



**ESTRATEGIAS DE DEPREDACIÓN DE LOS REPTILES MARINOS DEL  
CRETÁCICO COLOMBIANO**

**ANA CATALINA PINEDO GARNICA**

**JUAN MANUEL CASALLAS MELO**

**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA NACIONAL  
FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA  
BOGOTÁ D. C  
2020**

**ESTRATEGIAS DE DEPREDACIÓN DE LOS REPTILES MARINOS DEL  
CRETÁCICO COLOMBIANO**

**Investigación presentada por:**

**ANA CATALINA PINEDO GARNICA  
COD. 2015210082**

**JUAN MANUEL CASALLAS MELO  
COD 2015210016**

**Trabajo de grado para optar el título de Licenciados en Biología**

**TRABAJO DE GRADO ASOCIADO A LA LÍNEA DE INVESTIGACIÓN EN  
FAUNÍSTICA Y CONSERVACIÓN CON ÉNFASIS EN ARTRÓPODOS Y BIOLOGÍA  
DE LA CONSERVACIÓN**

**DIRECTORA**

**MSc. MARTHA JEANETH GARCÍA SARMIENTO**

**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA NACIONAL  
FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA  
BOGOTÁ D. C**

**2020**

## **AGRADECIMIENTOS**

A todas las personas que nos apoyaron en este proceso de vida llamado Universidad, a nuestros padres que son el motor para salir adelante, lograr grandes cosas y poder así hacerlos sentir orgullosos; a nuestros docentes que con paciencia y amor nos mostraron el bello arte de educar y nos enseñaron que en las aulas está el sustento para construir ciencia y valores en un país que pide a gritos vientos de cambio. Igualmente, un agradecimiento a Tunaroz García por el apoyo gráfico y por los ánimos. Por último, a los paleontólogos María Eurídice Páramo Fonseca, Leslie Noé y Marcela Gómez por ser colaboradores en el suministro de material bibliográfico de total importancia para la investigación.

## DEDICATORIA

Dedico este esfuerzo a mis padres Manuel Casallas y Margarita Melo, por ser los artífices de esta aventura que fue el pasar por la Universidad, quienes con su ejemplo me enseñaron a ser perseverante, constante y luchador, gracias por el amor y paciencia brindados en estos años de Universidad.

A mi hermana Luisa Casallas y su esposo Daniel González, por su apoyo en momentos difíciles y quienes con sus consejos me ayudaron bastante a llevar una vida universitaria más llevadera y por la hospitalidad dada en su hogar durante mi formación.

A la Universidad Pedagógica Nacional por ser ese hogar que me brindó techo, alimento, buenos colegas, una perspectiva combativa de la vida y la educación, además de ser la inspiración para entender que la educación es el motor de un cambio para la sociedad.

A mi compañera de tesis Ana Catalina Pinedo, por su infinita paciencia y aguante en la realización de esta investigación, por ser una amiga en momentos de dificultades personales y por ser un ejemplo de tenacidad como estudiante y madre, a ella todo mi cariño, respeto y admiración.

A la profesora Martha Jeaneth García Sarmiento, por enseñarme lo bello de la zoología, por mostrarme la generosidad, la pasión, la paciencia sabiduría al enseñar, gracias por permitir desarrollar y guiar de la mejor manera esta investigación y por ser patrocinadora de una de mis pasiones: la paleontología.

A los que ya partieron a otro plano, a Erika Laidiny Jiménez por ser mi amiga, compañera, cómplice de risas y gran ejemplo de lucha contra la adversidad, gracias a la vida por permitirme conocerla y estar con ella hasta sus últimos meses y también al profesor Edgar Francisco Prieto Piraquive quien incrementó mi pasión por los fósiles, por haber sido ese docente especial, amigo y gran ejemplo de nobleza, a ellos muchas gracias y este esfuerzo también es para ellos.

A mis amigos, colegas Yorely López, Kátherin Correa, Royer Ramírez, Andrés Cuellar, Julián Baquero, Daniel Sánchez y Mariana Gutiérrez por ser mi apoyo tanto en lo académico como en algunos aspectos de lo personal, a ellos infinitas gracias por su cariño, camaradería, sus consejos y por permitirme compartir con ustedes estos años de academia.

A Daniel Mauricio Corredor Espitia, por ser más un hermano que un amigo, un apoyo total desde que entramos a la Universidad, por su asesoramiento en la realización de las ilustraciones contenidas en este trabajo y sus apuntes de conocimiento.

Juan Manuel Casallas Melo

## DEDICATORIA

Dedico este esfuerzo a mis padres Eduardo Cesar Pinedo Díaz y Martha Isabel Garnica Peña, por ser los artífices de esta aventura que fue el pasar por la Universidad Pedagógica Nacional, quienes con su ejemplo me enseñaron a ser perseverante, constante y luchadora, gracias por el amor y paciencia brindados en estos años.

A mi hija Sara Valentina Amaya Pinedo que con su apoyo y amor incondicional me mostro el camino y me guio en los momentos difíciles brindándome la fuerza para continuar y no rendirme jamás, eres el motor principal en esta etapa culminada y en las nuevas por enfrentar.

A mi amiga y hermana Karen Mosquera Olarte, dedico esta etapa de mi vida y triunfo, gracias por ser un apoyo total desde que entramos a la Universidad, quien con su risas y consejos me permitieron siempre dar lo mejor de mí y ponerle color a la vida.

A la Universidad Pedagógica Nacional por ser ese hogar que me brindó techo, alimento, compañeros y experiencias de vida, una perspectiva diferente de la vida y la educación, además de ser la inspiración para ser mejor persona y maestra.

A mi compañero de tesis Juan Manuel Casallas Melo, por sus conocimientos y aguante en la realización de esta investigación, por ser un amigo y un ejemplo de tenacidad como estudiante a él todo mi respeto y admiración.

A la profesora Martha Jeaneth García Sarmiento, por ser no solo mi maestra, sino mi guía y mi mentora, un ejemplo a seguir porque con su generosidad, pasión, sabiduría han construido la imagen de profesora que quiero ser, gracias por creer en mí y permitirme encaminar esta investigación.

A los que ya partieron a otro plano, a Erika Laidiny Jiménez por ser mi amiga, compañera, cómplice de risas y gran ejemplo de lucha contra la adversidad, gracias a la vida por permitirme conocerla y estar con ella hasta sus últimos meses y también al profesor Edgar Francisco Prieto Piraquive quien nos orientó y encamino en la investigación paleontológica, por haber sido ese docente, amigo y gran ejemplo de nobleza, a ellos muchas gracias.

A mis amigos, Royer Ramírez, Andrés Cuellar y Mariana Gutiérrez por ser mi apoyo tanto en lo académico como en algunos aspectos de lo personales, a ellos infinitas gracias por su cariño, camaradería, sus consejos y por permitirme compartir con ustedes estos años de academia.

Ana Catalina Pinedo Garnica

## TABLA DE CONTENIDO

<b>1.. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>13</b>
<b>2. JUSTIFICACIÓN.....</b>	<b>14</b>
<b>3. PROBLEMATIZACIÓN.....</b>	<b>18</b>
<b>4. OBJETIVOS.....</b>	<b>20</b>
4.1 Objetivo General	
4.2 Objetivos Específicos	
<b>5. ANTECEDENTES.....</b>	<b>21</b>
<b>6. MARCO TEÓRICO.....</b>	<b>34</b>
6.1 La Era Mesozoica	
6.2 Historia Geológica del Cretácico Colombiano	
6.3 Reptiles marinos del Cretácico en Colombia	
6.3.1 Orden Ichthyosauria	
6.3.1.1 Características de los Ictiosaurios	
6.4 Orden Squamata. Familia Mosasauridae	
6.4.1 Características de los Mosasaurios	
6.5 Orden Plesiosauria	
6.5.1 Suborden Pliosauroida	
6.5.2 Suborden Plesiosauroida	
6.6 Orden Testudines	
6.6.1 Características de las tortugas	
6.7 Estrategias de depredación	
6.7.1 La emboscada	
6.7.2 El acecho	
6.7.3 La persecución	
<b>7. MARCO METODOLÓGICO.....</b>	<b>58</b>
7.1 Fase 1: Planeación	
7.2 Fase 2: Recolección de la información	
7.2.1 Sistema de almacenamiento de información recolectada de los reptiles marinos del Cretácico (SAIR-RMC)	
7.2.2 Matrices bibliográficas	
7.2.3 Palabras clave	
7.2.4 Criterios de selección de Literatura	
7.2.5 Criterios de exclusión de la literatura	
7.2.6 Bases de datos	
7.2 Fase 3: Análisis e interpretación de la información	
7.3.1 Organización de la información en SAIR-RMC	

- 7.3.2 Diseño de tabla destinada al registro de los grupos de reptiles marinos del Cretácico estudiado para Colombia
- 7.3.3 Análisis de la información por medio de la ficha de reconocimiento de paleo fauna del Cretácico
- 7.3.4 Reconocimiento de la morfología de los reptiles marinos relacionados con la depredación mediante ilustración naturalista
- 7.4 Fase 4: Redacción y presentación del trabajo de investigación
  - 7.4.1 Presentación de los reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia por medio de la Tabla 3
  - 7.4.2 Formato de descripción de posibles estrategias de depredación con base en la literatura consultada
  - 7.4.3 Ilustraciones realizadas para el reconocimiento morfológico en relación con la depredación hábito alimenticio de los grupos mencionados.
  - 7.4.4 Presentación de la información sobre la preferencia de presas

## **8. RESULTADOS Y ANÁLISIS..... 71**

- 8.1 Grupos de reptiles marinos encontrados en los yacimientos del Cretácico Colombiano
- 8.2 Estructuras morfológicas involucradas en la depredación de los reptiles marinos del Cretácico.
- 8.3 Tipos de presas consumidas por los reptiles marinos del Cretácico
  - 8.3.1 Plesiosaurios y pliosaurios
  - 8.3.2 Mosasaurios
  - 8.3.3 Ictiosaurios
  - 8.3.4 Tortugas
- 8.4 Categorización con base en la literatura consultada para exponer las posibles estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico
  - 8.4.1 Zona de influencia
    - 8.4.1.1 Costa
    - 8.4.1.2 Pelágico
    - 8.4.1.3 Mesopelágico
    - 8.4.1.4 Batipelágico
  - 8.4.2 Aspectos morfológicos
    - 8.4.2.1 Morfología dental
      - Triturador
      - Perforador
      - Cortador
      - Aplastador
    - 8.4.2.2 Tamaño corporal (rango)
    - 8.4.2.3 Posición de los ojos

- Laterales
- Dorsal frontal
- 8.4.3 Aspectos fisiológicos
  - 8.4.3.1 Regulación de la temperatura corporal
    - Ectotérmico
    - Mesotermo
    - Endotérmico marino
  - 8.4.3.2 Localización mediante el olfato
  - 8.4.3.3 Datos de locomoción
  - 8.4.3.4 Modos de propulsión
    - Anguiliforme
    - Subcaranguiforme
    - Carangiforme
    - Tuniforme
    - Ostraciforme
  - 8.4.3.5 Velocidad del nado
- 8.4.4 Datos de hábitos de alimentación
  - 8.4.4.1 Contenidos y residuos estomacales conservados
    - Pre. coprolitos
    - Coprolitos
    - Gastrolitos
  - 8.4.4.2 Registro de canibalismo
- 8.5 Tipos de especies
  - 8.5.1 Generalistas
  - 8.5.2 Especialistas
- 8.6 Descripción de las posibles estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico

<b>9. CONSIDERACIONES Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>130</b>
<b>10. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>133</b>

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1:</b> <i>Abundancia de reptiles marinos en Colombia durante el Cretácico</i> .....	<b>38</b>
<b>Tabla 2:</b> <i>Procedencia de los documentos</i> .....	<b>72</b>
<b>Tabla 3:</b> <i>Grupos de reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia con base en la bibliografía recopilada</i> .....	<b>77</b>
<b>Tabla 4:</b> <i>Posibles estrategias de depredación presentadas en Ictiosaurios. Realizado por Pinedo A. y Casallas, J. (2020)</i> .....	<b>122</b>
<b>Tabla 5:</b> <i>Posibles estrategias de depredación presentadas en Mosasaurios. Realizado por Pinedo A. y Casallas, J. (2020)</i> .....	<b>124</b>
<b>Tabla 6:</b> <i>Posibles estrategias de depredación presentadas en el Orden Plesiosauria. Realizado por Pinedo A. y Casallas, J. (2020)</i> .....	<b>126</b>
<b>Tabla 7:</b> <i>Posibles estrategias de depredación presentadas en reptiles del Orden Testudines. Realizado por Pinedo A. y Casallas, J. (2021)</i> .....	<b>128</b>

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1:</b> <i>Tabla cronoestratigráfica perteneciente a la Era Mesozoica con sus divisiones de escala temporal.....</i>	<b>35</b>
<b>Figura 2:</b> <i>Norte de Suramérica durante el Cretácico Temprano: 127.5 Ma.....</i>	<b>36</b>
<b>Figura 3:</b> <i>Filogenia del orden Ichthyosauria.....</i>	<b>40</b>
<b>Figura 4:</b> <i>Reconstrucción de un ictiosaurio que habitó en los mares del Cretácico en el que se observan las características descritas en el texto.....</i>	<b>42</b>
<b>Figura 5:</b> <i>Cladograma de géneros de Mosasaurios donde las cajas semitransparentes representan subfamilias, las barras de color sólido indican rango temporal y las barras semitransparentes representan dudas a nivel de rango temporal.....</i>	<b>45</b>
<b>Figura 6:</b> <i>Reconstrucción de espécimen de mosasaurio.....</i>	<b>46</b>
<b>Figura 7:</b> <i>Cladograma del orden Plesiosauria con los subórdenes Pliosauroida y Plesiosauroida.....</i>	<b>48</b>
<b>Figura 8:</b> <i>Reconstrucción de espécimen de Pliosaurio.....</i>	<b>49</b>
<b>Figura 9:</b> <i>Especimen de Plesiosaurio – familia Elasmosauridae.....</i>	<b>51</b>
<b>Figura 10:</b> <i>Filogenia de tortugas.....</i>	<b>53</b>
<b>Figura 11:</b> <i>Caracterización de tortuga marina.....</i>	<b>55</b>
<b>Figura 12:</b> <i>Pasos metodológicos para la revisión documental propuesta por Alfonso (1995) citado en Rizo Madariaga (2015) .....</i>	<b>61</b>
<b>Figura 13:</b> <i>Formato de matriz bibliográfica empleada en la presente revisión documental. Realizado por Casallas, J y Pinedo, C. (2020) .....</i>	<b>63</b>
<b>Figura 14:</b> <i>Ficha de reconocimiento general de los grupos de reptiles marinos del Cretácico. Realizado por Casallas, J y Pinedo, C. (2020) .....</i>	<b>67</b>

<b>Figura 15:</b> <i>Formato de síntesis de los principales grupos de reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia.</i> Realizado por Casallas, J y Pinedo, C. (2020) .....	<b>69</b>
<b>Figura 16:</b> <i>Formato de descripción de las estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico.</i> Realizado por Casallas, J. y Pinedo, C. (2020) .....	<b>70</b>
<b>Figura 17:</b> <i>Representación gráfica estadística de la cantidad de publicaciones por año.</i> .....	<b>73</b>
<b>Figura 18:</b> <i>Gráfica de la nacionalidad de entidades promotoras de las investigaciones publicadas.</i> .....	<b>74</b>
<b>Figura 19:</b> <i>Estructuras morfológicas de los ictiosaurios.</i> Ilustración por Casallas, J. (2020) ....	<b>89</b>
<b>Figura 20:</b> <i>Estructuras óseas de un espécimen de ictiosaurio.</i> Ilustración por Casallas, J. (2020).....	<b>90</b>
<b>Figura 21:</b> <i>Estructuras morfológicas que intervienen en la depredación de un pliosaurio.</i> Ilustración por Casallas, J. (2020) .....	<b>91</b>
<b>Figura 22:</b> <i>Vista lateral de la estructura ósea del Kronosaurus.</i> Ilustración por Casallas, J. (2020) .....	<b>92</b>
<b>Figura 23:</b> <i>Estructuras morfológicas que intervienen en la depredación de un elasmosaurio.</i> Ilustración por Casallas J. (2020) .....	<b>93</b>
<b>Figura 24:</b> <i>Estructura ósea y 3ra sección de vértebra de elasmosaurio.</i> Ilustración por Casallas, J. (2020) .....	<b>94</b>
<b>Figura 25:</b> <i>Estructuras que intervienen en la depredación de los mosasaurios.</i> Ilustración por Casallas, J. (2020) .....	<b>95</b>
<b>Figura 26:</b> <i>Estructura ósea de mosasaurio.</i> Ilustración por Casallas, J. (2020) .....	<b>96</b>
<b>Figura 27:</b> <i>Caracterización morfológica de Desmatochelys padillai.</i> Ilustración por Casallas, J. (2020) .....	<b>97</b>

<b>Figura 28:</b> <i>Red trófica de los reptiles marinos del Cretácico.</i> Realizado por Pinedo, C. y Casallas, J. (2020).....	<b>105</b>
<b>Figura 29:</b> <i>Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados: Orden Ichthyosauria.</i> Realizado por Casallas, J. y Pinedo A. (2020) .....	<b>117</b>
<b>Figura 30:</b> <i>Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados: Orden Squamata – Familia Mosasauridae.</i> Realizado por Casallas, J. y Pinedo A. (2020) .....	<b>118</b>
<b>Figura 31:</b> <i>Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados: Orden Plesiosauria – Subórdenes Pliosauroida y Plesiosauroida.</i> Realizado por Casallas, J. y Pinedo A. (2020) .....	<b>119</b>
<b>Figura 32:</b> <i>Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico. Suborden Plesiosauroida.</i> Realizado por Casallas, J. y Pinedo, C. (2020) .....	<b>120</b>
<b>Figura 33:</b> <i>Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico. Orden Testudines.</i> Realizado por Casallas, J. y Pinedo, C. (2020) .....	<b>121</b>

## 1. INTRODUCCIÓN

El presente trabajo se desarrolló desde la Línea de Investigación Faunística y Conservación con Énfasis en Artrópodos - Énfasis en Biología de la Conservación que se lleva a cabo en el Ciclo de Profundización de la Licenciatura en Biología de la Universidad Pedagógica Nacional, que se titula: **ESTRATEGIAS DE DEPREDACIÓN DE LOS REPTILES MARINOS DEL CRETÁCICO COLOMBIANO**. A través del cual, se busca describir las tácticas de depredación de los reptiles marinos del Cretácico; para lo cual se hace necesario caracterizar los grupos de reptiles marinos que se han encontrado en los yacimientos fosilíferos del territorio colombiano; una vez identificados los grupos se realiza la respectiva relación de los tipos de presas preferidas entre los reptiles marinos, con el fin de reconocer las características anatómicas y fisiológicas de las estructuras involucradas en la depredación, para lo cual es necesario establecer una categorización, a partir de la documentación bibliográfica y de la correspondiente organización documental, así como también de la elaboración de fichas en donde se lleva a cabo los análisis que retroalimenta los resultados de la investigación.

Los artículos reunidos en este trabajo muestran las trayectorias y desafíos metodológicos y conceptuales de la investigación paleontológica sobre la depredación. Estos estudios en sí abarcan un gran número de organismos, sin embargo, para efectos de este nos centraremos en cuatro grupos los cuales son: Ictiosaurios, Mosasaurios, Plesiosaurios y Tortugas puesto que son los grupos más representativos de los mares del Cretácico Colombiano. En este sentido, se busca que a través de este trabajo se amplíe las escalas de observaciones del registro fósil para el territorio, ya que estos nos ofrecen una diversidad de evidencias sobre interacciones depredador-presa a lo largo del tiempo geológico desde las huellas de depredación hasta morfología funcional y afinidades filogenéticas.

En los últimos años, estos datos se han convertido en una base para plantear preguntas cada vez más sofisticadas y para probar hipótesis cada vez más complejas, en torno a las estrategias de depredación de los reptiles marinos del Mesozoico; a través de indicadores como: trazas de fósiles, coprolitos, contenido intestinal, patrones tafonómicos e incluso evidencia indirecta proporcionada por la morfología funcional y afinidades filogenéticas. Sin embargo, estos estudios también apuntan a algunas lagunas taxonómicas en el conocimiento actual. Por lo cual, se hace necesario dejar constancia que las redes tróficas que se configuran en la actualidad, ha sido gracias al aumento a largo plazo en la complejidad de las estructuras tróficas de los ecosistemas a través de la historia de la vida.

## **2. JUSTIFICACIÓN**

Hoy en día sabemos que la gran biodiversidad que posee Colombia es el resultado de miles de millones de años de evolución, de intercambios bióticos y de procesos geológicos que han dotado a nuestro territorio de una riqueza única e inimaginable que debe ser protegida y conservada. Sin embargo, para comprender cómo se ha venido configurando el territorio colombiano y en especial su diversidad biológica, no solo basta con identificar o estudiar a los organismos en su medio, sino que debemos remontarnos a tiempos anteriores para intentar entender cómo los organismos tuvieron éxito o por qué se dé su extinción. Para ello, los yacimientos paleontológicos son ventanas al pasado, que nos brindan la información suficiente para construir las relaciones entre los diferentes organismos que conformaban nuestros antiguos ecosistemas, permitiendo concebir así la evolución no solo a un nivel biológico, sino también geológico y climático.

En este sentido, la paleoecología aporta a la comprensión de esos cambios en el ambiente a lo largo del tiempo, a su vez permite entender la historia de la vida, la distribución de las

especies en tiempo y espacio, los cambios en la diversidad y en las extinciones. Aunque, este estudio se base en muchas líneas de evidencia indirecta y un cierto grado de conjeturas, contribuye a que se dé origen a una paleoecología prácticamente descriptiva que observa la diversidad, estructura, relaciones con el ambiente y patrones de cambio en las comunidades antiguas y a la comprensión de los factores que la afectan. A pesar de los diversos obstáculos que la paleoecología ha presentado se ha podido desarrollar una mayor significación en las investigaciones para una mejor comprensión del cambio planetario a largo plazo, lo que ha permitido confirmar la sospecha de James Hutton de que el planeta Tierra funciona como un superorganismo (Perea *et.al.*, 2018, p. 52). Por lo cual, se busca que a través de la descripción de las estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico colombiano se contribuya a la unificación de la paleoecología con la ecología contemporánea por varias razones entre las que se destacan en primer lugar, que es un campo actual con aportes recientes en cuanto a volumen de datos, seguido de que determinados datos paleoecológicos pueden representar la composición de comunidades en el pasado (o al menos patrones de especies). Ahora bien, ya sea por indicar la presencia ausencia de múltiples taxones simultáneamente o a través de un procesamiento de los datos originales y, por último, la paleoecología y la ecología de comunidades presentan intereses comunes (las dos se caracterizan por el estudio de la estructura de las comunidades tanto de sus patrones espaciales como de sus dinámicas) y se complementan en cuanto a escalas espacial y temporal (Jackson y Blois, 2015 citado por Lugilde *et.al.*, 2018).

Por otro lado, la diversidad de formas y adaptaciones que han presentado los reptiles a través del tiempo han permitido un auge frente a las estrategias de supervivencia, y como puede suponerse la depredación ha sido uno de los principales motores que han estimulado el desarrollo de dichas estrategias, por lo cual es preciso analizar el entorno en el que vivieron los reptiles marinos, puesto que este tipo de ambientes incluye una gran diversidad de organismos lo que

designa en sí un gran número de posibles presas. Ahora bien, se llega a comprender la influencia de la depredación mediante la teoría de la carrera armamentista, la cual explica los eventos adaptativos tanto de los depredadores como de las presas, desde un punto de vista evolutivo los factores ambientales más importantes no recaen en sí sobre los elementos físicos, sino por el contrario estos se desarrollan en torno a otros seres vivos con los que frecuentemente interactúan, por lo que su linaje genético debe ir adaptándose. Carranza (1994) afirma que “La evolución conjunta de caracteres en dos linajes genéticos como resultado de la interacción entre ambos se denomina coevolución. Una adaptación en un linaje cambia la presión selectiva en el otro linaje, dando lugar a una contra adaptación, y viceversa, se produce como resultado un proceso inestable y desenfrenado en escalada que los ecólogos del comportamiento llaman “carrera de armamentos coevolutiva”. (p.235)

En este sentido, la idea de interacción recíproca es importante puesto que la carrera surge porque cada adaptación en una de las partes influye decisivamente sobre la eficacia biológica de la parte contraria. Por lo anterior, para comprender dichas estrategias y cambios a través del tiempo es de vital importancia analizar los datos morfológicos que arrojan el registro fósil, sin embargo, esto depende en gran medida del grado de conservación que se encuentre el espécimen. García. *et al.*, (2002) afirman que:

Los datos morfológicos hacen contribuciones significativas a la biología evolutiva, entre estos es incrementar las muestras disponibles al registrar un gran número de experimentos evolutivos, especialmente de los organismos extintos ejemplo: los reptiles voladores que se utilizaron para elaborar un esquema amplio de lo que ha pasado o no en varios miles de millones de años de evolución, y de las soluciones alternativas a problemas de diseño que enriquecen y delimitan las hipótesis sobre el origen de las adaptaciones mayores (e.g. el

vuelo en los vertebrados); también ver los notables patrones de evolución reiterativa en foraminíferos planctónicos terciarios, ammonites jurásicos y trilobites cámbricos). Segunda, el conjunto de morfologías en el registro fósil aporta una cronología de eventos en la evolución: quién engendra a quién y cuándo. (p.48)

Gracias a esto, es posible hacer una descripción e interpretación de la historia y la ocupación del morfo espacio, además de que permite determinar si la biota actual ha permanecido estacionaria o no en últimos millones de años, un elemento clave sin lugar a duda es crucial en la comprensión de los cambios evolutivos. Aunque durante muchos años los paleontólogos estuvieron interesados con describir morfologías y construir escenarios para la anatomía funcional y la evolución de los organismos extintos, se han dado avances importantes en la metodología para el análisis funcional, sin embargo, recientemente la morfología estructural se ha desarrollado como un enfoque altamente riguroso, que inició a partir del análisis de formas extintas (García. *et.al.*, 2002). Ahora bien, la anatomía comparativa permite determinar ciertas características paleoecológicas. Por ejemplo: el estudio de la alimentación de los organismos fósiles, así como sus estrategias de depredación ofrece pautas ecológicas importantes que ayudan en primer lugar a determinar los medios involucrados, por ejemplo: Fósiles con conchas delgadas pueden indicar condiciones de aguas tranquilas, profundas y poco oxigenadas, mientras que los de conchas gruesas y fuertemente ornamentadas dan indicios de ambientes agitados, poco profundos y bien oxigenados (Patarroyo, P. 2005).

Por lo anterior, se considera pertinente que los docentes del área de biología se fundamenten en cuanto a los conocimientos de la paleobiología para su enseñanza en la escuela, puesto que ello permite establecer las relaciones de la biodiversidad del pasado con la del presente, configurando así en los estudiantes habilidades científicas e investigativas y valorativas

de la biodiversidad del territorio colombiano. En este sentido, el trabajo contribuye a la Línea Investigación Faunística y Conservación con Énfasis en Artrópodos y Énfasis en Biología de la Conservación de la Universidad Pedagógica Nacional a expandir su visión en cuanto al estudio de la biodiversidad del pasado independientemente de sus horizontes del grupo de estudio de organismos, puesto que, con estas acciones se busca proponer, implementar y validar diferentes metodologías didácticas y pedagógica en cuanto al conocimiento y a la enseñanza del uso y la conservación de la biota local, regional e histórica.

### **3. PROBLEMATIZACIÓN**

La biodiversidad es una temática fundamental dentro del conocimiento biológico ya que a través de la historia se ha estudiado, analizado y hasta se ha enseñado este tópico con el fin de que las nuevas generaciones posean un sentido de pertenencia y empatía por la diversidad de organismos que habitan el planeta tierra. Sin embargo, existe una marcada división a nivel temporal en el estudio de la biodiversidad, que ha dado como resultado un abordaje predominante de la biodiversidad actual desde lo científico y educativo, relegando a un segundo plano la biodiversidad prehistórica de los territorios y las interacciones ecológicas que existieron como la depredación que dependía específicamente de hábitos alimenticios muy diversos o selectos, lo que supone un tropiezo en el entendimiento en la evolución de las especies y un desconocimiento de la diversidad biológica del pasado y sus relaciones con el entorno. Esto ha tenido como consecuencia una hegemonía en el estudio y enseñanza de la biodiversidad en lo que corresponde a lo moderno y no se brinden los elementos necesarios para comprender los procesos evolutivos biológicos y geológicos del territorio colombiano, dejando de lado las complejas relaciones que se configuraron hace millones de años.

La separación de la biodiversidad del pasado frente a la biodiversidad actual trae como consecuencia un distanciamiento del conocimiento biológico de los organismos del territorio, ya que existe una desarticulación entre la ecología actual y la paleoecología que se puede aplicar a los fenómenos biológicos acaecidos en el pasado por la falta de integración entre ambas disciplinas se puede explicar por una mezcla de factores tanto de índole científica como no científica (Rull, 2010 citado Lugilde *et.al.*, 2018). Dentro de la cual está que la paleontología y sus diversas disciplinas han sido relegadas como materias disciplinares sectorizadas y privilegiadas para ciertas instituciones, así mismo en cuanto al sector educativo de básica y media vocacional la enseñanza de los fósiles se ha centrado desde la educación no formal como visitas de museos hasta documentales y películas, estas última presentado discrepancias en cuanto a la relación directa de los organismos en tiempo y espacio, lo que ha llevado a que la enseñanza de la paleontología quede relegada a un segundo plano en la escuela.

Por otro lado, existen vacíos conceptuales acerca de los comportamientos relacionados con la depredación y hábitos alimenticios de los reptiles marinos prehistóricos, debido a la escasez de este tema literatura científica, ya que solo se centra en la descripción de los registros fósiles y el sistema geológico de los yacimientos, lo que permite inferir que los estudios de las interacciones ecológicas en cuanto a los reptiles marinos del Cretácico son muy limitados, sin embargo, existe evidencia fósil que respalda la dieta de estos organismos, lo que supone un fuerte trabajo investigativo para esclarecer cómo estos enormes reptiles desarrollaron estrategias de depredación para lograr así subsistir en el ambiente de época. Ante esta problemática de carencia de conocimiento en el tema paleoecológico de cómo los reptiles cazaban a sus presas surge la siguiente pregunta problema: **¿QUÉ ESTRATEGIAS DE DEPREDACIÓN EMPLEARON LOS REPTILES MARINOS DEL CRETÁCICO COLOMBIANO?**

## 4. OBJETIVOS

### 4.1 Objetivo General

- Describir las posibles estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico Colombiano con base en la literatura científica.

### 4.2 Objetivos específicos

- Determinar los grupos de reptiles marinos encontrados en los yacimientos del Cretácico colombiano.
- Identificar las estructuras morfológicas involucradas en la depredación de los reptiles marinos del Cretácico.
- Relacionar los tipos de presas consumidas por los reptiles marinos analizados en este trabajo.
- Establecer una categorización con base en la literatura consultada para exponer las posibles estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico.

## 5. ANTECEDENTES

Un primer trabajo corresponde a Judy A. Massare (1987) titulado **Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles**. El cual se enfoca en las similitudes de las formas dentales de los reptiles marinos dominantes del Jurásico y Cretácico, que para ese momento eran los: ictiosaurios del orden Ichthyosauria, los plesiosaurios y pliosauridos del orden Sauropterygia (Suborden: Plesiosauria), los metriorrínquidos y teleosaurios del orden Crocodylia, y los Mosasaurios del orden Squamata. La autora realizó algunos paralelos entre las proporciones corporales y las morfologías dentales de estos grupos con algunos depredadores marinos actuales, con el fin de revelar los diversos recursos alimenticios disponibles, la presa y definir los gremios de depredadores. Estos gremios trascienden los órdenes, reflejando el efecto general de los depredadores sobre la presa. Dentro de los resultados se identificaron ocho formas distintas de dientes que están presentes en los reptiles marinos extintos, además, las morfologías dentales descritas pueden ser encontradas en dos o más gremios de reptiles depredadores. Por lo que se concluye que los reptiles marinos extintos consumían más de una presa, sin embargo, la forma dental refleja una óptima morfología que les permitió consumir cada tipo de presa haciendo que fueran categorizados por su morfología dental en trituradores, perforadores cortadores y aplastadores.

En otro trabajo de Massare, J. (1988). Titulado **Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: Implications for method of predation** se estimó la resistencia total, la cantidad de energía disponible del metabolismo y la velocidad máxima sostenida durante el nado de 115 especímenes de reptiles marinos cuyos grupos están representados por: ictiosaurios, plesiosaurios, mosasaurios y cocodrilos marinos pertenecientes a la era Mesozoica. Los resultados que se obtuvieron de la velocidad de nado varían entre 1,8 a 2,7 metros por segundo,

siendo muy altas en comparación con el nado de las ballenas dentadas actuales. Sin embargo, se piensa que los reptiles del Mesozoico fueron probablemente mucho más lentos que las ballenas dentadas que existen en la actualidad, ya que los reptiles de cuerpo largo parecen haber tenido velocidades de nado más lentas que las formas de cuerpo más robustas que poseían la misma longitud; llegando a la conclusión de que los Ictiosaurios probablemente tuvieron el nado sostenido más rápido que los plesiosaurios, y los plesiosaurios probablemente fueron nadadores sostenidos más rápidos que los cocodrilos y mosasaurios. sugiriendo que las formas de cuerpo largo probablemente usaron técnicas de emboscada para capturar presas, incrementando el rango de posibles presas y minimizando la competencia con los depredadores de persecución (Massare, 1988).

El trabajo de Motani (2002) que se titula **Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energy approach revisited** identifica errores en el trabajo de Massare en la estimación de la velocidad de natación de los vertebrados marinos extintos, sin embargo, a diferencia del trabajo realizado por Massare (1998) tiene en cuenta modelos más precisos de la forma del cuerpo, tasa metabólica y velocidades de natación óptimas en lugar de críticas. El modelo corregido se aproxima con éxito a las velocidades óptimas publicadas de varios vertebrados marinos existentes, incluidos los cetáceos, lo que demuestra que el marco básico del enfoque energético es válido, por lo que se aplica al modelo a los reptiles marinos del Mesozoico, (es decir, los ictiosaurios, plesiosaurios, mosasaurios) asumiendo 3 categorías diferentes de tasas metabólicas conocidas en los vertebrados nadadores existentes los cuales son: nivel promedio ectotérmico, ectotérmico elevado y endotérmico marino. El presente método se ensayó en seis especies de vertebrados marinos existentes cuyas velocidades óptimas de natación se han determinado mediante estudios fisiológicos.

En este sentido, se midieron las tasas de consumo de oxígeno a diferentes velocidades, y a partir de estas tasas se encontraron las velocidades que minimizan la cantidad de consumo de oxígeno para una unidad de longitud de movimiento corporal, dando como resultado tres estilos principales de natación para los reptiles marinos del Mesozoico: la natación espinal para los ictiosaurios parvipelvianos (McGowan, 1983, 1991, 1992 citado por Motani 2002), el vuelo subacuático para los plesiosaurios (por ejemplo, Godfrey, 1984; Robinson, 1975 citado por Motani 2002), y la natación axial ineficiente para los mosasaurios y los ictiosaurios basales (por ejemplo, Massare, 1988, 1994, 1997 citado por Motani 2002). Los modos de natación de las seis especies utilizadas en esta prueba abarcan los tres tipos principales de natación, es decir, los cetáceos para la natación espinal, los otáridos para el vuelo subacuático y las focas para la natación axial ineficiente. Este estudio apoya el trabajo anterior de Massare (1998) pero con nuevas actualizaciones frente a la estimación de la velocidad óptimas en lugar de las críticas con rangos razonablemente estrechos.

Un estudio de Walker, S & Brett, C. (2002) titulado **Post - paleozoic patterns in marine predation: ¿was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory revolution?** registra los diversos gremios de depredadores del Mesozoico al Cenozoico, haciendo énfasis de aquellos vertebrados que se alimentaban de presas invertebradas bentónicas, en donde se resalta los modos de alimentación y el posible impacto que causaban en las presas. A nivel específico, los gremios de depredadores de los reptiles marinos durante el Mesozoico son ictiosaurios, tortugas, plesiosaurios y mosasaurios, estos últimos eran considerados como depredadores de emboscada, debido a su dentición, la forma del cuerpo, el grosor de los elementos esqueléticos y la necrosis avascular de los huesos. las presas fueron tragadas enteras, aplastadas, perforadas, embestidas y desmenuzadas, por nombrar solo algunos de los medios de desaparición de las presas (Lingham - Soliar, 1998a, 1998b, 1999 citado por Walker, S y Brett, C. 2002). Mientras que el grupo de las

tortugas como Protostegidae eran similares al de las tortugas comedoras de moluscos de agua dulce moderna (*Malayemys*). Basándose en la similitud de ambas es probable que se haya alimentado de ammonites pelágicos; las tortugas *Protostegidae* se extinguieron antes del final del Cretácico. Por otro lado, Dermochelyidae son poco conocidos en cuanto al cráneo; sin embargo, parece que la estrecha mandíbula inferior y otros rasgos esqueléticos sugieren que empezaron a alimentarse de medusas durante el Cenozoico (Hirayama, 1997 citado por Walker, S y Brett, C. 2002).

La evidencia más antigua de relación predador - presa entre ammonites y plesiosaurios proviene de un afloramiento de finales del Cretácico (Cenomaniano tardío) de Hokkaido (Japón). En el cual, se describen los gastrolitos, 30 mandíbulas de ammonites aisladas y desarticuladas, un diente de tiburón y conchas de moluscos del supuesto contenido gástrico de un plesiosaurio Polycotylidae, sin embargo, a través de la comparación de los dientes de otro polycotylideo sugiere que estos presentaban una mala adaptación para aplastar las conchas de los ammonites, y pudieron haberse tragado las presas enteras. Se sabe que el contenido gástrico del plesiosaurio del Cretácico Temprano incluye mandíbulas de Cefalópodos en asociación con gastrolitos (Sato y Tanabe, 1998 citado por Walker, S & Brett, C. 2002). Finalmente, este trabajo muestra cómo los depredadores hicieron un gran avance a mediados del Mesozoico con la ingestión de decápodos, ammonites, neogasterópodos y peces teleósteos, así como tiburones neoselachii y reptiles marinos. Se cree que algunos de estos grupos eran durófagos (hábitos alimenticios de animales que consumen presas con un esqueleto duro mineralizado, ya sea concha o exoesqueleto), pero eso no significa que comieran exclusivamente moluscos. Los limitados datos de esta época indican que la depredación de la perforación existía, pero se producía a muy baja frecuencia.

En el trabajo de Aurélien Bernard *et.al.*, (2010) que se titula: ***“Regulation of Body Temperature by Some Mesozoic Marine Reptiles”*** este trabajo explora el régimen metabólico de

tres reptiles marinos (Ictiosaurios, Plesiosaurios y Mosasaurios) de la Era Mesozoica, a partir de la comparación de restos fósiles de dientes de peces marinos y reptiles coexistentes. Para lo cual, fue necesario determinar y relacionar las composiciones de isótopos de oxígeno ( $\delta^{18}\text{O}$ ) en los esmaltes dentales, permitiendo estimar tanto la temperatura corporal, como de la temperatura del agua que fue ingerida por estos vertebrados, sin embargo, para que se llevara a cabo esta investigación, se requirieron estudios previos sobre las características morfológicas de los dientes y el contenido estomacal de estos tres grandes depredadores. La anatomía de estos reptiles reveló que podrían alcanzar altas velocidades de crucero y que, por lo tanto, demandaban una alta tasa metabólica similar a la de los atunes modernos. Esta observación sugiere que algunos taxones de reptiles marinos mesozoicos pudieron hacer frente a ambientes marinos de baja temperatura. (Bernard *et.al.*, 2010). No obstante, para los mosasaurios se da la posibilidad de que su temperatura corporal haya sido influenciada parcialmente por la temperatura del agua ambiental e infiriendo así que cazaban mediante emboscada.

