

La evolución de los lepidosaurios

Lagartos, serpientes y esfenodontes integran el grupo de los lepidosaurios, cuyo origen se retrotrae más allá de los dinosaurios.

La evolución de los lepidosaurios en el hemisferio septentrional tuvo un curso distinto del seguido en el austral

Sebastián Apesteguía

Las aves se inscriben entre los dinosaurios. Y los dinosaurios entre los reptiles. Considerados en su conjunto, los reptiles integran el grupo que aporta mayor diversidad a los vertebrados terrestres. Existen unas 15.400 especies vivas y numerosísimas fósiles.

Entre los reptiles vivos, son los lepidosaurios uno de los grupos más amplios. Por su anatomía pertenecen

al tipo de reptiles diápsidos, cuyos cráneos poseen dos barras óseas y dos ventanas a cada lado para el paso de la musculatura masticatoria. La historia de los lepidosaurios se puede rastrear hasta principios del Triásico, hace unos 250 millones de años, cuando los seres vivos empezaban a reponerse de uno de los episodios de extinción más terribles, el de la transición del Pérmico al Triásico.

Antes de que los dinosaurios se adueñaran de los ecosistemas terrestres, los lepidosaurios ya iban poblando el antiguo supercontinente de Pangea, donde se incrementó la diversidad de sus especies y la amplitud de sus adaptaciones y rasgos anatómicos. El linaje de los lepidosaurios proviene de precursores paleozoicos, entre los que hubo formas corredoras, como *Paliguana* y *Saurosternon*, y planeadoras, como *Kuehneosaurus* e *Icarosaurus*. Sin embargo, los hitos principales de la historia de los lepidosaurios tuvieron lugar con posterioridad a la extinción permo-triásica, a principios de la era Mesozoica coincidió con el origen de mamíferos, dinosaurios y tortugas (el Mesozoico abarcó desde hace 65 hasta hace unos 250 millones de años).

Los Lepidosauria se dividen en dos linajes principales: los esfenodontes o Sphenodontia, muy numerosos entre el Triásico y mediados de la era Mesozoica, y los escamados o Squamata, los lagartos y serpientes, cuyo

1. LOS PRIOESFENODONTES, lepidosaurios de un metro de largo, vivieron en la Patagonia argentina durante los inicios del Cretácico Tardío. Como su pariente el tuatara de Nueva Zelanda, poseían un pico cortante e hileras dentarias dobles en el paladar.



2. LOS AMNIOTAS, los vertebrados mejor adaptados a la vida terrestre, nos dividimos por parentesco en varios grupos naturales; los principales, los sinápsidos (que incluyen a los mamíferos) y los reptiles. Entre los reptiles la mayor división se da entre los anápsidos y los diápsidos, que a su vez se dividen en arcosaurios (cocodrilos y dinosaurios) y los lepidosaurios (esfenodontes y escamados).

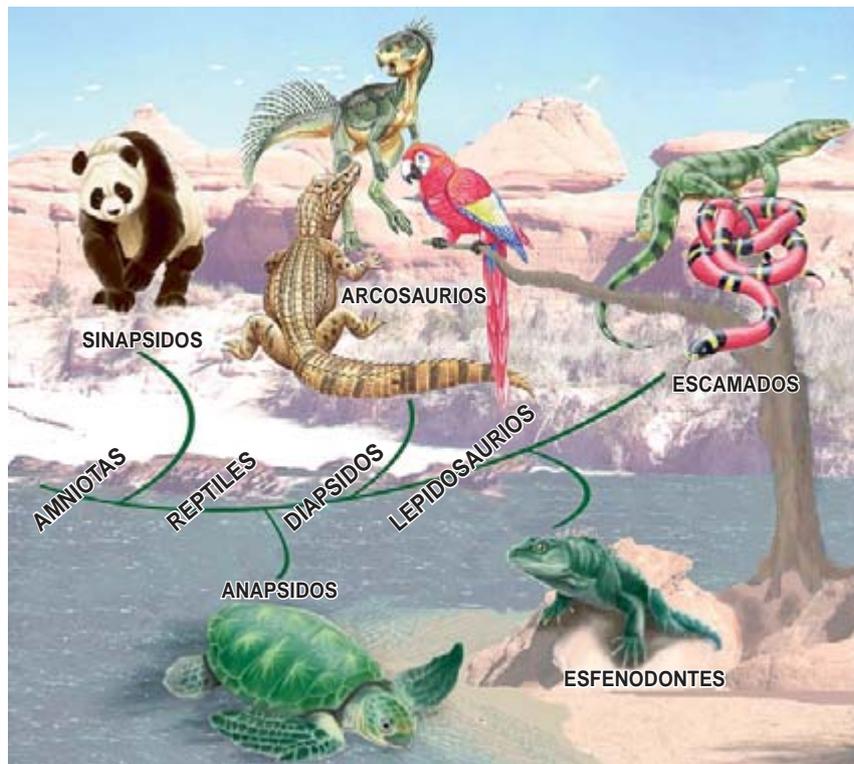
registro fósil se inicia a principios del Jurásico y abarca desde entonces parte sustantiva de los vertebrados terrestres.

Esfenodontes

Los esfenodontes constituyen un grupo de reptiles de aspecto primitivo, emparentados con los lagartos. Se originaron durante el período Triásico, a comienzos de la “era de los Dinosaurios”, hace unos 240 millones de años. Sólo sobrevive el “tuatara” (*Sphenodon*), en reducido número y con dos especies, *S. punctatus* y *S. guntheri*, restringidas al archipiélago de Nueva Zelanda. Por su carácter de “fósil viviente” y su anatomía poco especializada constituye la referencia obligada en anatomía comparada de los reptiles, en filogenia y en evolución inicial de los reptiles diápsidos.

Los esfenodontes abundaron en número y diversidad específica durante los períodos inicial y medio del Mesozoico. Sus restos fósiles se han hallado en rocas del Triásico Medio (hace entre unos 230 y 245 millones de años) al Jurásico Temprano (hace entre unos 175 y 200 millones de años) de diversas regiones del mundo (Gran Bretaña, China, América del Norte, Brasil, etcétera). Durante ese lapso, los esfenodontes, de un tamaño que rara vez superaba los veinte centímetros, se hicieron comunes entre la fauna de vertebrados continentales. La variedad de sus denticiones y mandíbulas permite concederles distintos hábitos alimentarios: insectívoros, carnívoros, piscívoros, herbívoros o frugívoros. Unos poseían escudos óseos; otros presentaban cuerpos alargados para la natación y hocicos angostos para la pesca.

El registro fósil se torna escaso en las rocas del Jurásico Tardío (hace



unos 145-161 millones de años) y sobre todo en las del Cretácico Temprano (hace unos 100-145 millones de años). Los hallazgos se reducen a unos pocos restos aislados, lo mismo en Gondwana (África) que en Laurasia (América del Norte, Europa).

