



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Plesiosaurios del Cretácico Superior de Patagonia y la Península Antártica

O'Gorman, José Patricio

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Brandoni de Gasparini, Zulma

Co-dirección: Salgado, Leonardo

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2013

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20130912001303>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

PLESIOSAURIOS DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE PATAGONIA Y LA PENÍNSULA ANTÁRTICA TOMO I

Lic. José Patricio O'Gorman

TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR POR
EL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

Director

Dra. Zulma Brandoni de Gasparini. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, CONICET

Codirector

Dr. Leonardo Salgado. Universidad Nacional de Río Negro, General Roca CONICET

Dedicatoria y agradecimientos

Primeramente deseo agradecer a mis padres por haberme apoyado en cada etapa de mi vida y particularmente en la elección de mi carrera. Asimismo agradezco al resto de mi familia por el interés mostrado en el desarrollo de esta Tesis. Además deseo agradecer a mi novia Vanesa Sanz por haberme apoyado y sabido comprender mis ausencias durante los últimos años del desarrollo de este proyecto.

También deseo agradecer a mi directora, Dra. Zulma Brandoni de Gasparini y a mi co-director, Dr. Leonardo Salgado, por la lectura crítica de las sucesivas versiones de esta Tesis, por los consejos dados y el apoyo incondicional durante estos cinco años.

Del mismo modo agradezco a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo y especialmente a la Secretaría de Postgrado, a CONICET, al Instituto Antártico Argentino y a la Agencia de Promoción Científica y Técnica, por brindar el marco institucional y financiamiento necesarios para la realización de este trabajo.

Deseo también expresar mi agradecimiento a todos mis compañeros de carrera, especialmente a Alejandro Dajil, Sidzel Koefoed, Eliana Coturel y a aquellos que además de ser mis compañeros de carrera colaboraron en la preparación de parte de los materiales estudiados: Egly Pérez Pincheira, Nahuel Muñoz y Nadia Moschen. Asimismo deseo agradecer a todos aquellos que me acompañaron de muchas maneras durante este trabajo de doctorado: Yanina Herrera, Ana Paula Carignano, Néstor Toledo, Javier Echevarria, Daniel Cabrera, Federico Degrange, Luciana Iriart, Mariano Arregui, Paula Arregui, Soledad Gouric, Guillermo Cassini.

Del mismo modo deseo reconocer la presencia constante miembros de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata durante estos años: Dras. Marta Fernández, Paula Bona, Carolina Vieytes. Del mismo modo deseo agradecer a otros miembros de la misma división que han colaborado en diversas instancias del desarrollo de este trabajo: Dr. Eduardo Tonni, por brindar el lugar de trabajo; Dra. Cecilia Deschamps la revisión de los textos en idioma inglés; Dra. Vucetich, por su aporte de bibliografía, a los Dres. A. Cione, Francisco Goin, Guillermo López y Javier Gelfo y Dra. Carolina Acosta Hospitaleche, por su apoyo constante. Asimismo quisiera agradecer a Leonel Acosta Burrell; Juan José Moly y Javier Posick por el apoyo técnico en la preparación de algunos de los materiales fósiles descriptos en esta tesis. Del mismo modo deseo agradecer a Laura Zampati, Bruno Pianzola y Manuel Sosa por los trabajos de edición, fotografía y dibujo científico.

También deseo agradecer al Instituto Antártico Argentino por el apoyo logístico durante las campañas antárticas en las que se colectaron gran parte de los materiales

descriptos en esta tesis. Asimismo deseo agradecer a los Dres. Sergio Santillana; Sergio Marensi; Eduardo Olivero; Daniel Martinioni, Rodolfo. A. del Valle y el Lic. Francisco Mussel y el señor Horacio Tassone por la colecta de ejemplares y el apoyo brindado durante su estudio. Del mismo modo agradezco a todas las personas que han participado en las campañas antárticas dedicadas particularmente a la realización de las colecciones, además de los ya mencionados agradezco particularmente al Dr. Marcelo Reguero, Sr. Juan José Moli, Dres Andrea Concheyro, Rodolfo Coria, Ariana Paulina-Carabajal, Ignacio Cerda, James Martin, Judd Case, William Zinsmeister, Ari Iglesias. Además deseo agradecer a la dotación de la Base Marambio (2012-2013) por la agradable recibida e interés en este trabajo realizado.

Del mismo modo agradezco toda la colaboración recibida en las campañas realizadas en Patagonia en estos cinco Años al Dr. Javier Gelfo, Augusto Varela. Thomas, Martin, J. Cuitiño, G. Pedersen, A. Barrueco, M. Giacobelli, Laura. Chornogubsky y las Lics Simone. Hoffmann y Julia Schultz (2009, Santa Cruz); Sr. Daniel Cabaza, Dr. Rodolfo García, Dra. Mariela Fernández (2009/2010/2011, Río Negro); Dras Ana Parras, Juliana Sterli, Lic. Julio Varela y Sres. Pablo Puerta y Bruno Rosso (Campaña 2011/2012, Chubut). Además deseo expresar mi especial agradecimiento a Héctor "Tito" Cabaza –ex director Museo de Lamarque, a Daniel Cabaza y Liliana López, a los habitantes de área del Salitral de Santa Rosa y Trapalcó, especialmente a Liliana Berthe y A. Santos, a todos los colaboradores del Museo de Lamarque: Blanca Bianchini, Lucas Zuain, Maximiliano Macedo-, Egly Perez Pincheira- Marisa Villablanca, Juan Cifuentes, Marcelo García, Daniel Van Der Plos, Fredy Frantzen, Ariel Ríos, Juan Arias Tuly, Nicolás Alarcón, Rubén Poles, Rubén Guerrero, Alberto Mendoza, Jorge Duran, Ariel Pérez, Javier Islas, a la Municipalidad de Lamarque y Por último a la comunidad de Lamarque por su aprobación al proyecto "Un Museo para nuestra Localidad"

Agradezco también a los curadores de las colecciones revisadas: Marcelo Reguero y Diego Verzi (Museo de La Plata); Dr. Alejandro Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"); Sr. Eduardo Ruigómez (Museo Paleontológico Egidio Feruglio); Sr. Daniel Cabaza (Museo Municipal de Lamarque); Dr. Adan Tauber (Museo de Río Gallegos); Dr. David Rubilar-Rogers (Museo Nacional de Historia Natural, Chile). Asimismo agradezco particularmente a la comunidad Paleontológica de Chile por toda la colaboración brindada especialmente a los Dres David Rubilar-Rogers, Alfonso Rubilar y Marcelo Leppe y los Sres Rodrigo Otero, Sergio Soto-Acuña, Roberto Yuri-Yáñez y Mario Suárez. Del mismo modo agradezco a todos los colegas de diversos países que han colaborado con este trabajo: Dra.

Nathalie Bardet (Département Histoire de la Terre, Muséum National d'Histoire Naturelle), Dr. Patrick S. Druckenmiller (University of Alaska), Dr. Norton Hiller (University of Canterbury), Dr. R. Ewan Fordyce (University of Otago), Dr. James Martin (Museum of Geology, South Dakota School of Mines and Technology), Dr. Robin O'Keefe (College of Science, Marshall University).

Asimismo deseo agradecer a los jurados de esta Tesis: Marta Fernández; Rodolfo Coria y Julia Desojo por los valiosos comentarios que han permitido mejorar este trabajo. Del mismo modo deseo agradecer el trabajo del Departamento de Postgrado de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo que ha hecho posible la realización de esta Tesis.

Por último deseo agradecer a todos aquellos que, aunque no mencionados explícitamente, han colaborado de muchas maneras a lo largo de estos cinco años.

ÍNDICE TOMO I y II

TOMO I

Resumen.....	9
Abstract.....	15
1 INTRODUCCIÓN.....	21
1.1 Introduccion a los Sauropterygia.....	22
1.2 Caracterización del clado Plesiosauria	23
1.3 Antecedentes del estudio del clado Plesiosauria.....	25
1.3.1 Generalidades	25
1.3.2 América del Sur	30
1.3.3 Península Antártica.....	33
1.4 Antecedentes de la sistemática del clado Plesiosauria	35
1.4.1 Siglo XIX.....	35
1.4.2 Segunda mitad del siglo XX -siglo XXI	36
1.5 Paleobiología	38
1.6 Características del registro	40
2 OBJETIVOS	41
2.1 Generales	42
2.2 Particulares.....	42
2.3 Hipótesis.....	42
2.3.1 Sistemáticas	42
2.3.2 Paleobiológicas.....	43
2.3.3 Paleobiogeográficas	43
3 MARCO GEOGRÁFICO, ESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL DE LOS MATERIALES ESTUDIADOS	46
3.1 Introducción	46
3.2 Cuenca Austral	46
3.2.1 Formación Mata Amarilla	46
3.3 Cuenca Neuquina	47
3.3.1 Formación Loncoche.....	48
3.3.2 Formación Allen	49
3.3.3 Formación Jagüel	50
3.4 Plataforma marina norpatagónica	51

3.4.1 Formación Los Alamos.....	52
3.4.2 Formación La Colonia.....	53
3.4.3 Formación Lefipán.....	55
3.5 Cuenca de Larsen (Sub-Cuenca James Ross).....	54
3.5.1 Formación Santa Marta.....	55
3.5.2 Formación Snow Hill Island.....	56
3.5.3 Formación López de Bertodano.....	57
4 MATERIAL Y MÉTODOS.....	58
4.1 Material.....	59
4.1.1 Abreviaturas.....	59
4.1.1.1. Abreviaturas institucionales.....	59
4.1.1.2 Abreviaturas anatómicas (vease también 4.2.2).....	59
4.1.2 Patagonia.....	61
4.1.3 Península Antártica.....	62
4.2 Métodos.....	63
4.2.1 Colecta , preparacion y creación de base de datos.....	63
4.2.1.1 Colecta de materiales.....	63
4.2.1.2 Viajes de campo.....	64
4.2.1.3 Preparación de materiales.....	66
4.2.1.4 Catalogación y creación de la base de datos.....	66
4.2.2 Terminología.....	67
4.2.2.1 Cráneo.....	66
4.2.2.2 Postcráneo.....	67
4.2.3 Orientación y determinación de elementos óseos.....	73
4.2.3.1 Vértebras.....	74
4.2.3.2 Propodios.....	75
4.2.3.3 Epipodio/Carpales-Tarsales.....	76
4.2.4 Índices y medidas utilizados.....	77
4.2.4.1 Índices vertebrales.....	77
4.2.4.2 Otros índices.....	79
4.2.5 Región cervical de Elasmosauridae y Polycotylidae, descripción y terminología aplicada.....	79
4.2.5.1 Elasmosauridae.....	79
4.2.5.2 Polycotylidae.....	80
5.2.6 Estimación de longitud y masa corporal.....	80
4.2.7 Análisis de variación ontogenética.....	81

4.2.8 Análisis filogenético	85
4.2.9 Análisis paleobiogeográfico.....	86
4.2.10 Análisis de gastrolitos	86
5 METODOLOGÍAS DESARROLLADAS O MODIFICADAS EN ESTA TESIS.....	88
5.1. Análisis de variación anatómica de las medidas L, H, B en las vértebras de Elasmosauridae	89
5.2. Análisis de conjunto de restos.....	96
5.3 Reconstrucción de columna vertebral	102
5.4 Estimación del número máximo de vértebras de la región cervical.	104
6 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	109
6.1 Elasmosauridae	109
6.1.1 <i>Aristonectes parvidens</i>	109
6.1.2 Nov gen. et sp. 1.....	145
6.1.3 Nov. gen et sp. 2.....	176
6.1.4 Elasmosauridae indet.....	199
6.1.4.1 Formación Mata Amarilla.....	198
6.1.4.2 Formación Allen	200
6.1.4.3 Formación Los Alamos.....	202
6.1.4.4 Formación La Colonia	203
6.1.4.5 Formación Jagüel	206
6.1.4.6 Formación Santa Marta.....	217
6.1.4.7 Formación Snow Hill Island	218
6.1.4.8 Formación López de Bertodano	227
6.2 Polycotylidae.....	236
6.2.1 <i>Sulcusuchus erraini</i>	236
6.2.2 Polycotylidae indet.	248
6.3 Plesiosauria indet.....	253
6.3.1 Formación Mata Amarilla	253
6.3.2 Formación Allen	261
6.3.3. Formación Snow Hill Island	262
6.3.4 Formación López de Bertodano	264
7ANÁLISIS FILOGENÉTICO	266
7.1 Introducción	266
7.2 Materiales	268
7.2.1 General.....	268

7.2.2 Descripción de los <i>data sets</i> utilizados.....	268
7.2.2.1 Ketchum y Benson (2010, 2011).....	268
7. 3 Resultados.....	269
8 ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO.....	272
8.1 Introducción	272
8.2 Antecedentes.....	272
8.3 Áreas	273
8.4 Análisis	275
8.5 Resultados.....	275
8.6 Discusión	275
9 GASTROLITOS.....	278
9.1 Introducción	278
9.2 Materiales	279
9.3 Descripción	280
9.4 Discusión	282
9.4.1 Identificación de los especímenes	282
9.4.2 Identificación de los elementos como gastrolitos.....	281
9.4.3 Características generales de los conjuntos de gastrolitos	283
9.4.4 Origen ambiental y estratigráfico de los gastrolitos	286
9. 4.5 Inferencias paleobiológicas generales	288
9.4.6 Función.....	291
10 DISCUSIÓN GENERAL.....	295
10.1 <i>Aristonectes parvidens</i>	295
10.1.1 General.....	295
10.1.2 Comentarios sobre <i>Mauisaurus haasti</i>	297
10.1.3 Afinidades filogenéticas de <i>Aristonectes parvidens</i>	298
10.1.4 El desarrollo de la morfología de <i>Aristonectes parvidens</i>	298
10.2 Nov. gen. et sp. 1.....	302
10.3 Nov. gen. et sp. 2.....	306
10.4 Elasmosauridae indet.....	308
10.5 <i>Sulcusuchus erraini</i>	309
10.6 Paleobiogeografía.....	313
10.7 Gastrolitos.....	313
11 CONCLUSIONES.....	316
11.1 Metodologías	316
11.2 Generales	317

11.3. Análisis filogenético.....	321
11.4. Análisis paleobiogeográfico.....	322
11.6 Gastrolitos.....	323
12 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	326

Índice de figuras (TOMO II)

1 INTRODUCCIÓN A LOS PLESIOSAURIA.....	2
3 MARCO GEOGRÁFICO, CRONOESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL DE LOS MATERIALES ESTUDIADOS	8
4 MATERIAL Y MÉTODOS	14
6 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	25
<i>Aristonectes parvidens</i>	26
<i>Aristonectes cf. parvidens</i>	39
<i>Aristonectes</i> sp.	45
Nov. gen. et sp. 1.....	51
Nov gen. et sp. 2.....	62
Elasmosauridae indet.....	72
<i>Sulcusuchus erraini</i>	89
Policotyliidae indet.....	97
Plesiosauria indet.	98
7 ANÁLISIS FILOGENÉTICO	101
8. ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO.....	103
9 GASTROLITOS	106
10 DISCUSIÓN GENERAL.....	120
APÉNDICE I: Listado de caracteres utilizados en los análisis filogenéticos.....	123
Caracteres tomados de Ketchum y Benson (2011).....	123
APÉNDICE II. Matriz utilizada en el análisis del Capítulo 7.....	139
Matriz basada en Ketchum y Benson (2010; 2011)	139
APÉNDICE III. Matriz área / Taxón utilizada en el análisis del Capítulo 8.....	170

Resumen

Los Plesiosauria son un clado de Sauropterygia adaptados a la vida acuática cuyo rango crono-estratigráfico del grupo se extiende desde el Triásico Superior hasta el Cretácico Superior. Su distribución es cosmopolita, habiéndoselos registrado en todos los continentes incluyendo la Antártida.

En el territorio continental argentino se han registrado plesiosaurios en unidades del Cretácico Superior desde fines del siglo XIX, mientras que el primer espécimen colectado en territorio antártico fue colectado a principios de la década de 1970. A pesar de la abundancia de registros de esta edad su estudio ha debido afrontar dificultades tales como la falta de materiales craneanos y la consecuente necesidad de determinar taxones a partir principalmente de postcráneos.

En este marco, el objetivo principal de esta tesis es ampliar el conocimiento sobre la diversidad de plesiosaurios del Cretácico Superior de Patagonia e islas del noreste de la Península Antártica y sus relaciones con otros del surgondwana.

Con este objetivo se procedió a recopilar toda la información relacionada con la colecta de cada ejemplar estudiado (historia de colecta, estratigrafía, estudios previos) y se creó una extensa base de datos. Posteriormente se desarrollaron metodologías que permitieron detectar la presencia de ejemplares “quimera”, consecuencia de colectas históricas no sistemáticas que produjeron la mezcla de ejemplares. Asimismo se abordó el estudio de las medidas y proporciones de los centros vertebrales con el objetivo de determinar cuales son las medidas del centro vertebral son las más adecuadas para la reconstrucción del orden natural de los elementos de cada región de la columna vertebral. Del mismo modo, mediante el estudio de las medidas del centro vertebral, se planteó un método que permite estimar el número máximo de vértebras cervicales compatible con un conjunto de vértebras preservadas.

La revisión de los ejemplares, incluyendo nuevos especímenes preparados durante este trabajo de Tesis. llevó a los siguientes resultados:

(1) Se modificó la diagnosis de *Aristonectes parvidens* Cabrera. *Aristonectes* es un elasmosáurido de cráneo ancho, bajo y de forma ojival, sin constricción entre premaxilar y maxilar; dentición homodonta compuesta por gran cantidad de dientes ornamentados dirigidos externamente; fórmula dentaria 10–12 (premaxilar), aproximadamente 50 (maxilar) y aproximadamente 65 (dentario); fenestra vomeronasal presente y vómer con sutura anterior en forma de M, sínfisis mandibular

corta y alta, vértebras cervicales anteriores y medias tan largas como altas, sin cresta cervical independiente del borde dorsal de la parapófisis, costillas cervicales sin proceso anterior y posterior desarrollado como en otros elasmosáuridos pero con leves expansiones; vértebras caudales con parapófisis de grandes dimensiones y cara articular octogonal, ángulo entre proceso dorsolateral y rama ventral al de la escápula igual a 150°; fémur con capítulo hemisférico y fuerte asimetría dorso-ventral. Epipodiales del miembro anterior más largos que anchos.

(2) Entre los caracteres nuevos incluidos en la diagnosis de *Aristonectes parvidens* es importante señalar la presencia de una escápula “elasmosauriana” y un fémur con capítulo hemisférico. Este último carácter es relevante pues previamente había sido considerado una autapomorfía de *Mauisaurus haasti* (Campaniano de Nueva Zelanda y Maastrichtiano de Chile).

(3) Por su morfología y proporciones, una vértebra caudal hallada en el miembro Sandwich Bluff de la Formación Snow Hill Island (Maastrichtiano superior) fue referida a *A. cf. parvidens*, resultando el primer registro del género en el mencionado miembro.

(4) Del análisis de la variación ontogenética de proporciones de las vértebras cervicales se arribó a las siguientes conclusiones: los especímenes MLP 89-III-3-2 (Formación López de Bertodano, Maastrichtiano superior, Isla Vega), MUC Pv 131 (Formación Allen, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior, Río Negro) y MML PV 192 (Formación Allen o Jagüel, Río Negro, Campaniano superior-Maastrichtiano, Río Negro), uno de los cuales (MML PV 131) había sido previamente referido a *Tuarangisaurus cabazai* deben ser referidos a *Aristonectes cf. parvidens*. Asimismo, parte de los ejemplares sobre los cuales se basó la descripción original de *Plesiosaurus chilensis* Gay, 1848 (*nomen dubium*) son referidos a *Aristonectes cf. parvidens*. Además el holotipo de *Tuarangisaurus cabazai* Gasparini, Salgado y Casadío, 2003 (MML PV 5) es referido a *Aristonectes* sp. Por lo anterior se elimina *Tuarangisaurus cabazai* dado que los ejemplares antes referidos a esta especie ahora lo son a *Aristonectes cf. parvidens* o *Aristonectes* sp.

(5) Se describió un nuevo elasmosáurido (nov. gen. et sp. 1) proveniente de Río Negro, Argentina, Formación Allen (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior). La nov. gen. et sp. 1 es un elasmosáurido de pequeño tamaño (aproximadamente ~3,7 m), con región cervical no elongada (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), centros vertebrales cervicales más anchos que largos; diapófisis de las vértebras dorsales dirigidas casi horizontalmente; vértebras dorsales con diapófisis dirigidas casi horizontalmente y vértebra caudal con parapófisis fuertemente proyectadas lateralmente; barra pélvica presente; búmeron con expansión posterior marcada y faceta articular accesoria

perpendicular a las facetas radial y cubital; fémur con capítulo convexo; relación entre longitud del húmero y fémur igual $\sim 1,2$. Esta nueva especie tiene una longitud corporal por debajo de la de otros Elasmosauridae del Cretácico Tardío.

(6) Un segundo nuevo elasmosáurido (nov. gen. et sp. 2), proveniente de Isla Vega, Formación Snow Hill Island (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior) fue diagnosticado sobre la base del ejemplar MLP 93-I-5-1. El nuevo taxón es un Elasmosauridae de unos siete metros de longitud total caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: cincuenta y cuatro vértebras cervicales con VLI máximo (108), cresta lateral en las vértebras cervicales 7 a 37, complejo atlas-axis con pronunciada quilla ventral y foramen intervertebral; proceso dorsolateral de la escápula de forma rectangular formando un ángulo de 140° con la rama ventral; presencia de cresta en el borde anteromedial de la rama ventral; coracoides con proceso medio ventral, ausencia de barra pectoral y pélvica, ilion fuertemente curvo con extremo distal con expansión anteroposterior simétrica; húmero con fuerte expansión distal posterior y faceta posterior donde probablemente articulaba un elemento supernumerario; fémur con capítulo convexo y dos facetas distales que forman un ángulo de 150° .

(7) La revisión de los ejemplares referibles a Elasmosauridae indet. permitió reconocer por primera vez la presencia de esta familia en la Formación Mata Amarilla, Santa Cruz, Argentina (Cenomaniano), resultando el MPM-Pv 1871-2 uno de los registros más antiguos de vértebras cervicales con cara articular bilobada. Además, varios de los ejemplares registrados de las formaciones Allen (MML-PV 420) y La Colonia (MPEF-PV 10601; 10602 MPEF-PV y MPEF-PV 10603) referibles a Elasmosauridae indet. son compatibles con la morfología de la nov. gen. et sp.1 (cuyos ejemplares provienen de la Formación Allen).

(8) Otro aporte de esta Tesis es que los especímenes MML PV 3 y MML PV 4, provenientes de la Formación Jagüel (Maastrichtiano superior), previamente referidos a cf. *Mauisaurus* sp. Hector, 1874 solo pueden ser referidos a Elasmosauridae indet. Por lo tanto, no hay evidencias directas de la presencia de *Mauisaurus* en la Patagonia Argentina ni en Antártida.

(9) En la región antártica se han registrado ejemplares referibles a Elasmosauridae indet. en las formaciones Santa Marta (Santoniano-Campaniano inferior), Snow Hill Island (Campaniano Superior-Maastrichtiano inferior) y López de Bertodano (Maastrichtiano superior). Algunos de estos ejemplares probablemente puedan ser diagnosticados a nivel genérico en el futuro cuando se cuente con más ejemplares disponibles.

(10) La revisión de *Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, 1990 (formaciones Los Alamitos y La Colonia, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior de Río Negro y Chubut respectivamente) permitió reinterpretar el holotipo (MLP 88-IV-10-1) como parte de una sínfisis mandibular y realizar una nueva diagnosis de la especie. *Sulcusuchus erraini* es un policotilido de rostro muy angosto formado por el premaxilar y el maxilar, dientes homodontes y estriados. *S. erraini* presenta las siguientes autapomorfías: profundo y amplio surco rostral y mandibular; occipital visible en vista palatal debido a la presencia de una escotadura en el margen caudal de la sínfisis pterigoidea posterior, la cual permite que parte del cuerpo del basioccipital forme una placa en conjunto con los procesos posteromediales de los pterigoides. presencia de un angular corto que no es visible en vista ventral al menos 10 alvéolos por detrás de la sínfisis mandibular.

El análisis de la morfología del surco rostral y mandibular permite inferir que en ellos se alojaba alguna estructura blanda especial. De la discusión surgen como las opciones más plausibles la presencia de glándulas o alguna estructura electrosensitiva o mecanosensitiva.

(11) Los ejemplares provenientes de la Formación Allen (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior), MML PV 43 y MACN-PV RN 1087c, referibles a Polycotylidae indet., no permiten, de acuerdo al estado actual del conocimiento, su determinación a nivel de género y especie.

(12) El nuevo registro de materiales dentarios en la Formación Mata Amarilla (MPM-Pv 1871-1-1, 54; MPM-PV 1871-1-2; MPM-PV 1871-1-3) permitió analizar en detalle el caso de *Polyptychodon patagonicus* Ameghino, 1893, el primer elasmosaúrido argentino nominado. Dado que el material original está perdido y en la descripción de Ameghino no son reconocibles caracteres diagnósticos, se la consideró *nomen dubium*.

(13) En el análisis filogenético se recuperó a *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 (Maastrichtiano de Argentina, Chile y Península Antártica) como grupo hermano de *Kaiwhekea katiki*, Cruishank y Fordyce, 2002 (Maastrichtiano de Nueva Zelanda). Algunos de los estados de carácter compartidos por ambas especies tales como vértebras relativamente cortas y ausencia de cresta lateral son reversiones dentro de los Elasmosauridae y no retención de estados plesiomórficos. Los taxones nov. gen. et sp. 1 y nov. gen. et sp. 2 son recuperados anidados dentro de los Elasmosauridae y como grupos hermanos. Este nodo se define por características del húmero tales como el alineamiento de las facetas radial y ulnar y la presencia de una faceta articular accesoria en la expansión posterior. Asimismo, *Sulcusuchus erraini* es recuperado

anidado dentro de los Polycotylidae como grupo hermano del clado *Eopolycotylus rankini* (Turoniano de Utah) y *Polycoylus latipinnis* (Campaniano de Kansas), estando el nodo que los contiene caracterizado por la ausencia de participación del angular en la sínfisis mandibular.

(14) El análisis paleobiogeográfico se centró en el intervalo Campaniano-Maastrichtiano. Con el objetivo de determinar el grado de relación entre las áreas Norte de Patagonia, Península Antártica, Centro de Chile y Nueva Zelanda se aplicó el método PAE (*Parsimony analysis of endemicity*) en el que incorporó información a nivel específico y supraespecífico, obtenida del análisis filogenético. El resultado muestra un mayor grado de asociación entre el Norte de Patagonia y la Península Antártica. Este nodo se caracteriza por compartir la presencia de *Aristonectes parvidens* y el clado (nov. gen. et sp. 1; nov. gen. et sp. 2), por lo tanto el análisis filogenético y paleobiogeográfico evidencian que las relaciones que se observan entre las faunas de plesiosaurios de la parte final Cretácico Tardío de la Provincia Wedelliana no se limita a la presencia de elementos compartidos, sino que también hay indicios de la existencia de una historia común. Ésto se refuerza o confirma por las relaciones filogenéticas y, específicamente, por la presencia de los clados (*Aristonectes parvidens*; *Kaiwhekea katiki*) y (nov. gen. et sp. 1; nov. gen. et sp. 2).

(15). Se analizaron conjuntos de gastrolitos asociados a los siguientes especímenes: MPEF-PV 10602, Elasmosauridae indet. (Formación La Colonia, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior), MLP 89-III-3-1, *Aristonectes parvidens* (Formación López de Bertodano, Maastrichtiano superior) y MLP 98-I-10-20 (Formación Snow Hill Island, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior) Elasmosauridae indet. En esta muestra se incluyen al menos dos géneros diferentes (*Aristonectes parvidens* y un elasmosáurido indeterminado pero que no corresponde a *Aristonectes*) y dos estadios ontogenéticos (MPEF-PV 10602, MLP 89-III-3-1, adulto y MLP 98-I-10-20, juvenil).

Es interesante destacar que la cantidad de elementos recuperados asociados al ejemplar MLP 89-III-3-1 (~784) difiere de manera significativa de los otros dos conjuntos (MPEF-PV 10602, 197; MLP 98-I-10-20, ~350). Por otro lado, el conjunto en el que se registra el gastrolito de mayor tamaño coincide con el ejemplar de mayor tamaño (MLP 89-III-3-1). La media del valor de la Esfericidad de Máxima Proyección y del índice OP en todos los elasmosáuridos registrados son más semejantes a los registrados actualmente en ambientes fluviales que a los registrados en clastos de playa.

(16) En relación a la función de los gastrolitos se descarta la hipótesis del control de flotación o balance hidrostático debido a que la masa de los conjuntos de gastrolitos en ninguno de los tres casos analizados alcanza el 1% del peso corporal del ejemplar asociado, porcentaje que no permitiría modificar el balance hidrostático. La presencia de marcas semilunares en gastrolitos de los tres grupos puede considerarse una evidencia a favor de la hipótesis de maceración (digestión mecánica), sin embargo también se registran gastrolitos completamente lisos. Además se desconoce si las marcas se produjeron por movimientos del tubo digestivo o son anteriores a la ingesta. Por lo tanto no se considera que los conjuntos estudiados brinden evidencia a favor o en contra de esta hipótesis.

Abstract

Plesiosauria are a subclade of Sauropterygia adapted to aquatic life with a chrono-stratigraphic range from the Upper Triassic to the Upper Cretaceous. They have a cosmopolitan distribution, being recorded in every continent, including Antarctica.

In the Argentinean continental territory, plesiosaurs have been recorded in Upper Cretaceous units since the end of the nineteenth century, whereas the first specimen collected in Antarctic territory was collected in the early 1970s. Despite the abundance of records of this age, the study has faced difficulties such as the lack of cranial material and the consequent need to identify taxones mainly from postcranial specimens.

In this context, the main objective of this Thesis is to improve our knowledge about the diversity of plesiosaurs from the Upper Cretaceous of Patagonia and islands of the northeastern Antarctic Peninsula, and their relationships with others from South Gondwana.

All the information related to the collection of each specimen studied (collection history, stratigraphy, previous studies) was gathered, creating an extensive database. In addition, some methods were developed that allowed to detect the presence of "chimeric" specimens resulting from ancient, non systematic collections. Also, the study of the measurements and proportions of vertebral bodies was addressed, in order to determine which of them were most suitable for the reconstruction of the natural order of the elements in each region of the vertebral column. Through the study of the measurements of the centrum, a method useful to estimate the maximum number of cervical vertebrae based on the preserved cervical section, was developed

The systematic revision of the specimens, including those previously described ones and recently prepared specimens, led to the following results:

(1) the diagnosis of *Aristonectes parvidens* Cabrera was modified. *Aristonectes* is an elasmosaurid with wide, low skull with ojival shaped, without constriction between premaxillary and maxillary; homodont dentition composed by many ornamented and externally directed teeth, dental formula 10-12 (premaxilla), about 50 (maxillary); approximately 65 (dentary), vomeronasal fenestra present and M-shaped anterior

suture of the vomer, high and short mandibular symphysis, middle and anterior cervical vertebrae almost as long as high, without lateral ridge independent from the dorsal edge of the parapophysis, cervical rib without anterior and posterior processes, as in other elasmosaurids but with slight expansions, caudal vertebrae with large parapophyses and octagonal articular face, angle between dorsolateral process and ventral ramus of the scapula equal to 150°, femur with hemispheric capitulum and shaft with strong dorso-ventral asymmetry; epipodials of the forelimb longer than wide.

(2) Among the new characters included in the diagnosis of *Aristonectes parvidens* two of them are outstanding, an “elasmosaurid like” scapula and a femur with hemispheric capitulum. The latter is relevant because it had previously been considered one autapomorphy of *Mauisaurus haasti* (Campanian and Maastrichtian of New Zealand and Chile).

(3) On the basis of morphology and proportions, an isolated caudal vertebra found in the Sandwich Bluff Member of the Snow Hill Island Formation (upper Maastrichtian) was referred to *A. cf. parvidens*, being the first record of the genus in this unit.

(4) The analysis of the ontogenetic variation of proportions of the cervical vertebrae, led to the following conclusions: the specimens MLP 89-III-3-2 (López de Bertodano Formation, Upper Maastrichtian, Vega Island), Pv MUC 131 (Allen Formation, Upper Campanian-Lower Maastrichtian, Río Negro Province), and MML PV 192 (Allen or Jagüel Formation, upper Campanian-Maastrichtian, Río Negro Province), must be referred to *Aristonectes cf. parvidens*. MML PV 131 had been previously referred to *Tuarangisaurus cabazai*. Likewise, some of the specimens on which the original description of *Plesiosaurus chilensis* Gay, 1848 (*nomen dubium*) was based, are now referred to *Aristonectes cf. parvidens*. Furthermore the holotype of *Tuarangisaurus cabazai*, Gasparini Salgado and Casadío, 2003 (MML PV 5) is referred to *Aristonectes* sp. Therefore, *Tuarangisaurus cabazai* is an invalid species

(5) A new elasmosaurid (nov. gen. et sp. 1) from the upper Campanian-lower Maastrichtian Allen Formation is described and diagnosed on the basis of three specimens (MCS PV 4, MML 71- and MUC Pv 92). The nov. gen. et sp. 1 is a small elasmosaurid (about ~ 3.7 m), with non-elongate cervical region (*sensu* O'Keefe and Hiller, 2006), cervical centra broader than long. Dorsal vertebrae with diapophyses directed almost horizontally. Caudal vertebrae with parapophyses strongly laterally projected. Pelvic bar present. Posterior projection of the distal part of the humerus with marked posterior expansion and accessory articular facet perpendicular to the radial

and ulnar facets. Femur with convex capitulum. Ratio between the humerus and femur length ~1.2. The new species body length is shorter than the other Late Cretaceous Elasmosauridae.

(6) A second new elasmosaurid (nov. gen. et sp. 2), from the Upper Campanian-Lower Maastrichtian Snow Hill Island Formation (Vega Island) was diagnosed on the basis of specimen MLP 93-I-5-1. The new taxon is about seven meters in length with the following combination of characters: fifty-four cervical vertebrae, VLI maximum (108), lateral ridge in the cervical vertebrae 7-37, atlas-axis complex with sharp ventral keel and intervertebral foramen. Dorsolateral process of the scapula forming an angle of 140° with the ventral ramus. Ventral ramus with ridge on the dorsal surface near the anteromedial limit. Coracoid with mid ventral process. Pectoral and pelvic bars absent. Ilium strongly curved distally and with distal anteroposterior symmetrical expansion. Humerus with strong posterior expansion and posterior facet, probably for the articulation with a supernumerary element. Femur with convex capitulum and two distal facets forming an angle of 150°.

(7) The review of the specimens referable to Elasmosauridae indet. allowed the first recognition of this family in the Mata Amarilla Formation, Santa Cruz, Argentina (Cenomanian), and therefore, MPM-Pv 1871-2 is one of the oldest records of cervical vertebrae with bilobed articular face. In addition, several specimens from the Upper Campanian- Lower Maastrichtian Allen Formation (MML-PV 420) and the Campanian-Maastrichtian La Colonia Formation (MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602 and MPEF PV 10603) referable to Elasmosauridae indet. are consistent with the morphology of nov. gen. et sp.1, especially because of the laterally projected parapophyses of the caudal vertebrae.

(8) Another contribution of this Thesis is the recognition that specimens MML PV PV 3 and MML PV 4, from the upper Maastrichtian Jagüel Formation, previously referred to cf. *Mauisaurus* sp. Hector, 1874, can only be referred to Elasmosauridae indet. Therefore, there is no direct evidence of the presence of *Mauisaurus* in Patagonia Argentina or Antarctica.

(9) In Antarctica, specimens referred to Elasmosauridae indet. have been recorded in the Santa Marta (Santonian- lower Campanian), Snow Hill Island (Upper Campanian-lower Maastrichtian), and López de Bertodano (upper Maastrichtian) formations. Some of these specimens will be probably diagnosed at the generic level in the future when more specimens are available. .

(10) The revision of *Sulcusuchus erraini* Gasparini and Spalletti, 1990 (upper Campanian- lower Maastrichtian Los Alamitos Formation, and Campanian-

Maastrichtian La Colonia Formation, Rio Negro and Chubut respectively) allowed the reinterpretation of the holotype (MLP 88-IV-10-1) as a mandibular symphysis fragment, and to propose a new diagnosis of the species. *Sulcusuchus erraini* is a Polycotilydae with very narrow rostrum formed by the premaxilla and maxilla; homodont and striated teeth characterized by three autapomorphies: deep and wide rostral and mandibular grooves; occipital visible in palatal view due to a notch in the posterior margin of the posterior pterygoid symphysis, which allows that the body of the basioccipital forms a plate together with the posteromedial processes of the pterygoids. Short angular not visible in ventral view at least 10 alveoli behind the mandibular symphysis.

The morphological analysis of the rostral and mandibular grooves suggests that they housed a special soft structure, being the most plausible options, glands or the presence of a mechano-sensitive or electro-sensitive structure.

(11) The specimens from the Allen Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian), MML PV 43 and PV-RN MACN 1087c, are referred to Polycotylidae indet., being impossible determination below this level, according to our current knowledge.

(12) The new record of dental materials in the Mata Amarilla Formation (MPM-PV 01-01-1871; MPM-PV 01-02-1871, MPM-PV 01-03-1871) allowed a detailed analysis of *Polyptichodon patagonicus* Ameghino, 1893, the first Argentine plesiosaur in being nominated. Since the original material is lost, and no diagnostic characters can be recognized in the original diagnosis, it is considered as *nomen dubium*.

(13) The phylogenetic analysis recovered *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 (Maastrichtian of Argentina, Chile and the Antarctic Peninsula) as the sister group of *Kaiwhekea katiki*, Cruickshank and Fordyce, 2002 (Maastrichtian of New Zealand). Some character states, shared by both species, such as cervical vertebrae relatively short and the absence of lateral ridge, are reversions within the Elasmosauridae. The taxones. gen. et sp. 1 and nov. gen. et sp. 2 are recovered within Elasmosauridae as sister groups. This node is defined mostly by humerus features such as the alignment of the ulnar and radial facets, and the presence of an accessory articular facet. Likewise, *Sulcusuchus erraini* is recovered nested within Polycotylidae, as sister group of the clade *Eopolycotylus rankini* (Turonian of Utah) and *Polycotylus latipinnis* (Campanian of Kansas), being the node that characterized by the lack of participation of the angular in the mandibular symphysis.

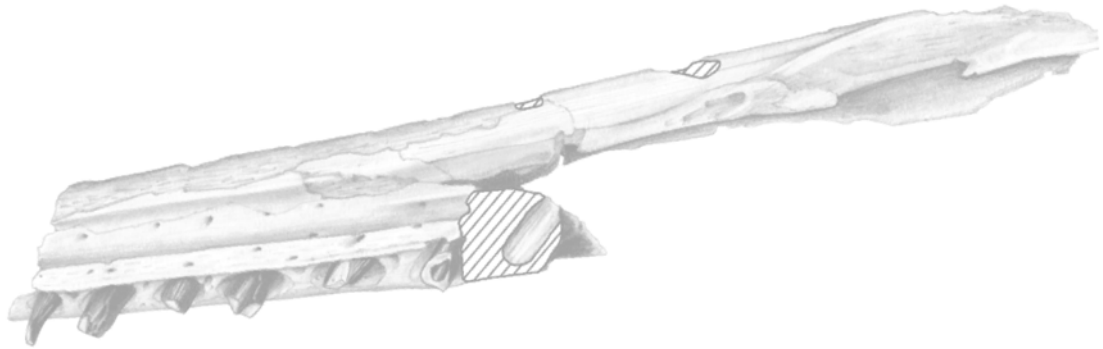
(14) The palaeobiogeographical analysis was focused on the Campanian-Maastrichtian interval. In order to determine the relationships among the areas of northern Patagonia, Antarctic Peninsula, Central Chile and New Zealand, Parsimony

analysis of endemism (PAE) method was applied, which incorporated information at specific and supraspecific level obtained from the phylogenetic analysis. The result shows a greater degree of relationship between Northern Patagonia and the Antarctic Peninsula. This node is characterized by sharing the presence of *Aristonectes parvidens* and the clade (nov. gen. et sp. 1; nov. gen. et sp. 2). Therefore, the palaeobiogeographical and phylogenetic analyses show that the relationships observed among the plesiosaur assemblages from the end of the Late Cretaceous of the Weddellian Province is not restricted to the presence of shared elements, but there is also evidence of a common history. This is reinforced or confirmed by phylogenetic relationships and specifically by the presence of the clades (*Aristonectes parvidens*; *Kaiwhekea katiki*) and (nov. gen. et sp. 1; nov. gen. et sp. 2).

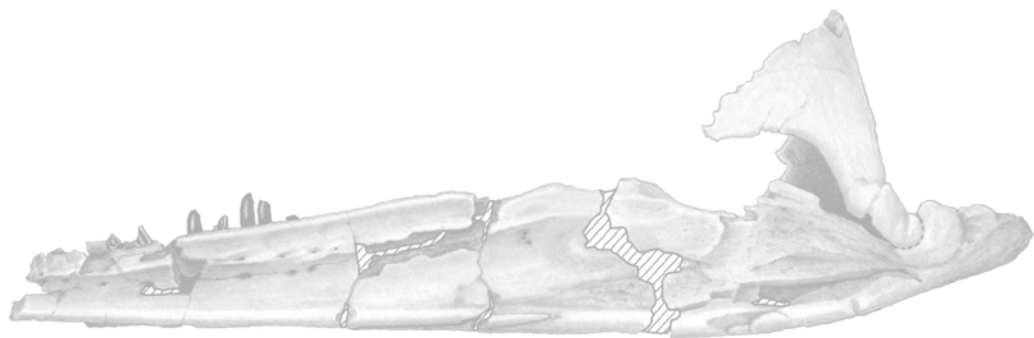
(15) Gastroliths sets associated with the following specimens were analyzed: PV MEFP 10602, Elasmosauridae indet. (La Colonia Formation, upper Campanian-lower Maastrichtian), MLP 89-III-3-1, *Aristonectes parvidens* (López de Bertodano Formation, upper Maastrichtian), and MLP 98-I-10-20, Elasmosauridae indet. (Snow Hill Island Formation, upper Campanian- lower Maastrichtian). This sample includes at least two different species (*Aristonectes parvidens* and one Elasmosauridae indet. not *Aristonectes*), and two ontogenetic stages (MEFP-PV 10602, MLP 89-III-3-1, adult and MLP 98-I- 10-20, juvenile).

The amount of recovered elements associated with the specimen MLP 89-III-3-1 (~ 784) differs significantly from the other two sets (MEFP-PV 10602, 197; MLP 98-I-10-20, ~ 350). Besides, the set in which the largest gastrolith is recorded coincides with the largest specimen (MLP-89-III 3-1). The mean value of the Maximum Projection Sphericity Index and OP index in the recorded specimens are more similar to those currently registered in fluvial environments than to those recorded in beach clasts.

(16) Regarding the biological role of gastroliths, the hypothesis of floating control or hydrostatic balance is dismissed because of mass of gastroliths assemblages never reaches 1% of the body mass of the associated specimen, percentage with that would not modify the hydrostatic balance. The presence of conchoidal marks in gastroliths of the three groups may be evidence for the hypothesis of maceration (mechanical digestion); however, gastroliths with completely smooth surface were also recorded. Besides, it is unknown whether the marks were caused by movements of the digestive tract or they were produced before the ingestion. Hence, this study provides no evidence for or against this hypothesis.



1. INTRODUCCIÓN



1 INTRODUCCIÓN

La presente Tesis doctoral constituye el primer intento de organizar sistemáticamente todo el conocimiento sobre los plesiosaurios del Cretácico Superior de Patagonia y la Península Antártica. En su realización se revisaron casi todos los ejemplares de plesiosaurios correspondientes al rango geográfico e intervalo estratigráfico mencionados publicados hasta la fecha. Asimismo se prepararon y estudiaron por primera vez todos los ejemplares depositados en el Museo de La Plata colectados durante más de treinta años de campañas antárticas (1976-2010).

En la primera etapa se abordó la preparación de los ejemplares antárticos depositados en el Museo de La Plata la que fue llevada a cabo casi exclusivamente por el tesista y que consumió alrededor de 900 horas de trabajo. En paralelo se reunió toda la información relativa a la colecta de plesiosaurios durante las campañas antárticas argentinas, lo que permitió la puesta en valor de los especímenes al poder recuperar los datos relativos a su procedencia geográfica y estratigráfica, así como también sobre su historia de colecta. Al mismo tiempo se describieron todos los especímenes disponibles de Patagonia creando una gran base de datos morfológicos. En paralelo se buscó qué metodología podría permitir detectar la presencia de ejemplares “quimeras” (i.e. ejemplares compuestos por restos de más de un individuo), lo que se detectó en varios ejemplares de las colecciones revisadas.

En la segunda etapa se trabajó sobre la sistemática alfa del grupo intentando determinar las afinidades a nivel específico de cada ejemplar. Esta tarea fue particularmente compleja por varios motivos, entre los principales, la escasez de material craneano entre el material en estudio, el escaso y no siempre coincidente conocimiento del postcráneo de los Plesiosauria en general, y la presencia de una importante variación ontogenética, particularmente en los postcráneos de este clado.

En la tercera etapa se abordó el análisis filogenético de las relaciones de todas las especies presentes en la muestra estudiadas. En esta oportunidad, y por primera vez, se adicionaron dos nuevos elasmosáuridos (uno patagónico y uno antártico), se revisó la discutida posición filogenética de *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 a la luz de nueva información y se analizó también por primera vez las relaciones filogenéticas del policotílido *Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, 1990.

En una cuarta etapa se avanzó sobre cuestiones paleobiogeográficas buscando determinar el grado de relación entre las áreas Centro de Chile, Norte de Patagonia, Península Antártica y Nueva Zelanda durante el Cretácico Superior sobre la base de sus faunas de plesiosaurios.

En la quinta etapa se trabajó sobre un ítem de interés paleobiológico, la litofagia en elasmosáuridos.

Si bien se realizan discusiones parciales en cada capítulo y sección, algunas consideraciones más generales son abordadas en el capítulo Discusión

Por último, se plasmaron los resultados de esta Tesis doctoral en un capítulo que integra las Conclusiones.

Debido a la extensión de esta Tesis se la desdobló en un Tomo I, con todo el desarrollo y un Tomo II en el que se reunieron las figuras citadas en el Tomo I, los listados de caracteres utilizados en los análisis filogenéticos y las matrices correspondientes.

En resumen la presente tesis consista de 12 capítulos. De estos los cuatro primeros introducen a la estructura de esta Tesis (Capítulo 1), sus objetivos (Capítulo 2), el grupo en estudio (Capítulo 3) y el marco estratigráfico (Capítulo 4). En el Capítulo 5 se detallan los materiales estudiados y la metodología, desarrollada previamente por otros autores y aquella creada por el autor de esta Tesis específicamente par resolver cuestiones del presente estudio. En el Capítulo 6 se aborda la descripción morfológica de los ejemplares objeto de estudio, acompañada de discusiones parciales relacionadas con su identidad genérica y específica. En el Capítulo 7 se aborda el análisis filogenético y en el Capítulo 8 se desarrolla el análisis paleobiogeográfico. El estudio de los gastrolitos asociados a ejemplares descriptos en esta Tesis se realiza en el Capítulo 9. Una discusión general sobre las diversas temáticas trabajadas en esta Tesis se desarrolla en el Capítulo 10. Por último en el Capítulo 11 se vierten las conclusiones generales y en el Capítulo 12 se detalla la bibliografía utilizada.

1.1 Introducción a los *Sauropterygia*

Los *Sauropterygia* forman un clado de reptiles diápsidos acuáticos cuyo biocrón se extiende desde comienzos del Triásico hasta fines del Cretácico (Pinna, 1990; Storrs, 1991; Pinna y Mazin, 1993; Rieppel, 2000; Gasparini *et al.*, 2003b). Clásicamente los *Sauropterygia* incluían a los *Pachipleurosauria*, *Placodontia*, *Nothosauria* y *Plesiosauria* (Rieppel, 2000; Storrs, 1993). Sin embargo, análisis cladísticos recientes reflejan una historia más compleja para el clado (comparar Fig. 1.1A de Storrs, 1993 y Fig. 1.1B de Liu *et al.*, 2007).

Los registros más antiguos de placodontos se remontan al Anisiano inferior (245 ma), diversificándose durante el Anisiano y Ladiniano para extinguirse en el Triásico Tardío (Pinna, 1990; Pinna y Mazin, 1993; Scheyer, 2007). El grupo se caracteriza por la presencia, en la mayoría de los géneros, de dientes palatales robustos posiblemente asociados a una dieta basada en invertebrados bentónicos (Storrs, 1993; Scheyer *et*

al., 2011). Otro carácter único presente en la mayoría de los placodontos es la presencia placas dérmicas (Rieppel, 2000; Cheyer, 2007). Los placodontos habitaban mares pocos profundos y posiblemente *lagoons* (Scheyer *et al.*, 2011). La mayoría de los registros de placodontos provienen del Tethys occidental y de los mares epicontinentales adyacentes. Sin embargo, hallazgos recientes en China indican una distribución más amplia, abarcando el Tethys oriental (Pinna, 1990; Pinna y Mazin, 1993; Rieppel, 2000; Jiang *et al.*, 2008).

Los registros de Pachypleurosauria corresponden a sedimentos marinos del Triásico Medio del oeste del Mar de Tethys, y del Triásico Medio bajo de China (Rieppel y Lin, 1995). Este clado ha sido considerado el más basal dentro de los Sauropterygia, aunque análisis más recientes recupera a los Plecodontia en esa posición (Liu *et al.*, 2011, Fig. 1.1B). Los Pachypleurosauria se caracterizan por tener una longitud de entre 0,2 y 1 metro de longitud; paquiostosis en las costillas dorsales; radio más largo que ulna; cráneo alargado con una órbita grande en relación a la fenestra temporal y por presentar claras modificaciones relacionadas con su hábito acuático, especialmente en los miembros (Liu *et al.*, 2011). Los dientes de los pachypleurosaurios de forma cónica y aguzada indican una dieta piscívora (Rieppel, 1999; Liu *et al.*, 2011).

Los Nothosauria han sido registrados en el Ladiniano-Carniano de Europa (Rieppel, 1999; Albers, 2011) y Triásico Medio bajo de China (Rieppel, 1998). El clado Nothosauria se caracteriza por su mayor tamaño con respecto a los anteriores (1–4m) y la presencia de fenestra temporal grande en relación a la órbita (Albers, 2011). Además las proporciones corporales cambian con respecto a los Pachypleurosauria ya que tienen un cuello más alargado y la cabeza es pequeña, pero al igual que los Pachypleurosauria presentan dientes cónicos y aguzados que indican una dieta piscívora (Rieppel, 1998; Albers, 2011).

Por último, el clado Plesiosauria (incluyendo Pistosauridae) constituye el grupo más derivado dentro de los Sauropterygia (Rieppel, 2000; O'Keefe, 2001a, 2002, 2004a).

1.2 Caracterización del clado Plesiosauria

El rango estratigráfico del grupo se extiende desde el Triásico Superior hasta el Cretácico Superior (Brown, 1981; Taylor y Cruickshank, 1993; O'Keefe, 2001a, 2004a; Gasparini *et al.*, 2003a). Su distribución es cosmopolita, habiéndoselos registrado en todos los continentes incluyendo la Antártida (Persson 1963; del Valle *et al.*, 1977; Brown, 1981; O'Keefe, 2001a, 2004a). Esta distribución comprende zonas de aguas

cálido-templadas a relativamente frías (Kear, 2006), y de mares abiertos a posibles registros en ambientes de mezcla y dulceacuícolas (Kear, 2006; Sato *et al.*, 2005; Carignano y Varela, 2010; O'Gorman *et al.*, 2011).

La morfología observada en los plesiosaurios varía entre dos grandes planes corporales extremos 1) pliosaumomorfo, que se caracteriza por un cráneo relativamente grande y una región cervical relativamente corta (Fig. 1.2A) y 2) plesiosaumomorfo, caracterizado por un cráneo relativamente pequeño y una región cervical relativamente larga (Welles, 1943; Brown, 1981; O'Keefe, 2001a, 2002, 2004a) (Fig.1.2B). Estos morfotipos fueron durante mucho tiempo la base de la clasificación sistemática pero actualmente se considera que han evolucionado independientemente en varias oportunidades (Welles, 1943; O'Keefe, 2001a, 2002). Sin embargo, esta hipótesis no es apoyada por algunos análisis filogenéticos recientes (Druckenmiller y Russell, 2008a). Esto evidencia el alto nivel de fluctuación de las topologías obtenidas en los análisis filogenéticos del clado Plesiosauria. Por otro lado, algunos géneros (ej. *Aristonectes*) presentan características que no concuerdan con ninguno de estos dos morfotipos (Gasparini *et al.*, 2003a).

Para los dos morfotipos se ha inferido que se desplazaban en el agua empleando sus extremidades anteriores y posteriores (O'Keefe, 2002). Sin embargo, en los últimos años se ha planteado que la región caudal podría haber tenido una participación activa en la locomoción (Wilhelm, 2010).

La dieta inferida es diferente para los dos morfotipos mencionados. Para los pliosaumomorfos, como predadores de ataque rápido, se supone una dieta compuesta por peces y otros reptiles marinos (O'Keefe, 2002), en tanto que para el morfotipo plesiosaumomorfo, posiblemente incapaz de perseguir de manera sostenida a sus presas, debido a sus proporciones corporales, se ha propuesto una dieta basada en peces pequeños e invertebrados (Mc Henry *et al.*, 2005). También se ha propuesto una alimentación a base de pequeños crustáceos en el caso de *Aristonectes parvidens*, una especie del Cretácico Tardío (Chatterjee y Small, 1989; Cruickshank y Fordyce, 2002).

Desde el siglo XIX y recurrentemente se han registrado gastrolitos asociados a plesiosaurios, siendo sus registros relativamente abundantes (Williston, 1893, 1894, 1904; Brown, 1904; Darby y Ojakangas, 1980; Taylor, 1993; Everhart, 2000, 2005; Gasparini y Salgado, 2000; Sato y Storrs, 2000; Whittle y Everhart, 2000; Cicimurri y Everhart, 2001; Cerda y Salgado, 2008; Schmeisser y Gillette, 2009; O'Gorman *et al.*, 2012b, c). La función de estos elementos es aún discutida, habiéndose planteado varias hipótesis al respecto (véase discusión detallada en Wings, 2007). Entre las

hipótesis más citadas están la de control de la flotación (*bouyancy control*) y trituración de la ingesta, siendo esta última la más aceptada por diferentes autores (Cicimurri y Everhart, 2001; Cerda y Salgado, 2008; O'Gorman *et al.*, 2012b).

1.3 Antecedentes del estudio del clado Plesiosauria

El estudio científico de los plesiosaurios comenzó hace casi 200 años. Por lo tanto, la cantidad de trabajos y complejidad de temas abordados hacen imprescindible realizar un breve *racconto* para poner en evidencia los avances metodológicos que han permitido el desarrollo de esta Tesis y los puntos sobre los que se ha aportado nueva información. En particular, en esta síntesis, se enfatizan el desarrollo del conocimiento de la Familia Elasmosauridae y Polycotylidae, las únicas tratadas en esta Tesis.

1.3.1 Generalidades

1.3.1.1 Siglo XIX

El inicio formal del estudio de los plesiosaurios se produjo durante la primera mitad del siglo XIX, cuando se describen los primeros materiales provenientes de Inglaterra. En 1821 H.T. De la Beche y W.D. Conybeare describen el primer ejemplar referido a Plesiosauria proveniente del Lias de las cercanías de Bristol, asignándole el nombre *Plesiosaurus* (del griego *πλησιος/plesios*, semejante a + *σαυρος/sauros*, lagarto). Este comienzo relativamente temprano de los estudios sobre plesiosaurios se relaciona con la gran importancia que tuvieron éstos en el desarrollo inicial de la paleontología de vertebrados (Taylor, 1994).

En la descripción original del género *Plesiosaurus* se destacan características del estudio del grupo que se repetirán sucesivamente por casi dos siglos. En primer lugar, De la Beche y Conybeare comienzan su estudio al determinar que un conjunto de vértebras recolectadas en el Lias de las cercanías de Bristol no correspondían a la morfología de los ictiosaurios, cuya revisión era el objetivo del trabajo que estaban realizando [el primer ictiosaurio completo había sido descubierto en 1811 por Joseph y Mary Anning] (Taylor, 1994). De la Beche y Conybeare supusieron, correctamente, que estas vértebras correspondían a otro género diferente de *Ichthyosaurus* y que las diferencias morfológicas entre las vértebras que tenía a disposición se debían a que correspondían a diferentes zonas de la columna vertebral de un mismo animal y no a diferencias de valor sistemático. Luego, por comparación con la columna vertebral de cocodrilos, lograron reconstruir el orden natural de las vértebras en la columna de la especie en estudio (De la Beche y Conybeare, 1821). Vemos aquí que desde el

principio, los registros de plesiosaurios estuvieron dominados por vértebras aisladas o en pequeños grupos, siendo necesarias tareas de reconstrucción para conocer la configuración general. Fue entonces cuando cobró importancia la aplicación de la anatomía comparada y la búsqueda de análogos anatómicos. Los análisis comparados De la Beche y Conybeare fueron posteriormente facilitados al tener a su disposición un ejemplar más completo (que sólo carecía de cráneo) proveniente de los mismos niveles que los materiales que estaban estudiando. Esto se ha visto desde entonces como una característica del registro, la escasez relativa de material craneano con relación a la cantidad de registro total (Welles, 1943, 1952; Persson, 1963; Gasparini *et al.*, 2003a).

Además de la descripción anatómica, del análisis de los miembros y de la comparación con los ictiosaurios, De la Beche y Conybeare llegaron a la conclusión de que se trataba de una forma marina, con lo cual realizaron la primera observación sobre el hábito de vida del grupo.

Al mismo tiempo que describían las vértebras, plantearon que:

“those [refiriéndose al centro vertebral y al arco neural] in the younger specimen allow the two parts to separate completely, and form a clean socket not unlike that in the Ichthyosaur, but in the older specimen they are completely ankylosed” (De la Beche y Conybeare, 1821: pag. 581).

Con este comentario De la Beche y Conybeare informaron por primera vez la existencia de variación ontogenética y al mismo tiempo dieron los primeros pasos en la determinación de estadios ontogenéticos.

En resumen, varios de los temas de investigación y problemas de difícil resolución, aún en la actualidad, estuvieron presentes desde el primer trabajo científico referido a este grupo.

Posteriormente, R. Owen dedicó esfuerzos al estudio de los plesiosaurios, particularmente entre las décadas de 1840 y 1880 cuando nominó más de 20 nuevas especies provenientes mayormente del Jurásico de Inglaterra, aunque también describió algunos materiales del Cretácico inglés (Persson, 1963). Además, en 1870 describió restos provenientes del Cretácico Superior de Nueva Zelanda (Hector, 1874; Persson, 1963).

En Estados Unidos, el primer estudio sobre plesiosaurios se debe a J.E. Dekay quién en 1833 describió una vértebra proveniente del Cretácico Superior de New Jersey (Welles, 1952). Luego, entre los años 1851 y 1871, J. Leidy y E. D. Cope y O.C Marsh describieron más de una decena de especies correspondientes a 11 géneros del Cretácico de la Costa Este y luego del Cretácico de los estados centrales (Leidy,

1851; Cope, 1869; Marsh 1895; Williston, 1903). En 1869, Cope describió el primer esqueleto casi completo de un Elasmosauridae del Cretácico Superior y lo nomino *Elasmosaurus platyurus*. Las particularidades del esqueleto postcraneano y la ausencia de algunos elementos le llevaron a la famosa reconstrucción en la que colocó el cráneo en el extremo caudal (Cope, 1869, Storrs, 1984).

Entre finales del siglo XIX y la década del 20' C. W. Andrews trabajó sobre formas fundamentalmente del Jurásico de Inglaterra (Andrews, 1910, 1913), pero también describió *Plesiosaurus capensis* proveniente del Valanginiano superior-Hauteriviano inferior de las Sunday River Beds, Sudáfrica (Andrews, 1911). Además, realizó aportes sobre la anatomía del cráneo de los plesiosaurios de cuello largo mediante la detallada redescrición del cráneo de *Plesiosaurus* (Andrews, 1896).

Además de los registros de Europa y Estados Unidos, durante la segunda mitad del siglo XIX se describieron plesiosaurios en el resto de los continentes, a excepción de Antártida.

C. Gay (1848) describió los primeros plesiosaurios de América del Sur y nomino la especie *Pliosaurus chilensis* proveniente de la Formación Quiriquina, en los alrededores de Concepción, Chile. Durante el siglo XIX otros investigadores trabajaron sobre materiales de Chile, agregando la especie *Cimoliasaurus andium* Deek, 1896.

Los registros de plesiosaurios del Cretácico Superior en Nueva Zelanda son de edad campaniana-maastrichtiana y fueron registrados por primera vez durante la década de 1860. Los trabajos pioneros fueron realizados por R. Owen (1862; 1870) y J. Hector (1874). Este último publicó en 1874 la lista de los materiales de la colección del Museo de Wellington, considerando nueve especies de plesiosaurios válidas para el Cretácico Superior de Nueva Zelanda y asignándolas a los géneros *Plesiosaurus* y a un nuevo género: *Mauisaurus* Hector, 1874. Además, relacionó a *Mauisaurus* con *Elasmosaurus* Cope, 1869, descripto sólo cinco años antes. Luego de los trabajos de Hector en la segunda mitad del siglo XIX, los estudios sobre plesiosaurios en Nueva Zelanda pasaron a segundo plano hasta tiempos recientes, con la notable excepción del trabajo de revisión de Welles y Gregg de la década del 70 (Welles y Gregg, 1971; Hiller *et al.*, 2005).

El primer registro de plesiosaurios en la Argentina fue comunicado por Ameghino en 1893 al nominar una nueva especie, *Polyptychodon patagonicus*, sobre la base de dientes hallados en el Cretácico Superior de la Provincia de Santa Cruz.

1.3.1.2 Siglo XX

Durante la última década del Siglo XIX y principios del XX la revisión de todos los materiales de plesiosaurios de América del Norte fue realizada por L.K. Williston (1902, 1903, 1904). El mismo autor puso en evidencia que la sistemática del grupo era compleja, por las características fragmentarias de los registros. En 1902 describió y nominó un nuevo Polycotylidae: *Dolichorhynchops osborni*, y en 1903 revisó los géneros *Elasmosaurus*, *Cimoliasaurus* y *Polycotylus* y nominó el género *Brachauchenius*. Durante el mismo período Williston (1902, 1904) también discutió la función de los gastrolitos en plesiosaurios. Paralelamente, C.W. Andrews (1910, 1913) revisó la fauna del Jurásico inglés.

Posteriormente, hubo una disminución de los trabajos sistemáticos sobre plesiosaurios hasta la década del 40. A partir de entonces, Welles (1943, 1952, 1962) efectuó la revisión de las especies del Cretácico Superior de América del Norte y América del Sur y agregó dos especies nuevas a las 37 reconocidas hasta ese momento, relegando a la categoría de *nomen dubium* nueve géneros y veinte especies.

En la segunda mitad del siglo XX se realizaron varias revisiones, principalmente de formas del Jurásico de Inglaterra y del Cretácico de América del Norte. En Inglaterra, la revisión de los Pliosauridae del Jurásico Medio-Superior fue realizada por Tarlo (1960) quién consideró válidos dos géneros para el Kimeridgiano: *Pliosaurus* Owen, 1841 y *Stretosaurus* Tarlo, 1959, y cuatro géneros para el Oxfordiano: *Pliosaurus* Owen, 1841; *Liopleurodon* Sauvage, 1873, *Peloneustes* Lydekker, 1889; *Simolestes* Andrews, 1909. Asimismo, Persson (1960) revisó los plesiosaurios del Cretácico de Australia y en 1963 hizo un listado ordenado estratigráficamente de todos los registros de plesiosaurios del mundo.