Por otro lado, se encuentra el trabajo de Poynter (2011) titulado **Using dental microwear analysis to predict feeding types in Mesozoic marine reptiles** en el cual se estableció si las diferencias en los patrones de micro desgaste dental están correlacionadas con los tipos de alimentación disponible para varios tipos de reptiles marinos del Mesozoico (ictiosaurios, plesiosaurios y mosasaurios), este trabajo surge a partir de la hipótesis sobre la forma y función de los dientes inicialmente planteada por Massare (1987). El análisis de micro desgaste dental (DMA; siglas en inglés de Dental Microwear Analysis) es el estudio de raspaduras y picaduras microscópicas en la superficie de los dientes como resultado de las interacciones diente - diente o diente - alimento (por ejemplo, Walker *et.al.*, 1978; Scott *et.al.*, 2006 citado por Poynter, 2011). Los diferentes tipos de patrones de micro desgaste entre los taxones sugieren estrategias de

alimentación y dieta variables y es independiente de las predicciones de la dieta basada en la forma de los dientes (Ungar, 1996 citado por Poynter, 2011).

Se encontró que los alimentadores de tipo perforador que se alimentan de presas blandas poseen poco desgaste en su estructura dental; mientras que los pertenecientes al gremio de cortadores tienen un desgaste medio; y los alimentadores trituradores presentan un alto grado de desgaste. Sin embargo, la revisión de la dieta es clave para entender la condición paleoecológica de los organismos antiguos (Fleagle, 1999 citado por Poynter, 2011). Es así, que se estableció una diferencia significativa entre las densidades totales del microdesgaste de los dientes trituradores, cortadores y perforadores gracias a arañazos, fosas y desgarros que se produjeron en la interacción entre la presa y depredador que a su vez se relacionan bien con la dieta de estos tres grupos según el trabajo realizado por Massare (1987). Por lo tanto, estos resultados concuerdan con el desgaste que se esperaría del consumo de presas con blindaje duro (alimentadores de tipo triturador), carne y hueso (alimentadores de tipo cortador) y cuerpos blandos (alimentadores de tipo perforador). Como conclusión, este trabajo confirma lo realizado en su momento por Massare (1987) de la forma y función de los dientes, ya que ambos trabajos se complementan para inferir tipos de presas y posiblemente sus estrategias de depredación.

Otro trabajo de gran importancia es de Fröbisch *et.al.*, (2012) que se titula:

**Macropredatory ichthyosaur from the Middle Triassic and the origin of modern trophic networks** presenta el ictiosaurio como un depredador de primer nivel en donde los reptiles marinos asumieron el papel de depredadores después de la extinción del Pérmico- Triásico restableciendo en gran medida la estructura de pre-extinción de las redes tróficas marinas. Se determinó durante el estudio que este reptil alcanzó un tamaño de 8.6 m y que habitó durante el Anisiano (Triásico Medio temprano) hace aproximadamente 244 millones de años en la zona media de Fossil Hill (colina fósil) Miembro de la Formación Favret Canyon, montañas de

Augusta, condado de Pershing, Nevada, gracias al estudio anatómico correspondiente se reveló la rápida recuperación biótica de los ambientes marinos, debido a que se desconocía en la mayor parte del Triásico depredadores del ápice macrófago. Sin embargo, la descripción correspondiente reveló un componente esencial que hacía falta en las redes alimentarias marina existentes, colocando en la evolución a los ictiosaurios como el máximo depredador después de la extinción masiva del Pérmico-Triásico.

Bardet *et.al.*, (2013) desarrolló un trabajo de investigación titulado: **A Giant Chelonioid Turtle from the late Cretaceous of Morocco with a suction feeding apparatus unique among tetrapods** en donde se describe un pariente de las tortugas marinas fósiles Protostegidae y Dermochelyidae, *Ocepechelon bouyai* gen. et sp. nov. es un nuevo quelonioide gigante del Maastrichtiano Tardío (67 m.a.) de Marruecos que presenta notables adaptaciones a la vida marina. Dentro de los principales hallazgos es que comparte convergencias únicas tanto con los peces sinnátidos (un único hocico óseo tubular largo que termina en una boca redondeada y dirigida hacia adelante) como las ballenas con pico (mandíbulas desdentadas de gran tamaño y alargadas). Esta sorprendente anatomía sugiere una adaptación extrema en la alimentación por succión. Es el único organismo tetrápodo alimentador que presenta una estructura ósea de alimentación en forma de pipeta, por lo que se convierte en un claro ejemplo de la diversificación taxonómica y anatómica de las tortugas quelonioideas durante el Cretácico superior. Por lo anterior, este trabajo aporta en la medida de que la morfología es clave para entender las estrategias de depredación de estos reptiles, puesto que existió una gran diversificación del grupo en el periodo Cretácico.

Por otro lado, Motani, *et.al.* (2015) en su trabajo titulado: **Lunge feeding in early marine reptiles and fast evolution of marine tetrapod feeding guilds** describe la evolución de los gremios de alimentación de depredadores marinos y su estructura trófica, después de la extinción del Pérmico, mostrando la diversidad de reptiles marinos con adaptaciones alimentarias únicas las

cuales surgieron durante el Triásico Temprano (hace unos 248 millones de años), entre ellos se destaca *Hupehsuchians* revelando gran parte de su morfología, indicando que probablemente fue un depredador de aguas profundas, dado a su esqueleto pesado; un espécimen de este género reveló un paladar y una mandíbula bien conservado, sugiriendo que era un alimentador de arremetida como también ocurre en las ballenas rorcuales y los pelícanos, compartiendo el estilo de alimentación de estos dos animales.

La investigación permitió realizar una división de las estrategias de alimentación con base a 1) Selección 2) Captura y 3) Procesamiento de la presa. En este sentido, se realizó una evaluación utilizando el hábitat de alimentación, la forma de captura de presas (morder o succionar) y la forma de los dientes (puntiaguda, redondeada, filtro o desdentado) de los fósiles encontrados. En conclusión, este trabajo expone una explosión en la diversificación de las estrategias de alimentación de los reptiles marinos del Triásico especialmente haciendo énfasis en el género *Hupehsuchus*. Además, permitió evidenciar en gran parte una nueva vía para los nutrientes que circulan en las aguas costeras, conocido como el moderno “Whale Pump”, el cual se refiere al ciclo de los nutrientes, especialmente del nitrógeno. Finalmente, al examinar las funciones de estos reptiles permite analizar la diversidad de los estilos de vida de alimentación.

El estudio de T. Lynn Harrell, Alberto Pérez, Huertas y Celina Suarez (2016) que se titula **¿Endothermic Mosasaurs? Possible thermoregulation of Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia, Squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil bioapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds** se enfoca en el análisis de tres géneros extintos de mosasaurios con diferente masa corporal de la región de Mooreville Tiza en Alabama (EE. UU). en donde se realizó la comparación de las temperaturas corporales de los reptiles a partir de isótopos de oxígeno ( $\delta^{18}O_{PO4}$ ) con los de los peces poiquiloterms del género extinto (*Enchodus*) y aves pelágicas endotérmicas (*Ichthyornis*) entre otros organismos, con el fin de

determinar si los mosasaurios eran reptiles ectotérmicos o endotérmicos. Sin embargo, para que este estudio fuera posible, se hizo indagaciones de la morfología y el éxito evolutivo de los mosasaurios. Resultados e investigaciones anteriores atribuyen que estos reptiles presentaban una movilidad intracraneal especializada y una articulación mandibular flexible que le permitía un mejor agarre de sus presas. (Russell 1964, 1967; Callison 1967 citado por Harrell. *et.al.*, 2016).

En este sentido, a medida que los mosasaurios evolucionaron, comenzaron a desarrollar algunas de las mismas características morfológicas de sus predecesores los ictiosaurios; esta tendencia hacia la evolución convergente ha llevado a algunos investigadores a plantear la hipótesis que los mosasaurios pudieron tener termorregulación elevada desarrollada de manera similar (Bernard *et.al.*, 2010 citado por Harrell. *et.al.*, 2016), lo que habría ayudado a facilitar una posible transición de la depredación de emboscada a la depredación activa y de persecución. Si esta hipótesis era afirmativa la endotermia habrían permitido a los mosasaurios explorar aguas polares más frías y así expandir su rango potencial del hábitat marino (Martin 2002; Chin *et.al.*, 2008 citado por Harrell. *et.al.*, 2016) proporcionándoles una ventaja evolutiva en el enfriamiento progresivo de los océanos durante el Cretácico tardío sugiriendo que los mosasaurios no eran gigantotermos, ni ectotérmicos, sino más bien endotérmicos. (Polcyn *et.al.*, 2014 citado por Harrell. *et.al.*, 2016).

El estudio de Noé, L.F., Taylor, M.A., and Gómez-Pérez, M (2017) titulado **An integrated approach to understanding the role of the long neck in plesiosaurs** se basa en la descripción sobre la evolución y función del cuello en plesiosaurios, asociados principalmente con la alimentación y la natación rápida, para ello se tuvo en cuenta la anatomía de la cara articulares cervicales contiguas, centro vertebral y arcos neurales junto con las costillas cervicales, implicando con ello, la flexibilidad y rigidez del cuello de los plesiosaurios. Para ello se utilizó tres géneros de plesiosaurios de cuello largo, los cuales fueron: *Muraenosaurus*

(Seeley, 1874), *Cryptoclidus* (Seeley, 1892) y *Tricleidus* (Andrews, 1909). Los tres géneros se recuperaron de la formación Oxford Clay, se infiere que las funciones del cuello fueron múltiples entre los cuales es que pudo haber estado involucrado en interacciones intraespecíficas e interespecíficas, además que fue crucial en cuanto a la respiración y a la captura de presas, con frecuencia se ha considerado que los plesiosaurios fueron depredadores de emboscada, es decir de un movimiento lento, esperando o nadando lentamente entre sus presas. Concluyendo, que el cuello de los plesiosaurios se debe analizar desde un enfoque integrado para obtener una mejor comprensión en cuanto a su función, para lo cual se debe tener en cuenta el cráneo, anatomía cervical, tronco y las extremidades.

De este modo, este estudio propone un nuevo modelo con relación a la función del cuello en cuanto a su flexibilidad, pero también a su rigidez, dicho de este modo; eran indispensables para dos elementos claves del estilo de vida del plesiosaurio la alimentación y la locomoción durante la huida de un depredador. Sin embargo, la cabeza y el cuello estaban adaptados para consumir relativamente presas pequeñas de cuerpos blandos, estos organismos pudieron estar muchas veces dentro de la columna de agua, cerca de la interfaz sedimento- agua, o concentrada en otro caso dentro de sedimentos blandos. Por lo anterior, con base a la anatomía del cráneo y la morfología de los dientes; la presa habría quedado atrapada detrás de la dentición puesto que esta estaba estrechamente entrelazada, actuando en este sentido como una especie de colador, filtrador o rastrillo tanto en el agua como en el sedimento. Finalmente, este trabajo brinda una perspectiva más integral del cuello de los plesiosaurios y su función en la estrategia de alimentación y de depredación de los plesiosaurios.

Anquetin, *et.al.*, (2017) desarrolla un trabajo titulado: **A Jurassic stem pleurodire sheds light on the functional origin of neck retraction in turtles** en donde describe los mecanismos de retracción del cuello en las tortugas modernas compuestas por dos grupos monofiléticos. Los

pleurodires (Tortugas que doblan el cuello lateralmente) protegiendo su cabeza debajo del margen anterior del caparazón y los criptodires (tortugas de cuello oculto) retraen la cabeza dentro del caparazón entre las cinturas escapulares. Este estudio describe como tal el cuello de *Platycheilus oberndorferi*, un pleurodire que hizo parte del Jurásico tardío donde se encontró similitudes morfológicas y funcionales convergentes con los criptodires actuales, los resultados revelaron que este espécimen fue capaz de doblar el cuello en el plano vertical y parcialmente poder retirar el cuello dentro del caparazón. Por lo que se infiere que, el mecanismo típico de retracción del cuello de criptodires sea el primero que evolucionó en pleurodires. Por otro lado, varias características anatómicas sugieren que *P. oberndorferi* era un depredador de emboscada mandando el cuerpo o la cabeza hacia su presa o succión en donde la presa es succionada por la boca, generalmente este comportamiento es visto por ejemplo en la matamata (*Chelus fimbriatus*) o las tortugas mordedoras como: (*Chelydra serpentina* y *Macrochelys temminckii*). En conclusión, la retracción vertical parcial del cuello en el taxón permitió una proyección rápida hacia adelante de la cabeza durante la captura de la presa bajo el agua, ofreciendo una explicación probable del origen y la función de la retracción del cuello en los criptodires modernos.

El trabajo de Ferrón, H. G., Martínez-Pérez, C., & Botella, H. (2018). que se titula **The evolution of gigantism in active marine predators** proponen una nueva hipótesis para comprender la evolución del tamaño de los depredadores marinos actuales, a través de la relación de las estrategias de alimentación y termo fisiología de vertebrados acuáticos extintos y vivos. Para ello, fue necesario evaluar los límites metabólicos de los vertebrados acuáticos vivos y las estrategias termorreguladoras de ciertos grupos extintos, ya que permite definir los límites energéticos de la depredación y proporcionar apoyo cuantitativo para el modelo. En este sentido, para explicar los mecanismos subyacentes a este fenómeno, el tamaño corporal es un factor

determinante de diferentes parámetros fisiológicos, anatómicos, ecológicos y de historias de vida (Peters 1983; Carder 1984. citado por Ferrón *et.al.*, 2018).

Según los investigadores, la evolución de los grandes depredadores estuvo enmarcada por un salto metabólico, que se refiere principalmente a un proceso que implica cambiar de un nivel metabólico a otro. Por ejemplo “pasar de ser ectotermo (sangre fría) a endotermo (sangre caliente)”; esto quiere decir, que el organismo pasa a tener una respiración poco eficiente a una más eficiente; esto específicamente para el caso de ictiosaurios, mosasaurios, plesiosaurios (reptiles marinos), pterosaurios (reptiles voladores) y dinosaurios (y sus descendientes, las aves). Estos factores han sido propuestos como factores determinantes de la evolución del gran tamaño de los depredadores y promueven el incremento de la tasa metabólica, aunque si bien es cierto, la tasa metabólica específica de la masa disminuye con el aumento del tamaño corporal, esto a su vez define, en que un tamaño más grande no es fisiológicamente más sostenible una vez que ha alcanzado su límite. (Makarieva *et al.*, 2005a, 2005b citado en Ferrón *et.al.*, 2018).

Con base en estas ideas, se considera que los valores concretos de la tasa metabólica también actúan como un factor limitante para el nivel de actividad y la estrategia de alimentación en animales (Peterson *et.al.*, 1990; Hammond y Diamond, 1997 citado en Ferrón *et.al.*, 2018). Estos son: (1) la actividad disminuirá cuando el tamaño corporal aumente dentro de cada nivel metabólico. (2) al comparar individuos de tamaño similar, aquellos con niveles metabólicos más altos mostrarán estilos de vida más activos. (3) al comparar organismos con niveles de actividad similares, aquellos con niveles metabólicos más altos alcanzarán tamaños corporales más grandes. En este contexto, la diversidad de tamaños corporales, estrategias de alimentación y termo fisiología de vertebrados acuáticos extintos y vivos puede explicarse mucho mejor, además los altos requisitos energéticos derivados de un estilo de vida depredador activo podrían explicar

las notorias diferencias de tamaño corporal entre los depredadores acuáticos y los alimentadores de filtro del mismo nivel metabólico.

En conclusión, este trabajo se relaciona con el estudio, porque proporciona una comprensión más completa de la diversidad de tamaños corporales, estrategias de alimentación y termo fisiología de vertebrados acuáticos extintos y vivos, considerando que la tasa metabólica específica de la masa puede actuar como un factor limitante de la actividad. nivel y estrategia de alimentación. Desde esta perspectiva, se propone que los cambios hacia niveles metabólicos más altos, promovidos por diferentes factores extrínsecos o intrínsecos, permitan mantener una actividad similar y una estrategia de alimentación en tamaños corporales más grandes, ofreciendo una explicación satisfactoria y más holística para la evolución del gigantismo en activo depredadores y porque no también organismos extintos.

Finalmente, se encuentra el trabajo de Krzysztof Owocki y Daniel Madzia (2020) titulado **Predatory behaviour in mosasaurid squamates inferred from tooth microstructure and mineralogy** en el cual expone una descripción detallada y completa de la microestructura del esmalte y la dentina de dos mosasaurios. Los datos obtenidos se exploraron en cuanto a la morfología y afinidades taxonómicas, mineralogía, química de la corona dental, microestructura de la dentina, química del esmalte e implicaciones para inferencia del comportamiento depredador. Generalmente, los dientes de los saurópsidos extintos se estudian principalmente para comprender factores taxonómicos, ecológicos y para la obtención de la información filogenética. Para ello, se implementó una microsonda electrónica que demostró la química del esmalte inalterada, infiriendo que podía existir movimientos diminutos sin romperse, además la dentina absorbía impactos posiblemente más elevados de lo normal, esto se debe a que el contenido de Fe en el esmalte aumenta su dureza y mejora la resistencia a los ácidos, de esta manera se infiere que los dientes tenían una buena capacidad para resistir daños mecánicos

graves y tales propiedades indican una adaptación a sacudir y desgarrar presas grandes y resistentes.

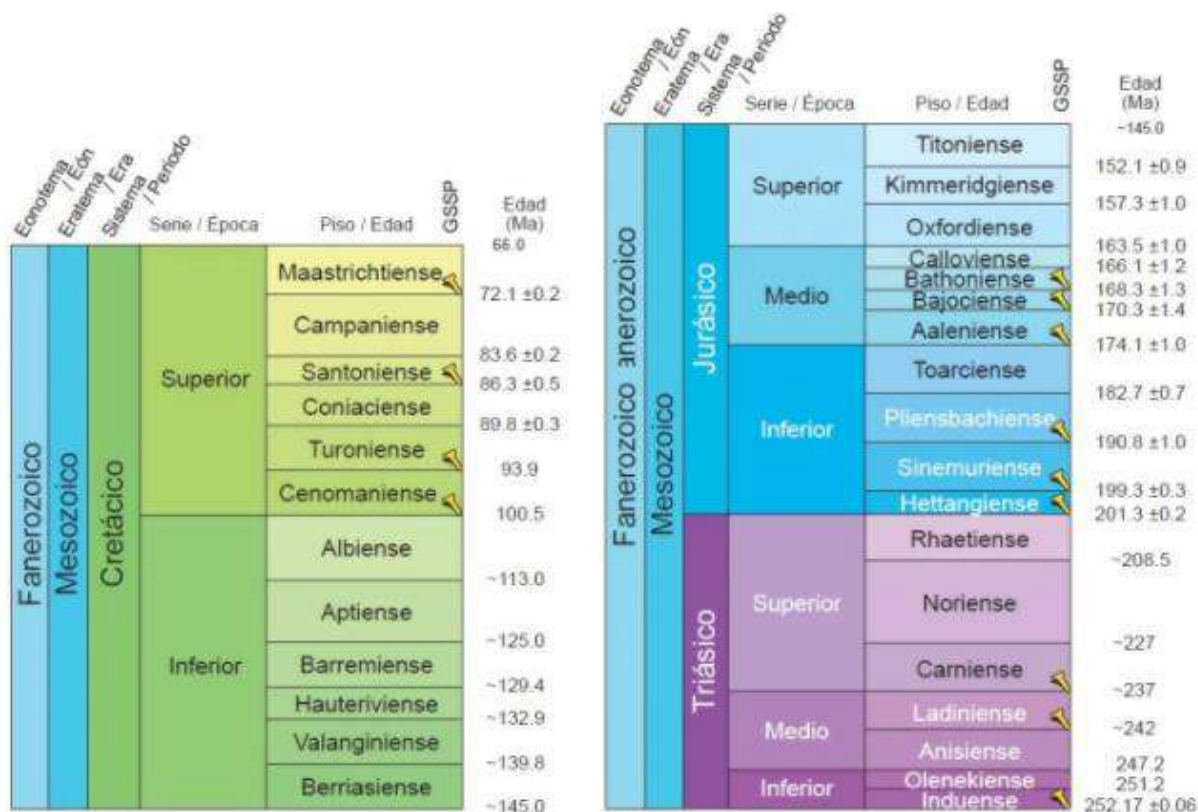
## **6. MARCO TEÓRICO**

### **6.1 La Era Mesozoica**

Es conocida zoológicamente como la era de los reptiles o botánicamente como la era de las cícadas, abarca desde comienzos del Triásico (hace aproximadamente 251 millones de años) partiendo de la extinción masiva del Pérmico hasta el final del Cretácico (hace aproximadamente 66,5 millones de años) cuyo fin estuvo marcado por el impacto de un meteorito. Durante esta era, la fauna y la vegetación terrestre cambiaron drásticamente a nivel global: evolucionaron muchas formas modernas de plantas, invertebrados y peces; los dinosaurios hacen su aparición a inicios del Triásico y dominan los ecosistemas terrestres, mientras que en los océanos dominan grandes reptiles marinos y en el aire, los pterosaurios. Todas estas formas de vida prosperaron bajo un clima cálido y tropical que se mantuvo hasta el deterioro climático de fines del Cretácico. (Perea *et.al.*, 2018, p. 85) En la figura 1 se muestran las divisiones de la Era Mesozoica en: períodos, épocas y edades.

**Figura 1**

*Tabla cronoestratigráfica perteneciente a la Era Mesozoica con sus divisiones de escala temporal*



*Nota.* Modificado a partir de la tabla cronoestratigráfica disponible en Stratigraphy.org

Estos tres periodos a su vez se subdividen en ocho épocas y representan un total de treinta edades que en conjunto abarcan 186 millones de años, mucho menos que los 288 que duró el Paleozoico. Sin embargo, para efectos de este trabajo nos centraremos en el periodo Cretácico, que empieza hace 145 millones de años y finalizó a los 65 millones de años y se divide en dos mitades: Cretácico Inferior y Cretácico Superior.

## 6.2 Historia geológica del Cretácico Colombiano

### Figura 2

*Norte de Suramérica durante el Cretácico Temprano: 127.5 Ma*



*Nota.* Se puede observar la gran franja marítima que atraviesa la zona central del país durante el Cretácico. Tomado de Scotese, C. (2014).

La historia del territorio colombiano ha estado íntimamente ligado a la vida marina, desde sus inicios el mar ha cubierto en muchas oportunidades gran parte de Colombia, pues la proporción de las áreas emergidas y sumergidas ha sido extremadamente variable en los últimos 200 millones de años. Bajo las aguas del océano de Panthalassa, tan solo se presentaba alguno que otro afloramiento rocoso cuarcíticos de formaciones muy antiguas que hoy forman parte del Escudo Guyanés, Formación Roraima, entre otros. Sin embargo, hace 135 millones de años durante el periodo Cretácico se originaron diversas dinámicas geológicas que permitieron el surgimiento la cordillera de los Andes que hoy conocemos como la actual Cordillera Central, definiendo ciertas zonas de desiertos y llanuras, lo que dio como resultado el aislamiento algunos lagos salados y zonas de marismas. (Castaño Uribe. 2000)

Con el retroceso definitivo del agua a comienzos de la Era Terciaria, la conformación de nuestro país cambió drásticamente, la evidencia del mar colombiano se observa en múltiples manifestaciones mineralógicas y biológicas causadas por procesos de evaporación, precipitación y transformación de componentes que, sumados a la actividad volcánica y a la orogénesis activa, generaron una acumulación de minerales en esta cuenca marítima prehistórica; algunos de estos depósitos quedaron en los valles interandinos cuando finalizó el levantamiento de los Andes, otros se almacenaron en las cumbres de las montañas o en el altiplano cundiboyacense. (Castaño Uribe. 2000).

### **6.3 Reptiles marinos del Cretácico en Colombia**

El estado actual del conocimiento de los reptiles marinos del Cretácico Colombiano lo publicó la paleontóloga y geóloga colombiana María Paramo (2015) con el fin de ofrecer un panorama general de la distribución geográfica y estratigráfica del registro fósil en el suelo colombiano. Indago varias fuentes de información entre las que se destaca en primer lugar, el producto de su experiencia, además de artículos científicos y notas publicadas en revistas científicas. Así mismo, ejemplares de las colecciones oficiales y privadas, fueron seleccionados de acuerdo con las actualizaciones de los inventarios de instituciones tales como: la Universidad Nacional de Colombia, el Servicio Geológico Colombiano y el Centro de Investigaciones Paleontológicas, entre otras. Sin embargo, se incluyó información crucial de colecciones poco documentadas como la del museo “El Fósil” de Villa de Leiva y de colecciones privadas sin inventariar, ofreciendo una breve síntesis histórica de los estudios realizados del registro fósil del territorio a partir de la primera mitad del siglo XX hasta la fecha de publicación del artículo.

La revisión reveló un panorama de las ocurrencias de restos de reptiles marinos en las capas del Cretácico de Colombia, de acuerdo con la nomenclatura estratigráfica utilizada en las distintas regiones geológicas que corresponde principalmente de norte a sur a Santander; Villa de Leiva; Cundinamarca; Tolima; Huila y Cauca. A continuación, se presentan los datos recopilados en la (véase Tabla 1), con el fin de ofrecer una idea de la abundancia relativa de especímenes con respecto a la edad y la localidad de estudio.

**Tabla 1**

*Abundancia de reptiles marinos en Colombia durante el Cretácico.*

	Testudines				Ichthyosauria		Plesiosauria			Mosasaurioidea	
	Platycheilydae	Podocnemidoidea	Chelonioidae	sin determinar	Ophthalmosauridae	sin determinar	Plesiosauroidea	Pliosauroidea	sin determinar	Mosasauridae	sin determinar
Maastrichtiense				x(?)							
Campaniense										x	
Santoniense											
Coniaciense										xx	
Turonense							xx			xx	x
Cenomaniense											
Albiense						x					
Aptiense											
			xxx	xxx	xx	xxxxxx	xxx	xxxx	xx		
Barremiense											
Hauteriense											
Valangiense	xx	xx		x		x	x				
Berriasiense											

Número de ejemplares: x: 1; xx: 2–5; xxx: 6–10; xxxx: 11–15; xxxxx: 16–20; xxxxxx: más de 20.

*Nota.* Tomado de *Estado actual del conocimiento de los reptiles marinos cretácicos de Colombia* Páramo (2015)

Dentro de los resultados obtenidos en la investigación, se muestra que Colombia posee una gran riqueza fósil de reptiles marinos del Cretácico, siendo la región de Villa de Leyva la

más prolífica, seguida por Zapatoca (Santander). Estos estudios permitieron estimar que los reptiles marinos abarcan diferentes edades del Cretácico colombiano, ejemplo de ello, son los numerosos especímenes de tortugas y restos aislados de Plesiosaurios e Ictiosaurios que aparecen en capas del Valanginiano en la región de Zapatoca en el departamento de Santander. Por otra parte, se cuenta con suficiente material de la región de Villa de Leyva en donde se incluye ictiosaurios, tortugas y plesiosaurios del Barremiano y del Aptiano. Mostrando así, que el Cretácico inferior contaba con la presencia de plesiosaurios en la zona central y sur del país, mientras que los plesiosaurios de cuello largo conquistaron las aguas del mar Cretácico colombiano; los de cuello corto se instalaron en la zona central y se diversificaron rápidamente. Por otro lado, el Cretácico Superior ofrece varios especímenes de Mosasaurios y algunos Plesiosaurios en el Turoniano del Valle Superior del Magdalena (Páramo, 2015). Finalmente, el conocimiento alcanzado permite obtener un primer panorama de la historia de los reptiles marinos además de la distribución, asociación y abundancia de los distintos grupos que habitaron el mar del Cretácico colombiano.

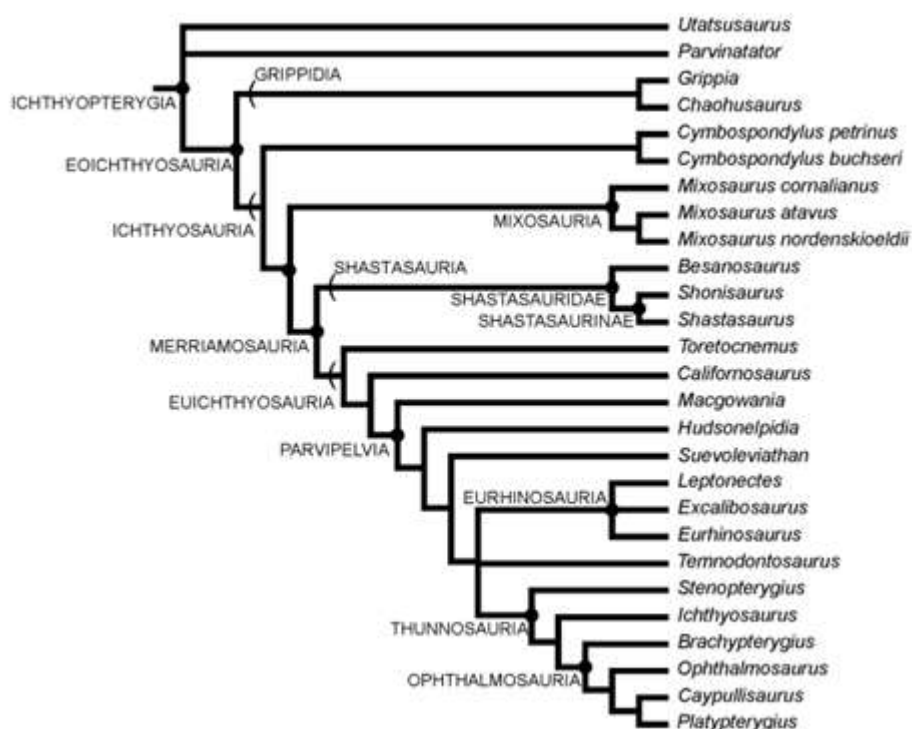
### ***6.3.1 Orden Ichthyosauria***

Se tiene conocimiento que los primeros ictiosaurios se encontraron en lechos del Triásico Inferior de algunos países como Canadá, China, Japón, Noruega y muy posiblemente Tailandia, aunque las primeras formas de ictiosaurios difieren bastante de cómo se conocen actualmente ya que estos tenían la apariencia más similar a la de un reptil con aletas (Motani, 2000). Según el registro fósil, este grupo poseía el más alto grado de adaptación al hábitat marino en comparación con otros grupos de reptiles de su época. Estos reptiles nadadores navegaron los mares del Mesozoico en los periodos comprendidos entre el Triásico Inferior y el Cretácico Superior, cuya extinción estuvo posiblemente marcada por factores como la competencia con otros vertebrados

marinos (aunque no está del todo comprobada esta hipótesis) como los tiburones que por aquel entonces tuvieron un alto índice de diversificación. Por otro lado, se asocia la extinción de estos animales con la disminución de varios grupos de belemnites, organismos que fueron de gran importancia en el hábito alimenticio de los ictiosaurios (Fernández, 2013).

### Figura 3

*Filogenia del orden Ichthyosauria tomado de la página de Ryosuke Motani (1999)*



*Nota.* El autor de esta cladograma aclara que muchos ictiosaurios se conocen solo por material fragmentado, por lo cual no son aptos para análisis filogenético. Tomado de <https://web.archive.org/web/20090101141124/http://www.ucmp.berkeley.edu/people/motani/ichthyo/phylogeny.html>

### 6.3.1.1 Características de los Ictiosaurios.

Los ictiosaurios difieren en su forma en cuanto al tiempo geológico en el que estuvieron presentes, mientras que los proto-ictiosaurios que habitaron los mares del Triásico eran más similares a un reptil con aletas, los que habitaron en el Jurásico Tardío y parte del Cretácico fueron más cercanos morfológicamente a los peces y delfines lo que es un claro ejemplo de convergencia evolutiva.

Los ictiosaurios del Cretácico presentan un cuerpo fusiforme (alargado – elipsoide), que favorece bastante la movilidad en el ambiente acuático dadas sus condiciones hidrodinámicas. Además de la forma de su cuerpo, presentaba aletas pélvicas reducidas y pectorales con numerosas falanges y fragmentos óseos discoidales que dio la apariencia de remo o paleta a las extremidades, forma que permitió la propulsión de los individuos en el agua (Gasparini y Fernández, 1997). Estos ictiosaurios también poseen una aleta dorsal que carece de un soporte óseo, sin embargo, esta parte de su cuerpo posiblemente les permitió obtener mayor estabilidad durante la natación y la capacidad de efectuar giros ágiles y rápidos (Pardo Pérez *et.al.*, 2015); la aleta caudal del ictiosaurio era heterocerca, como la que se presenta en el tiburón tigre moderno, este tipo de aleta es de importancia para la natación a velocidades moderadas ya que esta morfología de la aleta reduce en gran medida las fuerzas de arrastre del individuo durante el nado.

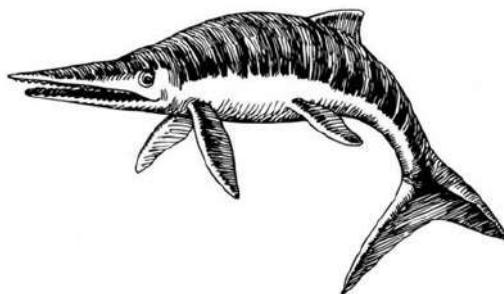
En cuanto a la cabeza, la forma de esta es alargada, con grandes ojos que según los estudios poseían un número F pequeño (grado de apertura de la pupila ocular dependiendo de la luminosidad del ambiente) lo cual puede apoyar la hipótesis de que los ictiosaurios eran buceadores profundos ya que su adaptación

ocular les permitía desenvolverse en lugares con luminosidad mínima; dado que los ojos del ictiosaurio no eran esféricos se atribuyó al anillo esclerótico la función de mantener la forma del ojo frente a las fuerzas de presión ejercidas sobre el globo ocular durante el nado (Motani, 2000). Por otro lado, los ictiosaurios presentan mandíbulas con numerosas piezas dentales delgadas y borde puntiagudo que permiten inferir la dieta carnívora del ictiosaurio.

La adaptación de los ictiosaurios a la vida marina hizo que estos perdieran la capacidad de reproducirse como los demás reptiles: fuera del agua y por medio de los huevos. Los ictiosaurios daban a luz a sus crías en el mar, la cría posiblemente nacía ya estando desarrollada y saliendo de cola en lugar de nacer de cabeza bajo el argumento de prevenir la muerte por ahogamiento de la cría si existiesen dificultades durante el nacimiento ya que los ictiosaurios necesitaban del aire para respirar, al nacer ascenderían a la superficie para tomar su primera bocanada de aire (Apesteguía y Ares, 2010).

**Figura 4.**

*Reconstrucción de un ictiosaurio que habitó en los mares del Cretácico en el que se observan las características descritas en el texto.*



*Nota.* Imagen tomada de: <https://mx.depositphotos.com/portfolio-28339438.html>

La primera mención de la presencia de estos reptiles marinos en Colombia data de 1971, sin embargo, la investigación más exhaustiva sobre estos especímenes se fue realizada en 1997 por la paleontóloga María Eurídice Páramo Fonseca quien describió un cráneo extraído de rocas de la loma Pedro Luis perteneciente a la Formación Paja, el espécimen es uno de los cráneos más completos conocidos para el Cretácico y en su momento, fue determinado como una especie nueva: *Platypterygius sachicarum*. (Maxwell *et.al.*, 2019). El registro fósil de ictiosaurios muestra una alta concentración de restos óseos en la región central de la Cordillera Oriental, depositados durante el Barremiense y en mayor número durante el Aptiano. Los especímenes presentan variada morfología, lo que sugiere que hubo gran proliferación y alta diversidad de ictiosaurios durante el Cretácico Inferior en el mar colombiano. La presencia de restos de estos animales en pisos del Albiano revela que los ictiosaurios estuvieron presentes en el mar Cretácico de Colombia hasta finales de su historia (Páramo, 2015).

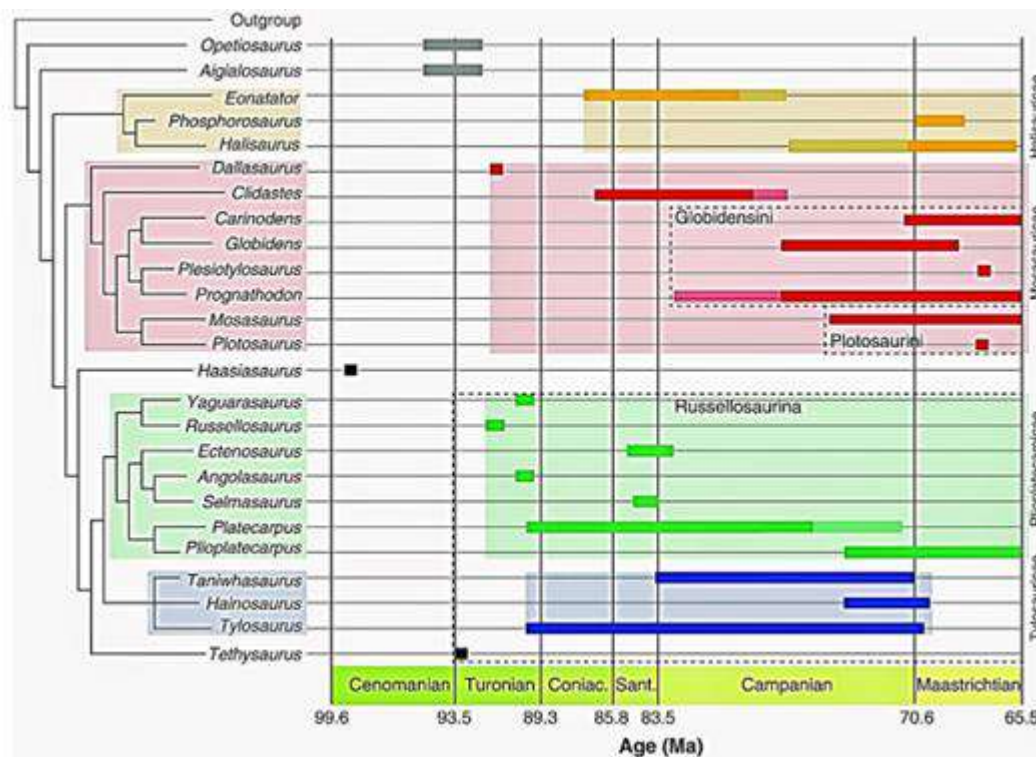
Páramo (2015) concluyó que los numerosos restos de ictiosaurios reportados para Colombia corresponden a especímenes Cretácicos. Los restos en su mayoría son cráneos y esqueletos axiales que aún no han sido publicados, sin embargo, el material estudiado hasta el 2018 incluye dos cráneos parcialmente completos encontrados en capas estratigráficas del Barremiano – Aptiano de Villa de Leyva (Boyacá), que fueron incluidos en dos géneros de la familia Ophthalmosauridae: *Platypterygius sachicarum* Páramo, 1997 y *Muiscasaurus catheti* Maxwell *et.al.*, 2015 (Cortés y Páramo, 2018 citado en Maxwell *et.al.*, 2015). (Ver Tabla 3)

#### ***6.4 Orden Squamata - Familia Mosasauridae***

Los mosasaurios fueron un grupo de reptiles escamados marinos cuyo registro más temprano se remonta al Cenomaniano (Cretácico Superior – 100.5 a 93.9 m.a. aproximadamente) hasta los eventos de extinción del Cretácico/ Paleógeno – K/Pg. (Polcyn *et.al.*, 2014 citado en González, 2017), descubierto por primera vez en 1764 en formaciones de caliza en Maastricht (Países Bajos). La etimología del nombre proviene del río Mosa y del griego *sauros* que significa “lagarto”. Estos reptiles marinos también se han encontrado en Nueva Zelanda, África, Europa, Norteamérica, Sudamérica y la Antártida; se dice que muy probablemente los mosasaurios ocuparon los nichos ecológicos dejados por los ictiosaurios al extinguirse a mediados del Cretácico, lo cual permitió su diversificación a nivel mundial (Harrell *et.al.*, 2016). Las relaciones de parentesco entre los Mosasauridae con los actuales reptiles se hallan en discusión puesto que existe una hipótesis de su cercanía con las serpientes dadas sus similitudes craneales y en la apertura de sus maxilares (Lee, 1997). En cuanto a la extinción de los mosasaurios según González (2017) puede ser interpretada bajo dos posibilidades: 1. Una desaparición progresiva a lo largo del Cretácico tardío y 2. Una extinción rápida y repentina como causa del cataclismo sucedido al final del Cretácico. A continuación, se puede observar las familias de mosasaurios por medio de una cladograma.