Parece que la expansión a comienzos del Cretácico de los escamados, es decir, los verdaderos lagartos y las serpientes actuales, guardó relación con la reducción de la diversidad y la abundancia numérica de los esfenodontes del hemisferio norte, que condujo a la extinción del grupo en esa región. Créase que idéntico fenómeno se repitió en el hemisferio austral, pues no se conocían restos de esfenodontes en el registro fósil desde fines del Cretácico Temprano hasta su reaparición en materiales casi contemporáneos a nuestra época provenientes de Nueva Zelanda.

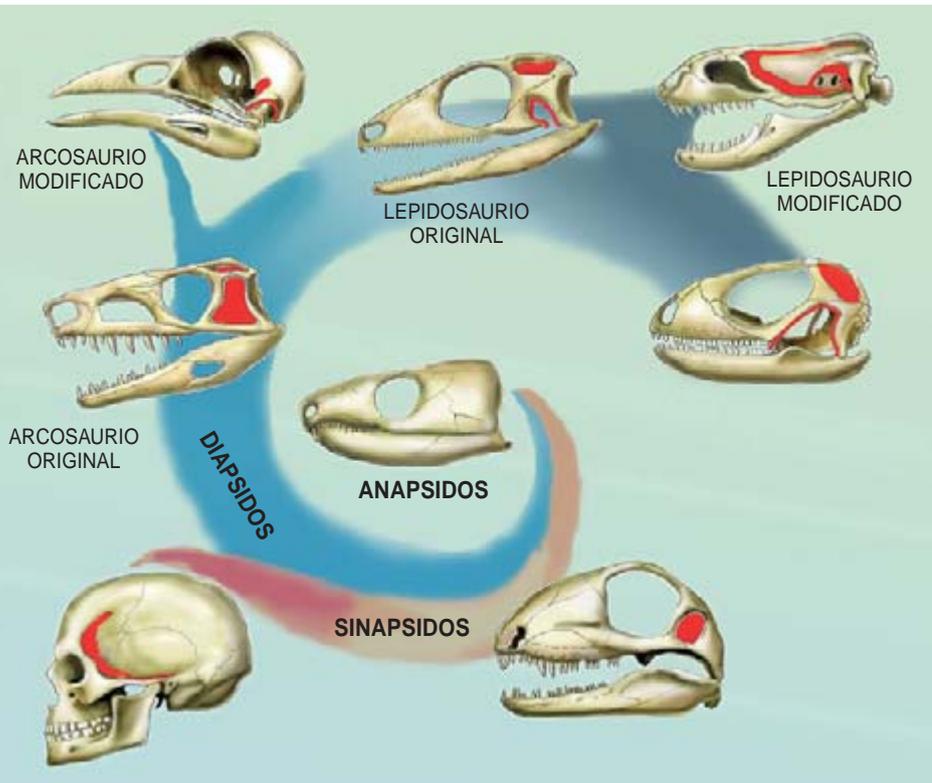
Priosphenodon

Así estaban las cosas hasta que se halló un buen número de grandes esfenodontes en La Buitrera, yacimiento fosilífero del noroeste de la Patagonia. Desenterré esqueletos completos en 1999, en el marco de un proyecto dirigido por Fernando E. Novas sobre las rocas de la Formación Candeleros, un afloramiento geológico de principios del Cretácico

Superior (hace unos 65-100 millones de años). Fueron los primeros registros mundiales del grupo para el Cretácico Superior. Se cubría así en parte un extenso hiato evolutivo. Se han recuperado ya decenas de especímenes, muchos de ellos en óptimo estado de conservación, con individuos de distintas edades.

En nuestros días, los rojos paredones de La Buitrera cortan la estepa patagónica mostrándonos finas capas de arena consolidada, depositadas allí por antiguos ríos, que recorrieron esa parte de Sudamérica durante los inicios del Cretácico Superior, hace unos 90 millones de años. Tras surcar una pradera, fluían hacia el Pacífico; la cordillera de los Andes aún no existía. Los esfenodontes deambulaban entonces a la sombra de los mayores dinosaurios conocidos, así el carnívoro *Giganotosaurus*, de 14 metros de largo y dientes como puñales, y titanosaurios primitivos, gigantes herbívoros emparentados con el *Brachiosaurus*.

Otros integrantes de la misma fauna, aunque más pequeños, eran los araripesuquios, cocodrilos terrestres del tamaño de una iguana, omnívoros, con grandes dientes caniniformes; los orificios nasales en la parte frontal de un largo hocico les daban un aspecto algo zorruno. Serpientes



3. LA ESTRUCTURA CRANEANA permite reconocer relaciones de parentesco entre los vertebrados terrestres, aunque medien modificaciones adaptativas notables. Los sinápsidos presentan un puente en la región temporal, que limita una abertura (*abajo, derecha, en rojo*) difícil de ver en humanos (*abajo, izquierda*). El cráneo homogéneo de los reptiles anápsidos (*centro*) se contrapone a las dos barras de los diápsidos, que bordean ventanas para el paso de musculatura (*centro, izquierda*). Ya los primeros lepidosaurios mostraban una barra inferior incompleta (*arriba, centro*), que se altera considerablemente en los escamados (*arriba, derecha*).

terrestres, con minúsculos restos de patas, y pequeños y veloces dinosaurios carnívoros acechaban a los abundantes mamíferos driolestoideos, con cráneos de apenas cuatro centímetros. En las orillas de lagunas, tortugas acuáticas emparentadas con la actual *Acantochelys* se alimentaban de peces, entre los que destacaban los dipnoos o peces pulmonados.

Priosphenodon posee un cráneo compacto y triangular, con un agudo pico frontal y dientes pequeños y triangulares dispuestos muy apretadamente, lo que le valió ese nombre, que proviene de tres palabras griegas: sierra-cuña-diente. Su dentición y los indicios de movimientos mandibulares hacia delante y atrás (propalinalidad) permiten suponer una dieta herbívora. Aunque con cautela: el único lepidosaurio propalinal de nuestros días, el tuatara, es carnívoro.

Los esfenodontes de La Buitrera se cuentan entre los mayores del mundo: más de un metro de longitud y su cráneo de 15 centímetros; pensemos que los pleurosaurios y los safeosaurios, esfenodontes marinos de picos aguzados y estilizados cuerpos, poseen cráneos que sólo rondan los 10 centímetros. La masa corporal de *Priosphenodon* contrasta con la acostumbrada en la mayoría de los esfenodontes conocidos, que no superen los 20 centímetros de longitud.

Los restos de esfenodontes hallados en La Buitrera llenan un vacío en el registro fósil entre los restos fragmentarios de principios del Cretácico y el tuatara vivo de Nueva Zelanda. Además, favorecen la hipótesis de que la supervivencia de esfenodontes en ese archipiélago del océano Pacífico forma parte de la historia y distribución de un extenso grupo de reptiles que habitaba el su-

percontinente Gondwana. Hipótesis respaldada también por los fósiles encontrados por Trevor Worthy, de Paleofaunal Surveys, en el Mioceno de Nueva Zelanda.

La historia del grupo en Gondwana merece particular atención. Si bien se repartieron en el Triásico por todo el mundo, los linajes de esfenodontes fueron ramificándose en distintas especies a lo largo del Jurásico y Cretácico Temprano, con el progreso de la fragmentación de Pangea en Gondwana y Laurasia. Ello explica la presencia de esfenodontes en el Jurásico y Cretácico Temprano de América del Norte y Europa, y en el Pleistoceno de Nueva Zelanda. Los eilenodontes, linaje al que pertenece *Priosphenodon*, provienen de rocas del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Estados Unidos y, por último, del Cretácico Superior de Patagonia.