Brown (1981) realizó la revisión de los Plesiosauroidea del Jurásico Medio-Superior inglés. La revisión de Brown (1981) es muy relevante, por cuanto abordó el problema con un enfoque filogenético a la vez que inició el estudio sistemático de la variación ontogenética en plesiosaurios. Brown (1981) consideró válidos sólo los géneros *Cryptoclidus*, Seeley, 1892 y *Kimmerosaurus*, Brown, 1981 dentro de Cryptoclididae, y a *Muraenosaurus* Seeley, 1874a, *Tricleidus* Andrews, 1909 y *Colymbosaurus* Seeley, 1874b dentro de Elasmosauridae.

En 1993 R.T. Bakker planteó la evolución sucesiva del morfotipo pliosauroomorfo. Una nueva revisión de los plesiosaurios del Cretácico Superior de América del Norte fue realizada por Carpenter (1996, 1999), quien produjo una reducción mayor del número de especies, reconociendo como válidas para el WIS (Western Interior Sea) sólo los géneros *Elasmosaurus* Cope, 1869, *Hydralmosaurus* Welles, 1943,

Styxosaurus Welles, 1943 *Thalassomedon* Welles, 1943 y *Libonectes*, Carpenter, 1997, dentro de los Elasmosauridae; *Brachauchenius* Williston, 1903 y *Plesiopleurodon* Carpenter, 1996 dentro de Pliosauridae, y a *Polycotylus* Cope, 1869, *Dolichorhynchops* Williston, 1902 y *Trinacromerum*, Cragin, 1888 entre los Polycotylidae.

Además de las dos grandes áreas con abundantes registros citadas (América del Norte y Europa) también se han registrado plesiosaurios del Cretácico en el resto del mundo, aunque más dispersos y menos completos, los cuales si bien no tienen la relevancia de los antes mencionados, han aportado mucha información en los últimos años (Welles y Gregg 1971; Gasparini y Goñi, 1985; Bardet *et al.*, 2003).

Debido a la gran cantidad de estudios sobre plesiosaurios publicados en los últimos años, este resumen se limitará en lo sucesivo a los registros del Cretácico, con énfasis en aquellos del Cretácico Superior.

Los registros de plesiosaurios del Cretácico Superior de Europa occidental son relativamente fragmentarios (Bardet y Godefroit, 1995). Sin embargo ejemplares bien preservados se han hallado el Cenomaniano y Senoniano de Rusia, aunque sus determinaciones fueron: Plesiosauria indet., Elasmosauridae indet. y probables Polycotylidae indet.

El trabajo de revisión de Welles y Gregg (1971) generó una reducción de la cantidad de taxones válidos de Nueva Zelanda a una única especie de elasmosáurido, *Mauisaurus haasti* Hector, 1874, y a un Polycotylidae indeterminado. Todos los materiales de Nueva Zelanda hallados hasta la década del 70, mayormente examinados por Welles y Gregg, provienen de la Isla Sur.. Otros restos de plesiosaurios provenientes de la Isla Norte fueron descritos por J. Wiffen y W.L. Moisley en 1986, quienes agregaron un nuevo género y especie: *Tuarangisaurus keyesi*. Más recientemente se describe *Kaiwhekea katiki* Cruickshank y Fordyce, 2002, un nuevo Elasmosauridae del Maastrichtiano (originalmente considerado un Cryptoclididae). Más recientemente Hiller *et al.* (2005) realizaron la revisión del género *Mauisaurus* Hector, 1874 que resultó en una descripción más detallada y una nueva diagnosis para este género.

Los registros de plesiosaurios en Australia son de edad berriasiana a cenomaniana, con una predominancia de los registros del Cretácico Temprano. En su revisión de los plesiosaurios del Cretácico Inferior, Persson (1960) consideró representados los géneros *Kronosaurus* Longman, 1924, (Pliosauridae), *Dolichorhynchops* Williston, 1903 (Polycotylidae), *Cimoliasaurus* Leidy, 1851 (Cimoliasauridae), y *Woolungasaurus* Persson, 1960 (Elasmosauridae). Además, en el

mismo trabajo nominó y diagnosticó la Familia Cimoliasauridae. En 2002 B.P. Kear relegó a *Cimoliasaurus maccoyi* a la categoría de *nomen dubium*. Una nueva revisión de los plesiosaurios de Australia fue realizada por Kear (2003), el cual consideró presentes los géneros *Kronosaurus* Longman, 1924 y *Leptocleidus* Andrews, 1922 pertenecientes a las familias Pliosauridae y Rhomaleosauridae respectivamente, ambos del Cretácico Inferior. Posteriormente Kear (2007) clarificó el status de *Eromangasaurus australis* (antes nominado *Tuarangisaurus australis*), un nuevo género del Albiano de Australia (Kear, 2005; Sachs, 2004; Kear, 2007).

Los registros de Madagascar consisten en vértebras provenientes del Campaniano inferior asignadas con dudas a Elasmosauridae por Bardet y Termier (1990). Los registros de plesiosaurios de Marruecos han sido asignados a los Polycotylidae *Thililua longicollis* y *Manemergus anguirostris*, además de haberse registrado los Elasmosauridae *Libonectes atlasense* y *Sarafasaura oceanis* y ejemplares referidos a Elasmosauridae indet.. (Arambourg, 1952; Bardet *et al.*, 2003; Buchy *et al.*, 2005; Vincent *et al.*, 2011). Los plesiosaurios registrados en Egipto son referibles a Polycotylidae indet. (Stromer, 1935) y Elasmosauridae indet., ambos del Maastrichtiano (Werner y Bardet, 1996). El registro del Cretácico Superior de Arabia consiste en restos asignados a Elasmosauridae indet. (Kear, 2010).

Los registros provenientes de Japón incluyen el holotipo de *Futabasaurus suzukii*, un Elasmosauridae proveniente del Santoniano de Fukushima, y materiales referidos a Elasmosauridae indet. procedentes del Cenomaniano de Hokkaido (Sato *et al.*, 2006). Los restos de Polycotylidae hallados en Japón son más bien escasos, habiéndose registrado únicamente un ejemplar referible a Polycotylidae indet. en el Cenomaniano de Hokkaido (Sato y Storrs, 2000).

En China no hay registros de plesiosaurios en el Cretácico Superior, siendo *Bishanopliosaurus youngi* (Dong, 1980) y *Yuzhoupliosaurus chengjiangensis* (Zhang, 1985), ambos del Jurásico, los únicos el registros de plesiosaurios de ese país (Li Chun com. pers.).

1.3.2 América del Sur

1.3.2.1 Siglo XIX

El primer registro de plesiosaurios en América del Sur se debe a C. Gay, quién en 1848 nominó la especie *Plesiosaurus chilensis* Gay, 1848 (luego *Pliosaurus chilensis*) sobre la base de material postcraneano proveniente de las cercanías de Concepción (Chile), Formación Quiriquina (Maastrichtiano). La descripción del material

original parece haber sido realizada por Gervais pero el nombre *Plesiosaurus chilensis* fue creado por el propio Gay (Welles, 1962).

Posteriormente, Blake (1862) mencionó una vértebra caudal proveniente de San Vicente, cerca de Talcahuano, y Philippi (1887) recogió materiales dispersos correspondientes a vértebras, dientes y propodios también provenientes de la Formación Quiriquina. Al describirlos, este último hizo referencias a la presencia de centros vertebrales sin el arco neural, costillas o arcos hemales fusionados. Además, informó que uno de los propodios descritos pertenecía a un espécimen juvenil. Estas observaciones son las primeras realizadas en América del Sur sobre la edad ontogenética de un ejemplar. También en la contribución de 1887 Philippi identificó erróneamente dientes del condictio *Ischioriza chilensis* (Wetzel, 1930), refiriéndolos a *Plesiosaurus chilensis* (aunque admitió que no estaba seguro de la determinación y que le llamaban la atención la diferencias entre esos dientes y los de plesiosaurios europeos). Esta errónea identificación es entendible por la morfología singular de los dientes que estaba estudiando. Deeke (1896) hizo un sumario de los materiales chilenos y agregó la nueva especie *Cimoliasaurus andium*.

En 1891 Smith Woodward, describió los primeros restos de plesiosaurios en el Cretácico de Brasil. Pocos años después, en 1893, Ameghino describió dientes de plesiosaurios de la “formación Santacruceña” colectados en la Gobernación de Santa Cruz. A la fecha, estos materiales no han podido ser hallados y revisados, pero por la descripción que da Ameghino es probable que correspondan a Plesiosauria. Recientemente se han hallado en la misma zona, y posiblemente en los mismos niveles estratigráficos, material dentario asignable a Plesiosauria (O’Gorman y Varela, 2010).

1.3.2.2 Siglo XX-XXI

Durante el siglo XX el desarrollo de los estudios sobre plesiosaurios del Cretácico Superior de América del Sur fue lento y discontinuo. Sin embargo, en este periodo se realizaron importantes avances tanto en Chile como en Argentina.

Chile. F. Broili (1930) describió materiales colectados por el Dr. W. Wetzel en la costa de Arrecifes, cerca de San Vicente (Isla Quiriquina), Chile. Los materiales consistían en partes de una columna, miembro y parte de cinturas. Broili concluyó que el material correspondía a un mismo individuo, el cual fue según el mismo autor, “sepultado rápidamente”. La extremidad estaba en buen estado de preservación, pese a lo cual, debido seguramente a la gran semejanza entre los miembros anteriores y posteriores de algunos plesiosaurios, Broili no pudo identificar de cuál se trataba. El

mismo autor comparó estos materiales con *Pliosaurus chilensis* Gay, 1848 y *Cimoliasaurus andium*, Deeke, 1896 y los refirió a cf. *Cimoliasaurus* sp. Posteriormente, Casamiquela (1969) registró por primera vez el género *Aristonectes* en Chile. Un nuevo espécimen chileno de este género, proveniente de la Formación Quiriquina, con parte del cráneo varias vértebras cervicales fue estudiado por Suárez y Fritis (2002). Posteriormente, Otero *et al.* (2009) dieron a conocer por primera vez elasmosáuridos del Sur de Chile, Formación Dorotea (Maastrichtiano) y en 2010 Otero *et al.* registraron por primera vez material referible a *Mauisaurus* sp. en la Formación Quiriquina.

Argentina. Los registros en la Patagonia argentina provienen del norte (Río Negro), centro (Chubut) y del suroeste (Santa Cruz) (Fig. 1.3).

En 1941 Cabrera describió y nominó *Aristonectes parvidens*, una nueva especie de plesiosaurio del Cretácico Superior de Chubut. Es interesante destacar que, a diferencia de lo ocurrido en otras partes del mundo en donde en las últimas décadas del siglo XIX y las primeras del XX se produjo la descripción de muchas especies que luego han sido consideradas *nomen dubium* (Welles, 1952, 1962), en Argentina este proceso inicial de nominación de especies fue diferente. Luego del trabajo de Ameghino (1893) se abandonaron los estudios sobre plesiosaurios, reiniciándose recién en la década del 40. Mientras que en Chile entre 1848 y 1955 se nominaron cuatro especies (todas actualmente consideradas *nomen dubium*; R.A. Otero *com. pers.*, 2011) en la Argentina sólo se nominaron dos especies en el mismo periodo (*Polyptychodon patagonicus* Ameghino, 1893 y *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941), siendo únicamente *Polyptychodon patagonicus* considerado un.

En 1985 Gasparini y Goñi describieron un ejemplar proveniente de la Formación Allen (Campaniano superior–Maastrichtiano inferior) de Lago Pellegrini y lo asignaron a una nueva especie de Polycotylidae “*Trinacromerum lafquenianum*”. Posteriormente, como consecuencia del hallazgo de dos ejemplares similares y más completos se modificó la asignación del holotipo de *T. lafquenianum* refiriendo los tres ejemplares a Elasmosauridae indet. (Gasparini y Salgado, 2000). En 1990 Gasparini y Spalletti dieron a conocer una nueva especie de cocodrilo Dyrosauridae al que denominaron *Sulcusuchus erraini* sobre la base de un fragmento de mandíbula hallado en el Campaniano superior–Maastrichtiano inferior de los niveles inferiores de la Formación Coli Toro (actualmente considerados como parte de la Formación Los Alamitos), provincia de Río Negro. Posteriormente, materiales más completos referibles a *Sulcusuchus erraini* hallados en la asociación de facies media de la Formación La

Colonia, permitieron reconocer que se trataba de un Polycotylidae (Gasparini y de la Fuente, 2000).

En 2003 se describieron nuevos materiales correspondiente a Elasmosauridae provenientes del Maastrichtiano superior de la Formación Jagüel, hallados en la zona del Salitral de Santa Rosa, provincia de Río Negro, asignándoselos cf. *Mauisaurus* y a la nueva especie, *Tuarangisaurus? cabazai* Gasparini, Salgado y Casadío, 2003b. En la misma localidad pero provenientes de la Formación Allen (Campaniano superior–Maastrichtiano inferior) se hallaron restos referibles a Polycotylidae (Salgado *et al.*, 2007b). Otros materiales fragmentarios han sido registrados en la Formación Allen, los cuales son relevantes a la hora de discutir el ambiente de depositación de dicha formación, hacer correlaciones y realizar inferencias sobre estadios ontogenéticos de los individuos (Martinelli y Forasiepi, 2004; O'Gorman *et al.*, 2011).

En 2010 O'Gorman y Varela describen nuevos materiales referibles a Elasmosauridae y Plesiosauria indet. provenientes de la Formación Mata Amarilla, posiblemente de los mismos niveles en los que Carlos Ameghino colectó los materiales referidos a *Polyptychodon patagonicus*, actualmente considerado un *nomen dubium* (O'Gorman y Varela, 2010).

En 2011 nuevos hallazgos provenientes de la Formación La Colonia (Chubut) confirmaron la presencia de elasmosáuridos en esta unidad, la que había sido mencionada por Gasparini y de la Fuente (2000) y Gasparini *et al.* (2001); estos nuevos materiales permitieron ampliar el conocimiento sobre la morfología y paleobiología de los elasmosáuridos patagónicos y complementar los resultados del estudio de Cerda y Salgado (2008) sobre diversos aspectos de los gastrolitos de plesiosaurios (O'Gorman *et al.*, 2012c).

Fuera del ámbito patagónico pero en el mismo contexto estratigráfico es importante destacar el hallazgo de vértebras y dientes aislados en las localidades de Ranquil-Có y Calmu-Co, en Mendoza, provenientes de la Formación Loncoche (González Riga, 1999; Previtera y González Riga, 2008).

1.3.3 Península Antártica

Todos los restos de plesiosaurios de Antártida hallados hasta la fecha provienen del Cretácico Superior del Archipiélago James Ross (Figs 1.4; 1.5). Es de destacar que, llamativamente, no se recolectaron materiales de plesiosaurios en las expediciones antárticas realizadas durante la primera mitad del siglo XX (Gasparini y Reguero, 2007). El primer material referido a este clado fue descubierto en la década del 70, por investigadores argentinos, en las localidades de Cabo Lamb (Isla Vega) y

Cabo Morro, (Isla James Ross) (Fig.1.5) y dado a conocer por del Valle *et al.* (1977). A mediados de los 80's Gasparini y colaboradores describieron un nuevo material más completo referible a Elasmosauridae proveniente de la Isla Marambio (*Seymour*) (Fig. 1.5) colectado en la Formación López de Bertodano (Gasparini *et al.*, 1984). En ninguno de los dos casos se llegó a una determinación genérica debido a la falta de material diagnóstico. Posteriormente, en 1989, se dio a conocer el hallazgo de un cráneo en la Isla Marambio (*Seymour*) que corresponde al holotipo de *Morturneria* (originalmente *Turneria*) asignado originalmente a la Familia Cryptoclididae (Chatterjee y Small, 1989). Posteriormente se ha considerado a esta forma como un sinónimo *junior* de *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 (Gasparini *et al.*, 2003a). Por último, en 2008 se reportó por primera vez la presencia de la Familia Polycotylidae sobre la base de una cintura pélvica hallada en la Isla James Ross proveniente de niveles de la Formación Santa Marta, de edad coniaciana (D'angelo *et al.*, 2008) o santoniana (Olivero y Medina, 2000). En 2010, O'Gorman *et al.* dieron a conocer un nuevo registro de *Aristonectes* en el Miembro Sandwich Bluff de la Formación López de Bertodano (Isla Vega). En 2011 Kellner *et al.* describieron material referido a Plesiosauria indet. proveniente de los niveles inferiores (Santoniano) de la Formación Santa Marta. O'Gorman (2012) reportó por primera vez elasmosáuridos en niveles del Campaniano inferior de la Formación Santa Marta (Isla James Ross) (Fig. 1.5).

Además de los trabajos sistemáticos, los plesiosaurios antárticos y patagónicos han sido estudiados bajo otros enfoques, como el de la paleohistología de (Gasparini y Salgado, 2000; Fostowicz-Frelik y Gaździcki, 2001; Salgado *et al.*, 2007^a, y, el análisis de gastrolitos y tafonómicos (Cerdeña y Salgado, 2008; Shimada *et al.*, 2010; O'Gorman *et al.*, 2012b).

1.4 Antecedentes de la sistemática del clado Plesiosauria

1.4.1 Siglo XIX

El primer género de Plesiosauria en ser descrito es *Plesiosaurus*, cuyo nombre fue seleccionado para expresar su proximidad al Orden “Lacerta” debido a la semejanza observada por De la Beche y Conybeare (1821). Estos autores describieron el nuevo género como correspondiente a un animal “intermedio entre” o “que conecta a” cocodrilos e ictiosaurios.

“Plesiosaurus approaches much more nearly to the crocodile, forming in its whole structure, a link between it and the Ichthyosaurus.”

(De la Beche y Conybeare, 1821: 562)

Ésta es la primera aproximación sobre las relaciones de los plesiosaurios con otros grupos, en este caso, se los consideró como intermedios entre cocodrilos e ictiosaurios, aunque es interesante destacar que esto se realizó fuera de todo contexto evolutivo.

“as it were a transition between different races, and adds new links to the connected chain of organized beings.”

(De la Beche y Conybeare, 1821: 560)

En el mismo trabajo nominó “*Enalio-Sauri*” al grupo que incluye a *Ichthyosaurus* y *Plesiosaurus*. Es entonces “*Enalio-Sauri*” el primer nombre aplicado a un grupo supragenérico dentro del cual se incluye el género *Plesiosaurus*.

En 1835 de Blainville definió el Orden Plesiosauria; sin embargo, Owen continuó utilizando el término “*Enaliosauria*” para el grupo compuesto por ictiosaurios y plesiosaurios, aunque adoptando los términos *Ichthyosauri* y *Plesiosauri* como subdivisiones del mismo. (En 1840 Owen incluirá a los notosaurios dentro de *Plesiosauri*).

Posteriormente, Owen descartó el término “*Enaliosauria*” creando *Ichthyopterygia* y *Sauropterygia* para agrupar a los ictiosaurios y plesiosaurios respectivamente. Esta historia compleja, que incluye la desaparición del término “*Enaliosauria*”, ha generado controversia sobre la nomenclatura de los grupos en cuestión (Boulenger, 1917).

Welles (1943) aceptó el Orden *Sauropterygia* agrupando en él a los Subórdenes Placodontia, Nothosauria, Pistosauria y Plesiosauria. En trabajos recientes se ha adoptado el nombre de *Sauropterygia* para el clado que incluye a *Pachypleurosauria*, Placodontia, Nothosauria y Plesiosauria; a este último se le asigna actualmente la categoría de Orden (Bardet *et al.*, 1999; O’Keefe, 2001a). Ésta es la nomenclatura que adoptamos en esta Tesis. Sin embargo cabe destacar que la tendencia que se impone es no asignar categorías linneanas, en parte debido a la dificultad de ajustar estas a la topologías de los cladogramas (Druckenmiller y Russell, 2008a; Ketchum y Benson, 2010, 2011).

A continuación se hace un breve resumen de los sistemas clasificatorios propuestos hasta mediados del siglo XX poniendo énfasis en los caracteres utilizados en cada uno.

En la clasificación del Orden Plesiosauria Owen (1840) consideró caracteres de las vértebras, cinturas, y miembros. Entendió que el cambio en la longitud del cuello

había sido el más significativo en la historia del grupo. En 1865 Owen correlacionó la presencia de grandes “caninos”, dientes hipertrofiados, con el cuello corto y el aumento del tamaño del cráneo, reconociendo posteriormente la importancia de la longitud relativa de las vértebras cervicales en la clasificación.

A lo largo de los siguientes 50 años, las sucesivas clasificaciones propuestas se han basado en la longitud del cuello, el número de cabezas de las costillas, y en caracteres de las cinturas (Seeley, 1874b, 1892; Cope, 1887; Lydekker, 1889; Watson, 1924).

1.4.2 Segunda mitad del siglo XX -siglo XXI

En 1940 T. E. White realizó las diagnósicos de las nueve familias reconocidas hasta ese momento. Según opinó, los caracteres más utilizados hasta ese momento, número de cabezas de las costillas y longitud relativa del cuello, no eran útiles para trazar la historia filogenética del grupo. White señaló que las formas de cuello largo y corto pudieron haber surgido más de una vez en una historia evolutiva tan extensa, hipótesis aceptada actualmente, y que el número de cabezas de las costillas podía ser incluso un carácter con variación ontogenética. Por este motivo, White utilizó en su clasificación (y en la tabla dicotómica adjunta) caracteres provenientes de la cintura pectoral. Cabe destacar que su trabajo se enfocó en el rango de familia. Su interpretación sobre la historia filogenética se basó en una radiación temprana de las familias desde el Triásico Superior, siendo los Polycotylidae el único gran grupo en surgir luego del Jurásico Superior.

S.P. Welles (1943) realizó una revisión de las formas del Cretácico Superior de Estados Unidos y formalizó los nombres Pliosauroida y Plesiosauroida para designar a los grupos de cuello corto y cuello largo respectivamente, los cuales además tienen otras características que los diferencian (Tabla 1.1).

Esta dicotomía se mantuvo como base de la sistemática por encima de la categoría de familia durante la mayor parte de la segunda mitad del siglo XX (Welles, 1952, 1962; Persson, 1963; Brown, 1981, 1993; Brown y Cruickshank, 1994).

Tabla 1.1. Lista los caracteres que diferencian las superfamilias Plesiosauroidea y Pliosauroida según la clasificación clásica (O'Keefe, 2001a, modificado de Brown, 1981).

	Plesiosauroidea	Pliosauroida
Cráneo	Cráneo relat. Pequeño	Cráneo relat. grande
Número de vértebras cervicales	28-32 o mayor	Reducido: <28
Centro vertebral cervical	Tan larga como alta o igual	Más alta que larga
Miembro anterior	Mas largo que el posterior	Mas corto que el posterior
Escápula	Relativamente larga	Relativamente corta
Isquion	Relativamente corta	Relativamente larga

Carpenter (1996) destacó que hay una serie de caracteres que comparten las familias Elasmosauridae y Polycotylidae y que además, dentro de las formas de cuello corto de América del Norte hay dos tipos de estructura del paladar. En una de éstas el pterigoides se pliega bajo el basicráneo mientras que en la otra lo cubre ventralmente, desarrollando una forma de placa en su parte posterior. La primera condición se da en *Brachauchenius* y en los pliosaurios jurásicos (*Peloneustes*, *Liopleurodon*) y la otra se observa en *Trinacromerum*, *Dolichorhynchops* y los elasmosáuridos. De lo anterior Carpenter (1996) concluye que los Elasmosauridae eran el grupo más cercano al clado *Trinacromerum* + *Dolichorhynchops* y que, por lo tanto, Pliosauroida era, según la definición tradicional, un grupo polifilético. Es de destacar que esta hipótesis ya había sido formulada por Williston en 1907, pero no había sido aceptada por subsecuentes autores. O'Keefe (2001a, 2004a) y Ketchum y Benson (2010, 2011) obtuvieron resultados congruentes con esta hipótesis. Por otro lado, la hipótesis del origen múltiple de los plesiosauromorfos ha sido desafiada recientemente por Druckenmiller y Russell (2008).

Sin embargo, en el contexto de otro tipo de análisis (morfofuncionales, ecológicos, etc.), es útil utilizar los conceptos “plesiosauromorfo” y “pliosauromorfo”, los cuales comprenden a los dos morfotipos que corresponden a los grupos Plesiosauroidea y Pliosauroida de las clasificaciones tradicionales (O'Keefe, 2001a, 2002). Por lo tanto, según la hipótesis de Carpenter (1996), el morfotipo “pliosauromorfo” habría evolucionado en dos (Carpenter, 1997) o tres (O'Keefe, 2001a, b) oportunidades dentro del clado Plesiosauria.

1.5 Paleobiología

Si bien los estudios sistemáticos han sido predominantes, también se han hecho grandes esfuerzos por entender otros aspectos de la biología y evolución de los Plesiosauria. En este sentido se han realizado extensos análisis biomecánicos y de morfología funcional (Storrs, 1993; O'Keefe y Carrano, 2005; Massare, 1988), paleoecológicos (Taylor, 1993), paleohistológicos (Wiffen *et al.*, 1995; Fostowicz-Frelik y Gazdziki, 2001; Salgado *et al.*, 2007a), de biología evolutiva (O'Keefe *et al.*, 1999; O'Keefe, 2002; Benson *et al.* 2012), paleobiogeográficos (Rieppel, 1999; O'Keefe y Hiller, 2006; Kubo *et al.*, 2012), ontogenéticos (Wiffen, *et al.*, 1995; Salgado *et al.*, 2007a; Fostowicz-Frelik y Gazdzicki, 2001; O'Gorman *et al.* 2012a; Benson *et al.*, 2012), e incluso han sido utilizados como ejemplos de aplicación de metodologías de reconstrucción filogenética (O'Keefe *et al.*, 1999). Cabe destacar la dificultad que conllevan estos análisis, dada la ausencia de formas vivientes (o cercanamente emparentadas) o análogos adecuados.

Las adaptaciones a la vida acuática observadas en los plesiosaurios han suscitado el interrogante sobre su forma de locomoción, especialmente sobre los movimientos realizados durante la natación. Si bien existen ejemplos actuales de tetrápodos secundariamente adaptados a la vida marina que utilizan sus extremidades para propulsarse, sólo en el caso de los plesiosaurios y las tortugas marinas se da la utilización de los miembros anteriores y posteriores (Storrs, 1993; O'Keefe y Carrano, 2005). Los modelos de natación discutidos son básicamente dos: vuelo acuático (*underwater flying*), el cual ha sido postulado muchas veces a lo largo de los años (De la Beche y Conybeare, 1824; Williston, 1903, 1906, 1908; O'Keefe y Carrano, 2005), y remado (*rowing*), la hipótesis más aceptada durante el siglo XX (Romer, 1956). Ambos tipos de locomoción requieren diferentes movimientos y diferente estructura de las aletas (Robinson, 1975; Tarsitano y Riess, 1982; O'Keefe y Carrano, 2005). En el caso del remado (*rowing*), el movimiento se produce únicamente en el plano horizontal y está compuesto por un movimiento activo y otro de recuperación (Taylor, 1981). Por otro lado, el movimiento de vuelo acuático es más complejo, como así también lo son las fuerzas que produce. Además, un miembro adaptado a este tipo de movimiento presenta una sección hidrodinámica que genera una fuerza de empuje perpendicular al plano del miembro. Por lo tanto, para generar un empuje neto hacia adelante el miembro debe moverse en el plano vertical, siendo ambos movimientos activos y generando entre ambos una fuerza neta dirigida hacia adelante (Taylor, 1981).

Tarsitano y Riess (1982) plantearon numerosas objeciones a los modelos de *underwater flying*. Para estos autores la morfología de las cinturas y los miembros no

apoyan el modelo de vuelo acuático. Por otra parte, varias de las evidencias citadas en favor de los modelos mencionados, tales como las siluetas de aletas preservadas, la reconstrucción muscular y la supuesta capacidad de las aletas de moverse hacia la zona dorsal.

Asimismo se han realizado estimaciones de la velocidad de natación de varios grupos de reptiles marinos del Cretácico mediante la modelización matemática. En el análisis realizado por Massare (1988), la velocidad de natación se ha estimado para Pliosauromorfos y Plesiosauromorfos: comparando formas de igual tamaño, ambos morfotipos resultan ser más lentos que los ictiosaurios de tamaño semejante, pero más rápidos que los mosasaurios y cocodrilos más grandes. Aunque los primeros parecen haber sido más rápidos, ninguno superaría la velocidad de un odontoceto actual (Massare, 1988).

O'Keefe y Carrano (2005) calcularon el *aspect ratio* de las aletas de varios plesiosaurios descubriendo que esta relación es mayor en el caso de los plesiosauromorfos con respecto a lo que ocurre en pliosauromorfos. Esto indicaría que los pliosauriformes tenían una mayor eficiencia en la persecución (maniobrabilidad) pero menor en la natación sostenida.

Por otro lado, el rol biológico de los gastrolitos registrados en plesiosaurios es otra interesante pregunta relacionada con la paleobiología de estos animales (ver Taylor, 1993 y Wings, 2004). Varios análisis han demostrado que el solo peso de los gastrolitos no es suficiente para cambiar la flotabilidad de manera apreciable, por ello varios autores han descartado esta función (Cicimurri y Everhart, 2000; Henderson, 2006; Schmeisser y Gillette, 2009; O'Gorman *et al.*, 2012b). Por otro lado, es sabido que la presencia de gastrolitos no es requerida con fines digestivos en las especies carnívoras actuales (Cott, 1961). En definitiva, la pregunta sobre la función de los gastrolitos permanece sin una respuesta satisfactoria.

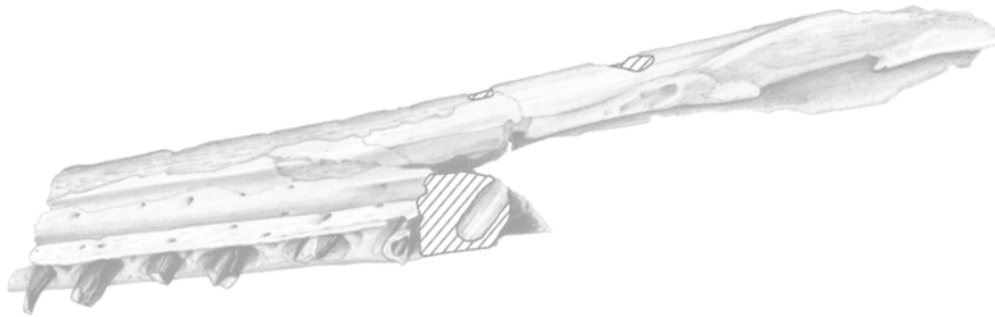
También se han realizado avances en la comprensión del aparato sensitivo de los plesiosaurios. La dorsalización de la narina externa en plesiosaurios ha sido relacionada con la respiración en el medio acuático. Sin embargo, Cruickshank *et al.* (1991) plantearon que la dorsalización de la narina puede ser una adaptación a la olfacción subácuea. Según estos autores, durante la natación, el agua ingresaba por la boca debido a la presión producida por el movimiento y parte ingresaba por la narina interna, atravesando las coanas y saliendo por la narina externa. El sistema es más eficiente si la narina externa es posterior a la narina interna. Además de la presión del agua en la cavidad bucal producida durante el nado, se le agrega la presión negativa producida en la región dorsal de la cabeza por la convexidad del flujo que ésta

produce. En el caso de *Rhomaleosaurus megacephalus* (Jurásico) existen incluso unos rebordes sobre el paladar que se desarrollan desde el diastema del premaxilar-maxilar y hasta la narina interna, dirigiendo el flujo de agua hacia ésta (Cruickshank, *et al.*, 1991). Sin embargo, luego de casi 200 años de estudios, algunos temas anatómicos básicos siguen sin resolverse. Por ejemplo, Buchy *et al.* (2006) plantearon la discusión sobre la posición de las narinas internas y su posible homología con las vacuidades interptergoideas posteriores mediante el análisis estructural de los cráneos. Si bien este debate está abierto pone en evidencia el estado de fluctuación del conocimiento de la anatomía de los plesiosarios.

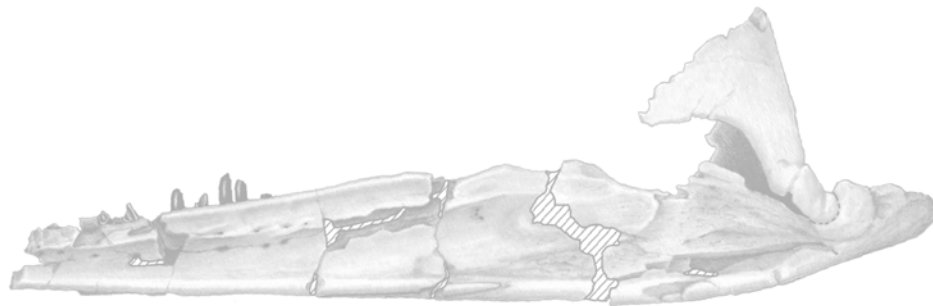
1.6 Características del registro

En los últimos años las revisiones de las colecciones clásicas y las nuevas colectas han promovido una serie de revisiones sistemáticas y análisis filogenéticos a gran escala (Noé, 2001; O'Keefe, 2001, 2004a, 2004b, 2008; Druckenmiller, 2006). El foco de estos trabajos ha sido la descripción y redesccripción de los materiales craneanos y su inclusión en un contexto filogenético. Sin embargo, el análisis del material postcraneano ha sido abordado en menor medida debido a las dificultades que conlleva y a la dificultad de abordar un estudio filogenético basándose en postcráneos.

La revisión de Persson (1963) permite evaluar la importancia relativa del registro de material craneano en relación al postcraneano. Este autor detalla los registros del clado Plesiosauria a nivel mundial hasta ese momento. En la lista se detallan 320 especímenes, más de un tercio de los cuales están representados por vértebras o centros vertebrales. Si consideramos sólo los materiales del Cretácico Superior la proporción de material representado sólo por vértebras es aproximadamente la misma. Sin embargo debido a la dificultad de asociar material postcraneano y craneano, principal fuente de información sistemática, la mayoría de los materiales postcraneanos ha recibido poca atención.



2. OBJETIVOS



2 OBJETIVOS

2.1 Generales

Conocer la diversidad de los plesiosaurios del Cretácico Tardío de Patagonia e islas del noreste de la Península Antártica y sus relaciones con otros del surgondwana.

2.2 Particulares

1. Estudio anatómico detallado de especímenes que han sido asignados taxonómicamente a un determinado género y/o especie (e.g. holotipo de *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941; holotipo de *Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, 1990; ejemplares referidos a *Tuarangisaurus cabazai* Gasparini, Salgado y Casadío, 2003b) y cf. *Mauisaurus* Hector, 1874.
2. Estudio anatómico detallado de todos los ejemplares de plesiosaurios del Cretácico Tardío Patagonia y especialmente de la Península Antártica, por ser estos los menos conocidos.
3. Estudio de la diversidad anatómica de las vértebras cervicales de los elasmosáuridos y los policotílidos.
4. Determinación de diferencias entre los miembros anteriores y posteriores en un mismo espécimen, y en ejemplares del mismo taxón pero en distintas etapas de la ontogenia.
5. Estimación de número de vértebras cervicales en ejemplares incompletos.
6. Estimación de longitud total.
7. Determinación de los taxones y formulación de hipótesis filogenéticas.
8. Análisis de gastrolitos; funciones gástricas o de lastre.
9. Formulación de hipótesis de distribución geográfica.

2.3 Hipótesis

2.3.1 Sistemáticas (Objetivos 1-7)

2.3.1.1 *Aristonectes parvidens* es un Elasmosauridae (Gasparini *et al.*, 2003a).

2.3.1.2 *Aristonectes* y *Morturneria* son sinónimos (Gasparini *et al.*, 2003a).

2.3.1.3 *Tuarangisaurus cabazai* Gasparini, Salgado y Casadío, 2003b es un taxón válido de Elasmosauridae (Gasparini *et al.*, 2003b).

2.3.1.4 cf. *Mauisaurus* sp. está presente entre los elasmosáuridos del norte de Patagonia (Gasparini, Salgado y Casadío, 2003b).

2.3.1.5 Los especímenes patagónicos referidos a cf. *Mauisaurus* sp. sólo pueden ser referidos a Elasmosauridae gen. et sp. indet. (Gasparini, Salgado y Parras, 2007).

2.3.1.6 *Mauisaurus* sp. está presente en sedimentitas del Campaniano-Maastrichtiano de la Península Antártica (Hiller *et al.*, 2005).

2.3.1.7 Los ejemplares de elasmosáuridos de la Formación Allen deben ser referidos a Elasmosauridae indet. (Gasparini y Salgado 2000).

2.3.1.8 *Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, 1990 es un Polycotylidae (Gasparini y de la Fuente, 2000).

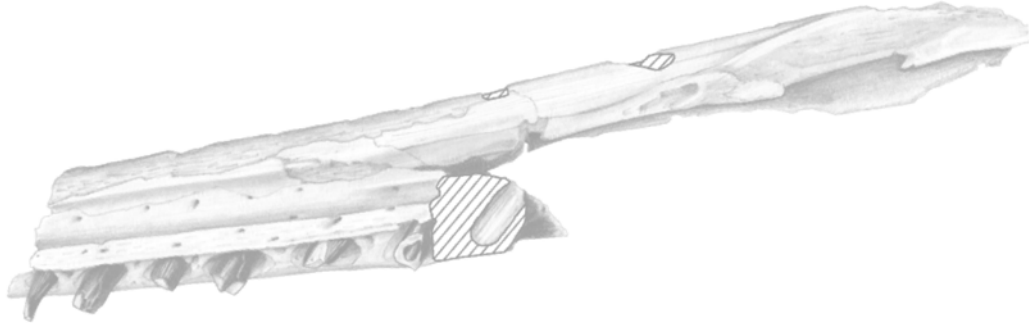
2.3.2 *Paleobiológicas* (Objetivo 8)

2.3.1. Los gastrolitos de los plesiosaurios presentan características de su superficie y geometría similares a las de otros tetrápodos (dinosaurios, cocodrilos) (Wings, 2004).

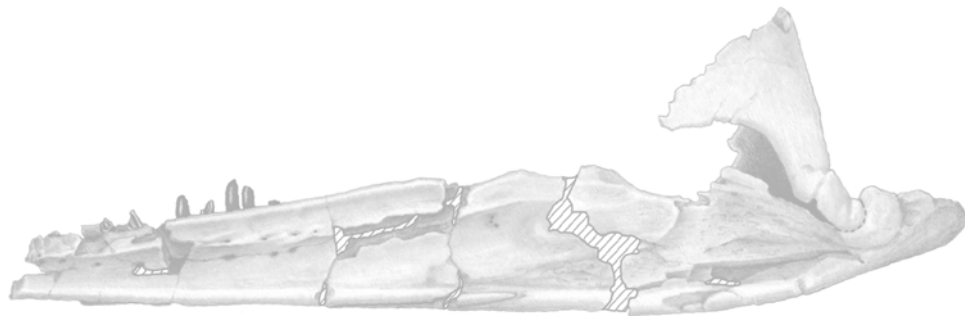
2.3.2 Los gastrolitos tenían como función modificar el balance hidrostático (Taylor, 1993).

2.3.3 *Paleobiogeográficas* (Objetivo 9)

2.3.3.1 Algunos elasmosáuridos presentes en Patagonia y la Península Antártica tuvieron una distribución restringida al sur de Gondwana (Gasparini *et al.*, 2003a,b).



3. MARCO GEOGRÁFICO, ESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL DE LOS MATERIALES ESTUDIADOS



3 MARCO GEOGRÁFICO, ESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL DE LOS MATERIALES ESTUDIADOS

3.1 Introducción

Los ejemplares descritos en esta Tesis corresponden al Cretácico Superior y fueron colectados en la Patagonia Argentina (Fig. 1.3) y las Islas del noreste de la Península Antártica (Figs 1. 4-5). En reiteradas oportunidades se han descrito materiales referibles a Plesiosauria provenientes de diferentes unidades estratigráficas de Patagonia y Antártida en un marco estratigráfico no siempre adecuado. Sin embargo, en las últimas décadas se han efectuado avances significativos en los estudios estratigráficos de Patagonia y Antártida que conviene incorporar a la discusión. Por estos motivos, paralelamente al estudio de los plesiosaurios se realizó una síntesis de los conocimientos sobre la estratigrafía de las unidades portadoras. Además de las cuestiones relativas a la proveniencia estratigráfica de los ejemplares, es relevante la información sobre el paleoambiente de deposición para discutir cuestiones relativas a la paleobiología. Por estos motivos se realiza un extenso resumen de las características de las formaciones portadoras de los ejemplares estudiado en esta Tesis.

3.2 Cuenca Austral

La Cuenca Austral, también conocida como Cuenca de Magallanes (Fig. 3.1), se ubica sobre el extremo suroccidental de la placa Sudamericana y su límite meridional lo constituye la placa de Scotia, cubriendo el extremo meridional de los territorios argentino y chileno. Se extiende en dirección N-S, su borde oriental deposicional es paralelo al río Chico y se extiende hacia el mar en la “Dorsal de Río Chico” o “Arco Dungeness”. Su borde occidental, tectónico, lo constituyen los andes Patagónico-Fueguinos (Arbe, 1989, 2002; Biddle *et al.*, 1986).

3.2.1 Formación Mata Amarilla

Los “Estratos de Mata Amarilla” (Feruglio, en Fossa Mancini *et al.*, 1938) o Formación Mata Amarilla (Bianchi, 1967; Leanza, 1972; Russo y Flores, 1972), se corresponden con lo que Ameghino (1906) denominó “Sehuenense”.

Estratigrafía. La Formación Mata Amarilla se dispone por encima de la Formación Piedra Clavada en un contacto transicional, y es cubierta por la Formación La Anita

(Varela y Poiré, 2008). El perfil tipo de la Formación Mata Amarilla se encuentra en la margen sur del río Chalia o Shehuen, unos 23 km al este de la población de Tres Lagos, en los alrededores de la Ea. Mata Amarilla (Ea. La Soriana). La Fm. Mata Amarilla alcanza espesores del orden de los 350 metros y está constituida por limolitas y arcillitas grises y negruzcas, que alternan con delgados bancos de areniscas blanquecinas y gris amarillentas, finas y medianas, depositadas en ambientes litorales y continentales (Russo y Flores, 1972; Russo *et al.*, 1980; Arbe, 1989, 2002; Poiré *et al.*, 2004; Varela y Poiré, 2008).

Ambiente de depositación. En líneas generales la Fm. Mata Amarilla está conformada por tres secciones, una inferior de carácter litoral, una media continental y una superior que varía de litoral a continental dependiendo de la ubicación dentro del área de estudio (Varela, 2009).

En el perfil tipo de Ea. Mata Amarilla (MAT) la sección inferior aflora sólo 5 metros y se encuentra caracterizada por la intercalación de pelitas grises oscuras a negras y areniscas blanquecinas de grano fino. Las estructuras sedimentarias dominantes son laminación, óndulas y laminación de tipo flaser. La geometría es tabular y posee desde unos pocos centímetros hasta metros de espesor. Las bases y los techos son horizontales y netos a transicionales. Sobre la base del análisis de Boyd *et al.* (2006), esta unidad fue interpretada como depósitos de centro de estuario o de *lagoon*. Por otra parte, la sección inferior de la Fm. Mata Amarilla en el perfil de Ea. La Blanca (LB), está caracterizada por una sucesión grano y estratocreciente, la cual posee heterolíticos laminados en la base pasando a barras arenosas, y que culmina en barras gravosas. Esta sección fue interpretada como una progradación desde facies de centro de estuario a facies más someras, sobre la que progresa un *bayhead* delta (Varela, 2009).

Edad. La Formación Mata Amarilla se depositó durante el Cretácico Tardío temprano. Dataciones absolutas realizadas sobre su sección media de esta han arrojado una edad cenomaniana media (Poiré *et al.*, 2007, Varela y Poiré, 2008, Varela *et al.*, 2008; Varela *et al.*, 2012).

Flora y fauna. La Fm. Mata Amarilla en su sección inferior, es portadora de *Exogyra guaranítica*, *Ostrea guaranítica*, *Trigonia aliformis*, *Corbula sehuena* y *Potamides (Pirenella) patagoniensis*. (Ihering, 1907; Wilckens, 1907; Bonarelli y Nágera, 1921; Feruglio, 1936, 1938). Es muy importante también la riqueza en fósiles de vertebrados litorales y continentales descripta por Goin *et al.* (2002) y Cione *et al.* (2007), entre los que se destacan peces pulmonados, anfibios y tortugas. A su vez, dicha formación en su sección media y superior posee abundantes restos de dinosaurios, tanto terópodos

como saurópodos (Lacovara *et al.*, 2004; Novas *et al.*, 2004a, 2004b, 2005, 2008). En 2010 O'Gorman y Varela dieron a conocer restos de plesiosaurios provenientes de los niveles inferiores de la Fm. Mata Amarilla. Los mismos serán descritos en las secciones 6.1.4 y 6.3.1. La Fm. Mata Amarilla presenta niveles carbonosos con abundante flora de *Laucophyllum* sp. y *Araliaephyllum* sp. y algas de *Botryococcus* sp., *Palambages* sp. y *Chizosporis reticulata* (Arrondo, 1983). Recientemente, Iglesias *et al.* (2007) describieron una abundante y muy diversa taoflora de angiospermas alojadas en dos niveles plantíferos.

3.3 Cuenca Neuquina

La pila sedimentaria depositada en la Cuenca Neuquina está compuesta por 7000 metros que corresponden a la sedimentación en ambientes marinos y continentales. Los afloramientos se distribuyen en las provincias de Neuquén, Mendoza, La Pampa y Río Negro (Fig. 3.2) (Page *et al.*, 1999).

Previamente a la ingresión atlántica la Cuenca Neuquina estaba limitada al noreste por el sistema de la Sierra Pintada y al suroeste por el macizo de Somún Curá. La evolución de la Cuenca Neuquina se inició como consecuencia del colapso extensional de un orógeno de edad paleozoica superior, y fue posteriormente controlada por el desarrollo del arco magmático andino y una tectónica compleja que provocó fenómenos de inversión local en diversas áreas desde el Jurásico (Vergani *et al.*, 1995; Franzese y Spalletti, 2001).

Las primeras ingresiones marinas que ocuparon la Cuenca Neuquina se produjeron desde el Pacífico. Posteriormente, los movimientos huantráquicos ocurridos durante el Campaniano temprano generaron una pendiente hacia el este; así, las ingresiones marinas post-campanianas en Patagonia fueron todas de origen atlántico (Page *et al.*, 1999). La extensión de los depósitos generados por la primera ingresión atlántica cubren la Cuenca Neuquina en sus límites clásicos y se extiende por todo el norte de Patagonia cubriendo un área que se denominara Plataforma Marina Nordpatagónica (Spalletti y Franzese, 2007) (Fig. 3.2).

Digregorio y Uliana (1975) denominaron Grupo Malargüe a los depósitos de esta ingresión ubicados en Neuquén, el sur de La Pampa y el norte de Río Negro. Este grupo está compuesto por las formaciones Allen, Jagüel, Roca y El Carrizo, esta última de importancia local en los alrededores de la localidad de General Roca, en Río Negro.

Brevemente, la secuencia del Grupo Malargüe consiste en depósitos fluviales, lagunares y de marismas con evaporitas hacia el techo que corresponden a la

Formación Allen; le suceden los depósitos marinos de la Formación Jagüel, los marinos someros de la Formación Roca y por último los bancos rojos y evaporitas de la Formación El Carrizo (Andreis *et al.*, 1974; Barrio, 1990; Page *et al.*, 1999). Es importante destacar que el límite Cretácico-Paleógeno ha sido ubicado dentro de la Formación Jagüel en la zona de Jagüel de los Rosauros y el área del Salitral de Santa Rosa (Bertels, 1969, 1980; Concheyro *et al.*, 2002; Gasparini *et al.*, 2003b).

3.3.1 Formación Loncoche

Si bien no se describen en esta Tesis material proveniente de la Formación Loncoche es necesario realizar un breve comentario sobre esta unidad debido a que ha aportado registros de plesiosaurios del Cretácico Superior (aunque no en el ámbito estrictamente patagónico). Asimismo, la Fm. Loncoche es correlacionable lateralmente con la Fm. Allen, la que sí ha aportado varios de los ejemplares tratados en esta Tesis.

Groeber (1946) fue el primero en aplicar el nombre “Loncoche” a estratos correlacionables con la Fm. Allen. La Fm. Loncoche fue descripta originalmente como formada por 100 metros de areniscas, pelitas y tobas, pero hay que tener en cuenta que el espesor puede ser mucho mayor y llegar hasta los 200 metros (Parras *et al.*, 1998).

Estratigrafía. Parras *et al.* (1998) dividen la sección de la Fm. Loncoche en la zona de Malargüe en dos secuencias depositacionales denominadas I y II. Dichas secuencias depositacionales presentan un espesor aproximado de 100 metros cada una. La secuencia I está formada por limoarcillitas masivas o finamente laminadas, con intercalaciones de areniscas calcáreas finas a medias, masivas, laminadas, o con estratificación entrecruzada en artesa y delgados bancos de packstones y grainstones masivos con estratificación planar, con contactos netos u ondulados.

Ambiente de depositación. Los análisis paleoambientales indican que la Fm. Loncoche se depositó en un ambiente con predominio de agua dulce Bertels (1969) infirió un ambiente deltaico para la secuencia mientras que Ramos (1981) propuso uno lacustre. Parras *et al.* (1998) infirieron para la Fm. Loncoche un ambiente deltaico con influencia fluvial preponderante y algunos episodios lacustres. Además, en el tope se observan depósitos de tipo supramareal y evaporitas (Previtera y González Riga, 2008).

Fauna. En la Fm. Loncoche se han registrado moluscos asignados a *Hydrobia* sp.; *Potamides?* sp.; *Paleanculosa bullia*; *Diplodon* spp. y *Cyanocyclas?* sp. Todos estos taxones son característicos de agua dulce o salobre y habrían habitado ambientes lacustres, fluviales o deltaicos. Desde las primeras exploraciones realizadas a estos depósitos se han hallado materiales de vertebrados. Por ejemplo Wichmann (1927)

Menciona por ejemplo, para Arroyo Calmu-Co, “restos de cocodrilos”. Groeber (1946) en su definición del “Loncochense” incluye, además de los citados géneros de moluscos, abundancia, además de los géneros de moluscos, de placas de tortugas, dientes de *Ceratodus* y cocodrilos. González Riga (1999) y Previtera y González Riga (2008) citan para la Fm. Loncoche rajiformes, teleosteos, *Ceratodus*, anuros, tortugas, ofidios, dinosaurios y plesiosaurios. Del estudio de nuevos materiales colectados durante el desarrollo de esta Tesis, se interpreta que los dientes tradicionalmente asignados a cocodrilos (Wichmann, 1927, Gasparini, 1981) corresponden en realidad a plesiosaurios. Este punto se discute en el capítulo 6.3.1.

Edad. La Fm. Loncoche se depositó en el intervalo Campaniano tardío- Maastrichtiano temprano (Barrio, 1990; Parras *et al.*, 1998), siendo por lo tanto correlacionable con la Fm. Allen.

3.3.2 Formación Allen

La Formación Allen aflora en el este de la provincias de Neuquén, sur de La Pampa y norte de Río Negro (Fig. 3.2) y corresponde a los niveles denominados por Wichmann (1927) “Senoniano Lacustre”, sobre la base de la presencia de fauna de agua dulce y de mezcla. Posteriormente Andreis *et al.* (1974) utilizaron el término Fm. Allen para referirse a los sedimentos basales del Grupo Malargüe.

Estatigrafía. Andreis *et al.* (1974) divide a los afloramientos de la Fm. Allen de la zona de Lago Pellegrini en tres secciones. La inferior está compuesta por areniscas de grano medio a grueso, color gris claro a amarillento, con estratificación entrecruzada. En esta parte de la secuencia las areniscas son sabulíticas y se apoyan sobre el Grupo Neuquén mediante una superficie de erosión (Uliana, 1979). La sección media está compuesta por arcillitas verde oliva en las que se intercalan pequeños espesores limo-arenosos. La sección inferior se caracteriza por presentar bancos de yeso y algunas intercalaciones calcareas.

Ambiente de depositación: El análisis paleoambiental de la Fm. Allen ha sido encarado por varios autores durante la última mitad del siglo XX (Andreis, *et al.*, 1974; Uliana y Dellape, 1981; Barrio, 1990), infiriéndose para ella un ambiente marino marginal o de mezcla.

La secuencia tripartita descripta anteriormente fue interpretada por Barrio (1990) como una sucesión autógena generada por la progradación de los subambientes submareal, intermareal y supramareal. Sin embargo dado que esta división no es observada en todos los afloramientos de la Fm. Allen, es probable que esta formación corresponda, en conjunto, a un mosaico de ambientes marino marginales a

continentales costeros, dada la abundancia de macro y microfósiles continentales (Martinelli y Forasiepi, 2004, Carignano y Varela, 2010).

Fauna. En la Fm. Allen se ha registrado una rica fauna compuesta por *Paleoanculosa*, *Diplodon* y vertebrados tales como tortugas Chelidae (de la Fuente *et al.*, 2001; Martinelli y Forasiepi, 2004), dipnoos, (Apesteguia *et al.*, 2007), teleosteos (Martinelli y Forasiepi, 2004), dinosaurios hadrosaurios (Juárez Valieri *et al.*, 2010), saurópodos (Martinelli y Forasiepi, 2004) y terópodos (Novas *et al.*, 2008) y plesiosaurios elasmosáuridos y policotílidos (Gasparini y Salgado, 2000; Martinelli y Forasiepi, 2004, O'Gorman *et al.*, 2011).

Edad. La edad de la Fm. Allen ha sido establecida a partir de dataciones efectuadas en las formaciones Anacleto (subyacente) y Jagüel (suprayacente). Dado que la Fm. Anacleto fue depositada en el Campaniano temprano a medio (Dingus *et al.*, 2000), y al haberse depositado la Fm. Jagüel en el Maastrichtiano tardío (Bertels, 1969; Digregorio y Uliana, 1980), entonces, la Formación Allen debe corresponder al intervalo Campaniano tardío–Maastrichtiano temprano.

3.3.3 Formación Jagüel

El nombre “Capas de Jagüel” se debe a Windhausen (1914). La división en las Formaciones Allen y Jagüel sigue la idea original de Wichmann (1927), quien plantea un Senoniano inferior o “Senoniano Lacustre”, dejando el nombre de Jagüel para las capas marinas suprayacentes. Sus afloramientos se extienden por Neuquén, Río Negro y La Pampa (Page *et al.*, 1999) (Fig. 3.2).

Estratigrafía. La Formación Jagüel se extiende desde el techo de los bancos de yeso de la Fm. Allen hasta la primera caliza organogénica o coquina. La Fm. Jagüel es una monótona sucesión pelítica de color verde claro a amarillento con abundantes placas de yeso diagenético de hasta dos centímetros de espesor (Page *et al.*, 1999).

Ambiente de depositación. La depositación de la Fm. Jagüel se produjo en un ambiente marino de plataforma con buena aireación, salinidad normal, profundidad entre 150 y 300 metros y fango con PH normal (Bertels, 1974, 1975; Uliana y Dellapé, 1981). Sin embargo, Uliana y Dellapé (1981) encontraron que la profundidad varió durante el intervalo temporal de la depositación e infieren un medio polihalino de unos pocos metros de profundidad en la sección superior. Por otro lado, Barrio (1990) planteó que la facies de fangolitas verdes fue depositada en la plataforma exterior. Por lo tanto si bien no existe un consenso total con respecto a la profundidad a la que se depositó la unidad, todos los autores coinciden en el carácter netamente marino de la

formación Jagüel, lo que está avalado por la ausencia de fósiles de carácter continentales y la presencia de foraminíferos marinos (Bertels, 1969).

Fauna. El contenido fósil de la Fm. Jagüel es abundante, con impresiones y valvas de pelecípodos (Uliana, 1979), ostrácodos (Wichmann, 1927), foraminíferos (Wichmann, 1927; Bertels, 1969) y vertebrados tales como mosasaurios (Fernández *et al.*, 2008) y plesiosaurios (Gasparini *et al.*, 2003b; Gasparini *et al.*, 2007).

Edad. La asociación descripta por Bertels (1969) en Barranca Jagüel muestra dos asociaciones de foraminíferos. Una inferior de edad maastrichtiana y otra en la zona superior de edad daniana. Idénticos resultados obtuvieron Concheyro *et al.* (2002), por lo que podemos considerar que en esta zona el límite KT se encuentra dentro de esta formación.

3.4 Plataforma marina norpatagónica

Con este término se identifica el área que abarcan los depósitos de la ingresión atlántica campaniana-maastrichtiana pero que están fuera del ámbito clásico de la Cuenca Neuquina y que han sido incluidos por diversos autores en la Cuenca de Somún Cura y/o Cañadon Asfalto (Page *et al.*, 1999). Sin embargo dada las necesidades de esta introducción se consideró que lo más conveniente era agruparlas, para su descripción, bajo la denominación de “Plataforma Marina Norpatagónica”, siguiendo a Spalletti y Franzese (2007). Se agrupan bajo esta denominación las formaciones Los Alamitos, La Colonia y Lefipán (Fig. 3.2).

Los depósitos del lapso Campaniano-Maastrichtiano en el sur de Río Negro y norte de Chubut poseen probablemente una historia en común. Ambos conjuntos de formaciones se apoyan sobre el grupo Neuquén (norte del Macizo de Somún Curá) y el Grupo Chubut (sur del Macizo de Somún Curá), siendo estos grupos correlacionables entre sí. El Macizo de Somún Curá actuó como un elemento positivo (aunque al menos en parte cubierto durante la ingresión atlántica) que determinó posiblemente las características de los depósitos en su margen norte y sur (Busteros *et al.*, 1998).

En el sur del Macizo del Somún Curá se registran depósitos del Senoniano desde los trabajos de Wichmann (1927). Trabajos posteriores mencionaron sólo los depósitos descubiertos por Piatnitzky (1936; Page *et al.*, 1999). Mientras que los depósitos que sucedían directamente al Grupo Chubut eran englobados en de la Formación Salamanca (Page *et al.*, 1999). Posteriormente se nominaron las formaciones La Colonia (Lapido y Page, 1979) y Los Alamitos (Bonaparte *et al.*, 1984)

que son posiblemente correlacionables al menos en parte con las formaciones Allen y Jagüel (Page *et al.*, 1999).

3.4.1 Formación Los Alamitos

Unidad formalmente nominada por Bonaparte *et al.* (1984) que incluye las sedimentitas de la región de Cona Niyeu ubicadas estratigráficamente entre el Grupo Chubut y Roca. Estudios posteriores han extendido este nombre a depósitos sedimentarios de la región de Ingeniero Jacobacci (Getino, 1995) (Fig. 3.2).

Estratigrafía. La Formación Los Alamitos puede dividirse dos sectores, inferior y superior (Andreis, 1987; Andreis *et al.*, 1989). El sector inferior está caracterizado por pelitas psamitas y tobas con cantidades menores de psefitas, margas y yeso. Por otro lado, el miembro superior está caracterizado por pelitas y margas con escasa participación de tobas (Andreis, 1987; Andreis *et al.*, 1989).

El sector inferior puede correlacionarse con el nivel inferior y medio, de carácter continental, de la Fm. La Colonia (González y Ardolino, 1996), y con parte de la secuencia de la zona de Ingeniero Jacobacci (Coira, 1979; Page *et al.*, 1999). Con respecto a estos últimos hay discrepancias importantes. Por un lado, Coira (1979) y Sepúlveda *et al.* (1989) asignaron a la Fm. Coli Toro los depósitos por encima de la Formación Los Menucos y por debajo de La Formación Roca en la zona de Ingeniero Jacobacci. Por otro lado, Getino (1995) consideró que los niveles inferiores de estos depósitos corresponden a la Fm. Los Alamitos, mientras que los superiores corresponderían a la Fm. Coli Toro *sensu* Bertels (1969). En esta Tesis se sigue esta última nomenclatura.

Por último, el miembro superior de la Fm. Los Alamitos sería correlacionables con el superior de la Fm. La Colonia, con las formaciones Lefipán, Jagüel y Coli Toro *sensu* Bertels (Page *et al.*, 1999).

Ambiente de depositación. El ambiente de depositación de la Fm. Los Alamitos corresponde a lagunas cercanas a la costa (miembro inferior) y de planicie de marea con mayor influencia marina (miembro superior) (Bonaparte *et al.*, 1984, 1987).

Fauna. El contenido fosilífero muestra fuertes diferencias entre ambos miembros de la formación. Por un lado, en el miembro inferior se ha registrado una rica fauna compuesta por *Diplodon* sp. y *Melania* sp. (Getino, 1995), y vertebrados tales como *Lepisosteus*, Siluriformes, dipnoos, anuros, tortugas Chelidae, ofidios, dinosaurios saurópodos, hadrosaurios y terópodos (Bonaparte *et al.*, 1987), y plesiosaurios policotílidos (Gasparini y Spalletti, 1990; O'Gorman y Gasparini, 2012). Por otra parte,

el miembro superior es menos rico en fósiles, estando limitado el registro a moluscos en niveles de coquinas y hadrosaurios (Bonaparte *et al.*, 1984).

Edad. La edad de la Fm. Los Alamos ha sido discutida en repetidas oportunidades (Bonaparte *et al.*, 1984; Getino, 1995; Page *et al.*, 1999). En general, se acepta que se depositó durante el Campaniano-Maastrichtiano Getino *et al.* (1995), o Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano (Bonaparte *et al.*, 1984).

3.4.2 Formación La Colonia

Término aplicado por primera vez por Pesce (1978) y Lapidó y Page (1979). La Formación La Colonia aflora en el centro norte de la provincia de Chubut, en el área del Macizo de Somún Curá entre las localidades de Telsen y Sierra Rosada. El espesor de la Fm. La Colonia varía, aumentando hacia el sur y hacia el oeste. Particularmente en Telsen (17 m), margen derecha del cañadón de Trapaluco (60 m), Cerro El Buitre (250 m), y Estancia Sastre (130 m) (Page *et al.*, 1999) (Fig. 3.2).

Estratigrafía. La Fm. La Colonia puede ser dividida a partir de cinco facies en tres asociaciones de facies (inferior, medio y superior). La primera asociación está formada por 1) areniscas medianas a gruesas y sabulitas y conglomerados finos de color castaño amarillento con estratificación entrecruzada, 2) fangolitas laminadas, arcillitas, limonitas y areniscas finas, limolitas y arcillitas bandeadas, y 3) limoarcillitas laminadas (González y Ardolino, 1996; Pascual *et al.*, 2000).

Ambiente de depositación. En las dos primeras asociaciones de facies el ambiente continental es dominante pero con depósitos de estuario y llanura intermareal (Pascual *et al.*, 2000). La primera asociación está dominada por facies continentales de ríos meandriformes y llanuras, y no ha aportado fósiles (González y Ardolino, 1996). La segunda asociación es fuertemente transicional (estuárica a llanura mareal) mientras que la tercera es transicional a marina (González y Ardolino, 1996).

Fauna. La fauna de vertebrados está compuesta por peces teleósteos, dipnoos, tortugas, ofidios, plesiosaurios, dinosaurios terópodos y mamíferos (Bonaparte, 1987; Albino, 2000; Pascual *et al.*, 2000; Gasparini y de la Fuente, 2000; Apesteguía *et al.*, 2007; Rougiere *et al.*, 2009; Sterli y de la Fuente, 2011; O'Gorman *et al.*, 2013).

Edad. La Formación La Colonia se depositó durante el intervalo Campaniano-Maastrichtiano (Page *et al.*, 1999; Pascual *et al.*, 2000). Incluso algunos autores consideran que la asociación de facies inferior y media puede ser correlacionable con la Fm. Allen y por consiguiente haberse depositado en el intervalo Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano (Page *et al.*, 1999; Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000).

3.4.3 Formación Lefipán

La Formación Lefipán fue nominada por Turner (1983) sobre la base de los afloramientos del Río Chubut medio de la zona de Paso del Sapo (Fig. 3.2); los depósitos de esta unidad están compuestos por bancos de pelitas grises y verdosas que suceden estratigráficamente a la Formación Paso del Sapo.

Ambiente. Lesta y Ferello, (1972) infieren un ambiente de depositación estuárico para las secciones basal y media-superior de la Formación Lefipán.