**Figura 5**

Cladograma de géneros de Mosasaurios donde las cajas semitransparentes representan subfamilias, las barras de color sólido indican rango temporal y las barras semitransparentes representan dudas a nivel de rango temporal



**Nota.** Cladograma basado en Bell (1997), Polcyn y Bell (2005) Polcyn y Everhart (2008) y Polcyn *et.al.*, (2012) citados en González (2017) Tomado de:

[https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/seminario/seminario\\_nPAL000040\\_GonzalezR uiz.pdf](https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/seminario/seminario_nPAL000040_GonzalezR uiz.pdf)

#### 6.4.1 Características de los Mosasaurios.

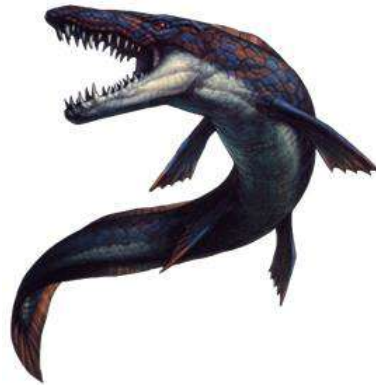
Los especímenes de Mosasauridae varían en tamaño, teniéndose a *Mosasaurus hoffmanni* de 18 metros como el de mayor longitud (Luan *et.al.*, 2010), seguido por *Tylosaurus* con 13 metros aproximadamente (Lindgren, 2005). Estos reptiles, dentro de

sus aspectos paleobiológicos eran vivíparos a comparación de las tortugas marinas que retornaban a las playas para la puesta de huevos (Field *et.al.*, 2015).

La morfología de los mosasaurios consiste en 4 extremidades con forma de aleta; sus extremidades anteriores poseen mayor tamaño que las posteriores y muy posiblemente su función era básicamente la estabilidad y la orientación del individuo mientras que su cola comprimida lateralmente cuyo movimiento oscilatorio en plano vertical era su principal fuente de propulsión. En cuanto al movimiento corporal del mosasaurio es gracias a vértebras bien articuladas que les permitía una locomoción similar al de las anguilas modernas; su cráneo es alto pero angosto, en su parte superior se ubica el hocico y sus ojos se encuentran ubicados en la parte alta del cráneo, pero mirando hacia los costados (Apestegua & Ares, 2010); por otro lado, los autores anteriormente mencionados se refieren al poco desarrollo de su sentido del olfato además de poseer una línea adicional de dientes muy cercano al paladar, lo cual puede dar un indicio de que sus presas en lugar de ser desgarradas eran engullidas sin masticar.

### **Figura 6**

*Reconstrucción de espécimen de mosasaurio*



**Nota.** El mosasaurio fue el gran depredador de finales del Cretácico, obsérvese su morfología totalmente adaptada al medio marino, aunque este ejemplar muestra dientes con borde puntiagudo no todas las especies poseían esta morfología dental ya que dependía en gran medida de sus hábitos alimenticios. Tomado de: <https://www.pngwing.com/es/free-png-zmmcl>

Los mosasaurios en Colombia están representados a lo largo de la cordillera oriental en lechos de suelo correspondientes del Turoniano al Campaniano (Cretácico Superior). Los fósiles más completos de cráneos, vértebras, esqueletos, vestigios de tejidos blandos y evidencias de gestación se hallaron en municipios como Yaguará (Huila) en 1989 y Coello (Tolima) en 2004 mientras que otros restos fragmentarios se encontraron en municipios de Cundinamarca, Santander y Cauca (Véase Tabla 1).

Los restos hallados en Yaguará (Huila) fueron estudiados por la paleontóloga María Eurídice Páramo Fonseca quien asignó el fósil a la especie *Yaguarasaurus colombiensis* (Páramo, 2000) cuyo nombre es dado en honor a la población anteriormente mencionada. Posteriormente (2013) la misma investigadora clasificó los restos del municipio de Coello como *Eonatator coellensis* (Páramo, 2013), cabe mencionar que la palabra “*Eonatator*” significa nadador del amanecer y “*coellensis*” es dado por el municipio donde fue encontrado. (Ver Tabla 3)

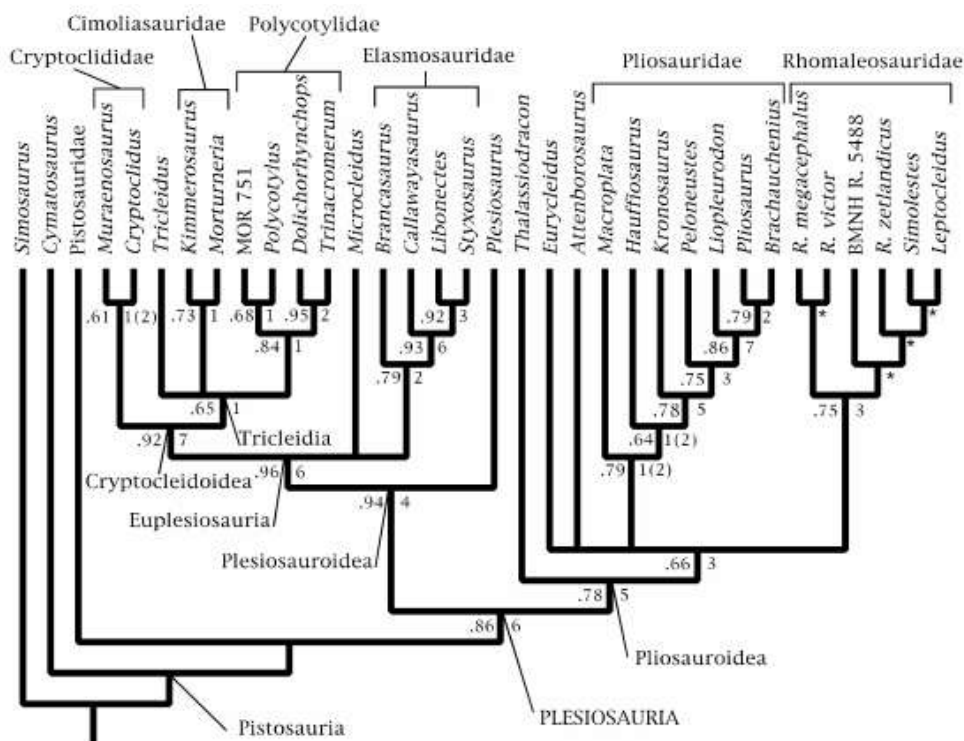
### **6.5 Orden Plesiosauria**

Es un orden que estuvo presente en los mares entre el periodo Triásico Superior hasta el evento de extinción masiva presentado en el Cretácico Tardío (Brown, 1981; Taylor y Cruickshank, 1993; O’Keefe, 2001<sup>a</sup>, 2004<sup>a</sup>; Gasparini *et.al.*, 2003<sup>a</sup> citado en O’Gorman, 2013). Dentro de este orden existieron dos planes corporales tales como los

pertencientes al suborden pliosauroidea y al suborden plesiosauroidea, los cuales se explican a continuación:

**Figura 7**

*Cladograma del orden Plesiosauria con los subórdenes Pliosauroida y Plesiosauroidea*



**Nota:** Cladograma realizado por O' Keefe (2001). Tomado de:  
<http://science.marshall.edu/okeefef/PDFS/OK2001AZF.pdf>

### 6.5.1 Suborden Pliosauroida.

Los pliosaurios fueron grandes reptiles marinos que surcaban los mares desde el Triásico Superior hasta el Cretácico Superior; estos reptiles tenían un cuello corto y el cráneo desproporcionadamente grande (aproximadamente 3 metros de longitud); presentaban dientes robustos y de tamaño diferente llegando a ser algunos muy grandes

con respecto a otras piezas dentales; por otra parte, estos poseían cuatro aletas de gran tamaño que les permitía la propulsión a través del agua, muy probablemente éstas fueron útiles al momento de cazar a sus presas. La cola mediana que posiblemente funcionaba como estabilizador durante el nado. La coloración de la piel de los pliosaurios no se conoce, aunque se puede suponer que ellos al ser depredadores de alta mar presentaron patrones de coloración similares a los depredadores modernos como lo es su parte dorsal oscura y su zona ventral de color más claro. A lo largo de su historia evolutiva los pliosaurios tuvieron varios hábitos de alimentación, por ejemplo, en los mares jurásicos era muy probable que fueran animales filtradores, mientras que en el periodo Cretácico pudieron alimentarse de presas grandes como peces y otros reptiles marinos de la época. (Iturralde y Gasparini, 2013).

### Figura 8

*Reconstrucción de espécimen de Pliosaurio*



**Nota:** Tomado de: <https://dino.wikia.org/es/wiki/Liopleurodon>

En Colombia se han encontrado 4 especies diferentes de pliosaurios, el *Kronosaurus boyacensis* fue hallado en 1977 en la vereda Monquirá del municipio de Villa de Leyva (Boyacá) en suelos geológicos correspondientes al Aptiano (Cretácico Inferior – 115 m.a. antes del presente). Otro espécimen juvenil fue descubierto en el 2000

en suelos arcillosos caoliniticos abigarrados del Barremiano Superior (Cretácico Inferior) de Villa de Leyva; en 2016 este reptil fosilizado fue clasificado dentro del género *Stenorhynchosaurus* (por su característico de hocico corto) seguido del epíteto *munozzi* debido al apellido del dueño de la propiedad donde se encontró el fósil del animal, para así denominarse científicamente como *Stenorhynchosaurus munozzi*. Posteriormente, se encuentran fósiles de un pliosaurio en lechos del Barremiano de la Formación Paja de Villa de Leyva que fue descrito como la nueva especie *Acostasaurus pavachoquensis* por los paleontólogos colombianos Marcela Gómez y Leslie Noé. Por último, en el 2018 se encontraron fósiles de un cráneo casi completo, columna vertebral y fragmentos de extremidades de un nuevo pliosaurio en suelos del Barremiano del municipio de Sáchica (Boyacá); en el 2019 los paleontólogos María Páramo, Cristian Benavides e Ingry Gutiérrez denominan al pliosaurio como *Sachicasaurus vitae* en honor al municipio de Sáchica. (Ver tabla 3)

### **6.5.2 Suborden Plesiosauroidea.**

Los reptiles marinos pertenecientes a este suborden vivieron, al igual que sus parientes pliosaurios desde finales del Triásico Superior – inicios del Jurásico hasta la extinción masiva que se presentó a finales del Cretácico. Los primeros especímenes fósiles de estos reptiles marinos fueron encontrados por la paleontóloga inglesa Mary Anning a inicios del siglo XIX (Trewin, 2002). Los plesiosaurios del Cretácico han sido hallados en todos los continentes incluyendo la Antártida, sin embargo, la mayor cantidad de restos de estos animales se ha encontrado en América del Norte donde se ha obtenido mayor conocimiento sobre esta fauna (Williston, 1903, 1906, 1908; Welles, 1943, 1952, 1962; Bakker, 1993; Carpenter, 1996, 1997 citados en Gasparini y Salgado, 2000). En

otros lugares del mundo, los fósiles de animales de este suborden corresponden a material fragmentario lo cual ha conllevado a determinaciones taxonómicas incorrectas o no sustentables (Gasparini y Salgado, 2000).

### **Figura 9**

*Espécimen de Plesiosaurio – familia Elasmosauridae*



*Nota.* Obsérvese el largo de su cuello en comparación con los reptiles del suborden Pliosauroida. Sachs (2005) menciona que la cantidad de vértebras cervicales presentes en los plesiosaurios de la familia elasmosauridae es de aproximadamente 71. Tomado de: <https://www.freeimages.com/es/premium/plesiosaur-elasmosaurus-862642>

Se sabe que en Colombia los primeros reptiles marinos se extrajeron de los subsuelos hace 70 años en apoyo de la compañía Tropical Oil Company y el Servicio Geológico Nacional (Botero Restrepo, 1945 citado en Páramo, 2015). De la excavación en la loma La Catalina (municipio de Villa de Leyva, Boyacá) se obtuvieron dos esqueletos fosilizados de plesiosaurios de cuello largo, casi completos y articulados. Más adelante el paleontólogo Samuel Paul Welles realizó los primeros estudios sobre los reptiles marinos de Colombia en 1962 clasificando a los esqueletos encontrados dentro

del género *Alzadasaurus*. Por la buena conservación de los restos fosilizados, el mismo paleontólogo los utilizó como base para revisar todos los plesiosaurios Cretácicos conocidos hasta entonces; el *Alzadasaurus colombiensis* posteriormente fue reasignado por Kenneth Carpenter al género *Callawayasaurus* cuyo nombre es en honor al paleontólogo Jack M. Callaway. (Botero Restrepo, 1945; Welles, 1962 citado en Páramo, 2015).

En el 2019 las paleontólogas colombianas María Páramo y Mary Luz Parra en colaboración con los paleontólogos argentinos Zulma Gasparini y José Patricio O’Gorman describen un nuevo género y especie de elasmosáurido encontrado en lechos del Aptiano tardío de La Formación Paja de Villa de Leyva. El nombre dado a este nuevo elasmosaurio fue *Leivanectes bernardoi*. La palabra *Leivanectes* es dada por el lugar de hallazgo de los fósiles y *bernardoi* es dado en honor a Carlos Bernardo Padilla, fundador del Centro de Investigaciones Paleontológicas de Villa de Leyva (Páramo *et.al.*, 2019). (Ver tabla 3).

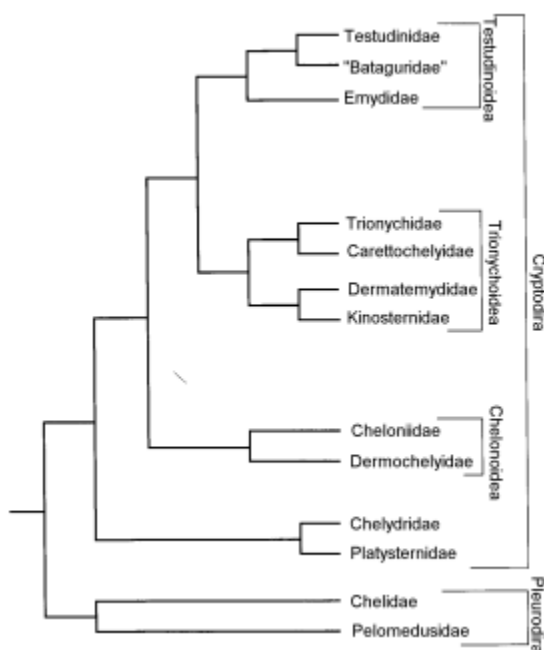
## **6.6 Orden Testudines**

Los organismos pertenecientes a este orden de reptiles tienen una larga historia de existencia tanto en ecosistemas terrestres como en el ambiente marino, sin embargo, el sesgo de esta revisión documental hace énfasis en aquellas tortugas que se desenvuelven y viven en gran proporción en los ecosistemas marinos. El fósil de tortuga marina más antiguo data del periodo Triásico y evolucionaron a partir de tortugas que habitaron en cuerpos de agua dulce (Secretaría CIT, 2004). Márquez (1996) explica que es difícil precisar el origen evolutivo de las tortugas debido a los escasos registros fósiles de las formas más primitivas, sin embargo, por la disposición ósea del cráneo y el carácter

anápsido (típico de las tortugas primitivas) se le asocia a los cotilosaurios que fueron hallados en lechos del Pérmico inferior, además que estos según el registro fósil muestran incubación de huevos con cáscara en el ambiente terrestre. (Cadena, 2015)

## Figura 10

### *Filogenia de tortugas*



**Nota:** Filogenia de las tortugas según Gaffney y Meylan (1988) citado en Montero y Austino (2004). Tomado de:

[https://www.researchgate.net/publication/293958913\\_Sistematica\\_y\\_filogenia\\_de\\_los\\_Vertebrados\\_con\\_enfasis\\_en\\_la\\_fauna\\_argentina\\_Primer\\_Edicion/link/56c732e308ae96cdd067748a/download](https://www.researchgate.net/publication/293958913_Sistematica_y_filogenia_de_los_Vertebrados_con_enfasis_en_la_fauna_argentina_Primer_Edicion/link/56c732e308ae96cdd067748a/download)

### 6.6.1 Características de las tortugas.

Las tortugas poseen una morfología muy particular, su cuerpo se encuentra cubierto por un caparazón óseo de dos piezas (espalda, dorsal y plastrón, ventral) unidas entre sí por puentes óseos laterales. Los dientes ausentes en las tortugas adultos son

reemplazados por un pico córneo. Los miembros en el caso de las tortugas marinas se encuentran modificadas en aletas que funcionan como propulsores, estabilizadores y direccionadores (Montero y Autino, 2004). Las tortugas presentan una respiración pulmonar por lo que emergen periódicamente a la superficie a tomar aire, sin embargo, pueden bucear a grandes profundidades como lo hace la tortuga laúd cuyo registro máximo de inmersión es de 1300 metros (Eckert *et.al.*, 1989 citado en Secretaría CIT, 2004). Las tortugas marinas poseen el rango más amplio de distribución de todos los reptiles especialmente porque habitan en los océanos y en los mares tropicales. Es importante mencionar que las tortugas realizan procesos de migración en busca de alimento, zonas de apareamiento y de anidación, por lo que cubren grandes distancias y llegan a zonas específicas usando una estrategia de localización basada en detección de campos geomagnéticos, información química transportada por las corrientes oceánicas, así como también por la dirección de estas y del oleaje (Secretaria CIT, 2004). Dentro de los análisis bromatológicos efectuados a las tortugas marinas se identifican varios componentes dietarios tales como los vegetales (pastos marinos, algas y mangles), moluscos (bivalvos y gasterópodos) (Meza *et.al.*, 2015) y medusas como un alimento principal en mar abierto.

## Figura 11

### *Caracterización de tortuga marina*



**Nota:** Obsérvese la morfología de sus extremidades adaptadas a la vida marina y su boca en forma de pico ya que estas carecen de piezas dentales. Ilustración por Juan Muñoz. Tomado de: <https://www.pinterest.es/pin/681873199802715786/>

Las tortugas del Cretácico en Colombia han sido estudiadas por el paleontólogo Edwin Cadena, quien en 2005 estudió el fósil de una tortuga encontrada en la población de Zapatoca (Santander) denominada *Notoemys zapatocaensis*, la cual se considera la más antigua de Colombia y del norte de Suramérica, sin embargo, no es una tortuga marina, sino que el hábitat del espécimen fueron los cuerpos de agua dulce. El fósil de *Notoemys zapatocaensis* constituye uno de los fósiles más completos que se conocen de tortugas. Por otra parte, en 2015 se describieron los restos de una nueva tortuga que fue denominada *Desmatochelys padillai* que mostraba restos de huevos en su interior; su tamaño se estima en más de 2 metros de longitud, fue clasificada dentro de la familia Protostegidae cuyas características lo acercan a las tortugas laúd modernas.

Existe otra tortuga del Cretácico descrita para Colombia por Cadena, el fósil fue hallado en el 2009 en la Loma La Catalina del municipio de Villa de Leyva y fue llamada *Leyvachelys cipadi* la cual se sabe que habitó en entornos marinos poco profundos desde

litorales hasta cercanos a la costa dado que su morfología revela que no presentaba adaptaciones propias que le permitieran llevar un estilo de vida en mar abierto pero aun así compartió territorio con tortugas que si estaban mejor adaptadas a la vida en el océano. Estas deducciones se realizaron con base en las posiciones estratigráficas en las que se encontró la tortuga (Cadena y Parham, 2015).

## **6.7 Estrategias de depredación**

Según Ferreras (2015) la depredación consiste en una interacción ecológica donde unos individuos consumen todo o parte de otros individuos que inicialmente estaban vivos, esta relación entre individuos de un ecosistema presenta efectos sobre las presas tales como: letalidad para las presas, competencia entre las especies presa, regulación de comunidades, entre otros. El autor afirma que la depredación es un proceso natural que tiene como resultado múltiples efectos no sólo en las presas sino también en los ecosistemas y en los mismos depredadores, efectos que son necesarios en todos los sistemas naturales y contribuyen en gran medida en el motor de procesos evolutivos.

En un inicio, la depredación ha sido un punto crucial para entender la interacción entre los organismos, especialmente en cuanto a su mantenimiento, crecimiento y descendencia, debido a que la depredación ha afectado en un sentido amplio y vasto a un gran número de organismos actuales como extintos, se ha hecho el estudio correspondiente de las estrategias de alimentación por parte de los depredadores, especialmente de los reptiles marinos del Mesozoico, puesto que la depredación ha sido considerada desde hace tiempo como la mayor fuerza selectiva para la evolución de algunas características morfológicas y del comportamiento de los animales (Sih, 1987 citado por Martín, 2002). Principalmente el éxito de la caza depende de las características morfofisiológicas tanto del depredador como de la presa entre las que se destaca: la coloración, la

posición frente al ataque, tiempo empleado, gasto energético entre otros.

Muchos organismos han vivido en un conflicto permanente entre diferentes demandas ecológicas, y han debido optimizar la búsqueda del alimento y la reproducción, al mismo tiempo que evitan ser atacados por su depredador o enemigo natural. Por lo tanto, en la depredación se ha de considerar el término de carrera armamentista a la revolución marina del Mesozoico, la cual consiste en el surgimiento de adaptaciones tanto en depredadores como en presas que permiten en el caso de los predadores aumentar la eficacia en las estrategias de depredación y en las presas minimizar el riesgo de ser devorados (Ydenberg y Dill 1986, citado por Martín 2002). De acuerdo con lo anterior, existen diferentes tipos de estrategia de depredación las cuales son:

#### **6.7.1 La emboscada.**

Una de las estrategias más utilizadas por los depredadores es la emboscada, aunque hay una baja probabilidad en la captura de sus presas, requiere un mínimo consumo de energía, puesto que espera el momento en que la presa se acerque lo suficiente, y en el momento oportuno la atrapa. Generalmente, el depredador es sigiloso y paciente; las coloraciones que camuflan al depredador ayudan a emboscar a las presas. Ejemplos de organismos que cazan por emboscadas son: cocodrilos, lagartos, tiburón ángel y cefalópodos.

#### **6.7.2 El Acecho**

Es una estrategia donde los depredadores emplean un tiempo considerable en la búsqueda de sus presas, pero la fase de captura es más corta; acechar consiste en observar con atención y cautela a sus presas para ello, siguen las señales que deja un organismo, acortando la distancia con la presa ya identificada. Señales como olores y sonidos

emitidos por la presa son claves para su localización. Ejemplo de organismos que cazan acechando son: el tiburón blanco, serpientes marinas, orcas, anguilas morenas.

### **6.7.3 La Persecución**

La presa se encuentra frecuentemente en la zona de caza del depredador y este emplea un lapso más largo en seguir y capturar a la presa. Estas capturas pueden realizarse de manera individual o colectivamente. La persecución puede durar de varios segundos a notables minutos; esto depende de la agilidad, maniobras defensivas, defensa externa (cuernos, armadura) para hacer frente a su depredador. En este sentido, las estrategias de búsqueda de alimento están condicionadas dependiendo del tipo de presa y sus habilidades durante el escape, estas pueden variar desde las más lentas y pasivas hasta las más activas. La caza por persecución es típica de las orcas, barracudas, delfines, focas y pingüinos.

## **7. MARCO METODOLÓGICO**

Considerando que la presente revisión documental pretende mencionar y describir las posibles estrategias de depredación que presentaron los reptiles marinos del Cretácico con base en autores que infirieron esta interacción a partir de análisis morfofisiológicos y comportamentales, se hace posible situar este trabajo dentro de los siguientes parámetros:

- **Investigación de tipo cualitativo**

Grimaldo (2009) define a este tipo de investigación como aquella que posee elementos que contribuyen a la interpretación detallada de situaciones, fenómenos,

interacciones y comportamientos del objeto de estudio, siendo los reptiles marinos del Cretácico el objeto de estudio de los cuales se indagará sus posibles estrategias de depredación con base en diferentes publicaciones que incluyan este tema dentro de su estudio para así dar respuesta al objetivo general planteado para este trabajo.

- **Tipo de estudio descriptivo**

Teniendo en cuenta los objetivos planteados para esta investigación, además de elegir el tipo de investigación cualitativa se optó por realizar un estudio de tipo descriptivo ya que este busca especificar las propiedades, características de grupos, comunidades, objetos o cualquier otro fenómeno que se someta a un análisis (Hernández, 2010 citado en Núñez y Villamil, 2017). En este caso es de necesidad este tipo de estudio debido a que las posibles estrategias de depredación se encuentran estrechamente relacionadas con las características morfológicas, fisiológicas y comportamentales de dichos grupos de reptiles, por lo cual este tipo de estudio permite mencionar y describir aquellas características que contribuyeron en la posible estrategia de caza.

- **Método de Revisión Documental**

La revisión documental como base procedimental de esta investigación es aquella que recopila la información relevante sobre un tema específico (Guirao *et.al.*, 2008 citado en Villalonga, 2014), basándose en la consulta de documentos de diversa índole (revistas, libros, artículos científicos, trabajos de grado tanto pregrado como de doctorado, infografías, etc.) como materia prima para la acumulación de la información académica de interés con el fin de encontrar respuestas a los interrogantes que se plantean en cualquier área del conocimiento. Es importante

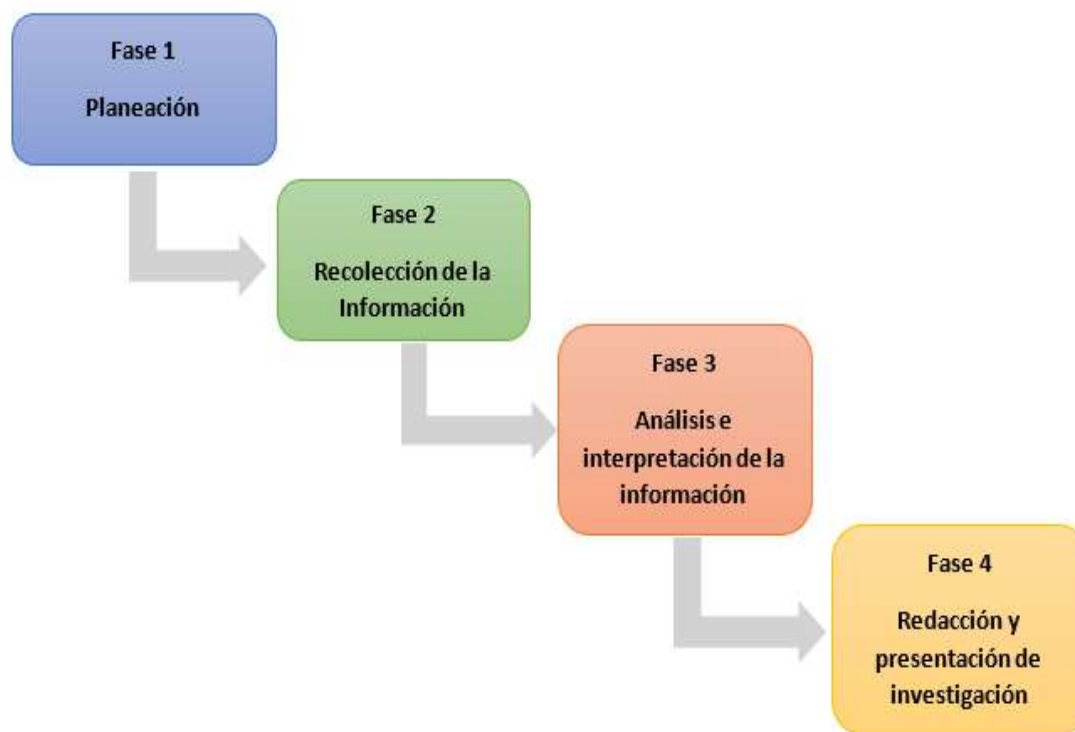
mencionar que la revisión documental es el sustento base para llevar a cabo el presente trabajo, cuya literatura será útil para conocer los grupos de reptiles marinos existieron durante el Cretácico y aquellos que han sido localizados en los sistemas geológicos del territorio Colombiano, por otra parte, la revisión brinda información acerca de la caracterización morfológica a partir del registro fósil como también su posible fisiología y comportamiento en su ambiente natural (como los hábitos alimenticios, regulación térmica corporal, etc.) los cuales pueden ser factores determinantes en la explicación de cómo estos animales llevaban a cabo la tarea de depredar a sus presas para subsistir en uno de los mares más letales de la historia del planeta tierra.

Para reducir la subjetividad de los investigadores, se plantea que la revisión documental sea de carácter no experimental, la cual se realiza sin manipular las variables presentes en la literatura, buscando la observación de los fenómenos tal y como se dan naturalmente en su contexto para luego analizarlos (Dzul Escamilla, 2013); acoplándose a la esencia de la presente investigación ya que esta se concentra en buscar literatura, analizar lo encontrado y así describir las estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia.

Para la realización de esta investigación, se tomó como base la metodología de revisión documental propuesta por Alfonso (1995), el cual representa un proceso que ha conducido a excelentes resultados a investigadores en distintas áreas (Rizo Madariaga, 2015). Esta metodología consta de 4 fases: Planeación, Recolección de la información, Análisis e interpretación de la información y Redacción - presentación del trabajo.

## Figura 12

*Pasos metodológicos para la revisión documental propuesta por Alfonso (1995) citado en Rizo Madariaga (2015)*



### 7.1 Fase 1: Planeación

Esta fase, según Alfonso (1995) consiste en la selección, planteamiento y delimitación del tema en cuestión. La selección del tema de esta investigación se realizó en función de los intereses conceptuales de los investigadores, debido a que el tema de biodiversidad del pasado se vio durante la carrera, creó curiosidad y permitió reflexionar acerca de la carencia de información paleontológica y paleobiológica que se ofrece en el programa de Biología. De acuerdo con esto, se delimitó el tema a la clase de reptiles marinos, cuyos especímenes han sido objeto de bastantes estudios, además de ser representativos del paleoambiente de lo que se conoce hoy como el

territorio colombiano; luego se procedió al planteamiento del objetivo general y cuatro objetivos específicos que buscan dar respuesta a la problemática planteada anteriormente.

## **7.2 Fase 2: Recolección de la Información**

Para la fase de recolección, en primera instancia se procedió a seleccionar documentos primarios (artículos científicos) de las bases de datos y sitios web que ofrecen escritos de acceso libre, tesis y monografías de los repositorios de universidades tanto nacionales como internacionales en los cuales existan estudios morfo-fisiológicos de especímenes de reptiles marinos encontrados en lechos del Cretácico; cabe aclarar que en algunos casos se contactó a los autores para la obtención de artículos cuyo valor monetario es cuantioso.

El acopio de la información hizo necesario el diseño de medios que permitieron no sólo la búsqueda efectiva de la literatura (palabras clave y operadores lógicos) sino también la organización y el fácil acceso de los investigadores a la literatura recolectada, por lo tanto, en este trabajo se proyectó el uso de una estrategia de almacenamiento junto con matrices bibliográficas las cuales se mencionan a continuación:

### ***7.2.1 Sistema de almacenamiento de información recolectada de los reptiles marinos del Cretácico (SAIR-RMC)***

El sistema de almacenamiento que los investigadores emplearon para el acopio de la información se efectuó por medio de la aplicación Google Drive destinado para la posterior consulta y fácil acceso de la información científica por parte de los investigadores, la cual está integrada por una lista de los artículos consultados y las diferentes matrices bibliográficas.

### 7.2.2 Matrices Bibliográficas

Se usó un instrumento diseñado en hojas de cálculo en donde se llevó el registro correspondiente de los datos contenidos en las publicaciones originales, esta matriz cumple la función de reseñar los textos y facilitar la lectura de estos por parte de los investigadores y de futuros interesados.

#### Figura 13.

*Formato de matriz bibliográfica empleada en la revisión documental.* Realizado por Casallas, J y Pinedo, C. (2020)

Título del Artículo		
Autor y año	Ubicación del artículo	Información del autor y/o instituciones patrocinadoras
Abstract o Resumen		
Introducción		
Materiales y métodos		
Resultados		
Discusión		

### 7.2.3 Palabras clave

Para la realización de la búsqueda en las bases de datos se emplearon operadores lógicos, símbolos y palabras clave con el objetivo de obtener eficacia a la hora de rastrear los documentos pertinentes para esta investigación en las bases de datos. Como primera estrategia de búsqueda se emplearon los operadores booleanos AND y OR, donde “AND”, se encarga de reducir y especificar la búsqueda y “OR”, contribuye con la ampliación de la búsqueda. En cuanto a la simbología se utilizó el símbolo más (+) entre las palabras clave para combinar los descriptores y así lograr efectividad en los resultados

de la búsqueda. En cuanto a las palabras se usaron como “prey preference”, “marine predation”, “feeding habits”, “predation strategies” “predation methods”; estos términos fueron complementados con “marines reptiles”, “Mesozoic marine reptiles” y “Cretaceous marine predators”.

#### ***7.2.4 Criterios de selección de literatura***

El proceso de selección de la literatura adecuada para esta investigación se realizó mediante los siguientes criterios de inclusión:

- a) Artículos publicados entre el año 1987 y 2019
- b) Artículos de acceso libre o proporcionados por los autores
- c) Publicaciones paleontológicas o trabajos de grado que dentro de su contenido mencionan aspectos paleobiológicos concernientes a la relación entre sus partes morfológicas con la acción de cazar o alimentarse.
- d) Publicaciones que mencionan posibles aspectos comportamentales evidenciados en el registro fósil tales como rastros dentales en vértebras y presencia de contenido estomacal conservado.
- e) Sitios de internet con información paleontológica (Infografías, narrativas etc.) con información académica de respaldo (autor, fecha y bibliografía consultada).
- f) Publicaciones en idioma inglés, español, portugués y alemán

#### ***7.2.5 Criterios de exclusión de literatura.***

- a) Publicaciones con idiomas distintos a los anteriormente mencionados
- b) Literatura con información incompleta o con lenguaje técnico desconocido

- c) Sitios con información deficiente o carentes de información académica de respaldo
- d) Publicaciones fuera del rango cronológico anteriormente especificado.

### ***7.2.6 Bases de datos***

Las bases de datos que se emplearon para la búsqueda de literatura son aquellas a las que la Universidad Pedagógica Nacional está suscrita tales como Web of Science (WOS), también se usaron bases de datos de acceso libre tales como Scielo, ResearchGate, Scopus, Redalyc, NCBI, BioOne entre otros. Por otra parte, se tuvieron en cuenta para esta investigación los repositorios de trabajos de grado, así mismo, información suministrada por el Servicio Geológico Colombiano y los diferentes congresos en los que los investigadores del presente trabajo han participado tales como el III Congreso de Paleontología realizado de manera virtual en Lima (Perú) en el año 2020 como también el I Congreso de Paleontología en modalidad virtual realizado por la Universidad Nacional de Colombia en el mismo año y el II Encuentro Virtual del Arte y Ciencia de los Fósiles llevado a cabo por el Museo Interactivo de Ciencia con sede en Quito (Ecuador) en 2020.

## **7.3 Fase 3: Análisis e Interpretación de la Información**

### ***7.3.1 Organización de la Información en SAIR- RMC***

Para esta fase, la base de datos se divide en 4 subtemas: Orden Squamata (Superfamilia Mosasauroida), Orden Ichthyosauria, Orden Plesiosauria y Orden Testudines tomando como base la taxonomía de los reptiles marinos presentada en Páramo (2015). Luego de haber examinado y realizado los criterios de inclusión y exclusión de los documentos obtenidos, se procede a colocar las matrices bibliográficas con el texto traducido en el subtema que corresponde, con el fin de obtener un mayor

orden de la información y una separación de las características de cada animal, con lo que se pretende dar respuestas coherentes a los objetivos específicos 2 y 3 de este trabajo.

### ***7.3.2 Diseño de tabla destinada al registro de los grupos de reptiles marinos del Cretácico estudiados para Colombia***

Se diseñó un formato o tabla que permita visualizar los ejemplares de los grupos de reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia con su sistemática, caracteres diagnósticos de acuerdo con la documentación consultada, tiempo geológico y fecha y lugar de hallazgo, de manera sintética y con un lenguaje no tecnificado en exceso para su fácil comprensión.

### ***7.3.3 Análisis de la información por medio de la ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados.***

Se empleó un formato diseñado por los investigadores para la extracción de la información correspondiente a biotopo, rol en la cadena trófica, modo de propulsión, aspectos morfológicos (tamaño corporal, tipo de dentadura), aspectos fisiológicos (regulación de temperatura), velocidad de nado, dieta del animal (contenido estomacal y preferencias de presas).

**Figura 14.**

*Ficha de reconocimiento general de los grupos de reptiles marinos del Cretácico. Realizado por Casallas, J y Pinedo, C. (2020)*

Ficha de Reconocimiento general de los grupos de reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados									
Grupo:						Suborden o Familia (Si aplica):			
Zona de influencia		Costa		Pelágico		Mesopelágico		Batipelágico	
Categorías de Análisis									
Aspectos Morfológicos					Datos de Locomoción				
Morfología Dental		Tamaño corporal (Rango)		Modo de propulsión		Velocidad de nado aproximado (Rango)		Tipo de Locomoción	
Triturador				Anguiliforme				Apendicular	
Perforador				Subcarangiforme					
Cortador		Posición de los ojos (cráneo)		Carangiforme				Axial	
Aplastador				Lateral					
General		Dorsal		Ostraciforme					
Aspectos Fisiológicos					Datos de hábitos alimenticios				
Regulación de Temperatura corporal		Localización de presa mediante olfato		Contenidos y residuos estomacales conservados		Registro de canibalismo		Tipo de especie	
Ectotérmico		Si		Pre-coprolitos		Si		Generalista	
Ectotérmico elevado				Coprolitos					
Endotérmico marino		No		Gastrolitos		No		Especialista	

### **7.3.4 Reconocimiento de la morfología de los reptiles marinos relacionada con la depredación mediante la ilustración naturalista.**

El análisis de la información concerniente a la morfología presentada por los reptiles marinos hizo necesaria una representación gráfica realizada a mano alzada que permita reconocer las diferentes partes corporales que intervienen en el posible modo de depredación que llevaron a cabo los grupos de reptiles marinos que se nombran en esta investigación. Para llevar a cabo esta labor se empleó la ilustración científica como una herramienta fundamental en la comprensión del conocimiento, cuyo objetivo radica en complementar la información y aportando más claridad en torno al tema que se está trabajando. El objetivo del ilustrador es brindar representaciones con objetividad rescatando las características morfológicas de los especímenes para el buen

entendimiento del lector (Pérez, 2013). Para la realización de estas ilustraciones fue indispensable la documentación, extracción y síntesis de la información plasmada en los artículos consultados además de los materiales que se emplearon en este caso como se especifican a continuación:

- a. Libreta de boceto marca Studio de 22.86 por 30.48 cm. Con papel liso libre de ácido.
- b. Libreta de boceto de 27.5 por 21.5 cm. Con papel liso de opalina.
- c. Lápiz Faber Castell 2-HB
- d. Rotulador marca Edding 1880 calibre 0.05 mm y rotulador desechable marca Artline calibre 0.05 mm.
- e. Rotulador marca Artline calibre 0.2 mm.

#### **7.4 Fase 4: Redacción y presentación del trabajo de Investigación**

Finalmente, se procedió a la redacción del trabajo a partir de los documentos revisados y seleccionados para dar respuesta a cada uno de los objetivos trazados para este trabajo, además de formular una conclusión y discusión apropiada para posteriores análisis del tema trabajado. Para dar a conocer los resultados de la investigación con coherencia se tuvieron en cuenta los siguientes ítems:

##### ***7.4.1 Presentación de los reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia por medio de la Tabla 3.***

Para exponer los ejemplares y las características de los reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia se diseñó un formato que permite visualizar gráficamente el animal y datos como el tiempo geológico, la sistemática paleontológica o

taxonomía correspondiente, la descripción según el autor y sus datos correspondientes a fecha y lugar de hallazgo.