La búsqueda de materiales de esfenodontes en sedimentos de fines del Cretácico Superior (hace 67 millones de años) permitió al autor hallar restos en dos localidades patagónicas más, que ratificaron la supervivencia de los esfenodontes en Patagonia al menos hasta las postrimerías del Cretácico.

Su casi total ausencia en el registro fósil terciario y su supervivencia limitada a las islas de Nueva Zelanda nos llevan a suponer que los esfenodontes fueron una de las víctimas de la extinción de fines del Cretácico, la misma que eliminó a los dinosaurios no avianos. Debió de causar una extrema mortandad de estos lepidosaurios. Su supervivencia habría estado ligada, nuevamente, a la plasticidad evolutiva del grupo, cuyo representante actual demuestra una inusual tolerancia a las zonas frías: se siente cómodo a unos 12 grados centígrados, temperatura que la actividad de otros lepidosaurios no tolera.

Sphenodon cuenta con la barra temporal inferior completa, adaptación propia de esfenodontes avanzados. Este puente óseo, que conecta la región del cráneo donde el hueso cuadrado de la mandíbula se articula con el hueso yugal, refuerza la región, de modo que pueda aplicarse un corte más poderoso y se posibilite su masticación propalinal característica. En esa operación se requiere un cráneo

4. EL SUPERCONTINENTE PANGEA (*arriba*) se formó entre fines de la Era Paleozoica y principios de la Mesozoica. Lo conformaban casi todos los continentes. En aquel tiempo, los primeros lepidosauromorfos planeadores, el *Icarosaurus* (*arriba, derecha*) por ejemplo, habían originado los primeros lepidosaurios, que se distribuyeron por todo el mundo. Los círculos verdes representan hallazgos triásicos de esfenodontes clevosaurios. Al disgregarse Pangea en un megacontinente al norte y otro al sur durante el Jurásico (*abajo*), ambas masas continentales se llevarían representantes de varios linajes. Se indican con círculos verdes (esfenodontes clevosaurios y safeosaurios), violetas (esfenodontes opistodontes y esfenodontinos), amarillos (escamados iguanios), rojos (escamados escincomorfos) y azules (escamados anguimorfos), para un lapso entre el Jurásico Temprano y el Medio.

rígido, pues la mandíbula se desliza adelante y atrás encarrilada entre los huesos maxilar y palatino. En algunos linajes de esfenodontes se logró mediante el desarrollo de la barra temporal inferior (esfenodontinos); en otros, mediante una expansión de la barra superior (eilenodontinos).

Escamados

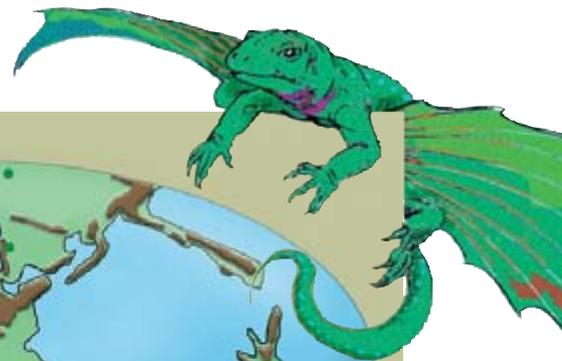
Los escamados agrupan lagartos y serpientes. Se encuentran hoy representados por unas seis mil especies, repartidas en seis tipos principales: iguanios (agamas, camaleones e iguánidos), escincomorfos (paramacelódidos, cordiloideos, escincoideos, lacertoideos y teioideos), anguimorfos (anguioideos, varanoideos, monstrosaurios y mosasauroides), gecos, anfibenas, dibámidos y serpientes. Se debate si estas últimas deben ser incluidas o no en uno de los grupos mencionados.

Dotados de un cráneo con una articulación entre los huesos frontales y parietales, la articulación mesocinética, los escamados poseen una notable movilidad del hueso cuadrado (estreptostilia) en el que se articula la mandíbula. Los machos portan un par de hemipenes, un rasgo de peso en la sistemática del grupo. Aunque ovíparos en su mayoría, abunda también entre ellos el ovoviviparismo (la hembra retiene los huevos y pare vivas a sus crías).

240 millones de años



140 millones de años



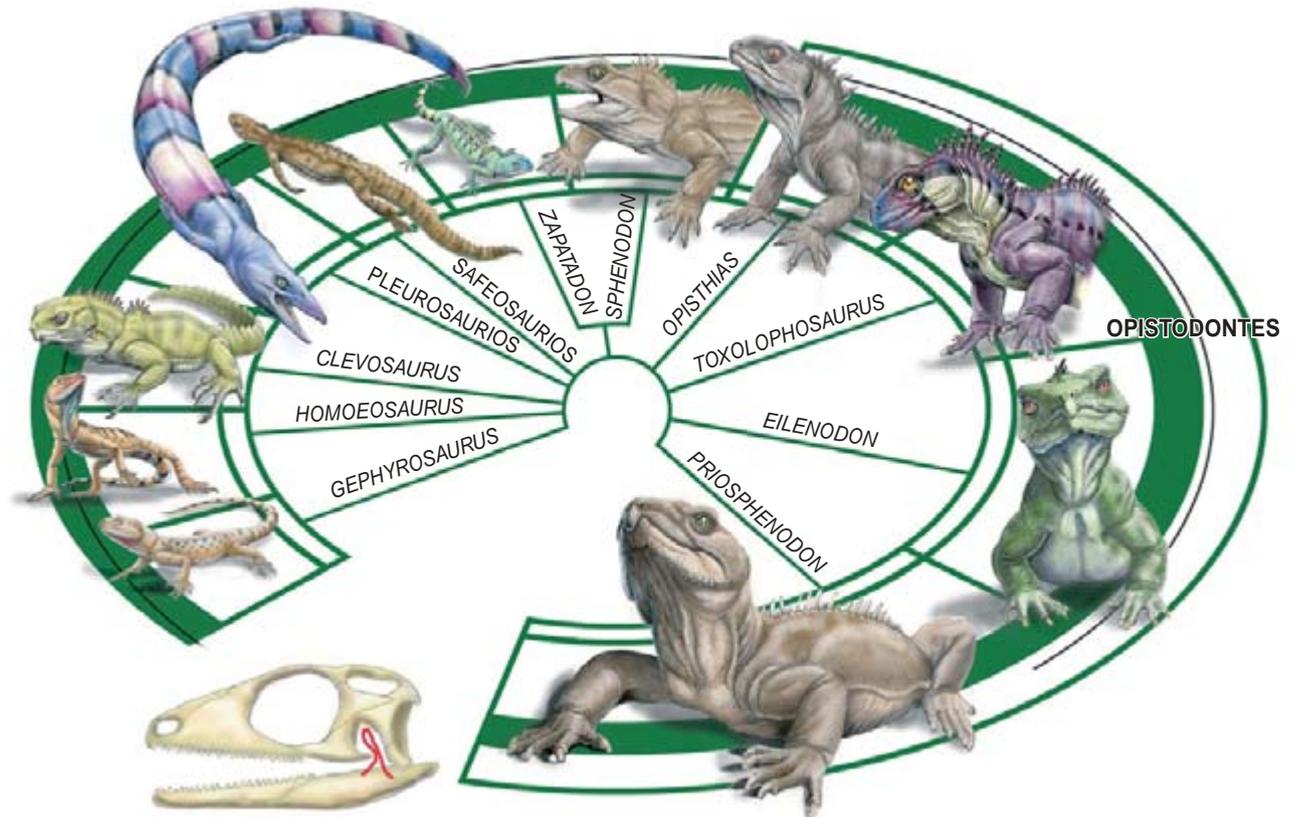
Hacia fines del Triásico, los primeros escamados se habían distribuido por Pangea. Sus formas más primitivas, o basales, se hallaban diversificadas en ambos hemisferios cuando se produjo la disgregación de Laurasia y Gondwana. Restos de escamados con características muy primitivas se han hallado en Brasil (*Olindalacerta, Tijubina*), México (*Huehuecuetzpalli*), Estados Unidos (*Schilleria*), España (*Scandensia*) y Baviera (*Bavarisaurus, Eichstaettisaurus*). Los fósiles más antiguos provienen del Jurásico Inferior de la India (*Barathagama*). Con excepción de los iguanios, los demás grupos de escamados han exhibido a lo largo de la evolución una recurrente tendencia al alargamiento del cuerpo y la pérdida de extremidades, por lo que resulta difícil saber cuándo se originaron las serpientes. Antes de que terminase el Jurásico y se produjera la fragmentación de Pangea, los escamados se habían diferenciado en al menos tres grupos: los iguanios, los escincomorfos y los anguimorfos, que se distribuyeron