Fauna. La fauna de moluscos está integrada por *Eubaculites* (Olivero *et al.*, 1990), ostras (Casadio, 1998) y gasterópodos; el registro de vertebrados es escaso, destacándose los plesiosaurios (Gasparini *et al.*, 2003b)

Edad. La edad del Fm. Lefipán es maastrichtiana (Page *et al.*, 1999; Lesta y Ferello, 1972). Por otro lado, Medina *et al.* (1990) plantean una edad maastrichtiana tardía-daniana para la Fm. Lefipán, siendo entonces correlacionable con la Fm. Jagüel.

3.5 Cuenca de Larsen (Sub-Cuenca James Ross)

La Cuenca de Larsen se encuentra ubicada en el margen este de la Península Antártica. Su formación estuvo relacionada con el desarrollo de un arco volcánico emplazado en una posición equivalente a la de la actual Península Antártica (Suárez, 1976). Diversos términos se han empleado para designar la zona de depositación del noreste de la Península Antártica (Cuenca James Ross, Cuenca de Larsen; Cuenca de Wedell). La situación fue discutida en detalle por Del Valle *et al.* (1992) quienes plantearon utilizar el término Sub-Cuenca de James Ross para la secuencia aflorante en el archipiélago James Ross y Cuenca de Larsen para el conjunto sedimentario ubicado al este de la Península Antártica, y que se extiende hacia el sur aproximadamente hasta la Península Kenyon (Fig. 3.4).

El relleno sedimentario de la Sub-Cuenca James Ross comprende una unidad basal (Formación Ameghino) depositada en un ambiente marino somero euxínico con aporte de cenizas volcánicas. Esta unidad está cubierta por una megasecuencia regresiva depositada durante el intervalo Cretácico Inferior-Terciario inferior. Esta megasecuencia se divide en los grupos Gustav, Marambio y Seymour (Ineson, 1989; Rinaldi *et al.*, 1978; Olivero, 2012).

Rinaldi *et al.* (1978) definieron el Grupo Marambio para los estratos cretácicos de la Isla Marambio que incluía a las formaciones López de Bertodano y Sobral. Posteriormente, Rinaldi (1982) extendió el Grupo Marambio incluyendo las unidades planteadas por Bibby (1966) y elevándolas a la categoría de formaciones. Ineson (1989), al definir el Grupo Gustav, restringieron el Grupo Marambio a los "Snow Hill

Island Series” de Bibby (1966). Además, restringieron la Formación López de Bertodano a la Isla Marambio, quedando sin nombre los estratos infrayacentes (*unnamed strata*). Olivero *et al.*, 1986 propuso denominar estos estratos como Formación Santa Marta. Posteriormente, se nombraron las formaciones Snow Hill Island, derivada de la parte superior de las “Snow Hill Island Series” de Bibby (1966), Rabot (Lirio *et al.*, 1989) y Haslum Crag Sandstones (Olivero *et al.*, 2008), con lo que quedó constituido el Grupo Marambio en su composición actual.

3.5.1 Formación Santa Marta

La Formación Santa Marta fue definida por Olivero *et al.* (1986) para abarcar los niveles inferiores anteriormente incluidos dentro de la Formación López de Bertodano de Olivero (1984) o incluidos en los *unnamed strata* de Ineson (1987). Posteriormente, Olivero *et al.* (2008) consideraron a la parte más alta de la Fm. Santa Marta *sensu* Olivero *et al.* (1986), Miembro Gamma o Miembro Herbert Sound (Olivero *et al.*, 1986; Crame *et al.*, 2004) como parte de la Formación Snow Hill Island. Consecuentemente, la Formación Santa Marta actualmente aflora únicamente en la Isla James Ross (Fig. 3.3).

Estratigrafía. La Fm. Santa Marta se apoya sobre la Formación Hidden Lake (Grupo Gustav), siendo su límite gradacional, a diferencia del límite con la Formación Snow Hill Island que corresponde a un límite de secuencia (Olivero *et al.*, 1986; Pirrie *et al.*, 1997; Olivero, 2012).

La Fm. Santa Marta es una potente secuencia de 900 metros de espesor formada por areniscas limosas y pelitas friables con concreciones e intercalaciones de areniscas conglomerádicas y conglomerados (Olivero *et al.*, 1986; Olivero 2012). Se divide en dos subunidades denominadas Miembro Alfa y Miembro Beta (Olivero *et al.*, 1986, Olivero *et al.*, 2008) (Fig. 3.3). Los cuales se corresponden con el Miembro Lachman Crag (Crame *et al.*, 2004). Los miembros Alfa y Beta caracterizados por la abundancia de areniscas y fangolitas tobáceas con intercalaciones de conglomerados y coquinas en el sector superior (Olivero, 1992).

Ambiente de depositación. La Fm. Santa Marta representa una plataforma marina con influencia deltaica. Se han detectado diferentes subambientes tales como plataforma interna y delta (Olivero, 2012). Representa un ciclo transgresivo-regresivo completo durante el Santoniano-Campaniano (Olivero, 2012).

Fauna. En la Fm. Santa Marta se ha registrado una asociación de serpúlidos, bivalvos, gasterópodos, nautiloideos, amonoideos (Olivero y Medina, 2000), condrictios,

teleósteos (Kriwet *et al.*, 2006), reptiles marinos (D'Angelo *et al.*, 2008; Fernández y Gasparini, 2012; Kellner *et al.*, 2011; O'Gorman, 2012).

Edad. La depositación de la Formación Santa Marta ocurrió durante el intervalo Coniaciano tardío-Campaniano temprano (McArthur *et al.*, 2000) o Santoniano Campaniano (Olivero *et al.*, 2008; Olivero, 2012), estando los límites Coniaciano-Santoniano y Santoniano-Campaniano dentro del Miembro Lachman Crags.

3.5.2 Formación Snow Hill Island

Pirrie *et al.* (1997) designaron como Formación Snow Hill Island a los niveles ubicados entre las formaciones Santa Marta y López de Bertodano. Dichas capas eran consideradas con anterioridad parte de la Fm. López de Bertodano. La Fm. Snow Hill Island aflora en las Islas Cerro Nevado (sud-oeste de la Isla Marambio), Cockburn, James Ross, Humps y Vega (Cabo Lamb y Punta Isla Falsa) (Figs 1.5; 3.3, 3.4).

Estratigrafía. La Fm. Snow Hill Island tiene un espesor mínimo de 610 m. Originalmente se consideraba que el contacto basal con la Fm. Santa Marta era transicional, mientras que el contacto superior con la Fm. López de Bertodano era discordante (Crame *et al.*, 2004; Pirrie *et al.*, 1997). Sin embargo, Olivero *et al.* (2008) propusieron considerar el Miembro Herbert Sound (Miembro Gamma de Olivero *et al.*, 1986) como el sector basal de la Fm. Snow Hill Island.

La Fm. Snow Hill Island, aflorante en las islas Marambio y Snow Hill, fue dividida en tres miembros: Sanctuary Clifths (inferior), integrado por limolitas arenosas de color gris; Karlsen Clifths (medio), formado por fangolitas, y Haslum Crags (superior), dominado por areniscas (Pirrie *et al.*, 1997). Posteriormente Olivero *et al.* (2008) consideraron que los depósitos del Haslum Crags debían ser entendidos como una unidad diferente, a la que nombraron Haslum Crags Sandstones.

Por último, a los afloramientos de la Fm. Snow Hill Island en la Isla Vega y James Ross se los divide en dos miembros: Herbert Sound (antes parte de la Fm. Santa Marta) y Cabo Lamb (Pirrie *et al.*, 1991; Olivero *et al.*, 2008).

Ambiente de depositación. Según la interpretación de Olivero (2012) el Miembro Herbert Sound se depositó en una plataforma proximal, mientras que los miembros Cape Lamb y Karlsen Cliffs se habrían depositado en un ambiente deltaico distal. Por último, el Miembro Sanctuary Cliffs correspondería a un ambiente de plataforma externa.

Fauna. En la Fm. Snow Hill Island ha sido registrada una fauna de bivalvos, amonites (Olivero y Medina 2000), condriactos y teleósteos (Cione y Medina, 1987; Kriwet *et al.*, 2006), mosasaurios (Novas *et al.*, 2002; Martin y Fernández, 2007; Fernández y

Gasparini, 2012; O'Gorman *et al.*, 2012b) y dinosaurios (Salgado y Gasparini, 2006; Cerda *et al.*, 2012).

Edad. La Fm. Snow Hill Island se depositó durante el Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano (Crame *et al.*, 2004; Olivero *et al.*, 2008; Olivero 2012).

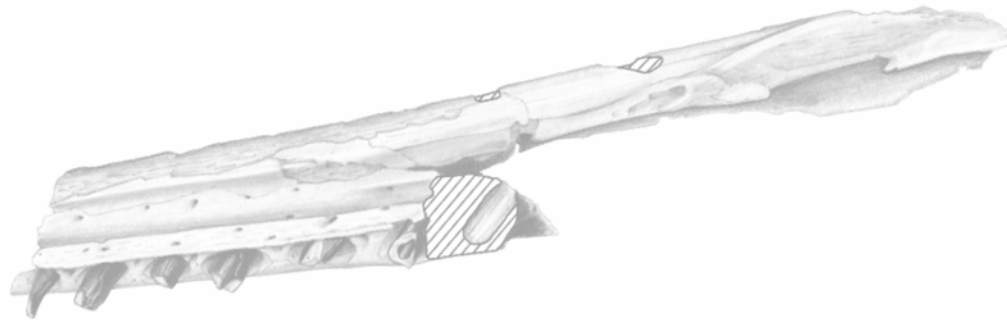
3.5.3 Formación López de Bertodano

La Formación López de Bertodano aflora mayormente en las islas Marambio y Vega; representa los depósitos cretácicos más jóvenes del Grupo Marambio (Fig. 3.5). *Estratigrafía.* La Fm. López de Bertodano está integrada por una serie potente (más de 1190 metros) compuesta fundamentalmente por pelitas arenosas y areniscas muy finas con intercalaciones de concreciones y facies carbonáticas subordinadas. Se la divide en nueve unidades informales (2-10), las que se agrupan en dos unidades mayores: unidades con *Rotularia* (2-6), formadas por arenas limosas y fangos limosos bioturbados, y las unidades con moluscos (7-10), formadas por limos arenosos y arenas limosas (Macellari, 1988; Olivero *et al.*, 2008).

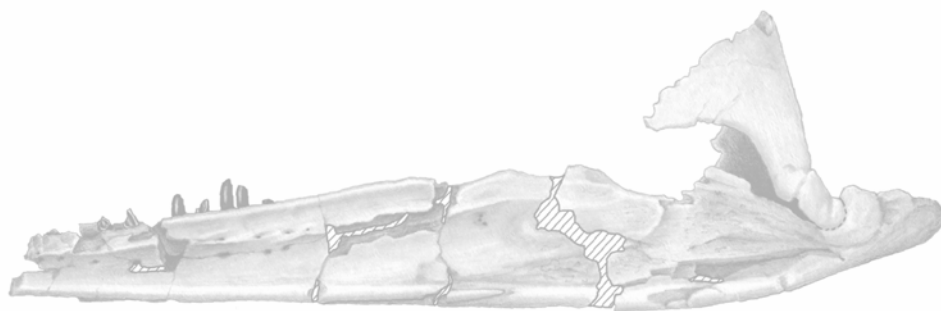
Ambiente de depositación. La Fm. López de Bertodano se depositó en un ambiente estuarial y de plataforma marina (Macellari, 1988; Olivero, 2012).

Fauna. La Fm. López de Bertodano contiene una rica fauna de amonites, bivalvos, gastrópodos, anélidos y equinodermos (Macellari, 1988; Olivero y Medina, 2000), condictios (Cione y Medina, 1987) y plesiosaurios (Gasparini *et al.*, 1984; Chatterjee y Small, 1989), mosasaurios (Fernández y Gasparini, 2012) y aves (Noriega y Tambussi, 1995),

Edad. La Fm. López de Bertodano se depositó durante el Maastrichtiano tardío a Daniano, y por lo tanto contiene el límite K/T (Zinsmeister *et al.*, 1989; Crame *et al.*, 2004; Olivero, 2012).



4. MATERIAL Y MÉTODOS



4 MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 *Material*

4.1.1 *Abreviaturas*

4.1.1.1 *Abreviaturas institucionales*

AM F, Australian Museum, Sydney; **A.M.N.H**, American Museum of Natural History, New York, USA; **A.N.S.P**, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, USA; **BEDFM**, Bedford Museum, Bedford; **NHMUK**, The Natural History Museum, Londres; **C.I.T**, California Institute of Technology, California, USA; **C.M.N.H**, Colorado Museum of Natural History, Boulder, USA; **CM**, Canterbury Museum, Christ Church, Nueva Zelanda; **DM**, Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa, Wellington, Nueva Zelanda; **D.M.N.H**, Denver Museum of Natural History, Denver, USA; **FHSM**, The Sternberg Museum Of Natural History, Hays, Kansas, USA; **KHM N**, Kaikoura Historical Museum, Kaikoura, Nueva Zelanda; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina; **MCS**, Museo de Cinco Saltos, Cinco Saltos, Argentina; **MLP**, Museo de la Plata, La Plata, Argentina; **MLL**, Museo Municipal de Lamarque, Lamarque, Argentina; **MMM**, Musée Municipal de Millau, Millau, Francia; **MMUM**, The Manchester Museum, Manchester, UK; **MPEF**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina; **MPM**, Museo Provincial Padre Manuel Jesús Molina, Río Gallegos, Argentina; **MUC**, Museo de la Universidad del Comahue, Neuquén, Argentina; **NZGS**, New Zealand Geological Survey, Lower Hutt, Nueva Zelanda; **OUMNH**, Oxford University Museum of Natural History, Oxford, UK; **OU**, Geology Museum, University of Otago, Dunedin, New Zealand; **QMF**, Queensland Museum, Brisbane, Australia; **SGO**, Museo de Santiago, Santiago de Chile, Chile; **SMNK**, Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Alemania; **TMP**, Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Drumheller, Alberta, Canada; **ZPAL**, Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Varsovia; **TTU**, Museum of Texas Tech University, Lubbock, Texas, USA; **U.C. MUS. PAL**, University of California Museum of Paleontology, Berkeley, California; **UMUT**, University of Tokyo Museum, Tokyo, Japón; **U.S.N.M**, United States Natural Museum, Washington, USA.

4.1.1.2 *Abreviaturas anatómicas (véase también 5.2.1)*

Cráneo

al, alvéolo; **als**, alvéolo secundario; **ang**, angular; **ar**, articular; **bo**, basioccipital; **bs**, basiesfenoides; **co**, coronoides; **cam**, canal meckeliano; **cm**, cresta mandibular; **cmp**,

cresta maxilar posterior; **co**, cóndilo occipital; **cu**, cuadrado; **de**, dentario; **df**, diente funcional; **dn**, ducto nasal; **dr**, diente de recambio; **dt**, diente; **e**, estría; **ecp**, ectopterigoides; **ep**, epipterigoides; **esc**, escamoso; **esp**, esplenial; **fex**, faceta exoccipital; **fpi**, foramen pineal; **fr**, frontal; **fso**, fenestra suborbital; **gf**, grupo de forámenes; **mx**, maxilar; **ni**, narina interna; **pa**, parietal; **pal**, palatino; **ps**, paraesfenoides; **pmx**, premaxilar; **ppc**, proceso pterigoideo del cuadrado; **ppo**, proceso paraoccipital; **pra**, proceso retroarticular; **ps**, paraesfenoides; **pte**, pterigoides; **sin**, sínfisis mandibular; **sm**, surco mandibular; **sp**, esplenial; **sr**, surco rostral; **su**, surangular; **su**, supraorbital; **tbo**, tubérculo basioccipital; **v**, vómer; **vip**, vacuidad interpterigoidea posterior; **yu**, yugal.

Postcraneo

act, acetábulo; **an**, arco neural; **anat**, arco neural del atlas; **anax**, arco neural del axis; **bpc**, barra pectoral; **bpv**, barra pélvica; **c**, coracoides; **ca**, cara articular; **cap**, capítulo; **cat**, centro del atlas; **cax**, centro del axis; **cd**, carpal distal; **cg**, cavidad glenoidea; **cl**, cresta lateral; **cn**, canal neural; **co**, costilla; **coax**, costilla del axis; **cd**, coracoides derecho; **ci**, coracoides izquierdo; **cm**, cicatriz muscular; **ct**, cresta transversal; **cv**, centro vertebral; **cve**, cresta ventral; **di**, diapófisis; **en**, espina neural; **epi**, epipodio; **esc**, escápula; **ev**, escotadura ventral; **f**, fémur; **fa**, fosa del atlas; **fal**, falange; **fc**, faceta coracoidea; **fco**, fenestra cordiforme; **fe**, faceta escapular; **fep**, foramen epipodial; **ff**, faceta fibular; **fh**, faceta hemal; **fi**, fíbula; **fib**, fibular; **fis**, faceta isquiádica; **fiv**, foramen intervertebral; **fo**, foramen ventral; **fp**, faceta pedicelar; **fpu**, faceta púbica; **ft**, faceta tibial; **fu**, faceta ulnar; **fv**, foramen ventral; **h**, húmero; **hip**, hipoapófisis; **i**, iliún; **in**, intermedio; **ina**, intercentro del axis; **inax**, intercentro del axis; **is**, isquion; **mc**, metacarpiano; **mt**, metatariano; **p**, pubis; **prpc**, proceso posterior costal; **prac**, proceso anterior costal; **pac**, proceso anterior del coracoides; **par**, parapófisis; **pdl**, proceso dorsolateral; **pe**, pedicelo; **pea**, prearticular; **pez**, prezigapófisis; **pmv**, proceso medio ventral; **pn**, pit notocordal; **poz**, poszigapófisis; **ppa**, proceso posterolateral del atlas; **ppc**, proceso posterior del coracoides; **pr**, propodio; **pt**, proceso transversal; **poz**, postzigapófisis; **r**, radio; **ra**, radial; **rg**, rama glenoidea; **rv**, rama ventral; **sco**, sutura costal; **sn**, sutura neuro-central; **sp**, surco periférico; **sm**, surco mandibular; **sr**, surco rostral; **ss**, superficie sinfisial; **t**, tibia; **tar**, tarsal; **td**, tarsal distal; **ti**, tibial; **tro**, trocánter; **tub**, tuberosidad; **u**, ulna; **ul**, ulnar; **vc**, vértebra cervical; **vca**, vértebra caudal; **vd**, vértebra dorsal; **vp**, vértebra pectoral.

4.1.2 Patagonia

Formación Mata Amarilla (Cenomaniano)— **MPM-Pv 1869-1**, una vértebra dorsal; **MPM-Pv 1869-2**, un fragmento de vértebra dorsal; **MPM-Pv 1870-1**, un propodio; **MPM-Pv 1870-2**, una vértebra cervical; **MPM-Pv 1870-3**, una vértebra pectoral; **MPM-Pv 1870-4**, un fragmento de falange y otros restos indeterminados; **MPM-Pv 1871-1-1**, 54 dientes; **MPM-PV 1871-1-2**, un diente; **MPM-PV 1871-1-3**, un diente; **MPM-Pv 1871-2**, una vértebra cervical.

Formación Allen (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior)—**MCS PV 4**, 14 vértebras cervicales, cuatro? pectorales, 15 dorsales, tres caudales, una escápula derecha, parte proximal del coracoides derecho, dos pubis, dos isquiones, una porción distal de fémur con su epipodio articulado, falanges, gastrolitos; **MLP 71-II-13-1**, seis vértebras cervicales, tres vértebras dorsales, tres vértebras sacras, nueve vértebras caudales, un fémur izquierdo, un húmero izquierdo, un ilion, un elemento del carpo o tarso, una costilla caudal y una falange; **MUC Pv 92**, dos vértebras cervicales, tres vértebras dorsales, una vértebra sacra y ocho vértebras caudales, fragmentos de cintura pectoral ?, costillas, falanges, un fémur, un elemento indeterminado del miembro; **MUCPv 131**, cuatro vértebras cervicales, dos vértebras dorsales, un elemento tarsal/carpal, cuatro falanges y una porción de cintura escapular?; **MML-PV 419**, vértebra cervical; **MACN-PV RN 1087a** (Martinelli y Forasiepi, 2004, fig. 4.E), vértebra cervical; **MACN-PV RN 1087b**, vértebra cervical; **MML-PV 420**, vértebra caudal; **MML-PV 422**, vértebra pectoral; **MML-PV 423**, vértebra dorsal; **MML-PV 425**, vértebra caudal. **MML-PV 43**, diez vértebras cervicales, algunas muy deterioradas, varios fragmentos de arcos neurales cervicales, costillas cervicales incompletas, seis espinas neurales cervicales; seis centros vertebrales dorsales, algunos muy incompletos, costillas dorsales incompletas.

Formación Jagüel (Maastrichtiano superior)—**MML PV 4**, fragmento de vértebra cervical, dos pectorales, 17 dorsales, tres sacras y 23 caudales (originalmente 24 al ser descripto el material por primera vez por Gasparini *et al.* (2003b), costillas, un miembro anterior izquierdo casi completo (el ilion mencionado por Gasparini *et al.* (2003b) corresponde a una costilla pectoral). **MML PV 3**, tres vértebras cervicales, varios fragmentos de dorsales, una vértebra sacra y varias vértebras caudales fragmentadas, porción proximal de fémur y otros fragmentos de propodio; **MML PV 5**, 21 vértebras cervicales (mayormente identificadas como caudales en la descripción original; Gasparini *et al.*, 2003b), 17 dorsales, 9 caudales, costillas, gastralia, miembros anteriores y posteriores, coracoides izquierdo, fragmentos de la escápula

derecha, ambos pubis, isquiones e iliones (no mencionado en el apartado Materiales de Gasparini *et al.*, 2003b).

Formación Lefipán (Maastrichtiano superior)—MLP 40-XI-14-6, parte ventral del cráneo y mandíbula, complejo atlas-axis y 17 vértebras cervicales anteriores, ocho vértebras caudales, varias costillas caudales, falanges y elementos proximales del autopodio, fragmentos.

Formación La Colonia (Campaniano—Maastrichtiano)—MPEF 650, fragmento de rostro con puente frontoparietal, fragmento de maxilar, basicráneo incompleto, parte de la sínfisis mandibular, mandíbula izquierda con cuadrado y escamoso asociados y un fragmento de mandíbula; **MPEF-PV 10601**, un esqueleto postcraneal que conserva cinco vértebras cervicales, cinco vértebras dorsales, tres vértebras caudales, fragmentos indeterminados y costillas; **MPEF-PV 10602**, un esqueleto postcraneal que conserva tres vértebras cervicales y una vértebra caudal, fragmentos indeterminados de las vértebras y costillas y gastrolitos; **MPEF-PV 10603**, un esqueleto postcraneal que conserva tres vértebras cervicales, una vértebra dorsal, y tres vértebras caudales, fragmentos indeterminados y costillas.

Formación Los Alamitos (Campaniano superior—Maastrichtiano inferior)—MLP 88-IV-10-1, fragmento de sínfisis mandibular; **MLP 09-X-10-1**, centro vertebral cervical; **MLP 09-X-10-1**, centro vertebral cervical.

4.1.3 *Península Antártica*

Formación Santa Marta (Santoniano—Campaniano inferior)—MLP 11-II-20-4, una vértebra cervical.

Formación Snow Hill Island (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior).
Miembro Herbert Sound (Campaniano superior) —MLP 86-X-28-(2-6), diez vértebras cervicales, tres vértebras pectorales y parte de dos vértebras dorsales, fragmentos de costillas; **MLP 86-X-28-3**, dos vértebras cervicales.

Miembro Cabo Lamb (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior) —MLP 93-1-5-1, esqueleto postcraneal casi completo compuesto por 54 vértebras cervicales incluyendo atlas y axis, tres vértebras pectorales, 17 vértebras dorsales, tres vértebras sacras, 29 vértebras caudales, dos coracoides, dos escápulas, dos húmeros, elementos de epipodio anterior, costillas, ambos pubis, dos iliones, dos isquiones, dos fémures y elementos del epipodio posterior y elementos del tarso, falanges y gastrolitos; **MLP 99-XII-1-8**, 19 vértebras cervicales contando atlas y axis, dos

vértebras pectorales; cuatro dorsales y cinco caudales, costillas cervicales, dos fragmentos de coracoides, fragmentos indeterminados.

Formación López de Bertodano—MLP 82-I-28-1, columna vertebral incompleta, costillas, miembro anterior derecho, fragmentos de cinturas; **MLP 89-III-3-2**, primera vértebra pre-pectoral, tres vértebras pectorales, cuatro vértebras dorsales, coracoides izquierdo completo y parte del coracoides derecho, parte proximal de la escápula izquierda, radio, ulna, radial, intermedio, ulnar, un carpal distal, costillas

Miembro Sandwich Bluff—MLP 11-I-1-15, una vértebra caudal.

4.2 Métodos

4.2.1 Colecta, preparación y creación de base de datos

4.2.1.1 Colecta de materiales

Si bien los viajes de campaña y la colecta de materiales no son estrictamente un “método” sino que incluyen un sinnúmero de estos durante su desarrollo, es necesario hacer mención a la forma en que los ejemplares fueron colectados, en vista de documentar las actividades desarrolladas y que permitieron la realización de esta Tesis.

Patagonia Argentina—Las primeras colectas de ejemplares de plesiosaurios en Argentina fueron fortuitas y relacionadas con exploraciones geológicas vinculadas a recursos explotables. Así, el material tipo de *Aristonectes parvidens* (MLP 40-XI-14-6) fue colectado en 1940 por el geólogo Cristian S. Petersen en la localidad de Paso del Sapo, Chubut (Cabrera, 1941). Ya en la segunda mitad del siglo XX, R. Andreis colecta en 1970 un plesiosaurio en los alrededores de Lago Pellegrini (MLP 71-II-13-1). Posteriormente, Casamiquela colectó el ejemplar MLP 88-IV-10-1, holotipo de *Sulcusuchus erraini*, en la localidad de Cari Laufquen Grande.

A partir de fines de la década de 1990 y a principios del nuevo milenio, comenzó una serie de trabajos sistemáticos de prospección de vertebrados en el Cretácico Superior que dieron como resultado un segundo ejemplar referible a *Sulcusuchus erraini* colectado por un equipo dirigido por el Dr. Rosendo Pascual en la Formación La Colonia. Posteriormente, L. Salgado e I. Cerda colectaron otro elasmosáurido en los alrededores Lago Pellegrini (MCS PV 4).

Los ejemplares provenientes del área del Salitral de Santa Rosa y Trapalcó (MML PV 3, MML PV 5 y MML PV 193) fueron colectados por Héctor Cabaza, Daniel Cabaza, Egly Pérez Pincheira y Lucas Zuain. El ejemplar MML PV 4 fue colectado por un equipo conjunto formado por representantes del Museo Municipal de Lamarque (Héctor Cabaza, Daniel Cabaza, Egly Pérez Pincheira y Lucas Zuain) y Personal del

Museo de La Plata (Zulma Gasparini, Marta Fernández, Marcelo de la Fuente, Juan José Moly) y la Universidad Nacional del Comahue (Leonardo Salgado y Rodolfo García).

Antártida—Una mención aparte merece la historia de la colecta de los ejemplares de plesiosaurios provenientes de Antártida y depositados en la colección del Museo de La Plata. La historia se remonta a la década del 70 cuando se descubrieron las primeras vértebras aisladas (del Valle *et al.*, 1977). En las sucesivas campañas de la década de 70 y principio de los 80 se continuó con la colecta sistemática de plesiosaurios en el Archipiélago James Ross. De estos ejemplares, únicamente el MLP 82-I-28-1 fue descrito y publicado (Gasparini *et al.*, 1984). Posteriormente se continuó la colecta prospección con el plan de lograr una cantidad de material adecuado para un estudio a gran escala de los plesiosaurios antárticos. Este proceso de exploración y colecta sistemática en la Sub-Cuenca James Ross se realizó de manera continua desde 1985 hasta aproximadamente 2011, resultando sin duda uno de los proyectos de colecta de reptiles marinos que, por su extensión temporal, dificultades logísticas extremas y notables resultados, merece ser destacado como uno de los grandes logros del equipo conjunto del Museo de la Plata e Instituto Antártico Argentino. En la colecta de estos materiales participaron activamente, S. Santillana y S. Marensi (Instituto Antártico Argentino), E. Olivero (CADIC), M. Reguero (Instituto Antártico Argentino- Museo de La Plata); F. Carlini, J.J. Moly y V. Melemenis (Museo de La Plata); Rodolfo Coria (Universidad de Río Negro), Ariana Paulina-Carabajal (Museo de Plaza Huincul) e Ignacio Cerda (Universidad de Río Negro).

A partir de 2007 comenzó la segunda fase de este proyecto al iniciarse la preparación de los ejemplares y digitalización de la información estratigráfica, sin que esto modificase la continuidad de las tareas de colecta (ver preparación).

4.2.1.2 Viajes de campo

En el marco de esta Tesis el autor participó en un total de siete viajes de campaña con el objetivo de coleccionar plesiosaurios del Cretácico Tardío. Tres de ellas en la zona de los Bajos de Santa Rosa, Río Negro (2009; 2010; 2011); una a la localidad de Tres Lagos, Santa Cruz, (2009); dos a la Sierra de La Colonia, Chubut, (2011, 2012) y una a las islas Marambio y James Ross, Archipiélago James Ross, Antártida (2012).

Los ejemplares provenientes de la Formación Mata Amarilla fueron colectados en 2009 por Augusto Nicolás Varela, José P. O'Gorman (autor) y Javier Gelfo durante una campaña de prospección liderada por J. Gelfo en la zona de Tres Lagos, Chubut. Los

ejemplares MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602, MPEF-PV 10603 fueron colectados en 2011 por el autor, en el marco de una campaña de prospección liderada por Z. Gasparini y de la que participaron L. Salgado, A. Parras, J. Sterli, J. Varela y P. Puerta, en niveles de la Formación La Colonia en zona de Cerro Bayo, Chubut. Otros trabajos de prospección se realizaron en 2012 durante una campaña en la que participaron J. Sterli, J. Varela, P. Puerta y B. Rosso. Por último parte de los gastrolitos del ejemplar MLP 89-III-3-1 fueron colectados por el autor en colaboración con J. Moly y S. Santillana durante la campaña antártica de verano 2012. Asimismo durante esta campaña se continuó con la extracción de un elasmosáurido de la Formación Santa Marta. Dicho ejemplar había sido hallado en el año 2011 por A. Paulina-Carabajal, I. Cerda y J. Moly. Durante la campaña 2012 se continuó con el proceso de extracción, proceso en el cual participaron, además del autor, R., Coria y J. Moly.

4.2.1.3 Preparación de materiales

En lo relativo a la preparación, los materiales descritos en esta Tesis se pueden dividir en dos grandes grupos. Por un lado aquellos en los que la preparación fue relativamente sencilla, involucrando la eliminación de sedimento no consolidado y el pegado de fragmentos. Por otro lado, los ejemplares envueltos en concreciones. Los materiales del segundo grupo provienen mayormente de las formaciones del Grupo Marambio y están depositados en el Museo de La Plata; estos últimos nunca habían sido estudiados con anterioridad, ni siquiera en forma superficial.

La preparación de estos ejemplares antárticos, fundamentalmente los ejemplares MLP 93-I-5-1, MLP 89-III-3-1, MLP 89-III-3-2 y MLP 98-I-10-20, se realizó utilizando martillos neumáticos de tipo Me 9100 y Micro Jack. La preparación estuvo a cargo del tesista y tomó alrededor de 900 horas. Los técnicos de la división Leonel Acosta Burlaille, Juan José Moly y Javier Posick colaboraron en la preparación de elementos específicos en los que se requería una mayor pericia. Además, debido a la magnitud de la tarea se solicitaron 90 horas de preparación que fueron realizados por los estudiantes avanzados de la carrera de biología Egly Pérez Pincheira, Nadia Moschen y Nahuel Muñoz.

4.2.1.4 Catalogación y creación de la base de datos.

Con respecto a la procedencia estratigráfica, en el caso de los materiales históricos, en general, es desconocida (aunque no la geográfica). Sin embargo, en muchos casos fue posible deducirla a partir de los datos de la colecta. El proceso de digitalización de la base de datos de la colección de reptiles marinos del MLP realizada

por el tesista (periodo 2009-2010) produjo como fruto el esclarecimiento de varios interrogantes sobre la procedencia estratigráfica y geográfica de algunos ejemplares antárticos. Las dificultades se debían al hecho que diferentes partes de un mismo ejemplar habían sido colectadas en años sucesivos por diferentes equipos, otras se vinculaban a las lógicas dificultades logísticas que supone el trabajo en Antártida; a esto se sumaron los cambios producidos en la nomenclatura estratigráfica.

4.2.2 Terminología

La terminología anatómica utilizada en las descripciones de Plesiosauria ha evolucionado desde 1821 siendo por lo tanto varios los sinónimos que se han utilizado para cada estructura anatómica. Un dato interesante, que refleja la importancia que ha tenido la terminología en el análisis de este grupo, es que los estudios realizados por R. Owen de las vértebras de plesiosaurios dieron como fruto parte de la actual terminología anatómica utilizada para describir vértebras de tetrápodos (Welles, 1962). Esto se debió a que es común encontrar vértebras de plesiosaurios en los que sus componentes (centro vertebral y arco neural) no se han fusionado y así es más sencillo determinar que estructura anatómica corresponden a cada parte constitutiva (por ejemplo que la diapófisis se forma como parte del arco vertebral).

La terminología utilizada en las descripciones y discusión del material en esta Tesis ha sido seleccionada de entre la utilizada en las publicaciones más recientes. En los casos en que existe más de un término aplicable a una misma estructura se selecciona alguno de ellos, y además en todos los casos se incluye su traducción al idioma inglés.

Dado que los materiales descritos en esta Tesis pertenecen a las familias Elasmosauridae y Polycotylidae se pondrá énfasis en la terminología aplicada a estas familias.

A continuación se listan los términos utilizados en las descripciones divididos por zona anatómica.

4.2.2.1 Cráneo

Rostro (*rostrum*)—Zona anterior del cráneo por delante de las narinas. Cuando esta zona se alarga puede participar de esta elongación el maxilar y/o premaxilar y maxilar (O'Keefe, 2001a, 2004a; Ketchum y Benson, 2010).

Proceso posteromedial del pterigoides (*posteromedial pterygoid process*) — proyecciones mediales del pterigoides posteriores a la vacuidad interpterigoidea posterior (O'Keefe, 2001a, 2004a) (Fig. 4.1).

Vacuidad interpterigoidea anterior (*anterior interpterygoid vacuity*)—Espacio generado en la línea de sínfisis de los pterigoides en la zona media del paladar (O'Keefe, 2001a, 2004a, b; O'Keefe, 2008) (Fig. 4.1).

Vacuidad interpterigoidea posterior (*posterior interpterygoid vacuity*)—Espacio generado entre los pterigoides en la zona posterior del paladar. Esta vacuidad hace visible el paraesfenoides y parte del basiesfenoides (O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe, 2008) (Fig. 4.1).

Surco rostral (*rostral groove*)—profundo surco ubicado en los laterales del rostro, específicamente en el maxilar (O'Gorman y Gasparini, 2012) (ver sección 6.2.1)

Surco mandibular (*mandibular groove*)—profundo surco ubicado sobre la superficie lateral de la rama mandibular y la superficie ventrolateral de la sínfisis mandibular (O'Gorman y Gasparini, 2012) (ver sección 6.2.1).

Tubérculo basioccipital (*basioccipital tubercle*)—proyección del basioccipital que contacta con el pterigoides (O'Keefe, 2001a, 2004a) (Fig. 4.1).

4.2.2.2 *Postcráneo*

Columna vertebral. Según Romer (1956) la columna de los reptiles puede dividirse en cuatro regiones: cervical, dorsal, sacra y caudal (Fig. 4.2). Si bien la definición de estas regiones de la columna es sencilla de hacer en mamíferos con base en la presencia o ausencia de costillas, en reptiles se presentan costillas en todas las vértebras, por lo que este criterio no es directamente aplicable.

Región cervical—En los reptiles vivientes la división entre región cervical y dorsal puede hacerse sobre la base de la articulación de las costillas al esternón, pero en formas fósiles con esternón cartilaginoso o sin esternón este criterio no es aplicable (Romer, 1956). Otro criterio basado en la longitud relativa de las costillas, considerándose que la zona en la que las costillas aumentan rápidamente su longitud es el límite entre ambas regiones. Pero en este caso nos encontramos ante el inconveniente que, por lo general, la conservación de las costillas es incompleta. Por otro lado, se puede utilizar la estructura de la vértebra como elemento de diferenciación de la región cervical y dorsal (Romer, 1956; Welles, 1943). Owen (1838) diferencia la región cervical de la dorsal en plesiosaurios por la presencia, en el centro vertebral, de parte de la superficie de articulación de la costilla. En el caso de las familias tratadas en esta Tesis (Elasmosauridae y Polycotylidae) la región cervical se distingue por la posición de la articulación de la costilla; mientras que en la región cervical la costilla articula únicamente con el centro vertebral (parapófisis), en las

vértebras pectorales lo hace tanto en el centro vertebral como en el arco neural, los cuales forman en conjunto el proceso transversal (Fig. 4.2).

Región pectoral—Región de transición entre las regiones cervical y dorsal en la cual se produce el cambio en la articulación de la costilla (Welles, 1943, 1952, 1962; Bardet *et al.*, 1999) o “*thoracic*” (Andrews, 1922). Sin embargo, Carpenter (1999) entiende que debería considerársela como parte de la región cervical. En esta Tesis se mantendrá la denominación de región pectoral para la transición entre la región cervical y dorsal (Fig. 4.2).

Región dorsal—Región de la columna vertebral ubicada entre la pectoral y la sacra. El límite anterior es difícil de definir, como se ha mencionado más arriba. Posteriormente, la región dorsal está limitada por la primera vértebra sacra (Romer, 1956). En la región dorsal la costilla articula con el arco neural por medio de la diapófisis. Owen (1838) utiliza el término “dorsal” para referirse a las vértebras de las regiones pectoral y dorsal en conjunto (según las definimos más arriba) en conjunto (Fig. 4.2).

Región sacra—Se define por la relación entre la vértebra y la cintura pélvica mediante las costillas sacras (Romer, 1956). En la región sacra la costilla articula en el centro vertebral (parapófisis) y en el arco neural (Welles, 1943, 1952) (Fig. 4.2).

Región caudal—Región que se extiende por detrás de la región sacra (Romer, 1956). En la región caudal la costilla articula únicamente con el centro vertebral. Además (a excepción de las vértebras más anteriores), las vértebras caudales presentan facetas hemales en las que articula el arco hemal (Brown, 1981) (Fig. 4.2).

Vértebras (general). Una gran cantidad de términos han sido utilizados en la descripción de vértebras. A continuación se los detalla y se explicita cuáles no serán utilizados en esta Tesis (Fig. 4.3)

Arco neural (*neural arch*)—Elemento dorsal al centro vertebral que rodea dorsalmente la médula espinal y puede proyectarse en una espina neural y en diapófisis pares en el caso de las vértebras dorsales (Andrews, 1910; Welles, 1943, 1952, 1962) (Fig. 4.3B).

Canal neural (*neural canal*)—Espacio limitado dorsal y lateralmente por el arco neural y ventralmente por el centro vertebral en el que se aloja la médula espinal (Andrews, 1910; Welles, 1943, 1952, 1962) (Fig. 4.3B).

Cara articular (*articular face*)—Superficie de articulación del centro vertebral con la vértebra anterior y posterior (Romer, 1956); “*end face*” (Persson, 1963) (Fig. 4.3B).

Centro vertebral (*vertebral centrum*)—Parte de la vértebra que ocupa la posición de la notocorda y con la que articula dorsalmente el arco neural (Andrews, 1922; Welles, 1943, 1952, 1962; Persson, 1963; Brown, 1981; Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a car. 112, 116). Corresponde al pleurocentro. Andrews (1913) denomina al centro del atlas “*odontoid*” (Fig. 4.3B).

Cresta lateral (*lateral ridge*)—Cresta que se desarrolla en el margen lateral de las vértebras cervicales y es dorsal e independiente del borde de la parapófisis (O'Keefe, 2001a); “*lateral angle*” (Cope, 1869); “*lateral longitudinal ridge*” (Welles, 1943; Persson, 1963); “*lateral keel*” (Welles, 1952, 1962; Bardet *et al.*, 1999; Brown, 1981) (Fig. 4.3C).

Cresta ventral (*ventral keel*)—Cresta ubicada en la superficie ventral del centro vertebral, sobre el plano sagital (O'Keefe, 2001a); “*haemal ridge*” (Andrews, 1922) (Fig. 4.3D).

Diapófisis (*diapophysis*)—Apófisis costal que recibe el tubérculo y se ubica en el arco neural. (Andrews, 1922; Welles, 1943; Grasse, 1976; Carpenter, 1999); “*transverse process*” (Welles, 1952; Romer, 1956; O'Keefe, 2001a) (Fig. 4.3G).

Faceta pedicelar (*pedicellar facets*)—Zonas de articulación del pedicelo en el centro vertebral (Welles y Gregg, 1971) (Fig. 4.3H).

Facetas hemales (*haemal facets*)—Superficie de articulación del arco hemal; *chevron facet* (Welles, 1943; Sato, 2003) (Fig. 4.3I).

Forámenes ventrales (*ventral foramina*)—Forámenes presentes en la superficie ventral del centro vertebral (O'Keefe, 2001a car. 118); “*nutrient foramina*” (Welles, 1943, 1952, 1962); “*nutritive foramina*” (Brown, 1981). En el caso de las vértebras cervicales suelen ser dos forámenes y por ello puede utilizarse el término “*ventral nutritive paired foramina*” (Bardet *et al.*, 1999) (Fig. 4.3D).

Intercentro (*intercentrum*)—Centro de osificación anterior al centro vertebral propiamente dicho (*vertebral centrum*), generalmente reducido a excepción de las primeras dos vértebras cervicales (Romer, 1956) (Fig. 4.3A).

Parapófisis (*parapophysis*)—Apófisis costal que articula con el capítulo y se ubica en el centro vertebral o arco neural (Welles, 1962; Grasse, 1976; Carpenter, 1999; Hiller *et al.*, 2005); “*capitular rib attachment*” (Romer, 1956) (Fig. 4.3E, I).

Pedicelo (*pedicel*)—Parte del arco neural que articula con el centro vertebral formando los límites laterales del canal neural (Welles, 1943; Romer, 1956); “*pedicle*” (Andrews, 1910; Welles y Gregg, 1971) (Fig. 4.3H).

Proceso transverso (*transverse process*)—Combinación de la parapófisis y la diapófisis en una sola apófisis costal (Welles, 1962). Romer (1956) y Welles (1943) lo utilizan como sinónimo de diapófisis (Fig. 4.3F).

Surco periférico (*peripheral groove*)—(Término nuevo). Línea que marca un cambio abrupto en la convexidad y la textura en el límite de la cara articular y puede rodear también las facetas hemales en las vértebras caudales (Término nuevo) (Fig. 4.3B, I).

Sutura costal (*costal suture*)—Sutura entre una costilla y el centro vertebral (Welles, 1943) (Fig. 4.3B).

Sutura neurocentral (*neuro-central suture*)—Sutura entre el arco neural y el centro vertebral (Andrew, 1910; Brochu, 1996) (Fig. 4.3B, E).

Términos referidos a vértebras no utilizados en esta Tesis

Apófisis lateral (*lateral apophysis*)—Apófisis formada por la diapófisis, parapófisis o una combinación de ambas (Bardet *et al.*, 1999). Es sinónimo de “*ripit*”.

Centro vertebral (*vertebral centrum*) —Sinónimo de centro vertebral.

Faceta costal (*rib facet*)—Superficie en la que articula una costilla (Welles, 1943).

Ripit—Apófisis costal generalizada que corresponde a la parapófisis, diapófisis o a la fusión de ambas (Welles, 1962; Welles y Gregg, 1971).

Sinapófisis (*Sinapophysis*)—Combinación de parapófisis y diapófisis (Romer, 1956; Grasse, 1976). En este sentido, es sinónimo de proceso transversal según Welles (1962).

Costillas

Capítulo (*capitulum*)—Cabeza de la costilla que articula con la parapófisis (Romer, 1956).

Tubérculo (*tubercle*)—Cabeza de la costilla que articula con la diapófisis (Romer, 1956).

Monocípita (*single headed*)—Condición de una costilla en la cual hay una única cabeza articular; cercidopleuras (Persson, 1963).

Bicípita (*doble headed*)—Condición de una costilla en la cual hay dos cabezas articulares (Grasse, 1976) “*dichocephalous*” (Storrs, 1991); “*dicranopleura*” (Persson, 1963).

Proceso anterior y posterior de las costillas cervicales (*anterior and posterior process of the cervical ribs*)—Procesos que se desarrollan en el extremo distal de las costillas cervicales (Welles, 1943).

Cintura escapular (Fig. 4.4)

Barra pectoral (*pectoral bar*)—Barra formada por la articulación de interclavícula y coracoides o escápula y coracoides (O'Keefe, 2001a, 2004a) (Fig. 4.4A).

Coracoides

Proceso medio ventral (*mid ventral process*)—Proceso del coracoides que se ubica en el margen medial de la superficie ventral (Hiller *et al.*, 2005; Hiller *et al.*, 2005) (Fig. 4.4C).

Fenestra cordiforme (*cordiform fenestra*)—Espacio entre las proyecciones posteriores de ambos coracoides; “*heart-shape fenestra*” (Hiller *et al.*, 2005) “*cordiform intercoracoid fenestra*” (Welles, 1962) (Fig. 4.4A, B, C).

Cresta transversal (*transverse ridge*)—Engrosamiento visible en la superficie dorsal del coracoides que se desarrolla entre su margen medial y la cavidad glenoidea (Hiller, *et al.*, 2005) (Fig. 4.4B).

Cavidad glenoidea (*glenoid cavity*)—Superficie del coracoides que articula con el húmero (Romer, 1956); “*glenoid surface*” (Andrews, 1922; Bardet, *et al.*, 1999); “*glenoid face*” (Welles, 1943) (Fig. 4.4B).

Proceso anterior y proceso posterior (*anterior process; posterior process*)—Procesos de la parte mesial del coracoides que se dirige anterior y posteriormente (Hiller y Mannering, 2005) (Fig. 4.4B).

Faceta escapular (*scapular facet*)—Superficie de articulación del coracoides con la escápula (Hiller, *et al.*, 2005) (Fig. 4.4B).

Superficie sinfisial del coracoides (*coracoid symphyseal surface*)—Superficie medial del coracoides que articula con su homóloga (Andrews, 1922) (Fig. 4.4B).

Rama posterior (*posterior extension*)—Rama del coracoides que se proyecta posteriormente y limita externamente la fenestra cordiforme (O'Keefe, 2001a); *posterior projection* (Welles, 1943).

Escápula.

Faceta coracoidea (*coracoid facet*)—Superficie de la escápula que articula con el coracoides (Bardet *et al.*, 1999; Hiller, *et al.*, 2005) (Fig. 4.4D).

Rama dorsal (*dorsal ramus*)—Rama de la escápula que se dirige dorsalmente (Andrews, 1922; Bardet *et al.*, 1999; Hiller *et al.*, 2005); “*dorsal process*” (Welles, 1943, 1952; O'Keefe, 2001a) (Fig. 4.4D, E).

Rama ventral (*ventral ramus*)—Rama de la escápula que se extiende hacia adelante de la cavidad glenoidea y puede en algunos casos realizar la articulación con su

homóloga (Andrews, 1922; Bardet *et al.*, 1999; Hiller *et al.*, 2005); “*ventral plate*” (Welles, 1943, 1952) (Fig. 4.4E).

Superficie sinfisial de la escápula (*scapular symphyseal surface*)—Superficie medial de la rama ventral de la escápula que tiene una relación de sínfisis con su homóloga (Hiller *et al.*, 2005) (Fig. 4.4E).

Faceta glenoidea (*glenoid facet*)—Parte de la escápula que articula con el fémur (Bardet *et al.*, 1999) (Fig. 4.4E).

Cintura pélvica (Fig. 4.4)

Barra pélvica (*pelvic bar*)—Barra compuesta por el pubis e isquion que entran en contacto sobre la línea media. (Welles, 1952; Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a car. 146); “*midline bar*” (Welles, 1943, 1962) (Fig. 4.4F).

Miembros (Fig. 4.5)

Propodio (*propodium; propodial element*)—Término utilizado para nominar el primer segmento del miembro formado por húmero o fémur (Romer, 1956; O'Keefe, 2001a) (Fig. 4.5).

Epipodio (*epipodium; epipodial element*)—Término utilizado para nominar el segundo segmento del miembro formado por ulna y radio o tibia y fibula. (Romer, 1956; O'Keefe, 2001a) (Fig. 4.5A, B).

Capítulo (*capitulum*)—Zona terminal del propodio que articula con la cintura (Fig. 4.5A, B).

Tuberosidad (*tuberosity*)—Proceso dorsal del húmero ubicado en el extremo proximal (Welles, 1943, 1952, 1962) (Fig. 4.5A).

Trocánter (*trochanter*)—Proceso dorsal del fémur ubicado en el extremo proximal (Welles, 1943, 1952, 1962) (Fig. 4.5B).

Foramen epipodial (*epipodial foramen*)—Espacio remanente entre los elementos del epipodio en el miembro anterior y posterior (Welles, 1943; Brown, 1981) (Fig. 4.5A, B).

4.2.3 Orientación y determinación de elementos óseos

A continuación se detallan los indicadores utilizados para orientar espacialmente los elementos que componen el esqueleto postcraneano.

4.2.3.1 Vérttebras

El indicador clásico utilizado para orientar vértebras de tetrápodos se deriva de la invariable relación entre las zigapófisis (Romer, 1956; Grasse, 1976). Este criterio es válido para cualquier tetrápodos (Fig. 4.6). En el caso de las vértebras de Plesiosauria es usual que no se encuentren asociados el arco neural y el centro vertebral, por lo que el mencionado criterio no puede aplicarse. En estas situaciones son requeridos otros indicadores. En el caso de los Familia Elasmosauridae, a la que pertenecen la mayoría de los materiales revisados en este Tesis, las vértebras suelen ser anfiplanas por lo que no hay una asimetría marcada en las caras articulares que permitan la orientación. En este caso la relación que permite orientar las vértebras es la posición de la articulación del arco neural con el centro vertebral.

1. En los casos en los que se ha preservado parte del arco neural pero no las zigapófisis, hay que tener en cuenta que el primero suele estar desplazado hacia la parte anterior del centro (Fig. 4.6). Welles (1952) utiliza este criterio para orientar las vértebras de *Elasmosaurus platyrus*, y Selley (1874a) también confirma esta relación en las vértebras caudales y sacras de *Muraenosaurus leedsii*. Este criterio fue corroborado en los ejemplares MCS PV 4 y MML PV 4 que preservan sus arcos neurales con las zigapófisis.
2. La condición mencionada en 1) es claramente visible en el atlas, en el cual los pedicelos tienen una posición directamente anterior al centro, formando parte de la cavidad que articula con el cóndilo occipital (Fig. 4.6E). El mismo principio se aplica al axis (Andrews, 1910, 1913) y es corroborado en los ejemplares MLP 40-XI-14-6 y MLP 99-XII-1-8.
3. Este desplazamiento del arco neural hacia adelante genera que el piso del canal neural, formado por el centro vertebral, se prolongue más y sea más angosto y definido en su parte anterior (Fig. 4.6F).
4. Además, como los pedicelos articulan en una posición desplazada hacia el extremo anterior, las facetas pedicelares son más grandes o profundas hacia el extremo anterior. En caso de estar libre el arco, la parte anterior de la base de cada pedicelo es más ancha o convexa. Esto último está corroborado en los ejemplares MLP 93-I-5-1 y MLP 99-XII-1-8.
5. En las vértebras cervicales de los Elasmosauridae con cara articular bilobada, la escotadura ventral es más marcada en la cara articular anterior que en la posterior. Corroborado en el ejemplar MLP 93-I-5-1.
6. En las vértebras cervicales la costilla está desplazada hacia la parte posterior del centro vertebral (Welles, 1943; aplicable a Elasmosauridae) (Fig. 4.6A, B).

Corroborado en los ejemplares MCS PV 4 y MLP 71-II-13-1; PV 4, en los cuales se han preservado el arco neural y las zigapófisis como elementos de contrastación.

7. En las vértebras dorsales las diapófisis se dirigen hacia atrás (Welles, 1943), criterio aplicable a los Elasmosauridae y corroborado en el ejemplar MML PV 4) (Fig. 4.6C).

Diapófisis. Las vértebras dorsales de los Plesiosauria presentan diapófisis fuertemente expandidas lateralmente. En muchas oportunidades se preservan diapófisis aisladas porque se ha perdido el arco neural. En estos casos es necesario orientarlas para describirlas.

- Las diapófisis suelen ser comprimidas dorsoventralmente, por lo que quedan determinados dos márgenes subparalelos. El margen más estrecho dorsoventralmente es el anterior mientras que en la superficie ventral, cerca del margen anterior, se observa un aumento abrupto del espesor. Esto último es apreciado en los ejemplares MCS PV 4 y MML PV 4 y MLP 93-I-5-1 y observado en ilustraciones de *Muraenosaurus* (Andrews, 1910; fig. 53 y 54) y de *Cryptoclidus eurymerus* (Brown, 1981).

4.2.3.2 Propodios

Una de las características de los propodios de los plesiosaurios es la simplificación de los accidentes anatómicos y la pérdida en muchos casos de las asimetrías que suelen usarse en otros tetrápodos para orientar dichos elementos, o para determinar si se trata de un húmero o un fémur. Estas dificultades son más importantes en las formas más derivadas tales como los Elasmosauridae, en las cuales estas tendencias llegan a su máxima expresión (Welles, 1943, 1952, 1962; Sato, 2003; Gasparini y Salgado, 2000; Hiller *et al.*, 2005).

Para diferenciar húmero de fémur en ejemplares de Elasmosauridae se debe tener en cuenta que: .

- El húmero suele ser más expandido distalmente que el fémur (Welles, 1943, 1952, 1962).
- El fémur suele tener una columna más grácil que el húmero (Welles, 1943, 1952, 1962).
- La sección de la columna es subcircular en el fémur y subelíptico en el húmero (obs. pers).

- La diferencia de tamaño también puede ser utilizada como elemento de diferenciación. En la familia Elasmosauridae el húmero suele ser más largo que el fémur aunque hay excepciones a esta regla (Welles, 1952; Sato *et al.*, 2006).

El problema de la orientación de los propodios puede dividirse en dos etapas: determinación de dorsoventralidad y determinación de los márgenes anterior y posterior.

Dorsoventralidad. El primer paso es ubicar las superficies dorsal y ventral.

- En general, en el extremo proximal de los propodios se desarrollan dos zonas convexas (cabezas): siempre la cabeza terminal (aquella alineada con la columna) es el capítulo y la otra (tuberosidad/trocanter) está en la superficie dorsal (Welles, 1943; O'Keefe, 2001a, sinapomorfía de Plesiosauria, car. 151) (Fig. 4.5).
- En caso de no tener el extremo proximal preservado, las cicatrices musculares de la columna más importantes (por la superficie y grado de desarrollo) están en la superficie ventral (observado en MCS PV 4 y MLP 93-I-5-1).

Determinación del margen anterior y posterior. En general, el elemento mayor del epipodio es el anterior (radio, tibia) y, por lo tanto, de las dos facetas de articulación distal del propodio, la mayor corresponde al radio o tibia y por lo tanto son anteriores. Además, la columna en general se encuentra más alineado con el radio (miembro anterior) o tibia (miembro posterior) que la ulna o la fíbula. Esta relación permite determinar cual es el margen anterior y cual el posterior (Fig. 4.5). (Observación de ejemplares MML PV 4 y diagramas en Welles, 1943, 1952, 1962).

4.2.3.3 Epipodio/Carpales-Tarsales

En todos los plesiosaurios los elementos tarsales y carpales están simplificados, de modo tal que es complicado determinar su identidad y orientación. En general se trata de elementos cortos y aplanados (Welles, 1943; Tarlo, 1960; Brown, 1981).

Previamente a la discusión sobre la orientación es necesario analizar la estructura de los miembros de Plesiosauria que están conformados por la fórmula clásica del propodio (húmero o fémur) y epipodio (radio/tibia y ulna/fíbula), tres elementos proximales (radial o tibial, intermedio, ulnar o fibular) y tres elementos distales (I, II+III, IV). Por lo tanto, la modificación más evidentes es la ausencia de centrales y la ausencia de dos elementos distales. En esta Tesis se considera que el número de distales se debe a la fusión del distal II+III y la ausencia del distal V (Welles, 1943; Hiller *et al.*, 2005). Por otro lado, se observan cinco elementos en el

metatarso. El elemento V suele estar más o menos desplazado proximalmente, ocupando el lugar del distal V. El número de falanges en cada dedo es variable y, debido a la conservación generalmente deficiente, no suele conocerse la fórmula falangeal completa de la mayoría de las especies.

El mayor problema en este sentido es identificar elementos aislados. Para esto es importante determinar dos características del elemento analizado: número total de caras laterales (todas las superficies que no corresponden a la superficie dorsal y ventral) y, entre éstas el número de caras articulares. Además para su descripción es necesario adoptar una nomenclatura adecuada (Fig. 4.7).

Tabla 4.1. Detalle del número de lados y caras articulares de los elementos generalizados del epipodio y mesopodio (datos tomados de Welles, 1943, 1952, 1962).

Elemento	Número de lados	Número de caras articulares
Elemento epipodial anterior	4+1 (for. Ep..)	3+1 (for ep.)
Elemento epipodial posterior	5+1 (for. ep; elem sesamoideo)	4+1 (for ep.)
Elemento proximal anterior	5	4
Elemento proximal intermedio	6	6
Elemento proximal posterior	6	5
Elemento distal I	5	4
Elemento distal II+III	6	6
Elemento distal IV	5+1 (foramen)	5+1 (foramen)

Por lo tanto, se pueden dividir los elementos en dos grandes conjuntos, los que tienen la misma cantidad de lados que de caras articulares (no son parte del margen de la aleta) y los que tienen algún margen que no es una cara articular (son parte del margen de la aleta). Además, es importante nombrar de alguna manera las caras articulares. En esta Tesis utilizaremos los adjetivos proximal, distal y anterior, posterior. En caso de existir dos caras articulares proximales o distales en cualquier elemento se agregará la palabra anterior o posterior (Fig. 4.7).

Epipodio. Los elementos del epipodio pueden reconocerse por presentar cinco lados (si contamos la cara que contiene una escotadura como una sola, "+1" en el cuadro). Uno de esos lados no es una carilla articular, pues forma el margen anterior o posterior de la aleta. Entonces, la presencia de cinco lados: cuatro caras articulares (con una escotadura en una de ellas) y un margen de aleta nos permite reconocer los elementos epipodiales. Resta sólo diferenciar si se trata del elemento epipodial anterior o posterior. Para eso hay que observar que, en el caso del elemento epipodial anterior, la cara articular distal anterior suele ser mayor que la posterior. Lo contrario ocurre en el elemento epipodial posterior (diagramas de Welles, 1943, 1952, 1962). En

el estado actual del conocimiento es imposible determinar cuál es la cara dorsal y cuál la ventral, por lo que no se puede determinar si se trata un elemento del miembro izquierdo o derecho.

Mesopodio o Mesopodio. En el mesopodio es relativamente sencillo diferenciar algunos de los elementos por la combinación de su número de caras y el número de caras articulares. Sin embargo, según este método no es posible diferenciar un elemento epipodial anterior de un distal I (ambos tienen cinco lados y cuatro caras articulares). En una misma aleta estos elementos se diferencian sólo por su tamaño. Por otro lado, tampoco es posible diferenciar el elemento proximal intermedio y el distal II+III (ambos tienen seis lados y todos son caras articulares). El elemento distal IV es fácil de reconocer porque suele tener una escotadura en su cara mayor (Indicada como "+1"). La misma dificultad en diferenciar la superficie dorsal de la ventral observada en el epipodio se presenta en los elementos del mesopodio.

4.2.4 Índices y medidas utilizados

4.2.4.1 Índices vertebrales

La utilización de las proporciones de los centros vertebrales en la descripción y sistemática de los Plesiosauria tiene una larga historia (Welles, 1943, 1952, 1962). Su extensa utilización se debe a dos factores: por un lado, las proporciones del centro vertebral en muchos casos son informativos desde el punto de vista sistemático (Welles, 1952; Brown 1981, 1993), o al menos su utilización permite describir el material; además, es común que el único registro de plesiosaurios en una localidad sean centros vertebrales aislados (Persson, 1963; Brown, 1981).

Welles (1952) planteó la utilización de las medidas clásicas: longitud (L), altura (H) y anchura (B) transformadas en índices como medio de resumir información sobre las proporciones de los centros vertebrales. El mismo autor definió cada uno de estos términos de la siguiente manera:

L: longitud total; **H:** altura máxima de la cara anterior (no hasta el piso del canal neural); **B:** anchura de la cara articular anterior.

Con estos datos Welles (1952) diseñó un sistema que permite expresar las relaciones entre estos valores mediante tres números. Además Welles (1952) planteó una disposición fija de las medidas e índices (L, 100*H/L: 100*B/L) con el objetivo de hacer más sencillas las descripciones. Esta disposición se utilizará en esta Tesis.

En esta Tesis, siguiendo a Welles (1952), estos valores se denominan de la siguiente manera:

$$HI= 100 * H / L$$

$$BI = 100 * B / L$$

Se agrega además el índice BHI, que es simplemente el cociente HI/BI, que permite describir las proporciones de la cara articular:

$$BHI = 100 * B / H$$

El siguiente avance lo realizó Brown (1981) cuando introdujo el VLI (*Vertebral Length Index*), un índice que expresa la forma del centro vertebral mediante un único número. Además de actuar como otro elemento en las descripciones fue intención del autor que se lo utilizara para analizar la variación anatómica y ontogenética, a fin de diferenciarlas de aquella con valor sistemático (Brown, 1981).

En VLI se define de la siguiente manera:

$$VLI = 100 * L / (0,5 * (B + H))$$

Por lo tanto, el VLI es la relación entre L y el promedio de B y H. El VLI tiene varias ventajas. Por un lado, al ser un índice, permite comparar vértebras de diferente tamaño y además condensa información sobre la elongación en un solo número, lo cual simplifica los gráficos y análisis (O'Keefe y Hiller, 2006). Por otro lado tiene la desventaja de obscurecer posibles correlaciones entre H y B, porque no considera estas medida por separado (O'Keefe y Hiller, 2006). Sin embargo, esto se puede detectar mediante los índices de Welles (1952) mencionados más arriba.

Es interesante destacar que en la definición de Welles de los valores H y B estos se miden siempre en la cara articular anterior (Welles, 1962). En consecuencia, las tablas de Welles se construyeron tomando los datos en la cara articular anterior. Por otro lado, el VLI considera valores de la cara articular posterior. Proponemos por consiguiente tomar H y B en la cara posterior para trabajar con ambos tipos de índices a la vez, respetando la definición del VLI. Sin embargo el valor del VLI calculado con los datos de las tablas de Welles (1943, 1952, 1962) tiene que ser considerado una aproximación al valor real pues los valores se tomaron en la cara articular anterior. Este detalle no ha sido considerado por otros autores dado que en general se han utilizado las tablas de Welles en el cálculo del VLI (O'Keefe y Hiller, 2006). Por otro lado, hay que considerar que la diferencia suele ser poco significativa.

Durante esta Tesis se incorpora el índice P que indica el grado de proyección de las parapófisis.

$$P = B_t / B$$

Donde B_t es la anchura total de la vértebra caudal, considerando las parapófisis.

4.2.4.2 Otros índices

Además de los índices que se aplican a la descripción de las vértebras se utiliza el índice B:L, el cual expresa la relación entre la expansión distal de un propodio y la longitud total del mismo. Esta índice expresa mediante un número el grado de expansión de la zona distal del propodio.

B:L= Longitud anteroposterior distal/ Longitud proximodistal

4.2.5 *Región cervical de Elasmosauridae y Polycotylidae, descripción y terminología aplicada*

4.2.5.1 Elasmosauridae

La región cervical de los Plesiosauroidea y especialmente de Elasmosauridae ha sido la más utilizada en la sistemática desde los trabajos pioneros (De la Beche y Conybeare, 1821; Welles, 1943, 1952, 1962; Brown, 1981; O'Keefe y Hiller, 2006). Además, debido al aumento del número de vértebras cervicales (llegando a 72 en *Elasmosaurus platyurus*) su representación en el registro suele igualar al de las demás regiones en conjunto (Welles, 1943, 1952, 1962). Sin embargo, la importancia que se le concede a los caracteres de la región cervical en la sistemática también ha sufrido variaciones a lo largo de la historia. Actualmente, se considera que las vértebras aisladas no son diagnósticas por debajo del nivel familiar (O'Keefe y Hiller, 2006), salvo algunas excepciones (ver sección 6.1.1) (O'Gorman *et al.*, 2012).