### Figura 15

*Formato de síntesis de los principales grupos de reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia. Realizado por Casallas, J y Pinedo, C. (2020)*

<b>Orden</b>	
<b>Suborden (si aplica)</b>	
<i>Nombre científico</i> (Autor)	<b>Sistemática paleontológica</b>
Ilustración del ejemplar	<b>Descripción (Autor)</b>
	<b>Tiempo Geológico</b>
	<b>Fecha y lugar de hallazgo</b>

#### **7.4.2 Formato de descripción de posibles estrategias de depredación con base en la literatura consultada**

La descripción de las posibles tácticas al momento de cazar por parte de los reptiles marinos estudiados en esta investigación se sintetizó por medio de una tabla que especifica los fragmentos extraídos de la literatura recopilada para posteriormente dar una conclusión donde se evidencie la posible estrategia de depredación del grupo correspondiente.

### Figura 16

*Formato de descripción de las estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico. Realizado por Casallas, J. y Pinedo, C. (2020)*

Estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico	
Orden:	
Especies registradas para Colombia	
Autor 1:	
Autor 2:	
Autor 3:	
Autor 4:	
Autor 5:	
Conclusión:	

#### ***7.4.3 Presentación de las ilustraciones realizadas para el reconocimiento morfológico en relación con la depredación – hábito alimenticio de los grupos mencionados.***

Para las ilustraciones se utilizó la técnica de puntillismo ya que esta forma de dibujar ofrece la posibilidad de visualizar los gráficos con detalle en curvaturas, profundidad, incidencia de la luz, sombras y las características de los ejemplares de reptiles marinos del Cretácico en este caso. Posteriormente a la esquematización de los especímenes, se procedió a digitalizar las ilustraciones por medio de un scanner marca Epson modelo L355 con una resolución de 1000 PPP (puntos por pulgada) realizando la calidad de esta para una óptima visualización de las ilustraciones en el documento final de la presente investigación.

### 7.4.3 *Presentación de la información sobre la preferencia de presas*

Para exponer la información concerniente sobre la preferencia de presas de los reptiles marinos del Cretácico, se realizó una red trófica que relaciona los grupos de depredadores de Ictiosaurios, mosasaurios, plesiosauroideos y tortugas con base en la bibliografía contemplada para ello se utilizó el programa Cmaptools en donde se presenta imágenes de los grupos de depredadores, así como también el de las presas.

## **8. RESULTADOS Y ANÁLISIS**

Este apartado muestra los resultados de la actividad investigativa a través de las fases propuestas en el marco metodológico. Para llevar a cabo la investigación documental se recopilaron 145 artículos tanto nacionales como internacionales que abordan el tema de reptiles marinos del período Cretácico haciendo especial énfasis en el campo dietario y comportamental. Luego de realizar la lectura minuciosa de la literatura y aplicar los criterios de inclusión y exclusión se tomaron en cuenta para la investigación 40 artículos que dan sustento a cada uno de los objetivos planteados al inicio de esta revisión documental.

A continuación, se relacionan los resultados obtenidos de la tabulación de procedencia de los artículos y la cantidad de estos hallados en cada base de datos. Se tiene en cuenta que la base de datos de la Universidad Pedagógica Nacional ofrece pocos artículos de acceso libre, por lo tanto, se usó el motor de búsqueda de Google como alternativa para encontrar la literatura.

**Tabla 2***Procedencia de los documentos*

<b>Base de datos</b>	<b>Cantidad</b>	<b>%</b>
Jstor	4	10%
Schweizerbart	2	5%
ResearchGate	21	52.5 %
NCBI	3	7.5%
Nwmissouri	1	2.5%
Scielo	3	7.5%
Rep. Universidad Complutense	1	2.5%
Rep. U.I.S.	1	2.5%
Rep. Universidad Nacional de Colombia	1	2.5%
ScienceDirect	2	5%
BioOne	1	2.5%
<b>Total</b>	<b>40</b>	<b>100%</b>

**Nota.** El 40% de la literatura paleontológica recopilada proviene de bases de datos, mientras el 60% restante proviene de las búsquedas realizadas en el motor de búsqueda de Google tales como ResearchGate y los repositorios institucionales de las distintas universidades con productos académicos del campo de interés.

**Figura 17.**

*Representación gráfica estadística de la cantidad de publicaciones por año.*



Con respecto a los años de publicación de la literatura paleontológica (Gráfico 1) recopilada se observa que en el lapso temporal comprendido entre el año 2011 y 2020 se dio la mayor producción 26 publicaciones en el campo, seguido por 11 en el rango 2000 – 2010 y 3 entre 1987 – 1999, siendo el 2015 el de mayor producción, equivalente al 15% de las publicaciones consultadas.

**Figura 18.**

*Gráfica de la nacionalidad de entidades promotoras de las investigaciones publicadas*



En cuanto a las entidades patrocinadoras de las investigaciones paleontológicas utilizadas en esta revisión (Gráfico 2) se encontró que Estados Unidos lidera las indagaciones en este campo con el 35% del material recopilado, seguido por Colombia con el 27.5%, luego por Alemania con 10%. España, Francia y Reino Unido aportaron el 5% de la literatura cada uno y por último Canadá, Australia, Suiza, Argentina y Polonia con el 2.5% respectivamente.

De acuerdo con los artículos analizados, se encuentra que la mayoría de los autores de las publicaciones paleontológicas utilizadas para esta revisión son de extranjeros, evidenciando el interés de investigadores e instituciones foráneas por la adquisición de conocimiento tanto en la paleontología como en la paleobiología. En cuanto a Colombia se cuenta actualmente con autores afiliados a instituciones como la Universidad del Rosario, Universidad de los Andes, Universidad Nacional de Colombia, Centro de Investigaciones Paleontológicas con sede en Villa de Leyva y el Servicio Geológico Colombiano.

## 8.1 GRUPOS DE REPTILES MARINOS ENCONTRADOS EN LOS YACIMIENTOS DEL CRETÁCICO COLOMBIANO

A continuación, se caracterizan los grupos de reptiles marinos que se han encontrado en los yacimientos del Cretácico colombiano, gracias a la revisión documental realizada por María Páramo en los años 2000, 2013, 2015, 2016, 2019 y a otros autores como Maxwell *et.al.*, 2019, Cadena y Parham, 2015 y Gómez & Noé 2017. Se presentan los grupos taxonómicos con respecto a la era Mesozoica junto con su localización y características. Para este trabajo se tomaron en cuenta los grupos de Testudines, Ictiosaurios, Plesiosaurios, Pliosaurios y Mosasaurios. Fundamentalmente, se toma el trabajo realizado por Páramo (2015) sobre el estado actual del conocimiento de los reptiles marinos Cretácico de Colombia, quien hace una breve síntesis histórica de los estudios realizados, brindando un panorama de los taxones presentes, distribución geográfica y estratigráfica. La información sobre las especies no mencionadas por Páramo (2015) se obtuvo de otras fuentes.

Se actualizó el conocimiento de los reptiles del Cretácico colombiano encontrado para el año 2021 se han descrito 2 especies de ictiosaurios para Colombia: *Muiscasaurus catheti* (Maxwell, *et al.*, 2015) y *Platypteryus sachicarum* (Páramo en 1997 citado por Páramo 2015), dos géneros de mosasaurios: *Yaguarasaurus colombianus* y *Eonatator coellensis* (Páramo, 2015). Por otro lado, para el orden de los plesiosauria hasta el momento se han encontrado cuatro pliosaurios de cuello corto: *Sachicarum vitae*, Páramo, *et al.*, 2019, *Sternorhynchasauros munozii* Páramo 2016, *Kronosasaurus boyacensis* (Hampe, 1992), Páramo 2015 y *Acostasaurus pavachoquesis* Gómez & Noé 2017 y dos plesiosauroideos de cuello largo que corresponden a *Callawayasaurus colombiensis* (Welles, 1962) Carpenter, 1999, Páramo 2015 y *Leivanectes bernardoii* Páramo *et al.*, 2019. Finalmente, se encuentran dos especies de tortugas que son

*Leyvachelys cipadis* (Cadena, 2015) y *Desmatochelys padillai* (Cadena & Parham 2015 citado por Páramo en el 2015).

Por lo anterior, este estudio da cuenta que se han descrito y publicado hasta el momento un total de doce reptiles marinos para el Cretácico de Colombia, en donde el orden plesiosauria representan el mayor número de especies descritas para el territorio con un total de 6 especies entre los que se divide cuatro del suborden de los Pliosauroida y dos del suborden de los Plesiosauroida, seguidamente los ictiosaurios, mosasaurios, y Testudines con dos especies representantes para cada uno. A continuación, se presentan en la Tabla 3 los grupos de reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia con base en la bibliografía recopilada se presenta la ilustración, sistemática paleontológica, descripción, tiempo geológico, fecha y lugar del hallazgo.

**Tabla 3.**

*Grupos de reptiles marinos del Cretácico registrados para Colombia con base en la bibliografía recopilada.*

## Orden Ichthyosauria

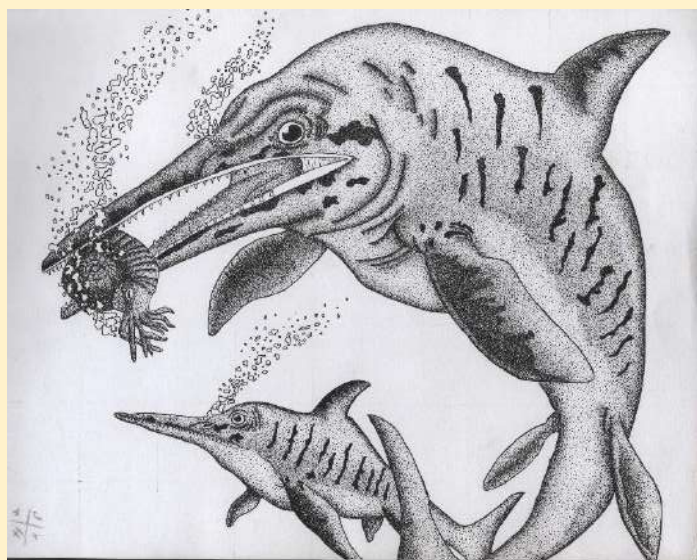
*Platypterygius sachicarum*  
(Páramo, 1997)

Ilustración por: Casallas, J. (2020)

## Sistemática Paleontológica

**Reino:** Animalia  
**Phylum:** Chordata  
**Clase:** Sauropsida  
**Orden:** Ichthyosauria  
**Familia:** Ophthalmosauridae (Baur, 1887)  
**Género:** *Platypterygius* (Huene, 1922)  
**Especie:** *Platypterygius sachicarum* (Páramo, 1997)

## Descripción (Páramo, 1997)

1. Cráneo relativamente pequeño
2. Rostro robusto
3. Órbita ocular ovalada
4. Región postorbital amplia
5. Sin abertura prenarial
6. Sin cresta dorsal en las narinas
7. Dentadura pequeña, delgada, esmaltada y numerosa
8. Poco espacio interalveolar
9. Ligera curvatura hacia el interior de la cavidad oral

## Tiempo Geológico

El *Platypterygius sachicarum* probablemente existió entre las edades del Barremiano (129,4 y 125,0 m.a.) y el Aptiano (125,0 y 113,0 m.a.) correspondiente al período Cretácico Inferior.

## Fecha y lugar de hallazgo

El holotipo DON-19671 corresponde a un cráneo incompleto, el cual fue encontrado en la Formación Paja de Villa de Leyva (Loma Pedro Ruiz) en octubre de 1967, para luego ser descrito por María Eurídice Páramo Fonseca en el año de 1997.

*Muiscasaurus catheti*  
Maxwell *et.al.*, 2015

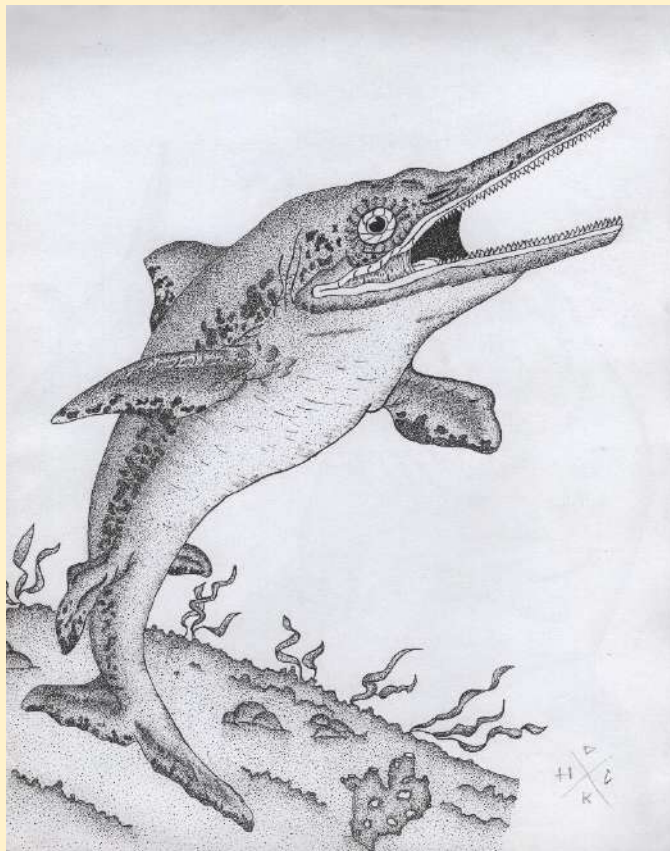


Ilustración realizada por: Casallas, J. (2020)

### Sistemática Paleontológica

**Reino:** Animalia  
**Phylum:** Chordata  
**Clase:** Sauropsida  
**Orden:** Ichthyosauria (Blainville, 1835)  
**Familia:** Ophthalmosauridae (Baur, 1887)  
**Género:** *Muiscasaurus* (Maxwell *et.al.* 2015)  
**Especie:** *Muiscasaurus catheti* (Maxwell *et.al.* 2015)

### Descripción (Maxwell *et.al.*, 2015)

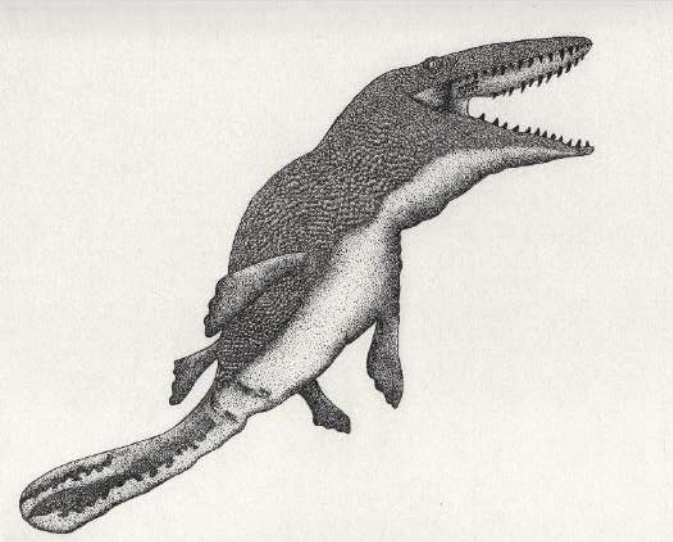
1. Longitud del cráneo aprox.: 48 a 65 cms
2. Premaxilar delgado
3. Apertura nasal dividida por protuberancia ósea en forma de púa.
4. Región postorbital estrecha.
5. Dentadura muy delgada, estriada y sin esmalte.

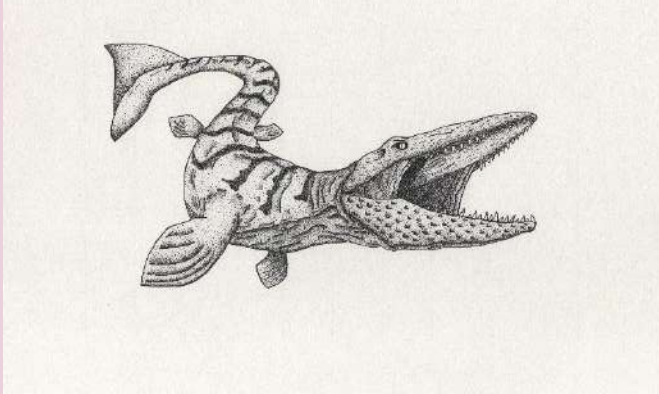
### Tiempo Geológico

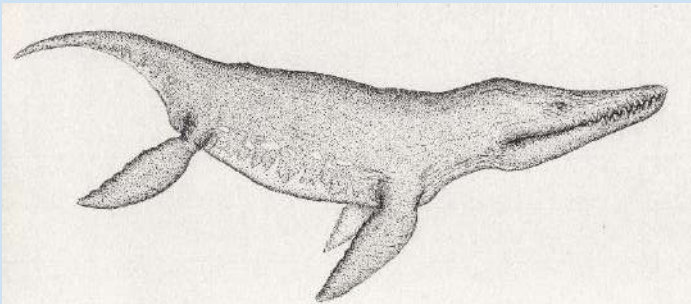
El *Muiscasaurus catheti* habitó los mares de Colombia entre el Barremiano (129,4 y 125,0 m.a.) y el Aptiense (125,0 y 113,0 m.a.) correspondiente al período Cretácico Inferior.

### Fecha y lugar de hallazgo

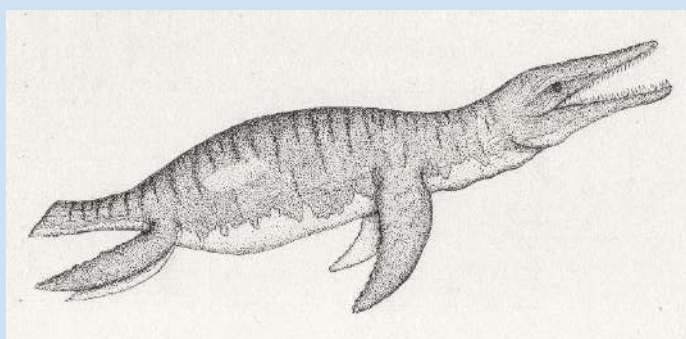
El holotipo denominado CIP-FCG-CBP-74 que consta de un cráneo junto con vértebras y costillas asociadas, fue encontrado en el año 2010 en la Formación Paja (cerca de la población de Villa de Leyva), posteriormente en el año 2015 Erin Maxwell, Daniel Dick, Santiago Padilla y Mary Luz Parra denominaron a los fósiles como un nuevo género y especie.

<b>Orden Squamata</b>	
<b>Familia Mosasauridae</b>	
<p><i>Yaguarasaurus colombianus</i> (Páramo, 2000)</p>  <p>Modificado de dottedhippo (2018). Ilustración realizada por: Casallas, J. (2020)</p>	<p><b>Sistemática Paleontológica</b></p> <p><b>Reino:</b> Animalia  <b>Phylum:</b> Chordata  <b>Clase:</b> Sauropsida  <b>Orden:</b> Squamata (Opperl, 1811)  <b>Familia:</b> Mosasauridae (Gervais, 1853)  <b>Género:</b> <i>Yaguarasaurus</i> (Páramo, 1994)  <b>Especie:</b> <i>Yaguarasaurus colombianus</i> (Páramo, 1994)</p>
	<p><b>Descripción (Páramo, 2000)</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1. Región parietal bien desarrollada.</li> <li>2. Longitud craneal: entre 54.5 y 87 cm aprox.</li> <li>3. Longitud corporal: 5 a 9 metros aprox.</li> <li>4. Dientes mandibulares más grandes que los maxilares</li> <li>5. Corona dental cónica y raíz dental robusta</li> </ol>
	<p><b>Tiempo Geológico</b></p> <p>Este mosasaurio existió en el Turoniano, periodo comprendido entre los 93,9 y los 89.8 millones de años, esta edad se encuentra dentro del periodo Cretácico Superior o tardío</p>
	<p><b>Fecha y lugar de hallazgo</b></p> <p>Los restos de este reptil fueron encontrados en 1994 en el Valle Superior del Río Magdalena, donde predominan los lechos de calizas. La formación se denomina Villeta la cual se encuentra cerca a la población de Yaguará (Departamento del Huila)</p>

<p><i>Eonatator coellensis</i> (Páramo, 2013)</p>	<p><b>Sistemática Paleontológica</b></p>
	<p><b>Reino:</b> Animalia  <b>Phylum:</b> Chordata  <b>Clase:</b> Sauropsida  <b>Orden:</b> Squamata (Opper, 1811)  <b>Familia:</b> Mosasauridae (Gervais, 1583)  <b>Género:</b> <i>Eonatator</i> (Bardet <i>et.al.</i>, 2005)  <b>Especie:</b> <i>Eonatator coellensis</i> (Páramo, 2013)</p>
	<p><b>Descripción (Páramo, 2013)</b></p>
<p><b>Modificado de Darren Pepper (s.f). Ilustración realizada por Casallas, J. (2020)</b></p>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Longitud craneal: 41.5 cms</li> <li>2. Posición de las narinas más hacia atrás</li> <li>3. La longitud de la estructura ósea es de 2.8 mt sin la cola.</li> <li>4. Maxilar derecho con 20 alvéolos dentales</li> <li>5. Fósil con evidencia interna gestacional.</li> </ol>
	<p><b>Tiempo Geológico</b></p>
	<p>Este reptil marino del cual se han encontrado especímenes a nivel mundial en capas estratigráficas que corresponden entre el Coniaciano (89,8 y 86,3 m.a.), Santoniano (86,3 y 83,3 m.a.) y Campaniano (83,6 y 72,1 m.a.) ubicadas en el período Cretácico Superior.</p>
	<p><b>Fecha y lugar de hallazgo</b></p>
	<p>Los restos de este reptil fueron encontrados en 1994 en el Valle Superior del Río Magdalena, donde predominan los lechos de calizas. La formación se denomina Villeta la cual se encuentra cerca a la población de Yaguará (Departamento del Huila)</p>

Orden Plesiosauria	
Suborden Pliosauroida	
<p><i>Sachicasaurus vitae</i> (Páramo <i>et.al.</i>, 2019)</p>	<p><b>Sistemática Paleontológica</b></p>
	<p><b>Reino:</b> Animalia  <b>Phylum:</b> Chordata  <b>Clase:</b> Sauropsida  <b>Orden:</b> Plesiosauria (de Blainville, 1835)  <b>Suborden:</b> Pliosauroida (Welles, 1943)  <b>Familia:</b> Pliosauridae (Seeley, 1874)  <b>Género:</b> <i>Sachicasaurus</i> (Páramo <i>et.al.</i>, 2019)  <b>Especie:</b> <i>Sachicasaurus vitae</i> (Páramo <i>et.al.</i>, 2019)</p>
	<p><b>Descripción (Páramo <i>et.al.</i>, 2019)</b></p>
	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Tamaño corporal: Aproximadamente 10 m</li> <li>2. Sínfisis mandibular reducida.</li> <li>3. Número reducido de dientes (17 a 18)</li> <li>4. Dentición con aspecto delgado y corona esmaltada.</li> <li>5. Alvéolos dentarios grandes.</li> <li>6. Dentición heterodonta.</li> <li>7. Tamaño del cráneo: 2 a 3 metros</li> </ol>
	<p><b>Tiempo Geológico</b></p>
<p><b>Modificado de Roca y Contreras (2020). Ilustración realizada por Casallas, J. (2020)</b></p>	<p>Este pliosaurio se encontró en capas estratigráficas correspondientes al Barremiano, el cual comprende a la cuarta edad del Cretácico Inferior con un rango temporal que va entre los 129,4 y los 125,0 millones de años.</p>
	<p><b>Fecha y lugar de hallazgo</b></p>
	<p>El fósil se encontró en la Formación Paja, su ubicación se da en la vereda Arrayán del municipio de Sáchica (Departamento de Boyacá). Su hallazgo se efectuó en el 2018</p>

*Stenorhynchosaurus munozi*  
(Páramo *et.al.*, 2016)



Modificado de Roca y Contreras (2020). Ilustración realizada por Casallas, J. (2020)

### Sistemática Paleontológica

**Reino:** Animalia  
**Phylum:** Chordata  
**Clase:** Sauropsida  
**Orden:** Plesiosauria (de Blainville, 1835)  
**Suborden:** Pliosauroida (Welles, 1943)  
**Familia:** Pliosauridae (Seeley, 1874)  
**Subfamilia:** Brachauchenidae (Hampe, 2005)  
**Género:** *Stenorhynchosaurus* (Páramo *et.al.*, 2016)  
**Especie:** *Stenorhynchosaurus munozi* (Páramo *et.al.*, 2016)

### Descripción (Páramo *et.al.*, 2016)

1. Tamaño craneal: 1 mt. con 13 cms. aprox.
2. Hocico estrecho.
3. Morfología craneal triangular (alargado y ancho)
4. Dentición homodonta
5. Tamaño dientes: entre 20 y 45 mm aprox.
6. 32 alvéolos dentales: 3 premaxilares y 29 maxilares

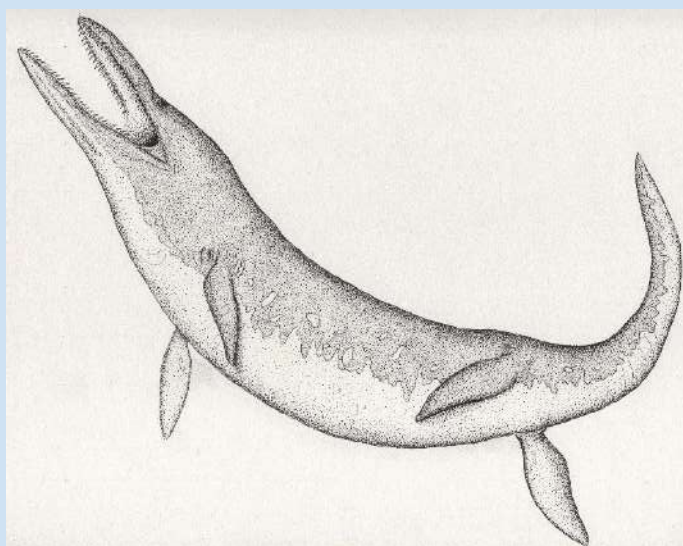
### Tiempo Geológico

El *Stenorhynchosaurus munozi* se encontró en lechos pertenecientes a la edad del Barremiano que se extiende desde los 129,4 hasta los 125,0 millones de años durante el período Cretácico Inferior.

### Fecha y lugar de hallazgo

El espécimen VL17052004-1 fue hallado por el señor Jorge Muñoz en el año 2000 en el punto llamado Loma La Cabrera, cerca al municipio de Tinjacá en el Departamento de Boyacá

***Kronosaurus boyacensis***  
(Hampe, 1992)



Modificado de Roca y Contreras (2020). Ilustración realizada por Casallas, J. (2020)

### Sistemática Paleontológica

**Reino:** Animalia  
**Phylum:** Chordata  
**Clase:** Sauropsida  
**Orden:** Plesiosauria (de Blainville, 1835)  
**Suborden:** Pliosauroida (Welles, 1943)  
**Familia:** Pliosauridae (Seeley, 1874)  
**Género:** *Kronosaurus* (Longman, 1924)  
**Especie:** *Kronosaurus boyacensis* (Hampe, 1992)

### Descripción (Hampe, 1992)

1. Tamaño craneal: 2.36 a 3 metros
2. Tamaño corporal estimado: 9 metros
3. Tamaño de piezas dentales: > a 7 cms
4. Piezas dentales con forma cónica carentes de borde cortante

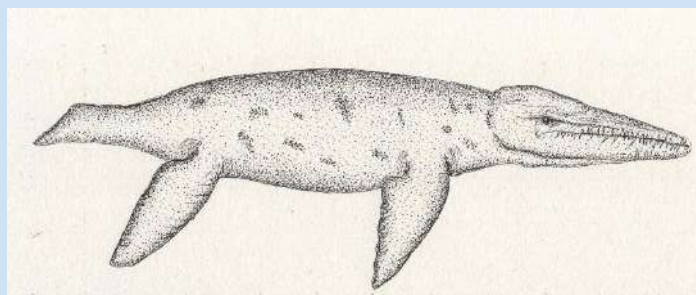
### Tiempo Geológico

El espécimen fue hallado en lechos estratigráficos del Aptiano (125,0 m.a.) y el Albiense (113,0 m.a.) durante el período Cretácico Inferior.

### Fecha y lugar de hallazgo

El fósil se encontró en 1977 en la vereda Moniquirá, a 5 kms. del municipio de Villa de Leyva. En 1992 el paleontólogo alemán Oliver Hampe, estudió el fósil y se describe como una nueva especie, cuyo género aún se encuentra bajo debate

*Acostasaurus pavachoquensis*  
(Gómez Pérez *et.al.*, 2017)



Modificado de Andrés-jt (2020). Ilustración realizada por Casallas, J. (2020)

### Sistemática Paleontológica

**Reino:** Animalia  
**Phylum:** Chordata  
**Clase:** Sauropsida  
**Orden:** Plesiosauria (de Blainville, 1835)  
**Suborden:** Pliosauroida (Welles, 1943)  
**Familia:** Pliosauridae (Seeley, 1874)  
**Género:** *Acostasaurus* (Gómez Pérez *et.al.*, 2017)  
**Especie:** *Acostasaurus pavachoquensis* (Gómez Pérez *et.al.*, 2017)

### Descripción (Gómez Pérez *et.al.*, 2019)

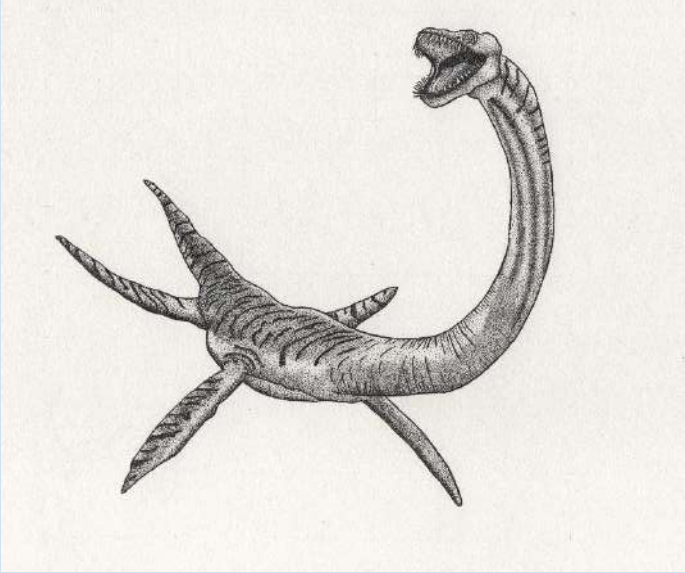
1. Órbitas oculares grandes con indentaciones dorsales
2. Esclerótica de gran tamaño.
3. Sínfisis mandibular corta y ancha.
4. 6 pares de alvéolos dentales.
5. Dentición caniniforme.
7. Longitud corporal: 5 a 6 metros aprox.

### Tiempo Geológico

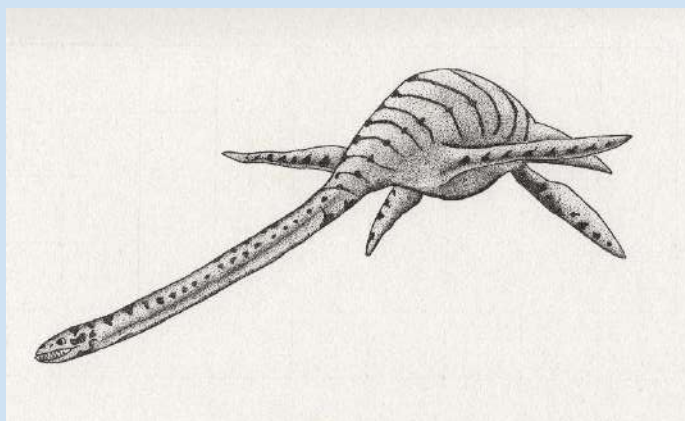
El espécimen fue hallado en capas del Barremiano que se extiende desde los 129,4 hasta los 125,0 millones de años durante el período Cretácico Inferior.

### Fecha y lugar de hallazgo

El fósil fue hallado en la Formación Paja cerca del municipio de Villa de Leyva

Suborden Plesiosauroidea									
<p data-bbox="251 247 639 310"><i>Callawayasaurus colombiensis</i> (Welles, 1962) Carpenter, 1999</p>  <p data-bbox="131 1220 760 1283">Modificado de Elasmosaurus (s.f.). Ilustración por Casallas, J. (2020)</p>	<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <th data-bbox="807 233 1533 317" style="background-color: #4a86e8; color: white;">Sistemática Paleontológica</th> </tr> <tr> <td data-bbox="807 317 1533 674"> <p data-bbox="813 373 1409 617"><b>Reino:</b> Animalia <b>Phylum:</b> Chordata <b>Clase:</b> Sauropsida <b>Orden:</b> Plesiosauria (de Blainville, 1835) <b>Suborden:</b> Plesiosauroidea (Gray, 1825) <b>Familia:</b> Elasmosauridae (Cope, 1869) <b>Género:</b> <i>Callawayasaurus</i> (Carpenter, 1999) <b>Especie:</b> <i>Callawayasaurus colombiensis</i> (Welles, 1962)</p> </td> </tr> <tr> <th data-bbox="807 674 1533 758" style="background-color: #4a86e8; color: white;">Descripción Welles (Carpenter, 1999)</th> </tr> <tr> <td data-bbox="807 758 1533 1115"> <ol data-bbox="813 814 1487 1024" style="list-style-type: none"> <li>1. Longitud corporal: 8 a 10 metros.</li> <li>2. Longitud del cuello: 3 mts aprox.</li> <li>3. Cuello con 53- 56 vértebras</li> <li>4. Tamaño craneal: 35 cms.</li> <li>5. Dentición delgada con ápice puntiagudo.</li> <li>6. Dos pares de aletas con movimiento similar al de una tortuga</li> <li>7. Narinas elongadas ubicadas cerca a los ojos.</li> </ol> </td> </tr> <tr> <th data-bbox="807 1115 1533 1199" style="background-color: #4a86e8; color: white;">Tiempo Geológico</th> </tr> <tr> <td data-bbox="807 1199 1533 1472"> <p data-bbox="813 1276 1511 1394">Se han hallado 3 especímenes de <i>Callawayasaurus colombiensis</i> en lechos del Aptiano el cual se extiende aproximadamente desde 125,0 hasta 113,0 millones de años durante el período Cretácico Inferior.</p> </td> </tr> <tr> <th data-bbox="807 1472 1533 1556" style="background-color: #4a86e8; color: white;">Fecha y lugar de hallazgo</th> </tr> <tr> <td data-bbox="807 1556 1533 1820"> <p data-bbox="813 1619 1511 1766">Los dos especímenes fueron encontrados entre 1945 y 1948 por el paleontólogo español José Royo y Gómez y el estadounidense Ruben A. Stirton. El primer espécimen fue llevado a la Universidad de Berkeley en USA y el segundo se encuentra en el museo del Servicio Geológico Colombiano.</p> </td> </tr> </table>	Sistemática Paleontológica	<p data-bbox="813 373 1409 617"><b>Reino:</b> Animalia <b>Phylum:</b> Chordata <b>Clase:</b> Sauropsida <b>Orden:</b> Plesiosauria (de Blainville, 1835) <b>Suborden:</b> Plesiosauroidea (Gray, 1825) <b>Familia:</b> Elasmosauridae (Cope, 1869) <b>Género:</b> <i>Callawayasaurus</i> (Carpenter, 1999) <b>Especie:</b> <i>Callawayasaurus colombiensis</i> (Welles, 1962)</p>	Descripción Welles (Carpenter, 1999)	<ol data-bbox="813 814 1487 1024" style="list-style-type: none"> <li>1. Longitud corporal: 8 a 10 metros.</li> <li>2. Longitud del cuello: 3 mts aprox.</li> <li>3. Cuello con 53- 56 vértebras</li> <li>4. Tamaño craneal: 35 cms.</li> <li>5. Dentición delgada con ápice puntiagudo.</li> <li>6. Dos pares de aletas con movimiento similar al de una tortuga</li> <li>7. Narinas elongadas ubicadas cerca a los ojos.</li> </ol>	Tiempo Geológico	<p data-bbox="813 1276 1511 1394">Se han hallado 3 especímenes de <i>Callawayasaurus colombiensis</i> en lechos del Aptiano el cual se extiende aproximadamente desde 125,0 hasta 113,0 millones de años durante el período Cretácico Inferior.</p>	Fecha y lugar de hallazgo	<p data-bbox="813 1619 1511 1766">Los dos especímenes fueron encontrados entre 1945 y 1948 por el paleontólogo español José Royo y Gómez y el estadounidense Ruben A. Stirton. El primer espécimen fue llevado a la Universidad de Berkeley en USA y el segundo se encuentra en el museo del Servicio Geológico Colombiano.</p>
Sistemática Paleontológica									
<p data-bbox="813 373 1409 617"><b>Reino:</b> Animalia <b>Phylum:</b> Chordata <b>Clase:</b> Sauropsida <b>Orden:</b> Plesiosauria (de Blainville, 1835) <b>Suborden:</b> Plesiosauroidea (Gray, 1825) <b>Familia:</b> Elasmosauridae (Cope, 1869) <b>Género:</b> <i>Callawayasaurus</i> (Carpenter, 1999) <b>Especie:</b> <i>Callawayasaurus colombiensis</i> (Welles, 1962)</p>									
Descripción Welles (Carpenter, 1999)									
<ol data-bbox="813 814 1487 1024" style="list-style-type: none"> <li>1. Longitud corporal: 8 a 10 metros.</li> <li>2. Longitud del cuello: 3 mts aprox.</li> <li>3. Cuello con 53- 56 vértebras</li> <li>4. Tamaño craneal: 35 cms.</li> <li>5. Dentición delgada con ápice puntiagudo.</li> <li>6. Dos pares de aletas con movimiento similar al de una tortuga</li> <li>7. Narinas elongadas ubicadas cerca a los ojos.</li> </ol>									
Tiempo Geológico									
<p data-bbox="813 1276 1511 1394">Se han hallado 3 especímenes de <i>Callawayasaurus colombiensis</i> en lechos del Aptiano el cual se extiende aproximadamente desde 125,0 hasta 113,0 millones de años durante el período Cretácico Inferior.</p>									
Fecha y lugar de hallazgo									
<p data-bbox="813 1619 1511 1766">Los dos especímenes fueron encontrados entre 1945 y 1948 por el paleontólogo español José Royo y Gómez y el estadounidense Ruben A. Stirton. El primer espécimen fue llevado a la Universidad de Berkeley en USA y el segundo se encuentra en el museo del Servicio Geológico Colombiano.</p>									

*Leivanectes bernardoi*  
Páramo *et.al.*, 2019



Modificado de Dinosaurioss (s.f.). Ilustración realizada por Casallas, J. (2020)

### Sistemática Paleontológica

**Reino:** Animalia  
**Phylum:** Chordata  
**Clase:** Sauropsida  
**Orden:** Plesiosauria (de Blainville, 1835)  
**Suborden:** Plesiosauroidea (Gray, 1825)  
**Familia:** Elasmosauridae (Cope, 1869)  
**Género:** *Leivanectes* (Páramo *et.al.* 2019)  
**Especie:** *Leivanectes bernardoi* (Páramo *et.al.*, 2019)

### Descripción (Páramo *et.al.*, 2019)

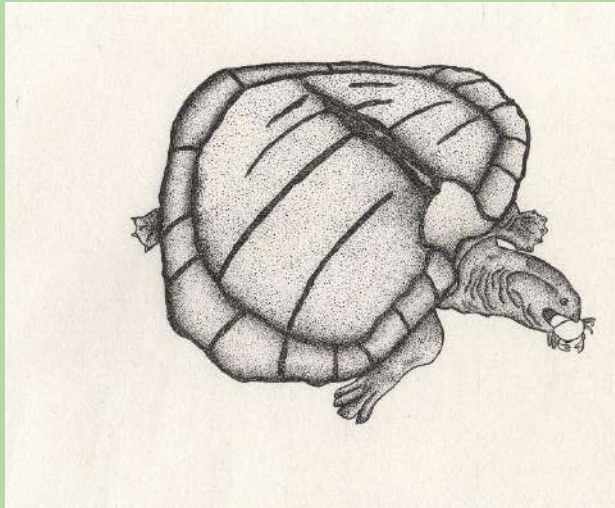
1. Sínfisis mandibular corta
2. Menos alvéolos dentales en comparación con otros elasmosáuridos.
3. Alvéolos dentales de gran tamaño.
4. Diferencia en la posición de las narinas externas con respecto a otras especies de elasmosaurios descritas.
5. Presenta una disminución en la cantidad de piezas dentales.