por un mundo casi desprovisto de barreras marinas.

Lagartos iguanios

Se admite que los iguanios constituyen el grupo más primitivo de escamados vivos. De origen controvertido, el reciente descubrimiento de *Barathagama rebbanensis* en el Jurásico Temprano de India y la amplia distribución actual de los iguanios en el hemisferio sur respaldan, con todo, una procedencia gondwánica (o al menos de la región sur de Pangea). Los iguanios incluyen formas hoy muy repartidas por el Viejo Mundo (agamas), algunas de filiación más claramente gondwánica (camaleones) y otras sobre todo sudamericanas (iguánidos); estas últimas alcanzaron tardíamente Centroamérica y Norteamérica. Los iguánidos de Madagascar (oplurinos) se hallarían en su área de distribución original desde los tiempos de la Gondwana Mayor (la parte extraafricana del supercontinente Gondwana).

Aunque los iguanios capturan sus presas con la lengua, han desarrollado



5. LOS ESFENODONTES son uno de los principales grupos de lepidosaurios. Si bien están hoy sólo representados por el tuatara (*Sphenodon*) de Nueva Zelanda, fueron muy diversos y variados durante la era Mesozoica; se conocen formas nadadoras y terrestres, pequeñas y grandes. Créase antaño que muchas características de *Sphenodon* eran comunes en los lepidosaurios primitivos y propias de los esfenodontes (*dentición acrodonte, barra temporal inferior completa*), pero el registro fósil ha enseñado que los esfenodontes originales no las poseían.

diversos tipos dentarios. Los más primitivos son de dentición pleurodonte, es decir, las piezas se apoyan en un surco en la cara interna de las mandíbulas; otros, de dentición acrodonte, con los dientes adheridos al hueso mismo de la mandíbula, como ocurre en los esfenodontes avanzados. En el hombre, los dientes se encuentran implantados en las mandíbulas (tecodontes). Dado que en los esfenodontes primitivos hay dientes en posición pleurodonte, es posible que en los escamados sea esa la condición original y la acrodontia desarrollada por algunos iguanios se deba a una adaptación secundaria de agamas y camaleones. En algunas agamas puede haber una combinación de ambas denticiones.

Los iguánidos, iguanios pleurodotes, comprenden especies insectívoras (primitivas) y especies herbívoras terrestres, arborícolas y semimarinas. Entre los diversos linajes de iguánidos se incluyen los basiliscinos, los iguaninos, los esceloporinos, los crotafitinos, los tropidurinos, los oplurinos, los morunasaurios y los anoloideos. No podemos determinar si los iguánidos actuales conforman un grupo natural, si descienden de un precursor común. La dentición

pleurodonte por la que se les reúne en un grupo, podría representar sólo la conservación de un carácter desde los primeros lepidosaurios y no una innovación.

Los basiliscinos, de América central y del sur, presentan una cabeza crestada; algunos pueden correr bípedos sobre el agua. Los iguaninos se desenvuelven en hábitats muy dispares, de los desiertos a las selvas de la América tropical y las islas Fidji; poseen cortas lenguas y largas colas, así como un abundante colorido y ornamentación, que incluye crestas, placas e hileras de escamas redondeadas. Aunque de dieta herbívora, los juveniles pueden alimentarse también de insectos.

Los esceloporinos (o frinosomátidos) son terrestres, a menudo de cuerpo achatado y ovíparos, y habitan en Centroamérica y Norteamérica hasta el sur de Canadá. Los crotafitinos, pequeños lagartos depredadores de

los roquedales del sur de Norteamérica y norte de México, emiten sonidos y corren a dos patas entre las rocas.

Los tropidurinos son lagartos de tamaño entre pequeño y mediano que pueblan Sudamérica, incluidas la Tierra del Fuego, las islas Galápagos y el Caribe. En general, presentan una variada ornamentación, a veces con colas espinosas o crestados. Sus exhibiciones territoriales o sexuales se atienen a un comportamiento estereotipado. Los hay insectívoros, omnívoros y hasta herbívoros. Aunque la mayoría son ovíparos, también los hay vivíparos; las crías permanecen cerca de los padres.