El comportamiento general de las medidas L, H y B de las vértebras cervicales de los Elasmosauridae comparten varias características. La longitud del centro vertebral (L) es creciente en las sucesivas vértebras en dirección cráneo-caudal hasta un máximo, el cual se alcanza en la zona media, y luego se produce un decrecimiento en la zona posterior (Figs 4.8A; 4.9A). La posición de la vértebra más larga en la región cervical es variable, pero, en general, en un cuello de n vértebras, se encuentra por detrás de la vértebra número n/2 (Figs 4.8A; 4.9A). Las medidas la altura (H) y la anchura (B) del centro vertebral también son crecientes en dirección cráneo-caudal (Figs 4.8A; 4.9A). En la mayoría de los casos, L supera a H y B supera L (Figs 4.8A; 5.9A). En las formas de cuello elongado (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006) L supera fuertemente a B (Fig. 4.8A) (ej. *Elasmosaurus platyurus*), pero en el resto de los casos se observa la relación inversa (ej. *Mauisaurus haasti*) (Fig. 4.9A). La zona posterior de la región cervical es diferente del resto de la región cervical en relación a las generalidades mencionadas. Particularmente se observa que al decrecer, L es

superada por H (Figs 4.8A; 4.9A). Los índices HI y BI reflejan este cambio con un incremento en la parte posterior de la región cervical (Figs 4.8B; 4.9B) asimismo el índice VLI decrece en esta zona tomando valores inferiores a 100 (Figs 4.8C; 4.9C).

Con relación a la “elongación” de la región cervical se registran dos patrones generales en la región cervical de los Elasmosauridae. Estos patrones fueron analizados por O'Keefe y Hiller (2006) quienes las denominaron formas elongadas ('*elongate*') y no elongadas (“*not elongate*”). Estos patrones se caracterizan por la diferencia en el comportamiento de la longitud del centro vertebral a lo largo de la región cervical. El grupo “elongado” (*Styxosaurus* y *Elasmosaurus*) tiene varios caracteres en común 1) rango de variación del VLI (VLI Max-VLI Min) entre 60 y 100; 2) algunas vértebras cervicales con valores de VLI entre 150 y 200 y 3) VLI promedio de 125 a 138 (O'Keefe y Hiller, 2006). Además, presentan un VLI con comportamiento errático de la zona media de la región cervical (O'Keefe y Hiller, 2006) (Fig. 4.8C). Estos caracteres están ausentes en las formas no elongadas (Fig. 4.9C). Sin embargo, existen géneros con caracteres que los acercan a las formas “elongadas” pero que no cumplen con todas las condiciones mencionadas más arriba. *Thalassomedon haningtoni* tiene un rango de variación del VLI amplio (66) pero un VLI promedio (103) y valor máximo de VLI (134) bajo para ser considerado una forma elongada (O'Keefe y Hiller, 2006). El caso de *Hydralmosaurus alexandrae* es diferente pues tiene un promedio de VLI alto (118) pero un rango de variación del VLI (40) y valor máximo del VLI (140), bajos para ser considerado una forma elongada (O'Keefe y Hiller, 2006).

4.2.5.2 Polycotylidae

La región cervical de los Polycotylidae ha sido menos estudiada que la de los Elasmosauridae, posiblemente debido al menor número de registros de regiones cervicales completas. Si embargo, en el caso de *Manemergus anguirostris* se ha registrado una secuencia completa (Buchy *et al.*, 2005). Aunque difieren significativamente en el número de vértebras cervicales, las regiones cervicales de los Polycotylidae y las de los Elasmosauridae comparten la correlación de la el valor H y B del centro vertebral con la ubicación en la secuencia cervical (Fig. 4.10A). Además, como el caso de los Polycotylidae la longitud anteroposterior de los centros vertebrales decrece en la parte posterior de la región cervical (Fig. 4.9A).

4.2.6. Estimación de longitud y masa corporal

El método seguido para estimar la longitud corporal depende de las características del ejemplar analizado, particularmente de qué partes se han

preservado. Sin embargo, siempre se tiene en cuenta la longitud de los cartílagos intervertebrales que para estandarizar el criterio y, siguiendo a Welles (1943), serán considerados igual a 2 mm.

Si bien esta Tesis no se enfoca en temas paleobiológicos, en el Capítulo 9 fue necesario estimar masas corporales. El cálculo de masa corporal en elasmosáuridos ha sido analizado brevemente por Everhart (2000), quien mediante la medición del volumen real de un modelo a escala estimó las masas de elasmosáuridos de diferentes longitudes (Cuadro 5.27). Este enfoque sencillo es el utilizado en esta Tesis, aunque hay que remarcar que el mismo no considera las variaciones de proporciones en los distintos representantes del grupo. Particularmente el modelo está basado en formas de cuello extremadamente largo por lo que las estimaciones de masa corporal de las formas más conservadoras en cuanto a su longitud estarán subestimada. Esta subestimación genera un sesgo sobre el análisis que será discutido en el Capítulo 10.

Tabla 4.2. Valores de longitud y masa obtenidos por Everhart (2000).

Longitud (m)	Peso (Kg)
1	4
2	41
3	103
4	244
5	476
6	823
7	1307
8	1951
9	2800
10	3811
11	5073
12	6586
13	8374
14	10459

A partir de esta tabla y mediante el programa EXCEL se puede obtener una curva que permite trabajar con valores continuos. Si **Lt** es la longitud (metros) y **M** la masa (kilogramos). La relación entre M y Lt es:

$$M = 3,7856 * Lt^3 + 0,5434 * Lt^2 - 3,1483 * Lt + 6,7562$$

4.2.6 Análisis de variación ontogenética

La existencia de variación ontogenética en la morfología ósea de los plesiosaurios es conocida y está bien documentada (Andrews, 1913; Welles, 1943; Brown, 1981; O'Keefe y Hiller, 2006). En el pasado, diferencias debidas a la variación

ontogenética se han malinterpretado y utilizado para generar divisiones taxonómicas (Welles, 1952; Carpenter, 1999), incluso para diagnosticar clados de orden superior (Persson, 1963). Este problema es común a toda la paleontología de vertebrados, y en especial a los Plesiosauria por la escasez de material diagnóstico, la existencia de cambios ontogenéticos importantes, y la ausencia de series ontogenéticas más o menos completas (Welles, 1952, 1962; Brown, 1981; Carpenter, 1996; O'Keefe y Hiller, 2006). Uno de los objetivos primordiales de la sistemática es determinar qué especies están presentes en una muestra y cuáles son sus caracteres. Lograr esto implica determinar qué caracteres son útiles a la hora de diferenciar especies. Por estos motivos es relevante determinar el origen de la variación de cada carácter para considerar sólo la variación interespecífica en el análisis sistemático (Welles, 1952).

Se han producido avances en el conocimiento de la variación morfológica intraespecífica e interespecífica de los elementos óseos de los plesiosaurios. Welles (1952) dividió las fuentes de variación morfológica según su origen en: ontogenética, intraespecífica e interespecífica, pudiéndose agregar también la sexual en caso de poder demostrarse su existencia. La tarea de diferenciar los tipos de variación es compleja dada la dificultad en aplicar un criterio no morfológico en la sistemática paleontológica, y por la dificultad de diferenciar variación ontogenética e intraespecífica de la interespecífica.

Una de las formas de abordar el estudio de la variación ontogenética es la creación de clases de edad. Éstas se basan en algún rasgo morfológico que varía a lo largo de la vida del individuo en una misma dirección (sentido de cambio constante, aunque posiblemente no a una misma tasa); así, se pueden crear estadios discretos y ordenados llamados clases de edad. Las clases de edad o secuencias de cambios de caracteres se han aplicado como herramienta en varios grupos de reptiles fósiles tales como pelicosaurios (Brinkman, 1988), cocodrilos (Brochu, 1996) e ictiosaurios (Jhonson, 1977).

Una breve reflexión nos lleva a concluir que para que un conjunto de grupos (clases de edad) sea discreto y ordenado es necesario que se cumplan dos condiciones, las cuales generan una relación de correspondencia inequívoca entre edad cronológica y clase de edad.

- I) Todo individuo atraviesa por las mismas clases de edad (a menos que muera antes), sólo una vez y en el mismo orden (**Secuencialidad**).
- II) Cada individuo se encuentra en una y sólo una clase de edad en un determinado momento (**Unicidad**).

Estas condiciones hacen que la clase de edad sea una función de la edad (por analogía matemática) aunque no se cumpla que los tiempos sean los mismos en diferentes individuos.

Los antecedentes sobre el estudio de la variación ontogenética en plesiosaurios son extensos y se remontan al primer trabajo sobre el grupo (De la Beche y Conybeare, 1821). Brown (1981) realizó un gran aporte al proponer la utilización de clases de edad ("*grow stages*") para nominar los estadios de desarrollo ontogenético de un individuo. Las clases de edad que Brown propuso son:

"Juvenil" (*juvenile*): "aquella en la que los arcos neurales de las vértebras no están fusionados al centro" (Brown, 1981:255).

"Adulto" (*adult*): "aquella en la que la fusión de los arcos neurales ha tenido lugar" (Brown, 1981:255).

"Senil" (*old adults*): "aquella en la que el arco neural y centro vertebral están fusionados y adicionalmente se observan otros caracteres de osificación avanzada" (Brown, 1981:255).

Si bien estas definiciones generan un marco dentro del cual registrar y organizar las observaciones, la aplicación de este sistema no está exento de dificultades. En primer lugar es necesario definir fusión "*fused with*" y cierre neural "*neuro-central closure*", pues esto puede hacer referencia al cierre neural (en el que aún se ve la sutura) o a la fusión (en la que no se distingue la sutura) (Brochu, 1996).

Además, como consecuencia de las observaciones realizadas en esta Tesis, se ha determinado que en varios ejemplares revisados y en otros casos registrados en la bibliografía, no todos los arcos neurales se fusionan en el mismo momento (Welles 1943; Gasparini *et al.*, 2003a; O'Gorman *et al.*, 2011). Esto genera dos dificultades. En primer lugar, estos casos de fusión parcial no deberían ser considerados juveniles según la clasificación de Brown (1981) pero tampoco adultos, dado que la fusión no es total. Para estos casos hay que modificar las definiciones de las clases de edad para lograr que se cumpla la condición II, y para que todo individuo se encuentre en cada momento en una clase de edad determinada (**Unicidad**).

Por otro lado, las definiciones de las clases de edad de Brown no nos permiten trabajar directamente con materiales aislados que contienen información sobre el desarrollo ontogenético, debido a lo dicho anteriormente. Si los arcos neurales no se fusionan al centro vertebral todos en un mismo momento, el registro de una sola vértebra fusionada, no asegura que las demás vértebras de la columna lo hayan estado. Incluso podríamos pensar que en algunas vértebras el arco neural no se fusiona hasta un estadio ontogenético muy tardío. Ejemplo de esto es el ejemplar MLP

40-XI-14-6, holotipo de *Aristonectes parvidens*, en donde no se ha producido el cierre neuro-central en las vértebras caudales pero que ha sido considerado un adulto por Gasparini *et al.* (2003a). Para estos casos se proponen las siguientes consideraciones.

Cuando se trabaja con vértebras aisladas, las clases de edad de Brown (1981) deben ser utilizadas con alguna precaución. Para empezar, se separan las inferencias que se realizan sobre las vértebras individuales de las aplicables a todo el individuo. Se considera que una vértebra puede tener características de juvenil o adulta con cierto grado de independencia del estado del individuo completo.

“Vértebra con carácter juvenil”: no ha ocurrido el cierre neural.

“Vértebra con carácter adulta”: ha ocurrido el cierre neural.

“Vértebra con carácter seniles (*Old Adults*)”: sólo aplicable a vértebras caudales; siguiendo a Brown (1981) se considera que un individuo está en esta categoría sólo cuando el arco hemal se ha fusionado al centro vertebral.

Al separar “el carácter juvenil” o “carácter adulto” de una vértebra, en relación al cierre de las suturas, de la condición “adulta” o “juvenil” del ejemplar, el modelo de inferencia se complejiza.

Dado que se carece de un modelo de maduración de la columna vertebral, en esta Tesis se utiliza una aproximación simple. Como se sabe que la región caudal es la última en la que se produce el cierre neural, no se harán inferencias sobre la condición juvenil de un ejemplar basándose únicamente en vértebras caudales, pues éstas permanecen con la sutura neuro- central abierta hasta estadios ontogenéticos tardíos. Más estudios sobre este tema se requerirán para mejorar este enfoque.

Por otro lado las diferencias relacionadas con la variación ontogenética también pueden ser utilizadas como medio de análisis de la diversidad sistemática. Particularmente se utiliza en esta Tesis la elongación relativa (crecimiento de la dimensión anteroposterior del centro vertebral con relación al altura y anchura) que sufren las vértebras cervicales durante el desarrollo ontogenético que está bien documentada en los Elasmosauridae (O'Keefe y Hiller, 2006). Por lo tanto, este elemento junto con el tamaño relativo será utilizado como elementos para determinar distintas vías de desarrollo y por lo tanto diferencias sistemáticas. Así, si en un par de ejemplares A, B el tamaño de A supera el tamaño de B pero la elongación vertebral de B es mayor a la de A en vértebras de la misma posición en la región cervical entonces podemos considerar que A y B corresponden a dos especies diferentes. Este tipo de razonamientos es útil cuando se trabaja con ejemplares que solo preservan material postcraneano, lo cual complica las determinaciones a nivel genérico.

4.2.8 Análisis filogenético

4.2.8.1 Métodos de búsqueda

En la búsqueda de los árboles más parsimoniosos se utilizó el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008). Se utilizaron búsquedas de 1000 árboles de Wagner iniciales y TBR. Posteriormente se aplicó TBR a los árboles guardados en la memoria para asegurarse que se hayan obtenido todos los árboles más parsimoniosos (MPTs).

4.2.8.2 Medidas de soporte

La evaluación de consistencia de los árboles se realizó mediante los índices de consistencia (CI) y retención (RI). El índice de Consistencia, introducido por Kluge y Farris (1969), estima el grado de homoplasia de un carácter

$$c = m / s.$$

Donde m es el número mínimo de cambios posibles y s es el número observado.

Por otro lado índice de retención (Farris, 1989) corresponde a la fórmula.

$$r = (g - s) / (g - m)$$

En la que g representa la máxima homoplasia posible para un carácter. Por lo tanto r mide el grado de homoplasia en relación al máximo posible. Toma valores desde 1 (s=m), carácter que no muestra homoplasia, hasta 0, (g=s), en un carácter que muestra tanta homoplasia como es posible. La suma de los valores de m para cada carácter se denomina M y de igual manera se calculan S y G. Estos valores permiten calcular el índice de consistencia y retención para árboles filogenéticos completos.

$$C = M / S \text{ y } R = (G - S) / (G - M)$$

El cálculo de ambos índices se realizó mediante el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008)

4.2.8.3 Medidas de soporte de ramas

Para evaluar el soporte de ramas se utilizó la técnica de remuestreo calculando el *symmetric resampling* mediante el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008) realizando 1000 replicas partiendo de diez secuencias de adición al azar y utilizando TBR como algoritmo de búsqueda, guardando diez árboles por repetición. Se calculó el *symmetric resampling* (Goloboff *et al.*, 2003) (debido a que no es afectado por el paso o la condición ordenada de los caracteres). Asimismo se calculó el soporte de Bremer, el cual indica el número de pasos extra en el cladograma que produce que el clado desaparezca del consenso de los árboles subóptimos (Bremer, 1994).

4.2.9 *Análisis paleobiogeográfico*

El objetivo del análisis es determinar el grado de relación entre determinadas áreas de Patagonia, Antártida y otras zonas del Sur Gondwana durante el Cretácico Superior sobre la base de las asociaciones de plesiosaurios que en ellas se registran. Con el objetivo de testear la hipótesis de la existencia de una fuerte relación entre las faunas de plesiosaurios de Patagonia y aquella de la Península Antártica se utilizó el método PAE (*Parsimony Endemism Analysis*) basado en localidades, planteado por Rossen (1988). La matriz utilizada se construyó utilizando una analogía entre la relación taxón/carácter y área/taxón por la cual los taxones se consideran caracteres de las áreas en las que son registrados (Rossen, 1988). Las ausencias se codifican como 0 y las presencias como 1. Por consiguiente en el cladograma de áreas éstas se encontrarán agrupadas por taxones compartidos. Se incorpora a esta matriz, de datos sobre la filogenia mediante el método propuesto por Cracraft (1991) que consiste en agregar a la matriz datos de la presencia de clados supraespecíficos (originalmente géneros pero en este caso se aplicará a dos nodos de interés, ver Capítulo 8). El criterio de selección entre los diferentes árboles es el de parsimonia. La matriz se analizó con el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008), mediante el método mencionado previamente.

4.2.10 *Análisis de gastrolitos*

En la preparación de los gastrolitos se utilizaron martillos neumáticos modelo ME 9100 y Micro Jack.

Para permitir la comparación con material previamente descrito se tuvieron en cuenta los parámetros utilizados usualmente en descripciones de gastrolitos de plesiosaurios (Darby y Ojakangas, 1980; Cicimurri y Everhart, 2001; Cerda y Salgado, 2008). Específicamente, se consideraron el número de elementos del cluster, la longitud de los tres ejes principales (a: mayor; b, medio; c, menor), además del volumen y la masa total. Las medidas lineales se tomaron mediante un calibre electrónico marca STRONGER que permite una precisión 0,01mm y el volumen mediante el método de desplazamiento de líquido en recipiente graduado. En la descripción del tamaño se utilizó la terminología granulométrica de Wentworth (1922).

Además, se consideró el índice de esfericidad de máxima proyección

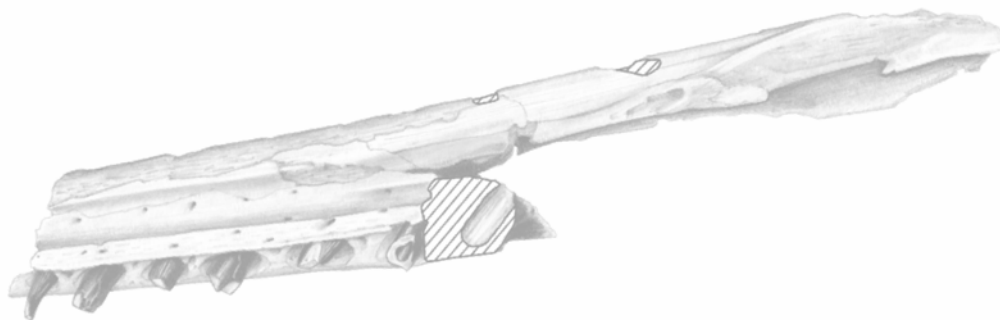
$$\psi = (c^2 / b * a)^{1/3} \text{ (Dobkins y Folk, 1970)}$$

y el índice oblate-prolate

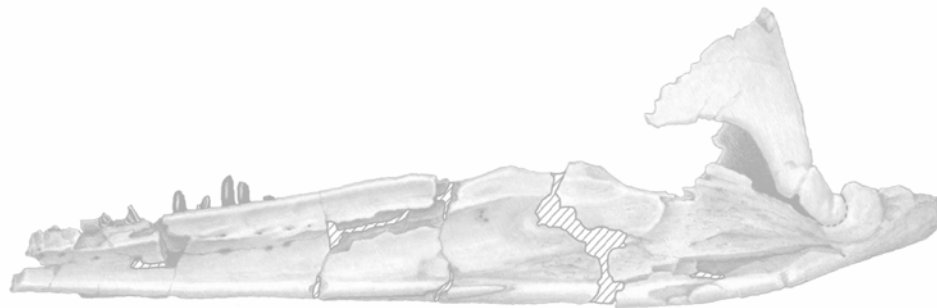
$$OP = (10 / (c / a)) * ((a - b) / (a - c) - 0,5) \text{ (Dobkins y Folk, 1970)}$$

Considerando específicamente la media y desvío estándar de esta índice. Se registró también el grado de redondeamiento de los clastos teniendo en cuenta las categorías de Powers (1953). Para la descripción de la forma se tomaron en cuenta las relaciones b/a y c/b , según el sistema de Zingg (Pettijohn, 1980).

Los caracteres de la superficie se analizaron mediante la observación con lupa binocular.



5. METODOLOGÍA DESARROLLADA O MODIFICADA EN ESTA TESIS



5. METODOLOGÍA DESARROLADA O MODIFICADA EN ESTA TESIS

5.1. *Análisis de variación anatómica de las medidas L, H, B en las vértebras de Elasmosauridae*

El conocimiento de la anatomía de la región cervical en Plesiosauria ha sido fundamental para los estudios sistemáticos (De la Beche y Conybeare, 1921; Owen, 1838; Welles, 1943, 1952, 1962). Aun luego de dos siglos de estudio, el análisis de esta región sigue aportando nuevos datos (Forrest, 2003; O'Keefe y Hiller, 2006).

El análisis detallado de las medidas e índices de los elementos vertebrales se enmarca en el Objetivo 3 (ver Capítulo 2). A su vez, este objetivo puede dividirse en tres objetivos parciales. [1] conocer las combinaciones de proporciones que se pueden registrar en un mismo individuo. Esto permite reconocer en qué casos un conjunto de vértebras pertenecen a más de un individuo, dato de suma importancia como veremos más adelante; [2] generar un protocolo de reconstrucción mediante el cual se logre reconstruir el orden de las vértebras en esqueletos desarticulados; [3] estimar el número de vértebras cervicales faltantes en un esqueleto incompleto y asimismo estimar su longitud total; [4] generar conocimiento con implicancias en el scoreo de caracteres y por lo tanto con valor sistemático. Estos objetivos se corresponden a la dinámica de trabajo seguida en esta Tesis: preparación de los materiales como herramienta de conocimiento del mismo, reconstrucción, descripción y análisis filogenético.

Para el análisis de la estructura de la región cervical de los plesiosauroideos (mayormente enfocada en los Elasmosauridae) realizada durante esta Tesis se utilizaron datos tomados fundamentalmente de los trabajos de Welles (1943, 1952, 1962), Bardet *et al.* (1999) y O'Keefe y Hiller (2006). Los métodos utilizados son

- análisis del rango de variación de cada una de las medidas e índices.
- correlación de las medidas e índices de las vértebras con la posición en la región cervical.
- estudio de los patrones generales de las medidas e índices. Cada uno de los métodos tiene un objetivo particular.

Especímenes considerados en el análisis. Se consideraron para este análisis varios ejemplares con regiones de la columna vertebral completas o casi completas. Para la

sistemática de las formas del *Western Interior Sea* (WIS), se siguió a Carpenter (1999).

Tabla 5.1. Ejemplares utilizados en el análisis de las medidas L, H y B e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras de los Elasmosauridae y Plesiosauridae (únicamente *Microcleidus tournemirens* Sciau, Crochet y Mattei, 1990).

Ejemplar	Taxón	Referencia
MMM J.T. 86-100	<i>Microcleidus tournemirens</i> (Sciau, Crochet y Mattei, 1990)	Bardet <i>et al.</i> , 1999 p. 936, tabla 2
A.N.SP. N° 10081	<i>Elasmosaurus platyurus</i> Cope, 1869	Welles, 1952 p. 55, tabla 1
A.M.N.H. N° 1945	<i>Hydralmosaurus serpentinus</i> (Cope) Welles, 1943	Welles, 1952 p. 63, tabla 3
A.M.N.H. N° 5835	<i>Hydralmosaurus</i> sp Welles, 1943	Welles, 1952 p. 77, tabla 6 (Determinación Carpenter, 1996)
U.C. MUS. PAL. N° 33912	<i>Hydrotherosaurus alexandrae</i> Welles, 1943	Welles, 1943 p. 150, tabla 1
C.I.T 2802	<i>Morenosaurus stocki</i> Welles, 1943	Welles, 1943 p. 171, tabla 6
D.M.N.H N° 1588	<i>Thalassomedon haningtoni</i> Welles, 1943	Welles, 1943 p. 162, tabla 4
USNM 11910	<i>Styxosaurus</i> sp. Welles, 1943	Welles, 1952 p. 91 tabla 11
CM Zfr 115	<i>Mauisaurus haasti</i> Hector, 1874	O'Keefe y Hiller, 2006 p. 222

Tabla 5.2. Ejemplares utilizados en el análisis de las medidas L, H y B e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras de Elasmosauridae y Plesiosauroidea (únicamente *Microcleidus tournemirens* Bardet *et al.*, 1999) y las regiones de la columna vertebral que están registradas por medio de medidas.

Ejemplar	Cervical	Dorsal	Caudal
MMM J.T. 86-100	Presente	Presente	-
A.N.SP. N° 10081 (No 18001)	Presente	Presente	Presente
A.M.N.H. N° 1945	Presente	Presente	Presente
U.C. MUS. PAL. N° 33912	Presente	Presente	Presente
C.I.T 2802	-	Presente	Presente
D.M.N.H N° 1588	Presente	Presente	Presente
A.M.N.H. N° 5835	Presente	-	-
USNM 11910	-	Presente	-
CM Zfr 115	Presente	-	-

Tabla 5.3. Procedencia estratigráfica de los ejemplares utilizados para el análisis de las medidas L, H y B e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras de Plesiosauroidea.

Ejemplar	Formación
MMM J.T. 86-100	Marnes feuilletées (Bardet <i>et al.</i> , 1999)
A.N.SP. N° 10081.	Formación Pierre Shale, Miembro Sharon Spring (Carpenter, 1996)

A.M.N.H. N° 1945	Formación Niobara, Miembro Smoky Hill Chalk (Carpenter, 1996)
A.M.N.H. N° 5835	Formación Pierre Shale, Miembro Sharon Spring (Carpenter, 1996)
U.C. MUS. PAL. N° 33912	Formación Moreno (Welles, 1943)
C.I.T 2802	Formación Moreno (Welles, 1962)
D.M.N.H N° 1588	Formación Graneros Shales
USNM 11910	Formación Niobara, Miembro Smoky Hill Chalk (Carpenter, 1996)
CM ZFR 115	Formación Conway (Hiller <i>et al.</i> , 2005)

Tabla 5.4. Edad de los ejemplares utilizados para el análisis de las medidas L, H y B e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras de Plesiosauroidea.

Ejemplar	Edad
MMM J.T. 86-100	Toarciano tardío (Bardet <i>et al.</i> , 1999)
A.N.SP. N° 10081.	Campaniano temprano (Carpenter, 1996)
A.M.N.H. N° 1945	Campaniano temprano (Carpenter, 1996)
A.M.N.H. N° 5835	Campaniano temprano (Welles, 1962; Carpenter, 1996)
U.C. MUS. PAL. N° 33912	Maastrichtiano (Welles, 1962).
C.I.T 2802	Maastrichtiano (Welles, 1962).
D.M.N.H N° 1588	Cenomaniano temprano (Carpenter, 1996)
USNM 11910	Campaniano temprano (Carpenter, 1996)
CM ZFR 115	Campaniano tardío (Hiller <i>et al.</i> , 2005)

Tablas resumen de los datos obtenidos del procesamiento de las tablas de medidas de los centros vertebrales.

Los datos detallados en los cuadros 5.5-24 fueron analizados mediante cuatro parámetros estadísticos en los que no intervienen la posición de cada vértebra: Promedio, Desvío Estándar, Coeficiente de Variación y Max/Min y por medio del Coeficiente de Correlación en cuyo cálculo sí interviene la posición de cada vértebra en la región correspondiente.

Región cervical

Tabla 5.5. Resumen de la variación entre vértebras cervicales del ejemplar MMM J.T. 86-100 (*Microcleidus tournemirensis* Sciau, Crochet y Mattei, 1990). Datos tomados de Bardet *et al.* (1999).

	L	H	B	HI	BI	BI	VLI
Promedio	45,42	31,98	44,06	69,92	97,68	140,06	121
Desvío	9,76	8,53	10,38	9,62	13,26	9,38	15,1
Coef. Var.	0,22	0,27	0,24	0,14	0,14	0,07	1,2
Max./Min.	2,57	2,50	2,40	1,66	1,68	1,33	1,64
Coef. Corr.	0,78	0,97	0,99	0,68	0,40	-0,57	-0,51

Tabla 5.6. Resumen de la variación entre vértebras cervicales del ejemplar A.N.SP. N° 10081 (*Elasmosaurus platyurus* Cope, 1869). Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	88,77	57,64	73,84	66,67	85,26	128,14	138
Desvío	24,24	23,54	29,32	14,01	22,60	19,64	27,1
Coef. Var.	0,27	0,41	0,40	0,21	0,27	0,15	0,20
Max./Min.	2,97	3,92	3,65	2,14	2,70	1,83	2,19
Coef. Corr.	0,85	0,99	0,94	0,59	0,34	-0,36	-0,34

Tabla 5.7. Resumen de la variación entre vértebras cervicales del ejemplar A.M.N.H. N° 1945 (*Hydralmosaurus serpentinus* (Cope) Welles, 1943). Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	89,48	62,50	87,56	73,78	97,66	129,64	120
Desvío	24,90	20,71	31,55	6,89	14,42	13,79	14,2
Coef. Var.	0,28	0,33	0,36	0,09	0,15	0,11	0,12
Max./Min.	2,95	3,00	3,13	1,36	1,65	1,70	1,46
Coef. Corr.	0,92	0,98	0,96	0,39	0,39	0,09	-0,30

Tabla 5.8. Resumen de la variación entre vértebras cervicales del ejemplar A.M.N.H. N°5835 (*Styxosaurus browni* Welles) Referido a *Hydralmosaurus* por Carpenter, 1996. Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	85,64	57,31	85,29	66,03	97,74	148,64	125
Desvío	25,07	24,33	35,51	11,42	16,94	13,63	17,1
Coef. Var.	0,29	0,43	0,42	0,17	0,17	0,09	0,14
Max./Min.	3,00	4,41	4,03	1,94	1,93	1,55	1,85
Coef. Corr.	0,93	0,99	0,99	0,73	0,70	-0,12	-0,76

Tabla 5.9. Resumen de la variación entre vértebras cervicales del ejemplar U.C. MUS. PAL. N° 33912 (*Hydrotherosaurus alexandrae* Welles, 1943). Datos tomados de Welles (1943).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	75,14	76,21	88,07	95,02	114,34	114,34	97
Desvío	18,86	25,94	21,92	15,77	15,90	15,90	11,1
Coef. Var.	0,25	0,34	0,25	0,17	0,14	0,14	0,12
Max./Min.	2,91	3,24	3,13	2,04	1,85	1,85	1,50
Coef. Corr.	0,91	0,98	0,96	0,83	-0,62	-0,62	-0,700

Tabla 5.10. Resumen de la variación entre vértebras cervicales del ejemplar D.M.N.H N° 1588 *Thalassomedon haningtoni* Welles, 1943. Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	99,63	87,33	111,95	87,92	112,61	127,72	102
Desvío	31,57	29,38	42,18	12,19	22,87	13,90	16,2
Coef. Var.	3,16	2,97	2,65	7,21	4,92	9,19	6, 25
Max./Min.	3,69	3,33	4,68	1,80	2,17	1,65	1,97
Coef. Corr.	0,90	0,98	0,97	0,18	0,26	0,18	-0,18

Tabla 5.11. Cuadro resumen de la variación entre vértebras cervicales del ejemplar CM ZFR 115 (*Mauisaurus haasti* Hector, 1874). Datos tomados de O'Keefe y Hiller (2006).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	63,79	53,68	73, 26	82,76	115,11	140,18	102
Desvío	16,52	18,27	19,10	10,39	9,38	12,18	9,3
Coef. Var.	0,26	0,34	0, 27	0, 13	0,08	0,09	0,09
Max./Min.	2,59	3,36	2,83	1,71	1,42	1,48	1,45
Coef. Corr.	0,92	0,99	0,99	0,79	0, 26	-0,86	-0,56

Región Dorsal

Tabla 5.12. Cuadro resumen de la variación entre vértebras dorsales del ejemplar MMM J.T. 86-100 (*Microcleidus tournemirensis*). Datos tomados de Bardet *et al.* (1999).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	42,91	44,15	49,66	103,05	116,50	113, 19	92
Desvío	3,42	3,714	3,97	6,39	13,60	12,58	7,1
Coef. Var.	12,54	11,89	12,51	16,12	8,57	9,00	12,46
Max./Min.	1,28	1,38	1,39	1,26	1,59	1,50	1,31
Coef. Corr.	-0,93	-0,76	-0,08	0, 14	0,58	0,53	-0,50

Tabla 5.13. Resumen de la variación entre vértebras dorsales del ejemplar A.N.SP. N° 10081 (*Elasmosaurus platyrus* Cope, 1869). Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	92,18	-	-	-	-	-	-
Desvío	4,50	-	-	-	-	-	-
Coef. Var.	20,47	-	-	-	-	-	-
Max./Min.	1,21	-	-	-	-	-	-
Coef. Corr.	- 0,55	-	-	-	-	-	-

Tabla 5.14. Resumen de la variación entre vértebras dorsales del ejemplar A.M.N.H. N° 1945 (*Hydralmosaurus serpentinus* (Cope) Welles, 1943). Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
--	----------	----------	----------	-----------	-----------	------------	------------

Promedio	99,53	-	-	-	-	-	-
Desvío	8,19	-	-	-	-	-	-
Coef. Var.	12,16	-	-	-	-	-	-
Max./Min.	1,31	-	-	-	-	-	-
Coef. Corr.	- 0,57	-	-	-	-	-	-

Tabla 5.15. Resumen de la variación entre vértebras dorsales del ejemplar U.C. MUS. PAL. N° 33912 (*Hydrotherosaurus alexandrae* Welles, 1943). Datos tomados de Welles (1943).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	86,25	104,25	110,50	120,81	123,52	100,87	81
Desvío	5,35	11,93	8,57	10,86	8,26	11,13	3
Coef. Var.	0,06	0,11	0,08	0,09	0,07	0,11	0,04
Max./Min.	1,26	1,49	1,25	1,44	1,21	1,41	1,10
Coef. Corr.	- 0,66	- 0,82	-	- 0,60	-	-	-

Tabla 5.16. Cuadro resumen de la variación entre vértebras dorsales del ejemplar C.I.T. N° 2802 (*Morenosaurus stocki* Welles, 1943). Datos tomados de Welles (1943).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	87,87	96,38	132,8	111,71	105,05	142,28	73
Desvío	11,65	12,82	11,07	7,02	79,09	18,99	6,1
Coef. Var.	0,13	0,133	0,08	0,06	0,75	0,13	0,08
Max./Min.	1,5	1,52	1,26	1,22	-	1,52	1,28
Coef. Corr.	-0,93	-0,94	-0,56	0,03	0,39	0,697	-0,55

Tabla 5.17. Resumen de la variación entre vértebras dorsales del ejemplar D.M.N.H N° 1588 *Thalassomedon haningtoni* Welles, 1943. Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	94,06	115,87	146,62	125,19	157,00	126,32	71
Desvío	10,61	14,04	11,25	9,61	15,55	9,75	6,2
Coef. Var.	0,11	0,12	0,08	0,08	0,10	0,08	0,09
Max./Min.	1,50	1,46	1,54	1,38	1,44	1,40	1,35
Coef. Corr.	- 0,91	-0,84	- 0,86	0,15	0,40	0,21	-0,30

Tabla 5.18. Resumen de la variación entre vértebras dorsales del ejemplar U.S.N.M. N° 11910. (*Styxosaurus snowii* Williston, 1890) Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	77,67	82,31	101,93	106,90	131,97	124,53	84
Desvío	5,41	5,28	6,33	6,35	14,17	10,84	6,1
Coef. Var.	0,07	0,06	0,06	0,06	0,11	0,09	0,08
Max./Min.	1,25	1,25	1,29	1,20	1,44	1,34	1,31
Coef. Corr.	0,20	- 0,55	- 0,74	- 0,81	- 0,58	- 0,18	0,71

Región caudal

Tabla 5.19. Resumen de la variación entre vértebras caudales del ejemplar A.N.SP. N° 10081 (*Elasmosaurus platyurus* Cope 1869). Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	55,33	67,88	84, 13	113, 20	140,64	118,30	81
Desvío	11,98	4,32	13,76	4,80	19,37	14,60	7
Coef. Var.	4,62	15,70	6,12	23,59	7,26	8,10	12,47
Max./Min.	3,45	1, 18	1,52	1, 14	1,53	1,38	1, 25
Coef. Corr.	-0,70	-0,91	-0,89	0,39	-0,66	-0,62	0, 26

Tabla 5.20. Resumen de la variación entre vértebras caudales del ejemplar A.M.N.H. N° 1945 (*Hydralmosaurus serpentinus* (Cope) Welles, 1943). Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	55,48	72,47	87,53	123,72	147,72	118,08	74
Desvío	12,90	9,44	17,69	7,55	11,98	10,14	5,1
Coef. Var.	4,30	7,68	4,95	16,40	12,33	11,65	14,84
Max./Min.	3,70	1,69	2,20	1,29	1,37	1,38	1,26
Coef. Corr.	- 0,90	-0,91	- 0,95	0,25	- 0,52	- 0,85	0,01

Tabla 5.21. Resumen de la variación entre vértebras caudales del ejemplar A.M.N.H. N°5835 (*Styxosaurus browni* Welles, 1952) Referido a *Hydralmosaurus* por Carpenter (1996). Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	41,82	53,96	70,04	120, 15	155,64	130,13	73
Desvío	11,25	10,15	13,57	13, 27	15,84	11, 23	8,1
Coef. Var.	0,27	0, 19	0,19	0,11	0,10	0,09	0, 11
Max./Min.	2,95	2,10	2,47	1,56	1,68	1,48	1,51
Coef. Corr.	0,97	-0,88	0,92	0, 14	0,06	-0, 13	- 0,04

Tabla 5.22. Resumen de la variación entre vértebras caudales del ejemplar U.C. MUS. PAL. N° 33912 (*Hydrotherosaurus alexandrae* Welles, 1943). Datos tomados de Welles (1943).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	53,75	75,45	88,45	134,42	157,58	117,50	69
Desvío	7,83	8,99	10,68	9,25	11,11	8,29	4
Coef. Var.	0,15	0,12	0,12	0,07	0,07	0,07	0,06
Max./Min.	1,79	1,45	1,41	1,21	1, 23	1,34	1, 17
Coef. Corr.	-0,79	-0,96	-0,78	0,08	0,40	0,31	-0, 27

Tabla 5.23. Resumen de la variación entre vértebras caudales del ejemplar C.I.T. N° 2802 (*Morenosaurus stocki* Welles, 1943). Datos tomados de Welles (1943).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	54,64	63,76	87,86	111,44	157,69	144,43	74
Desvío	10,89	12,57	28,47	9,07	25,41	14,61	9,2
Coef. Var.	5,02	5,07	3,09	12,29	6,21	9,89	8,59
Max./Min.	2,20	2,14	3,42	1,37	1,60	1,38	1,37
Coef. Corr.	-0,91	0,92	0,97	0,57	0,74	0,84	-0,73

Tabla 5.24. Resumen de la variación entre vértebras caudales del ejemplar D.M.N.H N° 1588 *Thalassomedon haningtoni* Welles, 1943. Datos tomados de Welles (1952).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Promedio	94,06	115,87	146,63	125,19	157,16	126,37	71
Desvío	10,61	14,03	11,25	9,61	16,05	10,09	6
Coef. Var.	0,11	0,12	0,08	0,08	0,10	0,08	0,09
Max./Min.	1,44	1,39	1,27	1,36	1,44	1,30	1,35
Coef. Corr.	-0,91	-0,84	-0,86	0,15	0,40	0,21	-0,30

5.2 Análisis de conjunto de restos

Debido a las características del registro, basado principalmente en elementos del postcráneo desarticulados, y el modo de recolección no siempre sistemático, cada conjunto de elementos depositados bajo un mismo número de colección debe analizarse en detalle. Esto es debido a que es común que bajo un único número de colección se encuentre un conjunto de elementos desarticulados, de los cuales se desconoce su grado de asociación original. Por estos motivos suele existir la sospecha de que, agrupados bajo un mismo número de colección, se encuentren restos de más de un individuo. Es necesario entonces resolver esta cuestión antes de avanzar con la etapa de descripción (Broili, 1930; Bardet y Godefroit, 1995). La primera fuente de información es la relacionada directamente con la colecta, que lamentablemente no siempre está disponible. Cuando es así, obviamente no es posible determinar con certeza si dos elementos óseos sin conexión física (articulados) o documental (esquemas, fotos) pertenecen a un mismo individuo, pero sí establecer en algunos casos que no pertenecieron a un mismo individuo. Estas condicionantes obligan a utilizar un enfoque estadístico simple que implica un contraste de hipótesis. Este método fue aplicado en todos los materiales cuya historia de colecta se desconocía. En varios casos resultó que pertenecían a más de un ejemplar y se los separó, asignándoles diferentes números de colección.

El método seguido para determinar si los elementos bajo el mismo número pertenecen a un mismo individuo se basa en el método de contraste de hipótesis. Una

prueba estadística examina una serie de datos de muestreo y, sobre la base de una distribución esperada, según una hipótesis determinada previamente, se decide aceptar o rechazar dicha hipótesis y aceptar una alternativa (Sokal y Rohlf, 1984).

La hipótesis a contrastar es denominada hipótesis nula (H_0) porque plantea que no existe diferencia entre el valor de muestreo y el valor esperado. En caso de darse diferencias significativas rechazamos la H_0 y aceptamos la H_1 , llamada hipótesis alternativa. Se le denomina error tipo I (también llamado α o nivel de significación cuando se lo expresa como porcentaje) a la probabilidad de rechazar una H_0 verdadera, y error tipo II a la probabilidad de aceptar una H_0 falsa (Sokal y Rohlf, 1984).

Entonces, los requerimientos para realizar un contraste de hipótesis son: un valor que comparar y la distribución esperada de ese valor.

En el caso que nos ocupa, la H_0 es:

H_0 : no hay diferencias significativas entre las características y valores obtenidos del conjunto de elementos óseos analizados y los esperados para materiales que provienen de un único individuo.

Dicho de otro modo: no hay diferencia entre el conjunto analizado y el que se podría esperar obtener de un único individuo por eliminación de elementos o fragmentación. En otras palabras, no hay agregado de materiales provenientes de otro individuo.

Si hubiese mezcla de individuos, los materiales podrían provenir de individuos de la misma especie o de especies diferentes. El primer caso es menos grave pero también es el más difícil de detectar debido a la semejanza morfológica. Hay que considerar que, en el caso que nos ocupa, hay factores que determinan el rechazo del H_0 que no surgen directamente de una distribución de frecuencias, como es en el caso de un análisis estadístico típico.

Los criterios de rechazo de la H_0 aplicados en esta Tesis se pueden dividir en cuatro grupos, los cuales se listan a continuación, desde los que brindan más seguridad hasta los más débiles.

1) *De número*. Incluye toda condición en la cual se encuentra un número mayor de elementos de los esperados (Ej. tres húmeros; dos húmeros derechos). Este tipo de incongruencia fue utilizada por Bardet y Godefroit (1995) para confirmar que el material tipo de *Plesiosaurus houzeaoui* Dollo, 1909 del Campaniano de Bélgica pertenecía a más de un ejemplar.

2) *De proporción*: Incluye todas las incongruencias producidas por la coexistencia de materiales cuya proporción no es esperable en un mismo individuo (Ej. dos húmeros

cuyo cociente L/L sea 1, 5). Broili (1930) utilizó el análisis de proporciones para sustentar su afirmación de que los materiales provenientes de la Formación Quiriquina estudiados por él correspondían a un único individuo. Se lo puede dividir en dos casos.

- De proporción vertebral: se incluyen aquí las medidas e índices de las vértebras. Dada la gran importancia otorgada a estas medidas por varios autores (Welles, 1943, 1952, 1962; O'Keefe y Hiller, 2006) se consideró de importancia hacer un análisis por separado (ver más abajo).
- De proporciones de elementos no vertebrales: fundamentalmente de elementos pares, en cuyo caso se puede esperar que las medidas de los elementos simétricos no presenten diferencias significativas.

3) *De clase de edad*. Materiales que pertenecen a individuos de clase de edad diferente (ej. una vértebra cervical anterior juvenil y una dorsal de adulto). Este criterio depende del modelo de maduración vertebral, el cual se discute brevemente en la sección 4.2.11

4). *Otras incongruencias*. Cualquier otro indicio anatómico, tafonómico o relacionado con los registros de las colecciones que indique que se trata de elementos pertenecientes a más de un individuo.

Los criterios de número, de clase de edad y de otras incongruencias permiten una matematización muy simple o no admiten matematización alguna. Por otro lado, el criterio “de proporciones” es susceptible de un abordaje matemático más complejo. Queda entonces ver qué posibilidades hay de obtener una distribución de frecuencias que permita la evaluación de la H_0 en el caso de las proporciones vertebrales. En su versión más simple, el análisis consiste en determinar si dos vértebras presentan medidas e índices que puedan ocurrir en un único individuo. Dado que lo que nos interesa son las proporciones, el valor sobre el que vamos a evaluar si las diferencias son o no significativas será de la forma X_1/X_2 , donde X es L , H , B , HI o BI las medidas e índices típicos considerados en la descripción de las vértebras de *Elasmosauridae* (Welles, 1943, 1952, 1962). Del análisis de variación realizado antes (Cuadros 5.2-24) nos concentraremos en los valores de Max./Min. Dicho valor es el resultado del cociente entre valor máximo y mínimo de la medida o índice obtenido en cada caso. Al considerar el máximo del conjunto de una columna como el numerador y el mínimo como el denominador, el valor que se obtiene es el máximo de la distribución X_1/X_2 en cada ejemplar. Estos valores se detallan en la tabla 5. 28.

Región cervical

Tabla 5.25. Resumen de los máximos valores del valor X_1/X_2 (para X igual a las medidas L, H y B o los índices HI, BI, BHI o VLI) de vértebras de la región cervical).

Ejemplar	Max L_1/L_2	Max H_1/H_2	Max B_1/B_2	Max HI_1/HI_2	Max BI_1/BI_2	Max BHI_1/BHI_2	Max VLI_1/VLI_2
MMM J.T. 86-100	2,57	2,50	2,40	1,66	1,68	1,33	1,64
A.N.SP. N° 10081	2,97	3,92	3,65	2,14	2,70	1,83	2,19
A.M.N.H. N° 1945	2,95	3,00	3, 13	1,36	1,65	1,70	1,46
A.M.N.H. N° 5835	3,00	4,41	4,03	1,94	1,93	1,55	1,85
U.C. MUS. PAL. N° 33912	2,91	3, 24	3,13	2,04	1,85	1,85	1,50
D.M.N.H N° 1588	3,68	3,33	4,68	1,80	2, 17	1,65	1,97
CM Zfr 115	2,59	3,36	2,83	1,71	1,42	1,48	1,45

Región dorsal

Tabla 5.26. Cuadro resumen de los máximos valores del valor X_1/X_2 (para X igual a las medidas L, H y B o los índices HI, BI, BHI o VLI) de vértebras de la región dorsal).

Ejemplar	Max L_1/L_2	Max H_1/H_2	Max B_1/B_2	Max HI_1/HI_2	Max BI_1/BI_2	Max BHI_1/BHI_2	Max VLI_1/VLI_2
MMM J.T. 86-100	1, 28	1,36	1,39	1, 26	1,60	1,50	1,31
A.N.SP. N° 10081	1, 21	-		-	-	-	-
A.M.N.H. N° 1945	1,31	-	-	-	-	-	-
U.C. MUS. PAL. N° 33912	1, 26	1,50	1, 25	1,44	1, 21	1,08	1,10
C.I.T 2802	1,5	1,52	1, 26	1, 22		1,52	1,28
D.M.N.H N° 1588	1,44	1,39	1, 27	1,36	1,44	1,30	1,35
USNM 11910	1, 25	1, 25	1, 29	1, 20	1,44	1,34	1,31

Región caudal

Tabla 5.27. Cuadro resumen de los máximos valores del valor X_1/X_2 (para X igual a las medidas L, H y B o los índices HI, BI, BHI o VLI) de vértebras de la región caudal.

Ejemplar	Max L_1/L_2	Max H_1/H_2	Max B_1/B_2	Max HI_1/HI_2	Max BI_1/BI_2	Max BHI_1/BHI_2	Max VLI_1/VLI_2
A.N.SP. N° 10081	3,45	1,18	1,52	1,14	1,53	1,38	1,25
A.M.N.H. N° 1945	3,70	1,69	2,20	1,29	1,38	1,38	1,26
A.M.N.H. N° 5835	2,95	2,10	2,47	1,56	1,68	1,48	1,51
U.C. MUS. PAL. N° 33912	1,79	1,45	1,41	1,21	1, 23	1,33	1,17
C.I.T 2802	2,20	2,14	3,42	1,37	1,60	1,38	1,37
D.M.N.H N° 1588	1,44	1,39	1,27	1,36	1,44	1,30	2,20

Estos valores representan el extremo del rango de la relación X_1/X_2 . Dado que la distribución de frecuencia de X_1/X_2 es difícil de modelizar, se utilizó el máximo del valor de la distribución como valor de corte en el análisis de incongruencia. Este método es el más sencillo pero lamentablemente maximiza el error tipo I (aceptamos la H_0 más veces de las que deberíamos).

Consideramos entonces que los valores de corte de la tabla 5.28.

Tabla 5.28. Resumen de los valores de corte del análisis de incongruencia

	L_1/L_2	H_1/H_2	B_1/B_2	HI_1/HI_2	BI_1/BI_2	BHI_1/BHI_2	VLI_1/VLI_2
Región Cervical	3,68	4, 41	4,68	2,14	2,7	1,85	2,19
Región Dorsal	1,5	1,52	1,39	1,44	1,60	1,5	2,37
Región Caudal	3,7	2,14	3,42	1,56	1,68	1,48	2,20

Del cuadro 5.28 se desprende que en la región cervical es donde se observan las mayores diferencias en cuanto a las medidas. Por otro lado, la región dorsal es la menos variable en este sentido. Por lo tanto, la región dorsal es interesante a la hora de analizar si un conjunto de vértebras pertenecen o no a un mismo individuo. Por ejemplo, si en un conjunto de materiales hay dos vértebras cervicales con un L_1/L_2 máximo igual a 3, estaríamos ante un valor que está dentro de lo registrado anteriormente. Por otro lado, si hay dos vértebras dorsales tales que el valor L_1/L_2 es 1,7, esto indicaría que se trata de un conjunto que probablemente pertenece a más de un individuo.

El análisis anterior obviamente no es aplicable a materiales de los cuales se conoce la forma de extracción o que están articulados. Todo lo dicho anteriormente se aplica a conjuntos de los que no se conoce la forma de colecta y sólo a ellos. En la presente Tesis el análisis de incongruencia siempre se realizó previamente a la descripción para evitar la generación de “quimeras”. Es posible (y en algunos casos, probable) que los individuos mezclados pertenezcan a una misma especie, siendo en este caso el problema generado menor que si fuesen de diferentes especies. Pero hay que tener en cuenta que la información sobre proporciones entre elementos del esqueleto y desarrollo ontogenético aun en estos casos posiblemente no sean válidos. Esto afectará otros análisis tales como estudios sobre cambios morfológicos durante la ontogenia.

5.3 Reconstrucción de columna vertebral

En determinados casos es necesario reconstituir el orden original de las vértebras de un ejemplar. Además de permitir una reconstrucción del individuo existen ciertos caracteres que sólo es posible determinar con ejemplares completos y de los que se conoce la posición de cada vértebra (O'Keefe y Hiller, 2006).

La determinación del orden de las vértebras consta de dos pasos. El primero es la determinación de la región a la que pertenece cada elemento. Para esto se seguirán los siguientes criterios, los cuales se derivan inmediatamente de las definiciones de cada una de las regiones de la columna vertebral que se adoptaron previamente.

- Cervicales: costillas articulan con el centro vertebral. Parapófisis ventrolateral en la mayoría, generalmente con dos forámenes ventrales.
- Pectorales: costillas articulan con la parapófisis y la diapófisis (que forman el proceso transversal).
- Dorsales: costillas articulan con la diapófisis.
- Sacras: costillas articulan con la parapófisis y diapófisis, estas últimas forman un cráter que se proyecta lateralmente.
- Caudales: costillas articulan con el centro en la parapófisis. Posición lateral. Facetas de articulación de los huesos en chevron o arcos hembrales (pueden estar ausentes en las primeras caudales).

Por lo tanto, el problema queda reducido a la determinación del orden de las vértebras en cada una de las regiones. Para este fin se pueden utilizar varios caracteres. Dado que la mayor parte del material descrito en esta Tesis pertenece a la Familia Elasmosauridae, la discusión se enfocará en esta familia.

En el caso particular de las vértebras cervicales de la Familia Elasmosauridae se puede realizar la siguiente diferenciación.

Tabla 5.29. Resumen de las diferencias entre las vértebras de la zona anterior y posterior de la región cervical (Welles, 1943, 1952, 1962; Hiller *et al.*, 2005; obs. pers.)

Sección media anterior	Sección posterior
Con cresta lateral	Sin cresta lateral
Parapófisis más larga que alta	Parapófisis más alta que larga
Cara articular bilobada	Cara articular no bilobada
Costilla fusionada al centro vertebral (sólo en adultos)	Costilla no fusionada al centro vertebral (sólo en adultos)

El ordenamiento completo puede hacerse por dos métodos:

Distancia entre los forámenes ventrales—Según Van Beneden (1882, p. 11), los forámenes ventrales están más espaciados hacia la parte posterior de la región cervical. Según Welles (1962), esta característica puede ser útil para determinar el orden de las vértebras cervicales. El problema es que en muchos casos la zona ventral no está bien preservada o no es visible, por lo que este método es difícil de aplicar. Sin embargo, el mismo fue testeado en el ejemplar MLP 93-I-5-1 dando resultados congruentes con el método basado en las medidas y con la morfología general de las vértebras.

Medidas del centro vertebral—Las medidas L, H, B son de suma utilidad para ordenar las vértebras en forma natural. Sin embargo, la utilización de cada medida puede conducir a un ordenamiento diferente. Es necesario decidir en cada caso cuál es la más adecuada para realizar la reconstrucción. Para tal fin recurrimos a las tablas 5.2-24, específicamente al valor del coeficiente de correlación entre la posición de una vértebra y sus medidas e índices. En cada cuadro se señala para cada ejemplar la medida o índice que tiene mayor correlación con la posición en la región analizada.

Tabla 5.30. Resumen de los coeficientes de correlación entre las medidas e índices de las vértebras cervicales de varios ejemplares de plesiosauroideos y su posición (tomado de Tablas 5.5-24).

Ejemplar	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
MMM J.T. 86-100	0,78	0,97	0,98	0,66	0,40	-0,57	-0,51
A.N.SP. N° 10081	0,85	0,99	0,93	0,59	0,34	-0,36	-0,34
A.M.N.H. N° 1945	0,92	0,98	0,96	0,39	0,39	0,09	-0,30
U.C. MUS. PAL. N° 33912	0,91	0,98	0,96	0,83	-0,63	-0,62	-0,70
C.M.N.H N° 1588	0,90	0,98	0,97	0,18	0,26	0,18	-0,18
A.M.N.H. N° 5835	0,93	0,99	0,99	0,73	0,79	-0,12	-0,76
CM Zfr 115	0,92	0,99	0,99	0,79	0,26	-0,86	-0,56

Tabla 5.31. Resumen de los coeficientes de correlación entre las medidas e índices de las vértebras dorsales de varios ejemplares de plesiosauroideos y su posición (tomado de Tablas 5.5-24).

Ejemplar	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
MMM J.T. 86-100	-0,93	-0,76	-0,08	0,14	0,58	0,53	-0,50
A.N.SP. N° 10081	- 0,55	-	-	-	-	-	-
A.M.N.H. N° 1945	- 0,56	-	-	-	-	-	-
U.C. MUS. PAL. N° 33912	- 0,66	- 0,82	-	- 0,60	-	-	-
C.I.T 2802	-0,93	-0,94	-0,56	0,03	0,39	0,70	-0,40
C.M.N.H N° 1588	-0,91	- 0,84	- 0,86	0,15	0,30	0,21	- 0,19
A.M.N.H. N° 5835	-	-	-	-	-	-	-
USNM 11910	0, 20	- 0,55	- 0,73	- 0,81	- 0,58	- 0,18	0,44

Tabla 5.32. Resumen de los coeficientes de correlación entre las medidas e índices de las vértebras caudales de varios ejemplares de plesiosauroideos y su posición (tomado de Tablas 5.5-24).

Ejemplar	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
A.N.SP. N° 10081	-0,70	-0,91	-0,89	0,39	-0,66	-0,61	0, 26
A.M.N.H. N° 1945	0,90	0,91	- 0,95	0, 25	-0,57	-0,85	0,01
U.C. MUS. PAL. N° 33912	-0,79	-0,96	-0,78	0,09	0,40	0,30	-0, 27
C.I.T 2802	0,91	0,92	0,97	0,57	0,74	0,84	-0,73
C.M.N.H N° 1588	-0,91	-0,84	-0,86	0, 15	0,40	0, 20	-0, 19
A.M.N.H. N° 5835	0,97	- 0,88	- 0,92	0, 14	0,06	0, 12	0,03

De las tablas 5.30-32 se puede concluir que:

1. En la reconstrucción de la región cervical es más adecuado utilizar las medidas H o B.
2. En la reconstrucción de la región dorsal es más adecuado utilizar las medidas L o H.
3. En la reconstrucción de la región caudal es mejor utilizar las medidas H o B.
4. Otros puntos de interés que surgen de este análisis es que en la región cervical las medidas están fuertemente correlacionadas con la posición en la columna, y que, por otro lado, el valor L y los índices vertebrales no son buenos elementos para reconstruir la columna vertebral.

5.4 Estimación del número máximo de vértebras de la región cervical.

En algunos casos es necesario hacer una estimación del número de vértebras cervicales. Esta estimación sólo se puede hacer de manera muy general y está sujeta a errores, por lo que siempre debemos tener en cuenta que el resultado no puede usarse de modo absoluto. En general se requiere sólo un valor aproximado del número de vértebras, y además es mejor estimar un número máximo de vértebras. Para esta

estimación se consideraron como modelo las regiones cervicales de otros Elasmosauridae.

La región cervical de los elasmosáuridos está caracterizada por el gran número de vértebras que posee (Welles, 1943, 1952, 1962; O'Keefe y Hiller, 2006). La zona anterior de esta región es la de más difícil preservación, debido a que suele desarticularse y perderse junto con el cráneo, de modo que es común que se preserve la parte posterior de la región cervical. En estos casos debe estimarse el número de vértebras faltantes. El método desarrollado en esta Tesis se basa en la premisa de que se cuenta con las vértebras cervicales posteriores pero se carece de información sobre el número total de vértebras, aunque también es aplicable a casos en los que se tienen más datos. Se utiliza para este fin varias medidas diseñadas específicamente:

ΔH = $H_f - H_i$ (diferencia entre la altura de la última y la segunda vértebra cervical)

ΔB = $B_f - B_i$ (diferencia entre la anchura de la última y la segunda vértebra cervical)

Δh = $\Delta H / (n - 2)$, donde n es el número de vértebras cervicales. Es el promedio de variación de la medida H entre una vértebra y la siguiente (se considera n-2 para compensar no considerar el atlas y axis como elementos separados)

Del mismo modo,

Δb = $\Delta B / (n - 2)$. Es el promedio de variación de la medida B entre una vértebra y la siguiente

Tenemos entonces que por definición:

$$\Delta H = (n - 2) * \Delta h.$$

Esta relación es de suma utilidad debido a la fuerte correlación existente entre el valor de H y B y la posición de la vértebra en la región cervical (Tablas 5.5-5.24) . Por lo tanto, la diferencia entre la altura de la primera y última vértebra cervical es igual al número de vértebras cervicales menos dos multiplicado por la variación promedio de la altura.

De igual modo,

$$\Delta B = (n - 2) * \Delta b.$$

Por lo tanto,

$$n = \Delta B / \Delta b + 2 \text{ y } n = \Delta H / \Delta h + 2$$

Entonces, si se utiliza el mayor valor de ΔB o ΔH y el menor valor posible de Δb o Δh , se obtendrá el valor máximo de n. El primer paso es determinar el ΔB y ΔH a

utilizar. Como en general se conoce únicamente el valor de la última vértebra cervical posterior, es necesario estimar el valor de la vértebra número 2 (axis) en su cara posterior. Para estimar las medidas de la primera vértebra cervical se reunió la información de la literatura sobre las medidas de la cara articular posterior del complejo atlas axis (Tabla 5.33).

Tabla 5.33. Medidas L, H y B de la segunda vértebra cervical de varios plesiosauroideos utilizados en el análisis (En itálica los valores estimados)

Ejemplar	L	H	B	Fuente de los datos
A.N.SP. N° 10081	59	25	34	Welles, 1952, p 55, tabla 1
A.M.N.H. N° 1945	54	33	45	Welles, 1952, p 63, tabla 3
U.C. MUS. PAL. N° 33912	49	33	43	Welles, 1943, p 150, tabla 1
CM Zfr 115	-	25	36	O'Keefe y Hiller, 2006, p 222
MMM J.T. 86-100	26	17	25	Bardet <i>et al.</i> , 1999, p 936, tabla 2
D.M.N.H N° 1588	77	51	46	Welles, 1943, p 162, tabla 4
A.M.N.H. N° 5835	70	22	41	Welles, 1952, p 77, tabla 6 (Det. Carpenter, 1996)
MLP 93-I-5-1	-	23	29	Esta Tesis (Tabla 6.33)

Se considera entonces que para lograr los valores máximos es necesario utilizar el valor H=15 y B = 20 (más pequeño que cualquiera de los observados).

La otra incógnita es qué valor considerar de Δb y Δh . El cuadro que se incluye a continuación muestra este valor para una serie de Plesiosauroidea.

Se observa que los valores de $\Delta h = \Delta H / (n-2)$ y $\Delta b = \Delta B / (n-2)$ mínimos son 0,59 y 0,86, por lo que esos serán los valores adoptados para la determinación del valor máximo valor de n.

Tabla 5.34. Valores de Δh y Δb en diferentes plesiosauroideos (Datos tomados de Welles, 1943, 1952, 1962; Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe y Hiller, 2006).

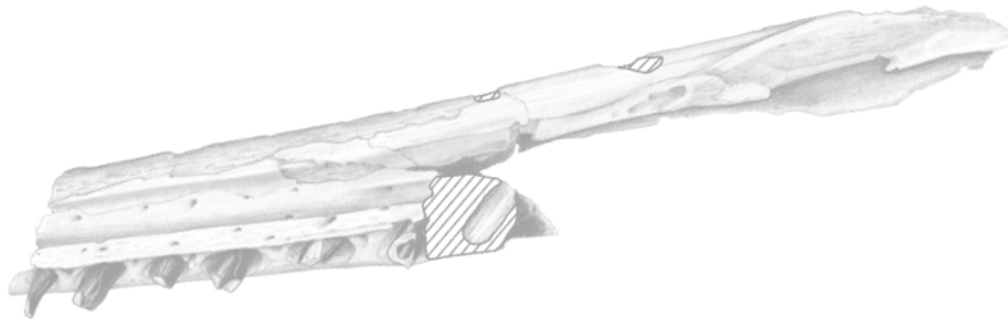
Ejemplar	H2	Hf	B2	Bf	ΔH	ΔB	n	$\Delta H / (n-2)$	$\Delta B / (n-2)$
A.N.SP. N° 10081	25	95	34	131	70	97	72	1,00	1,39
A.M.N.H. N° 1945	33	94	45	126	61	81	58	1,09	1,45
U.C. MUS. PAL. N° 33912	33	107	43	110	74	67	60	1,28	1,16
CM Zfr 115	25	80	36	98	55	62	65	0,87	0,98
MMM J.T. 86-100	17	41	25	60	24	35	43	0,59	0,85
D.M.N.H N° 1588	51	130	46	192	79	146	62	1,32	2,43
A.M.N.H. N° 5835	22	97	41	145	75	104	63	1,23	1,70
MLP 93-I-5-1	23	67	32	95	44	63	54	0,85	1,21

Por lo tanto, se obtienen los datos para realizar las estimaciones del número máximo de vértebras cervicales.