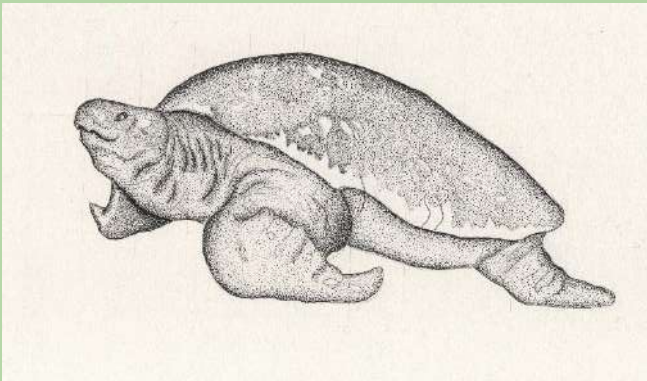
### Tiempo Geológico

El espécimen denominado FCG-CBP-22 fue encontrado en lechos del Aptiano Superior, tiempo que se encuentra entre los 125,0 y 113,0 millones de años aproximadamente durante el Cretácico Inferior.

### Fecha y lugar de hallazgo

El *Leivanectes bernardoi* fue hallado cerca de la Loma la Cabrera en el municipio de Villa de Leyva, lugar donde se han hallado restos fosilizados de varias especies marinas correspondientes al periodo Cretácico.

<b>Orden Testudines</b>	
<b>Suborden Pan-cryptodira</b>	
<p><i>Leyvachelys cipadi</i> Cadena, 2015</p>	<b>Sistemática Paleontológica</b>
	<p><b>Reino:</b> Animalia  <b>Phylum:</b> Chordata  <b>Clase:</b> Sauropsida  <b>Orden:</b> Testudines (Linneo, 1758)  <b>Suborden:</b> Pan-cryptodira (Cope, 1868)  <b>Familia:</b> Sandownidae (Parham y Gauthier, 2004)  <b>Género:</b> <i>Leyvachelys</i> (Cadena, 2015)  <b>Especie:</b> <i>Leyvachelys cipadi</i> (Cadena, 2015)</p>
	<b>Descripción (Cadena, 2015)</b>
	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Premaxilar (hocico) bien definido.</li> <li>2. Tamaño del cráneo de aprox. 15.6 cms.</li> <li>3. Tamaño del caparazón: entre 88 y 108 cms aprox.</li> <li>4. El fósil conserva 10 vértebras dorsales, 3 vértebras cervicales, húmero derecho, ambos fémures, tibia, cintura pélvica y 2 vértebras caudales.</li> </ol>
<p>Modificado de Blanco (s.f.). Ilustración realizada por Casallas, J. (2020)</p>	<b>Tiempo Geológico</b>
	<p>El holotipo FCG - CBP- 71 fue hallado en lechos que van desde el Barremiano Superior (129,4 a 125,0 m.a. aprox) al Aptiano Inferior (125,0 a 113,0 m.a. aprox.) durante el Cretácico Inferior.</p>
	<b>Fecha y lugar de hallazgo</b>
	<p>El fósil de la tortuga fue hallado en la Loma llamada La Catalina, sitio ubicado al oeste del municipio de Villa de Leyva en 2009.</p>

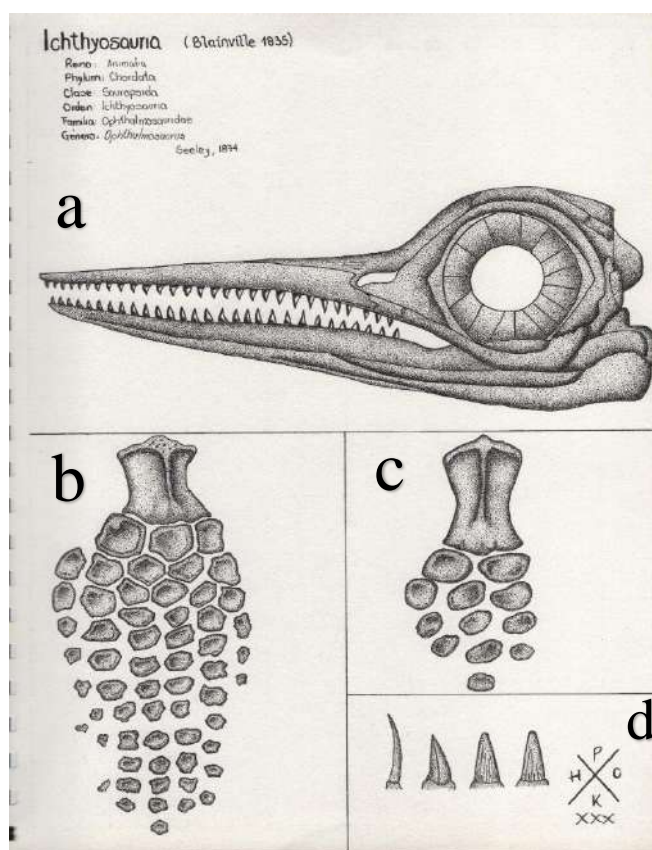
Suborden Cryptodira	
<p><i>Desmatochelys padillai</i> Cadena y Parham, 2015</p> 	<p><b>Sistemática Paleontológica</b></p> <p><b>Reino:</b> Animalia  <b>Phylum:</b> Chordata  <b>Clase:</b> Sauropsida  <b>Orden:</b> Testudines (Linneo, 1758)  <b>Suborden:</b> Cryptodira (Linneo, 1758)  <b>Familia:</b> Protostegidae (Cope, 1872)  <b>Género:</b> <i>Desmatochelys</i> (Williston, 1894)  <b>Especie:</b> <i>Desmatochelys padillai</i> (Cadena y Parham, 2015)</p>
<p>Modificado de Blanco (s.f.). Ilustrado por Casallas, J. (2020)</p>	<p><b>Descripción (Cadena y Parham, 2015)</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1. Longitud total aproximada: 2 mts.</li> <li>2. Morfología similar a las protostegidae: cuerpo aplanado e hidrodinámico, aletas planas (frontales con mayor tamaño que las posteriores).</li> <li>3. Buen desarrollo muscular que les permitía nadar grandes distancias.</li> <li>4. Caparazón con peso reducido.</li> </ol>
	<p><b>Tiempo Geológico</b></p> <p>El espécimen FCG-CBP-15 fue encontrado en lechos que corresponden al Barremiano Superior (129,4 a 125,0 m.a. aprox.) al Aptiano Inferior (125,0 a 113,0 m.a. aprox.) durante el Cretácico Inferior.</p>
<p>Modificado de Blanco (s.f.). Ilustrado por Casallas, J. (2020)</p>	<p><b>Fecha y lugar de hallazgo</b></p> <p>El primer fósil del cráneo de esta tortuga fue hallado en 1945 por Stirton y Durham para luego en 2015 clasificarse dentro del género <i>Desmatochelys</i>. Luego Mary Luz Parra (paleontóloga aficionada oriunda de Villa de Leyva) y sus hermanos Juan y Freddy encontraron los fósiles de tortugas (3 cráneos, 2 caparazones parciales y un esqueleto completo) en dos localidades cercanas a la población boyacense de Villa de Leyva (Loma La Cabrera y La Catalina) que pertenecen geológicamente a la Formación La Paja.</p>

## 8.2 ESTRUCTURAS MORFOLÓGICAS INVOLUCRADAS EN LA DEPREDACIÓN DE LOS REPTILES MARINOS DEL CRETÁCICO

Cada grupo posee estructuras morfológicas tales como piezas dentales, aletas y estructura ósea que contribuyeron en su tiempo a la eficacia en la caza de sus presas, es importante mencionar que cada una de las características plasmadas en las ilustraciones se extrae de la literatura. Las piezas dentales ofrecen información sobre la preferencia de presas y la forma de capturar a la presa. Las aletas brindan datos en cuanto a la movilidad del animal y permite estimar el modo de propulsión utilizada. Por último, la estructura ósea permite observar la contextura corporal que pudo ser probablemente efectiva durante la movilidad o adquisición de velocidad durante el nado. Cabe aclarar que esto se puede aplicar a los reptiles marinos registrados para el territorio colombiano.

### Figura 19

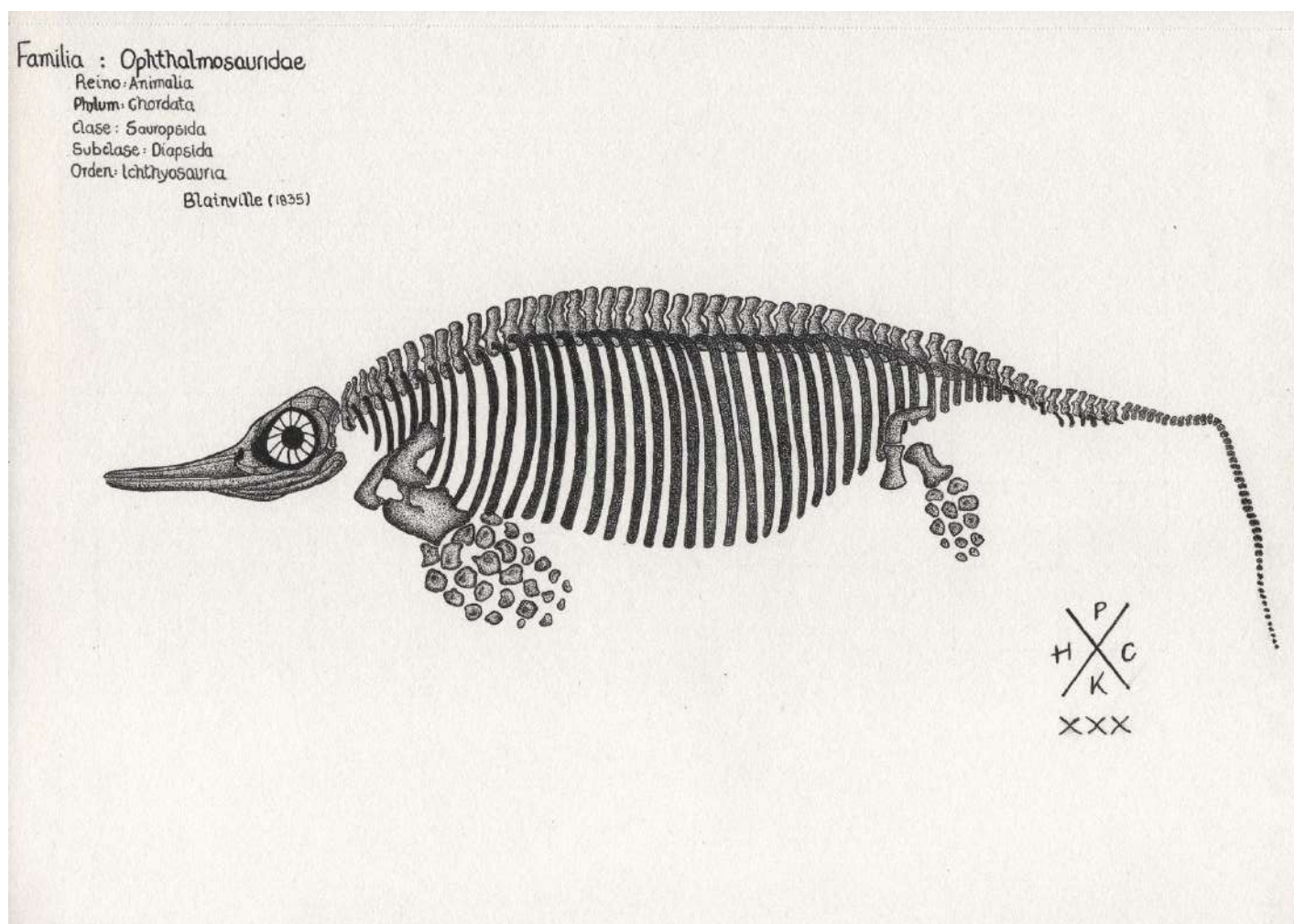
*Estructuras morfológicas de los ictiosaurios.* Ilustración por Casallas, J. (2020)



Nota: **a.** Cráneo en vista lateral, modificado de Kirton (1983). **b.** aleta anterior en vista dorsal, modificado de Kirton (1983). **c.** aleta posterior en vista dorsal, modificado de Fernández (2007). **d.** morfología de coronas dentales presentadas en ictiosaurios, modificado de Massare (1988).

## Figura 20

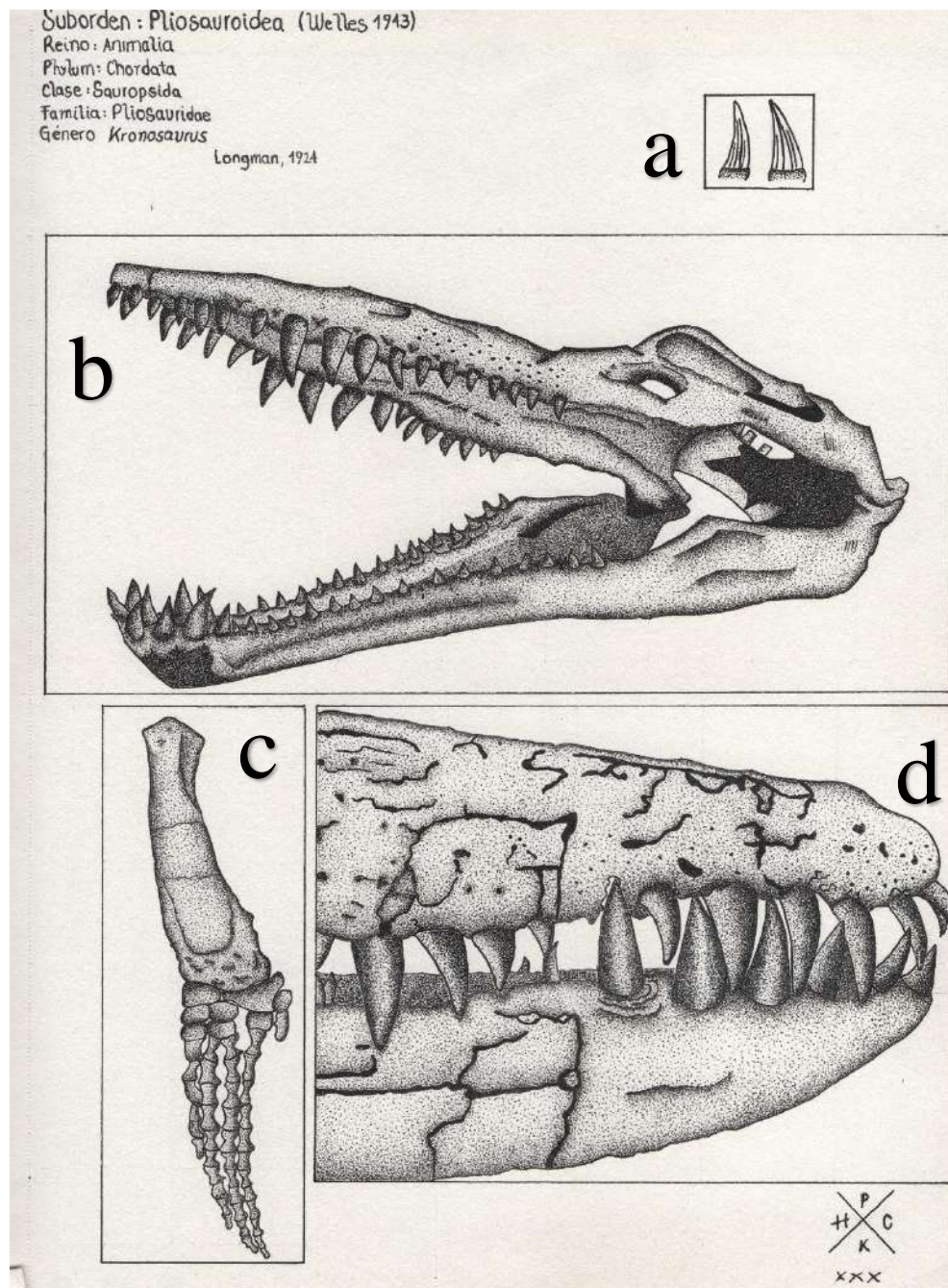
*Estructuras óseas de un espécimen de ictiosaurio.* Ilustración por Casallas, J. (2020)



Nota: Modificado de Sander (2000)

## Figura 21

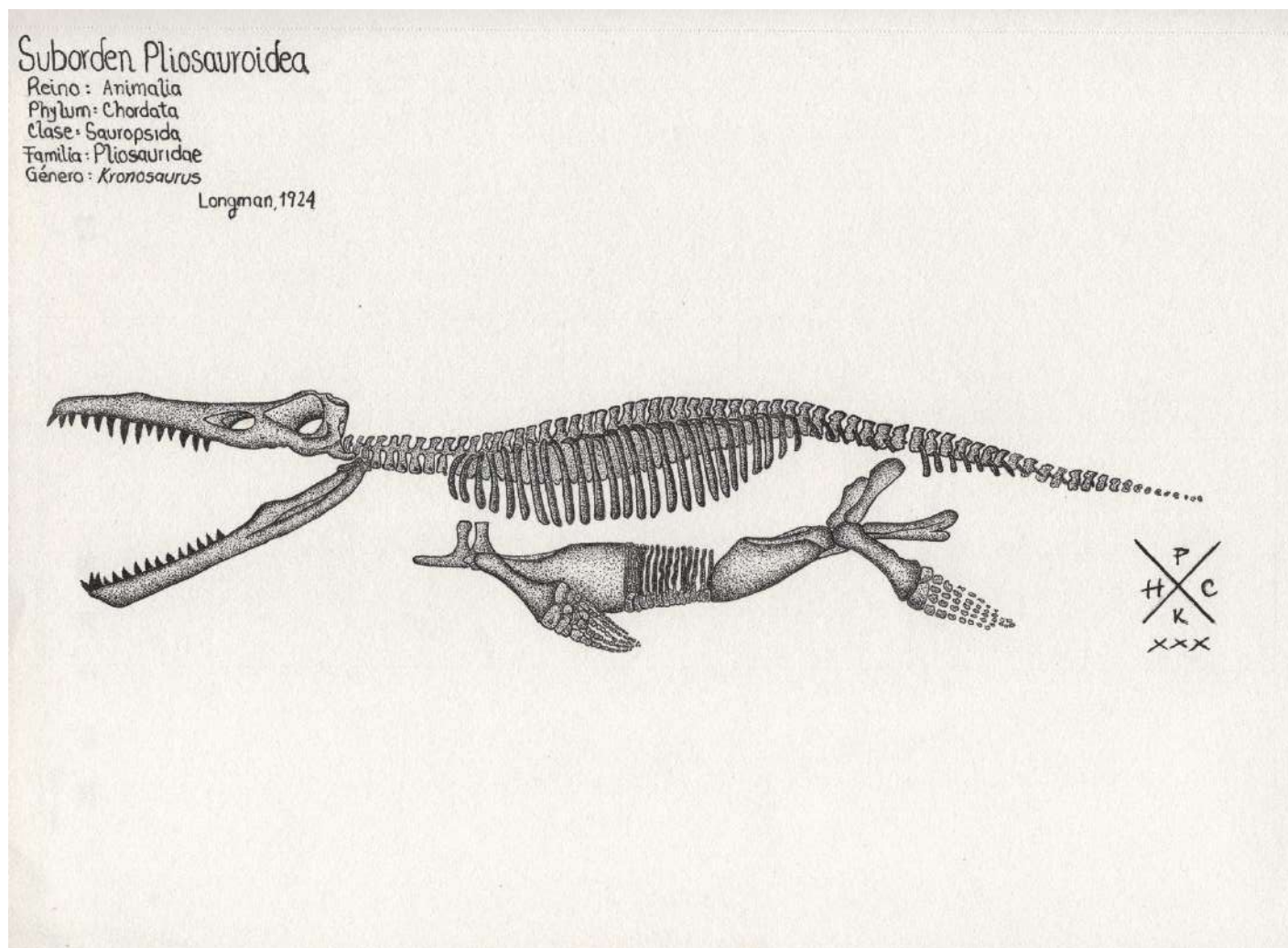
*Estructuras morfológicas que intervienen en la depredación de un pliosaurio.* Ilustración por Casallas, J. (2020)



*Nota.* **a.** Morfología de coronas dentales descritas para pliosaurios en Massare (1988) **b.** Cráneo de *Kronosaurus* en plano nadir, modificado de Museo de Harvard (2011) **c.** Estructura ósea de la aleta anterior de un pliosaurio, modificado de Hampe (2005) **d.** Vista lateral de la mandíbula en oclusión del pliosaurio, modificado de Benson *et.al.* (2013).

**Figura 22**

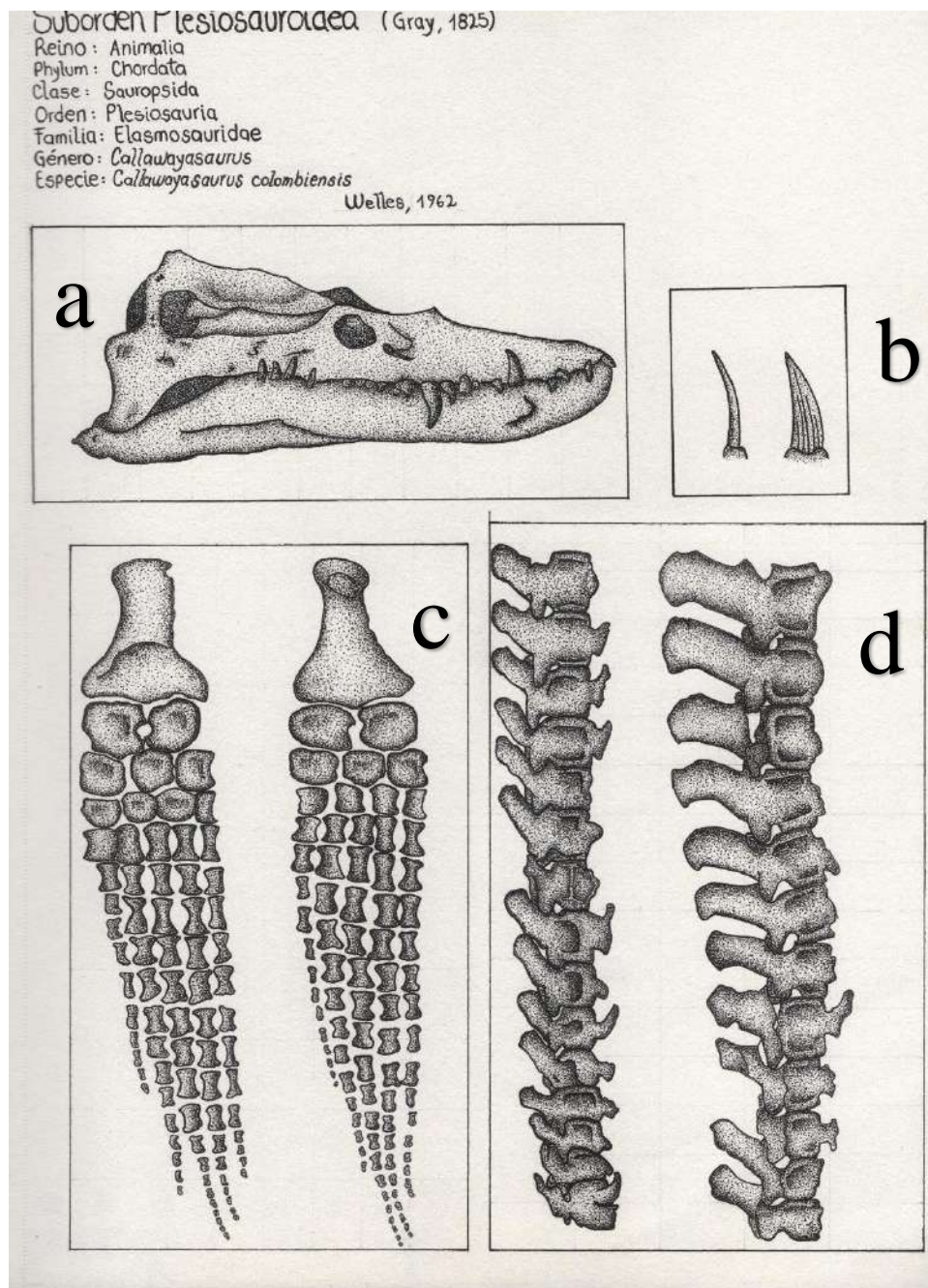
*Vista lateral de la estructura ósea del Kronosaurus.* Ilustración por Casallas, J. (2020)



*Nota.* Modificado de Banchemo (2006)

### Figura 23

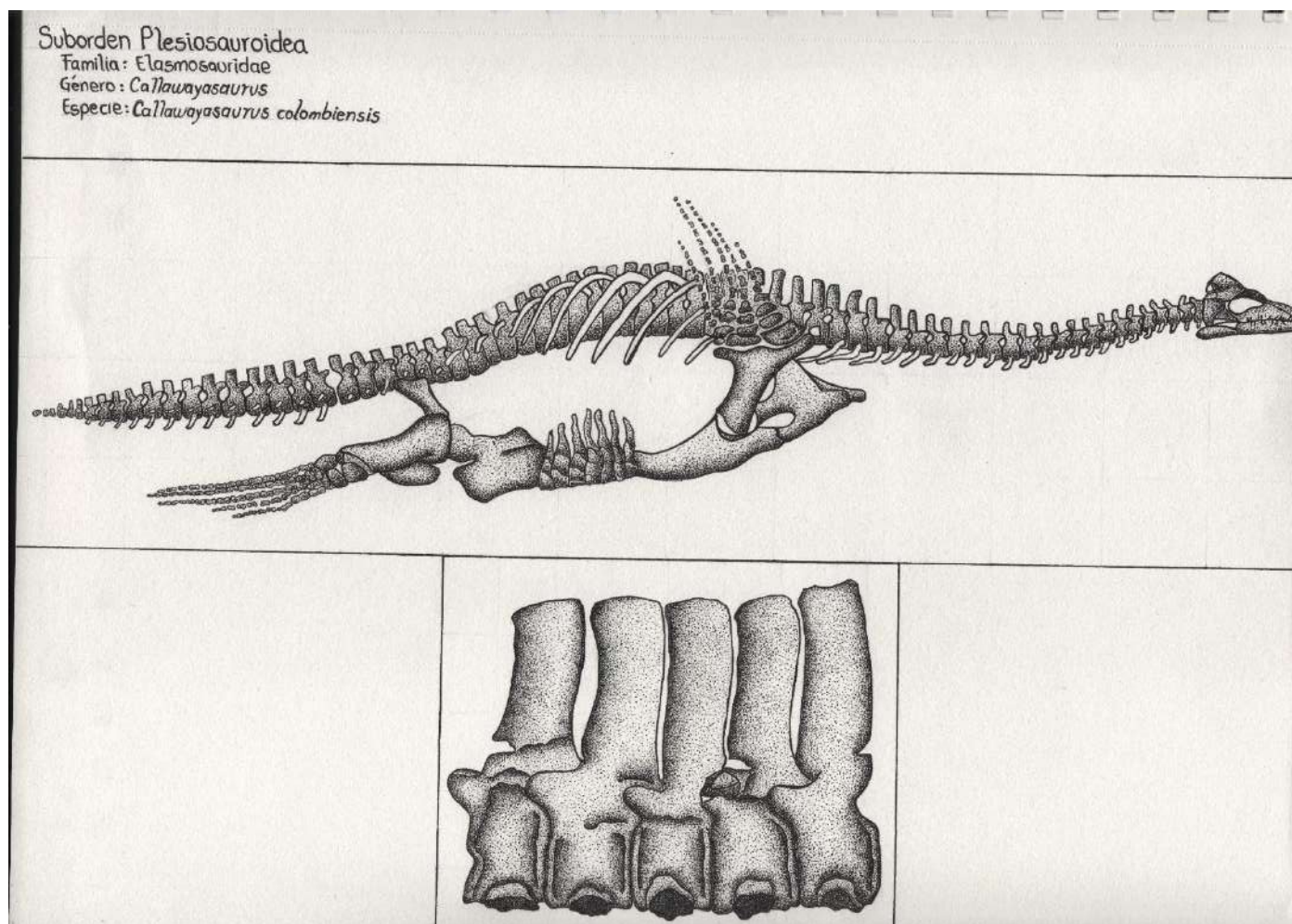
*Estructuras morfológicas que intervienen en la depredación de un elasmosaurio.* Ilustración por Casallas J. (2020)



*Nota.* **a.** Cráneo de *Callawayasaurus colombiensis* modificado de Carpenter (1999) **b.** Morfología de coronas dentales descritas para elasmosaurios en Massare (1988) **c.** Aletas anterior y posterior izquierda de un elasmosaurio modificado de Welles y Bump (1949) **d.** Reconstrucción de vértebras cervicales de elasmosaurio, modificado de Noé *et.al.* (2017).

**Figura 24**

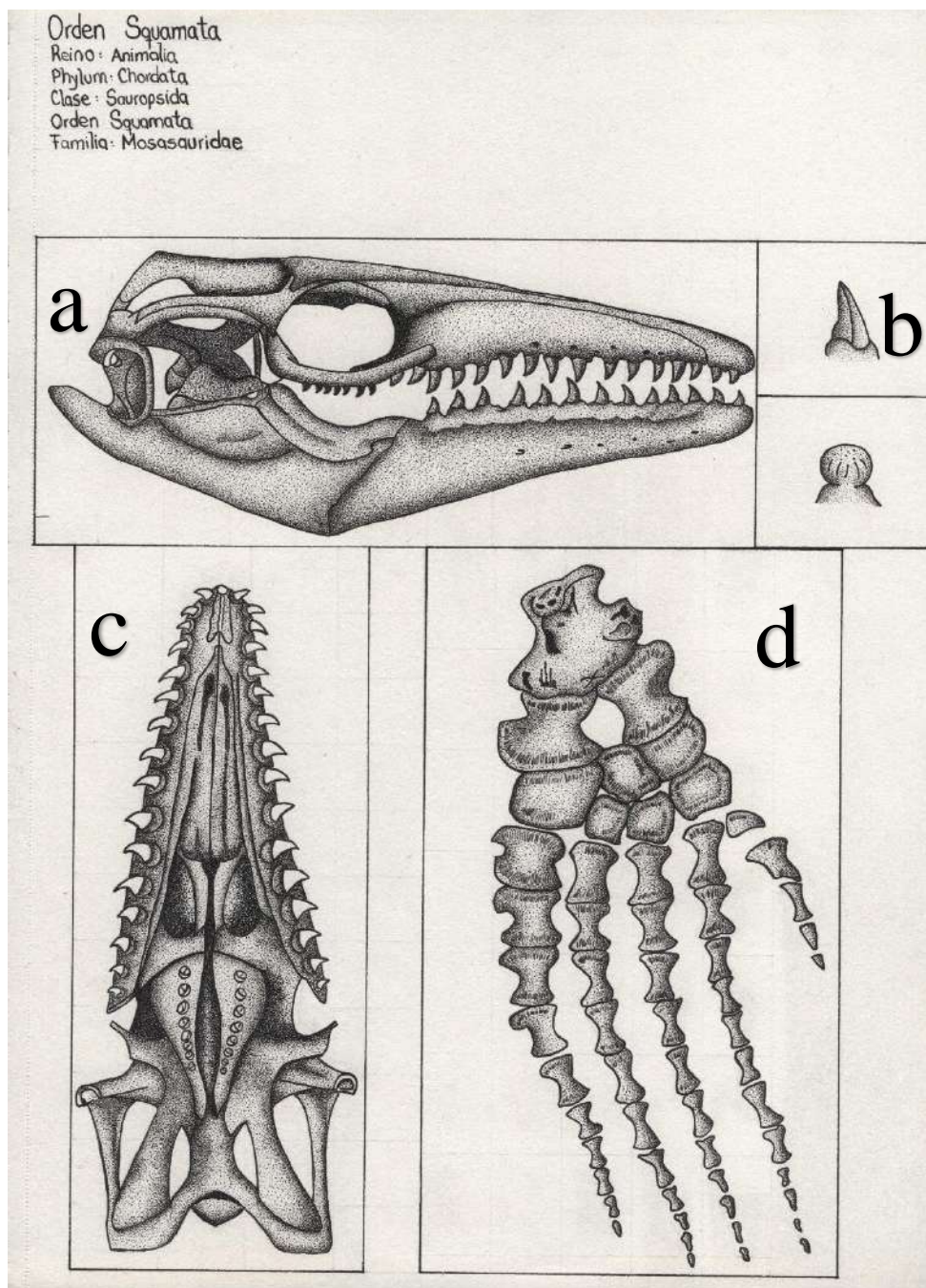
*Estructura ósea y 3ra sección de vértebra de elasmosaurio. Ilustración por Casallas, J. (2020)*



*Nota. Modificado de Noé et.al. (2017)*

## Figura 25

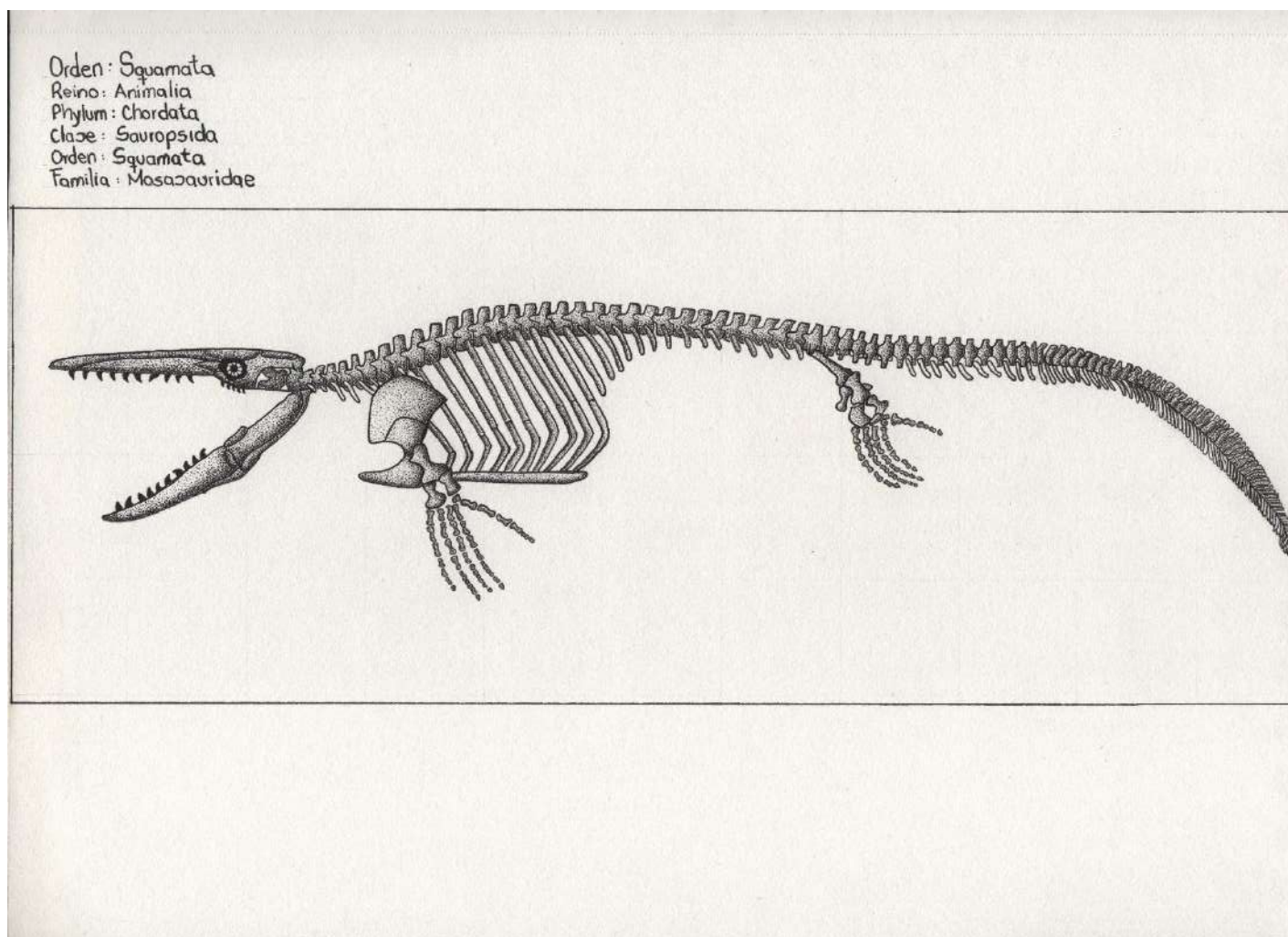
*Estructuras que intervienen en la depredación de los mosasaurios.* Ilustración por Casallas, J. (2020)



*Nota.* **a.** Cráneo de mosasaurio, modificado de Lingham-Soliar (1995) **b.** Morfología de coronas dentales para mosasaurios propuesto por Massare (1988) **c.** Maxilar superior en vista ventral de mosasaurio, modificado de Lingham-Soliar (1995) **d.** Aleta anterior mosasaurio, modificado de Lingham-Soliar (1995)

**Figura 26**

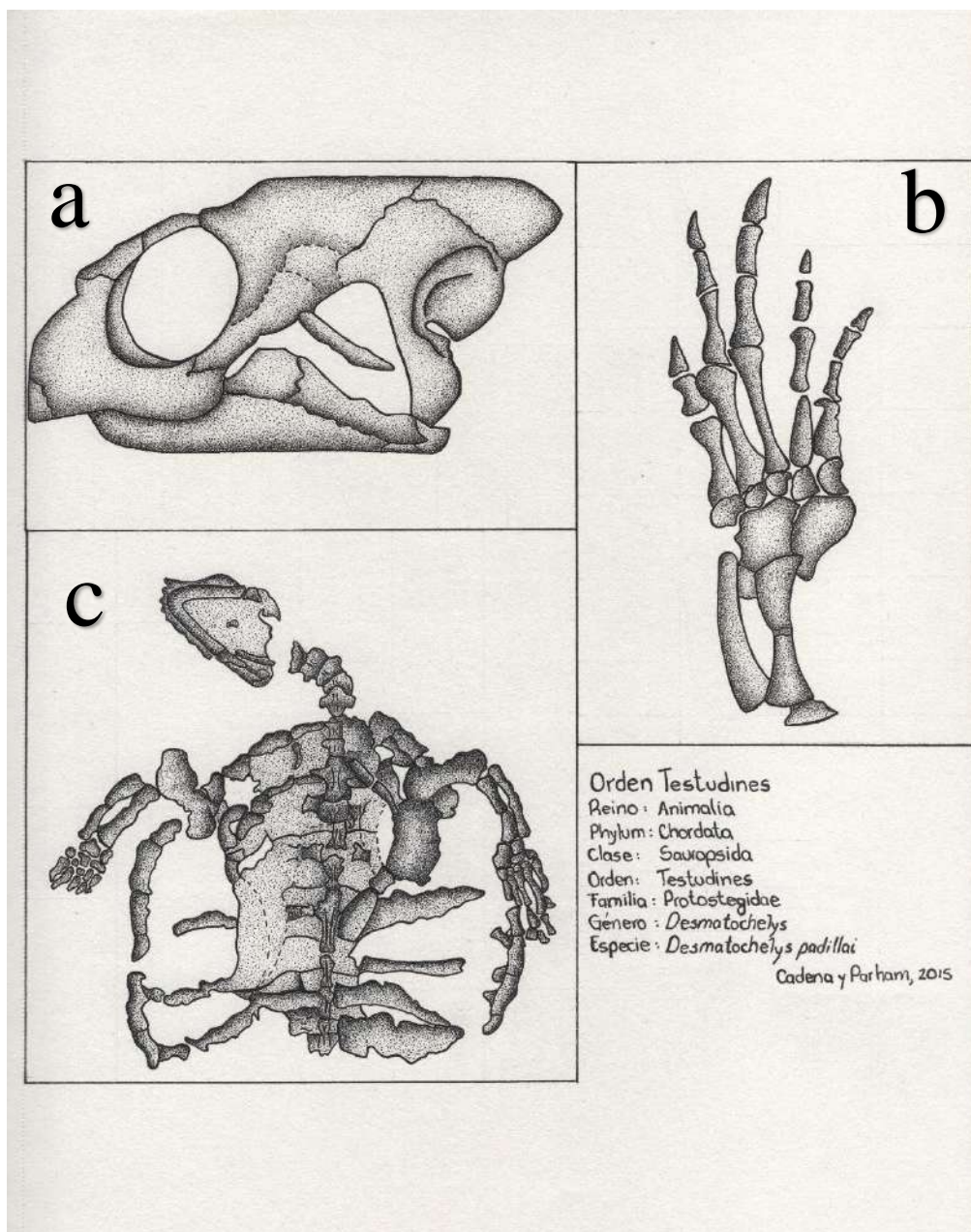
*Estructura ósea de mosasaurio.* Ilustración por Casallas, J. (2020)



*Nota.* Modificado de Scott Hartman (2015)

## Figura 27

Caracterización morfológica de *Desmatochelys padillai*. Ilustración por Casallas, J. (2020)



*Nota.* **a.** Cráneo de *Desmatochelys padillai*, modificado de Cadena y Parham. **b.** Reconstrucción de aleta de la tortuga cretácica *Desmatochelys padillai*. **c.** Restos fosilizados de tortuga protostégida. Modificado de Cadena y Parham (2015)

### 8.3 TIPOS DE PRESA CONSUMIDA POR LOS REPTILES MARINOS DEL CRETÁCICO

Generalmente, las redes alimenticias nos brindan una clara imagen de quién se come a quién. Pero, siempre surgen problemas cuando se usan para describir comunidades ecológicas completas y aún más cuando se trabaja con el registro fósil. Por ejemplo, los mosasaurios a veces se alimentaban de muchos tipos de presa o también podían ser consumidos por varios depredadores. Para representar estas relaciones con más precisión, se usa una *red trófica* o gráfica que muestre las interacciones tróficas (asociadas a la alimentación) entre las diferentes especies de un ecosistema. Se sabe que los reptiles marinos de la era Mesozoica se alimentaban de otros organismos pelágicos como: peces óseos, tiburones, cefalópodos suaves, belemnoides y ammonoides. Por lo tanto, se infiere que la mayoría de los reptiles marinos probablemente comieron presas pelágicas al igual que lo hacen la mayoría de los mamíferos modernos.

