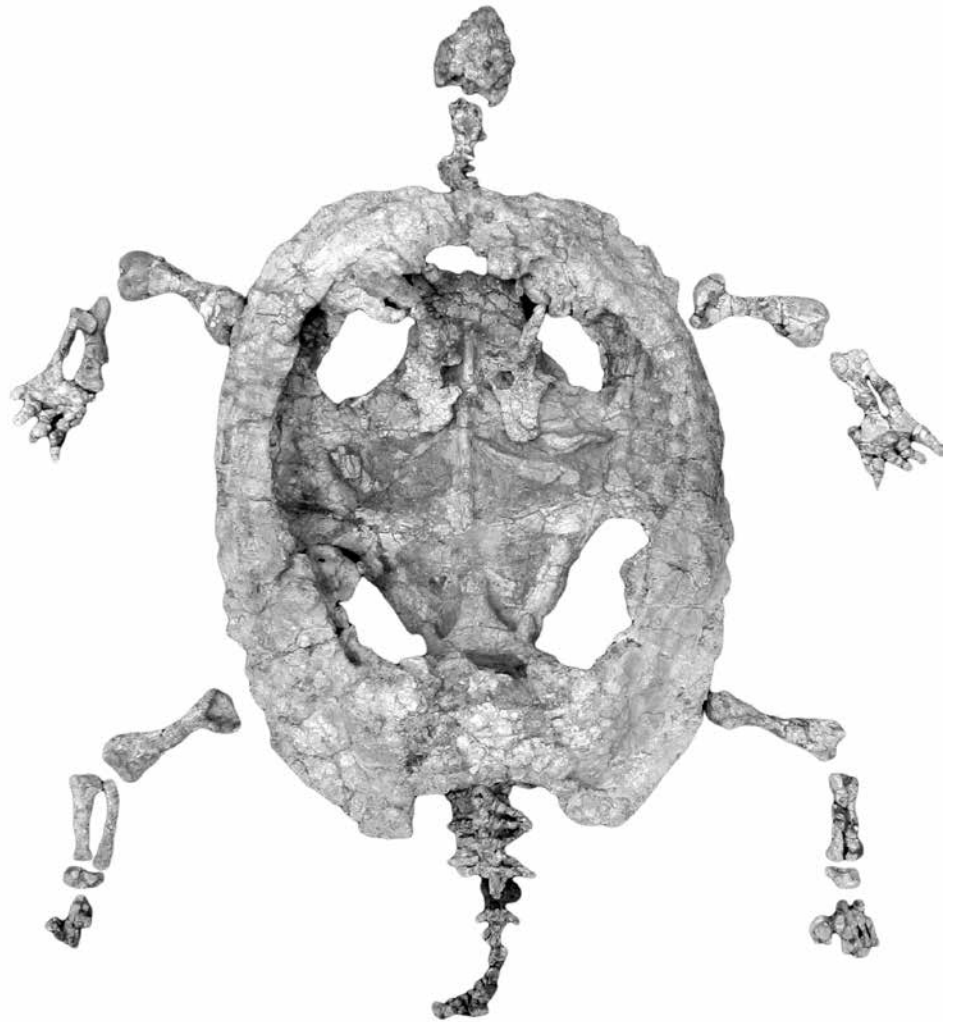
poseer un caparazón dorsal y un plastrón ventral que protege las vísceras. Las tortugas más antiguas se remontan al Triásico Tardío (210Ma) y eran de hábitos terrestres. No bien aparecen en el registro fósil, las tortugas se encuentran en diferentes regiones remotas de lo que era en aquel entonces el supercontinente Pangea. Se encontraron en lo que hoy es Alemania, Polonia, Estados Unidos, Groenlandia, Tailandia y Argentina. En la Argentina se conocen dos especies de tortugas del Triásico, las únicas de esa edad encontradas en el actual hemisferio sur.

Debido a la presencia del caparazón, que implica cambios notorios en su anatomía general y que enmascara sus relaciones de parentesco con otros grupos de amniotas, el origen de las tortugas es uno de los temas más controvertido en la evolución de los amniotas. Se las ha

vinculado con casi todos los principales linajes de reptiles, tanto extinguidos como vivientes. Por características anatómicas tales como la presencia de cráneos sin fenestras (ventanas) temporales, se ha relacionado a las tortugas con grupos extinguidos de reptiles como procolofonidos, pareiasaurios y captorinidos. Por otro lado, otras filogenias morfológicas han vinculado a las tortugas con distintos grupos extinguidos de reptiles como los sauropterygios o Eumotosaurius. Con el advenimiento de las filogenias moleculares, también surgieron diversas hipótesis. Entre las más frecuentes se encuentran aquellas que sugieren que las tortugas estarían relacionadas con los arcosaurios basales (como los cocodrilos) y con los lepidosaurios (grupo que incluye a los lagartos, serpientes, tuataras, entre otros actuales, y a los mosasaurios del



Cráneo del arcosaurio pseudosuquio *Riojasuchus tenuisiceps*. Formación Los Colorados, La Rioja.