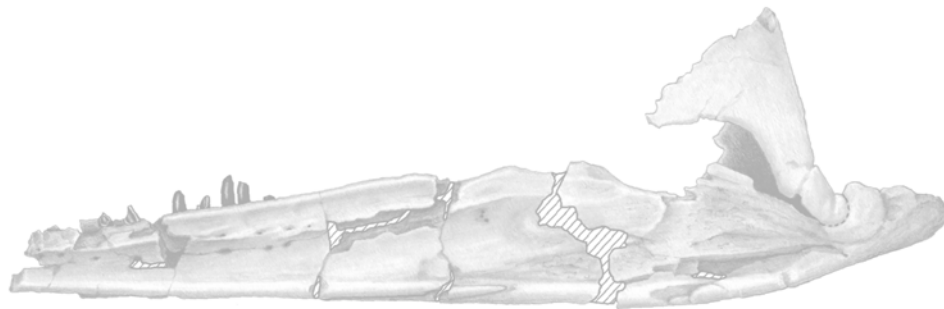
$$n = Hf - 15 / 0,59 + 2$$

$$n = Bf - 20 / 0,86 + 2$$

Debido al modo de selección de los parámetros del modelo que maximiza el numerador y minimiza el denominador, la estimación siempre será probablemente superior, será una estimación por exceso.



6. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA



6 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Las descripciones de los ejemplares estudiados en esta Tesis se ordenaron sistemáticamente y según su procedencia. En primer lugar, se describen los ejemplares referidos a Elasmosauridae (6.1), comenzando por aquellos diagnosticados a nivel de género o especie. Posteriormente, se describen los ejemplares referidos a Polycotylidae (6.2) siguiendo el mismo orden. A continuación de cada descripción se desarrollará una discusión centrada en la determinación de cada material. La discusión sobre otros puntos de interés se presentarán en el Capítulo 10 donde se abordan las discusiones generales

6.1 Elasmosauridae

6.1.1 *Aristonectes parvidens*

Introducción histórica. *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 es la primera especie correspondiente al clado Plesiosauria descrita para el territorio argentino que en la actualidad es considerada válida. La descripción original de Cabrera se basó en el ejemplar MLP 40-X-I-14-6, único material disponible en 1941 y holotipo de la especie. Desde un primer momento, la asignación taxonómica de *A. parvidens* fue problemática debido a la confusión general reinante en la sistemática de los plesiosaurios y a particularidades del taxón en cuestión. Cabrera (1941) asignó el material con dudas a la Familia Elasmosauridae dentro de un esquema clasificatorio diferente del actual. Es importante ahondar en este punto por lo que haremos un breve resumen de esta cuestión. Cabrera comenzó el aporte de 1941 planteando la imposibilidad de incluir con seguridad la especie *Aristonectes parvidens* en alguna de las familias consideradas en aquel entonces, por la falta de material de las cinturas. A continuación, describió cada una de las clasificaciones propuestas y refirió a *Aristonectes* según cada caso.

Siguiendo la revisión de la sistemática realizada por Cabrera (1941) comentaremos cómo este autor ubicó a *Aristonectes parvidens* según cada una de las clasificaciones utilizadas en ese momento. Seeley (1892) dividió a los plesiosaurios en dicranopleura (costilla cervical bicípita) y cercidopleura (costillas cervicales monocípitas). Dentro de dicranopleura incluyó a los Plesiosauridae y Pliosauridae, y en los cercidopleura a los Elasmosauridae. En este contexto, entonces, *Aristonectes* era un Elasmosauridae, pues en esta clasificación éste era el único grupo con costillas monocípitas. Nopcsa (1928) aceptó sólo dos familias dentro de los Plesiosauria: Elasmosauridae y Pliosauridae definidas por la combinación de estados relativos al

número de vértebras cervicales, longitud relativa del isquion, tamaño relativo del cráneo y la longitud de la sínfisis mandibular. Dentro de estas dos familias, sólo había dos subfamilias con costillas monocípitas: Elasmosaurinae, dentro de Elasmosauridae, y Trinacromerinae, dentro de los Pliosauridae. En este caso, *Aristonectes* no podía ser asignado a ninguna familia dado que se diferencia de los Elasmosaurinae en el tamaño del cráneo y de los Trinacromerinae en la longitud de la sínfisis mandibular.

Es interesante destacar que Cabrera (1941) también comentó el trabajo de White (1940), lo que deja en claro el grado de actualización que poseía el autor en relación a la cuestión de la clasificación de los Plesiosauria. White (1940) reconoció sólo tres familias del Cretácico Superior: Elasmosauridae, Pliosauridae y Polycotylidae. En este contexto clasificatorio *A. parvidens* debía incluirse en Elasmosauridae.

De lo anterior se desprende que la asignación de *A. parvidens* a la Familia Elasmosauridae se realizó en un contexto sistemático muy diferente al actual y dominado por clasificaciones muy diferentes. Es importante tener en cuenta que Cabrera dejó claro sus dudas sobre la familia en la que se debería ubicar a *A. parvidens* debido a que esta especie presenta una combinación de caracteres que se utilizaban para caracterizar diferentes familias.

Posteriormente, Welles (1962) planteó que *A. parvidens* tenía en común con los Plesiosauroidea el cuello corto (el cual, cabe aclarar, no está completamente preservado en el holotipo), las proporciones de las vértebras cervicales y el cráneo de gran tamaño. Por otro lado, siempre según Welles, *Aristonectes* comparte con Plesiosauroidea la sínfisis mandibular corta y los alvéolos pequeños. Por estos caracteres, Welles (1962) colocó a *A. parvidens* dentro de los “pliosaurios aberrantes”.

En 1963 Casamiquela describió un material muy incompleto incluido en un clasto rodado proveniente del Chile, probablemente de la Fm. Quiriquina (Maastrichtiano). No abordó la cuestión sistemática con nuevos datos sino que se limitó a registrar por primera vez la presencia de *Aristonectes parvidens* en Chile (Casamiquela, 1969). En 2002, Suárez y Fritis dieron a conocer un nuevo registro chileno de *A. parvidens* también proveniente de la Fm. Quiriquina (Maastrichtiano). El material descrito por Suárez y Fritis (2002) consta de un cráneo y vértebras cervicales. A pesar de su importancia, el material aun no ha sido completamente descrito, por falta de preparación (Suárez y Fritis, 2002).

Más recientemente se realizó una nueva preparación del holotipo de *A. parvidens* y una redescrición del mismo. Las conclusiones del trabajo de Gasparini *et al.* (2003b) son las siguientes: 1) las vértebras cervicales anteriores de *A. parvidens* tienen cresta lateral, carácter no observado por Cabrera previamente; 2) las “vértebras

cervicales posteriores” mencionadas en la descripción de Cabrera son en realidad vértebras caudales; 3) *Morturneria seymourensis* (Isla Marambio, Maastrichtiano) es un sinónimo junior de *Aristonectes* y 4) en un análisis filogenético acotado recuperan a *Aristonectes parvidens* anidado dentro de Elasmosauridae. En 2009 O'Keefe y Street plantearon que *A. parvidens* no sería un Elasmosauridae y por tanto nominan la Familia “Aristonectidae”. Éste era el estado general del conocimiento al momento de comenzar esta Tesis.

Por todo lo expuesto, *A. parviens*, y su revisión, tiene gran importancia por varios motivos. Por un lado, es uno de los primeros plesiosaurios sudamericanos en ser nominado y el primero de la Argentina. Además, presenta una combinación de caracteres que lo hace único, que, a la vez plantea algunos problemas sistemáticos, que aún siguen sin resolverse. Por último, se lo ha registrado sólo en Argentina, Chile y Antártida, por lo que adquiere importancia paleobiogeográfica.

La revisión de *A. parvidens* plantea varias dificultades:

- 1) El postcráneo es mayormente desconocido, debido a que el holotipo sólo preserva una pequeña parte de la región cervical, caudal, y parte del miembro posterior.
- 2) La combinación de caracteres presentes en *A. parvidens* es compleja, por lo que elementos aislados pueden ser referidos por error a otros taxones.
- 3) El análisis realizado en esta Tesis muestra que la variación ontogenética que presentan los elementos del esqueleto de *A. parvidens* es muy importante; de este modo, es difícil relacionar los ejemplares juveniles de *Aristonectes* con los adultos debido a diferencias en la morfología.

Para superar las dificultades 1 y 2, el ejemplar MLP 89-III-3-1 (preparado para esta tesis), que preservó partes previamente no conocidas, o conocidas de manera incompleta, ha sido preparado por el autor durante esta Tesis; el mismo es aquí descrito en detalle. La dificultad 3 se abordó en el marco de análisis de clases de edad desarrollado en el cap 5.2.11, y mediante la nueva información aportada por el ejemplar MLP 89-III-3-2, también preparado por el autor de esta Tesis.

SUBCLASE Sauropterygia Owen, 1860
ORDEN Plesiosauria de Blainville, 1835
SUPERFAMILIA Plesiosauroidea Welles, 1943
FAMILIA Elasmosauridae Cope, 1869
Género *Aristonectes* Cabrera, 1941
Figs 6.1.2-10; 6.1.14; 6.1.16-18; 6.1.21-24

Sinonimia

1989 *Turneria* Chatterjee y Small (Chatterjee y Small, 1989 figs 2-11) non *Turneria*, Forel, 1895

1994 *Morturneria* Chatterjee y Creisler

Especie tipo—*Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941.

Localidad Tipo—Cañadón del Loro, Chubut. Formación Lefipán. (Maastrichtiano-Daniano) (Medina *et al.*, 1990) (Fig. 6.1.1B).

Diagnosis ampliada de Gasparini *et al.* (2003b)—Cráneo ancho y bajo, de forma ojival, sin constricción entre premaxilar y maxilar; dentición homodonta compuesta por gran cantidad de dientes ornamentados dirigidos externamente; fórmula dentaria 10–12 (premaxilar), aproximadamente 50 (maxilar); aproximadamente 65 (dentario); fenestra vomeronasal; vómer con sutura anterior en forma de M; sínfisis mandibular corta y alta; vértebras cervicales anteriores y medias tan largas como altas sin cresta cervical independiente del borde dorsal de la parapófisis; costilla cervical sin proceso anterior y posterior desarrollados como en otros elasmosáuridos pero con leves expansiones; vértebras caudales con parapofisis de grandes dimensiones y cara articular octogonal; ángulo entre proceso dorsolateral y rama ventral de la escápula igual a 150°; fémur con capítulo hemisférico y fuerte asimetría dorso-ventral; epipodiales del miembro anterior más largos que anchos.

Aristonectes parvidens Cabrera, 1941

Figs 6.1.2-10

Sinonimia—*Morturneria seymourensis* (Chatterjee y Small, 1989) Chatterjee y Creisler, 1994

Holotipo—MLP 40-XI-14-6, Premaxilar, maxilar parte del yugal y escamoso, cuadrado y mandíbula, 19 vértebras cervicales anteriores contando atlas y axis, ocho vértebras

caudales, varias costillas caudales, falanges y elementos proximales de autopodio, otros fragmentos indeterminados (Figs 6.1.2-5).

Localidad Tipo—Cañadón del Loro, Chubut. Formación Lefipán. (Maastrichtiano-Daniano) (Cabrera, 1941; Medina *et al.*, 1990) (ver sección 3.4.3 y Fig. 6.1.1B).

Diagnosis revisada—Igual que la del género por monotipia

Material referido

Especímenes adultos—MLP 89-III-3-1, 19 vértebras cervicales, una vértebra pectoral, diez vértebras caudales, escápula izquierda, húmero izquierdo, ulna y radio, carpo y parte del metacarpo, fémur derecho, parte de tibia y fibula, dos tarsales proximales, falanges, costillas, gastrolitos (Figs. 6.1.6-10).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Isla Marambio (*Seymour Island*), Formación López de Bertodano, “unidad de moluscos”, Klb 9 (Fig. 6.1.1C). Maastrichtiano superior (Crame *et al.*, 2004) (ver sección 3.5.3 y Fig. 3.5C).

Aristonectes cf. parvidens

Figs 6.1.14; 6.1.16-18

Los ejemplares estudiados a continuación presentan las proporciones de las vértebras cervicales y caudales sumada a la morfología de las costillas cervicales que se observan únicamente en el holotipo de *A. parvidens*. Sin embargo estos ejemplares son referidos a *Aristonectes cf. parvidens* debido a la ausencia de material craneano preservado.

Especímenes adultos—MLP 11-I-1-15, una vértebra caudal (Fig. 6.1.14).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Cabo Lamb, Isla Vega, Miembro Sandwich Bluff de la Formación López de Bertodano. Maastrichtiano superior (ver sección 3.5.3 y Fig. 3.4).

Especímenes juveniles—MLP 89-III-3-2, primera vértebra pre-pectoral, tres vértebras pectorales, cuatro vértebras dorsales, coracoides izquierdo completo y parte del coracoides derecho, parte proximal de la escápula izquierda, radio, ulna, radial, intermedio, ulnar, un carpal distal, costillas (Fig. 6.1.16-17).

MUC Pv 131, cuatro vértebras cervicales, dos vértebras dorsales, un fragmento de escápula?, un elemento tarsal o carpal y cuatro falanges. (Fig. 6.1.18)

MML PV 192, tres vértebras cervicales, (Fig. 6.1.18)

Procedencia geográfica y estratigráfica—MLP 89-III-3-2, Isla Marambio (*Seymour Island*) (64°16'15.5" S; 56°43'01"O) (Fig. 6.1.15C). Formación López de Bertodano

(unidad de moluscos), Klb 9. Biozona de *Pachydiscus ultimus* Maastrichtiano superior (Macellari, 1988; Olivero y Medina, 2000) (ver sección 3.5.3 y Fig. 6.1.1C).

MUC Pv 131, Contralmirante Cordero (38° 46' 42" S; 68° 04' 85" O), Río Negro, Argentina (Fig. 6.1.1B). Miembro Medio de la Formación Allen. Campaniano superior-Maastrichtiano inferior (Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000) (ver sección 3.3.2).

MMML 192, Salinas de Trapalcó, Río Negro, Argentina (Fig. 6.1.15B). Se desconoce la formación exacta de la cual provienen sin embargo en el sitio del hallazgo afloran únicamente las formaciones Allen (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior) y Jagüel (Maastrichtiano superior-Daniano) (Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000; Concheyro *et al.*, 2002) (ver secciones 3.3.2, 3.3.3 y Fig. 6.1.1B).

DESCRIPCIÓN

MLP 40-XI-14-6, holotipo de *Aristonectes parvidens* (Figs 6.1. 2-5)

Cráneo—Del cráneo se ha preservado el rostro y la maxila, parte del yugal, escamoso y cuadrado derechos. El paladar está preservado únicamente en su parte anterior (Fig. 6.1.2E, F). La mandíbula está representada por la rama mandibular derecha (casi completa) y parte de la rama mandibular izquierda (Fig. 6.1.2E). La parte dorsal del cráneo se ha erosionado (Fig. 6.1.2C). Es probable que el rostro esté algo deformado por compresión dorsoventral; esto se infiere de la curvatura desigual del maxilar derecho con respecto al izquierdo aunque esta deformación es leve. Actualmente, la parte faltante del cráneo del ejemplar MLP 40-XI-14-6 está reconstruida con yeso según las opiniones originales de Cabrera (Fig. 6.1.2A, B). Durante la redesccripción realizada por Gasparini *et al.* (2003a) se determinaron las zonas de contacto entre la parte reconstruida y el material original, por lo que actualmente la reconstrucción no afecta la descripción del material.

El cráneo tiene forma ojival con una longitud total de 753 mm y dimensión transversal máxima igual a 495 mm.

Rostro—Del rostro se ha preservado premaxilar y maxilar. El premaxilar es un elemento relativamente corto que articula con el maxilar mediante una sutura levemente dentada (Fig. 6.1.2D). El premaxilar porta 10 a 12 alvéolos de forma subcircular. Por detrás se extiende el maxilar, el cual porta la mayoría de los alvéolos de la serie. Los primeros treinta y tres están bien preservados pero el sector posterior del maxilar está dañado. Extrapolando la cantidad de alvéolos que corresponden al espacio libre, se estima un total de 50 (Fig. 6.1.2C). Un carácter interesante es la inclinación labial de los alvéolos que genera que sean parcialmente visibles en vista lateral, aun con la mandíbula en oclusión (Fig. 6.1.2.C).

Región temporal—La región temporal está formada por parte de un elemento identificado como yugal por su posición, del que sólo se ha preservado su parte ventral (Fig. 6.1.2C), y por el escamoso, el cual cubre lateralmente y casi completamente al cuadrado. El cuadrado es visible únicamente en su zona posterior debido a que, además de estar cubierto por el escamoso, está articulando con la cavidad glenoidea del articular (Fig. 6.1.2C).

Región occipital—Los elementos de la región occipital descritos por Cabrera (1941) están actualmente perdidos (Gasparini *et al.*, 2003a). Según Cabrera (1941) el cóndilo occipital es aproximadamente circular, careciendo de cuello y foseta notocordal. Además del cóndilo, el basioccipital forma los tubérculos basioccipitales.

Paladar—Del paladar se ha preservado únicamente la parte anterior formada por parte de los palatinos y el vómer (Fig. 6.1.2E, F). De los palatinos sólo se han preservado dos pequeños fragmentos que articulan con los maxilares (Fig. 6.1.2E, F) y junto con estos forman el margen posterior de la narina interna (Fig. 6.1.2E, F). El vómer es un elemento dispuesto medialmente; limita anteriormente con el premaxilar y el maxilar mediante una sutura con forma de M, además de bordear posteriormente la fenestra vomeronasal. Anteriormente, el vómer emite un proceso que divide la fenestra vomeronasal (Ketchum y Benson, 2010) o foramen incisivo (Druckenmiller y Russel, 2008a) en dos partes (Fig. 6.1.2E, F).

Mandíbula—La mandíbula es baja en toda su extensión y aumentando su altura únicamente a nivel del proceso coronoideo (Fig. 6.1.2C). En la zona anterior de la mandíbula no se observan suturas entre los huesos que la componen. Por otro lado, en la zona posterior algunas suturas son claramente visibles. El proceso retroarticular está formado por el angular y articular, pero dicho proceso no se ha preservado completamente, faltándole su parte posterior.

Dentario. El dentario forma anteriormente la sínfisis mandibular que es corta y alta. La extensión posterior del dentario es difícil de trazar, dada la ausencia de suturas visibles. Sin embargo se extiende al menos hasta el extremo posterior de la serie alveolar formada por aproximadamente 65 alvéolos subcirculares dirigidos labialmente, a semejanza de lo observado en el premaxilar y más claramente en el maxilar.

Esplenial. El esplenial es visible en la cara medial de la mandíbula. En la zona anterior se ve claramente que su extremo anterior no participa en la sínfisis mandibular, por otro lado no hay suturas que lo delimiten en la zona posterior.

Angular. El angular se extiende ventralmente al articular y se proyecta ventralmente al dentario. Sin embargo, su extremo anterior no es claramente delimitable (Fig. 6.1.2C).

Articular. El articular presenta una cavidad glenoidea alargada, dirigida anteromedialmente y limitada anterior y posteriormente por crestas marcadas.

Surangular. Una pequeña parte del surangular se ha preservado dorsalmente al angular, pero el fragmento no permite la descripción de la forma (Fig. 6.1.2C).

ESQUELETO AXIAL

Región cervical—Se han preservado 19 vértebras cervicales contando atlas y axis (Fig. 6.1.3A-H).

Es probable que las vértebras cervicales preservadas hayan estado articuladas, por lo que se las tratará como una serie continua. En las vértebras cervicales anteriores ha ocurrido el cierre neural; pero en las últimas tres no se ha preservado el arco neural, de manera que no es posible conocer si estaban fusionados al centro. Las costillas están asociadas al centro vertebral en las cervicales anteriores; aunque se han desplazado un poco de su lugar original (Fig. 6.1.3E). Es probable que estuviese empezando el proceso de cierre de la sutura costocentral.

Complejo atlas-axis. El atlas y axis forman una unidad. Sin embargo, se observan las suturas entre las dos vértebras y entre sus elementos constitutivos (Fig. 6.1.3. A, D). Ambos elementos tienen textura robusta, (Fig. 6.1.3A). Las caras articulares son cóncavas (Fig. 6.1.3 B, C), el cerpo presenta dos proyecciones laterales (Fig. 6.1.3D) y una cresta ventral muy redondeada anteriormente que se hace más definida en su parte posterior (Fig. 6.1.3D). Medidas L: 82; H: 44; B anterior: 50; B posterior: 56

El intercentro del atlas forma la parte ventral y lateral de la cavidad que articula con el cóndilo occipital (Fig. 6.1.3A, B). Además, forma la zona anteroventral de la superficie lateral del complejo proyectándose posteriormente, donde probablemente contactaba con el intercentro del axis, aunque no se distinguen suturas entre estos elementos (Fig. 6.1.3A). Además, el intercentro del atlas genera una proyección (que no consideramos como una costilla propiamente dicha) que cubre anteriormente un sector reducido de la parte proximal de la costilla del axis (Fig. 6.1.3A). La sutura del intercentro del atlas con el centro del atlas presenta una dirección posteroventral y es cóncava en dirección posterodorsal (Fig. 6.1.3A).

El centro del atlas es menor que el intercentro del atlas. Forma la zona central de la cavidad que articula con el cóndilo occipital, el piso del canal neural y los laterales del complejo (Fig. 6.1.3A). Es difícil determinar en qué grado contribuye el centro del atlas a la formación del piso del canal neural, pero se observa que está presente por detrás de los pedicelos del arco neural de atlas, los cuales forman la parte más anterior del piso del canal neural.

Por último, el centro de atlas participa de la formación de una pequeña zona de la superficie lateral del complejo atlas-axis que queda rodeada por casi todos los demás elementos del mismo (Fig. 6.1.3A). Específicamente articula dorsal y anteriormente con los elementos de los arcos neurales del atlas y axis, midiendo estas suturas 20mm y 10mm respectivamente. Ventralmente limita con el intercentro del atlas y posteriormente con el intercentro del axis (Fig. 6.1.3A).

Las suturas del arco neural con el centro vertebral aún se distinguen claramente (Fig. 6.1.3A). El arco neural del atlas forma la parte anterior y dorsal de la cavidad donde articula el cóndilo occipital (fosa del atlas o *atlantal cup*), el sector lateral y anterodorsal del cuerpo del complejo atlas-axis y la zona anterior del piso del canal neural (Fig. 6.1.3A, B). La mayor parte del canal neural del atlas está formado lateralmente por dos pedicelos subtriangulares que se conectan dorsal y posteriormente con el arco neural del axis (Fig. 6.1.3A). Entre los elementos del arco neural del atlas y axis hay un foramen intervertebral alargado dorsoventralmente con una longitud de 15mm (Fig. 6.1.3A).

La superficie lateral del centro del complejo atlas-axis formada por los pedicelos del arco del atlas es convexa. La sutura con el intercentro es horizontal y mide 30mm. El límite con el centro del atlas presenta una orientación anteroventral y su longitud es de 20mm. La sutura entre los pedicelos del arco del atlas y axis es vertical y mide 20mm (Fig. 6.1.3A).

El intercentro del axis no se distingue como elemento independiente, pero por su posición es posible que forme una quilla ventral roma que alcanza su máximo desarrollo ligeramente por delante del nivel del foramen intervertebral, haciéndose más angosta por detrás y desapareciendo por delante de la cara articular posterior (Fig. 6.1.3D).

La costilla del axis contacta mayormente con al centro del axis y se dirige hacia atrás sin separarse del flanco del complejo atlas-axis (Fig. 6.1.3A). El centro del atlas forma la cara posterior que articula con la tercera vértebra cervical, además de formar parte del piso del canal neural del axis (Fig. 6.1.3C).

El arco neural del axis forma parte de la superficie lateral del complejo y del canal neural, pero la contribución a esa superficie lateral es menor que la del arco neural del atlas. El canal neural posee forma de lágrima (Fig. 6.1.3B, C). La espina neural se dirige hacia atrás y se apoya sobre las postzigapófisis aunque están separadas de éstas por un surco. Las postzigapófisis son pares (Fig. 6.1.3A).

Tercera vértebra cervical. Esta vértebra tiene el centro más alto que largo y más ancho que alto. Los índices son: 40, 113: 145 y el VLI: 78. Las superficies laterales del centro

presentan un leve abultamiento a lo largo de la zona de sutura con el arco neural. Las caras articulares son ambas subcirculares pero la anterior es levemente convexa y la posterior levemente cóncava. En la superficie lateral hay una depresión que queda limitada ventralmente por el borde dorsal de la parapósis. Ambas parapósis son elípticas en sección y no presentan un aspecto crateriforme. Ventralmente no se observa si hay dos forámenes porque el desplazamiento de las costillas lo impide, si los hay, están separados por una quilla de aproximadamente 20 mm de ancho. Esta vértebra carece de apófisis articulares con morfología estándar debido a la reducción del arco neural. La espina neural es ancha en la base y se afina rápidamente hacia la porción superior (Fig. 6.1.3E).

El paso previo a la descripción de la restante sección de la región cervical fue determinar el orden de las vértebras remanentes. Para esto se utilizaron los gráficos de la publicación de Cabrera (1941), y en caso de duda se aplicó el criterio de las medidas detallado en la sección 5.3.

Vértebras cervicales 3-19. El centro vertebral es tan largo como alto, siendo la anchura la mayor de las medidas (Fig. 6.1.4A). Esta relación se mantiene en todo el sector preservado, pero se observa que en dirección caudal la anchura aumenta con relación a las otras medidas.

El HI oscila alrededor de 100, mientras que el índice BI toma valores entre 130 y 170 y el BHI lo hace entre 120 y 160 (Fig. 6.1.4B). El VLI toma valores entre 70 y 90 pero su promedio es igual a 80 en todas las vértebras preservadas (Tabla 6.1; Fig. 6.1.4C).

Tabla 6.1 *Aristonectes parvidens*, MLP 40-XI-14-4 (holotipo). Medidas L, H, B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales 1-19.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1+2	82	43	56	52	68	130	-
3	40	45	58	113	145	129	78
4	44	49	60	111	136	122	81
5	46	51	69	111	150	135	77
6	49	55	70	112	143	127	78
7	52	50	68	96	131	136	88
8	51	55	75	108	147	136	78
9	52	55	71	106	137	129	83
10	52	54	72	104	138	133	83
11	55	55	78	100	142	142	83
12	56	56	87	100	155	155	78
13	56	60	91	107	163	152	74
14	56	57	86	102	154	151	78
15	55	60	90	109	164	150	73
16	68	68	95	100	140	140	83
17	58	62	99	107	171	160	72
18	63	62	97	98	154	156	79
19	63	64	99	102	157	155	77

Las caras articulares son subelípticas en las vértebras cervicales tres a cinco, pero bilobadas en el resto de las vértebras cervicales preservadas (Fig. 6.1.3F). La superficie lateral del centro vertebral es levemente cóncava en dirección dorsoventral y termina en el reborde dorsal de la parapófisis, el cual está muy desarrollado. De este modo, el borde dorsal de la parapófisis forma o una “cresta lateral” aunque diferente de la de los elasmosáuridos generalizados, en los cuales la cresta lateral se encuentra dorsalmente a la parapófisis y separada de ésta por una zona levemente cóncava (según la define Sato, 2002) (Fig. 6.1.3G). Por este motivo en el caso de *Aristonectes parvidens* se utilizará el término “cresta lateral” para indicar la diferencia morfológica existente con la cresta lateral del resto de los Elasmosauridae. Todas las vértebras carecen de cresta lateral independiente del borde dorsal de la parapófisis. La parapófisis es una profunda concavidad ubicada en el margen ventrolateral del centro vertebral. Ventralmente se observan dos forámenes separados por una quilla roma (Fig. 6.1.3H). El arco neural es bajo en todas las vértebras (Fig. 6.1.3E, G).

Las costillas cervicales son subrectangulares en vista lateral y de sección elíptica. Distalmente se observa una expansión redondeada pero no hay proyecciones anteriores o posteriores en el extremo distal (Fig. 6.1.3E, H).

Región caudal—Se han preservado nueve vértebras caudales. Se desconoce a qué parte de la región caudal pertenecen o si hay faltantes en la secuencia por lo que la numeración utilizada no refleja estrictamente la posición dentro de la región caudal. En

ninguna ha ocurrido el cierre de la sutura del arco neural o de las costillas caudales (Fig. 6.1.3L). El centro vertebral es en todas las vértebras más alto que largo y más ancho que alto. El VLI oscila alrededor de 60 (Tabla 6.2). En la superficie dorsal del centro vertebral se observan las facetas pedicelares, las cuales presentan forma ovalada y alargada anteroposteriormente (Fig. 6.1.3L). La superficie lateral porta una parapófisis prominente, de gran tamaño (Fig. 6.1.3J). Esta parapófisis es circular en las vértebras caudales anteriores y tiende a comprimirse dorsoventralmente hacia las vértebras caudales posteriores. Para esta redescrición se re prepararon las vértebras caudales, lo que reveló que la cantidad de forámenes oscila entre 6 y 7 (Fig. 6.1.3K). Todas las vértebras preservadas presentan facetas hemales en el margen anterior y posterior (Fig. 6.1.3K).

Tabla 6.2 *Aristonectes parvidens*, MLP 40-XI-14-4 (holotipo) Medidas L, H, B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras caudales (La numeración indica el orden relativo).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	71	-	-	-	-	-	-
2	70	110	121	157	173	110	61
3	70	99	121	141	173	122	64
4	63	-	-	-	-	-	-
5	58	97	116	167	200	120	54
6	66	89	118	135	179	133	64
7	61	91	121	149	198	133	58
8	65	91	127	140	195	140	60
9	55	77	98	140	178	127	63

ESQUELETO APENDICULAR

Del miembro posterior se han preservado elementos tarsales y falanges que actualmente son parte de un montaje realizado por Cabrera (Fig. 6.1.5A). Se desconoce el estado origina de articulación del material pero algunos elementos permanecen articulados lo que hace pensar que parte del montaje fue realizado sobre la base de relaciones naturales. El miembro del ejemplar MLP 40-XI-14-6 ha sido interpretado previamente como un miembro anterior (Cabrera, 1941; Gasparini *et al.*, 2003a). En esta redescrición se lo considera un miembro posterior por comparación con el ejemplar MLP 89-III-3-1. El elemento considerado como radio por Cabrera (1941) y Gasparini *et al.* (2003a) es reinterpretado aquí como un tibial (Fig. 6.1.5B). Esta diferencia de interpretación explica la ausencia de foramen epipodial mencionada por Gasparini *et al.* (2003a), el cual sí está presente en el ejemplar MLP 89-III-3-1 (Fig. 6.1.10). El resto de los elementos preservados se interpretan como carpales distales I

y II+III. Otros dos elementos pueden identificarse como el metacarpal I y V pero esta asignación es menos segura (Fig. 6.1.5B) dada la semejanza general en la morfología de estos elementos y la ausencia de información sobre el estado original del material cuando fue preparado. Las falanges son constreñidas en el sector medio y los extremos son de sección subrectangular en las falanges de mayor tamaño (proximales) y subelíptica en las más pequeñas (distales)

DESCRIPCION DE MATERIAL REFERIDO

MLP 89-III-3-1 (Figs 6.1.6-10)

Condiciones tafonómicas—El ejemplar MLP 89-III-3-1 se halló concrecionado en partes dispersas, a lo largo de aproximadamente 15 metros de afloramiento. Esta extensión se debe a la caída continua de los materiales a medida que se liberaban del sedimento englobante. A pesar de esto se pudo determinar casi con seguridad que las concreciones provienen de un único nivel y sector por lo tanto que todos el material corresponde a un único ejemplar. El estado de articulación no es homogéneo, encontrándose desde series de vértebras y partes de carpo/tarso articulados hasta elementos aislados. Además, se halló una gran cantidad de gastrolitos asociados que serán descritos en el Capítulo 9.

Esqueleto axial

Región cervical—Se han preservado 19 vértebras cervicales. Todas tienen el arco neural y las costillas fusionadas al centro vertebral, por lo que no se observa ninguna sutura (Fig. 6.1.6C). En todas las vértebras el centro vertebral es más alto que largo y más ancho que alto (Tabla 6.3; Fig. 6.1.4A).

Tabla 6.3 *Aristonectes parvidens*, MLP 89-III-3-1. Medidas L, H, B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales (La numeración indica el orden relativo, en *italica* los valores aproximados)

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	76	75	<i>138</i>	99	182	184	71
2	81	80	135	99	167	169	75
3	<i>80</i>	76	<i>140</i>	95	175	184	74
4	93	-	-	-	-	-	-
5	95	-	-	-	-	-	-
6	90	-	-	-	-	-	-
7	95	-	-	-	-	-	-
8	<i>100</i>	-	-	-	-	-	-
9	<i>100</i>	102	<i>161</i>	102	161	158	76
10	97	106	<i>170</i>	109	175	160	70
11	<i>89</i>	<i>115</i>	<i>190</i>	129	213	165	58
12	97	<i>115</i>	<i>190</i>	119	196	165	64
13	95	<i>115</i>	180	121	189	157	64
14	96	120	180	1,25	188	150	64
15	90	125	210	139	233	168	54
16	-	-	<i>215</i>	-	-	-	-
17	98	125	220	128	224	176	57
18	-	-	-	-	-	-	-
19	85	-	220	-	-	-	-

La cara articular es marcadamente bilobada (Fig. 6.1.6A-E). La superficie lateral carece de cresta lateral aunque algunas presentan un cambio de convexidad dorsalmente a la zona de fusión de la costilla con el centro vertebral, que forma algo semejante a una cresta lateral. Sin embargo, no es la típica cresta observada en elasmosáuridos generalizados tal como la definió Sato (2002), dado que no es independiente del borde de la parapófisis. Ventralmente presentan dos forámenes nutricios grandes separados por una quilla roma en sentido transversal (Fig. 6.1.6.G). Las vértebras cervicales presentan las prezigapófisis fusionadas en una única estructura (Fig. 6.1.6.F).

Región pectoral—La única vértebra pectoral preservada consiste en parte del arco neural fusionado a la parte dorsal del centro vertebral. El canal neural presenta en vista anterior forma de lágrima. El proceso transversal es robusto y se encuentra dirigido dorsalmente (Fig. 6.1.6K).

Región caudal—Se han preservado diez vértebras caudales, de las cuales cuatro están articuladas (Fig. 6.1.7A). Por la rápida disminución en sus dimensiones este conjunto parece corresponder a las últimas caudales. En todos los casos, el arco neural y las costillas caudales están fusionados al centro vertebral, pero no se observa fusión entre el centro y el arco hemal. Las medidas sólo pueden ser tomadas de

manera aproximada en la segunda vértebra, la cual es más alta que larga y más ancha que alta. Ventralmente se observa un foramen en las vértebras tres y cuatro. (Fig. 6.1.7K)

En la segunda, tercera y cuarta vértebra de esta serie se observan fuertes cicatrices de inserción muscular ubicadas en los laterales de los pedicelos. En la cuarta vértebra, incluso, estas cicatrices se encuentran sobre unos fuertes abultamientos (Fig. 6.1.7B). Las costillas caudales son expandidas dorsoventralmente en el sector proximal, mientras que distalmente se hacen comprimidas dorsoventralmente.

Esqueleto apendicular

Cintura pectoral—De la cintura pectoral sólo se ha preservado la escápula, la cual presenta la típica estructura con tres ramas: rama glenoidea, proceso dorsolateral y rama ventral (Fig. 6.1.8). La cavidad glenoidea es levemente cóncava (Fig. 6.1.8D). La faceta escapular presenta depresiones y montículos, lo que indica que estuvo cubierta de una gruesa capa de cartílago (Fig. 6.1.8D). La rama glenoidea tiene sección ojival, siendo el margen medial más romo que el lateral. La rama dorsal es amplia en dirección anteroposterior (Fig. 6.1.8A, B) y presenta una leve expansión dista en dirección posterior. El ángulo entre ésta y la rama ventral es aproximadamente igual a 150° (Fig. 6.1.8C).

Miembro anterior—El húmero (no es posible determinar con certeza si corresponde al derecho o al izquierdo) se ha preservado dividido en dos partes, faltando la zona media de la columna (Fig. 6.1.9A, C). En el extremo proximal se observa que el capítulo y la tuberosidad confluyen parcialmente, formando un ángulo de aproximadamente 90° (Fig. 6.1.9A). El capítulo es levemente convexo pero no hemisférico como en el caso del fémur. La tuberosidad es levemente cóncava. En el extremo distal presenta una expansión anterior muy pequeña (aunque no está completamente preservada). El ángulo entre las facetas radial y ulnar es aproximadamente de 180° (Fig. 6.1.9C). El radio es más largo que ancho (Fig. 6.1.9C). De las dos caras de articulación distales, la mayor contacta con el radial. En su margen posterior forma con la fibula el foramen epipodial, que es alargado próximodistalmente (Fig. 6.1.9C). La ulna es más larga que ancha (Fig. 6.1.9C). De las dos facetas distales de la ulna, la mayor es la que contacta con el intermedio. En su margen interno forma con el radio el foramen epipodial.

En la parte proximal del margen interno de la ulna se observa una proyección dirigida hacia el foramen epipodial, el cual delimita dorsalmente un pequeño sector de

éste. Esta proyección se observa en las caras dorsal y ventral de la ulna (Fig. 6.1.9B, C). El resto de los elementos (Fig. 6.1.9C) presenta las relaciones típicas de los plesiosauroideos del Cretácico Superior. También se han preservado falanges que parecen corresponder al miembro anterior pero esto no puede definirse. Las falanges son morfológicamente semejantes a las descritas en el holotipo de *A. parvidens*. Se caracterizan por su gran tamaño y la presencia de una región constreñida en la zona media (Fig. 6.1.9D) y en varios casos la presencia de una sección subrectangular (ambos extremos).

Miembro posterior—Se han preservado ambos fémures, siendo el derecho el mejor preservado (del izquierdo sólo se ha preservado parte del capítulo). Es un elemento robusto, de 540 mm de longitud con una columna bien delimitada y su extremo distal expandido. El capítulo es fuertemente convexo, de forma hemisférica (Fig. 6.1.10A, B, D). La tuberosidad está separada del capítulo por una depresión anterior y otra posterior (Fig. 6.1.10B). La superficie del trocánter es convexa y se extiende entre los márgenes anterior y posterior de la superficie dorsal del extremo proximal del fémur (Fig. 6.1.10B).

El margen anterior de la columna es más cóncavo que el posterior (Fig. 6.1.10A-B). En la superficie ventral de la columna se observa una gran cicatriz desplazada hacia el margen posterior de la columna, la cual se proyecta de la superficie general de la columna. Dicha cicatriz muscular está posiblemente relacionada con la inserción del músculo caudofemoral (Fig. 6.1.10A).

El extremo distal del fémur está en mal estado de preservación, no habiéndose conservado sus extremos anterior y posterior (Fig. 6.1.10A-B). Del fémur derecho sólo se preservaron partes del capítulo, el cual es también fuertemente convexo.

Se ha preservado la porción distal de la tibia. Articula distalmente con el tibial y el intermedio, siendo más larga la articulación con el tibial (Fig. 6.1.10F-G). El tibial es subrectangular, más ancho que largo y limita proximalmente con la tibia, posteriormente con el intermedio, y anteriormente forma el margen de la aleta (Fig. 6.1.10F, G).

Discusión

El cráneo del holotipo de *Aristonectes parvidens* ha sido descrito previamente. En la presente contribución no se observaron diferencias notables con respecto a la descripción de Gasparini *et al.* (2003a) aunque si se observaron diferencias en el número de alveolos contabilizados.

Por otro lado, si bien la región cervical del holotipo de *Aristonectes parvidens* también ha sido descrita anteriormente por Cabrera (1941) y Gasparini *et al.* (2003a), en la presente redescrición surgen algunas diferencias con las anteriores que es necesario discutir.

En particular, se reconoce que los elementos llamados “cresta lateral” por Gasparini *et al.* (2003a) no son independientes del borde dorsal de la parapófisis (Fig. 6.1.3G), y que por lo tanto presentarían una diferencia notable con lo observado en otros elasmosáuridos. Esto explicaría por qué Cabrera (1941) no las menciona en su descripción a pesar de conocer la anatomía de los elasmosáuridos. Esta diferencia no necesariamente indica una función diferente, ya que igualmente permitiría la inserción de musculatura, que es la función aparente de la cresta lateral aceptada desde Welles (1943).

El análisis de las medidas de la región cervical del ejemplar MLP 89-III-3-1, específicamente las medidas H y B, demuestra que, si bien es probable que falten algunas vértebras dentro de la secuencia, el número de las mismas no debe ser elevado, en vista de la aparente continuidad de las medidas de la serie. Además, se observa que la secuencia de valores del VLI es decreciente en dirección cráneo-caudal (Figura 6.1.4C). De lo anterior se deduce que la secuencia cervical del ejemplar MLP 89-III-3-1 corresponde a la parte posterior de la región cervical, donde ocurre la disminución del valor de este índice en todos los plesiosauromorfos (datos tomados de Welles, 1943, 1952, 1962; Bardet *et al.*, 1999; O' Keefe y Hiller, 2006).

La determinación de materiales de plesiosaurios a nivel genérico en ausencia de material craneano presenta grandes dificultades, debido a su gran semejanza en los postcráneos (Welles, 1943, Carpenter, 1999). En este caso, sin embargo, las particularidades del ejemplar MLP 89-III-3-1 permiten acotar las comparaciones a realizar. En particular, las comparaciones del ejemplar MLP 89-III-3-1 se realizarán con las especies *Aristonectes parvidens* y *Kaiwhekea katiki*, dado que los tres comparten una combinación única de características tales como 1) presencia de vértebras cervicales bilobadas 2) bajo VLI (promedio menor a 80) y 3) ausencia de cresta lateral (Cruickshank y Fordyce, 2002) combinación no observada en ningún otro plesiosauroideo del Cretácico Superior. El reciente análisis filogenético realizado por Ketchum y Benson (2011) recupera a *Aristonectes parvidens* y *Kaiwhekea katiki* como grupos hermanos, avalando la importancia de comparar detalladamente el ejemplar MLP 89-III-3-1 con estas especies.

Una breve comparación entre *Aristonectes parvidens* (Maastrichtiano de América del Sur y Antártida) y *Kaiwhekea katiki* (Maastrichtiano de Nueva Zelanda) es

necesaria con el objetivo de reconocer diferencias entre ellos a nivel de la región cervical. Las especies *A. parvidens* y *K. katiki* están basadas en ejemplares considerados adultos (Cruickshank y Fordyce, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a) por lo que se pueden comparar sus proporciones vertebrales (Brown, 1981). Lamentablemente no se cuenta con las medidas detalladas de todas las vértebras cervicales de *Kaiwhekea katiki* debido al mal estado de preservación del holotipo, pero sí se han podido obtener las medidas de la octava vértebra cervical (Cruickshank y Fordyce, 2002 fig. 6). La octava vértebra cervical de *Kaiwhekea katiki* es semejante en longitud y altura a la correspondiente de *Aristonectes*. Pero la anchura, también de la octava vértebra cervical de *Aristonectes parvidens*, es bastante menor a la de *Kaiwhekea katiki*. Esto significa que, aun comparando ejemplares en estadio ontogenético y tamaños similares, las vértebras cervicales anteriores a medias de *Kaiwhekea* son considerablemente más anchas que las de *Aristonectes*. Esto genera que, mientras que el promedio del BI de las primeras 10 vértebras cervicales de *Aristonectes* es 140, el mismo índice toma el valor 208 en la octava cervical de *Kaiwhekea*, lo que arroja una diferencia del 48 %. Por lo tanto, se puede inferir que una relación B/L mayor a 200 en la región cervical anterior a media es una característica que diferencia a *Kaiwhekea katiki* de *Aristonectes parvidens*.

Con los datos de la región cervical del MLP 89-III-3-1 y el holotipo de *Kaiwhekea katiki*, se compararon las proporciones vertebrales. En el gráfico (Fig. 6.1.4) se observan las medidas de los índices HI, BI y BHI de las vértebras del ejemplar MLP 89-III-3-1 (derecha). El valor de BI de la octava vértebra cervical de *Kaiwhekea* es superado sólo en las últimas dos vértebras preservadas en la serie cervical del ejemplar MLP 89-III-3-1. Si consideramos que en los Plesiosauroidea el mayor valor de BI se observa en las últimas vértebras cervicales (O'Gorman *ob. pers.* basada en los datos de Welles, 1943, 1952, 1962; O' Keefe y Hiller, 2006), es evidente que las medidas de la serie cervical conservada del MLP 89-III-3-1 no son compatibles con las observadas en *Kaiwhekea katiki*.

No es posible realizar comparaciones directas entre las vértebras del holotipo de *A. parvidens* y las preservadas en el ejemplar MLP 89-III-3-1, debido a que corresponden mayormente a diferentes partes de la región cervical. Sin embargo, las semejanzas entre *K. katiki* y *A. parvidens* en cuanto a la estructura de las vértebras puede indicar que también compartían otros caracteres, tales como el número de vértebras. Si consideramos para *A. parvidens* una región cervical con 43 vértebras cervicales, como la de *Kaiwhekea katiki*, y dado que el holotipo de *Aristonectes* conserva 19 vértebras y el ejemplar MLP 89-III-3-1 otras 19 (más dos posiciones

intercaladas para compensar saltos bruscos en las dimensiones de los centros vertebrales), es posible combinar ambos ejemplares y determinar el grado de ajuste entre ambas series cervicales. Aun considerando que el holotipo de *Aristonectes* es un ejemplar levemente menor que el ejemplar MLP 89-III-3-1, en la figura 6.1.4 se observa que las medidas de las vértebras cervicales del holotipo de *Aristonectes parvidens* (cervicales anteriores a medias) y las de la serie del ejemplar MLP 89-III-3-1 (cervicales medias a posteriores) muestra un gran ajuste. Esto es sorprendente, considerando que se están comparando medidas absolutas que obviamente varían ontogenéticamente, mucho más que los índices.

Del mismo modo, se pueden comparar los índices HI, BI y BHI. En este caso, se observa también un ajuste muy bueno. Por último, en la Figura 6.1.4 se observa que los valores de VLI también son compatibles entre ambos ejemplares.

Las proporciones de las vértebras caudales también pueden ser utilizadas como elemento de diferenciación. Si se grafican los índices HI, BI para elasmosáuridos del Cretácico Tardío en un gráfico junto con las vértebras caudales del holotipo de *Aristonectes parvidens*, y el ejemplar MLP 11-I-1-15 (Referido a *Aristonectes* cf. *parvidens*), se observa que la vértebra caudal del ejemplar MLP 89-III-3-1 se ubica dentro del espacio de variación de las caudales de *Aristonectes parvidens* (Fig. 6.1.11). Por lo tanto, las proporciones de las vértebras caudales también son compatibles con esta determinación del ejemplar MLP 89-III-3-1. Lamentablemente, no se puede hacer el mismo análisis con las medidas de las vértebras caudales de *Kaiwhekea katiki* por no estar éstas disponibles en la bibliografía.

La presencia de un fémur con capítulo hemisférico podría indicar una relación del MLP 89.-III-3-1 con *Mauisaurus haasti* Héctor 1874 (Maastrichtiano de Nueva Zelanda y Chile) (Hiller *et al.*, 2005; Otero *et al.*, 2010) pero la figura 6.1.12 muestra claramente que las proporciones de las vértebras cervicales son muy diferentes (ver capítulo 10, Discusión).

En resumen, de la comparación del ejemplar MLP 89-III-3-1, *Aristonectes parvidens* y *Kaiwhekea katinki* se desprende que la morfología de la región cervical es compatible con la de *A. parvidens* pero no con la de *Kaiwhekea katiki*. Un análisis similar de las vértebras caudales brinda un resultado consistente con el anterior. Por otro lado, el registro previo del género *Aristonectes* en la misma formación (López de Bertodano) y en una localidad cercana (Fig. 6.1.1C) (Chatterjee y Small, 1989; Gasparini *et al.*, 2003a) también es compatible con este resultado.

Tabla 6.4. Medidas de fémures de elasmosáuridos del Cretácico Tardío (Datos tomados de Welles, 1943, 1952, 1962; Wiffen y Moisley, 1986; Fostowicz-Frelik y Gazdzicki, 2001; Hiller *et al.*, 2005, esta Tesis).

Ejemplar	Longitud	Ancho distal	B:L index
MLP 89-III-3-1 (<i>Aristonectes parvidens</i>), Nueva Zelanda	540	310	57
OU 12649 (<i>Kaiwhekea katiki</i>), Nueva Zelanda	422	222	53
C.I.T. No 2802 (<i>Morenosaurus stocky</i>), USA	360	262	73
U.C. Mus. Pal. No. 33912 (<i>Hydrotherosaurus alexandrae</i>), USA	360	237	66
A.M.N.H No 1495 (<i>Hydralmosurus serpentinus</i>), USA	410	290	71
A. M. N. H. No 5835 (<i>Styxosaurus snowii</i>), USA	435	330	76
C.M.N. N° 1588 (<i>Thalassomedon haningtoni</i>), USA	440	250	57
CM Zfr 95 (<i>Mauisaurus haasti</i>), Nueva Zelanda	305	194	64
CM Zfr 115 (<i>Mauisaurus haasti</i>), Nueva Zelanda	306	171	56
NZGS CD455 (Elasmosauridae indet), Nueva Zelanda	333	218	65
DM R1529 (<i>Mauisaurus haasti</i>), Nueva Zelanda	335	200	60
A. Mus. 9122 (Elasmosauridae indet), Nueva Zelanda	335	208	62
NZGS CD454 (Elasmosauridae indet), Nueva Zelanda	350	198	57
ZPAL. R.8/6 (Elasmosauridae indet.) Isla Marambio	163	94	58
MLP 84-I-28-1 (Elasmosauridae indet.), Isla Marambio	270	160	59
MLP 93-I-5-1 (Elasmosauridae indet.), Isla Vega	277	175	63
SGO PV 135 (<i>Mauisaurus</i> sp.), Chile	400	253	63
MUCPv 92 (nov. gen. et sp. 1), Argentina	192	-	-
MLP 71-II-13-1 (nov. gen. et sp. 1), Argentina	171	-	-

Aristonectes cf. *parvidens*

(Figs 6.1.14, 6.1.16-18)

Especímenes adultos (MLP 11-I-1-15) (Fig. 6.1.14)

Vértebra caudal que presenta el arco neural fusionado al centro vertebral. El centro vertebral es más alto que largo y más ancho que alto (L, H, B.). Las caras articulares son octogonales y levemente deprimidas (Fig. 6.1.14A). La superficie lateral del centro vertebral está casi totalmente ocupada por una gran parapófisis (Fig. 6.1.14B). Ventralmente se observan dos forámenes (Fig. 6.1.14C).

Especímenes juveniles (MLP 89-III-3-2; MUC Pv 131; MML PV 192) (Figs 6.1.16-18).

Estadio ontogenético—Los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML PV 192 exhiben caracteres asociados con estadios juveniles (*sensu* Brown, 1981), tales como ausencia de fusión del arco neural con el centro vertebral en todas las vértebras preservadas, escasa diferenciación de las facetas escapular y glenoidea en el coracoides, y facetas coracoidea y glenoidea en la escápula, así como también la ausencia de diferenciación de las caras articulares del radio, ulna y elementos carpales (Brown, 1981, Carpenter, 1999; Bardet *et al.*, 2008).

MLP 89-III-3-2 (Figs 6.1.16-17)

El ejemplar MLP 89-III-3-2 se encontró articulado dentro de una concreción y con la superficie ventral hacia arriba. Parte del ejemplar se perdió por erosión reciente.

Esqueleto axial

Región cervical—Sólo se ha preservado una vértebra cervical, la cual, por su posición respecto de las pectorales y su morfología, se considera la última de la región cervical (Fig. 6.1.16A-B). El centro cervical es más alto que largo y más ancho que alto. Las facetas pedicelares son amplias y levemente deprimidas (Fig. 6.1.17A-B). Las caras articulares son subelípticas, con una escotadura dorsal asociada al canal neural (Fig. 6.1.16C). Las parapófisis son subelípticas con el eje mayor en dirección anterodorsal-posteroventral, morfología típica de la zona cervical posterior donde la articulación costal se desplaza progresivamente hacia el lateral del centro vertebral (Welles, 1943, 1952). En la superficie ventral hay dos forámenes separados por una quilla ancha (31 mm de longitud trasversal) y roma (Fig. 6.1.16A, B).

Región pectoral—Las vértebras pectorales están mal preservadas, por lo que no se puede realizar una descripción (Fig. 6.1.17A, B).

Región dorsal—Se han preservado cuatro vértebras dorsales. Los centros vertebrales son más altos que largos y más anchos que altos. Las facetas pedicelares son amplias, algo desplazadas hacia el margen anterior y levemente deprimidas (Fig. 6.1.17A, B). Las caras articulares son elípticas. La superficie lateral del centro vertebral es débilmente cóncava en dirección anteroposterior (Fig. 6.1.16A). La superficie ventral está dañada o no es visible en la mayoría de las vértebras, pero en ellas siempre se observan más de dos (hasta seis) forámenes.

Se han preservado dos arcos neurales posiblemente correspondientes a la región pectoral, aunque algo desplazados de su posición original. Se caracterizan por tener pedicelos y diapófisis muy robustas, de sección subcircular y levemente curvadas dorsalmente (Fig. 6.1.17A, B). Las prezigapófisis son pares (Fig. 6.1.17A, B). Las costillas dorsales son robustas y de sección circular.

Esqueleto apendicular

Cintura pectoral—Se han preservado ambos coracoides articulados, siendo la superficie ventral la única completamente visible (Fig. 6.1.16A, B). Además, está preservada la parte proximal de la escápula izquierda.

Coracoides. La morfología del coracoides es la típica observada en los elasmosáuridos del Cretácico Superior (Welles, 1943, 1952, 1962; Carpenter, 1999;

Hiller *et al.*, 2005), caracterizada por la presencia de tres ramas, estando la posterior expandida y limitando una fenestra cordiforme (Fig. 6.1.16A, B). El margen anterior del coracoides es cóncavo y medialmente se extiende un corto proceso anterior de extremo romo (Fig. 6.1.16A, B). Las facetas escapular y glenoidea no están claramente diferenciadas aunque, sin embargo, en la zona correspondiente a la faceta escapular se observan montículos y depresiones, por lo que es de suponer que estaba cubierta de un grueso cartílago.

El margen lateral del proceso posterior es cóncavo (Fig. 6.1.16A, B). El extremo distal posterior está expandido lateral y medialmente, siendo mayor la expansión medial (Fig. 6.1.16A, B). El margen medial es fuertemente cóncavo y limita la fenestra cordiforme que es pequeña y con la forma típica de corazón (Fig. 6.1.16A, B).

La línea de sutura entre ambos coracoides mide aproximadamente la mitad de la longitud total del coracoides (Fig. 6.1.16A, B). Ventralmente, cerca del margen sinfisial, el coracoides presenta un proceso medio ventral (Fig. 6.1.16D).

Escápula. De la escápula izquierda sólo se preservó la rama glenoidea, en la que se observa una escasa diferenciación entre las facetas glenoidea y coracoidea (Fig. 6.1.16D).

Miembro anterior—Por su posición en el esqueleto, se interpreta que el miembro preservado corresponde a un miembro anterior (Fig. 6.1.16 A, B). El radio y la ulna carecen de caras articulares definidas y son de tamaño desigual, siendo mucho mayor el identificado como radio (Fig. 6.1.16 A, B). Además, ambos elementos son levemente más anchos que largos. Entre ambos elementos se forma un foramen epipodial, un poco más largo que ancho (Fig. 6.1.16 A, B). Los elementos proximales, radial, intermedio y ulnar, carecen también de caras articulares y son todos subrectangulares (Fig. 6.1.16 A, B). El único elemento distal está mal preservado por lo que no se puede precisar su forma.

MUCPv 131 (Fig. 6.1.18A-G)

El ejemplar MUC PV 131 fue previamente referido a *Tuarangisaurus cabazai* Gasparini *et al.* (2003b) y Plesiosauria indet. (Gasparini *et al.*, 2007 fig. 5).

Esqueleto axial

Región cervical—Tres de los cuatro centros vertebrales preservados fueron descritos previamente como caudales (Gasparini *et al.*, 2007 fig. 5). En la presente Tesis, a partir de la comparación con el ejemplar MLP 89-III-3-2, se los considera correspondientes a la zona posterior de la región cervical. Los cuatro cuerpos

cervicales son más altos que largos y más anchos que altos. La facetas pedicelares son amplias y subcirculares (Fig. 6.1.18B, F). El piso del canal neural es ancho y porta dos forámenes con disposición simétrica. La superficie de la cara articular es levemente deprimida y bilobada en las dos vértebras de menor tamaño y elíptica en las dos mayores (Fig. 6.1.18A, E). Las parapófisis son subcirculares y dirigidas lateroventralmente. En la superficie ventral hay dos forámenes en las tres vértebras menores (Fig. 6.1.18G) y cuatro (dos principales y dos accesorios) en la vértebra de mayor tamaño.

Región dorsal—Los dos centros vertebrales dorsales preservados son más altos que largos y más anchos que altos. Dorsalmente se destacan las facetas pedicelares de contorno subtriangular de una de las vértebras, lo cual posiblemente se relaciona con la posición de la vértebra en la región dorsal. La superficie lateral es levemente cóncava anteroposteriormente. Ventralmente hay cuatro forámenes (dos principales y dos accesorios) en el cuerpo de la vértebra considerada anterior, y siete en el otro centro vertebral.

Esqueleto apendicular

Uno de los elementos apendiculares preservados consiste en un extremo proximal de escápula?, sin embargo, su estado no permite una descripción detallada. El elemento carpal /tarsal es cuadrangular de bordes redondeados (47 por 44 mm). Se han conservado cuatro falanges, las dos de mayor tamaño (52 mm y 55 mm), más robustas y de sección cuadrangular (Fig. 6.1.18D), mientras que las otras dos, más pequeñas (52mm y 48mm), son más gráciles y de sección subcircular.

MML PV 192 (Fig. 6.1.18H-M)

Esqueleto axial—Los tres centros vertebrales cervicales preservados son más altos que largos y más anchos que altos. Las facetas pedicelares son elípticas y deprimidas. En el piso del canal neural hay dos forámenes (Fig. 6.1.18I). Las caras articulares son levemente cóncavas y en los tres cuerpos de menor tamaño tienen forma bilobada, mientras que en el cuerpo de mayor tamaño las caras articulares son elípticas (Fig. 6.1.18H, K). Las parapófisis se ubican ventrolateralmente en las dos vértebras menores y lateralmente en la de mayor tamaño (Fig. 6.1.18H, K). En la superficie ventral hay dos forámenes (Fig. 6.1.18J, M).

Discusión

Entre las morfologías de vértebras cervicales de plesiosaurios registradas en el Cretácico Superior de América del Sur se destaca, desde los trabajos pioneros de Gay (1848), la presencia de elementos con características juveniles, tales como la ausencia del cierre de la sutura neurocentral y centro vertebral no elongado. En algunos casos las caras articulares de estas vértebras son bilobadas, lo cual indicaría una relación con los Elasmosauridae. Sin embargo, ha llamado la atención el gran tamaño de estas vértebras comparadas con vértebras cervicales de ejemplares juveniles de elasmosáuridos en general. Además, es muy inusual la fuerte preponderancia de la anchura del centro vertebral por sobre la longitud y altura (Gay, 1848; Gasparini *et al.*, 2003b; Gasparini *et al.*, 2007). Sin embargo, la determinación sistemática de estos ejemplares ha sido muy debatida, debido a su morfología poco frecuente, la condición juvenil de los ejemplares, y el haber sido halladas en general como elementos aislados (Gasparini *et al.*, 2003b; Gasparini *et al.*, 2007). Una morfología de vértebra cervical semejante a la descrita fue registrada en las vértebras cervicales del ejemplar juvenil TTU P 9219, referido actualmente a *Aristonectes parvidens* (Chatterjee y Small, 1989, Gasparini *et al.*, 2003a). Chatterjee y Small (1989) plantearon que, en este caso, la relación entre la anchura y la longitud ($B/L > 2$) es un carácter con valor sistemático. Sin embargo, hasta ahora no se había puesto a prueba la hipótesis sobre si estas proporciones tienen valor sistemático en vértebras cervicales de ejemplares juveniles o si, por el contrario, se deben únicamente a la mencionada condición juvenil. Esta última hipótesis tiene cierto sustento, pues se sabe que las vértebras cervicales de ejemplares juveniles de plesiosauroideos son más cortas que las de los adultos (y, por lo tanto, las relaciones B/L y H/L de los centros vertebrales de los juveniles son mayores que en los adultos) (Brown, 1981; O'Keefe y Hiller, 2006).

La existencia de variación ontogenética en plesiosaurios es bien conocida (Brown, 1981; Carpenter, 1999; Bardet *et al.*, 2008), por lo que la determinación sistemática de ejemplares juveniles presenta importantes dificultades (Bardet *et al.*, 2008). En este caso, varios caracteres son compartidos por las vértebras cervicales de los ejemplares descritos, tales como la forma de las vértebras cervicales, que son muy anchas en relación a las demás medidas, facetas pedicelares muy amplias, y, en algunos casos, caras articulares bilobadas. De este modo es necesario testear si las proporciones particulares del centro vertebral son debidas únicamente a su condición juvenil o si estos caracteres poseen valor sistemático. Como paso previo se analizará a continuación a qué familia puede ser referida esta morfología, y en un segundo paso se testeará el valor sistemático de las mencionadas características.

Los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 comparten con los elasmosáuridos del Cretácico Superior la presencia de vértebras cervicales bilobadas, por lo que es posible referirlos a esta familia. Sin embargo, al tratarse de ejemplares juveniles, no es adecuado comparar directamente sus proporciones vertebrales con las de elasmosáuridos adultos, ya que es sabido que dichas proporciones varían durante la ontogenia (Brown, 1981; O'Keefe y Hiller, 2006). Para resolver esta cuestión se compararán las proporciones vertebrales de los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 con las de varios ejemplares juveniles de elasmosáuridos, y especialmente *Aristonectes parvidens*.

Una gran cantidad de ejemplares juveniles de elasmosáuridos se han registrado en el Cretácico Superior de América del Norte (Welles, 1943, 1952; Sato y Wu, 2006). Varios de estos ejemplares han sido bien descritos, por lo que los datos de las medidas de las vértebras cervicales están disponibles en la bibliografía y son utilizados en este análisis. Asimismo, tres ejemplares de elasmosáuridos juveniles provenientes de la Antártida y recientemente preparados son incluidos en el análisis (MLP 93-XII-20-1, MLP 99-XII-1-5, MLP 86-X-28-(2-6)). Además fue incluido, el ejemplar juvenil australiano AM F9630-9928, ejemplar tipo de *Cimoliasaurus maccoyi*, ahora considerado un Elasmosauridae indet. Por otro lado también se considera el ejemplar juvenil (TTU P 9219) referido a *Aristonectes parvidens* formado por material craneano y parte de la región cervical hallado en la Antártida, Isla Marambio (*Seymour Is.*), Formación López de Bertodano (Maastrichtiano superior) (Chatterjee y Small, 1989; Gasparini *et al.*, 2003a) (Tabla 6.5).

Tabla 6.5. Medidas (en mm) de los centros vertebrales cervicales de ejemplares juveniles utilizados en la comparación de proporciones (datos tomados de Gay 1848; Brown, 1913; Welles 1943, 1962; Persson, 1960; O'Gorman *pers obs.*).