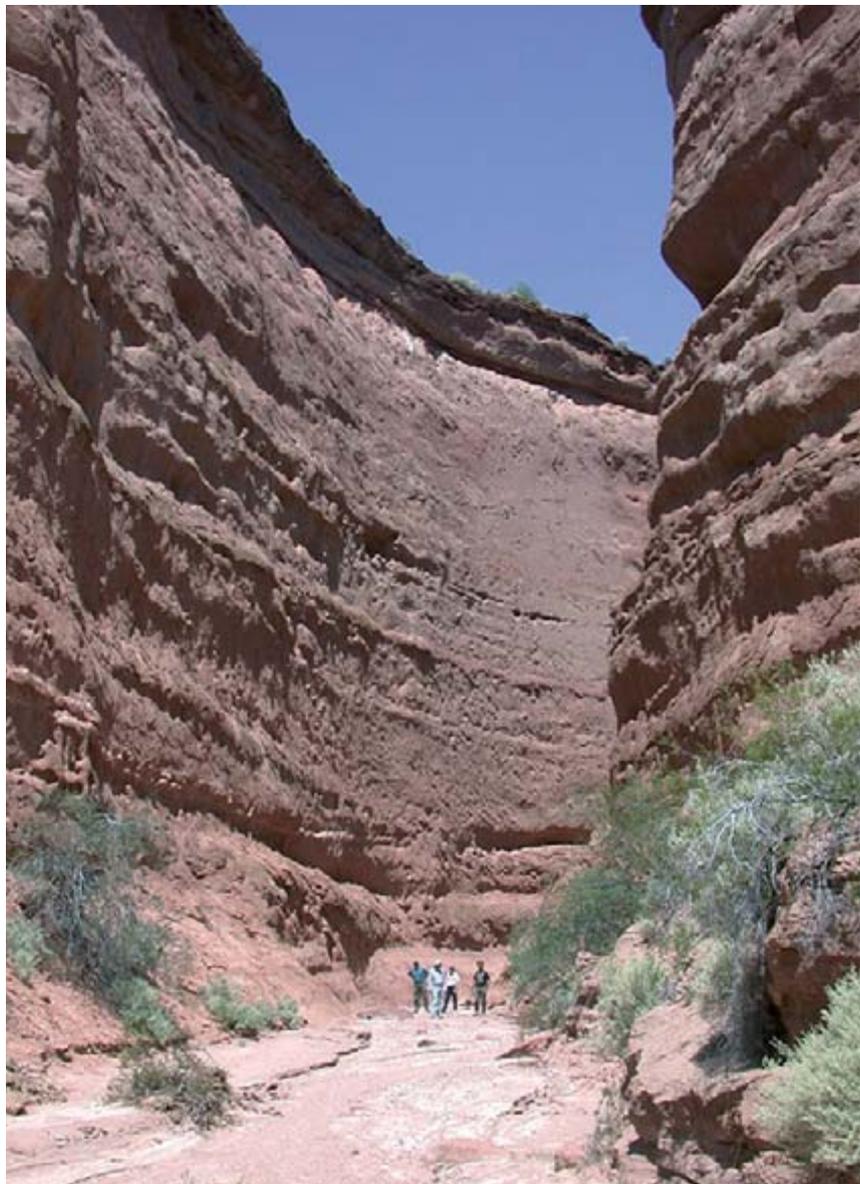
Los oplurinos son lagartos ovíparos de Madagascar y las islas Comoro, algunos de colas espinosas, que miden entre 20 y 40 cm de longitud. Los morunasaurios (u hoplocércidos) son pequeños lagartos insectívoros nocturnos de las selvas de Sudamé-



6. "LA BUITRERA" es un yacimiento fosilífero del norte de la provincia de Río Negro, Argentina, donde trabaja el autor desde 1999. Sus altos paredones morados, donde anidan los "jotes" o buitres, son depósitos de un viejo río que desembocaba en el Pacífico antes de que existiera la cordillera de los Andes.

rica y Centroamérica. Los anoloides integran un grupo de lagartos ovíparos, mayormente insectívoros, de Sudamérica, que han invadido el Caribe y el sur de Norteamérica. Incluyen formas arborícolas y gráciles como los anolis, mientras que los matuastos son terrestres y robustos.

Entre los iguanios acrodontes se encuentran las agamas y los camaleones. Las agamas incluyen lagartos terrestres y diurnos de tamaño mediano a grande, en general ovíparos y con llamativas adaptaciones, como las alas membranosas del *Draco* de Indonesia, el collar desplegable del *Chlamydosaurus* australiano o las grandes espinas del *Moloch*. Algunos de ellos pierden la cola como una estrategia de distracción. El corte se produce en la zona entre dos vértebras, mientras que en otros lagartos se produce por la quebradura





7. UNA PEQUEÑA LAGARTIJA iguánida tropidurina del género *Liolaemus* se asoma por una hendidura en la roca rojiza cretácica de “La Buitrera”.

de una vértebra. Puede parecer una diferencia nimia, pero indica que esas adaptaciones han tenido orígenes independientes, que no se han heredado de un ancestro común. Aunque insectívoros en su mayoría, hay agámidos herbívoros (*Uromastyx*).

Los camaleones, cazadores acrodontes, han adquirido una capacidad mimética arquetípica. Exhiben una amplia movilidad ocular que les permite una visión estereoscópica en el momento de disparar su lengua pegajosa para cazar.

Lagartos escincomorfos

Los escincomorfos constituyen un grupo extenso de lagartos estilizados, de dentición pleurodonte, a menudo acorazados, de huesos parietales fusionados y orificio pineal situado entre la articulación móvil de los huesos craneanos frontal y parietal. Su amplio registro fósil incluye formas del

Jurásico Medio de Kirtlington, Inglaterra, y del Jurásico Superior de Guimarota, Portugal, de Solnhoffen, Baviera, de Kazajstán y de Estados Unidos. Para el Cretácico Inferior, se los ha registrado en la región de Purbeck, Inglaterra, en Las Hoyas, España, en Höövör, Mongolia y en las formaciones Cloverly y Antlers de Estados Unidos.

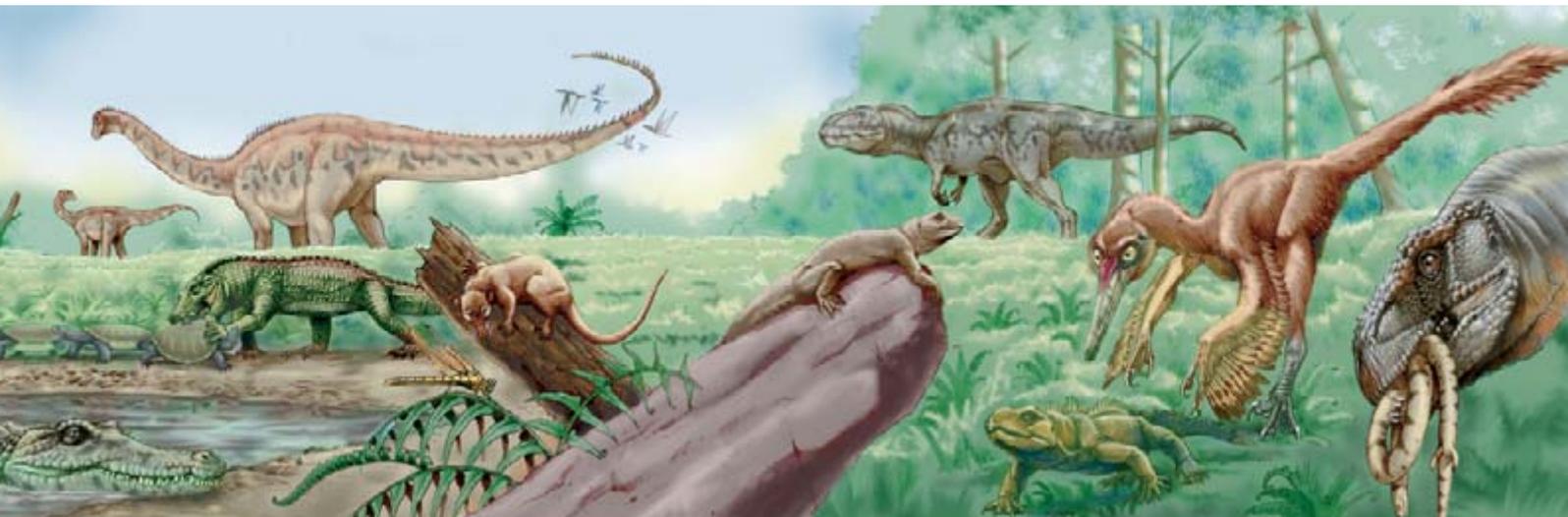
Entre el Cretácico Inferior y el Superior se asiste a un importante cambio faunístico. Un número elevado de especies asiáticas —mamíferos, dinosaurios y lagartos— entran en América del Norte por Beringia. Tras la invasión los esfenodontes norteamericanos terminan por extinguirse. Entre los escincomorfos del nuevo conjunto, se han registrado para