Estos datos se han inferidos a partir de numerosos estudios del cual Massare (1987) sugiere siete tipos de depredadores o gremios en función a la forma del diente y a la preferencia de presas, revelando así la diversidad de los recursos alimenticios disponibles. En este sentido, se interpreta que la forma dental refleja una óptima morfología en los tipos de presa consumidas por ejemplo: Los dientes cortantes de reptiles como plesiosaurios, ictiosaurios y mosasaurios pudieron haber sido adecuados para capturar grandes peces o reptiles, pero también podrían haber comido peces o calamares más pequeños mientras que los reptiles con dientes crujientes como los ictiosaurios pudieron haber sido los más adecuados en atrapar presas con un exterior más duro, pero también pudieron haber comido presas más suaves. (Massare, 1987).

Por lo general, las características más importantes para determinar los gremios de alimentación en los reptiles marinos en cuanto a la morfología dental se basan en: la forma del ápice, tipo de desgaste, presencia o ausencia de bordes cortantes, forma de la corona (altura de la

corona y diámetro basal) y tamaño de la corona (altura de la corona/ ancho del cráneo). (Massare, 1987). En este sentido, cada grupo de depredadores a excepción de las tortugas caen dentro de un cierto rango de morfología y por lo tanto pueden compartir la misma presa preferida. Sin embargo, “la presa preferida no era necesariamente la única presa consumida” (Massare, 1987, p. 129). Otro estudio de igual importancia fue realizado por Poynter (2011) el cual se basa en el análisis del micro desgaste dental de los reptiles marinos del Mesozoico para inferir los tipos de presas, con excepción de las tortugas; al igual que Massare (1987) respalda la misma preferencia de presas consumidas por estos grandes reptiles.

Generalmente, los métodos para el estudio de la dieta de los vertebrados extintos se basan en: 1) análisis de contenidos estomacales; 2) presas potenciales ubicadas en la biozona estratigráfica de la especie en cuestión; 3) Análisis de isótopos; 4) Análisis del microdesgaste dental; y 5) Comparaciones de forma - función con las especies existentes. (Adam y Berta 2002 citado por Poynter 2011). Estas pruebas directas como indirectas han permitido construir modelos de preferencias de presas y estrategias de depredación.

### ***8.3.1 Plesiosaurios y pliosaurios***

El estudio de Massare (1987) refiere que la función de los plesiosaurios y pliosaurios en cuanto a la forma del diente eran de los del gremio perforador y general, ya que presentaban dientes largos, delicados y afilados infiriéndose que perforaban presas blandas como peces pequeños y cefalópodos blandos, mientras que los del gremio general eran reptiles que presentaban dientes puntiagudos con crestas longitudinales que probablemente perforan y aplastan a presas como: peces pequeños o pequeños escafitos entre otros (Massare, 1987). El trabajo de Sato y Tanabe 1998 (citado por Jaimes y Parra,

2001) sobre los contenidos estomacales de los plesiosaurios indican que estos reptiles con seguridad consumían ammonites y calamares, ya que en la región estomacal encontraron, junto a los gastrolitos, mandíbulas preservadas y desarticuladas de cefalópodos que no fueron acumuladas accidentalmente por corrientes marinas, sino que se preservaron como restos de la dieta del ejemplar.

Los dientes de los plesiosaurios no eran lo suficientemente fuertes para triturar las conchas, lo que hace suponer que estas presas tenían un tamaño bastante pequeño. En síntesis, “dependiendo del tamaño del plesiosaurio varía el tipo de dieta, especies pequeñas consumían peces, calamares y ammonites, mientras que aquellas gigantes y con denticiones bien especializadas depredaban peces y otros reptiles, incluyendo plesiosaurios más pequeños” (Jaimes y Parra, 2001, p. 13). Además, se encuentran mandíbulas de cefalópodos en asociación con gastrolitos (Sato y Tanabe, 1998 citado por Jaimes y Parra, 2001). Sin embargo, “los residuos gástricos de otros Plesiosaurios del Cretácico Tardío tenían vértebras de pescado, huesos de pterodáctilo y ammonites de cáscara fina” (Massare, 1987, Tabla 1, p. 128). Por otro lado, el trabajo realizado por Poynter, J. (2011) sobre el microdesgaste dental infiere al igual que Massare que los plesiosaurios se alimentaban de presas blandas debido al poco desgaste dental que presentaban los dientes.

Por otro lado, Noé, L.F., Taylor, M.A., and Gómez-Pérez, M. (2017). difieren con Massare (1987) en cuanto a que los plesiosaurios probablemente no tuvieron una morfología dental perforadora, ya que al estar los dientes entrelazados esto podría indicar que sirvieron como un filtro, tamiz o rastrillo; se deduce que se alimentaron de invertebrados, peces pequeños y cefalópodos en aguas abiertas. Sin embargo, los dientes anteriores procumbentes junto con la dentición entrelazada sugieren también que capturaron a su presas en la columna

de agua (Massare 1987). En conclusión, la morfología tanto del cráneo como la dentadura ofrece la perspectiva de que algunos plesiosaurios se alimentaron de organismos bentónicos o que estaban presentes en sedimentos blandos (Andrews 1913; McHenry *et al.* 2005 citado por Noé, *et al.*, 2017). Esto es corroborado gracias a la presencia de arena y moluscos en algunos contenidos estomacales de los plesiosaurios.

### **8.3.2 Mosasaurios**

Por otro lado, los mosasaurios poseían dientes que posiblemente corresponden a gremios de los agarradores y trituradores (Massare, 1987). Sin embargo, a diferencia del anterior grupo, los mosasaurios pudieron haber sido generalistas tan buenos que, en efecto, la dentición encajaba en los cinco gremios de depredadores funcionales de Massare (1987) (cortadores, perforadores, trituradores, crujidores y aplastadores), una hazaña funcional lograda en un corto período de tiempo evolutivo (Lingham - Soliar, 1999 citado por Walker y Brett, 2002). Debido a estos variados modos de alimentación, los mosasaurios se alimentaban muy probablemente de una serie de organismos bentónicos y pelágicos (Lingham - Soliar, 1999 citado por Walker y Brett, 2002). La diversidad de las presas de los Mosasaurios se ve en el contenido estomacal preservado y es ciertamente mayor que la de cualquiera de los otros reptiles marinos extintos. “El contenido gástrico de los mosasaurios incluye ganchos de cefalópodos, peces, belemnites, huesos de tortuga y aves” (Massare, Tabla 1, Pg. 128). Por ejemplo, el contenido gástrico de un sólo espécimen como el del mosasaurio *Clidastes* incluía un tiburón y un ave marina buceadora, *Hesperornis* (Martin y Bjork, 1987 citado por Walker y Brett, 2002). Según el trabajo por Poynter, (2011) se infiere que este grupo presentaba variaciones en el desgaste dental de poca a considerable.

Por otro lado, Charles H. Sternberg descubrió en 1918 los huesos parcialmente digeridos de un plesiosaurio como parte del contenido estomacal de un mosasaurio denominado *Tylosaurus proriger* estás evidencia entre depredador y presa deja al descubierto la interacción entre dos grupos de reptiles marinos (Everhart, 2004). Esta es una de las primeras evidencias en donde los mosasaurios se alimentaban ocasionalmente de reptiles marinos distintos a los de su misma especie. Otro estudio realizado por (Kauffman y Sawdo, 2013) demostró que los mosasaurios del Cretácico desarrollaron mandíbulas fuertemente articuladas capaces de agarrar y herir para matar a la presa como los nautilus y arrancar su caparazón, Por otro lado, en el clado de mosasaurios se han encontrado dientes romos que aplastaban moluscos como en los globidenios (Massare 1987) pero para las especies halladas en Colombia no se ha registrado este tipo de dientes. Se menciona que los mosasaurios mantuvieron una dieta primaria de pescado y como dieta secundaria cefalópodos y amonites (Kauffman, E.G. & Sawdo, J.K. 2013)

### **8.3.3 Ictiosaurios**

Por la forma de los dientes, los ictiosaurios fueron posicionados en el gremio de los agarradores y aplastadores (Massare,1987) lo que posiblemente les permitía comer almejas y otros moluscos con concha gruesa (Massare, 1987). Se cree que en el Triásico los ictiosaurios pudieron tuvieron una dentición heterodonta y luego durante el Jurásico y el Cretácico, la dentición se convirtió en homodóntica, lo que indica que probablemente se especializaron en presas pelágicas (Massare y Callaway, 1990 citado por Walker y Brett, 2002). Tal vez eran especialistas en peces y/o cefalópodos de cuerpo blando (Sander, 1997; Massare y Callaway, 1990 citado por Walker & Brett, 2002).

### 8.3.4 Tortugas

El grupo *Cheloniodea* aparece por primera vez a finales del Cretácico Temprano e incluyen a los Dermochelyidae, *Cheloniidea* y los *Protostegidae* (Hirayama, 1997 citado por Walker & Brett, 2002). Aunque en la actualidad todavía existe *Dermochelyidae* y otros grupos omnívoros y herbívoros como *Cheloniidae* estos alcanzaron su pico de diversidad durante el Cretácico (Hirayama, 1997 citado por Walker & Brett, 2002). En cambio, los *Protostegidae* no sobrevivieron a la extinción del Cretácico. Por otro lado, “se sabe que el cráneo de esta última familia es similar al de la tortuga comedora de moluscos de agua dulce moderna *Malayemys*” (Walker & Brett, 2002, p. 144). A partir de ello, se infiere que pudo haberse alimentado de ammonites pelágicos (Hirayama 1997 citado por Walker & Brett, 2002).

Así mismo, Kear (2006) informa sobre las primeras pruebas de alimentación de pequeñas tortugas perteneciente a la familia *Protostegidae* del Cretácico inferior de Australia en donde se encontraron trozos de bivalvos encapsulados en material fosfatados dentro de las cavidades de las tortugas, además se encontraron acumulaciones de conchas de bivalvos idénticas en coprolitos en los mismos depósitos. Sin embargo, diferentes estudios han revelado que esta familia exhibió una amplia variedad de hábitos alimenticios que van desde invertebrados bentónicos al igual que las tortugas modernas, hasta comedores de moluscos; se cree que su morfología limitaba la alimentación en la superficie (Kear, 2006).

Las dietas de los *Protostegidae* siguen siendo aún especulativas, pero la evidencia concreta se basa en su robusta morfología craneal, aunque diferentes estudios como el de Hirayama 1994 (citado por Kear, 2006) apuntan a que esta familia se alimentaba de

organismos pelágicos. Por otro lado, estudios como el de (Kear, 2006) proporcionan una visión diferente sobre las estrategias de depredación de los Protostegidae, ya que apuntaban a que se alimentaban de organismos bentónicos. El mismo autor afirma que:

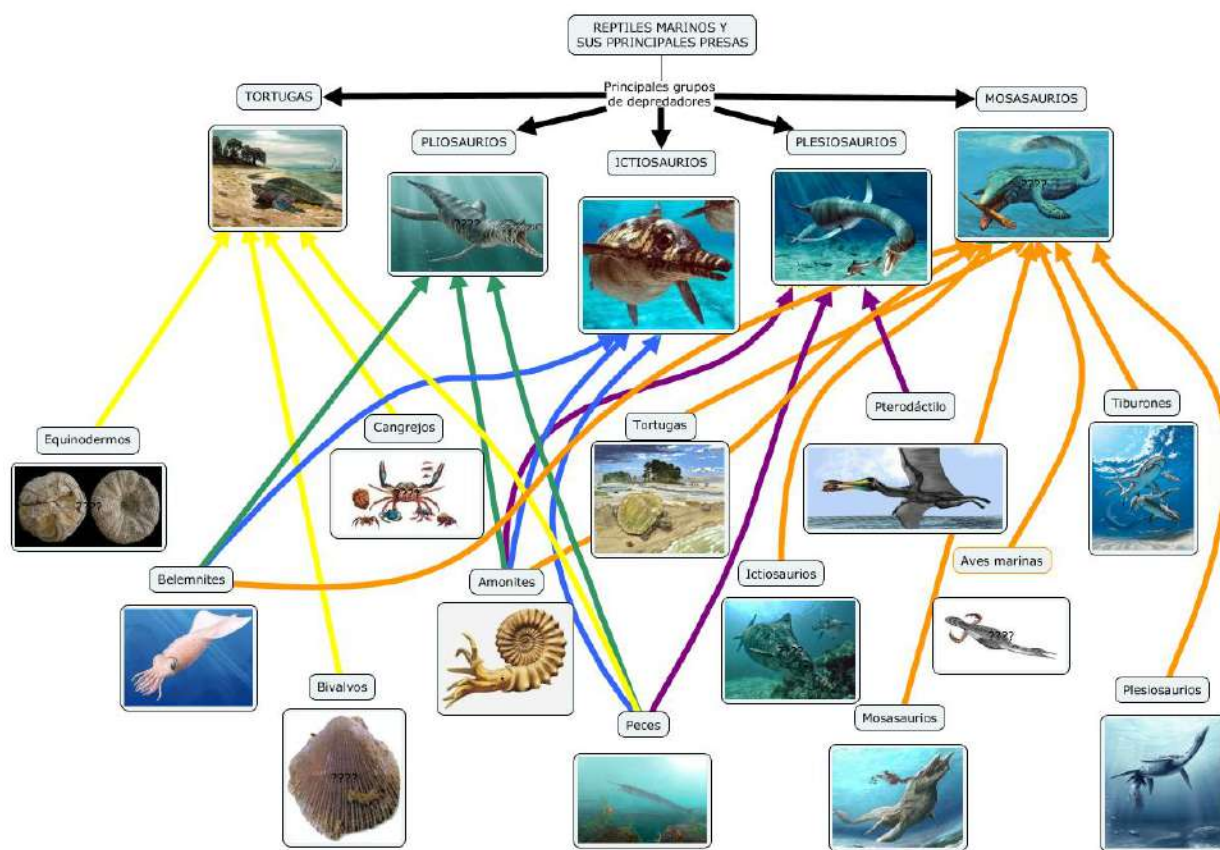
Las pruebas actuales demuestran que los hábitos de alimentación pelágica obligatoria son insostenibles para todos los miembros del grupo, ya que al menos algunas formas ancestrales primitivas (por ejemplo, el *Notochelone*) han sido depredadores activos de las presas del fondo. Esta estrategia de alimentación es comparable con la de algunos quelonios modernos, cuyos antepasados reemplazaron notablemente a los protostégidos (quizás por competencia) como el linaje de quelonoide dominante en muchos ensamblajes marinos durante el Cretácico Superior (p.115).

Para Colombia la especie *Leyvachelys cipadi* se alimentan de moluscos debido a la abundancia que presentaban, por ejemplo: ammonites, algunos de ellos conservados asociados con el caparazón de *L. cipadi*, suponen una fuente potencial de alimento por su adaptación a la dieta durofagia, además se cree que incluyeron artrópodos, como por ejemplo cangrejos. (Cadena, 2015). Como resultado se infiere que los mosasaurios eran animales generalistas, puesto que no se especializaban en comer un determinado alimento, sino por el contrario tenía una amplia variedad de presas, lo que probablemente equivaldría a tener una mayor adaptabilidad a diferentes tipos de hábitats. Por otro lado, se sabe que los ictiosaurios durante el Triásico presentaban una gran variabilidad de presas, pero durante el Cretácico delimitaron sus preferencias de presas, esto se evidencia en los diferentes estudios basados en la morfología dental. Generalmente, los animales especialistas se adaptan a un hábitat muy concreto, evolucionan su conducta como su forma física; el inconveniente es que estos animales especialistas les cuesta adaptarse cuando su medio cambia drásticamente. Con base en la literatura sobre las preferencias de

presas de los reptiles marinos del Cretácico, específicamente de: Mosasaurios, Plesiosaurios, ictiosaurios y tortugas.

## Figura 28

*Red trófica de los reptiles marinos del Cretácico. Realizado por Pinedo, C. y Casallas, J. (2020)*



**Nota.** Se propone una red trófica del mar colombiano del Cretácico. Los consumidores están posicionados en la parte superior: las tortugas están marcadas en amarillo, los pliosaurios en verde, los ictiosaurios en azul, los plesiosaurios en morado y finalmente los mosasaurios en anaranjado. En las redes tróficas, las flechas apuntan desde un organismo que es devorado hacia el que se lo come.

## **8.4 CATEGORIZACIÓN CON BASE EN LA LITERATURA CONSULTADA PARA EXPONER LAS POSIBLES ESTRATEGIAS DE DEPREDACIÓN DE LOS REPTILES MARINOS DEL CRETÁCICO**

A continuación, se establece una categorización para inferir las estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico Colombiano. A partir de la documentación bibliográfica se reúnen las categorías y se proponen para el análisis de las estrategias de depredación de los grupos de reptiles como: Ictiosaurios, Mosasaurios, Plesiosaurios y Tortugas. Cada categoría sitúa a un grupo de organismos dentro un rango específico de depredación con base a sus caracteres morfofisiológicos.

### **8.4.1 Zona de Influencia**

Hay que tener en cuenta que el mar está zonificado tanto en forma vertical como horizontal así que tenemos diferentes tipos de ecosistemas marinos. A su vez, los ambientes se dividen en varias subzonas, basadas en diferentes características ecológicas que más o menos, indican su profundidad sobre el nivel del mar. (OVACEN, s.f).

#### **8.4.1.1 Costa.**

Zona próxima a la costa, situada sobre la plataforma continental. Se caracteriza por el movimiento continuo del agua. (Segui, s.f.)

#### **8.4.1.2 Pelágico.**

Zona más alejada de la costa, generalmente situada en el interior del océano. (Segui, s.f.).

#### **8.4.1.3 Mesopelágico.**

De 200 m – 1000 m aproximadamente. Aunque penetra un poco de luz hasta esta profundidad, en realidad es insuficiente para la fotosíntesis. (Seguí, s.f).

#### **8.4.1.4 Batipelágico.**

De 1000 – 4000 m aproximadamente. El océano está prácticamente en completa oscuridad. No hay plantas vivas, y la mayoría de los animales sobreviven consumiendo microorganismos o depredando a otros. Ejemplo, calamares gigantes. (Seguí, s.f)

### **8.4.2 Aspectos morfológicos**

La morfología hace referencia aquellos aspectos de la anatomía que llevan aparejados un significado o valor funcional. Binomio forma – función. Ley de la correlación orgánico – funcional de Cuvier. Por lo anterior, uno de los objetivos de este trabajo es establecer una categorización a partir de los caracteres morfofisiológicos para determinar las posibles estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico.

#### ***8.4.2.1 Morfología dental***

La forma dental refleja una óptima morfología para cada tipo de presa, por lo cual Massare (1987) presenta en su trabajo la diversidad de morfologías de las coronas dentales de los reptiles marinos del Mesozoico infiriendo con ello la diversidad de los depredadores existente. Para ello, se basó en “el tipo de desgaste exhibido, y los contenidos estomacales asociados a cada forma. La función del diente es inferida de la forma del diente, forma del ápice, tamaño del diente, así como el tipo de desgaste. Además, los contenidos

estomacales conservados soportan la inferencia” (Massare, 1987, p.127,128). Sin embargo,

Massare (1987) afirma:

Se resalta que la forma de los dientes varía dentro de los órdenes, dentro de las familias e incluso dentro de los géneros, y la convergencia en la morfología de los dientes es común entre los órdenes de reptiles examinados en este estudio. En consecuencia, la forma de los dientes debe utilizarse con extrema precaución en las definiciones de familias o géneros.  
(p. 134)

Por lo anterior, “la forma de los dientes puede utilizarse para inferir la preferencia de las presas y definir los gremios de depredadores. Estos gremios trascienden los órdenes, y reflejan el efecto general de los depredadores reptiles marinos sobre la presa”. (Massare, 1987, p. 134) En consecuencia, Massare (1987) propone los siguientes gremios de alimentación que son tomados en cuenta para definir las estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico.

#### **Triturador.**

Reptiles con dientes robustos y romos, sugiriendo que se alimentaban de presas algo duras como peces acorazados, crustáceos y posiblemente amonitas de capa fina. Las características más importantes del diente son la forma del ápice y el tipo de desgaste. (Massare, 1987. P 130)

#### **Perforador.**

Reptiles con dientes largos, delicados y afilados que probablemente se especializaron en perforar presas blandas como peces pequeños y cefalópodos blandos. Las características diagnósticas del diente son la forma y el tamaño relativo del diente. Este gremio probablemente incluyó a las especies con menos opciones abiertas. (Massare, 1987. p.130)

#### **Cortador.**

Se ubican aquellos reptiles con dientes bastante robustos y puntiagudos, con dos filos más de corte utilizados en la captura de grandes vertebrados marinos. Las características diagnósticas

son la presencia de bordes cortantes y el tipo de desgaste. Los reptiles más grandes de una fauna particular se caracterizan por tener este tipo de dientes. Estos fueron probablemente los depredadores de mayor orden y, debido a las muchas opciones que tenían, puede haber muchas especies oportunistas. (Massare, 1987. p.131)

#### **Aplastador.**

Reptiles con dientes muy robustos y aplastantes, sugiriendo que se alimentaban de almejas y otros moluscos con concha gruesa. Las Características más importantes del diente son la forma del ápice y la forma de la corona. (Massare, 1987. p. 130)

#### **General.**

Reptiles de dientes bastante puntiagudos con crestas longitudinales, que pudieron haber sido utilizados en la perforación como en aplastar las presas. Estos dientes difieren de los dientes de perforadores en la presencia de finas crestas longitudinales y en el tipo de desgaste que presentan. Probablemente se trataba principalmente de dientes perforadores, y la distinción entre este gremio y el anterior puede no ser significativa. (Massare, 1987. p. 130)

#### ***8.4.2.2 Tamaño corporal (rango)***

Es un rasgo biológico clave para todos los organismos, ya que es un determinante crucial de diferentes parámetros fisiológicos, anatómicos, ecológicos y de historia de vida (Peters 1983; Calder 1984 citado por Ferrón *et.al.*, 2018). La influencia del tamaño del cuerpo va más allá del nivel individual, alcanzando múltiples escalas de organización y afectando la estructura y dinámica de las redes ecológicas (con implicaciones para la estabilidad de la red alimentaria, el patrón de los flujos de energía y las respuestas a las perturbaciones. (Ferrón, *et.al.*, 2018)

### **8.4.2.3 Posición de los ojos (cráneo)**

La posición de los ojos en la cabeza de un animal está ligada tanto al hábitat en el que vive, como a la forma de alimentarse, además que la posición de los ojos repercute en la velocidad y agilidad de los animales y por consiguiente en la amplitud del campo visual del animal. (Lo sapio, 2015.)

#### **Laterales.**

Para una presa tener los ojos dispuestos lateralmente les permite controlar casi 360° de visión y son capaces de ver a cualquier depredador presto a devorarlo y así defenderse adecuadamente de sus ataques. (Lo sapio, 2015.) Sin embargo, para un depredador esta disposición de ojos no es tan clara, ya que se sabe que la mayoría de los depredadores actuales tienen sus ojos en la parte frontal del cráneo obteniendo un mayor enfoque de su presa.

#### **Dorsal frontal.**

Los depredadores que cazan a través de la emboscada suelen tener los ojos en entre la parte dorsal y frontal de la cara, pues les proporciona un mejor enfoque y cálculo de las distancias, al igual que la pupila vertical.

## **8.4.3 Aspectos fisiológicos**

### **8.4.3.1 Regulación de la temperatura corporal**

Generalmente, los animales presentan diferentes formas de regulación de su temperatura corporal. Estas estrategias de termorregulación les permiten vivir en diferentes ambientes e incluso extremos.

**Ectotérmico.**

Los organismos ectotermos dependen principalmente de fuentes de calor externas, lo que implica que la temperatura corporal de los ectotermos aumenta y disminuye junto con la temperatura del entorno. Aunque los ectotermos generan algo de calor metabólico, sin embargo, no pueden aumentar esta producción de calor como pasa con los organismos endotérmicos. (Bernard *et.al.*, 2010)

**Mesotermo**

Se utiliza para clasificar algunos seres vivos poco comunes cuyo metabolismo posee características intermedias entre los seres ectotérmicos y endotérmicos. Algunos ejemplos son el tiburón blanco, el atún y la tortuga laúd. Estas especies generan calor suficiente manteniendo su temperatura corporal más cálida que su entorno, pero no pueden mantener una temperatura constante. (Bernard *et.al.*, 2010)

**Endotérmico marino.**

Es la capacidad de generar y retener suficiente calor elevando la temperatura corporal a un nivel estable. La generación de calor puede tener varios orígenes: órganos digestivos en mamíferos y aves o músculos en tiburones lamniformes endotérmicos. Los endotermos generan internamente la mayor parte del calor que necesitan. Cuando hace frío, aumenta la producción de calor metabólico manteniendo su temperatura corporal constante. Debido a esto, la temperatura corporal interna de un endotermo es casi independiente de la temperatura del medio ambiente. (Bernard *et.al.*, 2010).

#### **8.4.3.2. Localización de la presa mediante el olfato**

En los reptiles el olfato juega un papel importante a la hora de capturar a sus presas, por ejemplo: Las serpientes tienen el órgano de Jacobson (también conocido como órgano vomeronasal), el cual es el encargado de analizar las moléculas dispersas en el ambiente que capta la lengua bífida. En lagartos también se presenta este órgano, que le permite reconocer presas, enemigos y compañeros sexuales. Por otro lado, en las tortugas este órgano confluye con la cavidad nasal y es vestigial en el caso de los cocodrilos. En las tortugas el órgano vomeronasal está muy desarrollado, funcionando incluso debajo del agua, donde puede percibir un sin fin de moléculas. (Torres, D. 2018)

#### **8.4.3.3 Datos de locomoción**

*“Moverse es un requisito indispensable para muchos procesos biológicos en los animales, como la alimentación o la reproducción. Esta habilidad es conocida como locomoción y está fuertemente influenciado por el medio y/o sustrato en el que habita el animal”* (Torres, 2018. p1). El movimiento se da a través del esqueleto **axial**. *“Es el esqueleto del tronco y cabeza. Incluyendo el cráneo, los huesos del oído medio, la columna vertebral, las costillas y el esternón”* (Olivares y Rojas, 2013 pp. 6) y el esqueleto apendicular que comprende las extremidades superiores y las extremidades inferiores, incluyendo los huesos de la pelvis y de la cintura escapular” (Olivares & Rojas, 2013. p.12)

#### **8.4.3.4 Modos de propulsión**

Los modos de propulsión en peces han sido clasificados por los órganos utilizados en la propulsión (aletas mediales, aletas emparejadas, aleta caudal) y por la porción del cuerpo que oscila durante la propulsión. Braun y Reif, 1982, 1985 citado en Massare, 1988 propusieron una

terminología explicativa que incorpora los modos de natación de los vertebrados modernos y fósiles. Cuatro de sus términos describen que la propulsión del cuerpo y de la aleta caudal son importantes para describir los modos inferidos de natación de la mayoría de los grupos de reptiles marinos. Estos modos de natación son graduales de uno a otro. Por lo cual se proponen los siguientes tipos de locomoción:

**Anguiliforme.**

Es el modo de ondulación axial, que se caracteriza por ondular todo el cuerpo a medida que una onda pasa por él, incrementando la magnitud hacia la cola. (Massare, 1988. p.188)

**Subcarangiforme.**

Es el modo axial subondulatorio, es similar al anguiliforme, pero la parte anterior del cuerpo se mantiene rígida (Massare, 1988. p.188)

**Carangiforme.**

Es el modo axial suboscilatorio, las oscilaciones se ubican en el tercio posterior del cuerpo (Massare, 1988. p.188)

**Tuniforme.**

Es el modo axial oscilatorio, solo oscila el pedúnculo y la cola (Massare, 1988. p. 188-189)

**Ostraciforme.**

Esta locomoción utiliza movimientos hacia adelante y atrás, debido a que la cola es muy pequeña e incapaz de propulsar al individuo. Las aletas caudales de estos

organismos por lo general no están unidas a la musculatura, sino a sistemas esqueléticos altamente rígidos. En conclusión, se considera un estilo bastante lento. (Guerrero, 2016. P. 8)

#### **8.4.3.5 Velocidad del nado**

“Un animal puede ser caracterizado por su velocidad de nado continuo y sostenido. El nado sostenido ha sido definido como un nivel de actividad que puede ser mantenido por más de 200 minutos” (Massare, 1988. p. 192). Generalmente, la velocidad de nado sostenida de un depredador es importante porque determina los tipos de presas que puede hallar; Por ejemplo: un depredador nadando a velocidad constante es probable que encuentre presas más lentas a la de su propio nado. Por otro lado, existen las velocidades de explosión que tienen velocidades mucho más altas que la natación sostenida y que son mantenidas por una fracción de segundos, causando un periodo de recuperación porque estos son sostenidos por el metabolismo anaerobio creando una deuda de oxígeno.(Massare, 1988) La natación por explosión pudo ser utilizada por los depredadores en dos situaciones diferentes: “Un depredador puede usar una estocada rápida en el ataque final a la presa que ha perseguido por alguna distancia; o, un depredador puede estar al acecho de una presa y matarla de un solo golpe” (Massare, 1988. p. 193). Sin embargo, Motani (2002) utiliza modelos más precisos para analizar y compararla velocidad del nado de los reptiles extintos con el de los mamíferos actuales, respaldando en este sentido los resultados brindados por Massare.

#### **8.4.4. Datos de hábitos de alimentación**

##### ***8.4.4.1 Contenidos y residuos estomacales conservados***

###### **Pre- coprolitos.**

Es la materia fecal que se encuentra aún dentro del fósil

###### **Coprolitos.**

Son excrementos fosilizados, proporcionan información muy valiosa de la alimentación del animal, siempre y cuando se sepa quién fue el responsable de los excrementos

###### **Gastrolitos.**

Son piedras que los animales ingerían y ayudaban a la digestión del alimento. Es bastante común encontrarlos en aves actuales, como en gallinas.

##### **8.4.4.2 Registro de canibalismo**

Es el acto o la práctica de alimentarse con miembros de la propia especie; esta práctica se da por distintas razones, siendo una de ellas la supervivencia, si las circunstancias no son las más favorables; algunos animales pueden comerse unos a otros manteniéndose con vida También está el caso de los animales que lo practican con fines de reproducción, manteniendo la especie y asegurarse de que los genes sean del progenitor más fuerte, igualmente se da el caso de canibalismo por competencia de alimento entre los miembros de una manada. (Castellanos, 2019. p. 10-11)

## 8.5 Tipos de especies

### 8.5.1 *Generalista*

Los animales Oportunista o generalistas son aquellos que tienen una mayor adaptabilidad a diferentes tipos de hábitats. Estos animales se caracterizan por comer un variado tipo de alimento.

### 8.5.2 *Especialistas*

Las especies especialistas sólo pueden vivir bajo condiciones alimenticias o ambientales muy concretas. Así, por ejemplo, *Solaster stimpsonii*, una estrella de mar del Pacífico Noreste, que se alimenta exclusivamente de una especie de pepino de mar. Por lo anterior, las categorías propuestas permiten analizar y recopilar información valiosa para posicionar a cada grupo dentro de una estrategia de depredación, así mismo da cuenta de los diversos estudios realizados desde 1987 hasta la fecha de la anatomía, fisiología y morfología de los reptiles marinos del Cretácico; por lo que es importante mencionar que estas categorías están sujetas a ser modificadas o estructuradas así lo devengan nuevas investigaciones. Cabe aclarar que, las categorías conllevan a arrojar un resultado general de los grupos de depredadores, sin embargo, existen excepciones a la regla en la naturaleza, por lo que no es aplicable a especies ahora bien es preciso analizar estas categorías de una manera integral. A continuación, se mostrarán las fichas correspondientes con la categorización anteriormente mencionada y el análisis de la información hallada en la literatura consultada para cada uno de los grupos de reptiles nombrados en este trabajo.

Figura 29

Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados: Orden Ichthyosauria. Realizado por Casallas, J. y Pinedo A. (2020)

Ficha de Reconocimiento general de los grupos de reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados									
Grupo:		Orden Ichthyosauria				Suborden o Familia (Si aplica):		Familia Ophthalmosauridae	
Categorías de Análisis									
Zona de influencia		Costa		Pelágico	x	Mesopelágico	x	Batipelágico	
Aspectos Morfológicos				Datos de Locomoción					
Morfología Dental		Tamaño corporal (Rango)		Modo de propulsión		Velocidad de nado aproximado (Rango)		Tipo de Locomoción	
Crujido	x	1 a 10 metros		Anguiliforme		75 km / h		Apendicular	
Perforador				Subcarangiforme					
Cortador	x	Posición de los ojos (cráneo)		Carangiforme	x			Axial	x
Aplastador		Lateral	x	Tuniforme	x				
General		Dorsal		Ostraciforme					
Aspectos Fisiológicos				Datos de hábitos alimenticios					
Regulación de Temperatura corporal		Localización de presa mediante olfato		Contenidos y residuos estomacales conservados		Registro de canibalismo		Tipo de especie	
Ectotérmico		Si		Pre-coprolitos	x	Si		Generalista	
Mesotermo				Coprolitos					
Endotérmico marino	x	No	x	Gastrolitos		No	x	Especialista	x
Algunos autores consultados									
*Bernard et.al. (2010). Regulation of Body Temperature by some Mesozoic Marine Reptiles									
*Ferron et.al. (2018). The evolution of gigantism in active marine predators									
*Massare (1987). Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles									
*Massare (1988). Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation									
*Motani (2002). Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited									
*Maxwell et.al. (2015). A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia									
*Maxwell et.al. (2019). A new specimen of <i>Platypterygius sachicarum</i> (Reptilia, Ichthyosauria) from the Early Cretaceous of Colombia (...)									
*Walker y Brett (2002). Post-Paleozoic patterns in marine predation: was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory revolution?									
Convenciones: S.I. (Sin Información)									

*Nota.* La información obtenida de los autores que mencionan los aspectos presentados en la anterior tabla puede ser potencialmente aplicables a las posibles características morfofisiológicas de los ictiosaurios registrados para Colombia en sistemas geológicos del Cretácico (*Platypterygius sachicarum* y *Muiscasaurus catheti*) ambos pertenecientes a la Familia Ophthalmosauridae (Véase Tabla 4).