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
MLP 89-III-3-2							
	50	75	110	150	220	147	54
MUCPv 131							
	42	54	100	129	238	185	55
	40	53	93	133	233	175	55
	29	39	74	134	255	190	51
MML PV 192							
	44	61	100	139	227	164	55
	49	60	110	122	224	183	58
	50	66	120	132	240	182	54
TTU P 9219							
	38	46	85	121	224	185	58
	37	47	88	127	238	187	55
	37,5	48	88	128	235	183	55
	38	49	92	129	242	188	54
	39	55	99	141	254	180	51
	51	58	102	114	200	176	64
"<i>Pliosaurus chilensis</i>" (holotipo)							
	43,2	60,9	111,8	141	259	183	50
C.I.T 2832 <i>Aphrosaurus furlongi</i>							
	20	18	26	90	130	144	91
	25	21	33	84	132	157	93
	25	18	36	72	144	200	93
	26	19	37	73	142	195	93
	27	22	41	81	152	186	86
	30	22	42	73	140	191	94
	37	26	51	70	138	196	96
	43	32	58	74	135	181	96
	45	33	61	73	136	185	96
	48	39	69	81	144	177	89
	47	40	69	85	147	173	86
	49	45	77	92	157	171	80
A.M.N.H. 5261 ("<i>Leurospondylus ultimus</i>"). <i>Elasmosauridae</i> indet.							
	22	17	31	77	141	182	92
	25	22	40	88	160	182	81
	26	23	41	88	158	178	81
	27	23	42	85	156	183	83
	27	25	42	93	156	168	81
	27	24	41	89	152	171	83
	27	24	42	89	156	175	82
	27	25	43	93	159	172	79
	26	28	41	108	158	146	75
	26	28	44	108	169	157	72

Tabla 6.5. Continuación.

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
AM F9630-9928 (<i>Cimoliasaurus maccoyi</i>)							
Elasmosauridae indet.							
	20,3	16,9	23,7	83	117	140	100
	21,2	17,7	24,1	83	114	136	101
	20,5	20,5	26,9	100	131	131	87
	21,7	19,7	25,5	91	117	129	96
	20,4	21,7	30,7	107	151	141	78
	23,6	22	29,8	93	126	135	91
	24,4	24,4	32	100	131	131	87
	22,8	25,2	35,3	110	155	140	75
	21,7	25,6	33,4	118	154	131	74
	25,3	25,9	35,6	102	141	137	82
	25,8	25,9	35,9	101	139	139	83
	25,7	25,8	37,5	100	146	145	81
	29,3	28,3	38,8	96	132	137	88
	30,1	30,6	40,6	101	135	133	85
	27,2	29,9	41	110	151	137	77
	30,3	30,8	41,3	102	136	134	84
	28,6	30,2	40,8	106	142	135	81
	28,9	30,9	42,6	107	148	138	79
	26,5	30,4	45,2	114	170	149	71
MLP 93-XII-20-1 Elasmosauridae indet.							
	49	49	69	100	141	141	83
	50	52	72	104	144	138	81
	50	53	73	106	146	138	79
	54	53	76	98	141	143	84
MLP 99-XII-1-8 Elasmosauridae indet.							
	18	22	29	122	161	132	71
	19	22	31	116	163	141	72
	25	25	40	100	160	160	77
	26	27	40	104	154	148	78
	27	27	41	100	152	152	79
	36	36	42	100	117	117	92
MLP 86-X-28-(2-6) Elasmosauridae indet.							
	45	46	62	102	138	135	83
	45	44	63	98	140	143	84
	46	45	65	98	141	144	84
	45	44	65	98	144	148	83
	44	48	66	109	150	138	77
	46	45	67	98	146	149	82
	46	48	68	104	148	142	79
	47	48	66	102	140	138	82
	45	44	67	98	149	152	81
	46	49	69	107	150	141	78

Para la comparación de las proporciones vertebrales de los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 con las registradas en ejemplares juveniles de

elasmosáuridos incluyendo *Aristonectes parvidens* se utilizaron gráficos bivariados HI-BI; BI-VLI y BI-B. El gráfico HI-BI (Fig. 6.1.19A) muestra que las vértebras cervicales de los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 se agrupan con las cervicales del ejemplar TTU 9219 referido a *Aristonectes parvidens*, y aparecen separadas de las cervicales de juveniles de elasmosáuridos. El gráfico BI-VLI (Fig. 6.1.19B) muestra un agrupamiento semejante y, además, que las vértebras cervicales MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 tienen un VLI menor que las correspondientes a elasmosáuridos juveniles. Por último, el gráfico BI-B (Fig. 6.1.19C) también es consistente con los anteriores en relación a los agrupamientos y, además, muestra que las vértebras cervicales MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 son más anchas en valor absoluto (aproximadamente el doble) que las correspondientes a elasmosáuridos juveniles.

En resumen, las vértebras cervicales de los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 son más semejantes en cuanto a sus proporciones HI y BI, y VLI a aquéllas referidas a *Aristonectes parvidens* que a las referidas a Elasmosauridae. La forma de la cara articular en el ejemplar TTU 9219 es bilobada, mientras que en los ejemplares descriptos hay vértebras con caras articulares subelípticas además de las bilobadas. Esta diferencia se explica por la posición, ya que las vértebras no bilobadas pueden corresponder a la parte posterior de la región cervical. En el caso de los ejemplares MUC Pv 131 y MML 192 siempre se observa que las vértebras con cara articular bilobada están entre las menores de cada ejemplar, y por lo tanto son anteriores en la región cervical con respecto a las demás del mismo ejemplar. Mientras que en el ejemplar MLP 89-III-3-2 es claro que la única vértebra cervical preservada corresponde a la última de la serie y, coincidentemente, no tiene cara articular bilobada. Por lo tanto, la forma de la cara articular no es incongruente con la determinación de los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 como *Aristonectes cf. parvidens*, lo cual por otra parte concuerda con la morfología de las vértebras cervicales de ejemplares adultos del mismo género. Los centros vertebrales cervicales del holotipo de *Aristonectes parvidens* (MLP 40-XI-14-6, ejemplar adulto) son relativamente cortos con relación a la anchura, y tienen un bajo VLI (~80), aunque mayor al de las vértebras cervicales del ejemplar TTU P 9219 y los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192. Esta diferencia es explicable por cambios ontogenéticos en las proporciones de los centros vertebrales, los cuales generan un aumento del VLI en todos los Elasmosauridae (Brown, 1981; O'Keefe y Hiller, 2006). El ejemplar TTU 9219 presenta en algunas de las vértebras un cambio de convexidad dorsal a la parapófisis, lo que es interpretado por Chatterjee y Small (1989) como una

cresta lateral. Sin embargo, este elemento está ausente en el resto de las vértebras del mismo ejemplar (Chatterjee y Small, 1989). Por lo tanto, la ausencia de este elemento en los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 no es incompatible con la determinación taxonómica.

Los centros vertebrales dorsales del ejemplar MLP 89-III-3-2 son semejantes a los del ejemplar MUC Pv 131. Sin embargo, no es posible la comparación directa con ejemplares referidos a *Aristonectes*, porque ni el holotipo de *Aristonectes parvidens* ni el ejemplar TTU P 9219 preservan vértebras de la región dorsal.

La presencia de facetas pediculares amplias y deprimidas es un carácter compartido por los ejemplares descritos en este trabajo, el ejemplar TTU P 9219, y el ejemplar A.M.N.H. 5261, un Elasmosauridae indet. (Sato y Wu, 2006). Por lo tanto, estos son posiblemente caracteres relacionados con estadios juveniles, o al menos caracteres que no permiten diferenciar a los Elasmosauridae en general de aquellos referibles a *Aristonectes cf. parvidens*.

Varios aspectos interesantes surgen de referir los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 a *Aristonectes cf. parvidens*. Por un lado, se registra por primera vez la morfología del coracoides en un ejemplar referido a *Aristonectes*. Hasta el momento, la presencia de coracoides con una fenestra cordiforme limitada por expansiones posteriores se observa únicamente en los elasmosáuridos del Cretácico Superior (Ketchum y Benson 2011). Asociada a esta morfología es usual la presencia del proceso medio ventral, que también está presente en el ejemplar MLP 89-III-3-2 (Welles, 1943, 1952; Hiller *et al.*, 2005).

Otro elemento a tener en cuenta es que la presencia de un proceso posterior corto en relación a la longitud total del coracoides y con expansión distal más desarrollada medialmente son caracteres que están relacionados en algunos casos con el estadio ontogenético juvenil, por lo que no necesariamente tiene valor sistemático (Carpenter, 1999).

Las conclusiones de este análisis tienen implicancias en la determinación de la identidad de *Pliosaurus chilensis*, ya que, como muestra la Figura 6.1.19, las proporciones y medidas del material tipo de "*P. chilensis*" coinciden con aquellas ahora referidas a *A. cf. parvidens*. Por lo tanto, es probable que los ejemplares originales descritos por Gay (1848) y nominados "*P. chilensis*", hoy considerado un *nomen dubium* (Welles, 1952), correspondan a juveniles referibles al género *Aristonectes*.

Aristonectes sp.

(Figs 6.1.21-24)

MML PV 5 (Figs 6.1.21-23)

2003a *Tuarangisaurus cabazai* Gasparini, Salgado y Casadío (figs 5, 6, 7).

2007 Plesiosauria indet. Gasparini *et al.* (fig. 7).

MML PV 193 (Fig. 6.1.24)

2007 Plesiosauria indet. Gasparini *et al.* (fig. 5).

Materiales—**MML PV 5**, esqueleto postcraneano casi completo compuesto de 21 vértebras cervicales (mayormente identificadas como caudales en la descripción original; Gasparini *et al.*, 2003b), 17 dorsales, 9 caudales, costillas, gastralia, miembros anteriores y posteriores, ambos coracoides, fragmentos de la escápula derecha, ambos pubis, isquiones e iliones (no mencionado en el apartado Materiales de Gasparini *et al.*, 2003b); **MML PV 193**, un fémur

Procedencia geográfica y estratigráfica—**MML PV 5**, Salinas de Trapalcó, Localidad C de Gasparini *et al.* (2003b) (Fig. 6.1.20). Formación Jagüel. Maastrichtiano superior, **MML PV 193** Salinas de Trapalcó, Formación Jagüel. Maastrichtiano superior (ver sección 3.3.3).

Descripción

Esqueleto axial

Región cervical—Se han preservado 21 centros cervicales. En ningún caso se ha producido el cierre de la sutura neuro-central (Fig.6.1.21A). Todos los centros vertebrales son más altos que largos y más anchos que altos. Las caras articulares son bilobadas en las cervicales anteriores (Fig.6.1.21A), mientras que en las posteriores se pierde la escotadura ventral, de modo que la cara articular es elíptica (Fig.6.1.21E). Las parapófisis están formadas por fuertes depresiones ventrolaterales (Fig.6.1.21B, F). Ventramente hay dos forámenes (Fig.6.1.21D, H). Al ordenar las vértebras cervicales según un valor de H y B creciente se obtiene un patrón en el que el VLI es decreciente (Tabla 6.6). Este decrecimiento craneo-caudal del VLI de las vértebras cervicales indica que probablemente que se trata de la parte media a posterior de región cervical.

Región dorsal—Se han preservado 17 vértebras dorsales. En ninguna vértebra ha ocurrido el cierre neural. Dorsalmente cada centro vertebral presenta dos zonas de articulación redondeadas y algo deprimidas correspondientes a los pedicelos del arco

neural (Fig.6.1.21J). Los centros vertebrales son más altos que largos y más anchos que altos (Tabla 6.6). Las caras articulares son subelípticas (Fig.6.1.21I). Ventralmente tienen tres o cuatro forámenes (Fig.6.1.21K).

Los pedicelos del arco neural son muy robustos y redondeados, al igual que la diapófisis (Fig.6.1.21N). Las espinas neurales son bajas y robustas. Su cara anterior es plana mientras que su cara posterior es redondeada. Las prezigapófisis y postzigapófisis son pequeñas y poco definidas. Las espinas neurales presentan una quilla anterior marcada (Fig.6.1.21L).

Las diapófisis son redondeadas y con una ligera curvatura dorsal. (Fig.6.1.21N).

Tabla 6.6. *Aristonectes* sp., MML PV 5. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales, dorsales y caudales y el número de forámenes ventrales (la numeración indica la posición relativa).

Región	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI	Num. for. ve.
Cervical								
1	19	22	30	116	158	136	73	2
2	19	22	32	116	168	145	70	?
3	18	21	31	117	172	148	69	2?
4	20	24	31	120	155	129	73	2
5	19	22	31	116	163	141	72	2?
6	20	25	34	125	170	136	68	2
7	20	25	35	125	175	140	67	?
8	20	26	37	130	185	142	63	?
9	21	31	46	148	219	148	55	
10	24	35	50	146	208	143	56	2?
11	25	37	53	148	212	143	56	2
12	26	38	56	146	215	147	55	2
13	26	40	58	154	223	145	53	2
14	28	41	57	146	204	139	57	2?
15	26	42	60	162	231	143	51	2
16	27	45	65	167	241	144	49	2
17	26	46	69	177	265	150	45	2
18	31	-	72	-	232	-	-	2
19	35	58	70	-	200	-	-	

Tabla 6.6. Continuación

Región	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI	Num. for. ve.
Dorsal								
1	31	53	70	171	226	132	50	2
2	31	54	69	174	223	128	50	2?
3	34	-	70	-	206	-	-	4
4	33	59	66	179	200	112	53	?
5	28	49	70	175	250	143	47	3
6	31	51	69	165	223	135	52	3
7	31	49	69	158	223	141	53	2
8	30	51	69	170	230	135	50	2
9	33	56	71	170	215	127	52	3
10	33	56	67	170	203	120	54	?
11	32	57	67	178	209	118	52	?
12	32	55	70	172	219	127	51	3
13	35	56	72	160	206	129	55	3
14	33	55	70	167	212	127	53	4
15	33	59	70	179	212	119	51	3
16	35	55	76	157	217	138	53	4
17	35	54	74	155	211	137	55	4
Caudal								
1	24	53	69	221	288	130	39	2
2	26	56	66	215	254	118	43	3
3	25	55	66	220	264	120	41	1
4	27	51	59	189	219	116	49	2
5	27	50	63	185	233	126	48	3
6	28	51	62	182	221	122	49	2
7	28	50	71	179	254	142	46	2
8	25	50	60	200	240	120	45	3
9	26	50	42	192	162	84	56	1

Región caudal—Se han preservado nueve vértebras caudales. Ninguna tiene el arco neural fusionado al centro vertebral. Las caras articulares son suboctogonales (Fig.6.1.21O). Lateralmente se observa una depresión, circular en la mayoría de las vértebras, correspondiente a la parapófisis (Fig.6.1.21P). Ventralmente se observan uno, dos y, más raramente, tres forámenes.

Esqueleto apendicular

Cintura pectoral—Se han preservado ambos coracoides y parte de una escápula.

Coracoides. El coracoides derecho está en mejor estado por lo que se lo utilizará en la descripción. Se trata de un elemento robusto con superficie rugosa que presenta la forma típica de los coracoides registrados en elasmosáuridos (Fig. 6.1.22A, B).

Consiste de una rama de sínfisis, que contacta con el otro coracoides, una rama glenoidea que forma parte de la cavidad glenoidea y de la faceta escapular (Fig. 6.1.22A, B), y de una rama posterior que se expande distalmente y limita la fenestra cordiforme (Fig. 6.1.22A, B). La rama de sínfisis es la mayor de las tres y desarrolla una gran superficie de articulación. La rama posterior es relativamente pequeña. Las porciones distales de las tres ramas son convexas y los márgenes desarrollados entre ellas son cóncavos. Ventralmente, en el margen medial de la rama de sínfisis, hay un proceso ventromedial (Fig. 6.1.22A).

Escápula. De la escápula se ha preservado una pequeña parte de la rama glenoidea y parte del margen anterior de la rama ventral, por lo que no se puede dar una descripción detallada de la misma (Fig. 6.1.22C-F).

Cintura pélvica—La cintura pélvica se preservó casi completa aunque no articulada.

Ilium. Elemento robusto. El extremo distal es más delgado que el proximal (El extremo proximal mide 60 mm de anchura y el distal 23 mm). El eje es curvo generando un lado cóncavo y otro convexo (Fig. 6.1.22G-I). En el lado convexo se destaca una cara articular en el extremo distal que conectaría con las costillas sacras (Fig. 6.1.22G-I).

Pubis. Elemento robusto de bordes redondeados (Fig. 6.1.22J). El margen externo es convexo a excepción de la zona proximal a la superficie de sínfisis donde es levemente cóncavo (Fig. 6.1.22J). El margen interno está dividido en dos partes: la superficie que contacta con el otro pubis, que es recta, y el margen del foramen puboisquiádico, que es cóncavo (Fig. 6.1.22J). La zona de contacto del margen externo posterior y el margen del foramen puboisquiádico es un punto de cambio marcado de la convexidad. El espesor es variable siendo más importante en la zona de la cara que contacta con el otro pubis.

Isquion. Se ha conservado uno de los isquiones (Fig. 6.1.22J). El margen de sínfisis es convexo, el extremo distal es convexo también pero hay una incipiente división entre la superficie articular del pubis y la cavidad glenoidea. Los márgenes anterior y posterior son cóncavos.

Tabla 6.7. MML PV 5, *Aristonectes* sp. Medidas (en mm) del isquión

Medidas	(mm)
Longitud total	133
Anchura proximal	60
Anchura distal	23

Miembro anterior

Húmero. El húmero es un elemento corto y robusto (Tabla 6.8). El capítulo es convexo, sin un tubérculo diferenciado; al igual que en el fémur, la ausencia de tubérculo no permite determinar directamente cuál es la superficie dorsal y cuál la ventral. Sin embargo, hay una diferenciación dorsoventral, dado que una de las superficies es cóncava y la otra convexa (Fig. 6.1.23A-D). Por comparación con el ejemplar MLP 193 se determinó que la superficie dorsal es la convexa. Distalmente no posee caras articulares diferenciadas. Las expansiones distales no son simétricas, sino que una, interpretada como posterior, es más pronunciada que la otra. Los márgenes anterior y posterior son redondeados.

Ulna y radio. Se trata de elementos redondeados y que carecen de facetas articulares (Fig. 6.1.23I).

Elementos del mesopodio. Se han preservado elementos del mesopodio, pero la ausencia de caras articulares definidas imposibilita su identificación (Fig. 6.1.23I).

Miembro posterior

Fémur. El fémur es un elemento semejante al húmero pero es levemente más estilizado (Tabla 6.8). La zona proximal consta de un capítulo convexo. No hay un trocánter diferenciado. La superficie dorsal es convexa y con una superficie más rugosa (Fig. 6.1.23E-H). La columna no está bien diferenciado ya que en la porción distal se produce una expansión progresiva y sin cambios bruscos. Los márgenes anteriores y posteriores son redondeados y romos. El extremo distal carece de superficies articulares distinguibles (Fig. 6.1.23E, F).

Tibia y fibula. Ambos elementos son redondeados y carecen de facetas articulares (Fig. 6.1.23I).

Elementos del mesopodio. Se han preservado elementos del mesopodio pero la ausencia de caras articulares definidas imposibilita su identificación (Fig. 6.1.23I).

Falanges. Las falanges son robustas con una leve constricción en la zona central (Fig. 6.1.23J).

MML PV 193 (Fig. 6.1.24)

Elemento robusto, de mayor tamaño que el correspondiente de MML PV 5 (Fig. 6.1.24, Tabla 6.8). Es interesante destacar la presencia de un trocánter diferenciado, el cual está del lado convexo, por lo que podemos estar seguros que esta superficie es la dorsal. Distalmente, el húmero es expandido aunque no se observan facetas articulares definidas.

Tabla 6.8. *Aristonectes* sp., MML PV 5. Medidas (en mm) e índice BL de los húmeros y fémures

Medidas en (MML PV 5)	Húmero derecho	Húmero izquierdo	Fémur derecho	Fémur izquierdo
Long. anteropost. Distal	140	145	125	115
Long. Anteropost. Proximal	83	85	69	73
espesor distal	50	49	58	56
espesor proximal	67	62	75	66
Longitud	193	165	185	185
B:L	73	70	68	62
Medidas en (MML PV 193)	(mm)			
Long. anteropost. Distal	147	-	-	-
Long. Anteropost. Proximal	84	-	-	-
Espesor distal	74	-	-	-
Espesor proximal	98	-	-	-
Longitud	267	-	-	-
B:L	55	-	-	-

Discusión

El ejemplar MML PV 5 fue colectado en 2001 por el equipo del Museo Municipal de Lamarque. La primera descripción del ejemplar fue realizada por Gasparini *et al.* (2003b), quienes lo consideraron perteneciente a una nueva especie, *Tuarangisaurus? cabazai* Gasparini, Salgado y Casadío, 2003b. Posteriormente Gasparini *et al.* (2007) consideraron que no había suficientes caracteres para sostener esa asignación por lo que lo refirieron a Plesiosauria indet. Los nuevos resultados sobre la morfología del postcráneo de los ejemplares referibles a *Aristonectes* sp. juveniles de Argentina y Chile (O'Gorman *et al.*, 2012a;) indican la afinidad de MML PV5 con *Aristonectes*.

El espécimen MML PV 5 presenta en todas las vértebras, los arcos neurales libres debido a que no se ha producido el cierre neural (Fig.6.1.21). También, los elementos de las cinturas, propodios, tarso y carpo carecen de caras articulares definidas (Figs 6.1.23). Además, los propodios carecen de diferenciación entre capítulo y tuberosidad/trocánter. Todos estos caracteres están asociados a la condición juvenil (Brown, 1981), lo que coincide con la opinión de Gasparini *et al.* (2003b).

En la descripción original, Gasparini *et al.*, (2003b) indicaron que el ejemplar MML PV 5 había preservado 30 vértebras caudales. Como consecuencia de esta revisión se llegó a la conclusión de que parte de esas vértebras son en realidad cervicales, dada la presencia de parapófisis ventrolaterales y cara articular bilobada, un carácter común en los elasmosáuridos del Cretácico Superior. Esta reinterpretación es muy relevante por cuanto las vértebras cervicales tienen caracteres diagnósticos.

Asimismo, se determinó que algunas vértebras correspondían a la región caudal, incluyendo una identificada como sacra por Gasparini *et al.* (2003b).

La presencia de coracoides con fenestra cordiforme y vértebras cervicales bilobadas con caras articulares anfiplanas son caracteres que relacionan el ejemplar MML PV 5 con los Elasmosauridae (*sensu* Ketchum y Benson, 2010, 2011). Sin embargo, las proporciones de las vértebras cervicales son diferentes a las observadas en la mayoría de los elasmosáuridos juveniles (sobre todo en las zonas media a posterior (Tabla 6.6). A diferencia de los ejemplares juveniles MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192, los cuales fueron analizados previamente, el caso del MML PV 5 es diferente porque se trata de un ejemplar en un estadio ontogenético aún menos avanzado, y por lo tanto de un tamaño menor. Al graficar los valores de las vértebras cervicales del ejemplar MML PV5 en los gráficos utilizados en el análisis de los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 (Fig. 6.1.25) se observa que las vértebras cervicales más anteriores se acercan a valores de ejemplares juveniles de elasmosáuridos pero que el resto se acerca a los valores registrados en los ejemplares referidos a *A. parvidenns* y *A. cf. parvidens*. Sin embargo, debido al estadio ontogenético extremadamente juvenil, y la falta de ejemplares con cráneo en estado semejante, el ejemplar MML PV 5 es referido como *Aristonectes* sp. Asimismo, la gran semejanza del propodio del MML PV 5 y el MML PV 193 sustenta la asignación del ejemplar MML PV 193 a *Aristonectes* sp.

En resumen, al referir el ejemplar MLP 89-III-3-1 a *Aristonectes parvidens* se amplía el conocimiento sobre la morfología del postcráneo. Asimismo el análisis de las proporciones de las vértebras cervicales permite referir el ejemplar MLP 89-III-3-2; MUC Pv 131 y MML 192 a *A. cf. parvidens*, lo cual aumenta el número de registros del género *Aristonectes* y permite dar una identificación a nivel genérico de material original de *Pliosaurus chilensis* Gay, 1848. Una discusión similar permite asignar el ejemplar MML PV 5 (holotipo de "*Tuarangisaurus cabaza*") a *Aristonectes* sp. Otros puntos de interés surgidos de las determinaciones realizadas en este capítulo serán discutidos en el Capítulo 11.

6.1.2 Nov. gen. et sp. 1

Los ejemplares referidos a este nuevo género y especie, MCS PV 4; MLP 71-II-13-1 y MUC Pv 92, fueron colectados en la Formación Allen aflorante en los alrededores del Lago Pellegrini, Río Negro (Fig. 6.2.1). Estos ejemplares fueron estudiados en varias oportunidades (Gasparini y Goñi, 1985; Gasparini y Salgado, 2000; Gasparini et al., 2007). En estos trabajos se remarcó la semejanza morfológica que existe entre estos especímenes y la dificultad en referirlos a algún género conocido, o de diagnosticar una nueva especie dada la ausencia de material craneano.

nov. gen. 1

(Figs. 6.2.3-10)

Sinonimia

1985 *Trinacromerum* Gasparini y Goñi (lams I , II).

2000 Elasmosauridae indet. Gasparini y Salgado (figs 1-7).

2001 Elasmosauridae indet. Gasparini *et al.* (fig. 3.1, 1-2).

2007 Elasmosauridae indet. Gasparini *et al.* (figs 3, 4).

Especie tipo—nov. gen. et sp. 1.

Diagnosis—Elasmosáurido de pequeño tamaño (aproximadamente ~3,7 m) con región cervical no elongada (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), centros vertebrales cervicales más anchos que largos; diapófisis dirigidas casi horizontalmente, vértebra caudal con parapófisis fuertemente proyectadas lateralmente, barra pélvica presente, húmero con proyección posterior marcada y faceta articular accesoria perpendicular a las facetas radial y cubital, fémur con capítulo convexo. Relación entre longitud del húmero y fémur ~1,2.

nov. sp. 1

(Figs 6.2.3-10)

Sinonimia

Trinacromerum lafquenianum Gasparini y Goñi, 1985 (lams I , II).

Ejemplar más completo—MCS PV 4, quince vértebras cervicales, cuatro? pectorales, quince dorsales, tres caudales, una escápula derecha, parte proximal del coracoides derecho, dos pubis, dos isquiones, un fragmento distal de fémur con el epipodio articulado, falanges y gastrolitos (Figs 6.2.3-6)

Localidad y Estrato del ejemplar MCS PV 4—Noroeste del Lago Pellegrini, provincia de Río Negro (Fig. 6.2.1). Bentonitas del Miembro Medio de la Formación Allen Campaniano superior-Maastrichtiano inferior (Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000).

Diagnosis—Igual a la del género por monotipia

Material referido—MLP 71-II-13-1, seis vértebras cervicales, tres dorsales, tres sacras, nueve caudales en diferente estado de conservación, fémur y húmero izquierdo, un ilion, un elemento del carpo o tarso, una costilla caudal y una falange (Figs 6.2.7-8); **MUC Pv 92**, dos vértebras cervicales, tres dorsales, una sacra y ocho caudales, fragmentos de cintura pectoral?, costillas, falanges, un fémur, dos elementos del epipodio (Figs 6.2.9-10).

Tabla 6.9. Nov. gen. et sp. 1, MCS PV 4; MLP 71-II-13-1 y MUCPv 92 (material referido). Resumen de los materiales.

Materiales	MCS PV 4	MLP 71-II-13-1,	MUCPv 92
Vértebras cervicales	Quince vértebras cervicales	Seis vértebras cervicales	Dos vértebras cervicales
Vértebras pectorales	Cuatro vértebras pectorales		
Vértebras dorsales	Quince vértebras dorsales (más)	Tres vértebras dorsales	Tres vértebras dorsales
Vértebras sacras	Dos vértebras sacras	Tres vértebras sacras	Una vértebra sacra
Vértebras caudales	Dos vértebras caudales	Diez vértebras caudales	Ocho vértebras caudales
Fémur	Un fémur	Un fémur	Un fémur
Húmero		Un húmero	
Elementos de Epipodio / Autopodio	Dos elementos del epipodio posterior, seis falanges y otros	Un elemento del miembro indet y falanges	Dos elementos zeupodiales, uno anterior y uno posterior y falanges
Escápula	Una escápula derecha		Parte proximal de escápula
Coracoides	Parte proximal del coracoides derecho		Parte proximal
Costillas	Fragmentos	Una costilla caudal	Fragmentos
Ilion		Un ilion	
Pubis	Dos pubis		
Isquion.	Dos isquiones.		

Procedencia geográfica y estratigráfica—MLP 71-II-13-1, Noroeste del Lago Pellegrini, provincia de Río Negro. Bentonitas del Miembro Medio de la Formación Allen Campaniano superior-Maastrichtiano inferior (Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000) (Fig. 6.2.1); **MUC Pv 92**, se desconoce la procedencia exacta pero según los datos disponibles posiblemente provenga de los afloramientos de la Formación Allen en el noroeste del Lago Pellegrini (Fig. 6.2.1).

Descripción

MCS PV 4 (Figs 6.2.3-6)

El ejemplar MCS PV 4 consiste en un esqueleto postcraneano articulado hallado durante las tareas habituales de la Cantera de la Compañía Bentonitas Patagónicas (Fig. 6.2.1). Si bien el ejemplar estaba originalmente articulado (Fig. 6.2.3), debido a las tareas propias de la explotación minera el ejemplar se fragmentó en varios sectores y por lo tanto sólo se han podido recuperar partes aisladas del ejemplar.

Región cervical—Se han conservado 16 vértebras cervicales. Este número es bajo comparado con el número total de vértebras cervicales registrado en Elasmosauridae, el cual oscila entre 46 y 76 (Welles, 1943, 1952, O'Keefe y Hiller, 2006; Kubo *et al.*, 2012). Afortunadamente, se colectaron vértebras de más de una zona de la región cervical, lo que permitió estudiar el cambio de la morfología a lo largo del cuello.

La numeración asignada a las vértebras cervicales del ejemplar MCS PV 4 no respeta su orden natural, ya que el material se colectó y preparó en diferentes momentos, y la numeración fue asignándose conforme las vértebras estaban disponibles. Las vértebras cervicales conservadas están numeradas del 21 al 33. De éstas, los grupos 21-22-23; 24-25-26-27-28; 29-30-31-32 y 33-34-35 están articulados. Se desconoce el número exacto de vértebras que habría que intercalar para llegar a la configuración natural, pero es posible estimar el número máximo de vértebras cervicales (ver estimación del número de vértebras cervicales).

Como se observa en la Tabla 6.10 y la Figura 6.2.3A, C en la mayoría de las vértebras el centro vertebral es más largo que alto y más ancho que largo. Sólo en las tres vértebras más posteriores la longitud y la altura son subiguales (Fig. 6.2.3E-I).

Las caras articulares de las vértebras cervicales están bien delimitadas con respecto a la superficies laterales de la vértebras cervicales e incluso en algunas está rodeada de un reborde marcado (Fig. 6.2.3A-C). Las caras articulares son ligeramente deprimidas y marcadamente bilobadas en las vértebras 21-32 por la presencia de

sendas escotaduras ventral y dorsal, esta última asociada al canal neural (Fig. 6.2.3B). En las vértebras 33-35 se pierde la escotadura ventral, por lo que se pierde la forma bilobada de la cara articular (Fig. 6.2.3E, G). La superficie lateral porta una cresta lateral en las vértebras 21 al 28, siendo más marcada y dorsal en las vértebras más anteriores (Fig. 6.2.3A), descendiendo hacia la parte ventral de la superficie lateral y perdiéndose hacia la vértebra 28. Las vértebras 29 al 35 carecen de cresta lateral. La cresta lateral separa dos superficies cóncavas, una dorsal y otra ventral. En las vértebras 29 a 32 la superficie lateral es convexa dorsoventralmente y levemente cóncava anteroposteriormente (Fig. 6.2.3C). En las vértebras 33-35 la superficie lateral sólo es cóncava anteroposteriormente (Fig. 6.2.3E). La parapófisis está desplazada hacia el margen posterior en todos los centros vertebrales (Fig. 6.2.3A, C, E). La superficie ventral del centro vertebral es fuertemente cóncava en las vértebras 21-28, y las escotaduras ventrales, anterior y posterior, son profundas. En las vértebras 29-32 la superficie ventral es menos cóncava y los surcos menos marcados, acompañando la progresiva desaparición de la cara articular bilobada (Fig. 6.2.3F, G). En todas las vértebras hay dos forámenes ventrales separados por una quilla roma (Fig. 6.2.3D, H). En las vértebras 33-35 dichos forámenes son mayores y la quilla es más ancha que en las vértebras anteriores (Fig. 6.2.3H).

En las vértebras 21 a 33 el arco neural y las costillas cervicales están fusionados al centro vertebral sin que se observe sutura, a diferencia de lo que se observa en las vértebras 34 y 35 donde las costillas cervicales no están fusionadas a la parapófisis (Fig. 6.2.3A, C, E-I). Los arcos neurales portan una espina neural comprimida lateralmente (Fig. 6.2.3B, E, F, G). Las prezigapófisis y postzigapófisis están fusionadas en su porción proximal, pero queda un sector remanente libre distalmente. Tanto las prezigapófisis como las postzigapófisis están inclinadas hacia el plano sagital (Fig. 6.2.3F, G). Entre las prezigapófisis de una misma vértebra se observa una cresta ubicada en el plano sagital que separa dos depresiones longitudinales, las cuales reciben las postzigapófisis de la vértebra anterior (Fig. 6.2.3F). Por detrás hay una cresta que se prolonga distalmente por el margen anterior de la espina neural, hasta un tercio de la longitud total de ésta (Fig. 6.2.3F). En las postzigapófisis se observa un surco entre las caras articulares y hay un surco que se prolonga por la espina neural (Fig. 6.2.3G). Las costillas cervicales de las vértebras 24-28 están dirigidas ventralmente; son cortas, comprimidas lateralmente y poseen proyecciones anteriores y posteriores. Las proyecciones posteriores superan el límite posterior del centro vertebral correspondiente (Fig. 6.2.3C).

Tabla 6.10. Nov. gen. et sp. 1, MCS PV 4. Medidas L, H, y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales del ejemplar (Numeración indica orden relativo, en negrita se indican las vértebras articuladas).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
21	49	32	52	65	106	163	117
22	45	33	50	73	111	152	108
23	-	-	-	-	-	-	-
24	50	36	59	72	118	164	105
25	48	37	57	77	119	154	102
26	49	35	57	71	116	163	107
27	50	36	58	72	116	161	106
28	52	-	-	-	-	-	-
29	50	36	60	72	120	167	104
30	48	38	59	79	123	155	99
31	48	38	60	79	125	158	98
32	-	-	-	-	-	-	-
33	39	37	59	95	151	159	81
34	41	42	60	102	146	143	80
35	45	44	66	98	147	150	82

Región pectoral—La región pectoral está articulada y cubierta por la escápula, (Fig. 6.2.5D) por lo que es imposible tomar las medidas correspondientes. Sólo es posible determinar que está formada probablemente por cuatro vértebras, pero dada la dificultad de determinar el límite de esta región, este número no es seguro.

Región dorsal—Se han conservado 15 vértebras dorsales articuladas entre sí, anteriormente con las pectorales y posteriormente con las sacras, por lo cual es muy probable que se haya podido recuperar la región dorsal completa (Fig. 6.2.4A). En todos los casos, los arcos neurales están fusionados al centro vertebral.

Todos los centros vertebrales dorsales son más anchos que altos o largos (Tabla 6.11). La altura y anchura son subiguales en la región dorsal (por lo que la cara articular es subcircular) asimismo la superficie de la cara articular es levemente deprimida. Fig. 6.2.4B. La superficie lateral del centro vertebral es cóncava anteroposteriormente Fig. 6.2.4C, al igual que la superficie ventral en la que se observan dos forámenes Fig. 6.2.4D.

De los arcos neurales sólo se ha conservado la porción más proximal, observándose que el canal neural es subcircular Fig. 6.2.4B. Las diapófisis están conservadas completamente en las vértebras 5, 6 y 7. Tienen forma subrectangular, son comprimidas dorsoventralmente y están dirigidas casi horizontalmente (Fig. 6.2.4A, E, F). El plano determinado por el cuerpo de la diapófisis y el eje de la diapófisis se dirigen hacia atrás (Fig. 6.2.4A, B). El extremo distal de la diapófisis está ligeramente expandido anteroposteriormente y dorsoventralmente. Las costillas

encontradas asociadas son comprimidas dorsoventralmente (Fig. 6.2.4A, F). Hacia las vértebras dorsales posteriores la diapófisis pierde la faceta articular costal. En la parte posterior de la región dorsal, las costillas están fusionadas al centro vertebral (Fig. 6.2.4A).

Tabla 6.11. Nov. gen. et sp. 1, MCS PV 4. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras dorsales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
D1	45	47	58	104	129	123	86
D2	47	45	56	96	119	124	93
D3	46	49	60	107	130	122	84
D4	42	50	55	119	131	110	80
D5	44	45	57	102	130	127	87
D6	44	45	55	102	125	122	88
D7	45	43	54	96	120	126	93
D8	48	44	56	92	117	127	96
D9	47	45	56	96	119	124	93
D10	47	-	55	-	117	-	-
D11	45	42	54	93	120	129	94
D12	43	40	50	93	116	125	96
D13	41	38	54	93	132	142	89
D14	40	38	55	95	138	145	86
D15	40	36	50	90	125	139	93

Región sacra—Se han conservado dos vértebras sacras. Ambas poseen el arco neural fusionado al centro vertebral. El centro vertebral es tan largo como alto, mientras que la anchura supera a las dos medidas anteriores (Fig. 6.2.4G-H, Tabla 6.12). La cara articular es levemente deprimida y reniforme, con su margen ventral convexo (Fig. 6.2.4H). Lateralmente presenta una apófisis transversa formada por la diapófisis y la parapófisis. La costilla sacra no está fusionada a la apófisis transversa. La superficie ventral es ligeramente cóncava anteroposteriormente. Sólo se observa un foramen ventral. En ambas vértebras el canal neural es amplio en relación a la anchura del centro vertebral.

Tabla 6.12. MCS PV 4, nov. gen. et sp. 1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras sacras

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
S1	38	36	52	94	136	144	86
S2	37	35	55	94	148	157	82

Región caudal—Se han conservado tres vértebras caudales. Todas tienen el arco neural fusionado al centro vertebral y muestran indicios de que la articulación costo-

central estaba en proceso de cerrarse, dado que hay restos de costilla adheridas a la parapófisis (Fig. 6.2.5A, B).

El centro vertebral de las vértebras caudales es más alto que largo y más ancho que alto (Tabla 5.13; Fig. 6.2.5 A-C). La cara articular tiene una leve escotadura dorsal y presenta un surco periférico (Fig. 6.2.5A). Las parapófisis están fuertemente proyectadas lateralmente (Fig. 6.2.5A, B). En la superficie ventral hay, en los márgenes anterior y posterior, facetas hemales poco desarrolladas (Fig. 6.2.5C). Las facetas hemales derecha e izquierda están conectadas por un par de elevaciones alargadas anteroposteriormente que además encierran un foramen circular pequeño (Fig. 6.2.5C).

Tabla 6.13. MCS PV 4, nov. gen. et sp. 1, Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras caudales (La numeración indica orden relativo).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
20	32	34	54	106	169	159	73
21	32	35	-	109	-	-	-
22	31	35	50	113	161	143	73

Cintura escapular—De la cintura escapular se ha conservado la escápula y parte del coracoides. La escápula es de difícil descripción ya que está asociada a un conjunto de vértebras pectorales (Fig. 6.2.5D). Sólo se puede observar que tiene la típica configuración trirradiada de una escápula de los elasmosáuridos: una rama ventral, un proceso dorsolateral largo y una rama glenoidea. El coracoides está fragmentado y sólo se conserva su porción proximal.

Cintura pélvica—Se han conservado ambos isquiones y los pubis. Los isquiones articulan con su par en la línea media y por delante con el pubis (Fig. 6.2.5E). La articulación con el pubis se produce en la cavidad glenoidea y en la barra pélvica (Fig. 6.2.5E). La barra pélvica no es completa sino que tiene un orificio en forma de diamante en la zona de unión entre los pubis e isquiones.

Pubis. El pubis tiene el margen anterior convexo. La superficie de articulación entre los pubices posee una longitud de 164 mm de longitud (Fig. 6.2.5E).

Isquion. El isquion es anteroposteriormente corto, siendo ésta la típica forma observada en Elasmosauridae. Mide 235 mm de anchura y 158 de longitud antero-posterior (Fig. 6.2.5E).

Miembro posterior—Se ha preservado la parte distal del fémur que corresponde a la expansión distal y a parte de la columna o columna. Además, se han conservado en articulación los elementos del epipodio (Fig. 6.2.6A).

Fémur. La columna tiene una sección subelíptica asimétrica, siendo mayor la curvatura en uno de sus márgenes, que probablemente corresponde a la superficie ventral aunque esto no es seguro, donde se observan cicatrices de inserción muscular (Fig. 6.2.6A). Además, se destacan estrías longitudinales que se extienden hasta el borde distal (Fig. 6.2.6A). La expansión distal es poco marcada. En las proximidades del extremo anterior distal se observa una marcada disminución del espesor dorsoventral, lo cual probablemente también esté relacionado con la presencia de deformación. Las facetas articulares tibial y radial son ligeramente cóncavas y forman un ángulo de aproximadamente 150° (Fig. 6.2.6A).

Tibia. La tibia es más ancha que larga. Posee cuatro caras articulares. La cara posterior es cóncava y delimita, junto con el elemento epipodial posterior, un foramen epipodial más largo que ancho (Fig. 6.2.6A). La cara distal anterior es mucho mayor que la cara articular tibial posterior (Tabla 6.14)

Fíbula. La fíbula presenta cinco caras articulares. Éstas son la proximal, distal interna, distal externa, interna y posterior. Forma un foramen epipodial junto con la tibia. La cara posterior es convexa y es posible que limitara con más de un elemento supernumerario, el cual no se ha preservado (Fig. 6.2.6A).

Tabla 6.14. Nov. gen. et . sp. 1, MCS PV 4. Medidas (en mm) de la tibia y fíbula.

Límite	Tibia	Fíbula
Margen anterior/posterior	33	37
Cara proximal	57	40
Cara interna (ant. en fíbula o post. en tibia)	30	27
Cara distal anterior	43	20
Cara distal posterior	10	30

Falanges. Se han conservado cinco falanges completas y articuladas que corresponden a tres dedos. Las falanges tienen un tamaño bastante homogéneo con alrededor de 35 mm de longitud por 20 mm de anchura y 9 mm de espesor, por lo que son muy comprimidas dorsoventralmente. Esto es producto probablemente de deformación por compresión. Sus extremos están levemente expandidos dorsoventralmente y anteroposteriormente (Fig. 6.2.6B).

MLP 71-II-13-1 (Figs 6.2.7-8)

Material—MLP 71-II-13-1, seis vértebras cervicales, tres dorsales, tres sacras, nueve caudales en diferente estado de conservación, fémur y húmero izquierdo, un ilion, un elemento del carpo o tarso, una costilla caudal y una falange.

Esqueleto axial

Región cervical—Las seis vértebras cervicales conservadas, numeradas del 1 al 6, pueden dividirse en cervicales anteriores y posteriores. En todas las vértebras se ha producido el cierre neural. Por otro lado, sólo las costillas cervicales de las vértebras 1 a 4 están fusionadas al centro vertebral (Fig. 6.2.7). Las tres vértebras consideradas anteriores presentan caras articulares prominentes rodeadas por un fuerte reborde, una escotadura dorsal y otra ventral en su cara articular, muy marcadas, y un centro vertebral más largo que alto (Fig. 6.2.7A, B). Cabe aclarar que las vértebras consideradas cervicales anteriores presentan una fuerte deformación, lo que dificulta la toma de medidas. El centro vertebral siempre es más ancho que largo o alto. En las vértebras 1 a 3 la longitud supera a la altura, mientras que lo contrario sucede en las vértebras 4 a 6. Las caras articulares de las vértebras 1 a 3 son bilobadas, ligeramente deprimidas. En las vértebras 4 a 6 la forma bilobada es menos marcada por la reducción de la escotadura ventral (Fig. 6.2.7C). La superficie lateral es cóncava anteroposteriormente en toda la vértebra, y se observa una cresta lateral en las vértebras 2 y 3 (Fig. 6.2.7B). En las vértebras 5 a 6 las parapófisis están dirigidas ventrolateralmente y tienen forma subcircular (Fig. 6.2.7D). Todas las vértebras cervicales tienen en su superficie ventral dos forámenes separados por una quilla roma, que es más ancha en las vértebras 4 a 6. Los arcos neurales de todas las vértebras están muy dañados, por lo que no pueden ser descriptos.

Tabla 6.15. Nov. gen. et sp. 1, MLP 71-II-13-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales (La numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras, los valores en *itálica* son aproximados).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	43	36	49	84	114	136	101
2	45	37	50	82	111	135	103
3	42	38	48	90	114	126	98
4	35	38	60	109	171	158	71
5	34	37	57	109	168	154	72
6	34	39	60	115	176	154	60

Región dorsal—Todas las vértebras dorsales preservadas presentan las bases de los arcos neurales fusionadas al centro vertebral. El centro vertebral es más ancho que alto o largo, siendo la altura y la longitud subiguales (Tabla 6.16). La cara articular es subelíptica y ligeramente deprimida (Fig. 6.2.7E). Las superficies ventral y lateral son cóncavas anteroposteriormente (Fig. 6.2.7F-G). Ventralmente, los centros vertebrales presentan dos o tres (en un caso) forámenes (Fig. 6.2.7G). La diapófisis es robusta y

desarrollada dorsoventralmente con una sección elíptica en la porción más proximal (Fig. 6.2.7F). Las prezigapófisis y postzigapófisis permanecen pares. En la espina neural se observa un surco en la parte proximal del margen posterior.

Tabla 6.16. Nov. gen. et sp. 1, MLP 71-II-13-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras dorsales (La numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras, los valores en *itálica* son aproximados).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
7	33	33	46	100	139	139	83
8	33	30	<i>40</i>	91	121	133	94
9	35	34	48	97	137	141	86

Región sacra—Los centros vertebrales de la región sacra son más anchos que altos y largos, siendo altura y longitud subiguales (Fig. 6.2.7H-J). La cara articular es deprimida en la zona central (Fig. 6.2.7H). El proceso transversal está formado por la diapófisis y la parapófisis. En la superficie ventral se observa un foramen ventral (Fig. 6.2.7K). En las dos vértebras sacras se ha producido el cierre neural. Las prezigapófisis y postzigapófisis permanecen pares.

Tabla 6.17. Nov. gen. et sp. 1, MLP 71-II-13-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras sacras (La numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
10	33	31	47	94	142	152	85
11	33	32	48	97	145	150	83
12	31	32	47	103	152	147	78

Región caudal—El centro vertebral es más alto que largo y más ancho que alto (Tabla 6.18). Las facetas pediculares son casi tan anchas como el piso del canal neural (Fig. 6.2.7N). La cara articular es ligeramente deprimida, y la posterior lo es menos que la anterior. La parapófisis se proyecta lateralmente presentando una forma de cráter subcircular en las vértebras anteriores, haciéndose elíptica y comprimiéndose dorsoventralmente hacia la parte posterior (Fig. 6.2.7M). Ventralmente, presenta dos forámenes en las primeras cinco vértebras y uno en las demás (Tabla 6.19). Las primeras cuatro vértebras preservadas muestran dos rebordes que corren anteroposteriormente a los lados de los forámenes y que terminan en las facetas hemales que son subiguales en la primeras dos vértebras caudal preservada. En el resto la faceta posterior es la más grande (Tabla 6.19; Fig.

6.2.7O). En ninguna vértebra caudal se ha producido el cierre de la sutura neuro-central (excepto en las últimas 4 vértebras, en donde forman algo semejante a un urostilo Fig. 6.2.7P).

Tabla 6.18. Nov. gen. et sp. 1, MLP 71-II-13-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI, VLI y P de las vértebras caudales (La numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI	P
13	28	33	45	118	161	136	72	24
14	28	32	43	114	154	134	75	26
15	27	33	42	122	156	127	72	29
16	27	32	41	119	152	128	74	29
17	27	31	39	115	144	126	77	46
18	28	32	42	114	150	131	77	26
19	25	30	41	120	164	137	70	17
20	24	30	40	125	167	133	69	22
22	25	27	36	108	144	133	79	41
21	24	28	34	117	142	121	77	-

Tabla 6.19. Nov. gen. et sp. 1, MLP 71-II-13-1. Desarrollo de las facetas hemales y número de forámenes ventrales en las vértebras caudales (La numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras).

Vértebra	Faceta hemal más desarrollada	Número de forámenes ventrales
13	Subiguales	2
14	Ligeramente anterior	2
15	Subiguales	2
16	Subiguales	2
17	Subiguales	2
18	Subiguales	2
19	Subiguales	1
20	Subiguales	1
21	Subiguales	1
22	Subiguales	1
23	Subiguales	¿?
24	Subiguales	¿?
25	Subiguales	¿?
26	Subiguales	¿?

Costillas. La única costilla caudal conservada mide 37 mm de longitud. El capítulo mide 20 mm en dirección anteroposterior y 15 mm en dirección dorsoventral, siendo subelíptico y ligeramente convexo en su zona central. Muy cerca del capítulo, la costilla se comprime dorsoventralmente (Fig. 6.2.7Q).

Esqueleto apendicular

Cintura pélvica—De la cintura sólo se ha preservado el ilion derecho.

Ilion. El ilion tiene forma columnar, con una disminución del diámetro hacia la porción distal (Fig. 6.2.8A, B). Mide 77mm de longitud y se encuentra limitado en sus extremos por dos superficies que lo truncan, muy diferentes en tamaño. En esta superficie se distingue una zona más rugosa, la cual posiblemente articulaba con el ilion, y otra más lisa que formaba parte del acetábulo. En la zona media distal del lado convexo de la columna se desarrolla una protuberancia marcada (Fig. 6.2.8A, B).

Miembro anterior—Del miembro anterior sólo se ha preservado el húmero.

Húmero. El húmero mide 207 mm de longitud y 141 mm de anchura distal (dimensión anteroposterior), dando un B: L de 68%. El grosor (dimensión dorsoventral) es igual a 30 mm distalmente y 59 mm proximalmente. El extremo proximal está ocupado por el capítulo y la tuberosidad que confluyen, aunque no completamente (Fig. 6.2.8C, E). En vista proximal, ambos tienen forma subelíptica con predominancia del eje anteroposterior (Fig. 6.2.8E). Tanto la tuberosidad como el capítulo están rodeados por un reborde continuo, el cual es más prominente en el capítulo (Fig. 6.2.8D). En vista dorsal, la tuberosidad está desplazada hacia el margen posterior; anterior a la misma se desarrolla una ligera depresión (Fig. 6.2.8C). Además, se observa la existencia de un sobrecrecimiento óseo sobre el margen posterior a la altura de la tuberosidad (Fig. 6.2.8D). En vista ventral hay una rugosidad prominente desplazada hacia el margen posterior, limitada anteriormente por una depresión (Fig. 6.2.8E). La mayor parte de la proyección de la columna sobre el extremo distal coincide con la cara articular anterior (Fig. 6.2.8C, D). En el extremo distal se desarrolla una expansión posterior que sostiene gran parte de la faceta ulnar, y una leve expansión anterior y redondeada (Fig. 6.2.8C, D). Tanto el margen anterior como el posterior son redondeados proximalmente, haciéndose más aguzados distalmente. Distalmente, el húmero presenta dos caras articulares principales, ligeramente cóncavas (Fig. 6.2.8C, D). La anterior mide 72 mm y la posterior 55 mm. Una tercera cara articular, muy probablemente asociada a un elemento supernumerario, se encuentra limitando la expansión posterior y es casi perpendicular a las otras dos caras articulares (Fig. 6.2.8C, D).

Miembro posterior—Del miembro posterior sólo se ha preservado el fémur derecho.

Fémur. El fémur mide 171mm de longitud. Su extremo distal está roto en su porción posterior, por lo que no es posible calcular el B:L. Sin embargo, la morfología general (Fig. 6.2.8F, G) es compatible con la morfología observada en el ejemplar MCS PV 4. El capítulo y trocánter son confluentes pero no por completo (Fig. 6.2.8H). Ambos

están rodeados por un reborde que es más conspicuo en el capítulo (Fig. 6.2.8G). En vista proximal ambas estructuras tienen forma elíptica (Fig. 6.2.8G). En vista dorsal el trocánter está desplazado hacia el margen posterior. En vista ventral se observa una prominente rugosidad asociada a una inserción muscular (Fig. 6.2.8G).

La mayor parte de la proyección de la columna coincide con la cara preservada, la cual por lo tanto es identificada como la faceta tibial que mide 54 mm y que posiblemente abarque una pequeña parte de la faceta fibular (Fig. 6.2.8G).

Tarsal/carpal indet. Elemento subrectangular de 40 mm de longitud, 35 mm de anchura y 15 mm de altura. Sus cuatro márgenes son caras articulares; las mismas no están bien definidas y es posible que articulara con más de cuatro elementos. Por sus características es probable que se trate de un intermedio pero se desconoce a qué miembro pertenece (Fig. 6.2.8I).

Falange. Se ha preservado únicamente una falange. Es subrectangular con una constricción en la zona media.

MUC Pv 92 (Figs 6.2.9-10)

Materiales—**MUC Pv 92**, dos vértebras cervicales, tres dorsales, una sacra y ocho caudales, fragmentos de cintura pectoral?, costillas, falanges, un fémur, dos elementos del epipodio (Figs 6.2.9-10).

Esqueleto axial

Región cervical—Solo se han preservado dos vértebras cervicales. Ambas vértebras presentan las costillas y el arco fusionado al centro vertebral. Sólo en la vértebra más pequeña se pueden determinar las proporciones del centro vertebral, que resultan ser más largo que alto y más ancho que largo (Fig. 6.2.9A-C, Tabla 6.20). Ambas presentan dos forámenes en el piso del canal neural. En ambos casos la cara articular es ligeramente deprimida y bilobada (Fig. 6.2.9A). Ventralmente se observan dos forámenes ventrales separados por una quilla roma. Las costillas son monocípitas (Fig. 6.2.9B).

Tabla 6.20. MUC Pv 92, nov. gen. et sp. 1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales (La numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	28	20	35	71	125	175	102
2	33	-	-	-	-	-	-

Región dorsal—Todas las vértebras dorsales presentan el arco neural fusionado al centro vertebral (Fig. 6.2.9D-F). Las caras articulares son levemente deprimidas con una prominencia central (Fig. 6.2.8D). Las superficies lateral y ventral son cóncavas anteroposteriormente (Fig. 6.2.9E-F). En la superficie ventral se observan dos forámenes ventrales, y a veces se da un tercero más pequeño (Fig. 6.2.9F).

Además de las vértebras dorsales más completas se han conservado otros fragmentos de arcos neurales y diapófisis. Varios de estos fragmentos preservados corresponden a la zona de fusión de los pedicelos y el techo del arco neural. En el margen anterior de estos fragmentos se presentan dos orificios laterales por encima de las prezigapófisis. Entre los orificios, y a lo largo del margen anterior de la espina, se abre un surco. Otros fragmentos corresponden casi a la misma región de la columna, pero además se conserva parte de la diapófisis. Ésta es comprimida dorsoventralmente con la superficie ventral plana y la dorsal convexa. Ventralmente a éste se forma un surco poco marcado. Otros fragmentos corresponden a la diapófisis cuyo cuerpo está limitado por tres superficies. La dorsoposterior es convexa, la anterior es cóncava, y la ventral es plana y con estrías. La cara articular costal es subtriangular con el eje mayor dorsoventral.

Costillas. Fragmentos de costillas dorsales. Su forma es muy variable. En general son de sección circular pero las hay comprimidas. Pueden presentar un surco longitudinal lo que podría indicar que algunas corresponden a gastralía.

Tabla 6.21. Nov. gen. et sp. 1, MUC Pv 92. Medidas L, H, B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras dorsales (La numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
3	40	37	50	93	125	135	92
4	42	41	59	98	140	144	84
5	50	41	55	86	108	134	104

Región sacra—Sólo se ha preservado un centro vertebral sin arco neural o costillas fusionadas. El centro vertebral es más largo que alto y más ancho que largo (Tabla 6.2.22). La base del canal neural presenta dos forámenes. La cara articular es ligeramente deprimida con un surco periférico (Fig. 6.2.9G-J). La superficie ventral porta dos forámenes (Fig. 6.2.9J). La parapófisis es confluyente con la zona de articulación del arco neural (Fig. 6.2.9H-I). Este conjunto está rodeado por un reborde generando una estructural semejante a un cráter y proyectada lateralmente. El límite

anterior de éste es ligeramente cóncavo en vista lateral en su porción dorsal, y el posterior es convexo (Fig. 6.2.9H).

Tabla 6.22. Nov. gen. et sp. 1, MUC Pv 92. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales (La numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
6	35	33	48	94	137	145	86

Se ha preservado una costilla sacra. Debido a la correspondencia entre su extremo articular con el proceso transversal de la única vértebra sacra conservada, es posible orientar la costilla sacra e incluso determinar su relación con el único centro vertebral preservado de la región sacra preservado (Fig. 6.2.9N). La costilla mide 75 mm de longitud; es relativamente robusta, y su sección es redondeada y comprimida dorsoventralmente en su zona central y expandida distalmente (Fig. 6.2.9K, L). Su extremo proximal tiene forma arriñonada, en donde el lóbulo ventral es casi dos veces del tamaño del dorsal (Fig. 6.2.9M). En vista anterior, ambos lóbulos no están en el mismo plano sino que forman un ángulo entre sí de alrededor de 100° (Fig. 6.2.9K, L). En su zona distal se presentan dos protuberancias, siendo la anterior la de mayor tamaño (Fig. 6.2.9K, L).

Región caudal—Todas las vértebras carecen de arco neural o las costillas fusionadas al centro vertebral (Fig. 6.2.10A-D). En todos los casos el centro es más alto que largo y más ancho que alto (excepto en las últimas dos, en donde altura y longitud son subiguales) (Tabla 6.23). El piso del canal neural presenta dos forámenes (Fig. 6.2.10C). Las facetas pediculares son anchas transversalmente, como la base del canal neural (Fig. 6.2.10C). Las superficies de articulación del arco neural son triangulares con el vértice principal dirigido hacia atrás (Fig. 6.2.10C). Las caras articulares son ligeramente deprimidas y su surco periférico es marcado (Fig. 6.2.10D). La parapófisis se proyecta lateralmente y presenta una superficie articular subcircular en las vértebras caudales anteriores, y deprimida dorsoventralmente en las posteriores (Fig. 6.2.10B). En la superficie ventral se observa un único foramen (Fig. 6.2.10D). Las facetas hemales están desarrolladas, siéndolo en general más desarrollada la anterior (Fig. 6.2.10D, Tabla 6.24).

Tabla 6.23. Nov. gen. et sp. 1, MUC Pv 92. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras caudales (la numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI	P
7	30	33	46	110	153	139	76	33
8	32	34	46	106	144	135	80	33
9	32	35	46	109	144	131	79	31
10	32	34	42	106	131	124	84	36
11	31	33	42	106	135	127	83	31
12	29	32	40	110	138	125	80	33
13	29	30	40	103	138	133	83	33
14	31	30	37	97	119	123	93	32

Tabla 6.24. Nov. gen. et sp. 1, MUC Pv 92. Características de la superficie ventral de las vértebras caudales (La numeración indica únicamente el orden relativo de las vértebras).

Vértebra	Faceta hemal más desarrollada	Número de forámenes
7	Ausente o poco desarrollada	2
8	Anterior	2
9	Posterior	2-1
10	Anterior	1
11	Anterior	1
12	Anterior	1
13	Anterior	1
14	Anterior	1

Esqueleto apendicular

Cintura pectoral/pélvica—Se han conservado dos fragmentos de cintura pectoral o pélvica; se trata de fragmentos proximales de escápula y coracoides o isquion y pubis. Uno de sus extremos está dividido en una zona de articulación con el otro elemento de la cintura y la porción correspondiente a la cavidad glenoidea o acetabular. La faceta de articulación forma con la cavidad glenoidea un ángulo no mayor a 90°.

Miembro posterior

Fémur. El fémur derecho mide 192 mm de longitud próximo-distal (Fig. 6.2.10E, F). La longitud anteroposterior no puede ser determinada pues los márgenes anterior y posterior están muy dañados, y por lo tanto no es posible conocer su B:L. El espesor distal es igual a 28 mm y el proximal a 63 mm. El extremo proximal está dividido en capítulo y trocánter, estando ambos casi completamente divididos (Fig. 6.2.10E, G). En vista proximal el capítulo es subcircular y el trocánter es subelíptico y muy comprimido, siendo la dirección anteroposterior la predominante (Fig. 6.2.10G). Tanto trocánter como capítulo están perforados por forámenes transnciales (Fig. 6.2.10G).

En vista dorsal, la tuberosidad está desplazada posteriormente con respecto al capítulo (Fig. 6.2.10E). En vista ventral, se desarrolla una rugosidad prominente desplazada hacia la parte posterior de la columna (Fig. 6.2.10F). La parte distal está rota, pero se distingue que el margen posterior es el más expandido (Fig. 6.2.10F).

Elementos del epipodio

Hay dos huesos claramente determinables como elementos de epipodio.

Elemento 1:

Elemento epipodial anterior (Fig. 6.2.10I). Este elemento posee cuatro caras articulares y el margen anterior de la aleta. La cara mayor es la proximal, la cual es subtriangular en vista proximal (Tabla 6.25). La cara posterior formaba con su contraparte un foramen epipodial que es más largo que ancho.

Elemento 2:

Elemento posterior del epipodio (Fig. 6.2.10H). Presenta cinco caras articulares, siendo la proximal, la mayor de ellas (Tabla 6.25). Cabe destacar que la cara posterior es convexa y posiblemente actuaba como zona articular y no como margen posterior de la aleta

Tabla 6.25. MUC Pv 92, nov. gen. et sp. 1. Medidas (en mm) del elemento epipodial anterior.

Margen	Epipodial anterior (mm)	Epipodial posterior (mm)
anterior/posterior	24	49
cara proximal	27	45
Cara interna	21	27
cara distal posterior	14	27
Cara distal anterior	23	33

Es interesante destacar que es común que el elemento epipodial anterior sea el mayor de los dos. En este caso, se da lo contrario, lo que, sumado a la diferencia notable de tamaño, nos lleva a pensar que pertenecen a diferente miembro o a diferente individuo.

Falanges. Sólo se han conservado varias falanges pequeñas. Su sección es circular a elíptica y presentan una fuerte constricción central (Fig. 6.2.10J).

Discusión

Dada las características de las colectas de los ejemplares MCS PV 4, MLP 71-II-13-1 y MUC Pv 92 (colecta histórica o resultado de trabajos de cantera), en primer lugar se procedió a evaluar si en los ejemplares hay incongruencias anatómicas que

nos hagan dudar de que cada espécimen corresponda a un solo individuo. Sólo en el caso de MUC Pv 92 se descubrió un carácter anatómico que podría indicar que hay mezcla de individuos: la marcada diferencia entre los elementos epipodiales anteriores y posteriores (Fig. 6.2.10H-I). Si estos elementos pertenecen al mismo miembro, entonces la diferencia es muy notable. Pero, dado que puede tratarse de elementos de diferentes miembros, esta anomalía no es suficiente para asegurar que los materiales bajo el número MUC Pv 92 correspondan a más de un ejemplar. Los demás ejemplares no presentan ninguna incongruencia anatómica destacada.

Con el objetivo de determinar si hay diferencias anatómicas significativas entre los ejemplares, a continuación se los compara en detalle.

Esqueleto axial

Región cervical—Los ejemplares MCS PV 4 y MLP 71-II-13-1 conservan vértebras cervicales anteriores y posteriores. Las únicas dos vértebras cervicales preservadas del ejemplar MUC Pv 92 presentan una definida cresta lateral, por lo que son consideradas cervicales anteriores. Todas las vértebras cervicales anteriores son más largas que altas y más anchas que largas. Las diferencias en las medidas L, H, B y los valores de los índices HI, BI BHI y VLI son explicables por la variación anatómica que se observa a lo largo de la región cervical de los elasmosáuridos y están dentro del rango de variación observada en un mismo individuo según se discutió en la sección 5.2.

Región dorsal—En todas las vértebras dorsales, el centro vertebral es más ancho que largo y alto siendo estas dos últimas medidas subiguales. En general, las medidas no difieren significativamente. La variación de los índices HI y BI de los ejemplares MLP 71-II-13-1 y MUC Pv 92 cae dentro del rango de variación de los mismos índices en el ejemplar MCS PV 4, del cual se ha preservado toda la región distal (tabla Tabla 6.10). Todas presentan la típica forma de carretel, con sus superficies lateral y ventral cóncavas en dirección anteroposterior.