comienzos del Cretácico Superior los teioideos *Dicothodon*, *Bicuspidon* y *Harmodontosaurus*, así como el escincoideo *Dimekodontosaurus* y los cordiloideos *Pseudosaurillus* y *Bothriagenys*. Excepto los paramacelódidos, todos los grandes grupos de escincomorfos (cordiloideos, escincoideos, lacertoideos y teioideos) están representados hoy.

A los paramacelódidos, lagartos de placas rectangulares, se les adscribe a la primera radiación de escincomorfos. Albergan formas del Jurásico Tardío de América del Norte y Asia (*Sharovisaurus* y *Mimobecklesius*) y Cretácico Temprano de Inglaterra y América del Norte (*Paramacelodus*, *Atokasaurus*, *Tepexisaurus*). La presencia de paramacelódidos en África sugiere que evolucionaron antes de la separación de Laurasia y Gondwana.

El grupo de los cordiloideos incluye formas fósiles. Hoy está representado por los cordílicos y los gerrosáuridos. Los cordílicos, robustos lagartos vivíparos de ambientes áridos del África subsahariana, de un tamaño entre pequeño y mediano, son omnívoros u oportunistas; algunos exhiben una tendencia a la reducción de miembros. En el dorso y la cola suelen tener escudos dispuestos en anillos, así como grandes espinas, que faltan en sus parientes, los pequeños ovíparos gerrosáuridos del sur africano y Madagascar. La presencia del cordiloideo *Konkasaurus* en sedimentos del Cretácico más tardío de Madagascar, de hace unos 70 millones de años, sugiere que este grupo tuvo cierta importancia en los ecosistemas terrestres gondwánicos.

8. LOS HALLAZGOS EN LA BUITRERA incluyen docenas de esqueletos de priesfenodontes, junto con restos de serpientes con patas, cocodrilos terrestres, tortugas, diversos dinosaurios y mamíferos.



9. A MEDIADOS DEL CRETACICO, los continentes del hemisferio sur se dispusieron de modo tal, que la Gondwana Mayor (arriba, en rojo), quedó intercomunicada. Los hallazgos representados corresponden al lapso entre el Jurásico Tardío y el Cretácico Medio. Hacia fines del Cretácico Tardío (abajo), América del Norte quedó unida a América del Sur y ésta a la Antártida; las faunas se mezclaron en ambos sentidos (flechas rojas). Al mismo tiempo, las mezclas se dieron también entre las regiones del norte africano, España y el resto de Europa. Los hallazgos se marcan con círculos verdes (esfenodontes clevosaurios y saurosauros), violetas (esfenodontes opistodontes y esfenodontinos), amarillos (escamados iguanios), rojos (escamados escincomorfos) y azules (escamados anguimorfos). Las líneas onduladas representan serpientes.

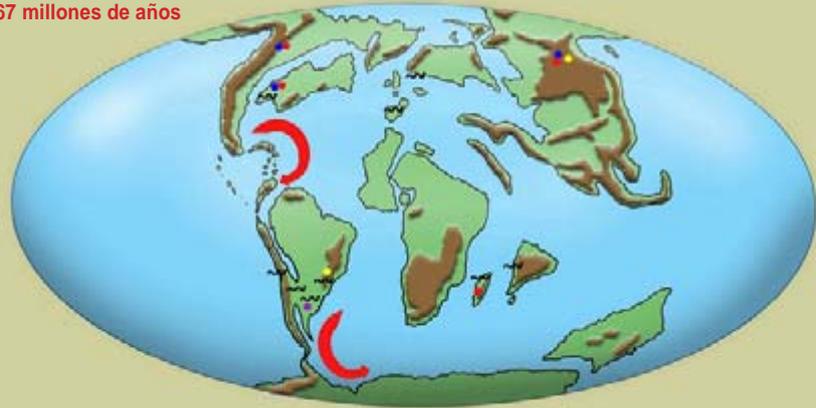
Los escincoideos fósiles se conservan en rocas del Cretácico de Norteamérica (*Dimekodontosaurus*) y Asia (*Hymenosaurus*, *Parmeosaurus*; los eslavoides proceden de Asia (*Eoxanta* y *Slavoia*). Las formas vivas reciben el nombre de escíncidos. De hábitos diurnos, estos lagartos carnívoros conocen una distribución mundial. Sus cráneos, cubiertos de placas, son alargados y algo chatos. Un extenso paladar secundario les permite respirar mientras comen; tienen una lengua ancha y de extremo espinoso, en algunos casos, como el de *Tiliqua*, de color azul. Algunos escíncidos de miembros reducidos representan quizás una reversión del estado ápod.

Ente los lacertoideos están el fósil *Pachygenys*, los lacértidos y los xantúsidos. Los lacértidos son lagartos entre pequeños y medianos, diurnos, del Viejo Mundo. Sus fósiles incluyen diversas formas del Terciario Medio de Europa Central. Responden al estereotipo de lagarto, con una cabeza cónica y cuerpo robusto. Presentan escamas, grandes en la cabeza y en la región ventral, y pequeñas en el dorso. Los xantúsidos son pequeños, nocturnos y vivíparos, de pupilas verticales. Habitan en desiertos o selvas, pero siempre huyen de la luz. Insectívoros. Algunas especies son partenogénicas.