Figura 30

Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados: Orden Squamata – Familia Mosasauridae. Realizado por Casallas, J. y Pinedo A. (2020)

Ficha de Reconocimiento general de los grupos de reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados									
Grupo:	Orden Squamata				Suborden o Familia (Si aplica):	Familia Mosasauridae			
Categorías de Análisis									
Zona de influencia	Costa	x	Pelágico	x	Mesopelágico	x	Batipelágico		
Aspectos Morfológicos				Datos de Locomoción					
Morfología Dental		Tamaño corporal (Rango)		Modo de propulsión		Velocidad de nado aproximado (Rango)		Tipo de Locomoción	
Crujido		5 a 9 metros		Anguiliforme	x	S. I		Apendicular	
Perforador				Subcarangiforme	x				
Cortador				Carangiforme					
Aplastador		Posición de los ojos (cráneo)	Lateral	x	Tuniforme				Axial
General	x	Dorsal		Ostraciforme		x			
Aspectos Fisiológicos				Datos de hábitos alimenticios					
Regulación de Temperatura corporal		Localización de presa mediante olfato		Contenidos y residuos estomacales conservados		Registro de canibalismo		Tipo de especie	
Ectotérmico		Si	S.I.	Pre-coprolitos	x	Si	x	Generalista	x
Mesotermo	x			Coprolitos					
Endotérmico marino	x	No	S.I.	Gastrolitos		No		Especialista	x
Autores consultados:									
*Bernard <i>et.al.</i> (2010). Regulation of Body Temperature by some Mesozoic Marine Reptiles									
*Ferron <i>et.al.</i> (2018). The evolution of gigantism in active marine predators									
*Harrell <i>et.al.</i> (2016). ¿Endothermic Mosasaurs? Possible thermoregulation of Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia: Squamata) indicated by stable oxygen isotopes									
*Krzysztof, O y Daniel, M. (2020). Predatory behaviour in mosasaurid squamates inferred from tooth microstructure and mineralogy.									
*Massare (1987). Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles									
*Massare (1988). Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation									
*Motani (2002). Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited									
*Páramo (2000). Yaguarasaurus colombianus (Reptilia, Mosasauridae), a primitive mosasaur from the Turonian (Upper Cretaceous) of Colombia									
*Páramo (2013). <i>Eonatator coellensis nov.sp.</i> (Squamata: Mosasauridae), nueva especie del Cretácico Superior de Colombia									
*Walker y Brett (2002). Post-Paleozoic patterns in marine predation: was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory revolution?									
Convenciones: S.I. (Sin Información)									

*Nota.* La información obtenida de los autores que mencionan los aspectos presentados en la anterior tabla puede ser potencialmente aplicables a las posibles características morfofisiológicas de los mosasaurios cretácicos registrados para Colombia (*Yaguarasaurus colombianus* y *Eonatator coellensis*) ambos pertenecientes a la Familia Mosasauridae. Cabe aclarar que es necesario realizar nuevas investigaciones que permitan complementar la información que aquí se presenta (Véase Tabla 5)

**Figura 31**

*Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados: Orden Plesiosauria – Subórdenes Pliosauroida y Plesiosauroida. Realizado por Casallas, J. y Pinedo A. (2020)*

Ficha de Reconocimiento general de los grupos de reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados									
Grupo:	Orden Plesiosauria					Suborden o Familia (Si aplica):	Suborden Pliosauroida		
Categorías de Análisis									
Zona de influencia	Costa		Pelágico	x	Mesopelágico		Batipelágico		
Aspectos Morfológicos				Datos de Locomoción					
Morfología Dental		Tamaño corporal (Rango)		Modo de propulsión		Velocidad de nado aproximado (Rango)		Tipo de Locomoción	
Crujido		2 a 9 metros		Anguiliforme		S.I		Apendicular	x
Perforador	x			Subcarangiforme					
Cortador	x	Posición de los ojos (cráneo)		Carangiforme				Axial	
Aplastador				Lateral					
General	x	Dorsal	x	Ostraciforme					
Aspectos Fisiológicos				Datos de hábitos alimenticios					
Regulación de Temperatura corporal		Localización de presa mediante olfato		Contenidos y residuos estomacales conservados		Registro de canibalismo		Tipo de especie	
Ectotérmico		Si	S.I	Pre-coprolitos	x	Si		Generalista	x
Mesotermo				Coprolitos					
Endotérmico marino	x	No	S.I	Gastrolitos	x	No	x	Especialista	
Algunos autores consultados									
*Bernard et.al. (2010). Regulation of Body Temperature by some Mesozoic Marine Reptiles									
*Carpenter et.al. (2010). Plesiosaur Swimming as Interpreted from skeletal analysis and Experimental Results									
*Ferron et.al. (2018). The evolution of gigantism in active marine predators									
*Hampe, O. (1992). Ein grosswüchsiger Pliosauridae (Reptilia: Plesiosauria) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien									
*Massare (1987). Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles									
*Massare (1988). Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation									
*Motani (2002). Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited									
*O'Keefe (2001). Ecomorphology of plesiosaur flipper geometry									
*Páramo et.al. (2016). <i>Stenorhynchosaurus munozi</i> , gen. et sp. nov. un pliosaurido nuevo del Barremiano superior (Cretácico Inferior) de Villa de Leyva									
*Páramo et.al. (2018). A new large Pliosaurid from the Barremian (Lower Cretaceous) of Sáchica, Boyacá, Colombia.									
*Walker y Brett (2002). Post-Paleozoic patterns in marine predation: was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory revolution?									
Convenciones: S.I. (Sin Información)									

*Nota.* La información obtenida de los autores que mencionan los aspectos presentados en la anterior tabla puede ser potencialmente aplicables a las posibles características morfofisiológicas de los pliosaurios registrados para Colombia (*Kronosaurus boyacensis*, *Stenorhynchosaurus munozi*, *Acostasaurus pavachoquensis* y *Sachicasaurus vitae*). Es importante mencionar que existe carencia de información acerca de aspectos relacionados con la velocidad y la forma de nado, sin embargo, su forma corporal según los autores son un fuerte indicio de su movilidad y la posible manera de cazar a la presa. (Ver Tabla 6)

Figura 32

Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico. Suborden Plesiosauroidea. Realizado por Casallas, J. y Pinedo, C. (2020)

Ficha de Reconocimiento general de los grupos de reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados									
Grupo:	Orden Plesiosauria				Suborden o Familia (Si aplica):	Plesiosauroidea			
Categorías de Análisis									
Zona de influencia	Costa		Pelágico	x	Mesopelágico		Batipelágico		
Aspectos Morfológicos				Datos de Locomoción					
Morfología Dental		Tamaño corporal (Rango)		Modo de propulsión		Velocidad de nado aproximado (Rango)		Tipo de Locomoción	
Crujido		5 a 10 metros		Anguiliforme	x	1,44 Km/ h		Apendicular	x
Perforador	x			Subcarangiforme					
Cortador		Posición de los ojos (cráneo)		Carangiforme				Axial	
Aplastador		Lateral	x	Tuniforme					
General		Dorsal	x	Ostraciforme	x				
Aspectos Fisiológicos				Datos de hábitos alimenticios					
Regulación de Temperatura corporal		Localización de presa mediante olfato		Contenidos y residuos estomacales conservados		Registro de canibalismo		Tipo de especie	
Ectotérmico		Si		Pre-coprolitos	x	Si		Generalista	
Mesotermo			Coprolitos		x				
Endotérmico marino	x	No		Gastrolitos	x	No	x	Especialista	x
Algunos autores consultados									
*Bernard et.al. (2010). Regulation of Body Temperature by some Mesozoic Marine Reptiles									
*Carpenter et.al. (2010). Plesiosaur Swimming as Interpreted from skeletal analysis and Experimental Results									
*Ferron et.al. (2018). The evolution of gigantism in active marine predators									
*Jérez, J. y Narváez, E. (2001). Callawayasaurus colombiensis (Welles) Carpenter 1999 el plesiosaurio de Villa de Leyva (Boyacá, Colombia) (...)									
*Massare (1987). Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles									
*Massare (1988). Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation									
*Noé et.al. (2017). An integrated approach to understanding the role of the long neck in plesiosaurs									
*Motani (2002). Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited									
*O'Keefe (2001). Ecomorphology of plesiosaur flipper geometry									
*Walker y Brett (2002). Post-Paleozoic patterns in marine predation: was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory revolution?									
*Pernille et.al. (2019). Functional morphology and hydrodynamics of plesiosaur necks: does size matter?									
Convenciones: S.I. (Sin Información)									

*Nota.* La información obtenida de los autores que mencionan los aspectos presentados en la anterior tabla puede ser potencialmente aplicables a las posibles características morfofisiológicas de los plesiosauroideos registrados para Colombia (*Callawayasaurus colombiensis* y *Leivanectes bernardoi*). Este suborden es quizá uno de los más estudiados en Colombia en cuanto a su hábito de alimentación, sin embargo, es importante investigar más a fondo acerca del nado y velocidad de natación de los plesiosaurios, puesto que este es de importancia para estimar de mejor manera el posible método de depredación que tuvieron estos reptiles. (Véase Tabla 6)

Figura 33

Ficha de reconocimiento general de los reptiles marinos del Cretácico. Orden Testudines.  
Realizado por Casallas, J. y Pinedo, C. (2020)

Ficha de Reconocimiento general de los grupos de reptiles marinos del Cretácico con base en los autores consultados									
Grupo:	Orden Testudines				Suborden o Familia (Si aplica):	Familia Sandownidae Familia Protostegidae			
Categorías de Análisis									
Zona de influencia	Costa		x	Pelágico		x	Mesopelágico		Batipelágico
Aspectos Morfológicos					Datos de Locomoción				
Morfología Dental		Tamaño corporal (Rango)		Modo de propulsión		Velocidad de nado aproximado (Rango)		Tipo de Locomoción	
Crujido		1 a 2 m		Anguiliforme		27 a 37 Km / h		Apendicular	x
Perforador				Subcarangiforme					
Cortador		Posición de los ojos (cráneo)		Carangiforme				Axial	
Aplastador		Lateral	x	Tuniforme					
General		Dorsal		Ostraciforme					
Aspectos Fisiológicos					Datos de hábitos alimenticios				
Regulación de Temperatura corporal		Localización de presa mediante olfato		Contenidos y residuos estomacales conservados		Registro de canibalismo		Tipo de especie	
Ectotérmico	x	Si	x	Pre-coprolitos	x	Si		Generalista	x
Mesotermo	x			Coprolitos	x				
Endotérmico marino		No		Gastrolitos		No	x	Especialista	x
Algunos autores consultados									
* Anquetin <i>et.al.</i> (2017). A Jurassic stem pleurodire sheds light on the functional origin of neck retraction in turtles									
* Bardet <i>et.al.</i> (2013). A Giant Chelonioid Turtle from the Late Cretaceous of Morocco with a Suction Feeding Apparatus Unique among Tetrapods									
* Cadena, E. (2011). First record of Eucryptodiran turtles from the Early Cretaceous (Valanginian), at the Northernmost part of South America									
* Cadena, E. (2014). The fossil record of Turtles in Colombia; a review of the discoveries, research and future challenges									
* Cadena, E. (2015). The first South American sandownid turtle from the Lower Cretaceous of Colombia									
* Cadena, E. y Parham, J. (2015). Oldest known marine turtle? A new protostegid from the Lower Cretaceous of Colombia									
* Kear, B.P. (2006). First gut contents in a Cretaceous sea turtle									
* Motani (2002). Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited									
* Parham & Pyenson (2010). New sea turtle from the Miocene of Perú and the Iterative Evolution of Feeding Ecomorphologies since the Cretaceous									
* Walker y Brett (2002). Post-Paleozoic patterns in marine predation: was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory revolution?									
Convenciones: S.I. (Sin Información)									

*Nota.* La información obtenida de los autores que mencionan los aspectos presentados en la anterior tabla puede ser potencialmente aplicables a las posibles características morfofisiológicas de las tortugas cretácicas registradas para Colombia (*Desmatochelys padillai* – Familia Protostegidae y *Leyvachelys cipadi* – Familia sandownidae). Es recomendable hacer lectura de literatura científica que aborde información de otras denominaciones taxonómicas de tortugas de la misma familia, puesto que en cada país se le da un nombre científico diferente. Esta información adicional puede ser relevante para relacionar los comportamientos depredadores de una familia. Por otra parte, la información faltante en la ficha anterior obedece a la dificultad de conservación de posibles estructuras morfológicas y la imposibilidad de inferir comportamientos etológicos en fauna extinta (Véase Tabla 7)

## 8.6 DESCRIPCIÓN DE LAS POSIBLES ESTRATEGIAS DE DEPREDACIÓN DE LOS REPTILES MARINOS DEL CRETÁCICO COLOMBIANO

A continuación, por medio de las siguientes figuras se presentan las posibles estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico (incluidas las especies registradas para Colombia) teniendo como base teórica a los autores que en sus estudios mencionaron aspectos paleobiológicos relacionados con la depredación y los hábitos alimenticios. Cabe aclarar que el sustento teórico se encuentra basado en aspectos morfofisiológicos y puede ser aplicable para los reptiles marinos registrados para Colombia.

**Tabla 4**

*Posibles estrategias de depredación presentadas en Ictiosaurios.* Realizado por Pinedo A. y Casallas, J. (2020)

Estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico	
<b>Orden</b>	<b>Ichthyosauria</b>
<b>Especies registradas para Colombia</b>	<i>Platypterygius sachicarum</i> y <i>Muiscasaurus catheti</i>
<b>Massare (1988)</b>	<b>Velocidad de natación:</b> los Ictiosaurios probablemente fueron los nadadores sostenidos más rápidos que los plesiosaurios Ictiosaurios generalmente cayeron en el rango de la óptima eficiencia de natación, es decir, ellos tienen proporción de finura que minimizan la resistencia. Esto sugiere que ellos fueron capaces de sostener velocidades de natación relativamente rápidas durante largos periodos de tiempo comparados con otros taxos de reptiles. Esta capacidad sería consistente con el modo de ataque por persecución y la búsqueda activa de presas.

<p style="text-align: center;"><b>Motani (2002)</b></p>	<p><b>Locomoción:</b> Motani (2002) la natación espinal para los ictiosaurios parvipelvianos (pelvis pequeña) (McGowan, 1983, 1991, 1992 citado por Motani 2002). Un Ictiosaurio Thunniforme, probablemente era capaz de navegar a una velocidad al menos comparable a las reportadas para algunos peces Teleósteos thunniformes existentes con dietas similares (1 mt/seg.) Modo de natación axial para los ictiosaurios El metabolismo: medio de los reptiles probablemente no es muy factible para muchos reptiles marinos mesozoicos, cuyos grandes tamaños corporales probablemente les permitieron mantener la temperatura corporal al menos hasta cierto grado. Además, los reptiles acuáticos obligados no son capaces de tomar el sol en tierra por definición, y la alta conductividad térmica del agua (Hind y Gurney, 1997) <b>Estrategias de depredación:</b> Sugirieron que los ictiosaurios perseguían a los depredadores</p>
<p style="text-align: center;"><b>Walker y Brett (2002)</b></p>	<p><b>Velocidad del nado:</b> los Ictiosaurios estaban hidrodinámicamente avanzados y eran animales que nadaban muy rápido (Lingham - Soliar, 2001)</p>
<p style="text-align: center;"><b>Bernard <i>et.al.</i>, (2010)</b></p>	<p><b>Metabolismo:</b> Sugirió que los ictiosaurios eran reptiles endotérmicos</p>

## ANÁLISIS Y CONCLUSIÓN

A partir de los autores consultados y las categorías de análisis propuestas para determinar las estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico y en especial del orden Ichthyosauria (Massare 1987, 1988) infiere a través de la morfología dental y las capacidades del nado, que los ictiosaurios utilizaban la estrategia de Persecución, puesto que las presas de las que alimentaban generalmente requerían y demandaban una velocidad de nado considerable, además de que la finura del cuerpo minimizaba la resistencia al agua durante la velocidad del nado. Así mismo, Motani, 2002 y Walker & Brett 2002 respaldan la estimación de la velocidad de natación gracias a la anatomía comparada con organismos actuales, en donde concluye que las velocidades de estos reptiles eran más o menos comparable con algunos peces teleósteos como los atunes modernos, además se sabe que tenían dietas muy similares. En consecuencia, Motani (2002) y Bernard *et.al.* (2010) proponen que los ictiosaurios eran organismos endotérmicos convirtiéndose en sí en un factor crucial para el análisis de la actividad y estrategia de depredación, ya que al mantener una temperatura constante e independiente de su entorno le permite navegar a una velocidad media de crucero como el marlín azul del Pacífico. Por consiguiente, concordamos que los ictiosaurios utilizaban como estrategias principales la persecución, No obstante, planteamos que pudo tener una segunda estrategia de caza como: el acecho, ya que al igual que sus parientes actuales utilizaron tanto su olfato como vista para localizar a su presa. Un estudio realizado por Marek, R.D., Moon, B.C., Williams, M. and Benton, M.J. (2015) revela que la anatomía del cráneo de los ictiosaurios no solo presentaba lóbulos ópticos particularmente grandes, sino que también el cerebelo controlaba las funciones motoras y olfativa, respaldando en este sentido que el olfato fue crucial para encontrar a sus presas. Ahora bien, considerando el concepto propuesto por nosotros, acechar consiste en seguir la señarles como: olores y sonidos emitidos por los organismos para acortar la distancia entre el depredador y la presa. Por lo anterior, es posible que los ictiosaurios utilizaran ambas estrategias o solo una, esto depende de múltiples factores como el entorno o el tipo de presa que fueran a consumir.

**Tabla 5**

*Posibles estrategias de depredación presentadas en Mosasaurios.* Realizado por Pinedo A. y Casallas, J. (2020)

Estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico	
<b>Orden</b>	<b>Squamata</b>
<b>Familia</b>	<b>Mosasauridae</b>
<b>Especies registradas para Colombia</b>	<i>Yaguarasaurus colombianus</i> y <i>Eonatator coellensis</i>
<b>Massare (1988)</b>	<b>Tipo de locomoción:</b> Braun y Reif en 1985 sugirieron en un modo de propulsión axial subondulatorio, asumiendo que la parte anterior del cuerpo se mantuvo rígida durante el nado, pero Carroll en 1985 sugirió un modo axial ondulatorio para los mosasaurios y cocodrilos marinos
<b>Motani (2002)</b>	<b>Locomoción:</b> La natación axial ineficiente para los mosasaurios
<b>Walker y Brett (2002)</b>	<p><b>Organismos especialistas:</b> Los masivos mosasaurios trituradores de conchas (por ejemplo, Globidens) no evolucionaron hasta el Cretácico Superior. Este importante tipo de alimentación funcional especializada había estado esencialmente ausente en la mayor parte del Mesozoico.</p> <p><b>Estrategias de depredación:</b> Los reptiles marinos de finales del Cretácico estaban dominados por los depredadores por emboscada, como los Mosasaurios, además presentan con hocicos alargados y cuerpos fusiformes alargados, incluyen los mayores reptiles marinos que se conocen. Morfología y anatomía: La microestructura y la densidad óseas se utilizan para inferir la distribución ecológica de los mosasaurios en la columna de agua (Sheldon, 1997). La reducción de la densidad ósea de los mosasaurios comunes (Clidastes y Tylosaurus)</p> <p><b>Zona de influencia:</b> indica que vivían a gran profundidad (Sheldon, 1997). Así, incluso los ammonoides del Cretácico Superior de aguas profundas que se pensaba que usaban la profundidad como refugio contra la depredación (Westermann, 1996) pudieron no haber sido inmunes a sus ataques, que pueden haber fragmentado totalmente sus caparazones.</p> <p>Velocidad del nado: Algunos mosasaurios tenían paquiostosis (engrosamiento de los huesos), lo que requería que aumentaran el volumen de los pulmones para permanecer neutralmente bamboleantes; a su vez, el aumento del volumen de los pulmones significa una caja torácica más grande y, por lo tanto, más arrastre-resistencia sobre el animal, lo que lo convierte en un nadador lento (Sheldon, 1997)</p>

Harrell *et.al.*, (2016)

**Metabolismo:** Sugiere que los mosasaurios eran endotérmicos

**Tipo de organismo:** éxito evolutivo ha sido previamente atribuido a la explotación oportunista de ecológicos nichos abandonados por la extinción de los ictiosaurios a mediados del Cretácico (Sharma 2005; Everhart, 2007)

## ANÁLISIS Y CONCLUSIÓN

A partir de las categorías de análisis y las diferentes investigaciones realizadas por Massare (1988) deducen que los mosasaurios tenían un nado mucho más lento que los ictiosaurios y plesiosaurios lo que probablemente presentaban unas estrategias de depredación de emboscada. Por otro lado, la proporción de finura no se ajustaba a lo de los nadadores rápidos, ya que al ser mucho más anchos significaba una mayor resistencia contra el agua. Consecutivamente Walker y Brett (2002) indican que este grupo presentaban engrosamiento de los huesos (paquiostosis) a su vez esto demanda un mayor tamaño pulmonar, lo que significa una caja torácica más grande y, por lo tanto, más arrastre - resistencia sobre el animal, convirtiéndolo en un nadador lento. Así mismo, su tamaño corporal era un indicador clave para comprender la fisiología y la tasa metabólica de este grupo. Bernard *et.al.*, (2010), sugiere que los mosasaurios eran mesotermos, es decir su temperatura corporal pudo haber sido influenciada parcialmente por la temperatura del agua, mientras que Harrell *et.al.*, (2016) contradice esta afirmación, infiriendo que eran reptiles completamente endotérmicos, En este sentido, si se analiza la tasa metabólica y el tamaño corporal alcanzado por los mosasaurios, influye en la velocidad del nado; dado que la tasa metabólica específica de la masa disminuye cuando aumenta la masa corporal, por lo que la hipótesis de que la depredación activa es inaccesible una vez que se alcanza una masa corporal determinada; y por lo tanto se dan estilos de vida menos activos (Ferrón *et. al.*, 2018) Por lo anterior, concordamos que el grupo de los mosasaurios utilizaban como estrategia de caza la emboscada.

**Tabla 6**

*Posibles estrategias de depredación presentadas en el Orden Plesiosauria. Realizado por Pinedo A. y Casallas, J. (2020)*

Estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico	
<b>Orden</b>	<b>Plesiosauria (subórdenes: Plesiosauroidea y Pliosauroida)</b>
<b>Especies registradas para Colombia</b>	<i>Callawayasaurus colombiensis</i> y <i>Leivanectes bernardoii</i> (Plesiosauroidea) -- <i>Sachicarum vitae</i> , <i>Kronosaurus boyacensis</i> , <i>Acostasaurus pavachoquensis</i> y <i>Stenorhynchosaurus munozi</i> (Pliosauroida)
<b>Massare (1988)</b>	<b>Velocidad del nado:</b> Plesiosauriomorfo se centraron en el efecto de la longitud del cuello en la velocidad de natación (Massare, 1988). los pliosauriomorfos tenían una forma corporal más hidrodinámica debido a la corta longitud del cuello, generalmente cayeron en el rango de la óptima eficiencia de natación, es decir, ellos tienen proporción de finura que minimizan la resistencia. Esto sugiere que ellos fueron capaces de sostener velocidades de natación relativamente rápidas durante largos periodos de tiempo comparados con otros taxos de reptiles. Esta capacidad sería consistente con el modo de ataque por persecución y la búsqueda activa de presas. Por lo tanto, se pensaba que los pliosauriomorfos eran capaces de alcanzar velocidades máximas más altas que los plesiosauriomórficos, y se infería que eran depredadores de persecución en aguas abiertas, mientras que los plesiosauriomórficos podían ser depredadores de emboscada (Taylor, 1981; Massare, 1988) los plesiosaurios probablemente fueron nadadores sostenidos más rápidos que los cocodrilos y mosasaurios.
<b>O'Keefe (2001)</b>	Los taxones de cuello corto se especializaban en la maniobrabilidad y la persecución, mientras que los de cuello largo se especializaban en general en la eficiencia y el crucero  <b>Modo de locomoción:</b> Los plesiosaurios poseen locomoción apendicular  <b>Estrategias de depredación:</b> Se infiere que los plesiosauromorfos eran especialistas en cruceros más que depredadores por emboscada
<b>Motani (2002)</b>	<b>Locomoción:</b> El vuelo subacuático para los plesiosaurios <b>Metabolismo:</b> alta actividad metabólica

<p><b>Walker y Brett (2002)</b></p>	<p><b>Morfología:</b> Las formas de cuello corto como depredadores de persecución de natación rápida (pliosaurios), y las formas de cuello largo como depredadores de emboscada acechantes (plesiosauroides y elasmosáuridos)</p>
<p><b>Carpenter, et.al., (2010)</b></p>	<p><b>Locomoción:</b> La natación de los plesiosaurios demuestran que la natación subacuática más eficiente era la de los movimientos sincrónicos y semisincrónicos de las aletas delanteras y traseras. Basándose en las clavículas e interclavículas bien desarrolladas, Watson concluyó que los plesiosaurios de cuello largo también habían desarrollado una musculatura anterior a la glenoide, lo que les permitía remar hacia atrás para cambiar de dirección rápidamente para agarrar las presas.</p> <p><b>Estrategia de depredación:</b> Los plesiosaurios de cuello corto se especializaban en la maniobrabilidad y la persecución, mientras que los de cuello largo se especializaban en la navegación a velocidades bajas e intermedias no especificadas.</p>
<p><b>Bernard et al., (2010)</b></p>	<p><b>Metabolismo:</b> El caso de los plesiosaurios y pliosaurios se infieren que eran endotérmicos.</p>
<p><b>Noé, L.F., Taylor, M.A., y Gómez-Pérez, M. (2017)</b></p>	<p><b>Estrategia de depredación:</b> Con frecuencia se ha considerado que los plesiosaurios eran depredadores de emboscada de movimiento lento; esperando, o nadando lento</p> <p><b>Anatomía y morfología:</b> El tamaño del cráneo y la forma de los dientes de los plesiosaurios indica una especialización para alimentarse de una variedad de presa, predominantemente de forma no selectiva.</p>
<p><b>Pernille, et.al., (2019)</b></p>	<p><b>Morfología y nado:</b> Los plesiosaurios nadan con cuellos rectos casos en los que los animales tendrían que acercarse rápidamente a la presa una corta distancia. Aquí, los animales se beneficiarían de reducir los costos de energía al mínimo para mantener la velocidad constante y por lo tanto tener cuellos casi rectos al nadar.</p> <p><b>Estrategias de depredación:</b> Un cuello grueso plesiosaurio tendría una ventaja hidrodinámica en comparación con un plesiosaurio de cuello más fino; sin embargo, estos efectos son sólo se ve a velocidades que pueden ser más rápidas de lo normal (o incluso posible) para la mayoría de las especies de plesiosaurios. Cuellos más anchos reducir el área de la superficie normal o casi normal a la dirección del flujo y así reducir la presión de arrastre. Esto sugiere que cualquier plesiosaurio usó de una estrategia de persecución</p>
<p><b>ANÁLISIS Y CONCLUSIÓN</b></p>	

Massare, 1987, 1988, O'Keefe, 2001, Walker y Brett 2002 Carpenter, *et.al.*, 2010 Los Pliosauridos tenían proporciones de finura dentro del rango óptimo, sugiriendo que, para una longitud dada y un presupuesto energético, ellos fueron más rápidos que las formas de cuello largo ya que el cuello pudo haber incrementado la resistencia, aunque no pudo haber influido en la velocidad. Los Plesiosaurios de cuello muy largo podrían haber sido depredadores de emboscada y en general la presa pudo haber sido atrapada antes de que el cuerpo fuera detectado por el cuello largo y delgado. Por otro lado, los de cuello corto fueron depredadores de persecución así mismo, (Noé, L.F., Taylor, M.A., y Gómez-Pérez, M. 2017) confirman y respaldan los hallazgos anteriores. (Motani 2002), (Bernard *et.al.*, 2010) señalaron que fueron organismos endotérmicos, al igual que los ictiosaurios y posiblemente a los mosasaurios les permitió en este sentido navegar en aguas frías y no afectar su temperatura corporal, por lo anterior se infiere que repercute en el rápido crecimiento de los reptiles. El trabajo realizado por Pernille, *et.al.*, (2019) revela que los plesiosaurios con cuellos rectos tendrían que acercarse rápidamente a la presa una corta distancia. Esta definición concuerda con el tipo de estrategia de acecho propuesta por nosotros, sin embargo, el autor lo define como una estrategia de persecución. Por consiguiente, inferimos que los pliosaurios utilizaban como estrategia de caza principal el acecho ya que su velocidad de nado no era tan alta en comparación a la de los ictiosaurios, permitiendo así un mayor ahorro energético. Estudios realizados en el 2006, por la Universidad de Oslo Noruega menciona que el desarrollo lineal cerebro (como el que presentan los reptiles actuales) les proporcionaba una gran capacidad y desarrollo del sentido del olfato, lo que le permitía detectar presas a grandes distancias, respaldando en este sentido este tipo de estrategia. Así mismo, concordamos con los autores que los pliosaurios también utilizaron la estrategias de persecución, por lo que es posible que haya empleado ambas estrategias en la caza o solo alguna de ella. Por otro lado, los plesiosaurios se catalogan por lo autores como reptiles que utilizaban la emboscada gracias a la posición de los ojos en la parte dorsal y frontal del cráneo y las características morfofisiológicas descritas anteriormente.

**Tabla 7**

*Posibles estrategias de depredación presentadas en reptiles del Orden Testudines.* Realizado por Pinedo A. y Casallas, J. (2021)

Estrategias de depredación de los reptiles marinos del Cretácico	
Orden	Testudines
Especies registradas para Colombia	<i>Desmatochelys padillai</i> y <i>Leyvachelys cipadi</i>
Motani (2002)	<b>Fisiología:</b> la consideración de la "fisiología intermedia" que se encuentra en las tortugas laúd y los atunes.
Walker & Brett (2002)	<b>Origen:</b> Las primeras tortugas marinas son los Plesiochelyidae, posibles depredadores que vivían en aguas costeras poco profundas. <b>Anatomía:</b> El cráneo de las tortugas Protostegidae de finales del Cretácico es similar al de la tortuga comedora de moluscos de agua dulce moderna ( <i>Malayemys</i> ). Basándose en esta similitud, pudo haberse alimentado de ammonites pelágicos (Hirayama, 1997). Los Protostegidae eran las tortugas marinas más grandes que se conocen, caracterizadas por sus enormes cabezas, como la del extinto <i>Archelon</i>
Kear (2006)	<b>Tipos de especies:</b> Al igual que las tortugas marinas modernas, los protostégidos probablemente exhibieron una gama mucho más amplia de hábitos de alimentación. <b>Zona de influencia:</b> Se sugiere que los protostégidos eran principalmente cazadores pelágicos, en particular de ammonites, una especialización que pudo haber

	llevado a su extinción final durante el colapso de la fauna marina durante el límite Cretácico-Terciario
<b>Parham &amp; Pyenson (2010)</b>	<b>Evolución:</b> Un análisis filogenético de <i>Pacificchelys</i> y otros linajes de tortugas marinas pan-quelonioides muestra que al menos siete linajes independientemente alimentación evolucionada especializada para esquila o trituración
<b>Cadena, (2015)</b>	<b>Alimentación:</b> Probablemente los sandownidos tenían articulaciones musculatorias similares. entre el cráneo y la mandíbula como los de algunos quelonidos existentes, que se alimentan de relativamente presas lentas en movimiento, pero a veces blindadas (Jones <i>et.al.</i> , 2012) <b>Zona de influencia:</b> Las extremidades de <i>L. cipadi</i> son más similares a las de las tortugas de agua dulce o costero-litorales que a las de alta mar tortugas adaptadas.
<b>Antequin, <i>et.al.</i>, (2017)</b>	<b>Morfología y función:</b> retracción vertical parcial del cuello en este taxón ha permitido una proyección rápida hacia adelante de la cabeza durante la captura de presas bajo el agua y ofrece una explicación probable del origen funcional de la retracción del cuello en los criptodires modernos

## ANÁLISIS Y CONCLUSIÓN

De acuerdo con los autores consultados y a las categorías de análisis Walker & Brett, 2002 y Kear, 2006 resaltan que los Protostegidae fueron similares en el cráneo a la tortuga comedora de moluscos (*Malayemys*) de agua dulce, infiriendo en este sentido que se alimentaban de ammonites pelágicos. Los Protostegidae eran las tortugas marinas más grandes que se conocen, caracterizadas por sus enormes cabezas, como la del extinto Archelon Campaniense. Por otro lado, estudios realizados por (Cadena, 2015) infiere que probablemente los sandownidos tenían articulaciones musculares similares al de los quelonios existentes, que se alimentan de presas lentas o blindadas. En este sentido, deducimos que el tipo de estrategia utilizada por estos reptiles era el acecho, ya que los tipos de presas consumidas y sus caracteres morfológicos se ajusta con a la estrategia de depredación propuesta. Así mismo, el agudo sentido del olfato que presentan las tortugas les permite localizar a sus presas y huir de sus depredadores gracias al órgano vomeronasal que percibe un sin fin de moléculas tanto en tierra como en el agua, lo que hace suponer que las tortugas del Cretácico tenían al igual que sus parientes actuales un agudo sentido del olfato. En consecuencia, si analizamos el concepto de acecho propuesto por nosotros los depredadores que utilizaban este tipo de estrategia emplearon un tiempo considerable en la búsqueda de sus presas, especialmente si estaban en una zona pelágica por lo cual, identificar olores y los sonidos por la presa son claves para su localización.

## 9. CONSIDERACIONES Y CONCLUSIONES

Se realiza una actualización del conocimiento de los reptiles marinos del Cretácico colombiano, la revisión bibliográfica que se presenta indica que los restos de los reptiles marinos son abundantes para Colombia y que su estudio es aún limitado, puesto que se evidencia en la revisión una mayor riqueza en cuanto a la descripción morfológica de las especies, dejando de lado estudio o investigaciones frente a estrategias de depredación, fisiología, paleoecología entre otros.

Gracias a la revisión bibliográfica que se recopiló se propone diseñar en un futuro una base de datos para nuevas investigaciones, con el fin de tener al alcance el material bibliográfico nacional como internacional sobre los reptiles marinos del Cretácico.

Consideramos que los apartados correspondientes al primer objetivo específico en los resultados pueden constituirse como fichas didácticas para el conocimiento de los reptiles marinos del Cretácico colombiano, dirigido a un público que esté interesado en profundizar los conocimientos estos reptiles, como estudiantes de pregrado, posgrado o como manejo de la información en los museos.

Se concluye que la variabilidad de la dieta dentro de los grupos taxonómicos de los reptiles marinos podría afectar el análisis de micro desgaste dental, puesto que existen factores que intervienen en el comportamiento de la búsqueda de alimento, incluso dentro de una especie en particular, por ejemplo, cambios estacionales de los alimentos disponibles, posibles migraciones tanto de las presas como de los depredadores, época de reproducción, ciclo de vida entre otros. Además, la disminución de las presas en épocas de escasez de recursos también contribuir a la variabilidad del microdesgaste de la dentadura o también la abundancia de esta.

Al conocer la dieta se puede llegar a entender la condición paleoecológica de los organismos extintos, además de los diferentes métodos empleados para determinar el tipo de dieta que tenían

estos depredadores, esto se logra en muchas ocasiones con la comparación directa con especies existentes. Por otro lado, cada método analítico proporciona potencialmente una información dietaria, pero individualmente, cada método está cargado de limitaciones. El mejor enfoque para la reconstrucción de la dieta es probablemente el que utiliza múltiples líneas de evidencia (Poynter, 2011). Además, se resalta que la anatomía comparativa es crucial para determinar ciertas características paleoecológicas de los fósiles. por ejemplo: una de las presas generalmente consumidas entre los depredadores eran los cefalópodos, se sabe que si presentaban conchas delgadas estas indicaban que existían condiciones de aguas tranquilas, profundas y poco oxigenadas, mientras que los organismos con una concha gruesa y fuertemente ornamentadas dan indicaciones de ambientes agitados, poco profundos, bien oxigenados.

El carácter incompleto del registro fósil está inherentemente sesgado por factores tales como la disponibilidad de exposiciones de rocas que contienen fósiles, el tipo de fosilización, las concentraciones relativas de fósiles en esas rocas y la intensidad de recolección de estos.

Dentro del marco teórico no se encontraron autores que definan las estrategias de depredación, por lo que planteamos nuestro propio concepto sobre las estrategias de emboscada, acecho y persecución; permitiendo en este sentido ubicar cada grupo dentro de unas estrategias en particular. Sin embargo, esto no significa que los organismos lleven a cabo una sola estrategia, incluso pueden emplear más de una o en ocasiones diferentes especies de un mismo orden pueden presentar distintas estrategias de depredación.

La alimentación de los organismos ofrece pautas ecológicas importantes que ayudan a determinar qué organismos estuvieron involucrados en un ecosistema, esto se sabe por medio de coprolitos o restos presentes en el estómago de un depredador, además de las huellas de mordeduras presentes en las presas.

Este trabajo permitió consolidar diferentes investigaciones que han contribuido a entender la anatomía, morfología y la paleoecología de estos enormes depredadores marinos del Cretácico, a su vez se hace una apropiación de la diversidad del pasado y especialmente del territorio, lo que permite desarrollar una identidad biológica y geológica de Colombia.

## BIBLIOGRAFÍA

- Andrews, C.W. 1913. *A descriptive Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay—Based on the Leeds Collection in the British Museum (Natural History)*, London, Part II. xix + 13 pp. British Museum (Natural History), London. Recuperado de: <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/61785>
- Adam, P.J. y. Berta. (2002). *Evolution of prey capture strategies and diet in the Pinnipedimorpha (Mammalia, Carnivora)*. *Oryctos* 4: 83-107. Recuperado de: [http://www.dinosauria.org/documents/2007/adam\\_berta\\_2002\\_oryctos\\_4.pdf](http://www.dinosauria.org/documents/2007/adam_berta_2002_oryctos_4.pdf)
- Alfonso, I. (1995). *Técnicas de investigación bibliográfica*. Contexto editores. Octava edición. Caracas, Venezuela.
- Anquetin, J., Tong, H. & Claude, J. (2017). *A Jurassic stem pleurodire sheds light on the functional origin of neck retraction in turtles*. *Sci Rep* 7, 42376 . <https://doi.org/10.1038/srep42376>
- Apesteuguía, S y Ares, R. (2010). *Vida en evolución: la historia natural vista desde Sudamérica*. 1ra edición. Buenos Aires, Argentina. Vásquez editores. Tomado de: <http://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/VidaenEvolucion.pdf>
- Bardet, N. Jalil, N.E. de Broin, F. Germain, D. Lambert, O. Amaghazaz, M. (2013). *A Giant Chelonioid Turtle from the Late Cretaceous of Morocco with a Suction Feeding Apparatus Unique among Tetrapods*. *PLoS ONE* 8(7): e63586. Tomado de <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0063586#:~:text=The%20feeding%20apparatus%20of%20Ocepechelon,turtles%20during%20the%20Late%20Cretaceous.>
- Bakker, R.T. (1993). *Plesiosaur extinction cycles-events that mark the beginning, middle and end of the Cretaceous*. En: *Evolution of the Western Interior Basin (Eds. W. Caldwell and C. Kauffman)*. Geological Association of Canada, Special Paper 39, 641-644.
- Bernard, A., Lécuyer, C., & Vincent, P. (2010). *Regulation of Body Temperature by Some Mesozoic Marine Reptiles*. *Science*, 328, 1379–1382. <https://doi-org.ezproxy.pedagogica.edu.co/10.1126/science.1187443>
- Botero-Restrepo, G. (1945). *Localidad fosilífera de vertebrados e invertebrados en Leiva, Departamento de Boyacá*. Informe del Servicio Geológico Nacional, N°. 495, Bogotá, 7 p. Inédito.

- Braun, J., & Reif, B. (1982). *A new terminology of aquatic propulsion in vertebrates*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 164:162-167. Recuperado de: [https://www.schweizerbart.de/papers/njgpa/detail/164/94962/A\\_new\\_terminology\\_of\\_aquatic\\_propulsion\\_in\\_vertebr?l=EN](https://www.schweizerbart.de/papers/njgpa/detail/164/94962/A_new_terminology_of_aquatic_propulsion_in_vertebr?l=EN)
- Braun, J., & Reif, B. (1985). *A survey of aquatic locomotion in fishes and tetrapods*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 269:307-332.
- Brown, D.S. (1981). *The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauroidea*. Bulletin of British Museum of Natural History, Geology 35: 253-347
- Cadena, E.A. (2011). *First record of Eucryptodiran turtles from the Early Cretaceous (Valanginian), at the Northernmost part of South America*. South American Journal of Herpetology, 6(1), 2011, 49-53. Tomado de [https://www.researchgate.net/publication/232681752\\_First\\_Record\\_of\\_Eucryptodiran\\_Turtles\\_from\\_the\\_Early\\_Cretaceous\\_Valanginian\\_at\\_the\\_Northernmost\\_Part\\_of\\_South\\_America/link/55c0c32d08aec0e5f447abc3/download](https://www.researchgate.net/publication/232681752_First_Record_of_Eucryptodiran_Turtles_from_the_Early_Cretaceous_Valanginian_at_the_Northernmost_Part_of_South_America/link/55c0c32d08aec0e5f447abc3/download)
- Cadena, E.A. (2014). *The fossil record of Turtles in Colombia; a review of the discoveries, research and future challenges*. Acta Biológica Colombiana, 2014; 19(3): 333-339. Tomado de <https://revistas.unal.edu.co/index.php/actabiol/article/view/42223>
- Cadena, E.A. Parham, J. (2015) *Oldest known marine turtle? A new protostegid from the Lower Cretaceous of Colombia*. PaleoBios 32. UCMP Paleobios 28615. Recuperado de: <https://revistaconciencia.com/nueva-especie-de-tortuga-marina-en%20colombia/>
- Cadena, Edwin. (2015). *The first South American sandownid turtle from the Lower Cretaceous of Colombia*. PeerJ. 3. 10.7717/peerj.1431. Tomado de: [\(PDF\) The first South American sandownid turtle from the Lower Cretaceous of Colombia \(researchgate.net\)](#)
- Carpenter, K. (1996). *A review of a short-necked plesiosaurs from the Cretaceous of the Western Interior, North America*. Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie, Abh. 201, 259-287
- Carpenter, K. (1997). *Comparative cranial anatomy of two North American Cretaceous plesiosaurs*. En: *Ancient Marine Reptiles (Eds. J. Callaway and E. Nicholls)*. Academic Press, San Diego, 191-216
- Carpenter, Kenneth & Sanders, Frank & Reed, Brian & Reed, Julia & Larson, Peter. (2010). *Plesiosaur Swimming as Interpreted from Skeletal Analysis and Experimental Results*. Transactions of The Kansas Academy of Science. 113. 1-34. 10.1660/062.113.0201.