Región sacra—En el ejemplar MCS PV 4 se han conservado dos vértebras sacras, en el MLP 71-II-13-1 se han conservado tres vértebras sacras, mientras que en el MCS PV 92 sólo se conserva una. Debido a la semejanza en la participación relativa de la parapófisis en el proceso transversal, la vértebra del ejemplar MUC Pv 92 corresponde a la última sacra. Si comparamos las medidas e índices, casi no hay diferencias entre los valores obtenidos para las vértebras del ejemplar MCS PV 92, las del MLP 71-II-13-1 y las de MUC Pv 92,

Región caudal—Las proporciones del centro vertebral en todas las caudales son muy semejantes; son más anchas que altas y más altas que largas (aunque estas dos medidas son muy semejantes entre sí). Los índices HI y BI no muestran tampoco diferencias significativas. Las caras articulares son todas semejantes, al igual que las parapófisis en forma de cráter y proyectadas lateralmente. En el ejemplar MLP 71-II-13-1 las facetas hemales más desarrolladas son las posteriores, mientras que en el ejemplar MUC Pv 92 se da lo contrario ambos ejemplares, las caudales anteriores presentan dos forámenes ventrales, mientras que en las anteriores hay sólo uno.

En los ejemplares MLP 71-II-13-1 y MUC Pv 92, los arcos neurales y las costillas no están fusionados a los centros vertebrales caudales, pero sí se observa esto en el ejemplar MCS PV 4. Por lo tanto es probable que se encuentren en un estado de desarrollo semejante, aunque el MCS PV 4 se encuentre levemente más avanzado.

Esqueleto apendicular

Únicamente el ejemplar MCS PV 4 preserva elementos de las cinturas susceptibles a ser comparados pero no preserva el ilion que sí esta preservado en el ejemplar MLP 71-II-13-1. Por lo tanto no es posible hacer ninguna comparación con el resto de los ejemplares.

Tabla 6.26. Nov. gen. et sp. 1, Elementos de las cinturas preservados

	MCS PV 4	MLP 71-II-13-1	MUC Pv 92
Escápula	Bien conservada		Fragmentario
Coracoides			Fragmentario
Clavícula			
Pubis	Bien conservada		
Ilion		Bien conservada	
Isquion	Bien conservada		

Miembros

De los elementos apendiculares solo es posible comparar el fémur. Que en todos los casos presenta una morfología semejante. Específicamente, en los ejemplares MCS PV 4 y MLP 71-II-13-1 son semejantes los capítulos fuertemente convexos.

Tabla 6.27. Nov. gen. et sp. 1, Elementos de los miembros preservados.

	MCS PV 4	MLP 71-II-13-1	MUC Pv 92
Propodio		Húmero y fémur	Fémur
Epipodial anterior	Bien conservada		Bien conservada
Epipodial posterior	Bien conservada		Bien conservada
Basipodial		Bien conservada	
Falanges	Bien conservada	Bien conservada	Bien conservada

Propodios— En los tres ejemplares se han conservado los propodios o partes de ellos. En el MLP 71-II-13-1, tanto húmero como fémur se ha conservado en excelente estado por lo que servirán de base para las comparaciones.

El fémur del ejemplar MUC Pv 92 parece algo más robusto en su porción proximal que el húmero del ejemplar MLP 71-II-13-1, pero esto puede deberse a deformación de este último. La zona distal del fémur MUC Pv 92 está dañada, por lo que no se conoce su morfología, aunque la parte preservada es semejante a la correspondiente de MLP 71-II-13-1. La porción distal de propodio de MCS PV 4 es muy semejante a la del fémur de MLP 71-II-13-1.

Zeugopodios—Los elementos epipodiales del ejemplar MUC Pv 92 y del MCS PV 4 son semejantes en su morfología general.

Reconstrucción de la anatomía, estimación del número máximo de vértebras cervicales y reconstrucción del patrón de cambio morfológico en la región cervical— Mediante el método detallado en 5.2.9 se realizó una estimación de máximo número de vértebras cervicales, lo que permitió reconstruir en líneas generales la región cervical de nov. gen. et sp. 1.

Número máximo de vértebras cervicales. Aplicando el método detallado en la sección 5.4 y utilizando mayormente los datos del ejemplar MCS PV 4 se obtiene una estimación del número máximo de vértebras cervicales.

Tabla 6.28. Nov. gen. et sp. 1, Estimación del número de vértebras del ejemplar MCS PV 4. (Los números en negrita son los supuestos del modelo).

H3	Hf	B3	Bf	ΔH	ΔB	Δh	Δb	n	N
15	44	20	66	29	46	0,59	0,860	49,153	53,488

Por lo tanto, el número máximo de vértebras determinado según H es 51 y según B es 56. Como cada estimación es máxima, se debería considerar 51 como número máximo de vértebras cervicales pero también se puede hacer un promedio de ambas medidas y considerar 54 vértebras cervicales. Éste último será el criterio que se

adoptará en esta Tesis. Sin embargo, también es interesante explorar el efecto de considerar otros valores del modelo. A modo de ejemplo, si se consideraran los valores de Δh y Δb derivados de *Mauisaurus haasti* (CM Zfr 115), se obtendría como número máximo de vértebras cervicales 35 y 49. Esto refuerza la idea de que el número obtenido (54) es el máximo esperado, y que probablemente el número real sea menor.

Estructura de la región cervical. Con esta estimación máxima se puede reconstruir la columna vertebral, para lo cual se utilizan los datos de la columna del ejemplar MCS PV 4 y MLP 71-II 13-1. En esta reconstrucción se utiliza la alta correlación entre H y B con respecto a la posición en la región cervical. Si bien ésta es sólo una aproximación, es útil porque permite inferir algunas características de la región cervical tales como el patrón general de las medidas y los índices a lo largo de toda la región.

Tabla 6.29. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de la secuencia reconstruida en base a los ejemplares MCS PV 4; MLP 71-II-13-1 y MUCPv 92 (En negrita la vértebra supuesta por el modelo). El resultado es la tabla 6.26 y la figura 6.2.11.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	-	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-	-
3	17	15	20	82	118	144	100
4	-	-	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	-
13	28	20	35	71	125	175	102
14	-	-	-	-	-	-	-
15	-	-	-	-	-	-	-
16	-	-	-	-	-	-	-
17	-	-	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	-	-	-
19	35	23	40	66	114	174	111
20	37	24	38	65	103	158	119
21	-	-	-	-	-	-	-
22	-	-	-	-	-	-	-
23	-	-	-	-	-	-	-
24	-	-	-	-	-	-	-
25	-	-	-	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
28	-	-	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-
32	47	31	50	66	106	161	116
33	-	-	-	-	-	-	-
34	49	32	52	65	106	163	117
35	-	-	-	-	-	-	-
36	45	33	50	73	111	152	108
37	-	-	-	-	-	-	-
38	-	-	-	-	-	-	-
39	49	35	57	71	116	163	107
40	-	-	-	-	-	-	-
41	50	36	59	72	118	164	105
42	48	37	57	77	119	154	102
43	-	-	-	-	-	-	-
44	48	38	59	79	123	155	99
45	-	-	-	-	-	-	-
46	-	-	-	-	-	-	-
47	50	40	60	80	120	150	100
48	-	-	-	-	-	-	-
49	47	41	-	87	-	-	-
50	-	-	-	-	-	-	-
51	41	42	60	102	146	143	80
52	40	43	61	108	153	142	77
53	-	-	-	-	-	-	-
54	45	44	66	98	147	150	82

Reconstrucción del patrón de cambio morfológico de la región cervical

Mediante estas posiciones inferidas para cada vértebra se interpolaron los valores faltantes para cada una de ellas, utilizando curvas de aproximación calculadas mediante EXCEL (2002). Se utilizaron curvas de regresión de primer (lineales) orden para la altura (H) y la anchura (B) y de segundo orden (cuadráticas) para la longitud (L). El resultado es la Tabla 6.30.

El número máximo de vértebras cervicales obtenido previamente es 54. Según este método, la última vértebra cervical con escotadura ventral estaría alrededor de la posición 40, mientras que la última vértebra cervical con cresta lateral sería la número 38. Ambos valores son aproximados, y surgen de la reconstrucción, pero se puede afirmar con bastante seguridad que la cresta lateral y la escotadura ventral se pierden en la mitad posterior de la región cervical y en posiciones semejantes. La reconstrucción también permite obtener datos sobre la distribución del VLI: rango (30); promedio VLI (102) y máximo VLI (118); estos datos, si bien se basan en una

reconstrucción y no en datos directos, refuerzan la inferencia sobre la condición no elongada (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006) de nov. gen. et sp. 1.

Tabla 6.30. Medidas de L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales según el modelo basado en los ejemplares MCS PV 4 (En *itálica* por ser derivadas del modelo).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	13,31	14,24	23,08	107	173	162	71
2	14,91	14,76	23,84	99	160	162	77
3	16,47	15,28	24,6	93	149	161	83
4	17,98	15,8	25,37	88	141	161	87
5	19,46	16,32	26,13	84	134	160	92
6	20,88	16,83	26,89	81	129	160	96
7	22,27	17,35	27,66	78	124	159	999
8	23,61	17,87	28,42	76	120	159	102
9	24,91	18,39	29,18	74	117	159	105
10	26,16	18,91	29,95	72	114	158	107
11	27,37	19,43	30,71	71	112	158	109
12	28,54	19,95	31,47	70	110	158	111
13	29,67	20,47	32,23	69	109	157	113
14	30,75	20,99	33	68	107	157	114
15	31,79	21,51	33,76	68	106	157	115
16	32,78	22,03	34,52	67	105	157	116
17	33,74	22,54	35,29	67	105	157	117
18	34,64	23,06	36,05	67	104	156	117
19	35,51	23,58	36,81	66	104	156	118
20	36,33	24,1	37,58	66	103	156	118
21	37,11	24,62	38,34	66	103	156	118
22	37,85	25,14	39,1	66	103	156	118
23	38,54	25,66	39,87	67	103	155	118
24	39,19	26,18	40,63	67	104	155	117
25	39,795	26,7	41,39	67	104	155	117
26	40,36	27,22	42,16	67	104	155	116
27	40,88	27,74	42,92	68	105	155	116
28	41,37	28,25	43,68	68	106	155	115
29	41,79	28,77	44,45	69	106	154	114
30	42,18	29,29	45,21	69	107	154	113
31	42,53	29,81	45,97	70	108	154	112
32	42,83	30,33	46,74	71	109	154	111
33	43,09	30,85	47,5	72	110	154	110
34	43,31	31,37	48,26	72	111	154	109
35	43,49	31,89	49,03	73	113	154	108
36	43,62	32,41	49,79	74	114	154	106
37	43,71	32,93	50,55	75	116	154	105
38	43,75	33,45	51,32	76	117	153	103
39	43,75	33,96	52,08	78	119	153	102
40	43,71	34,48	52,84	79	121	153	100
41	43,63	35	53,61	80	123	153	99
42	43,50	35,52	54,37	82	125	153	97
43	43,33	36,04	55,13	83	127	153	95

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
44	43,11	36,56	55,9	85	130	153	93
45	42,86	37,08	56,66	87	132	153	91
46	42,55	37,6	57,42	88	135	153	90
47	42,21	38,12	58,19	90	138	153	88
48	41,82	38,64	58,95	92	141	153	86
49	41,39	39,16	59,71	95	144	153	84
50	40,92	39,68	60,48	97	148	152	82
51	40,40	40,19	61,24	99	152	152	80
52	39,84	40,71	62	102	156	152	78
53	39,24	41,23	62,77	105	160	152	76
54	38,59	41,75	63,53	108	165	152	74

Estimación de la longitud axial total—La reconstrucción de la región cervical permitió estimar la longitud total del cuerpo. Esto requirió calcular cada una de las longitudes de los elementos del esqueleto axial **1)** cráneo; **2)** región cervical; **3)** región pectoral; **4)** región dorsal; **5)** región sacra; **6)** región caudal y **7)** cartílagos intervertebrales. 1) Ninguno de los ejemplares ha preservado el cráneo, por lo que es necesario estimar su longitud. La Tabla 6.31 muestra la longitud del cráneo de varios elasmosáuridos del Cretácico Tardío. La tercera columna de la tabla 6.31 muestra la relación entre la longitud del cráneo y el número de vértebras cervicales (comenzando desde la 1º vértebra cervical) cuyas longitudes sumadas equivalen a la longitud del cráneo medida desde el extremo anterior hasta el cóndilo occipital.

Tabla 6.31. Equivalencia en longitud entre cráneo y primeras vértebras cervicales. Datos tomados de Welles, 1943 ⁽²⁾, 1952 ⁽³⁾ y Carpenter, 1999 ⁽¹⁾.

Taxón	Longitud del cráneo	Equiv. con vért. cervicales
<i>Hydralosaurus serpentinus</i> (A.M.N.H. 5835)	¹ 404 mm	9
<i>Libonectes morgani</i> (SMUSMP 69120)	¹ 459 mm	-
<i>Thalassomedon haningtoni</i> (DMNH 1588)	¹ 510 mm	11
<i>Hydrotherosaurus alexandrae</i> (U.C.MUS.PAL.Nº33912)	~ ² 330 mm	8
<i>Callawayasaurus colombiensis</i> UCMP 38349	³ 350	10

1) De la tabla 6.31 se extrae que en los elasmosáuridos del Cretácico Tardío en general el cráneo no es más largo que la suma de las primeras 12 vértebras cervicales. En el caso que nos ocupa, la suma de las longitudes de las primeras 12 vértebras cervicales (extraídas de la tabla 6.30) es aproximadamente igual a 200 mm. Por lo tanto se considerara por exceso este valor como la longitud del cráneo.

2) La estimación de la longitud de la región cervical (1937mm) se obtiene de la suma de las longitudes de las vértebras cervicales extraídas de la tabla 6.30.

- 3) La longitud de la región pectoral, que generalmente está formada por tres vértebras, se estima como igual a tres veces la longitud de la última vértebra cervical.
- 4) La longitud de la región dorsal se obtiene directamente a partir del ejemplar MCS PV 4, que preservó una región dorsal completa (Tabla 6. 11).
- 5) La estimación de la región sacra se realizó a partir de las medidas del ejemplar MCS PV 4, agregando una tercera vértebra.
- 6) La región caudal se estimó considerando 25 vértebras caudales (número típico en Elasmosauridae Welles, 1943, 1952, 1962).
- 7) Por último, se consideró un cartílago intervertebral de dos milímetros por cada espacio intervertebral; esta estimación sigue observaciones realizadas en vértebras articuladas del ejemplar MCS PV 4 y siguiendo los comentarios de Welles, 1943.

Tabla 6.32. Longitudes inferidas (en mm) de cada zona del esqueleto axial de nov. sp.1.

Esq. Axial	Medida (mm)	Fuente de los datos
Cráneo	200	Inferida a partir de reconstrucción ver tabla 6.26
Reg. Cervical	1937	Reconstruida sobre la base del ejemplar MCS PV 4
Reg. Pectoral	81	Reconstruida sobre la base del ejemplar MCS PV 4
Reg. Dorsal	664	Medida MCS PV 4
Reg. Sacra	97	Medida MCS PV 4, agregando una posible vértebra
Reg. Caudal	570	Reconstruida a partir del ejemplar MLP 71-II-13-1
Cartílagos intervertebrales	204	MCS PV 4
Longitud total	3753	

La suma total (3753 mm) confirma que se trataría de una forma relativamente pequeña. A su vez, es posible hacer una estimación de la masa corporal usando la fórmula discutida en la sección 4.2.10. El resultado es $M(3,75)=202,22\text{Kg}$, congruente con el pequeño tamaño estimado.

Taxonomía

Comparaciones—Como se ha comentado más arriba los ejemplares MCS PV 4, MLP 71-II-13-1, y MUCPV 92 corresponden a una única especie (nov. sp.1) se compara con el resto de las especies de Elasmosauridae registradas hasta el momento (*sensu* Ketchum y Benson, 2010), según el método de Sato *et al.* (2006) y Druckenmiller y Russell (2008) siguiendo un orden geográfico y cronológico, y haciendo énfasis en los caracteres que permiten diferenciar nov. gen. et sp. 1 de otras especies de elasmosáuridos. Se excluye de la comparación a *Sarafasaura oceanis* Vincent Bardet,

Suberbiola, Bouya, Amaghazaz y Meslouh, 2011 (Maastrichtiano de Marruecos) dado que este taxón carece completamente de material postcráneo dentro de su hipodigma.

América del Norte

Wapuskanectes betsynichollsae Druckenmiller y Russel, 2006

Wapuskanectes betsynichollsae (Albiano) es conocido por un único esqueleto postcráneo (TMP 98.49.02) y la diagnosis se basa mayormente en la estructura de la cintura pectoral (Druckenmiller y Russel, 2006). El único elemento de la cintura pectoral de nov. gen. et sp. 1 es la escápula, que no muestra diferencias marcadas con la de *Wapuskanectes betsynichollsae*. Por otro lado, el húmero de *Wapuskanectes betsynichollsae* tiene una expansión posterior en la columna (Druckenmiller y Russel, 2006 fig. 9), ausente en nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.8C, D).

Thalassomedon haningtoni Welles, 1943

Thalassomedon haningtoni (Cenomaniano) tiene las caras articulares de las vértebras verticales con altura y anchura más semejantes entre sí (promedio BHI = 127, 7) que en nov. gen. et sp. 1 (promedio BHI ~160, Tabla 6.30. Además, *T. haningtoni* tiene 25 vértebras dorsales y las facetas costales de las diapófisis son circulares (Welles, 1943 fig. 22) mientras que en nov. gen. et sp. 1 hay 15 vértebras dorsales (región completa) y algunas de las facetas costales son alargadas anteroposteriormente (Fig. 6.2.4C-E). El cuerpo del ilion de *Thalassomedon haningtoni* es marcadamente cóncavo medialmente (Welles, 1943, fig. 16) mucho más que lo que se observa en nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.8A-B). Además, en *Thalassomedon haningtoni* está ausente la barra pélvica que sí está presente en nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.7E). Por último, *Thalassomedon haningtoni* es una especie de gran tamaño (11,6 metros; Welles, 1943), mucho mayor que nov. gen. et sp. 1, cuya longitud se estima en menos de 3,8 m.

Libonectes morgani (Welles) Carpenter, 1997

En *Libonectes morgani* (Turoniano) los centros vertebrales de la zona media de la región cervical son más largos que anchos (Welles, 1952), mientras que en la nov. gen. et sp. 1 siempre son más anchos que largos. Además, en *L. morgani* sólo la mitad anterior de la región cervical presenta cresta lateral (Welles, 1952), mientras que en nov. gen. et sp. 1, según la reconstrucción que se ha realizado de esta especie, este carácter se extiende al 70% de la región cervical. En *Libonectes* el húmero carece de expansión anterior y la expansión posterior es relativamente pequeña (Welles, 1952, fig. 2), a diferencia de lo que se presenta en nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.8C-D). Además, la región cervical del plesiosaurio norteamericano mide aproximadamente

5620 mm mientras que, según la reconstrucción la región cervical de nov. gen. et sp. 1, la misma mide 1937 mm, una relación de aproximadamente 2,9 a 1.

Hydralmosaurus serpentinus (Cope) Welles, 1943

En *Hydralmosaurus serpentinus* (Santoniano) (A.M.N.H. N° 5835 y A.M.N.H. N° 1495) las vértebras anteriores y medias son más largas que anchas (Welles, 1943), a diferencia de lo que se presenta en nov. gen. et sp. 1, en donde son siempre más anchas que largas (Tabla 6. 30). Además, en *H. serpentinus* el promedio del VLI de 118, mayor al observado en nov. gen. et sp. 1 (VLI promedio inferido ~102), si bien *H. serpentinus* no llega al punto de ser considerado una “forma elongada” *sensu* O'Keefe y Hiller (2006). Además, *H. serpentinus* (A.M.N.H. N° 1495) carece de barra pélvica (Welles, 1943), a diferencia de nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.7E). Esta diferencia no puede explicarse por variación ontogenética, dado que, según Welles (1952), la longitud de *Hydralmosaurus serpentinus* (basada en el ejemplar A.M.N.H. 1495) es 9,44 m, un tamaño mucho mayor al inferido para nov. gen. et sp. 1, menor a 3,8 m. El foramen epipodial del miembro posterior es pequeño y está desplazado proximalmente en *H. serpentinus* (Welles, 1952 fig. 4B), pero es grande y ubicado en la zona media del epipodio en nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.6A). Es interesante destacar que la expansión posterior del húmero de nov. gen. et sp. 1 es semejante a la observada en *Hydralmosaurus serpentinus*, aunque en este último caso no hay una cara articular accesoria (Carpenter, 1999).

Styxosaurus snowii, Welles, 1943

Styxosaurus snowii (Santoniano) La región cervical de *Styxosaurus snowii* es una forma del grupo “elongado” (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), a diferencia de lo que se ha inferido para nov. gen. et sp. 1, el cual presenta una región cervical “no elongada” (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006).

Elasmosaurus platyurus Cope, 1869

En *Elasmosaurus platyurus* (Campaniano) el número de vértebras cervicales registrado (72) (Carpenter, 1999) es mucho mayor al estimado como máximo para nov. gen. et sp. 1 (54), si bien se trata de una inferencia la diferencia es importante y por lo tanto se considera interesante destacarla. En *E. platyurus* la cresta lateral está presente en todas las vértebras cervicales (Welles, 1943, 1952), pero en nov. gen. et sp. 1 la misma está ausente aproximadamente en las últimas 16 vértebras cervicales. El VLI promedio de *E. platyurus* es 138 (O'Keefe y Hiller, 2006), mientras que en nov. gen. et sp. 1 es ~ 102. Por lo tanto, la región cervical es elongada en *E. platyurus* (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), a diferencia de lo que se observa en nov. gen. et sp. 1.

Asimismo, la longitud total de *E. platyurus*, 10,2 m (Welles, 1952) supera ampliamente a la inferida para nov. gen. et sp. 1 que se estima menor a 3,8 m.

Albertonectes vanderveldei Kubo, Mitchell y Henderson, 2012,

Albertonectes vanderveldei (Campaniano) es un Elasmosauridae con cresta lateral en casi todas las vértebras cervicales (Kubo *et al.*, 2012) a diferencia de lo observado en nov. gen. et sp. 1 donde las vértebras cervicales posteriores carecen de dicha cresta. Además *Albertonectes vanderveldei* carece de barra pélvica (siendo un ejemplar adulto) (Kubo *et al.*, 2012) a diferencia de lo observado en nov. gen. et sp. 1 donde esta barra está presente, El húmero de *A. vanderveldei* carece de expansión posterior y de carilla articular accesoria, la que sí está presente en el húmero de nov. gen. et sp. 1. Asimismo, la longitud de la región cervical de *A. vanderveldei* es de 7 m (Kubo *et al.*, 2012) supera ampliamente lo inferido para nov. gen. et sp. 1, 2 m.

Aphrosaurus furlongi Welles, 1943

El ejemplar tipo de *Aphrosaurus furlongi* (Maastrichtiano) carece de barra pélvica; además, el húmero y el fémur son más gráciles, y el primero no tiene la expansión con faceta posterior, a diferencia de nov. gen. et sp. 1 (Welles, 1943). Además, según Welles (1943), *Aphrosaurus furlongi* carece de foramen epipodial en ambos miembros, el cual sí está presente en la forma patagónica.

Morenosaurus stocki Welles, 1943

Morenosaurus stocki (Maastrichtiano) carece de la barra pélvica que se observa en el plesiosaurio patagónico (Welles, 1952 fig. 21) y además presenta las diapófisis de las vértebras dorsales dirigidas dorsal y posteriormente (Welles, 1943 lámina 25), a diferencia de nov. gen. et sp. 1, en donde se dirigen predominantemente en dirección lateral (Fig. 6.2.4).

Terminonatator ponteixensis Sato, 2003

Terminonatator ponteixensis (Campaniano) es una especie del grupo “elongado” (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), muy distinto en este aspecto a nov. gen. et sp. 1. Además, el pubis de *T. ponteixensis* tiene una fuerte concavidad en el margen externo en posición pre-acetabular (Sato, 2003 fig. 12), a diferencia de lo que se presenta en nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.5). El húmero de *T. ponteixensis* carece de una expansión posterior con faceta articular accesoria perpendicular al resto de la facetas distales (Sato, 2003 fig. 13), como sí se registra en nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.8C-D). Además, el fémur de *T. ponteixensis* presenta una fuerte expansión anterior redondeada (Sato, 2003 fig. 13), ausente en nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.8C-D). Por último las facetas articulares tibial y fibular son fuertemente cóncavas en *Terminonatator ponteixensis*

(Sato, 2003 fig. 13), mientras que en nov. gen. et sp. 1 son algo más rectas (Fig. 6.2.8C, D).

Hydrotherosaurus alexandrae Welles, 1943

Las vértebras cervicales medias y posteriores de *Hydrotherosaurus alexandrae* (Maastrichtiano) tienen un BHI más bajo (promedio ~107) (Welles, 1943) que en nov. gen. et sp. 1 (promedio~160). El húmero de *H. alexandrae* carece de una expansión posterior marcada y de una carilla accesoria posterior como la observada en nov. gen. et sp. 1 (Welles, 1943 pl. 19). El foramen epipodial no está marcado en el miembro posterior de *H. alexandrae*, mientras que sí está presente en el miembro posterior de nov. gen. et sp. 1. Además, la longitud total de *Hydrotherosaurus alexandrae* (al menos 8,06 metros) es bastante mayor que el inferido para nov. gen. et sp. 1 que se considera menor a 3,8 m.

Australasia

Futabasaurus suzukii Sato, Hasegawa y Manabe, 2006

En *Futabasaurus suzukii* (Santoniano) el ilion presenta una débil curvatura (Sato *et al.*, 2006 fig. 7), mientras que en nov. gen. et sp. 1 ese hueso está dividido en dos sectores por una fuerte curvatura (Fig. 6.2.8A-B). Además, el húmero de *F. suzukii* carece de una expansión posterior tan marcada y una cara articular accesoria como la de nov. gen. et sp. 1 (Sato *et al.*, 2006 fig. 8). Cabe destacar que el húmero de *Futabasaurus* es 18% más largo que el fémur. Esta marcada diferencia fue incluida como un carácter diagnóstico de *Futabasaurus suzukii* (Sato *et al.*, 2006). En el caso de sp. nov. 1 el húmero es 21% más largo que el fémur, por lo tanto este carácter es compartido con *F. suzukii*.

Eromangasaurus australis (Sachs) Kear, 2007

Eromangasaurus australis (Albiano) es conocido por un único ejemplar que preserva el cráneo y algunas vértebras cervicales (Kear, 2007). La única posible diferencia entre *Eromangasaurus australis* y nov. gen. et sp. 1 es que las vértebras cervicales de *E. australis* carecen de caras articulares bilobadas (Kear, 2007), que sí están presentes en nov. gen. et sp. 1. Sin embargo, sólo se conocen las primeras vértebras cervicales de *E. australis* y usualmente las primeras cinco vértebras no tienen cara articular bilobada, aun en elamosáuridos.

Tuarangisaurus keyesi Wiffen y Moysley, 1986

Tuarangisaurus keyesi (Campaniano-Maastrichtiano) es conocido únicamente por un ejemplar que preserva cráneo y algunas vértebras cervicales. Por lo tanto, es poco lo que se puede comparar entre el holotipo de *Tuarangisaurus keyesi* y el nuevo

taxón patagónico. Sin embargo, en *T. keyesi* el promedio del VLI de las vértebras cervicales 3° a 8° es 114 (Wiffen y Moysley, 1986; O'Keefe y Hiller, 2006), mientras que, según ha sido reconstruido, en nov. gen. et sp. 1 es ~93. De este modo, las vértebras cervicales de *Tuarangisaurus keyesi* parecen ser un poco más elongadas que las de nov. gen. et sp. 1. Sin embargo, esta es sólo una comparación parcial y en parte basada en la reconstrucción de la región cervical de nov. gen. et sp. 1. El resto de los ejemplares referidos a *Tuarangisaurus* por Wiffen y Moysley (1986) son juveniles y no tienen los caracteres diagnósticos de *Tuarangisaurus* según Sato *et al.* (2006), por lo que no se los ha utilizado para las comparaciones.

Mauisaurus haasti Hector, 1874

Mauisaurus haasti (Campaniano-Maastrichtiano) carece de barra pélvica (Hiller *et al.*, 2005, fig. 20), a diferencia de nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.5E). El ilion de *M. haasti* es fuertemente sigmoidal (Hiller *et al.*, 2005, fig. 20), mientras que en nov. gen. et sp. 1 esta dividido en dos sectores por una fuerte curvatura (Fig. 6.2.8A, B). El fémur del holotipo de *M. haasti* tiene un capítulo fuertemente hemisférico (Hiller *et al.*, 2005 fig. 15), mientras que en nov. gen. et sp. 1 es convexo pero no hemisférico (Fig. 6.2.8G). Lamentablemente, los demás elementos diagnósticos en *Mauisaurus haasti sensu* Hiller *et al.* (2005) no se han preservado en los ejemplares de nov. gen. et sp. 1, por lo que no es posible hacer una comparación más completa. Si embargo, hay que tener en cuenta que la región cervical de *M. haasti* (CM Zfr 115) mide aproximadamente 4 m, siendo mucho más larga que la inferida para la región cervical de gen. et sp. nov 1.

América del Sur y Antártida

Callawayasaurus colombiensis (Welles) Carpenter, 1999.

Callawayasaurus colombiensis (Aptiano) tiene vértebras cervicales con caras articulares no bilobadas, un carácter plesiomórfico dentro de los Elasmosauridae (Welles, 1952; Ketchum y Benson, 2010). En nov. gen. et sp. 1, en cambio, las vértebras cervicales son bilobadas, con excepción de las últimas (Fig. 6.2.3B), siendo ésta la configuración más común observada en Elasmosauridae (Welles, 1943, 1952; Sato, 2003, 2005; Hiller *et al.*, 2005). Además, en *C. colombiensis* la tibia y fíbula son marcadamente más largas con relación al acho (Welles, 1962, fig. 5), a diferencia de nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.6A).

Aristonectes parvidens Cabrera, 1941

Aristonectes parvidens (Maastrichtiano) tiene vértebras cervicales de mayor tamaño que nov. gen. et sp. 1 (relación menos 2:1,), con VLI promedio menor a 80 mientras que en nov. gen. et sp. 1 el VLI promedio es ~102. También, en *A. parvidens*

la cresta lateral de las vértebras cervicales medias no es un elemento independiente del borde de la parapófisis (Fig. 6.1.3G), como sí lo es en nov. gen. et sp. 1. La relación altura/longitud de las vértebras caudales es mayor en *Aristonectes parvidens* que en gen. et sp. nov. 1 y, además, *A. parvidens* tiene caras articulares de las vértebras caudales marcadamente octogonales (Fig. 6.1.3I), a diferencia de las de nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.7L) que son subelípticas. Las parapófisis ocupan gran parte de la superficie lateral de las vértebras caudales en *A. parvidens* (Fig. 6.1.3J) y están formadas por una depresión, mientras que son más reducidas y se proyectan lateralmente en nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.2.7L-M).

Nov. gen. et sp. 2

Nov. gen. et sp. 2 (descrito en sección 6.3) (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior) difiere de la nov. gen. et sp. 1 por carecer de barra pélvica (Fig. 6.3.7A), y vértebras caudales con parapófisis proyectadas lateralmente (Fig. 6.3.5E-H). Además las diapófisis de las vértebras caudales en nov. gen. et sp. 2 están dirigidas dorsolateralmente (Fig. 6.3.4D), a diferencia de lo observado en nov. gen. et sp. 1 donde son subhorizontales (Fig. 6.2.4F). Asimismo el tamaño corporal estimado de la nov. sp. 1 (3,8m) difiere del estimado para la nov. gen. et sp. 2 (7m).

Conclusión

En resumen la nov. gen. et sp. 1 difiere de todos los elasmosáuridos de los cuales se tiene material suficiente para realizar la comparación y por lo tanto constituye un taxón adecuadamente sustentado. La posición filogenética y de esta especie será analizada en el Capítulo 7. Las características de los sets de gastrolitos colectados asociados a este taxón serán comentados en el Capítulo 9 y otros comentarios relativos a las particularidades de esta especie y particularmente la comparación de su tamaño con el de otros elasmosáuridos serán abordados en el capítulo 10.

6.1.3 Nov. gen et sp. 2

Nov. gen. 2

(Figs 6.3.3-10)

Especie tipo—nov. sp nov. 2

Diagnosis—Elasmosauridae *sensu* Ketchum y Benson (2010) de unos siete metros de longitud total. Caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: cincuenta y cuatro vértebras cervicales, VLI máximo (108), cuello no elongado (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), cresta lateral en las vértebras cervicales 7 a 37, complejo atlas-axis con pronunciada quilla ventral y foramen intervertebral, proceso dorsolateral de la escápula rectangular formando un ángulo de 140° con la rama ventral, cresta en el borde anteromedial de la rama ventral de la escápula, coracoides con proceso medio ventral, ausencia de barra pectoral y pélvica, ilion fuertemente curvo con extremo distal con expansión anteroposterior simétrica, húmero con fuerte expansión distal posterior y faceta posterior donde probablemente articulaba un elemento supernumerario, fémur con capítulo convexo y dos facetas distales que forman un ángulo de 150°.

Nov. sp. 2

(Figs 6.3.3-10)

MLP 93-1-5-1, esqueleto postcráneo compuesto por 54 vértebras cervicales (incluyendo atlas y axis), tres vértebras pectorales, 17 vértebras dorsales, tres vértebras sacras, 29 vértebras caudales, dos coracoides, dos escápulas, dos húmeros, elementos de epipodio anterior, costillas, ambos pubises, dos iliones, dos isquiones, dos fémures, elementos del epipodio posterior, elementos del tarso, falanges y gastrolitos.

Procedencia geográfica y estratigráfica—Cabo Lamb, Isla Vega, Archipiélago James Ross. Miembro Cape Lamb de la Formación Snow Hill Island, niveles del Maastrichtiano inferior (Fig. 6.3.1; ver sección 3.5.2).

Diagnosis—Igual a la del género por monotipia

Hallazgo y extracción

El hallazgo del ejemplar MLP 93-1-5-1 fue realizado por el Dr. Eduardo Olivero, además de Daniel Martinioni (CADIC-CONICET) y Francisco Mussel durante el año 1989 en Cabo Lamb, Isla Vega (Fig. 6.3.1). En el momento del hallazgo se determinaron las características peculiares del ejemplar por lo que se lo destapó y se tomaron las primeras fotografías (Fig. 6.3.2.A). En 1993 un equipo compuesto por Marcelo Reguero y Juan José Moly (Museo de La Plata) con la colaboración de Andrea Concheyro (Universidad de Buenos Aires) procedió al destape de los materiales y la subsiguiente extracción de parte de los mismos. El rescate de material continuó durante los años 1999 y 2005, participando en esta última parte James Martin (South Dakota School of Mines and Technology).

El afloramiento donde el ejemplar MLP 93-1-5-1 fue hallado presenta una inclinación topográfica de 30° y todo el conjunto se dispone en un plano cuya inclinación es de 7° SE en un estrato que inclina alrededor de 5° SE.

El material se hallaba asociado pero disperso (distribuido en una superficie mayor a la proyección horizontal de la especie) (Fig. 6.3.2B). La mayoría de los huesos no estaban articulados pero mantenían a grandes rasgos una disposición ordenada lo que permitió reconocer la dirección craneocaudal (Fig. 6.3.2B). La reconstrucción se pudo realizar como resultado información sobre la posición original del ejemplar (Fig. 6.3.2B); el cuerpo se habría depositado sobre el fondo marino sobre su lado izquierdo. Además encontraron asociados varios ejemplares de *Eutrephoceras* (Nautiloidea) y un ejemplar de Pinnoidea (Bivalvia).

Durante la campaña del año 1993 no se realizaron coberturas de yeso para proteger el material debido a las condiciones peculiares de trabajo. A pesar de esto el material, si bien fragmentado, logró extraerse exitosamente. La reconstrucción y preparación realizada por el tesista se logró gracias al estricto orden de la extracción y a los registros tomados en el campo consistentes en un diagrama de extracción detallado dibujado mediante el uso de una cuadrícula y registrado mediante fotografías (Fig. 6.3.2B). Este trabajo realizado por el técnico del equipo (J.J. Moly) fué fundamental para lograr la reconstrucción y la obtención de información tafonómica.

Descripción

Región cervical—Se han conservado 54 vértebras cervicales contando el atlas y axis. La región cervical no está completamente articulada aunque se han conservado

conjuntos de vértebras en articulación (Fig. 6.3.3F, J). El hecho de haberse preservado atlas y axis articulados a las cuatro vértebras cervicales siguientes, y la región pectoral junto con vértebras cervicales posteriores articuladas, indica que es probable que esté preservada toda la región cervical. Asimismo, la reconstrucción de la región cervical utilizando las secciones articuladas, el diagrama de extracción y las conclusiones de la sección 5.3 no muestran cambios bruscos de medidas o morfología. Esto parece indicar que se recuperaron todas las vértebras cervicales (Tabla 6.33, Fig. 6.3.10).

El centro vertebral es, en casi todas las vértebras, más ancho que largo y más largo que alto (Tabla 6.33). Esta relación se acentúa en la región media (Fig. 6.3.6). De las tres medidas, la anchura y la altura son crecientes en dirección anteroposterior, y la longitud es creciente en la parte media de la región cervical y luego decreciente hacia la parte posterior de la región cervical, superando la altura a la longitud en las últimas 11 vértebras (Tabla 6.33, Fig. 6.3.6).

El valor del índice HI, que expresa la relación entre la altura y la longitud, oscila entre 80 y 100 en la zona anterior pero por detrás de la vértebra número 44 el valor del HI supera 100 (Tabla 6.33, Fig. 6.3.6). El índice BI, que expresa la relación entre la anchura y la longitud del centro vertebral, oscila alrededor del valor 120 en la parte anterior y media de la región cervical, pero por detrás de la vértebra número 40 crece hasta llegar a 158 en la última vértebra cervical (Tabla 6.33, Fig. 6.3.6). El índice BHI, que expresa la relación entre la anchura y la altura del centro vertebral, oscila alrededor del valor 140 en toda la región cervical (Tabla 6.33, Fig. 6.3.6).

El índice VLI, que expresa mediante un único valor la relación entre la longitud del centro vertebral y el promedio de la altura y la anchura, es variable a lo largo de la región cervical. El valor del VLI es constante en la mitad anterior de la región cervical y toma valores cercanos a 100, mientras que hacia la parte posterior es decreciente, tomando valores inferiores a 80 en las últimas vértebras cervicales (Tabla 6.33, Fig. 6.3.7).

Complejo Atlas-axis. Atlas y axis se encuentran fusionados completamente y no se observan suturas entre sus elementos, por lo que se lo describirá como una única estructura anatómica (Fig. 6.3.3A-E).

Tabla 6.33. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1+2	45	23	29	-	-	126	-
3	26	23	32	88	123	139	95
4	26	24	33	92	127	138	92
Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
5	27	23	32	85	119	139	99
6	30	28	34	93	113	121	97
7	30	28	31	93	103	111	102
8	34	29	39	85	115	134	-
9	35	-	-	-	-	-	-
10	32	27	38	84	119	141	98
11	36	30	44	83	122	147	97
12	39	33	47	85	121	142	96
13	32	29	39	91	122	134	94
14	40	33	48	83	120	145	99
15	43	-	49	-	114	-	-
16	44	37	52	84	118	141	99
17	44	39	52	89	118	133	97
18	45	39	54	87	120	138	97
19	46	39	55	85	120	141	98
20	51	39	55	76	108	141	109
21	-	-	-	-	-	-	-
22	50	40	58	80	116	145	102
23	52						
24	52	43	62	83	119	144	99
25	57	49	66	86	116	135	99
26	59	-	66	81	112	138	104
27	-	-	-	-	-	-	-
28	58	50	70	86	121	140	97
29	59	51	71	86	120	139	97
30	55	53	72	96	131	136	88
31	62	54	76	87	123	141	96
32	58	55	76	95	131	138	89
33	63	54	78	86	124	144	96
34	63	55	79	87	125	144	94
35	65	55	78	85	120	142	98
36	60	60	80	100	133	133	86
37	66	57	81	86	123	142	96
38	67	56	82	84	122	146	97
39	65	-	-	-	-	-	-
40	67	57	78	85	116	137	99
41	-	-	-	-	-	-	-
42	65	64	94	98	145	147	82
43	-	-	-	-	-	-	-
44	65	66	87	102	134	132	85
45	64	66	91	103	142	138	86
46	62	-	-	-	-	-	-
47	63	67	92	106	146	137	79
48	62	67	-	108	-	-	-
49	63	64	95	102	151	148	79

50	62	68	95	110	153	140	76
51	63	-	99	-	157	-	-
52	58	-	-	-	-	-	-
53	-	-	100	-	-	-	-
54	60	67	95	112	158	142	74

El centro vertebral del complejo atlas-axis es más largo que ancho y más ancho que alto (Fig. 6.3.3A). La fosa del atlas es fuertemente cóncava, hemisférica, y en ella se observa una pequeña depresión tipo foseta notocordal (Fig. 6.3.3B). La cara articular posterior es subrectangular con una escotadura dorsal asociada al canal neural, y presenta una depresión central alargada transversalmente (Fig. 6.3.3C). La superficie lateral del complejo es levemente convexa dorsoventralmente en la parte anterior del centro vertebral y cóncava en la posterior (Fig. 6.3.3A). El atlas tiene proyecciones laterales que están fusionadas a la parte anterior de la costilla del axis (Fig. 6.3.3E).

En la parte posterior del axis se han preservado las costillas fusionadas al centro vertebral (Fig. 6.3.3A). Dichas costillas están levemente inclinadas con respecto al plano sagital, tienen un extremo distal redondeado y son convexas anteriormente y cóncavas posteriormente (Fig. 6.3.3A). En la cara ventromedial se observan elevaciones alargadas que acompañan el eje de la costilla y una leve protuberancia en la parte proximal.

La superficie ventral del complejo atlas-axis está recorrida medialmente por una quilla marcada (Fig. 6.3.3D), la cual es expandida y roma en su porción anterior y presenta un borde aguzado en su parte posterior, el cual separa dos pequeños forámenes.

El arco neural del complejo atlas-axis está compuesto por el arco neural del atlas, anterior y menos desarrollado, y el del axis, posterior y menos modificado que el anterior con respecto al arco neural del resto de las vértebras cervicales (Fig. 6.3.3A). El arco neural del atlas está formado sólo por los pedicelos, los cuales están comprimidos lateralmente y contactan dorsalmente con el arco neural del axis (Fig. 6.3.3A). Debido a que este contacto es sólo dorsal se forma entre ambos arcos neurales un espacio intervertebral alargado dorsoventralmente (Fig. 6.3.3A). El arco neural del axis está formado por los pedicelos, que son comprimidos como en el caso anterior. El arco neural del axis carece de prezigapófisis, mientras que las postzigapófisis permanecen pares. La espina neural es extremadamente reducida y presenta un margen dorsal inclinado posteriormente (Fig. 6.3.3A). En los laterales de la espina neural se observa una depresión alargada anteroposteriormente.

Vértebra cervical n° 3. Esta vértebra es diferente a las subsiguientes por carecer casi completamente de espina neural y por presentar las prezigapófisis y postzigapófisis a diferente altura con respecto al centro vertebral, estando ubicadas más dorsalmente las postzigapófisis.

Vértebras cervicales 4°-54°. Aquí el cierre neural se ha producido en todas las vértebras y sólo se observa la sutura en las vértebras 4 a 6.

Las prezigapófisis son pares hasta la tercera vértebra. Luego se fusionan en una única estructura mientras que las postzigapófisis en ningún caso son pares (Fig. 6.3.3H). La espina neural está dañada en la mayoría de las vértebras, pero se observa que es pequeña en las anteriores (Fig. 6.3.3H) y se hace alta y rectangular hacia las medias (Fig. 6.3.3J). El canal neural es circular en vista anterior y subtriangular en vista posterior en todas las vértebras cervicales. La cara articular es subrectangular en las primeras vértebras. A partir de la vértebra número 10 se distingue una escotadura ventral que, junto con una escotadura dorsal, relacionada con el canal neural y por lo tanto presente en todas las vértebras, le confieren a la cara articular una forma bilobada o *dumbbell-shaped* (Fig. 6.3.3H). Esta forma se mantiene hasta la vértebra número 42, en la cual la escotadura ventral ya no es visible.

La cresta lateral está muy poco desarrollada en la vértebra número 6 pero se hace progresivamente más marcada hacia las vértebras posteriores para posteriormente ir desapareciendo y estar completamente ausente a partir de la vértebra número 41.

Ventralmente se observan forámenes nutricios, los cuales en las vértebras anteriores son pequeños y están ubicados en dos depresiones marcadas separados por una quilla aguzada. Dicha depresión se hace progresivamente menos marcada y desaparece por detrás de la vértebra 10, en la cual la quilla ya es roma (Fig. 6.3.3I).

Región pectoral—La región pectoral está compuesta por tres vértebras. Cabe destacar que el límite entre las regiones pectoral y dorsal es difícil de definir en este ejemplar debido a la ausencia de suturas neurocentrales visibles. En las tres vértebras pectorales el centro vertebral es más alto que largo y más ancho que alto (Tabla 6.34). Las caras articulares son subelípticas y su superficie es levemente deprimida (Fig. 6.3.4B).

El proceso transversal (formado por la fusión de parapófisis y diapófisis) se proyecta lateralmente en las tres vértebras, como es típico en la región pectoral (Fig. 6.3.4B) de los Elasmosauridae (Welles, 1943). En las sucesivas vértebras pectorales el proceso transversal aumenta su extensión lateral y cambia desde una sección subtriangular a una subcircular. En las vértebras pectorales primera y segunda el

extremo está expandido anteroposteriormente y dorsalmente. En la tercera vértebra pectoral no se ha conservado el extremo distal del proceso transversal.

En el límite posterior ventral del proceso transversal se observa en la primera vértebra pectoral una marcada depresión limitada ventralmente por una cresta (Fig. 6.3.4A, C). En la segunda vértebra se observa en esa posición una pequeña convexidad. La tercera vértebra pectoral no ha conservado esa zona.

Ventralmente, las dos primeras vértebras pectorales portan tres forámenes (Fig. 6.3.4C) (dos mayores y uno menor entre ellos). La tercera vértebra presenta al menos dos forámenes, pero esta zona no está bien preservada.

No se ha conservado la parte dorsal del arco neural en ninguna vértebra pectoral.

Tabla 6.34. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras pectorales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
50	61		80		131		
51	61	69	95	113	156	138	74
52	58	60	83	103	143	138	81

Región dorsal—La región dorsal está compuesta por 17 vértebras. Todas presentan el arco neural fusionado al centro vertebral. El centro vertebral es en todos los casos más ancho que alto y más alto que largo. El VLI toma valores alrededor de 80 (Tabla 6.36; Fig. 6.3.6). La cara articular es subcircular (Fig. 6.3.4D). Lateralmente el centro vertebral es cóncavo anteroposteriormente, lo que le da una forma marcada de carretel (Fig. 6.3.4F). Ventralmente se observan cuatro forámenes ventrales (ver tabla 6.35).

Si bien los arcos neurales están asociados a los centros vertebrales en la mayoría de los casos en general están muy dañados como para ser descriptos. La diapófisis tiene la morfología típica de las diapófisis de la región dorsal de los elasmosáuridos, a saber; una proyección alargada y dirigida en este caso dorsolateralmente (Fig. 6.3.4D). En la primera vértebra dorsal la diapófisis se desarrolla a la altura de la mitad del canal neural. A partir de la segunda vértebra dorsal y subsiguientes, el punto de separación entre la diapófisis y el resto del arco neural se desplaza dorsalmente. En la cuarta vértebra dorsal la diapófisis izquierda (la única preservada) está dirigida dorsolateralmente y es comprimida dorsoventralmente. Su espesor es mayor en el margen anterior y disminuye hacia el posterior. Presenta un escalón producido por un aumento súbito del espesor en la cara ventral del margen

anterior (Fig. 6.3.4E). Distalmente la diapófisis se expande levemente y la faceta costal es ovoide (Fig. 6.3.4E).

Tabla 6.35. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Número de forámenes de las vértebras dorsales.

Vértebra	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Nº de forámenes	-	-	-	-	4	4	-	4	-	-	4	4	-	-	-	-

Tabla 6.36. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras dorsales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
53	-	-	-	-	-	-	-
54	63	-	82	-	130	-	-
55	-	-	-	-	-	-	-
56	-	-	-	-	-	-	-
57	63	75	91	119	144	121	76
58	65	75	89	115	137	119	79
59	65	-	88	-	135	-	-
60	-	-	87	-	-	-	-
61	62	71	86	115	139	121	79
62	65	74	85	114	131	115	82
63	67	70	84	104	125	120	87
64	61	77	82	126	134	106	77
65	53	62	79	117	149	127	75
66	-	-	-	-	-	-	-
67	-	-	-	-	-	-	-
68	-	-	-	-	-	-	-
69	-	-	-	-	-	-	-

Las costillas dorsales son relativamente gráciles (Fig. 6.3.5I). El tubérculo es cóncavo. La sección de la costilla varía desde una sección romboidal en la zona proximal hasta una sección comprimida dorsoventralmente en el extremo distal.

Región sacra—La región sacra está formada por tres vértebras. De la primera vértebra sacra sólo se ha preservado la mitad izquierda. En ésta se observa que la faceta costal de la apófisis transversa está dividida en dos secciones, siendo la dorsal mayor a la ventral. La segunda vértebra sacra está en muy mal estado de preservación por haber sido muy afectada por una pequeña falla, pero se ha preservado su superficie ventral en la que se observan dos forámenes. La tercera vértebra sacra evidencia un cambio en este sentido, al ser la parte ventral de la

apófisis transversa mayor que la dorsal (Fig. 6.3.4H, I). Ambas zonas están separadas por una escotadura anterior (Fig. 6.3.4H, I).

Tabla 6.37. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras sacras.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
70	60	-	-	-	-	-	-
71	-	-	-	-	-	-	-
72	54	-	85	-	157	-	-

Las costillas sacras son elementos cortos y robustos, con una cara articular proximal que articula con el proceso transversal, formada por un lóbulo mayor (dorsal) y uno menor (ventral) (Fig. 6.3.5J). En la cara anterior se observa un surco poco marcado que separa ambos lóbulos (Fig. 6.3.5J). La superficie dorsal es casi plana y la ventral es convexa en dirección anteroposterior. La cara articular distal es convexa.

Región caudal—Se han recuperado 29 vértebras caudales. Sólo en las vértebras 1 a 8 se ha observado el cierre de la sutura neuro-central, pero sólo en las vértebras 6 y 8 es visible la línea de sutura. Por otro lado, en ninguna ha ocurrido el cierre de la sutura de la costilla con el centro vertebral (Fig. 6.3.5C, D, F).

El centro vertebral es más ancho que alto y más alto que largo. La secuencia de las medidas L, H, B son decrecientes hacia la parte posterior. El índice HI toma valores entre 130 y 160, y el BHI toma valores entre 119 y 138. En todas las vértebras el HI es mayor al BHI. El índice BI es siempre mayor a los dos anteriores y oscila entre 169 y 200. El VLI es decreciente en dirección anteroposterior, siendo el mayor valor 68 (Tabla 6.38; Fig. 6.3.6). Las carillas articulares son subelípticas y levemente deprimidas (Fig. 6.3.5E). Las parapófisis son circulares en las vértebras caudales anteriores (Fig. 6.3.5F), pasando a ser subelípticas alrededor de la vértebra caudal número nueve. En las vértebras subsiguientes la parapófisis se hace progresivamente más comprimida dorsoventralmente.

En las vértebras anteriores se observa ventralmente una superficie plana, a veces con límites abruptos, que presenta un foramen ventral (Fig. 6.3.5H), a diferencia de las últimas seis que no presentan esta superficie plana y tienen dos forámenes, aunque muy juntos entre sí. Las apófisis hemales son algo más marcadas, formando una cavidad en el margen anterior en las vértebras anteriores (en las primeras 5 vértebras no es factible observarlo directamente)

Las zigapófisis están reunidas en una sola estructura hasta la vértebra 7, las posteriores no se han conservado.

Tabla 6.38. MLP 93-I-5-1, nov. gen. et sp. 2. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras caudales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
73	47	-	91	-	194	-	-
74	49	-	90	-	184	-	-
75	48	63	-	131	-	-	-
76	49	-	84	-	171	-	-
77	45	-	-	-	-	-	-
78	45	68	81	151	180	119	60
79	48	65	78	135	163	120	67
80	45	60	80	133	178	133	64
81	45	62	79	138	176	127	64
82	44	62	82	141	186	132	61
83	42	60	71	143	169	118	64
84	46	61	73	133	159	120	69
85	44	61	78	139	177	128	63
86	41	61	82	149	200	134	57
87	44	58	80	132	182	138	64
88	41	-	86	-	210	-	-
89	43	57	75	133	174	132	66
90	40	58	71	145	178	122	62
91	35	56	66	160	189	118	57
92	35	-	-	-	-	-	-
93	-	-	-	-	-	-	-
94	-	-	-	-	-	-	-
95	-	-	-	-	-	-	-
96	-	-	-	-	-	-	-
97	35	-	-	-	-	-	-
98	34	-	-	-	-	-	-
99	-	-	-	-	-	-	-
100	32	-	-	-	-	-	-

Esqueleto apendicular

Cintura escapular—Se han preservado ambas escápulas y coracoides. No hay evidencia de clavículas o interclavícula (Fig. 6.3.7A)

Escápula. Presenta la configuración típica de una escápula de Elasmosauridae (Fig. 6.3.7A-D; Tabla 6.39): un elemento trirradiado con una rama glenoidea, una rama ventral, y un proceso dorsolateral (Welles, 1943).

La rama glenoidea es de sección subtriangular. La superficie dorsal de dicha rama es ligeramente cóncava, mientras que las superficies ventral mesial y externa

son convexas. La cavidad glenoidea tiene un contorno redondeado y está limitada dorsal, lateral y ventralmente por un leve reborde. Además, limita con la faceta coracoidea cuyo contorno es subtriangular (Fig. 6.3.7D). El ángulo entre la cavidad glenoidea y la faceta coracoidea es mayor a 130° (Fig. 6.3.7A).

El proceso dorsolateral se dirige dorsal y posteriormente, de modo que su extremo distal se ubica sobre la parte media de la rama glenoidea (Fig. 6.3.7B). La parte proximal del proceso dorsolateral se extiende hasta el extremo anterior de la escápula en su parte proximal, pero disminuye su longitud anteroposteriormente en la zona media y distal, adquiriendo una forma subrectangular (Fig. 6.3.7B). El margen anterior del proceso dorsolateral es aguzado y el posterior es romo. La superficie externa del proceso dorsolateral es levemente cóncava en la parte proximal pero distalmente es ligeramente convexa. El extremo terminal está ligeramente expandido posteriormente (la parte anterior está dañada, por lo que no se puede decir si el extremo estaba expandido también en esta dirección) (Fig. 6.3.7B).

La rama ventral se expande anterior, ventral y mesialmente. Consiste de una placa cuya superficie ventral es débilmente cóncava y la dorsal ligeramente convexa. En la escápula derecha (donde se conserva mejor la rama ventral) se observa que su margen anterior está limitado por dos superficies que forman un ángulo de aproximadamente 140° (Fig. 6.3.7A). Ambas superficies parecen haber estado cubiertas por cartilago. En el margen medial de la superficie dorsal de la rama ventral se destaca una elevación alargada en dirección anteromesial, la cual disminuye hacia la parte anterior, no llegando al margen anterior de la rama ventral (Fig. 6.3.7A).

Tabla 6.39. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Medidas (en mm) de la escápula e isquion. Derecho.

Medidas (Escápula)	(mm)
Longitud anteroposterior de la escápula	330
Longitud transversal de la cavidad glenoidea	70
Longitud dorsoventral de la cavidad glenoidea	70
Longitud proximodistal del proceso dorsolateral (distal)	62
Espesor del proceso dorsolateral (sup. lateral a sup. medial)	18
Espesor dorsoventral de la rama ventral en la zona terminal	16
Medidas (Isquion)	(mm)
Longitud anteroposterior	275
Anchura máxima	260
Longitud de la sínfisis	271

Coracoides. El coracoides tiene la forma típica que se presenta en los elasmosáuridos del Cretácico Tardío, consistiendo de una extensa superficie sinfisial, una proyección posterior expandida distalmente (que junto con su contraparte limitaba un embahiamiento posterior denominado fenestra cordiforme) y una rama glenoide que forma la cavidad glenoidea y articula con la escápula mediante la faceta escapular (Fig. 6.3.7E, F). Además, en este caso se observa un proceso anterior y otro posterior sobre la línea de sínfisis (Fig. 6.3.7E, F).

El margen anterior del coracoides es fuertemente cóncavo entre el margen medial (superficie sinfisial) y la faceta escapular (Fig. 6.3.6 E, F). Entre la cavidad glenoidea y la faceta escapular existe un ángulo de aproximadamente de 120° (Fig. 6.3.7E, F). La cavidad glenoidea es ligeramente cóncava y la faceta escapular tiene depresiones y montículos que evidencian la probable presencia de cartilago.

El margen medial del coracoides tiene 240 mm de longitud pero está incompleto en ambos extremos. Extrapolando los sectores faltantes, su longitud sería de aproximadamente 248 mm. En los extremos anterior y posterior se desarrollan procesos. El proceso anterior está levemente dirigido ventralmente (Fig. 6.3.7G). Cuando estaba completo, el extremo anterior del coracoides sobrepasaba en 70 mm a la faceta escapular. Por otro lado, el extremo posterior llegaría a 60 mm por detrás del margen anterior de la fenestra cordiforme (Fig. 6.3.7F). La zona distal del proceso posterior esta presenta una textura irregular que indica que la zona distal habría sido cartilaginosa (Fig. 6.3.3H).

La superficie de sínfisis tiene una dimensión dorsoventral variable, siendo ésta mayor a nivel de la cavidad glenoidea (Fig. 6.3.7G). Este aumento se debe a la presencia de una cresta transversal (dorsal) y un proceso medio ventral (Fig. 6.3.7G). La cresta transversal es una zona fuertemente convexa de límites difusos que se extiende transversalmente desde el borde mesial hacia la cavidad glenoidea, haciéndose progresivamente menos marcada en esa dirección. El contorno dorsal de la superficie de sínfisis del coracoides es convexo por delante de dicha zona y cóncavo por detrás (Fig. 6.3.7G). El proceso medio ventral es un crecimiento que genera una elevación semicónica ubicada sobre el margen mesial de la superficie ventral y al nivel del límite posterior de la cavidad glenoidea (Fig. 6.3.7F), y que forma con su homólogo, ubicado en el otro coracoides, una elevación cónica. El margen ventral de la superficie de sínfisis es cóncavo por delante y por detrás de este proceso (Fig. 6.3.6G).

Cintura pélvica—Se han preservado todos los elementos de la cintura pélvica. Ambos iliones e isquiones se encontraron en articulación, mientras que los pubis se habían

desplazado hacia delante, estando uno de ellos en contacto con vértebras cervicales (Fig. 6.3.2B; Fig. 6.3.8A; Tabla 6.39).

Isquion. El isquion tiene la típica configuración de este elemento en los Plesiosauroidea. Se trata de un hueso trirradiado con una rama acetabular que articula con el ilion y el pubis, una rama posterior y una rama anterior (Fig. 6.3.8B). Estas dos últimas establecen contacto con el isquion opuesto.

La rama glenoidea es la más robusta de las tres. Su extremo proximal está ocupado por la faceta púbica (anterior) y la ilíaca (posterodorsal), que están separadas entre sí.

El margen anterior del isquion es fuertemente cóncavo (Fig. 6.3.8B). No hay barra pélvica desarrollada (Fig. 6.3.8A). El margen posterior también es cóncavo hasta el extremo de la rama posterior, y es convexo entre este punto y la superficie de sínfisis (Fig. 6.3.8B). La superficie de sínfisis es más ancha a la altura de la rama acetabular, y luego pierde espesor hacia la parte posterior.

La superficie dorsal del isquion es, en dirección anteroposterior, convexa en la rama anterior y luego pasa a ser levemente cóncava en la rama posterior.

Ilion. Elemento robusto compuesto por un cuerpo simple de 197 mm de longitud con dos facetas articulares en el extremo distal (Fig. 6.3.8C-E). La faceta mayor articula con el isquion mientras que la menor forma parte del acetábulo (Fig. 6.3.8C-E). El cuerpo del ilion puede dividirse en dos partes, entre las cuales forman un ángulo de aproximadamente 135° que abre en dirección anterior (Fig. 6.3.8C, D). En el punto de cambio de dirección se desarrolla una fuerte convexidad en la zona posterior externa una (Fig. 6.3.8C, D). El sector proximal, con respecto a este cambio de dirección, es más robusto, y su sección es subcircular, diferente al sector distal en el cual la sección transversal es comprimida lateralmente. El extremo distal forma una cresta roma con dirección anteroposterior, levemente expandida y sin señales de superficies articulares (Fig. 6.3.7C, D).

Miembro anterior—Del miembro anterior se han preservado ambos húmeros, epipodiales y carpales, además de falanges (Fig. 6.3.9).

Húmero. El húmero es robusto, mide 298 mm de longitud próximo-distal y 235 mm de longitud anteroposterior, por lo tanto, su B:L es 79%. El tubérculo y el capítulo quedan separados por una escotadura anterior y otra posterior (Fig. 6.3.9C), pero capítulo y tubérculo son confluentes entre estas escotaduras (Fig. 6.3.9C). La superficie articular del capítulo es débilmente convexa y en ella se observa un gran número de forámenes vasculares (Fig. 6.3.9C). El margen ventral del capítulo está limitado por un reborde prominente, que es menos marcado en el margen anterior y posterior.

En vista anterior la superficie del tubérculo está inclinada aproximadamente 90° con respecto a la del capítulo. Además, el tubérculo está desplazado hacia el extremo posterior de la columna (Fig. 6.3.9A).

En la superficie ventral se observa una gran cicatriz muscular, y por delante de ella existe una fuerte depresión de superficie rugosa (Fig. 6.3.8B). También, sobre la superficie ventral pero en el sector distal se observan marcadas estrías que alternan con surcos dispuestos en abanico, siguiendo la expansión distal del húmero (Fig. 6.3.9A).

El margen anterior del húmero es cóncavo en los dos tercios proximales y convexos en el distal; por otro lado, el margen posterior del hueso es fuertemente cóncavo en casi toda su extensión, terminando en una carilla articular accesoria (Fig. 6.3.9A, B).

Distalmente se distinguen dos caras articulares (cara radial y cara ulnar) levemente cóncavas, que forman entre ambas un ángulo casi llano (Fig. 6.3.9A, B). La cara radial es mayor que la ulnar.

Radio. El elemento es comprimido dorsoventralmente, de forma aproximadamente rectangular. Está limitado por cuatro caras articulares y el margen anterior de la aleta (completamente perdido) (Fig. 6.3.9D). Mide entre 93 y 97 mm de longitud próximo-distal y más de 99 mm de longitud anteroposterior, aunque es imposible saber la medida con exactitud dado que el material está fragmentado. La cara articular proximal, la mayor en longitud, es ligeramente convexa. La cara articular interna tiene dos zonas de articulación para la ulna, y entre ellas un forámen epipodial subelíptico que mide 35 mm en dirección próximo distal y 18 mm anteroposteriormente (extrapolando la escotadura de la ulna) (Fig. 6.3.9D).

El extremo distal está dividido en dos caras articulares, siendo mayor la anterior (Fig. 6.3.9D). La longitud dorsoventral es mayor en el extremo proximal (55 mm) con respecto a la zona media (35-37 mm) y distal (+40mm).

Ulna. En el miembro izquierdo se ha preservado, además del radio, un posible fragmento de la ulna pero en mal estado de preservación que sólo permite afirmar la presencia del foramen epipodial.

En el miembro derecho se han preservado otros cinco elementos, pero sólo dos en buen estado de preservación y en articulación con el radio.