100 millones de años



67 millones de años



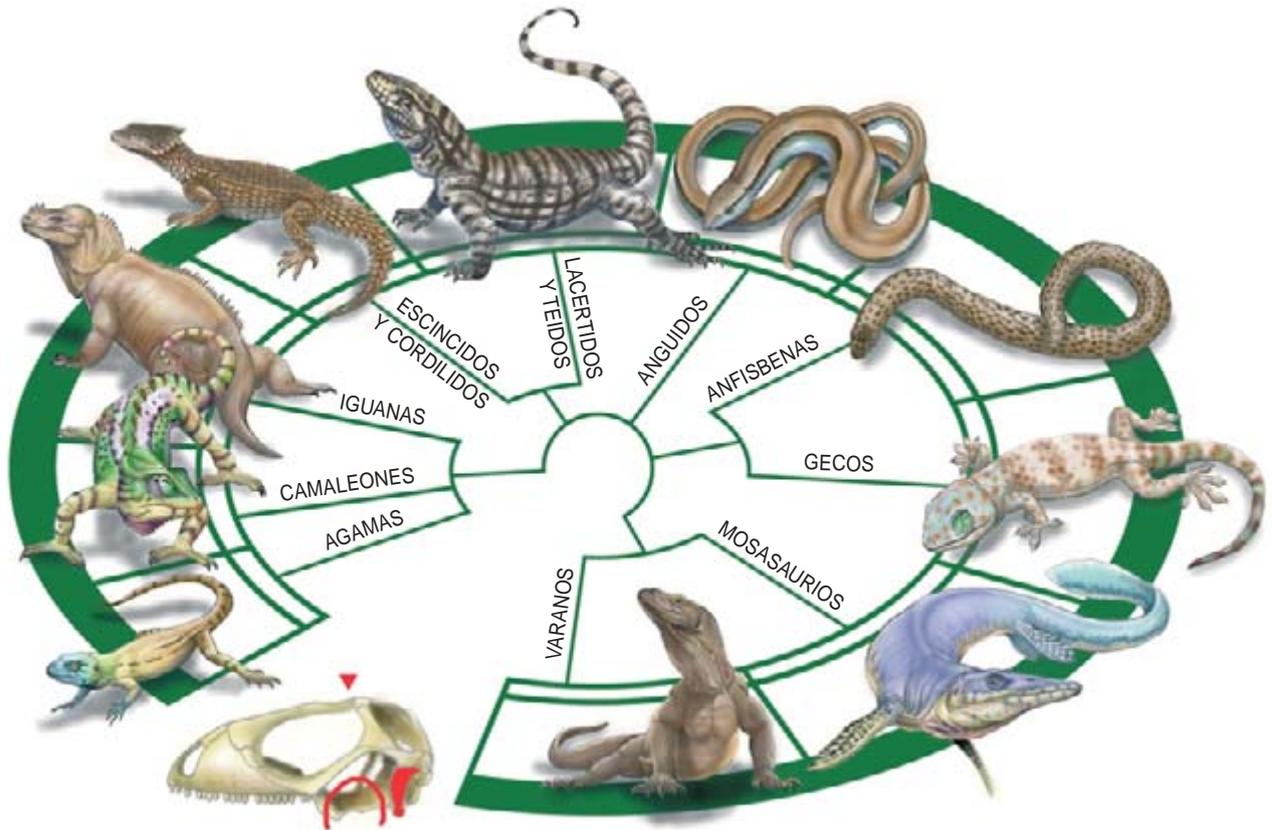
Los lagartos teioideos medran en toda América. Carnívoros. En el Cretácico Tardío de Asia proliferaron mongolochamópidos y adami-sáuridos, hoy teioideos fósiles. La principal familia es la de los teidos, cuyo registro se inicia en el Aptiano de Norteamérica (unos 120 millones de años atrás), cuando alcanzaron mayor diversidad e incluían *Harmodontosaurus*, chamopsinos y poliglifanodontinos, con dientes de cúspides múltiples. Durante el Cretácico Superior han tenido una importante radiación asiática que incluye a *Sacognathus* y los gilmoreteidos. Hacia fines del Cretácico el grupo sufrió un fuerte declive; en el Terciario recuperaron su importancia sólo en Sudamérica, con nueve géneros vivos distribuidos entre los tupinambinos y los teínos.

Lagartos anguimorfos

Entre los anguimorfos se cuentan los escamados emparentados con los ánguidos o "viboritas de cristal" y los cercanos a los varanos o monitores, como los grandes mosasaurios ma-

rinos del Cretácico. Su presencia en el registro fósil es notable: se los ha documentado en el Jurásico Medio y en el Jurásico Superior. Se han encontrado numerosos anguimorfos, en especial los primitivos dorsetisáuridos, parte de la primera radiación del grupo, en el Cretácico Inferior (dorsetisáuridos, xenosáuridos, necrosáuridos). Para fines del Cretácico los anguimorfos se hallaban ya divididos en sus grupos principales. Excepto los necrosáuridos y los mosasaurioideos, todos los grandes grupos de anguimorfos están representados hoy, incluyendo a los anguioideos y varanoideos.

Los anguioideos son un grupo heterogéneo de lagartos, algunos ápodos (los ánguidos o 'viboritas de cristal'), otros terrestres (xenosáuridos) y otros acuáticos (shinisáuridos). Los más primitivos que se conocen son los dorsetisáuridos, extintos, del Jurásico y Cretácico de Laurasia. Entre los anguioideos vivos, los ánguidos presentan bajo la piel escudos óseos, u osteodermos, rectangulares, excepto a los costados, donde poseen un



10. LOS ESCAMADOS han dominado las faunas de reptiles pequeños y medianos del hemisferio norte desde el Jurásico. En el hemisferio sur escasearon hasta fines del Cretácico. Las serpientes son también escamados y deberían aparecer representadas aquí, pero sus relaciones de parentesco están aún sujetas a debate. Sobre un cráneo de escamado se han marcado en rojo algunas de sus características, como la ausencia de la barra temporal inferior, el hueso de articulación mandibular (*cuadrado*) colgante y la articulación laxa en el techo del cráneo.

pliegue de piel. La tendencia a la pérdida de los miembros ya se ve en los ánguinos más primitivos, los gerronotinos y los diploglosinos, y está plenamente desarrollada en las formas carnívoras *Ophisaurus*, *Anguis* y *Anniella*. Los xenosáuridos, diurnos y vivíparos, sólo han sobrevivido en Centroamérica. Los shinisáuridos, semiacuáticos, se alimentan de peces y renacuajos. Representan un grupo basal de anguioideos. Tanto los xenosáuridos como los shinisáuridos poseen un techo craneano fuerte y rugoso porque los osteodermos se han fusionado con el cráneo.

Entre los varanoideos se inscriben lagartos carnívoros de probable origen laurásico. Abundantes en el Cretácico Tardío. Por su facilidad para la natación y el acercamiento de ciertas masas continentales durante el Terciario, algunos invadieron África y Australia, regiones de la vieja Gondwana. Los dientes recur-

vados y con finas puntas de sierra en el filo posterior que presentan los varanoideos hablan de sus hábitos carnívoros.

Se distinguen cuatro grupos: los necrosáuridos, lantanótidos, varánidos y monstersaurios. Los necrosáuridos comprenden lagartos fósiles que habitaron Europa, Norteamérica y Asia entre el Cretácico Superior y el Oligoceno. Incluye los géneros *Necrosaurus* y *Parviderma*. Los lantanótidos son lagartos semiacuáticos de Indonesia, de cuerpo alargado, miembros cortos, ojos pequeños y oídos atrofiados. Son ante todo nocturnos y ovíparos.

Los varánidos, de dieta preferentemente carnívora, alcanzan un tamaño notable en el varano de Komodo, que supera los tres metros. El extinto *Megalania* medía seis. En cambio, el varano pigmeo (*Varanus brevicauda*) ronda apenas los 20 cm. Los varánidos tienen pequeñas cabezas

y largos cuellos, así como una cola poderosa que les ha permitido sortear grandes barreras acuáticas. Habitan hoy ambientes del Viejo Mundo muy dispares, de las selvas a los desiertos. El combate ritual bípedo de los machos precede al cortejo. Ponen en nidos preparados.