Tortuga *Palaeochersis talampayensis*.
Formación Los Colorados, La Rioja.

Cretácico). Lo cierto es que, hasta el momento, no existe consenso sobre el origen de las tortugas y sus relaciones. Por lo tanto, el estudio de las tortugas y otros reptiles del Triásico puede proveer en un futuro información clave para comprender con mayor certeza el origen de este grupo tan peculiar de amniotas.


Los arcosaurios basales más antiguos de la Argentina fueron hallados en la formación geológica Chañares, la cual tiene una antigüedad de al menos unos 236Ma. Por

el contrario, las tortugas más antiguas del país provienen de la formación geológica Los Colorados (210Ma), donde también convivían con diversos grupos de arcosaurios basales, entre otros reptiles. Pero una gran diferencia entre los arcosaurios basales (excepto el linaje que conduce a los cocodrilos) y las tortugas es que estas no se extinguieron a fines del Triásico, sino que su linaje se diversificó durante el Mesozoico, tanto en el número de especies como también en los diferentes ambientes que conquis-

taron (terrestre, agua dulce y marino), llegando hasta la actualidad.

Las extinciones masivas y las tortugas y arcosaurios basales

La historia de la vida en la Tierra fue marcada e influida por las extinciones en masa (que afectan a numerosos tipos diferentes de organismos en diferentes ecosistemas en un corto período de tiempo). Se reconocen cinco grandes extinciones: la del límite Ordovícico-Silúrico (440Ma), la del Devónico (365Ma), la del límite Permo-Triásico (250Ma), la del límite Triásico-Jurásico (200Ma) y la del Cretácico-Paleógeno (66Ma) (ver Ros-Franch S, Echevarría J, Damborenea S y Manceñido M, 2021, 'De extinción en extinción', CIENCIA HOY, 29, 171: 39-44). La historia evolutiva de los reptiles no escapa a la influencia de estas grandes extinciones. La extinción masiva del Pérmico-Triásico fue la más grande que se registró en el planeta, e involucró a aproximadamente el 95% de la vida marina. Esta extinción dejó numerosos nichos ecológicos en el continente que explotaron los arcosaurios basales,

que como lo hemos visto, se diversificaron. A su vez, la extinción ocurrida a fines del Triásico diezmo a los arcosaurios basales, dejando nichos ecológicos vacíos, que en este caso explotaron principalmente los dinosaurios. Por su lado, la extinción del Cretácico-Paleógeno afectó enormemente a dinosaurios no avianos, reptiles marinos y reptiles voladores, y produjo su desaparición. Por lo tanto, de la gran diversidad de reptiles presentes en el Triásico continental sobreviven hasta la actualidad solo los cocodrilos, las tortugas, los escamosos (lagartos y serpientes) y un particular grupo de dinosaurios, las aves. Todos estos grupos son los grandes sobrevivientes de las dos grandes extinciones, la del Triásico-Jurásico y la del Cretácico-Paleógeno. Sin embargo, en el presente numerosas especies de estos reptiles están enfrentando nuevos peligros de extinción. Por ejemplo, 333 especies de estos reptiles se encuentran en peligro crítico, 577 especies están en peligro y 548 especies son vulnerables, según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por su sigla en inglés). Es en este contexto que algunos investigadores sostienen que estamos en presencia de la sexta gran extinción masiva del Fanerozoico (Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico), influenciada por la acción directa e indirecta del hombre. 

LECTURAS SUGERIDAS

BENEDETTO JL, 2019, 'El sistema Triásico y el inicio de la ruptura de Pangea', en *El continente de Gondwana a través del tiempo*, Córdoba, Academia Nacional de las Ciencias, pp. 317-345.

DESOJO JB & EZCURRA MD, 2016, 'Triassic pseudosuchian archosaurs of South America', *Contribuciones del MACN*, 6: 57-66.

DESOJO JB, VON BACZKO MB, TABORDA JRA y BONA P, 2018, 'Paleontología

virtual: un viaje tridimensional al pasado de los cocodrilos', *Museo*, 30: 67-74.

JOYCE WG, 2017, 'A review of the fossil record of basal Mesozoic turtles', *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 58: 65-113.

STERLI J, DE LA FUENTE MS & ROUGIER GW, 2007, 'Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina', *Palaentographica Abteilung A*, 281: 1-61.



Julia B Desojo

Doctora en ciencias biológicas, UBA.
Jefa de trabajos prácticos, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.

Investigadora principal del Conicet en el Museo de La Plata.

Vicepresidenta de la Asociación Paleontológica Argentina.

julideso@fcnym.unlp.edu.ar



Juliana Sterli

Doctora en ciencias naturales, UNLP.

Investigadora independiente del Conicet en el Museo Paleontológico Egidio Feruglio de Trelew.

Presidenta de la Asociación Paleontológica Argentina.

jsterli@mef.org.ar



Lucas Fiorelli

Doctor en ciencias geológicas, UNC.

Investigador adjunto del Conicet.

lucasfiorelli@gmail.com