- Carranza, J. (1994). *Capítulo 11: Coevolución y carreras de armamentos*. En etiología Introducción a la Ciencia del Comportamiento. Recuperado de: [https://www.bfa.fcnym.unlp.edu.ar/catalogo/doc\\_num.php?explnum\\_id=571](https://www.bfa.fcnym.unlp.edu.ar/catalogo/doc_num.php?explnum_id=571)
- Castellanos, A., (2019) *Canibalismo, concepto, tipos y ejemplos*. PARADAIS SPHYNX: CIENCIA, ANIMALES, BIOLOGÍA Y NATURALEZA. Recuperado de: <https://www.paradais-sphynx.com/noticias/canibalismo-concepto-tipos-ejemplos.htm>
- Castaño, Uribe. (2000). *Colombia Universo Submarino*. En: Libros de la Colección Ecológica del Banco de Occidente. ISBN Obra Completa: 958-93304-2-8. ISBN Volumen: 958-96749-1-7. Recuperado de: <https://www.imeditores.com/banocc/universo/creditos.htm>
- Carroll, R. L. 1985. Evolutionary constraints in aquatic diapsid reptiles. *Special Paper in Palaeontology* 33: 145–155. Tomado de: [Carroll: Evolutionary constraints in aquatic diapsid... - Google Académico](#)
- Calder WA. (1984). *Size, function, and life history*. Cambridge (MA): Courier Corporation. Tomado de: [Size, function, and life history. By W.A. Calder III. Cambridge: Harvard University Press. 1984. xii + 431 pp., figures, tables, appendices, index. \\$32.50 \(cloth\) - Temerin - 1985 - American Journal of Physical Anthropology - Wiley Online Library](#)
- Cortés, D y Páramo, M.E. (2018). *Restos apendiculares de un ictiosaurio oftalmosáurido del Barremiano inferior de Villa de Leyva, Colombia*. Boletín de Geología, 40(1), 15-30. DOI: 10.18273/revbol.v40n1-2018001.
- Callison, G. (1967). *Intracranial mobility in Kansas mosasaurs*. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 26, 15 pp. Tomado de: [Callison: Intracranial mobility in Kansas mosasaurs - Google Scholar](#)
- Chin, K., Bloch, J., Sweet, A., Tweet, J., Eberle, J., Cumbaa, S., Witkowski, J. and Harwood, D. 2008. *Life in a temperate polar sea: a unique taphonomic window on the structure of a Late Cretaceous Arctic marine ecosystem*. *Proceedings of the Royal Society B*, **275**, 2675– 2685. Tomado de: [Life in a temperate Polar sea: a unique taphonomic window on the structure of a Late Cretaceous Arctic marine ecosystem | Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences \(royalsocietypublishing.org\)](#)
- Dzul Escamilla, M. (2013). *Unidad 3: Aplicación básica de los métodos científicos “Los enfoques en la investigación científica”*. En: Asignatura de Metodología de la Investigación. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH). México. Recuperado de:

<https://repository.uaeh.edu.mx/bitstream/bitstream/handle/123456789/14905/PRES39.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

- Eckert, S.A. Eckert, K.A. Ponganis, P. and Kooyman, G.L. (1989). *Diving and foraging behaviour of leatherback sea turtles Dermochelys coriacea*. Can. J. Zool. 67 p. 2834-2840
- Everhart, M. (2004). *Plesiosaurs as the food of mosasaurs; new data on the stomach contents of a Tylosaurus proriger (Squamata; Mosasauridae) from the Niobrara Formation of western Kansas*. The Mosasaur. 7. 41-46. Tomado de: [https://www.researchgate.net/publication/284484258\\_Plesiosaurs\\_as\\_the\\_food\\_of\\_mosasaurs\\_new\\_data\\_on\\_the\\_stomach\\_contents\\_of\\_a\\_Tylosaurus\\_proriger\\_Squamata\\_Mosasauridae\\_from\\_the\\_Niobrara\\_Formation\\_of\\_western\\_Kansas](https://www.researchgate.net/publication/284484258_Plesiosaurs_as_the_food_of_mosasaurs_new_data_on_the_stomach_contents_of_a_Tylosaurus_proriger_Squamata_Mosasauridae_from_the_Niobrara_Formation_of_western_Kansas)
- Everhart, M. J. 2007. *Sea monsters: prehistoric creatures of the deep*. National Geographic, Washington, DC, 191 pp. Tomado de: [Everhart: Sea monsters: prehistoric creatures of the deep - Google Scholar](#)
- Ferreras, P. (2015). *Relaciones ecológicas de los depredadores. Efectos del control de sus poblaciones*. IV Congreso Andaluz de Caza. Instituto de Investigación en Recursos Cinérgicos y Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Recuperado de <https://digital.csic.es/bitstream/10261/145759/1/ecologiadepredador.pdf>
- Ferrón, H. G., Martínez-Pérez, C., & Botella, H. (2018). *The evolution of gigantism in active marine predators*. Historical Biology, 30(5), 712–716. Tomado de: <https://doi-org.ezproxy.pedagogica.edu.co/10.1080/08912963.2017.1319829>
- Fernández, M. (2013). *El espíritu del dios del mar: Caypullisaurus bonapartei, el ictiosaurio de Neuquén*. Paleontología de Vertebrados. Universidad Nacional de La Plata. Argentina. Recuperado de: [http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/47122/Documento\\_completo.pdf?sequence=1&isAllowed=y](http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/47122/Documento_completo.pdf?sequence=1&isAllowed=y)
- Fleagle, J.G. (1999). *Primate Adaption and Evolution* (second ed.). Academic Press, New York, New York, 596 pp. Tomado de: [Primate Adaptation and Evolution - 2nd Edition \(elsevier.com\)](#)
- Fröbisch, N. B., Fröbisch, J., Sander, P. M., Schmitz, L., & Rieppel, O. (2013). *Macropredatory ichthyosaur from the Middle Triassic and the origin of modern trophic networks*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110(4), 1393–1397. <https://doi-org.ezproxy.pedagogica.edu.co/10.1073/pnas.1216750110>

- Gasparini, Z. Martin, J.E. y Fernández, M. (2003<sup>a</sup>). *The elasmosaur plesiosaur Aristonectes cabrera from the Latest Cretaceous of South America and Antarctica*. Journal of Vertebrate Paleontology 23: 104-115.
- Gasparini & Fernández (1997). *Ictiosaurios y plesiosaurios de América del Sur: la parte desconocida de la historia*. [Artículo] Fundación Museo La Plata. Tomado de: <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/48634>
- Gasparini, Z & Salgado, L. (2000). *Elasmosáuridos (Plesiosauria) del Cretácico Tardío del norte de Patagonia*. [Late Cretaceous elasmosaurids (Plesiosauria) from northern Patagonia]. Revista Española de Paleontología 15(1), 13-21. ISSN 0213-6937. Tomado de <http://www.sepaleontologia.es/revista/antecedentes/REP%20%282000%29%20vol.%2015/1/01.%20Gasparini%20&%20Salgado.pdf>
- García, P., Montellano, M., Quiroz, S., Sour, F., Ceballo, S., y Chávez, L. (2002) Paleobiología. La naturaleza del registro fósil: una perspectiva biológica Lecturas seleccionadas 1a. edición, 1999 2a. edición, 2002 Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM Diseño de portada: Laura Uribe ISBN: 970-32-0164-4 Impreso y hecho en México. Tomado de: <http://www.libros.unam.mx/digital/v5/36.pdf>
- Guerrero, F. (2016). Locomoción en los peces. *Locomoción Ostraciforme*. Revista digital animales, mascotas, naturaleza, formación, salud y turismo. ISSN 2529-895X. Recuperado de: <https://peces.paradais-sphynx.com/actualidad/locomocion-los-peces.htm>
- Gómez, M. y Noé, L. (2017). *Anatomía craneal de un nuevo pliosaurido Acostasaurus pavachoquensis del Cretácico Inferior de Colombia, Sudamérica*. Palaeontographica, Abt. A: Palaeozoology – Stratigraphy Article Vol. 310, Issues 1–2: 005–042 Stuttgart, December 2017 Recuperado de: [https://www.schweizerbart.de/papers/pala/detail/310/88332/Cranial\\_anatomy\\_of\\_a\\_new\\_pliosaurid\\_Acostasaurus\\_pavachoquensis\\_from\\_the\\_Lower\\_Cretaceous\\_of\\_Colombia\\_South\\_America](https://www.schweizerbart.de/papers/pala/detail/310/88332/Cranial_anatomy_of_a_new_pliosaurid_Acostasaurus_pavachoquensis_from_the_Lower_Cretaceous_of_Colombia_South_America)
- González, P. (2017). *Los mosasaurios (Reptilia; Squamata) de la Formación López de Bertodano (Maastrichtiano tardío, Cretácico tardío) de la Isla Marambio, Cuenca James Roos (Antártida)*. [Tesis de Grado]. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires (Argentina). Recuperado de [https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/seminario/seminario\\_nPAL000040\\_GonzalezRuiz.pdf](https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/seminario/seminario_nPAL000040_GonzalezRuiz.pdf)
- Godfrey, S. J. (1984). *Plesiosaur subaqueous locomotion*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 1984:661–672. p. 661 - 672 Tomado de: [Plesiosaur](#)

[subaqueous locomotion - a reappraisal - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Monatshefte Jg. 1984 Heft 11 — Schweizerbart science publishers](#)

Grimaldo, M. (2009). Investigación cualitativa. En *Manual de Investigación en Psicología*. Universidad Peruana de Ciencias Aplicadas. Recuperado de: [https://www.researchgate.net/publication/266260101\\_INVESTIGACION\\_CUALITATIVA](https://www.researchgate.net/publication/266260101_INVESTIGACION_CUALITATIVA)

Guirao, J. Olmedo, A. y Ferrer, E. (2008). *El artículo de revisión*. Revista Iberoamericana de Enfermería Comunitaria. Recuperado de: [https://www.uv.es/joguigo/valencia/Recerca\\_files/el\\_articulo\\_de\\_revision.pdf](https://www.uv.es/joguigo/valencia/Recerca_files/el_articulo_de_revision.pdf)

Harrell, L. Pérez, A. Huertas. Suárez, C. (2016). *¿Endothermic Mosasaurs? Possible thermoregulation of late cretaceous mosasaurs (Reptilia, squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil bioapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds*. The Palaeontological Association Vol. 59, Part 3, 2016, pp. 351–363. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/pala.12240>

Hammond KA, y Diamond J. (1997). *Maximal sustained energy budgets in humans and animals*. Nature. 386:457–462. Tomado de: [Maximal sustained energy budgets in humans and animals | Nature](#)

Hampe, O. (1992). *Ein grosswüchsiger Pliosauridae (Reptilia: Plesiosauria) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg. Recuperado de <https://www.schweizerbart.de/publications/detail/isbn/9783510610112/Ein-growchsiger-Pliosauride-Reptilia-Plesiosauria-aus-der-Unterkreide-oberes-Aptium-von-Kolumbien?!=FR>

Hernández, R. (2010). *Metodología de la Investigación*. Cuarta edición. McGraw Hill interamericana editores si de cf., México D. F.

Hirayama, R. (1997). *Distribution and diversity of Cretaceous cehloniods*, p. 225–241. In J. Callaway and E. L. Nicholls (eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego.

Hind, A. T., and W. S. C. Gurney. 1997. The metabolic cost of swimming in marine homeotherms. *Journal of Experimental Biology* 200:531–542. Tomado de: [download \(psu.edu\)](#)

Iturralde Vinent, M. y Gasparini, Z. (2013). *Animales del Caribe primitivo y sus costas*. Instituto Cubano del Libro. Editorial Oriente. Recuperado de [http://www.redciencia.cu/geobiblio/paper/2013\\_Iturralde\\_Gasparini\\_Animales%20del%20Caribe%20Primitivo.pdf](http://www.redciencia.cu/geobiblio/paper/2013_Iturralde_Gasparini_Animales%20del%20Caribe%20Primitivo.pdf)

- Jérez, J. y Narváez, E. (2001). *Callawayasaurus colombiensis* (Welles) Carpenter 1999 *EL PLESIOSAURIO DE VILLA DE LEYVA (BOYACÁ, COLOMBIA). ¿UN NUEVO ESPÉCIMEN?* Boletín de Geología. Universidad Industrial de Santander. Tomado de: <https://revistas.uis.edu.co/index.php/revistaboletindegologia/article/view/3973>
- Jackson, S.T., Blois, J.L. 2015. *Community ecology in a changing environment: Perspectives from the Quaternary*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 4915-4921. Tomado de: Community ecology in a changing environment: Perspectives from the Quaternary | PNAS
- Kauffman, E. & Sawdo, J. (2013). *Mosasaur predation on a nautiloid from the Maastrichtian Pierre Shale, Central Colorado, Western Interior Basin, United States*. *Lethaia*. 46. DOI: 10.1111/j.1502-3931.2012.00332.x.
- Kear B. P. (2006). *First gut contents in a Cretaceous sea turtle*. *Biology letters*, 2(1), 113–115. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0374>
- Krzysztof, O. Daniel, M. (2020). *Predatory behaviour in mosasaurid squamates inferred from tooth microstructure and mineralogy*. *Cretaceous Research*. Volume 111, July 2020, 104430 Tomado de: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0195667119303106?via%3Dihub>
- Lee, M.S.Y. (1997). *The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes*. En *Philosophical Transactions B. The Royal Society Publishing*. Tomado de [https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1691912/pdf/GE6BG2WAXLJ4WPVD\\_352\\_53.pdf](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1691912/pdf/GE6BG2WAXLJ4WPVD_352_53.pdf)
- Linares, A. (2015) *Paleontología y evolución de la UCM. "Come y calla". Estrategias de alimentación en los reptiles marinos*. "Blog post". Tomado de: <http://paleontologia-y-evolucion-ucm.blogspot.com/2015/06/come-y-calla-estrategias-de.html>
- Lindgren, J. (2005). *The first record of Hainosaurus (Reptilia: Mosasauridae) from Sweden*. *Journal of Paleontology*: Vol. 79, N° 6. Tomado de [https://bioone.org/journals/journal-of-paleontology/volume-79/issue-6/0022-3360\(2005\)079\[1157:TFROHR\]2.0.CO;2/THE-FIRST-RECORD-OF-HAINOSAURUS-REPTILIA-MOSASAURIDAE-FROM-SWEDEN/10.1666/0022-3360\(2005\)079\[1157:TFROHR\]2.0.CO;2.short](https://bioone.org/journals/journal-of-paleontology/volume-79/issue-6/0022-3360(2005)079[1157:TFROHR]2.0.CO;2/THE-FIRST-RECORD-OF-HAINOSAURUS-REPTILIA-MOSASAURIDAE-FROM-SWEDEN/10.1666/0022-3360(2005)079[1157:TFROHR]2.0.CO;2.short)
- Lingham-Soliar, T. (1998) a. *Unusual death of a Cretaceous giant*. *Lethaia*, 31:308–310. Tomado de: [Unusual death of a Cretaceous giant - LINGHAM-SOLIAR - 1998 - Lethaia - Wiley Online Library](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1502-3931.1998.tb00332.x)
- Lingham-Soliar, T. (1998) b. *A new mosasaur Pluridens walkeri from the Upper Cretaceous, Maastrichtian of the Iullemeden Basin, southwest Niger*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18:709–717. Tomado de: [A new mosasaur Pluridens walkeri from the](https://doi.org/10.1007/s12220-018-0033-2)

[Upper Cretaceous, Maastrichtian of the Iullemeden Basin, southwest Niger: Journal of Vertebrate Paleontology: Vol 18, No 4 \(tandfonline.com\)](#)

Lingham-Soliar (1999). *The durophagous Mosasaurs (Lepidosauromorpha, Squamata) Globidens and Carinodens from the Upper Cretaceous of Belgium and The Netherlands*. Palaeontological Journal, 33:638–647. Recuperado de: [https://www.researchgate.net/publication/27711032\\_Durophagous\\_Mososauridae\\_Squamata\\_from\\_the\\_Upper\\_Cretaceous\\_phosphates\\_of\\_Morocco\\_with\\_the\\_description\\_of\\_a\\_new\\_species\\_of\\_Globidens](https://www.researchgate.net/publication/27711032_Durophagous_Mososauridae_Squamata_from_the_Upper_Cretaceous_phosphates_of_Morocco_with_the_description_of_a_new_species_of_Globidens)

Lingham-Soliar, T. (2001). *The ichthyosaur integument: skin fibers, a means for a strong, flexible and smooth skin*. Lethaia, 34:287–302. Tomado de: [LINGHAM-SOLIAR: The ichthyosaur integument: skin... - Google Académico](#)

Lo sapio, M., (2015) *ESTUDIO SOBRE DIFERENTES ASPECTOS DE LA VISIÓN Y LA ANATOMÍA OCULAR DEL TORO DE LIDIA. Campo visual y divergencia de ejes visuales*. Recuperado de: <https://www.tdx.cat/bitstream/handle/10803/365572/TMLS.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

Luan, X. Walker, C. Dangaria, S. Smith, I. Yoshihiro, D. Robert, J. Jarosius, K. Lesot, H. Rieppel, O. (2009). *The mosasaur tooth attachment apparatus as paradigm for the evolution of the Gnathostome periodontium*. Evolution & Development. Tomado de <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1525-142X.2009.00327.x>

Lugilde, N., López, J., Sánchez, F. (2018) *Estudiando los determinantes de la composición de comunidades y sus dinámicas en el pasado incorporando información filogenética y funcional al registro fósil*. Revista Ecosistemas, Norteamérica, 27, sep. 2017. Disponible en: <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/1438>.

Martín, José (2002) *Evolución de las estrategias antidepredatorias en Reptiles*. Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C In book: Evolución: la Base de la Biología, Publisher: Ed. Proyecto Sur. Granada, Editors: M. Soler, pp.471-478 Madrid. Tomado de: [https://www.researchgate.net/publication/259842476\\_Evolucion\\_de\\_estrategias\\_antidepredatorias\\_en\\_reptiles](https://www.researchgate.net/publication/259842476_Evolucion_de_estrategias_antidepredatorias_en_reptiles)

Márquez, R. (1996). *Las Tortugas Marinas y nuestro tiempo*. Fondo de Cultura Económica. Consejo Nacional de Ciencia. México D.F. Tomado de <http://www.bionica.info/biblioteca/Marquez1996LasTortugasMarinas.pdf>

- Massare, J. (1987) *Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles*. Journal of Vertebrate Paleontology, 7:2, 121-137, DOI: [10.1080/02724634.1987.10011647](https://doi.org/10.1080/02724634.1987.10011647). Tomado de : <https://doi.org/10.1080/02724634.1987.10011647>
- Massare, J. (1988). Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: Implications for method of predation. *Paleobiology*, 14(2), 187-205. doi:10.1017/S009483730001191X. Tomado de : <https://www.cambridge.org/core/journals/paleobiology/article/swimming-capabilities-of-mesozoic-marine-reptiles-implications-for-method-of-predation/E811E6C3AFE6D19F2261B3A53673B9A5>
- Massare, J. A. & J. M. Callaway. (1990). *The affinities and ecology of Triassic ichthyosaurs*. Geological Society of America Bulletin, 102:409–416. Recuperado de: <https://pubs.geoscienceworld.org/gsa/gsabulletin/article-abstract/102/4/409/182405/The-affinities-and-ecology-of-Triassic?redirectedFrom=fulltext>
- Makarieva A.M, Gorshkov VG, Li B-L. (2005) a. *Gigantism, temperature and metabolic rate in terrestrial poikilotherms*. Proc R Soc London Ser B. 272:2325–2328. Tomado de: [Gigantism, temperature and metabolic rate in terrestrial poikilotherms \(nih.gov\)](https://pubs.rsc.org/en/content/article-abstract/2005/bp/bp0500000a)
- Makarieva A.M, Gorshkov, V.G. Li B-L. (2005) b. *Temperature-associated upper limits to body size in terrestrial poikilotherms*. Oikos. 111:425–436 Tomado de: [Temperature-associated upper limits to body size in terrestrial poikilotherms - Makarieva - 2005 - Oikos - Wiley Online Library](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3113.2005.02600.x)
- McGowan, C. (1983). *The successful dragons*. Samuel Stevens, Toronto. Tomado de: McGowan: The Successful Dragons: A Natural History... - Google Académico
- McGowan, C. (1991). *Dinosaurs, spitfires, and sea dragons*. Harvard University Press, Cambridge. (Massachusetts) & London: 1991. Pp xii, 365; illustrated. ISBN: 0-674-20769-6. Tomado de: McGOWAN, C. <i>Dinosaurs, spitfires, and sea dragons</i>. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts) & London: 1991. Pp xii, 365; illustrated. Price: £ 23.95. ISBN: 0-674-20769-6. | Archives of Natural History (eupublishing.com)
- McGowan, C. (1992). *The ichthyosaurian tail: sharks do not provide an appropriate analogue*. *Palaeontology*, 35, 3, 555–570. Tomado de: The ichthyosaurian tail: sharks do not provide an appropriate analogue | The Palaeontological Association (palass.org)
- McHenry, C.R., Cook, A.G., and Wroe, S. (2005). *Bottom-feeding plesiosaurs*. Science 310: 75. Tomado de: [Bottom Feeding Plesiosaurs \(oceansofkansas.com\)](https://www.sciencemag.org/lookup/suppl/doi:10.1126/science.1111111/-/DCSupplemental)
- Marek, R.D., Moon, B.C., Williams, M. and Benton, M.J. (2015), *The skull and endocranium of a Lower Jurassic ichthyosaur based on digital reconstructions*. *Palaeontology*, 58: 723-742. <https://doi.org/10.1111/pala.12174>

- Martin, J. E. 2002. *Juvenile marine reptiles from the Late Cretaceous of the Antarctic Peninsula and their relationships to other such occurrences in central South Dakota and Belgium. Proceedings of the South Dakota Academy of Science*, 81, 53– 57.
- Martin, J. E., and Bjork, P. R. (1987). *Gastric residues associated with mosasaur Tylosaurus from the Late Cretaceous (Campanian) Pierre Shale, South Dakota. Dakoterra*, 3:68–70. Tomado de: [Martin: Gastric residues associated with a mosasaur... - Google Académico](#)
- Maxwell, E. Dick, D. Padilla, S y Parra, M.L. (2015). *A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia*. *Papers in Paleontology*. Vol 2. 59 – 70. Tomado de <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/spp2.1030>
- Maxwell, E. Cortés, D. Patarroyo, P & Parra, M.L. (2019) *A new specimen of Platypterygius sachicarum (Reptilia, Ichthyosauria) from the Early Cretaceous of Colombia and its phylogenetic implications*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39:1, DOI: [10.1080/02724634.2019.1577875](https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1577875)
- Meza, T.L. Rivas, C.E. y Trejo, M.A. (2015). *Identificación macroscópica y calidad nutricional del contenido esofágico de la tortuga prieta Chelonia mydas agassizi (Bocourt, 1868) en Usulután, El Salvador*. [Trabajo de Grado]. Departamento de Química Agrícola. Universidad de El Salvador. Tomado de <http://ri.ues.edu.sv/id/eprint/9431/1/13101598.pdf>
- Montero, R. y Autino, A. (2004). *Sistemática y filogenia de los vertebrados con énfasis en la fauna argentina*. Universidad Nacional de Tucumán. Argentina. Tomado de [https://www.researchgate.net/publication/293958913 Sistematica y filogenia de los Vertebrados con énfasis en la fauna argentina Primera Edicion](https://www.researchgate.net/publication/293958913_Sistematica_y_filogenia_de_los_Vertebrados_con_énfasis_en_la_fauna_argentina_Primer_a_Edicion)
- Motani, R. (2000). *Eyes of ichthyosaurs*. En *Ichtyosaur page*. Recuperado de: <http://www.ucmp.berkeley.edu/people/motani/ichthyo/index.html>
- Motani, R. (2002) *Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited*. *Paleobiology* ; 28 (2): 251–262. doi: [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2002\)028<0251:SSEOEM>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2002)028<0251:SSEOEM>2.0.CO;2) Tomado de: [https://www.jstor.org/stable/3595523?read-now=1&seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](https://www.jstor.org/stable/3595523?read-now=1&seq=1#page_scan_tab_contents)
- Motani, R., Chen, X., Jiang, D. Jiang, D. Cheng, L. Tintori, A y Rieppel, O. (2015). *Lunge feeding in early marine reptiles and fast evolution of marine tetrapod feeding guilds*. *Scientific Reports* 5, 8900 . <https://doi.org/10.1038/srep08900>. Recuperado de: <https://www.nature.com/articles/srep08900>

- Noé, L.F., Taylor, M.A., and Gómez-Pérez, M. (2017). *An integrated approach to understanding the role of the long neck in plesiosaurs*. Acta Palaeontologica Polonica 62 (1): 137–162. Tomado de: <https://doi.org/10.4202/app.00334.2016>
- Núñez, W. y Villamil, L. (2017). *Revisión documental: el estado actual de las investigaciones desarrolladas sobre empatía en niños en las edades comprendidas entre los 6 a 12 años de edad surgidas en países latinoamericanos de habla hispana, entre los años 2010 al primer trimestre del 2017*. Universidad Minuto de Dios. Facultad de Psicología. Bogotá D.C. Recuperado de: [https://repository.uniminuto.edu/bitstream/handle/10656/5218/TP\\_NunezMeraWendyJohanna\\_2017.pdf?sequence=1&isAllowed=y](https://repository.uniminuto.edu/bitstream/handle/10656/5218/TP_NunezMeraWendyJohanna_2017.pdf?sequence=1&isAllowed=y)
- Olivares, R. y Rojas, M. (2013). *Esqueleto Axial y Apendicular de Vertebrado*. International Journal of Morphology, 31(2), 378-387. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022013000200003>.
- O’Gorman, J.P. (2013). *Plesiosaurios del Cretácico superior de la Patagonia y la península Antártica*. [Tesis de Doctorado]. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de la Plata. Argentina. Tomado de: [http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/26140/Tomo\\_I%20Documento%20completo.pdf?sequence=4](http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/26140/Tomo_I%20Documento%20completo.pdf?sequence=4)
- O’Keefe, F.R. (2001<sup>a</sup>). *A cladistic analysis and taxonomic revision of the plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia)*. Acta Zoologica Fennica 213: 1-63
- O’Keefe, F.R. (2001), *Ecomorphology of plesiosaur flipper geometry*. Journal of Evolutionary Biology, 14: 987-991. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00347.x>. Tomado de: [Ecomorphology of plesiosaur flipper geometry - Google Académico](#)
- O’Keefe, F.R. (2004<sup>a</sup>). *Preliminary description and phylogenetic position of a new plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Toarcian of Holsmaden, Germany*. Journal of Paleontology 78: 973-988
- OVACEN. (s.f). *Ecosistemas marinos u oceánicos de agua salada*. Periódico digital de noticias sobre medio ambiente. Tomado de: [Ecosistemas marinos o oceánicos de agua salada | OVACEN](#)
- Páramo, M.E. (2000). *Yaguarasaurus columbianus (Reptilia, Mosasauridae), a primitive mosasaur from the Turonian (Upper Cretaceous) of Colombia*. Historical Biology. 14. 121-131. 10.1080/10292380009380560. Recuperado de: [https://www.researchgate.net/publication/233048703\\_Yaguarasaurus\\_columbianus\\_Reptilia\\_Mosasauridae\\_a\\_primitive\\_mosasaur\\_from\\_the\\_Turonian\\_Upper\\_Cretaceous\\_of\\_Colombia/citation/download](https://www.researchgate.net/publication/233048703_Yaguarasaurus_columbianus_Reptilia_Mosasauridae_a_primitive_mosasaur_from_the_Turonian_Upper_Cretaceous_of_Colombia/citation/download)
- Páramo, M.E. (2013). *Eonatator coellensis nov.sp. (Squamata: Mosasauridae), nueva especie del Cretácico superior de Colombia*. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias

- Exactas, Físicas y Naturales, 37(145), 499-518. Retrieved April 02, 2020, from [http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0370-39082013000400006&lng=en&tlng=](http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0370-39082013000400006&lng=en&tlng=).
- Páramo, M.E. (2015). *Estado actual del conocimiento de los reptiles marinos cretácicos de Colombia*. Asociación Paleontológica Argentina 15(1): 40–57. Recuperado de: <http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.12.06.2015.98>
- Páramo, M.E. Gómez, M. Noé, L. Etayo, F. (2016) *Stenorhynchosaurus munozi, gen. et sp. nov. un pliosaurido nuevo del Barremiano superior (Cretácico Inferior) de Villa de Leyva, Colombia, Suramérica*. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Recuperado de: <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/239>
- Páramo, M.E. Benavides, C. y Gutierrez, I. (2018). *A new large Pliosaurid from the Barremian (Lower Cretaceous) of Sáchica, Boyacá, Colombia*. Earth Sciences Research Journal. Universidad Nacional de Colombia. Recuperado de: <https://revistas.unal.edu.co/index.php/esrj/article/view/69916>
- Páramo, M.E. O’Gorman, J. Gasparini, Z. Padilla, S y Parra-Ruge, M.L. (2019). *A new late Aptian elasmosaurid from the Paja Formation, Villa de Leiva, Colombia*. Cretaceous Research. Recuperado de [https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0195667118303471?fbclid=IwAR1oFSK-vuXFEM\\_C364BCiEAd\\_H-PPXS0sIH\\_cIDDduITu-5VKoKw9SK99c](https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0195667118303471?fbclid=IwAR1oFSK-vuXFEM_C364BCiEAd_H-PPXS0sIH_cIDDduITu-5VKoKw9SK99c)
- Parham, J. Pyenson, N. (2010). *New sea turtle from the Miocene of Perú and the Iterative Evolution of Feeding Ecomorphologies since the Cretaceous*. Journal of Paleontology. 84 (2): 231- 247. Tomado de <https://repository.si.edu/handle/10088/17511>
- Pardo Pérez, J. Otero, R y Suárez, M. (2015). *Síntesis del registro fósil de ictiosaurios (Reptilia: Ichthyosauria) en Chile*. Publicación ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile. Tomado de [https://www.researchgate.net/publication/281610380\\_SINTESIS\\_DEL\\_REGISTRO\\_FOSIL\\_DE\\_ICTIOSAURIOS\\_REPTILIA\\_ICHTHYOSAURIA\\_EN\\_CHILE](https://www.researchgate.net/publication/281610380_SINTESIS_DEL_REGISTRO_FOSIL_DE_ICTIOSAURIOS_REPTILIA_ICHTHYOSAURIA_EN_CHILE)
- Patarroyo, P. (2005) Facultad de Ciencias notas de clase. Principios de paleontología/*Paleoecología* (pp. 97-105). Universidad Nacional de Colombia. Departamento de Geociencias, 2005. ISBN: 958-701-570-3. 3.
- Páez, V., Morales, M., Lasso, C., Castaño, O., y Bock, B. (2012). V. Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia. Primera parte: *Macroevolución* (p. 71-74.) Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia, 528 pp. Recuperado de: [http://www.acherpetologia.org/images/doc/Biologia\\_conservacion\\_tortugas\\_continental.pdf](http://www.acherpetologia.org/images/doc/Biologia_conservacion_tortugas_continental.pdf)

- Perea, D., Cabrera, F., Corona, A., Danes, G., Martínez, S., Mesa Valeria, Rojas, A., Soto, M., Ubilla, M., y Verde, M. (2018)- Montevideo. Fundamentos de la paleontología. *Capítulo 5 Paleoecología: organismos del pasado y su entorno* (pp. 51-58) Comisión Sectorial de Enseñanza, 2018. 99 p.; il. 21 cm. -- (Manuales didácticos / Comisión Sectorial de Enseñanza). ISBN: 978-9974-0-1610-1. Tomado de: <https://www.cse.udelar.edu.uy/wp-content/uploads/2018/10/Fundamentos-de-paleontologi%CC%81a-Daniel-Perea-Final.pdf>
- Pérez, G. (2013). *La ilustración científica y el uso de los carteles en el aula*. Biblioteca del Museo de Historia Natural de Valparaíso. Servicio Nacional del Patrimonio Cultural. Valparaíso, Chile. Tomado de: [https://www.mhmv.cl/636/articles-23351\\_archivo\\_01.pdf](https://www.mhmv.cl/636/articles-23351_archivo_01.pdf)
- Peters RH. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge: Cambridge University Press. Tomado de: [The Ecological Implications of Body Size - Robert H. Peters, Robert Henry Peters - Google Libros](#)
- Peterson CC, Nagy KA, Diamond J. (1990). *Sustained metabolic scope*. PNAS. 87:2324–2328.
- Pernille V. Troelsen, David M. Wilkinson, Mehdi Seddighi, David R. Allanson & Peter L. Falkingham (2019) *Functional morphology and hydrodynamics of plesiosaur necks: does size matter?*, Journal of Vertebrate Paleontology, 39:2
- Poynter, J. (2011). *Using dental microwear analysis to predict feeding types in Mesozoic marine reptiles*. Northwest Missouri State University Maryville. Recuperado de: <https://www.nwmissouri.edu/library/theses/2011/PoynterJeremy.pdf>
- Polcyn, M. J., Jacobs, L. L., Araújo, R., Schulp, A. S. and Mateus, O. (2014). Physical drivers of mosasaur evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **400**, 17– 27. Tomado de: [Polcyn: Physical drivers of mosasaur evolution - Google Scholar](#)
- Rizo Madariaga, J. (2015). *Técnicas de investigación documental*. Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua. Managua, Nicaragua. Tomado de: <https://repositorio.unan.edu.ni/12168/1/100795.pdf>
- Rull, V. (2010). *Ecology and Palaeoecology: Two Approaches, One Objective*. The Open Ecology Journal 3: 1-5 Tomado de: [Ecology and Palaeoecology: Two Approaches, One Objective \(Guest Editor: Valentí Rull\) \(benthamopen.com\)](#)
- Russell, D. A. (1964). *Intracranial mobility in mosasaurs*. *Postilla*, 86, 19 pp. Tomado de: [Russell: Intracranial mobility in mosasaurs - Google Scholar](#)

- Russell, D. A. (1967). *Systematics and morphology of American mosasaurs*. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **23**, 240 pp. Tomado de: [Russell: Systematics and Morphology of American Mosasaurs... - Google Scholar](#)
- Robinson, J. A. (1975). *The locomotion of plesiosaurs*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 149:286–332. Tomado de: [THE LOCOMOTION OF PLESIOSAURS. \(inist.fr\)](#)
- Sachs, S. (2005). *Redescription of *Elasmosaurus platyrus*, Cope 1868 (Plesiosauria: Elasmosauridae) from the Upper Cretaceous (Lower Campanian) of Kansas, U.S.A.* *Paludicola* 5(3): 92-106
- Sander, P. M. (1997). *The paleobiogeography of Shastasaurus*, p. 17–43. In Callaway, J. and Nicholls, E. L. (eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego. Tomado de: [Ancient Marine Reptiles - Google Libros](#)
- Sato, Tamaki & Tanabe, Kazushige. (1998). *Cretaceous plesiosaurs ate ammonites*. *Nature*. 394. 629-630. 10.1038/29199. Recuperado de: [https://www.researchgate.net/publication/232754030\\_Cretaceous\\_plesiosaurs\\_ate\\_ammonites](https://www.researchgate.net/publication/232754030_Cretaceous_plesiosaurs_ate_ammonites)
- Scott, R.S., P.S. Ungar, T.S. Bergstorm, C.A. Brown, B.E. Childs, M.F. Teaford, and A. Walker. (2006). *Dental microwear texture analysis: technical considerations*. *Journal of Human Evolution* 51: 339-349. Tomado de: [Dental microwear texture analysis: technical considerations — Johns Hopkins University \(elsevier.com\)](#)
- Secretaría CIT (2004). *Una introducción a las Especies de Tortugas Marinas del Mundo*. Secretaria Pro Tempore de la Convención Interamericana para la Protección y Conservación de las Tortugas Marinas (CIT). San José (Costa Rica). Tomado de: <http://www.iacseaturtle.org/docs/publicaciones/5-EspeciesTortugasMarinasMundoesp.pdf>
- Seguí, P. (s.f). *Ecosistemas marinos y oceánicos de agua salada*. Autor y Administrador del portal OVACEN. Especialista en medio ambiente y ecología. Recuperado de: <https://ecosistemas.ovacen.com/acuaticos/marinos-agua-salada/>
- Sharma, N. S. 2005. *Continuity and evolution of animals*. International Scientific Publishing Academy, New Delhi, 293 pp. Tomado de: [Sharma: Continuity and evolution of animals - Google Scholar](#)
- Sheldon, A. (1997). *Ecological implications of mosasaur bone microstructure*, p. 333–354. In Callaway, J. and Nicholls, E. L. (eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego.

- Sih, A. (1987). *Depredadores y estilos de vida de presas: una visión evolutiva y ecológica*. pp. 203-224. en: Kerfoot, W.C. y Sih, A. (eds.), *Depredación: directa e indirecta impactos en las comunidades acuáticas*. Prensa Universidad de Nueva Inglaterra, Hannover. Tomado de: [Sheldon: Ancient marine reptiles - Google Académico](#)
- Taylor, M.A y Cruickshank, A.R.I. (1993). *A plesiosaur from the Linksfield erratic (Rhaetian, Upper Triassic) near Elgin, Morayshire*. *Scottish Journal of Geology* 29: 191-196
- Taylor, M. A. (1981). *Plesiosaurs—rigging and ballasting*. *Nature* 290: 628–629. Tomado de: [Taylor: Plesiosaurs-rigging and ballasting - Google Académico](#)
- Torres, D. (2018). *Locomoción de los reptiles, tipos de desplazamiento y ejemplos*. Recuperado de: <https://reptiles.paradais-sphynx.com/informacion/locomocion-de-los-reptiles.htm#bibliografia>
- Torres, D. (2018) *Órganos de los sentidos de los reptiles según grupos o individuos*. Recuperado de: <https://reptiles.paradais-sphynx.com/anatomia-morfologia/organos-de-los-sentidos-de-los-reptiles-segun-grupos-o-individuos.htm#:~:text=En%20los%20%C3%B3rganos%20de%20los,hora%20de%20capturar%20sus%20presas.>
- Trewin, N.H. (2002). *The Geology of Scotland*. The Geological Society. London, England
- Ungar, P.S. (1996). *Dental microwear of european miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use*. *Journal of Human Evolution* 31: 335-366. Tomado de: [Dental Evidence for Diet in Some Miocene Catarrhines with Comments on the Effects of Phylogeny on the Interpretation of Adaptation | SpringerLink](#)
- Villalonga, C. (2014). *Revisión bibliográfica sobre la eficacia de los métodos de enseñanza de la lectoescritura* (Trabajo de Grado). Universidad des les Illes Balears. Palma de Mallorca, España. Recuperado de: [https://dspace.uib.es/xmlui/bitstream/handle/11201/3652/Villalonga\\_Navarro\\_Catalina.pdf?sequence=1](https://dspace.uib.es/xmlui/bitstream/handle/11201/3652/Villalonga_Navarro_Catalina.pdf?sequence=1)
- Walker, S & Brett, C (2002) *Post-Paleozoic Patterns in Marine Predation: Was there a Mesozoic and Cenozoic Marine Predatory Revolution? The Paleontological Society Papers*, 8, 119-194. Tomado de: <https://www.cambridge.org/core/journals/the-paleontological-society-papers/article/postpaleozoic-patterns-in-marine-predation-was-there-a-mesozoic-and-cenozoic-marine-predatory-revolution/5555CE04727EFA51F3A5D34FB5295DA4>
- Walker, A., H. N. Hoeck, y L. Pérez. (1978). *Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet*. *Science* 201: 908-910. Tomado de: [Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet | Science \(sciencemag.org\)](#)

- Welles, S.P. (1943). *Elasmosaurid plesiosaurs with description of a new material from California and Colorado*. Memoir University of California in Geological Sciences 13, 125-254
- Welles, S.P. (1952). *A review of the North American Cretaceous Elasmosaurs*. University of California Publications in Geological Sciences 29, 47-144
- Welles, S.P. (1962). *A new species of elasmosaur from the Aptian of Colombia and a review of the Cretaceous Plesiosaurs*. University of California Publications in Geological Sciences 44, 1-96
- Westermann, G. E. G. (1996). *Ammonoid life and habitat*. In Landmam, N. H., Tanabe, K., and Davis, R. A. (eds.), *Ammonoid Paleobiology*. Plenum Press, New York. Tomado de: [Davis: Ammonoid paleobiology - Google Académico](#)
- Williston, S. (1903). *North American plesiosaurs*. Field Columbian Museum 73 (Geology 2), 1-77
- Williston, S. (1906). *North American plesiosaurs: Elasmosaurus, Cimoliasaurus, and Polycotylus*. American Journal of Science 4, 221-236
- Williston, S. (1908). *North American plesiosaurs: Trinacromerum*. The Journal of Geology 16, 715-736
- Ydenberg, R.C. y Dill, L.M. (1986). La economía de huir de los depredadores. Adv. Semental. Behav. 16: 229-249