Los monstersaurios abarcan numerosos fósiles del Cretácico y los actuales helodermátidos, unos lagartos venenosos de Centroamérica y las regiones desiertas del sur de Norteamérica, entre ellos el llamado "monstruo de Gila". Reptiles pesados y cubiertos de osteodermos, poseen una cola gruesa y corta, donde almacenan sustancias grasas. Carnívoros, diurnos y solitarios.

Los mosasauroides comprenden a los mosasáuridos y egualosáuridos (Aigialosauridae). Lagartos marinos extintos de cráneo mesocinético y tamaño mediano a grande; algunos llegan a los diez metros de longitud. Sus miembros han desarrollado amplias paletas natatorias. Sus dientes, acanalados y de robustas bases, han dejado marcas en las corazas de muchos amonites. Los egualosaurios los preceden temporalmente: hay noticia de ellos desde el Jurásico Superior de Europa; el registro fósil de los mosasaurios se restringe al Cretácico

Superior y su extinción parece hallarse ligada a la de los dinosaurios al final del Cretácico.

Gecos: caminar por las paredes

Los miembros del grupo Gekkota, o gechos, son lagartos entre pequeños (3 cm) y grandes (60 cm), mayormente ovíparos, con distribución global, incluidos desiertos y selvas. Se alimentan de insectos y pequeños vertebrados, presentan reducciones importantes en los huesos craneanos, ojos grandes de pupilas verticales en los de hábitos nocturnos o redondas en los escasos diurnos, con párpados móviles o no, y una lengua bifurcada o simple. Las variedades arborícolas exhiben un depurado sistema de múltiples láminas en los extremos de los dedos que les permiten caminar sin riesgo por superficies verticales lisas. Estas adaptaciones faltan en las especies más terrestres. Sus colas funcionan como órganos de reserva. Poseen una coloración críptica o llamativa. Presentan además una amplia diversidad de escamas.

El registro más antiguo de un geco es el del *Hoburogecko*, del Cretácico Temprano de Mongolia (120 millones de años). En un principio se tomó al escamado primitivo *Eichstaettisaurus*, del Jurásico Superior de Solnhoffen, por un geco, pero hace poco se refutó esa adscripción.

Anfisbenas y dibámidos, misterios subterráneos

Las anfisbenas, los vulgares “lagartos-gusano” o “víboras de dos cabezas”, son reptiles ápodos de tamaño mediano que viven en los sistemas de túneles que abren. El género *Bipes* ha conservado los brazos. En general, las anfisbenas han reducido su pulmón derecho y sus ojos. Presentan cráneos muy consolidados, con los que excavan la tierra, y grandes dientes con los que cazan lombrices. Su cola es corta y el tronco largo. Se distribuyen por Africa y Sudamérica, con algunas especies en Europa y Norteamérica. El registro fósil se conserva en sedimentos desde el Terciario Temprano de Europa y Norteamérica. Algunos fragmentos de mandíbulas se han hallado también en rocas del Cretácico Inferior de Uzbekistán y Mongolia.

Los dibámidos, lagartos ápodos y excavadores, se distinguen por la

reducción de sus miembros posteriores, oídos atrofiados y ojos cubiertos por una placa. Viven en México e Indonesia. No se les conocen fósiles. Se ha pensado que tanto los dibámidos como las anfisbenas estuvieron cercanos al origen de las serpientes. Estas constituyen, en lo esencial, un grupo de lagartos sin patas. En ellas, la reducción de miembros es extrema y su dispersión por todos los continentes, excepto las zonas muy frías, nos habla de una notable plasticidad evolutiva y, sin duda, de un modelo corporal muy exitoso, que perdura a través de océanos de tiempo.

Plasticidad de los lepidosaurios

Los lepidosaurios han mostrado una plasticidad evolutiva notable. Según el linaje, planean para cazar insectos; nadan en busca de peces o algas; corren a cuatro patas, a dos o carecen de ellas; habitan en islas barridas por fríos vientos, en desiertos calcinantes, sobre los árboles de la selva o en el mundo subterráneo; se alimentan de plantas, insectos u otros vertebrados; desarrollan complejos comportamientos para atraer a su pareja o se reproducen por partenogénesis; ponen huevos o paren a sus crías

vivas; almacenan reservas; degluten presas más voluminosas que ellos mismos; generan venenos; trepan por donde sólo un insecto puede; nadan donde sólo un pez o un cetáceo llega; exhiben colores apagados para mimetizarse con el entorno o los colores más brillantes para atraerse una pareja; cazan a dentelladas o disparan la lengua; asustan al agresor, presentan batalla o dejan media cola de recuerdo; preparan una emboscada de horas o advierten al agresor con sonidos; y lo mismo son microvertebrados con un cráneo de un centímetro que megavertebrados con cráneos de un metro de largo.

Si bien hoy la mayoría de los lepidosaurios posee un tamaño modesto, su número, diversidad e historia evolutiva los convierten en componentes fundamentales de los ecosistemas. Están aquí desde antes que los dinosaurios. Figuran en nuestras leyendas y en nuestros sueños y pesadillas. En nuestras manos está disfrutar de su sorprendente diversidad, entender su evolución y aprender que muchas de sus especies, aun de serpientes, nos resultan inmediatamente útiles. En nuestras manos está respetar sus hábitats o sojuzgarlos hasta reducir su número y diversidad al mínimo.

El autor

Sebastián Apesteeguía es paleontólogo del Museo Argentino de Ciencias Naturales, donde trabaja desde 1988, director del Área de Paleontología del CEBBAD (Fundación Félix de Azara-Universidad Maimónides) y titular de la cátedra de Herpetología de la Universidad CAECE. Ha descubierto varias localidades fosilíferas cretácicas, entre las que se halla “La Buitrera”. Es autor de 42 artículos científicos y 4 libros de dinosaurios para jóvenes. Investiga sobre la evolución de los esfenodontes y de los dinosaurios saurópodos.

Bibliografía complementaria

EVOLUCIÓN DE LOS LAGARTOS DEL CARIBE. Jonathan B. Losos en *INVESTIGACIÓN Y CIENCIA*, págs. 14-20, mayo 2001.

LARGE CRETACEOUS SPHENODONTIAN FROM PATAGONIA PROVIDES INSIGHT INTO LEPIDOSAUR EVOLUTION IN GONDWANA. Sebastián Apesteeguía y Fernando E. Novas en *Nature*, vol. 425, págs. 609-612; 2003.

AT THE FEET OF THE DINOSAURS: THE EARLY HISTORY AND RADIATION OF LIZARDS. Susan Evans en *Biological Reviews*, vol. 78, págs. 513-551; 2004.

AN EARLY LATE CRETACEOUS LIZARD FROM PATAGONIA, ARGENTINA. Sebastián Apesteeguía, Federico L. Agnolín y Gabriel Lio en *Comptes Rendus Palevol*, vol. 4, n.º 4, págs. 311-315; 2005.

Las expediciones a La Buitrera fueron financiadas por The Jurassic Foundation, la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (Argentina), la National Geographic Society, PaleoGénesis y el Rotary Club.