Radial. El elemento que articula directamente con el radio se identifica como radial. Es subrectangular y se encuentra limitado por cuatro carillas articulares y el margen anterior de la paleta (Fig. 6.3.8D). La carilla articular proximal mide 80 mm, la distal

anterior 70 mm y la distal posterior 23 mm. La longitud dorsoventral es de 40 mm proximal y distalmente y 30 mm en la zona media.

Distal I. El tercer elemento se identifica como distal I (Fig. 6.3.8D). Es un elemento subrectangular, del que es imposible tomar las medidas porque no se ha conservado el margen anterior. La longitud proximodistal es 45 mm y la dorsoventral proximal 39 mm.

Se han preservado también varias falanges de varios sectores del miembro anterior. Las falanges tienen la típica forma observada en elasmosáuridos, con una constricción central y sección desde sub rectangular en las falanges proximales a subelíptico en las falanges más distales y de menor tamaño. Es interesante destacar que las falanges de tamaño medio tienen un espesor dorsoventral diferente en cada margen. Esto genera que uno de los márgenes sea más aguzado que el otro y que las caras articulares no sean subelípticas. Esta asimetría no se observa en una falange de menor tamaño.

Miembro posterior

Fémur. Se han conservado ambos fémures en buen estado de preservación. La columna es más grácil que el del húmero y el extremo distal es mucho menos expandido anteroposteriormente (Fig. 6.3.10A). El fémur mide 280 mm de longitud y 190 mm en dirección anteroposterior en la zona distal. Estas medidas dan como resultado un B:L de 68%, un valor menor que el obtenido para el húmero (79%).

La superficie articular del capítulo es fuertemente convexa y está inclinada hacia la superficie ventral (Fig. 6.3.10B, D). La superficie del capítulo está perforada por forámenes transfisiales, algunos de los cuales atraviesan el margen dorsal del capítulo y se observan como surcos en el margen de éste. El trocánter es confluyente con el capítulo sólo en su parte más dorsal. La superficie del trocánter es subrectangular, siendo su lado mayor oblicuo con respecto al eje del fémur y su parte proximal anterior a la distal (Fig. 6.3.10B).

Al nivel de la columna y sobre la superficie ventral se desarrolla una prominente cicatriz muscular que sobresale de la superficie general de la columna (Fig. 6.3.10A). Presenta un desarrollo mayor en dirección proximodistal, siendo su medida en esa dirección 76 mm y 41 mm en dirección anteroposterior. La superficie de la cicatriz es muy rugosa en sus dos tercios proximales (Fig. 6.3.10A). En el tercio distal se observa una diferenciación entre una zona posterior, lisa, y una anterior, rugosa.

En la expansión distal presenta una superficie ventral más convexa que la dorsal. Distalmente se observan dos expansiones siendo la posterior, la única preservada

íntegramente, muy poxo pronunciada (Fig. 6.3.10A). Si se extrapolan los márgenes rotos de la expansión anterior, ésta es semejante a la posterior. Distalmente se diferencian dos caras articulares (tibial y fibular). La posterior mide 80 mm y la anterior aproximadamente 115 mm, habiendo entre ellas un ángulo de 155° (Fig. 6.3.10A).

Tibia. Sólo se ha conservado la tibia del miembro izquierdo. La tibia es un elemento comprimido dorsoventralmente de forma subrectangular limitada por cuatro caras articulares y el margen anterior de la aleta (Fig. 6.3.10C). La mayor de las caras articulares es la proximal (tabla de medidas de la tibia). Articula proximalmente con el fémur, posteriormente la fibula y distalmente con el tibial e intermedio. Todas las carrillas articulares son redondeadas, no observándose ángulos marcados (Fig. 6.3.10C). En la carilla articular interna se observa una escotadura que forma, junto con la fibula, un foramen epipodial de 25 mm de longitud proximo-distal y 10 mm de longitud anteroposterior (Fig. 6.3.10C).

Tabla 6.40. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Medidas (en mm) de la tibia izquierda.

Medidas	(mm)
Cara articular poximal	100
Cara articular distal	60
Cara articular distal posterior	15
Cara articular posterior	50
Margen anterior	65

Tibial. Elemento subrectangular limitado por cuatro carillas articulares y el margen anterior de la aleta (Fig. 6.3.10C). La superficie ventral (única visible) es cóncava en la zona central. Todas las carillas articulares son redondeadas, no observándose ángulos marcados entre ellas. Las medidas se registran en la Tabla 6.41.

Tabla 6.41. MLP 93-I-5-1, nov. gen. et sp. 2. Medidas (en mm) del tibial izquierdo

Medidas	(mm)
Cara articular proximal	65
Cara articular distal	44
Cara articular distal posterior	27
Cara articular interna	19
Margen anterior	30

Intermedio. El intermedio es un elemento hexagonal cuyos lados mayores son opuestos y paralelos con dirección anteroproximal- posterodistal (Fig. 6.3.10C, Tabla 6.42). Articula proximalmente con la tibia (anterior), fibula (posterior) y distalmente con el distal II+III y IV, anteriormente con el tibial y posteriormente con el fibular.

Tabla 6.42. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Medidas (en mm) del intermedio y tarsal distal I izquierdos

Medidas (intermedio)	(mm)
Cara articular proximal anterior	15
Cara articular proximal posterior	45
Cara articular distal anterior	43
Cara articular distal posterior	25
Cara articular posterior	21
Cara articular anterior	30
Medidas (tarsal distal)	(mm)
Cara proximal	50
Cara distal	42
Cara posterior	30

Tarsal distal I. Elemento subrectangular limitado por cuatro carillas articulares y el margen anterior de la aleta (Fig. 6.3.10C, Tabla 6.42). Limita proximalmente con el tibial y posteriormente con el tarsal II-III y distalmente con el metatarsal I y II. La zona central de la superficie ventral es levemente cóncava.

Tarsal distal II+III. Elemento hexagonal limitado por seis carillas articulares (Fig. 6.3.10C, Tabla 6.43). Articula proximalmente con el tibial e intermedio, distalmente con el metatarsal II y III, anteriormente con el tarsal distal I y posteriormente con el tarsal VI. Las carillas articulares son redondeadas y no se distinguen ángulos marcados entre ellas.

Tabla 6.43. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Medidas (en mm) del tarsal distal II+III

Medidas	(mm)
Cara proximal anterior	23
Cara proximal posterior	38
Cara anterior	17
Cara distal anterior	28
Cara distal posterior	21
Cara posterior	22

Tarsal distal IV. Elemento limitado por seis carillas articulares (Fig. 6.3.10C, Tabla 6.44). Articula proximalmente con el intermedio y el fibular, distalmente con el metatarsal III y IV, anteriormente con el tarsal II-III y posteriormente con el metatarsal V.

Tabla 6.44. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Medidas (en mm) del tarsal distal IV.

Medidas	(mm)
Cara proximal anterior	26
Cara proximal posterior	27
Cara anterior	18
Cara distal anterior	19
Cara distal posterior	34
Cara posterior	39

Se ha preservado un elemento supernumerario? del miembro posterior de posición incierta. Es un hueso redondeado y pobremente osificado (Fig. 6.3.10E).

Falanges. Se han preservado unas 35 falanges en diferente estado de preservación. Originalmente estaban articuladas, por lo que mediante el diagrama de extracción se ha podido rescatar parte de la información relacionada con su posición.

Las falanges proximales tienen caras articulares cuadrangulares y una constricción en la zona media (Fig. 6.3.10F).

Discusión

Estadio ontogenético—Se considera que el ejemplar MLP 93-I-3-1 es un adulto (*sensu* Brown, 1981) por la fusión del cierre neural en todas las vértebras, con la excepción de las caudales posteriores.

Sistemática—Varios de los caracteres registrados en nov. gen. et sp. 2 han sido considerados por Ketchum y Benson (2010, 2011) sinapomorfías de Elasmosauridae: vértebras cervicales con cresta lateral (Car. 121), superficie articular plana (Car. 124) y coracoides con fenestra cordiforme (Car. 149). Otros caracteres tales como vértebras cervicales elongadas con cara articular de forma bilobada, costillas monocípitas, ilion no elongado, húmero más largo que fémur y epipodiales más anchos que largos, son también caracteres típicos de los elasmosáuridos del Cretácico Superior (Welles, 1943, 1952, 1962; Hiller *et al.*, 2005; Sato *et al.*, 2006).

A continuación se detallan las diferencias entre nov. gen. et sp. 2 y otros elasmosáuridos ordenados geográficamente y cronoestratigráficamente. Se excluye de la comparación a *Sarafasaura oceanis*, Peggy Vincent Bardet, Suberbiola, Bouya, Amaghazaz y Meslouh, 2011 (Maastrichtiano de Marruecos) dado que este taxón carece de material postcraneano dentro de su hipodigma.

América del Norte

Wapuskanectes betsynichollsae Druckenmiller y Russell, 2006

Wapuskanectes betsynichollsae (Albiano) está basado únicamente en material postcraneano (Druckenmiller y Russell, 2006). Debido al limitado material disponible referible a *W. betsynichollsae* la comparación está limitada fundamentalmente a la cintura pectoral. En particular, la cintura pectoral de *Wapuskanectes betsynichollsae* presenta una barra pectoral formada mayormente por una robusta proyección anterior del coracoides (Druckenmiller y Russell, 2006), mientras que en nov. gen. et sp. 2 el proceso anterior del coracoides es más corto y no forma una barra pectoral (Fig. 6.3.7A).

Thalassomedon haningtoni Welles, 1943

Thalassomedon haningtoni (Cenomaniano). El complejo atlas-axis de *Thalassomedon haningtoni* tiene una par de proyecciones en el atlas independientes de las del axis (Welles, 1943 fig. 22) que están ausentes en nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.3A). *T. haningtoni* presenta 62 vértebras cervicales (Welles, 1943) mientras que la región cervical de nov. gen. et sp. 2 está formada por 54 vértebras cervicales. En *T. haningtoni* se registran 25 vértebras dorsales (Welles, 1943) y las facetas costales de las diapófisis son circulares (Welles, 1943 LAM. 22), mientras que en nov. gen. et sp. 2 hay 17 vértebras dorsales y al menos algunas de las facetas costales de las diapófisis son alargadas anteroposteriormente. También hay diferencia en el número de tarsales distales de *T. haningtoni* (4) (Welles, 1943 LAM. 24) con respecto al número, más usual en los Elasmosauridae, y registrado en nov. gen. et sp. 2 (3) (Fig. 6.3.10C). Por último, el ilion de *T. haningtoni* es fuertemente curvado en dirección medial (Welles, 1943; fig. 16), diferente de lo observado en nov. gen. et sp. 2 en el cual el ángulo abre anteriormente (Fig. 6.3.8C, D).

Libonectes morgani (Welles) Carpenter, 1997

Libonectes morgani (Turoniano) tiene centros vertebrales cervicales medios más largos que anchos, a diferencia de lo registrado en nov. gen. et sp. 2 en donde siempre son más anchos que largos (Welles, 1952). Además, *L. morgani* presenta una barra pectoral (Carpenter, 1999; fig. 6D) a diferencia de nov. gen. et sp. 2 que carece de ella (Fig. 6.3.7A). En *Libonectes morgani* el húmero carece de expansión anterior y la expansión posterior es muy pequeña (Welles, 1952 fig. 2), por lo que difiere de las expansiones observadas en nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.9A, B).

Styxosaurus snowii (Williston) Welles, 1943

Styxosaurus snowii (Santoniano) tiene 62 vértebras cervicales (Carpenter, 1999) mientras que la región cervical de nov. gen. et sp. 2 está formada por 54 elementos. Además, la región cervical de *S. snowii* es “elongada” (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006; ver sección 4.2.5), a diferencia de lo observado en nov. gen. et sp. 2 que presenta una región cervical “no elongada” (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006).

Hydralmosaurus serpentinus (Cope) Welles, 1943

Hydralmosaurus serpentinus (Santoniano) tiene 63 vértebras cervicales (Carpenter, 1999) mientras que se registran 54 en nov. gen. et sp. 2. En *H. serpentinus* la región cervical tiene un VLI promedio de 118, mucho más alta que el promedio (94) observado nov. gen. et sp. 2. Además, en *Hydralmosaurus serpentinus* no hay proceso anterior o posterior en el coracoides (Welles, 1952 fig. 4A), a diferencia de nov. gen. et sp. 2 que sí presenta dicho proceso (Fig. 6.3.7A). Por último, en *H. serpentinus* la expansión posterior del húmero carece de cara articular accesoria (Carpenter, 1999 fig. 7), carácter presente en el húmero de nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.9A, B).

Elasmosaurus platyurus Cope, 1869

Elasmosaurus platyurus (Campaniano) tiene 72 vértebras cervicales y es una especie de región cervical elongada (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006; ver sección 4.2.5) mientras que nov. gen. et sp. 2 tiene una región cervical con 54 vértebras cervicales y no es una forma de región cervical elongada. Además, *Elasmosaurus platyurus* presenta cresta lateral en todas las vértebras cervicales, a diferencia de lo observado en nov. gen. et sp. 2 en el que la cresta lateral está ausente en las últimas 14 vértebras.

Albertonectes vanderveldei Kubo, Mitchell y Henderson, 2012

Albertonectes vanderveldei (Campaniano) es un Elasmosauridae con complejo atlas axis que carece de foramen intervertebral y con una “costilla del atlas” proyectada sobre al menos la mitad proximal del margen anterior de la costilla del axis (Kubo *et al.*, 2012, FIG 4) a diferencia de lo observado en nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.3A, D, E). Además en *A. vanderveldei* la cresta lateral está presente en casi todas las vértebras cervicales (Kubo *et al.*, 2012) a diferencia de lo observado en nov. gen. et sp. 2 donde las últimas 14 vértebras cervicales posteriores carecen de dicha cresta. Por último el húmero de *A. vanderveldei* carece de expansión posterior y de carilla articular accesoria, que sí está presente en el húmero de nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.9A, B).

Aphrosaurus furlongi Welles, 1943

En *Aphrosaurus furlongi* (Maastrichtiano) húmero y fémur son más gráciles que en nov. gen. et sp. 2, y el húmero carece de la carilla articular accesoria posterior (Welles, 1952 fig. 22). Además, el proceso dorsolateral carece de un extremo de forma subrectangular como el que se observa en nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.6B).

Morenosaurus stocki Welles, 1943

Morenosaurus stocki (Maastrichtiano) posee 46 vértebras cervicales mientras que se registran 54 cervicales en nov. gen. et sp. 2. Además, el fémur de *Morenosaurus stocki* presenta la peculiaridad de tener el límite de las facetas tibial y fibular a nivel del eje medio de la columna (Welles, 1952 fig. 21) lo que no se observa en nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.10A)

Hydrotherosaurus alexandrae Welles, 1943

Hydrotherosaurus alexandrae (Maastrichtiano) tiene una región cervical con 60 vértebras mientras que se observan 54 en nov. gen. et sp. 2. Las costillas sacras de *H. alexandrae* tienen el extremo distal curvado ventralmente (Welles, fig. 6) a diferencia de lo observado en nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.6J). Además la cintura pélvica de *H. alexandrae* presenta barra pélvica, la cual está ausente en nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.8).

Terminonatator ponteixensis Sato, 2003

Terminonatator ponteixensis es posiblemente una forma de región cervical elongada (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), a diferencia de nov. gen. et sp. 2. En *Terminonatator ponteixensis* el ilion es levemente curvo mientras que en nov. gen. et sp. 2 el ilion presenta una fuerte división en dos segmentos separados por un punto de curvatura. Además, en *T. ponteixensis* la expansión distal del ilion es asimétrica, siendo mayor la expansión anterior (Sato, 2003, fig. 11), a diferencia de lo que se observa en nov. gen. et sp. 2 en el que la expansión es simétrica (Fig. 6.3.8C, D). En *Terminonatator ponteixensis* hay una fuerte concavidad en el margen lateral del pubis (Sato, 2003), mientras que esta convexidad está ausente en nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.8A).

Australasia

Eromangasaurus australis (Sachs) Kear, 2007

Eromangasaurus australis (Albiano), Australia, es conocido por un cráneo y complejo atlas axis aun cubierto parcialmente por la matriz, por lo que no es posible la comparación directa con nov. gen. et sp. 2.

Tuarangisaurus keyesi Wiffen y Moysley, 1986

Tuarangisaurus keyesi (Campaniano-Maastrichtiano) es conocido únicamente por un ejemplar que preserva cráneo y algunas vértebras cervicales, por lo que es poco lo que se puede comparar entre el holotipo de *Tuarangisaurus keyesi* y nov. gen. et sp. 2. Sin embargo, en *T. keyesi* el promedio del VLI en las vértebras cervicales 3° a 8° es 114 (Wiffen y Moysley, 1986; O'Keefe y Hiller, 2006), mientras que en nov. gen. et sp. 2 dicho promedio es 97. Por lo tanto, la región cervical de *T. keyesi* parece tener centros vertebrales algo mas elongados que en nov. gen. et sp. 2 pero la comparación se refiere únicamente a pocas vértebras. El resto de los ejemplares referidos a *Tuarangisaurus* por Wiffen y Moysley, 1986 son juveniles y, según Sato *et al.* (2006), no tienen caracteres diagnósticos de *Tuarangisaurus*, por lo que no se los utilizará para comparación.

Futabasaurus suzukii Sato, Hasegawa y Manabe, 2006

Futabasaurus suzukii (Santoniano) tiene únicamente nueve vértebras cervicales posteriores con cara articular sin escotadura ventral (Sato *et al.*, 2006), mientras que en nov. gen. et sp. 2 hay 18 sin la mencionada escotadura. En *F. suzukii* el ilion es débilmente curvo (Sato, 2003 fig. 7), mientras que en nov. gen. et sp. 2 este hueso está dividido en dos sectores por una fuerte curvatura (Fig. 6.3.8). Además, en *F. suzukii* hay una barra púbica incompleta, mientras que en nov. gen. et sp. 2 ésta se encuentra ausente.

Mauisaurus haasti Hector, 1874

Mauisaurus haasti (Campaniano-Maastrichtiano) tiene 65 vértebras cervicales (O'Keefe y Hiller, 2006), once más que nov. gen. et sp. 2. Además, el ilion de *Mauisaurus haasti* es aguzado distalmente y de forma sigmoidal (Hiller *et al.*, 2005 fig. 20), mientras que es levemente expandido en nov. gen. et sp. 2 (Fig. 6.3.8).

Estas diferencias extremadamente relevantes, por cuanto el único género de elasmosáurido citado para Antártida, aparte del claramente distinguible *Aristonectes parvidens*, es precisamente *Mauisaurus haasti* (Martin *et al.*, 2007). Sin embargo esta cita está basada en un ejemplar juvenil que aún no ha sido descrito en detalle. Otras menciones de *Mauisaurus* en Antártida fueron desestimadas durante la revisión del género por parte de Hiller *et al.* (2005), con la excepción del ejemplar descrito por Gasparini *et al.* (1984). La nov. gen. et sp. 2 comparte con *Mauisaurus haasti* caracteres tales como cuello no elongado (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), proceso dorsolateral de la escápula con márgenes anterior y posterior casi paralelos, ángulo entre el proceso dorsolateral y la rama ventral de la escápula (estrictamente 130° en *Mauisaurus* y 140° en nov. gen. et sp. 2, aunque es discutible qué tan significativa es esta diferencia), proceso medio ventral del coracoides presente, además de fémur con

capítulo convexo. Sin embargo, algunos de estos caracteres son compartidos con *Callawayasaurus colombiensis* e *Hydralmosaurus serpentinus* (proceso medio ventral del coracoides) o *Terminonatator ponteixensis* y *Futabasaurus suzukii* (capítulo fuertemente convexo, aunque no tan marcado como en el holotipo de *Mauisaurus*) (Welles, 1962, 1952; Hiller *et al.*, 2005; Sato *et al.*, 2006). Por lo anterior, las semejanzas observadas entre MLP 93-I-5-1 y *Mauisaurus* no permiten referir MLP 93-I-5-1 al género *Mauisaurus*.

América del Sur

Callawayasaurus colombiensis (Welles) Carpenter, 1999.

Callawayasaurus colombiensis (Aptiano) tiene vértebras cervicales con caras articulares no bilobadas, mientras que en nov. gen. et sp. 2 presenta vértebras cervicales con cara articular bilobada (Fig.6.3.3G). En *Callawayasaurus colombiensis* el VLI de las vértebras cervicales posteriores es mayor al registrado en nov. gen. et sp. 2. Además, el proceso anterior del coracoides es mucho más robusto en *Callawayasaurus colombiensis* (Welles, 1962, fig. 5) que en nov. gen. et sp. 2.

Aristonectes parvidens Cabrera, 1941

Aristonectes parvidens (Maastrichtiano) tiene vértebras cervicales de mayor tamaño que las de nov. gen. et sp. 2, y con VLI promedio ~80 (Tabla 6.1) mientras que en nov. gen. et sp. 2 el promedio es 97 (Tabla 6.33) Además, en *A. parvidens* la cresta lateral nunca aparece como un elemento claramente independiente del borde de la parapófisis (Fig. 6.1.3G). Las costillas cervicales anteriores a medias de *A. parvidens* son elongadas con una pequeña expansión distal (Fig. 6.1.3E), a diferencia de las costillas cervicales de nov. gen. et sp. 2 que presentan proyecciones anteriores y posteriores bien definidas (Fig. 6.3.3G). El valor del índice HI de las vértebras caudales registrado en *A. parvidens* es mayor al registrado en nov. gen. et sp. 2 (Tabla 6.2 y Tabla 6.38), además, en *A. parvidens* tienen caras articulares octogonales (Fig. 6.1.3I), a diferencia de las de nov. gen. et sp. 2 que son subelípticas (Fig. 6.3.5E). Las parapófisis ocupan gran parte de la superficie lateral de las vértebras caudales en *A. parvidens* (Fig. 6.1.3J), mientras que son más reducidas en las vértebras de nov. gen. et sp. 2.

La comparación con la nov. gen. et sp. 1 ya fue realizada en el apartado de la discusión de nov. gen et sp 1 por lo que no se repetirá aquí.

Conclusión

En resumen la nov. gen. et sp. 2 difiere de todos los elasmosáuridos del Cretácico Tardío de los cuales se tiene material adecuado para realizar la comparación y por lo tanto constituye un taxón adecuadamente sustentado. La posición filogenética y de esta especie será analizada en el Capítulo 7. Otros comentarios relativos a las particularidades de esta especie serán comentados en el Capítulo 10.

6.1.4 Elasmosauridae indet.

6.1.4.1 Formación Mata Amarilla

Materiales—MPM-Pv 1871-2, parte de un centro vertebral cervical.

Procedencia geográfica y estratigráfica—Estancia La Blanca, centro oeste de Santa Cruz, Formación Mata Amarilla (Fig. 6.4.1, ver sección 3.2.1), Nivel 2 de O'Gorman y Varela (2010). Cenomaniano (Varela *et al.*, 2012).

Descripción

El ejemplar (MPM-Pv 1871-2) es un centro vertebral cervical sin arco neural fusionado (Fig. 6.4.2A, B). Las proporciones del centro vertebral son: 16,106:150 por lo que es ligeramente más alto que largo y más ancho que alto. El piso del canal neural presenta un foramen que se conecta con una amplia cavidad dentro del cuerpo que mide 9 mm de longitud por 8 mm de altura y más de 14 mm de anchura. La zona de articulación de la base derecha del arco neural con el cuerpo es deprimida y alargada anteroposteriormente (Fig. 6.4.2A). La carilla articular es poco deprimida y ligeramente bilobada, dado que la escotadura ventral apenas se insinúa (Fig. 6.4.2B). Ventralmente se observa un pequeño foramen, pero como el centro está incompleto es probable que originalmente hayan sido al menos dos.

Discusión

Este centro vertebral presenta características de un individuo juvenil tales como la ausencia de fusión del arco neural y de las costillas cervicales. La cara articular es bilobada lo que es un carácter típico de Elasmosauridae e incluso ha sido considerado sinapomorfía del grupo (Tarlo, 1960; Sato y Storrs, 2000). Si bien las proporciones no son las esperables en un Elasmosauridae, porque el centro vertebral no es más largo que alto, esta diferencia puede explicarse por tratarse de un individuo juvenil, ya que las vértebras cervicales de algunos elasmosáuridos se alargan en el curso de la ontogenia (O'Keefe y Hiller, 2006). Por lo tanto, se lo refiere a Elasmosauridae indet. Es interesante destacar que dada la antigüedad (Cenomaniano) esta es una de las

vértebras cervicales con carilla articular bilobada más antigua de la que se tiene registro (Welles, 1962; Kear, 2006).

6.1.4.2 Formación Allen

Materiales—**MML-PV 419**, un centro vertebral cervical (Fig. 6.4.2C, D); **MACN-PV RN 1087a** (Martinelli y Forasiepi, 2004, fig. 4E), un centro vertebral cervical; **MACN-PV RN 1087b**, un centro vertebral cervical; **MML-PV 420**, un centro vertebral caudal (Fig. 6.4.2E-H).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Los ejemplares MML-PV 419 y MML-PV 420 provienen de los alrededores de Loma Salamanca (39° 54' 26,7" S; 66° 34' 23,4" O), zona del Salitral de Santa Rosa, provincia de Río Negro (Fig. 6.4.1B). Los niveles portadores corresponden al Miembro Inferior o Medio de la Formación Allen, referida al Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano (Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000). Los restos provienen seguramente de niveles correlacionables con el nivel con huevos 5 (*Egg level 5*) de Salgado *et al.* (2007c).

Los materiales MACN-PV RN 1087a, b estudiados por Martinelli y Forasiepi (2004) aquí redescritos, provienen, de acuerdo con estos autores, de una localidad ubicada a unos 10 km al este de la Estancia La Tapera, propiedad de la familia Berthe, en el área del salitral de Santa Rosa, a unos 15 km al sudoeste de Loma Salamanca (Fig. 6.4.1). No se conoce el nivel portador de estos restos. Sin embargo, en el campo de la familia Berthe se observa un nivel por debajo del nivel con huevos 2 (*Egg level 2*) de Salgado *et al.* (2007c) con abundantes fragmentos óseos de vertebrados, aunque sin restos de *Paleoanculosa*. Específicamente en Loma Puntuda (40°1'44"S; 66° 49' 24,4"O) y en el campo de la familia García, al este de La Tapera, aflora el nivel con huevos 5 (*Egg level 5*) con restos de *Paleoanculosa* y por encima de éste hay otro marino con restos de policotílicos (Salgado *et al.*, 2007c). Es posible, entonces, que los restos descritos por Martinelli y Forasiepi (2004) provengan de niveles correlacionables con cualquiera de estos.

Descripción

MML-PV 419—Un centro vertebral cervical sin costillas ni arco neural fusionados al centro (Fig. 6.4.2C-D). El centro vertebral es más alto que largo y más ancho que alto. El piso del canal neural presenta dos forámenes. Las caras articulares del centro vertebral son ligeramente deprimidas y bilobadas, (Fig. 6.4.2C). Las parapófisis están ubicadas ventrolateralmente (Fig. 6.4.2C-D). En la superficie ventral del centro vertebral hay dos forámenes subcirculares separados por una quilla roma.

MACN-PV RN 1087a—(Martinelli y Forasiepi, 2004, fig. 4E) —vértebra cervical con el arco neural y la costilla derecha fusionada al centro vertebral. El piso del canal neural presenta dos forámenes. El centro vertebral es levemente más alto que largo y más ancho que alto. La cara articular es levemente deprimida y posee la escotadura dorsal marcada mientras que el margen ventral es casi recto. El centro vertebral posee dos forámenes ventrales.

MACN-PV RN 1087b—Vértebra cervical sin el arco neural ni las costillas fusionadas al centro. El centro vertebral es más largo que alto y más ancho que largo. Posee dos forámenes en el piso del canal neural. La cara articular es bilobada y ligeramente deprimida. La parapófisis está levemente desplazada hacia atrás. La superficie ventral es deprimida y presenta dos forámenes.

MML-PV 420—Centro vertebral caudal que tuvo fusionado el arco neural, actualmente roto y perdido. Por su parte, las costillas y el arco hemal no se han fusionado al centro. El centro vertebral es más alto que largo y más ancho que alto. El piso del canal neural presenta un único foramen (Fig. 6.4.2G). Las caras articulares poseen una forma subhexágonal, con un débil surco periférico y una leve depresión central (Fig. 6.4.2E). Las parapófisis se proyectan lateralmente y presentan una superficie articular deprimida, lo que le da una forma de cráter (Fig. 6.4.2E, F). En la superficie ventral se observan tres forámenes, uno medio y dos laterales, aunque distribuidos asimétricamente, y cuatro facetas hemales, dos anteriores y dos posteriores (Fig. 6.4.2H). Cada faceta hemal está formada por una depresión, siendo más marcadas las anteriores (Fig. 6.4.2H).

Tabla 6.45. Elasmosauridae indet., MACN-PV RN 1087a, MACN-PV RN 1087b y MML-PV 420. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI.

Material	L	H	HI	BI	BHI	VLI
MML-Pv 419	29	35	121	159	131	72
MACN-PV RN 1087a	36	38	106	164	155	74
MACN-PV RN 1087b	25	23	92	156	170	81
MML-PV 420	29	33	114	141	124	78

Discusión

La vértebra MML-PV 419 presenta una cara articular ligeramente bilobada, un carácter típico de los elasmosáuridos del Cretácico Tardío (Gasparini y Salgado, 2000; Werner y Bardet, 1996), por lo que se la asigna a Elasmosauridae indet.

Las dos vértebras cervicales MACN-PV RN 1087 descritas por Martinelli y Forasiepi (2004), tienen la cara articular bilobada, y son más largas que altas, por lo que se concuerda con estos autores en referirlas a *Elasmosauridae*.

La vértebra caudal MML-PV 420 es referida a *Elasmosauridae* debido a que comparte con los ejemplares MLP 71-II-13-1, MCS PV 4 y MUCPV-92, referidos a nov. gen. et sp. 1 la presencia de parapófisis fuertemente expandidas con forma de cráter (Gasparini y Goñi, 1985; Gasparini y Salgado, 2000, fig. 3a-d). Los ejemplares MLP 71-II-13-1, MCS PV 4 y MUCPV-92 son considerados en esta Tesis como *Elasmosauridae*, nov. gen. et sp. 1, lo que indica que MML-PV 420 puede tener afinidades con ese taxón; sin embargo, dada la escasez de caracteres observables en MML-PV 420, se lo refiere a *Elasmosauridae* indet.

Otra vértebra caudal semejante (especialmente por la presencia de parapófisis expandidas) (MACN-PV RN 1087) fue descrita por Martinelli y Forasiepi (2004) y asignada a *Elasmosauridae* indet., pero debido a su pobre estado de conservación, es difícil compararla con las de Lago Pellegrini. Por lo que se la considera, siguiendo a Martinelli y Forasiepi (2004), referible a *Elasmosauridae* indet.

6.1.4.3 Formación Los Alamitos

Material—MLP 09-X-10-1, centro vertebral cervical (Fig. I-L).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Zona noroeste de la Laguna Carri Laufquén Grande, Ingeniero Jacobacci (Río Negro), al noroeste del Puesto Pascual Sepúlveda. Formación Los Alamitos (Fig. 6.4.2, ver sección 3.4.1).

Descripción

Centro vertebral cervical sin el arco neural o las costillas fusionadas al centro vertebral. En vista dorsal se observa que el piso del canal neural porta dos forámenes (Fig. 6.4.2K). El centro vertebral es más largo que alto y más ancho que largo (Tabla 6.46). La cara articular es elíptica con una escotadura dorsal y otra ventral (Fig. 6.4.2I). La superficie lateral presenta una creta lateral en su mitad dorsal (Fig. 6.4.2J). Las parapófisis están ubicadas ventrolateralmente; son elípticas y su eje mayor está ubicado anteroposteriormente (Fig. 6.4.2J). La superficie ventral es cóncava y en ella se observan dos forámenes subcirculares separados por una quilla roma (Fig. 6.4.2L).

Tabla 6.46. Elasmosauridae indet., MLP 09-X-10-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI y BHI de la vértebra cervical.

Material	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
MLP 09-X-10-1	30	24	38	80	127	158	97

Discusión

La vértebra MLP 09-X-10-1 presenta cara articular bilobada con cresta lateral, caracteres de los elasmosáuridos del Cretácico Tardío (Gasparini y Salgado, 2000; Bardet *et al.*, 1999). Por lo tanto, corresponde al primer registro de la Familia Elasmosauridae proveniente de la Formación Los Alamitos

6.1.4.4 Formación La Colonia

Materiales—MPEF-PV 10601, cinco vértebras cervicales, cinco vértebras dorsales, tres vértebras vértebras caudales, fragmentos indeterminados y costillas (Fig. 6.4.4E, F); **MPEF-PV 10602**, tres vértebras cervicales y una vértebra caudal, fragmentos indeterminados de las vértebras y costillas y gastrolitos.(Fig. 6.4.4I); **MPEF-PV 10603**, un esqueleto postcraneal que conserva tres vértebras cervicales, una vértebra dorsal, y tres vértebras caudales, fragmentos indeterminados y costillas (Fig. 6.4.4G,H,J-M).

Procedencia geográfica y estratigráfica—MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602, MPEF-PV 10603, Localidad Cerro Bayo (42° 57' S, 67° 33' O), noreste de la Provincia de Chubut, Argentina (Fig. 6.4.3). Niveles inferiores de la segunda asociación de facies de Pascual *et al.* (2000) (ver sección 3.4.2).

Descripción

Características generales—Los especímenes MPEF-PV 10601; 10602 MPEF-PV y MPEF-PV 10603 corresponden a tres ejemplares. Los especímenes MPEF-PV 10601 y MPEF PV-10602 tienen los arcos neurales, fusionadas con los centros vertebrales por lo que son considerados adultos, mientras que en el ejemplar MPEF-PV 10603 de arcos neurales están libres y deben por ello ser considerados perteneciente a un juvenil *sensu* Brown (1981). Sin embargo, el espécimen MPEF-PV 10603 tiene las mismas medidas que MPEF-PV 10601 y MPEF-PV 10602, que ya tienen el arco fusionado al centro vertebral y por tanto no son juveniles. Además, las superficies de las facetas pedicelares del espécimen MPEF-PV 10603 presentan una textura compleja (Fig. 2H). Una textura similar ha sido registrada también en el cocodrilo *Alligator mississippiensis*, donde se produce por la inconsistencia en el espesor

vertical de las capas cartilaginosa que separa el arco neural del centro vertebral. Esto genera una superficie articular compleja entre el arco neural y el centro vertebral (Ikejiri, 2011). En cocodrilos esta textura compleja de las facetas pedicelares se observa solamente en las etapas inmediatamente anteriores al cierre de la sutura neuro-central (Ikejiri, 2011). Por esta razón y debido a su tamaño similar, el ejemplar MPEF-PV 10603 se considera un “subadulto”. Los especímenes MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602 y MPEF-PV 10603 comparten una morfología general, en particular, la presencia de parapófisis caudales fuertemente proyectadas lateralmente. Por este motivo de los describe en conjunto.

Esqueleto axial

Región cervical—Los centros vertebrales anteriores son más largos que altos y más anchos que largos, y tienen caras articulares bilobadas (Tabla 6. 47, Fig. 6.4.4A-C). En la superficie lateral se observa una cresta lateral (Fig. 6.4.4B). Las costillas cervicales están fusionadas a los centros vertebrales anteriores (Fig. 6.4.4A) en los ejemplares MPEF-PV 10601 y 10602 MPEF-PV, pero no en el MPEF-PV 10603. Ventralmente se observan dos forámenes ventrales (Fig. 6.4.4C).

Las vértebras cervicales posteriores presentan un centro vertebral más alto que largo y más ancho que alto (Tabla 6.47). Las caras articulares son elípticas y sin cresta lateral. En las vértebras cervicales posteriores las costillas no están fusionadas al centro vertebral, y las parapófisis se expanden lateral y dorsalmente.

Región dorsal—Los centros vertebrales dorsales presentan la típica forma de carretel (Fig. 6.4.4D-F), son más altos que largos, y más anchos que altos (Tabla 6.47). Las caras articulares son subcircular (Fig. 6.4.4D). En la superficie ventral hay de tres a cinco forámenes ventrales (Fig. 6.4.4F).

Región caudal—La centros caudales son más anchos que altos y más altos que largos (Tabla 6.47, Fig. 2J-M). Los arcos neurales no están fusionados con el centro vertebral (Fig. 6.4.4J). Las facetas pedicelares son triangulares (Fig. 6.4.4J). En la superficie lateral se observan parapófisis que se proyectan fuertemente (Fig. 6.4.4I, K-L). Las costillas caudales no están fusionadas al centro vertebral en ningún caso (Fig. 6.4.4I, K). En la superficie ventral se observan facetas hemales en el margen anterior y posterior. Se observan forámenes ventrales, llegando a seis en un caso (Fig. 6.4.4M).

Gastrolitos—Un conjunto de 197 gastrolitos se recuperó asociado al espécimen MPEF-PV 10602. Estos elementos se describen en la sección 9.1.3.

Tabla 6.47. Elasmosauridae indet., MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602 y MPEF-PV 10603, Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI (La numeración indica el orden relativo, los valores en *italica* son aproximados).

MPEF-PV 10601	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Cervical	56	46	63	112,50	112,50	136,96	102,75
Dorsal	46	52	44	-	95,65	84,62	95,83
Dorsal	52	-	-	-	-	-	-
Dorsal	46	43	54	93,48	117,39	125,58	94,85
MPEF-PV 10602	-	-	-	-	-	-	-
Cervical	31	24	44	77,42	141,94	183,33	91,18
Cervical	45	-	-	-	-	-	-
Cervical	44	-	-	-	-	-	-
MPEF-PV 10603	-	-	-	-	-	-	-
Cervical	35	22	40	62,86	114,29	181,82	112,90
Cervical	42	-	58	-	138,10	-	-
Cervical	40	41	63	-	157,50	153,66	76,92
Dorsal	44	43	49	-	111,36	113,95	95,65
Caudal	26	-	-	-	-	-	-
Caudal	26	31	40	-	153,85	129,03	73,24
Caudal	25	33	41	-	164,00	124,24	67,57

Discusión

Observaciones sistemáticas y comparaciones—La presencia de centros vertebrales más largos que altos con cresta lateral y cara articular bilobada con características que permiten referir los ejemplares descritos a Elasmosauridae (Werner y Bardet, 1996; Gasparini y Salgado, 2000; Ketchum & Benson, 2011). La presencia de parapófisis fuertemente expandidas en las vértebras caudales permite suponer una relación estrecha con los ejemplares referidos a nov. gen. et sp. 1. Una morfología similar se registra en el ejemplar MML-PV 420, descrito en la sección 6.1.4.2, proveniente de la Fm Allen. La coetaneidad, al menos parcial, de la Formación La Colonia y Allen es coherente con esta suposición.

Estas características comunes podría indicar que los elasmosáuridos registrados en al norte y sur del Macizo Somún Curá tendrían una relación filogenética cercana, posiblemente perteneciendo a la misma especie, lo que indicaría una fauna en común entre en norte y sur de maziso de Somún Curá. Esto es consistente con la presencia común del Polycotylidae *Sulcusuchus erraini* en ambas áreas (Gasparini y Spalletti 1990; Gasparini y De La Fuente, 2000).

6.1.4.5 Formación Jagüel

MML PV 4 (Figs 6.4.6-8)

2003b, cf. *Mauisaurus* Gasparini *et al.* (figs 3-4)

2007 Elasmosauridae gen. et sp. indet. Gasparini *et al.* (fig. 8)

Material—MML PV 4, parte de un esqueleto compuesto por fragmento de mandíbula, un fragmento de vértebra cervical, dos vértebras pectorales, 17 dorsales, 3 sacras y 23 caudales (originalmente 24 caudales al ser descrito por Gasparini *et al.*, 2003b), costillas, miembro anterior izquierdo casi completo (Fig. 6.4.6-8).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Localidad B de Gasparini *et al.* (2003b) (39° 51' 37" S, 66° 37' 22" O) (Fig. 6.4.5). Parte superior de la Formación Jagüel. Maastrichtiano, 0,3 m debajo del límite Cretácico Paleógeno (Gasparini *et al.*, 2003b) (ver sección 3.3.3).

Comentarios generales—Todos los elementos del esqueleto estaban asociados pero con un grado de articulación extremadamente bajo. Dada la abundancia de material y la forma en que estaban asociados, es muy probable que pertenezcan a un único individuo. Coincidentemente, no hay en el material ningún indicador de diferencia de tamaño, conservación ni incongruencias anatómicas que indiquen lo contrario (ver sección 5.2.).

El ejemplar MML PV 4 está en exposición permanente en el Museo Municipal de Lamarque, y su disposición simula las relaciones naturales entre los elementos del esqueleto. Debido al bajo grado de articulación, el orden de las vértebras no fue dado por la posición de los materiales en el campo sino que se debió en gran parte a la reconstrucción realizada en la primera descripción (Gasparini *et al.*, 2003b). Cabe destacar que la comparación del patrón que queda conformado por las medidas estándar de los centros vertebrales no difiere mucho de las de otros elasmosáuridos, por lo que es probable que la disposición reconstruida no se aparte mucho de la natural.

Esqueleto axial

Región cervical—Sólo se conservó parte de una vértebra cervical correspondiente a la mitad izquierda del centro vertebral. Aunque no se ha conservado la costilla cervical correspondiente, la parapófisis muestra señales de la existencia de fusión entre la costilla y el centro (Fig. 6.4.6A). Medidas: 68L H? B?. H y B no pueden determinarse con precisión, pero se infiere por sus proporciones generales que el centro vertebral

era más largo que alto. En la superficie lateral se observa una cresta lateral definida (Fig. 6.4.6A).

Región pectoral—De las vértebras pectorales (numeradas como 2 y 3) sólo se ha conservado parte del centro vertebral (Fig. 6.4.6B). La vértebra 2 es asignable a una pectoral con dudas, porque no tiene la forma de carretel típica de las dorsales ni se observa una parapófisis en su superficie lateral, como es característico en las cervicales (Welles, 1943). Posiblemente se trate de una pectoral posterior o la primera dorsal. Medidas: L 67H? B?.

La vértebra 3 es una pectoral (Fig.6.4.6B). Medidas L 73 H? B? No es posible determinar exactamente las otras medidas, pero se infiere por las proporciones del material que el centro vertebral era más alto que largo. Lateralmente la parapófisis se fusiona con la diapófisis formando un proceso transverso. La zona de articulación de éste es más alta que larga (Fig. 6.4.6B). Presenta una depresión en la zona ventral del proceso transverso.

Región dorsal—El número de vértebras dorsales conservadas (contando aquéllas con un grado de preservación muy bajo) puede estimarse en alrededor de 19. Teniendo en cuenta el estado de preservación es probable que falte alguna dorsal anterior. Sin embargo, dado que se hallaron pectorales y que el número dado no se aleja mucho de lo que es esperable en Elasmosauridae [*Elasmosaurus platyurus* (18), *Hydralmosaurus serpentinus* (19) *Thalasomedon haningtoni* (25) *Mauisaurus haasti* (18) (Welle, 1943, 1952; Hiller *et al.*, 2005)] es probable que el número de vértebras perdidas no sea elevado.

Tabla 6.48 Elasmosauridae indet., MML PV 4. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
4	90	-	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	-	-
6	-	-	108	-	-	-	-
7	84	99	-	118	-	-	-
8	89	114	110	128	124	96	79
9	87	95	112	109	129	118	84
10	85	95	110	112	129	116	83
11	85	95	110	112	129	116	83
12	85	105	108	124	127	103	80
13	82	99	110	121	134	111	78
14	82	91	113	111	138	124	80
15	76	89	105	117	138	118	78
16	77	90	105	117	136	117	79
17	80	92	103	115	129	112	82
18	72	85	106	118	147	125	75
19	72	80	103	111	143	129	79

En las vértebras dorsales el centro vertebral tiene la típica forma de carretel, o sea que sus superficies laterales y ventral son cóncavas en dirección anteroposterior (Fig. 6.4.6D, E). En todos los casos la mayor de las dimensiones es la anchura (con sólo dos excepciones donde es subigual a la altura), siguiéndole en orden la altura y la longitud anteroposterior (Tabla 6. 48).

Las medidas estándar: L, H y B disminuyen hacia las vértebras dorsales posteriores (Tabla 6. 48). Si bien no hay certeza de que el orden en que se reconstruyó la región dorsal sea exacto, sí es seguro que H y B deban disminuir hacia las vértebras posteriores, pues la última dorsal debe articular con la primera vértebra sacra y en ésta H y B son menores que en las dorsales (Tabla. 6.49).

La cara articular de las vértebras dorsales es casi circular y ligeramente deprimida (Fig. 6.4.6C), siendo casi siempre más anchas que altas, superándolo en promedio en un 15 %. En la mayoría de las vértebras dorsales, la cara articular tiene prominencias centrales de forma variable. Ventralmente presentan forámenes en número variable de 2 a 3. Es imposible en muchos casos determinar su número exacto por el grado de deterioro del material. Si se consideran sólo las ocho vértebras en las que se puede determinar el número de forámenes, cuatro de ellas tienen dos forámenes y las otras cuatro tienen tres.

La espina neural es comprimida y de altura variable a lo largo de la región dorsal. Su margen anterior es vertical, mientras que el posterior es oblicuo, lo que produce una marcada expansión posterior hacia el extremo distal de la misma (Fig. 6.4.6C, D).

En la mayoría de los casos es imposible determinar su altura exacta pero en las vértebras 15 y 16 la altura es aproximadamente 143 mm y 135 mm respectivamente.

Las prezigapófisis permanecen pares (Fig. 6.4.6C) pero las postzigapófisis pueden confluir sin llegar a una fusión total, generándose un surco entre las caras que se prolonga dorsalmente por la espina neural.

Las diapófisis se expanden lateralmente, como es común en las dorsales de los elasmosáuridos (Welles, 1943, 1952, 1962) y se dirigen posterodorsalmente. Para su descripción, cada diapófisis se considera formada por un cuerpo y una faceta costal (Fig. 6.4.6C, D). El cuerpo de la diapófisis es deprimido dorsoventralmente (Fig. 6.4.6C-E). El margen anterior de la diapófisis es aguzado pero ventralmente se produce un aumento del espesor muy abrupto generándose un escalón (Fig. 6.4.6C, D), mientras que el margen posterior es redondeado. El plano determinado por el margen anterior y posterior inclina en dirección posterior (Fig. 6.4.6D, E).

La zona terminal de la diapófisis se expande lateral y dorsalmente, y la faceta costal es de forma variable, pero siempre el eje mayor de dicha superficie (la mayor línea que podemos trazar dentro de ella) inclina en dirección posterior (Fig. 6.4.6D, E). El margen dorsal de la faceta costal de la diapófisis está mejor definido que el ventral, siendo éste difuso en algunos casos.

En vista anterior el ángulo formado por la diapófisis y la horizontal es variable a lo largo de la columna. Además, el ángulo entre la diapófisis y el plano transversal puede variar en una misma diapófisis debido a que no son totalmente rectas. Por esto es necesario tomar un criterio de medida. El ángulo medido será el comprendido entre el plano transversal y el borde posterior de la diapófisis, en su porción más proximal y en dirección vertical.

La decisión de tomar en cuenta la porción más proximal se debe a que, por un lado, ésta es menos susceptible de deformarse, por ser más robusta; por otra parte, en muchos casos la porción distal se ha roto previamente o durante la extracción, y posteriormente pegado, por lo que si la consideráramos estaríamos agregando error a la medida. Si bien es una medida aproximada, al ángulo medido supera los 40° y llega hasta los 45°.

En las últimas dorsales se produce un cambio en la morfología. Además de ser de menor tamaño, las diapófisis son más comprimidas y sus márgenes anterior y posterior se hacen por consiguiente más aguzados. Además, se pierde la forma típica del extremo distal, desapareciendo la faceta costal y, posiblemente fusionándose parte de la costilla a la diapófisis.

Región sacra—La región sacra está compuesta por tres vértebras. En todas ellas, el centro vertebral es más ancho que alto y más alto que largo (Tabla 6.49).

Tabla 6.49. Elasmosauridae indet., MML PV 4. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras sacras.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
20	64	77	103	120	161	134	71
21	65	77	93	118	143	121	76
22	69	78	96	113	139	123	79

La caras articulares de las vértebras sacras son subcirculares y deprimidas en su zona central. En la cara posterior, la zona central es ocupada por una saliencia muy marcada y de forma de arriñonada (Fig. 6.4.6F).

Lateralmente confluyen la diapófisis y la parapófisis, generando un proceso transversal donde articula la costilla (Fig. 6.4.6F). La superficie ventral tiene tres forámenes ventrales.

La costilla derecha de la primera vértebra sacra mide aproximadamente 113 mm de longitud, y la izquierda 124 mm. El margen anterior es más recto que el posterior debido a que este último forma una escotadura proximal que produce una disminución de la dimensión anteroposterior de la costilla en las proximidades de la articulación con el centro vertebral (Fig. 6.4.6G). En su porción más distal el margen anterior se prolonga hacia adelante, generando una pequeña saliencia; algo semejante ocurre a la misma altura en el margen posterior (Fig. 6.4.6G). Además, en la zona distal la superficie de la costilla es rugosa.

La segunda vértebra sacra es semejante a la anterior, pero la costilla se dirige hacia atrás, y tanto la escotadura proximal como las saliencias distales de las costillas son más marcadas (Fig. 6.4.6H). La tercera vértebra sacra es semejante a las anteriores, pero el extremo distal es más expandido y aplanado y se dirige más fuertemente en dirección posterior.

El ángulo con que se dirigen las costillas hacia atrás, medido desde la dirección anteroposterior y hasta la línea que une el punto medio de la sutura dorsal con el ápice de la vértebra, tiene un valor de 90°, 98° y 112° en la primera segunda y tercera sacra respectivamente. Sin embargo, dado el mal estado de preservación de la última vértebra sacra, también es posible que ésta última vértebras tenga las costillas dirigidas hacia adelante, tal como se observa en *Cryptoclydus eurimerus* (Brown, 1981).

Región caudal—La región caudal está compuesta por 23 vértebras (Originalmente se registraban 24 pero en el momento de esta redescrición la última vértebra no pudo ser encontrada). Por las características de la preservación y el desarrollo de la última caudal puede asegurarse que esta región está casi completa. En todas las vértebras la costilla se ha fusionado al centro al igual que el arco neural (Fig. 6.4.7A, B). Por otro lado, el arco hemal está fusionado al centro vertebral únicamente en las caudales más posteriores, aunque no es posible determinar cuál es la primera vértebra en la que ocurre esta fusión.

Las proporciones del centro vertebral cambian ligeramente, pero en todas las caudales son más anchos que altos y más altos que largos (Tabla 6.50). Además, la diferencia absoluta de las medidas disminuye hacia atrás, por lo que en las últimas caudales la anchura, altura y longitud son subiguales.

Las caras articulares son deprimidas y con prominencias de forma variable en su zona central.

La cara articular de las vértebras caudales posteriores tiene una morfología distintiva. La anchura máxima de la cara articular se produce muy por encima de la mitad de la altura. La consecuencia es una marcada asimetría dorsoventral y una forma que recuerda un hexágono (Fig. 6.4.7C). Las costillas se reducen en comparación con el desarrollo observado en el sector anterior de la región caudal (Fig. 6.4.7D). Ventralmente se presentan las facetas de articulación de los arcos hemales, más desarrolladas en el margen posterior. Las partes proximales de los arcos hemales se encuentran fusionados al centro vertebral (Fig. 6.4.7D).

Tabla 6.50. Elasmosauridae indet. , MML PV 4. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras caudales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
23	54	79	98	146	181	124	61
24	59	79	102	134	173	129	66
25	56	74	99	132	177	134	65
26	53	74	95	140	179	128	63
27	53	75	94	142	177	125	63
28	53	74	93	140	175	126	63
29	52	74	94	142	181	127	62
30	53	74	92	140	174	124	64
31	53	72	89	136	168	124	66
32	53	75	88	142	166	117	65
33	53	72	86	136	162	119	67
34	54	73	89	135	165	122	67

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
35	54	73	87	135	161	119	68
36	53	68	80	128	151	118	72
37	52	66	83	127	160	126	70
38	50	64	82	128	164	128	68
40	45	56	72	124	160	129	70
39	51	62	73	122	143	118	76
41	47	58	75	123	160	129	71
42	44	52	69	118	157	133	73
43	40	45	62	113	155	138	75
44	38	44	55	116	145	125	77
45	36	39	45	108	125	115	86

El piso del canal neural presenta una escotadura anterior en las vértebras 23 a 29. En las costillas caudales se observa una escotadura proximal posterior semejante a la descrita en la región sacra. En general, las costillas están dirigidas hacia atrás, aunque el ángulo es muy variable debido en parte a la preservación.

El arco neural no está bien preservado en las vértebras caudales: las vértebras caudales pierden progresivamente la articulación entre prezigapófisis y postzigapófisis que llegan a estar ausentes en la zona posterior (Fig. 6.4.7D, E). En las últimas tres vértebras caudales se produce un cambio de ángulo, estando dirigida la espina neural hacia adelante.

Esqueleto apendicular

Miembro anterior

Húmero. El húmero se encuentra en una cama de yeso por lo que no es posible observar su cara dorsal. Su longitud es 420 mm y la anchura distal inferida es 235 mm, por lo que BL: 55%. El propodio es robusto aunque presenta una columna definida (Fig. 6.4.8). El capítulo es convexo con un reborde en la periferia. En la columna el margen posterior es más cóncavo que el anterior (Fig. 6.4.8). Distalmente presenta expansiones, una anterior y otra posterior (Fig. 6.4.8). La expansión distal anterior está rota, por lo que no es posible conocer su forma en esa dirección (Fig. 6.4.8). La expansión posterior es pequeña pero marcada (Fig. 6.4.8). El ángulo entre las caras articulares del radio y ulna es de aproximadamente igual a 140°. Las caras articulares son levemente cóncavas (Fig. 6.4.8).

Epipodio. Se han preservado radio y ulna. El radio (Fig. 6.4.8) articula con cuatro elementos, y además forma parte del margen anterior de la aleta. La cara proximal es convexa y articula con el propodio. El límite distal está dividido en dos caras, la anterior articula con el radial y la posterior con el intermedio (Fig. 6.4.8). El margen

posterior articula con la ulna en su porción proximal y distal; entre ellas se desarrolla el foramen epipodial que es más largo que ancho.

Tabla 6.51. Elasmosauridae indet., MML PV 4. Medidas del radio (en mm).

Límite	Longitud
Margen anterior	85
Cara proximal	125
Cara posterior	35
Cara distal posterior	40
Cara distal anterior	95

La ulna tiene forma subrectangular, (Fig. 6.4.8). Articula con cuatro elementos, y además forma parte del margen anterior de la aleta (Fig. 6.4.8). La cara proximal es convexa y articula con el propodio. El límite distal está dividido en dos caras: la anterior articula con el intermedio y la posterior con el ulnar (Fig. 6.4.8). El margen anterior articula con el radio en su porción proximal y distal, entre ellas se desarrolla el foramen epipodial que es más largo que ancho (Fig. 6.4.8).

Tabla 6.52. Elasmosauridae indet., MML PV 4. Medidas de la ulna (en mm).

Límite	Longitud
Margen anterior	
Cara proximal	110
Cara posterior	50
Cara distal posterior	35
Cara distal anterior	68
Cara distal media	45

Mesopodio. El radial, además de ser parte del margen anterior de la aleta, limita con cuatro elementos: el radio, el intermedio y los carpales distales I y II+III. Sólo la cara que contacta con el carpal distal II+III se distingue de las otras por ser de menor longitud (Fig. 6.4.8).

El intermedio es de forma hexagonal y limita con los elementos epipodiales, radial y cubital, y los distales II+III y IV. Sus caras proximal posterior y distal anterior son las mayores y de semejante longitud, mientras que las otras cuatro son también subiguales entre sí pero de menor longitud (Fig. 6.4.8).

El ulnar articula con la ulna, el intermedio, el distal IV y el metacarpal V. Su margen posterior presenta lo que posiblemente sean superficies articulares para algún elemento supernumerario (pisciforme?) (Fig. 6.4.8).

El carpal distal I es subrectangular y, además de formar el margen anterior de la aleta, limita con cuatro elementos: radial, carpal distal II+III, metacarpal I y metacarpal II+III. La cara articular que contacta con los tres primeros son de longitud semejante y la última es mucho menor (Fig. 6.4.8).

El carpal distal II+III es semejante al intermedio en forma y en la proporción entre sus lados, siendo sus caras mayores la proximal posterior y el distal anterior (Fig. 6.4.8).

El carpal distal IV es el único elemento de la serie distal y proximal (sin considerar el metacarpal V) que presenta su eje mayor en dirección proximodistal (Fig. 6.4.8). Limita con seis elementos: el intermedio, ulnar, distal II+III y metacarpales III, IV y V. De los seis contactos el más laxo es el que se produce con el metacarpal V, porque entre ambos elementos se interpone un espacio longitudinal que permite sólo un contacto en sus extremos proximal y distal (Fig. 6.4.8).

Es interesante destacar que los contactos de la serie distal con los metacarpales siempre son horizontales, a excepción de los que se dan entre el metacarpal III y los elementos distal II+III y IV. Por este motivo, el metacarpal III presenta dos caras articulares proximales que forman un ángulo casi recto entre sí, y así es fácilmente reconocible (Fig. 6.4.8).

MML PV 3 (Fig. 6.4.9)

2003b cf. *Mauisaurus* sp. Gasparini *et al.* (fig. 4)

2007 Elasmosauridae gen. et sp. indet. Gasparini *et al.* (fig. 3)

Materiales—Tres vértebras cervicales, varias vértebras dorsales fragmentadas, una sacra y cuatro caudales, parte proximal y fragmentos de fémur y otros fragmentos indeterminados (Fig. 6.4.9).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Localidad A de Gasparini *et al.* (2003b) (39° 46' 20" S, 66° 40' 42" O) (Fig. 6.4.5). Parte superior de la Formación Jagüel. Maastrichtiano (ver sesión 3.3.3)

Descripción

El ejemplar no estaba articulado en el momento de la colecta, no existe información sobre su posición en el campo. Morfológicamente es semejante al ejemplar MML PV 4, por ese motivo solo se ilustra el fémur, elementos no preservado en el MML PV 4.

Esqueleto apendicular

Región cervical—La vértebra cervical más anterior preservada presenta el arco neural y las costillas fusionadas al centro vertebral. El centro vertebral es más largo que alto y más ancho que largo. En la superficie lateral hay una cresta. La cara articular es ligeramente bilobada y débilmente deprimida en su centro. En la superficie ventral se observan dos forámenes alargados separados por una pequeña quilla. En la parte posterior dicha quilla se divide en dos, generándose una pequeña zona deprimida.

Las otras vértebras conservadas son de mayor tamaño y carecen de cresta lateral.

Región dorsal—Las vértebras dorsales están en mal estado de preservación, por lo que no es factible una descripción detallada. Sólo se puede decir que tienen la típica forma de carretel.

Tabla 6.53. Elasmosauridae indet., MML PV 3. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	47	35	60	47	74	128	99
2	88	76	110	88	86	125	95
3	89			89			
4	87			87			

Tabla 6.54. MML PV 3, Elasmosauridae indet. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras dorsales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	92			92			
2	73	82	102	73	112	140	79

Región sacra—Sólo se ha preservado una vértebra sacra con el arco parcialmente fusionado al centro. Las proporciones del centro vertebral son 69, 109:142. La cara articular es subcircular y ligeramente deprimida. Lateralmente, la parapófisis y diapófisis confluyen y la zona resultante es alargada dorsoventralmente. En la superficie ventral se observan dos forámenes ventrales circulares.

Región caudal—La única vértebra caudal bien preservada tenía el arco neural arco neural y la costilla fusionados al centro vertebral. En el piso del canal neural se observa un foramen alargado.

La costilla derecha, fusionada al centro vertebral, es comprimida dorsoventralmente con bordes subparalelos en su porción proximal a media. El eje mayor de la costilla se dirige fuertemente hacia atrás. La zona de articulación del arco hemal se presenta como profundas excavaciones en el extremo posterior.

Tabla 6.55. Elasmosauridae indet., MML PV 3. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras caudales.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	51	62	73	51	122	143	76
2	51	62	75	51	122	147	75
3	57	65	75	57	114	132	81
4	60			60			

Esqueleto apendicular

Miembro posterior—Del miembro posterior sólo se ha preservado el fémur (Fig. 6.4.9A-E) que presenta una columna bien definida. Proximalmente se destacan el capítulo y el trocánter, los cuales no están totalmente separados. El capítulo es fuertemente convexo. Además, se observa que al estar el trocánter desplazado posteriormente, se genera una marcada prominencia lateral con superficie rugosa (Fig. A-D).

Comparación ejemplares MML PV 4, MML PV 3

Los ejemplares MML PV 4 y MML PV 3 son considerados adultos (según Brown, 1981) por la fusión de los arcos neurales con el centro vertebral. Incluso el ejemplar MML PV 4 debería considerarse un ejemplar senil (*old adult*) por presentar los arcos hemales fusionados al centro vertebral. El resto de los caracteres observados son compatibles (caras articulares bien definidas, diferenciación de capítulo y tuberosidad en el húmero o de capítulo y trocánter y fémur) con esta asignación. El ejemplar MML PV 4 fue analizado por Salgado *et al.* (2007a) quienes infirieron una condición adulta en base a sus características histológicas .

Los ejemplares MML PV 4 y MML PV 3 poseen pocos elementos comparables (Tabla 6.56). En particular, únicamente es posible comparar vértebras de la regiones cervical (de distinta zona), dorsal y sacra. Ambos ejemplares parecen tener un tamaño semejante pero ningún carácter en común, más allá de aquellos ampliamente registrados en los Elasmosauridae. Por otro lado, tampoco se registra ninguna

diferencia remarcable pero esto puede deberse a la escasez de material, especialmente en ejemplar MML PV 3..

Tabla 6.56. Elasmosauridae indet., MML PV 3 y PV 4. Comparación de los materiales preservados.

Elementos conservados	MML PV 4	MML PV 3
Vértebras cervicales	Una, mal preservada	Cuatro
Vértebras pectorales	Dos	
Vértebras dorsales	Región completa	Cinco
Vértebras sacras	Región completa	Una
Vértebras caudales	Región completa	Cuatro
Elementos de la cintura pectoral		
Elementos de la cintura pélvica		
Húmero	Derecho	
Ulna/radio	Derecho	
Elementos del carpo/metacarpo/falanges	Completo y articulado	
Falanges	Conjunto bastante completo	Elementos aislados
Fémur		Porción distal presente
Tibia/fíbula		
Elementos del tarso metatarso/falanges		

Los ejemplares MML PV 4 y MML PV 3 fueron previamente determinados como cf. *Mauisaurus* (Gasparini *et al.*, 2003b). Posteriormente, una revisión de *Mauisaurus* fue realizada por Hiller *et al.* (2005) generando una nueva y más acotada diagnosis de *Mauisaurus haasti*, la única especie del género. Como consecuencia, Gasparini *et al.* (2007) consideraron que los elementos presentes no eran ya suficientes para asignar los materiales a cf. *Mauisaurus*, por lo que se los asignó a Elasmosauridae indet.

En esta Tesis se llega a la misma conclusión, ya que no es posible referir los ejemplares MML PV 3 y MML PV 4 a ninguna especie conocida ni se reconocen caracteres que permitan diagnosticar un nuevo taxón. Esto en parte debe fundamentalmente a la ausencia de materiales craneanos preservado (el maxilar mencionado por Gasparini *et al.* (2003b) no pudo ser encontrado en el momento de la revisión) y asimismo la falta de una región cervical bien preservada hace imposible una comparación con otros elasmosauridos.

6.1.4.6 Formación Santa Marta

Materiales—MLP 11-II-20-4, vértebra cervical (Fig. 6.4.11A-C).

Procedencia geográfica y estratigráfica—MLP 11-II-20-4, Lago Monolítico (S 63° 52' 38.4"; O 57° 54' 36"), Isla James Ross, Archipiélago James Ross (Fig. 6.4.10). Formación Santa Marta. Parte media del Miembro Lachman Crag (parte inferior del Miembro Beta de Olivero *et al.*, 1986). Campaniano inferior (McArthur *et al.*, 2000) (ver sección 3.5.1).

Descripción

El centro vertebral es más largo que alto y más ancho que largo. La cara articular anterior es débilmente cóncava, y está dañada, por lo que no se puede determinar su forma exacta (Fig. 6.4.11B). La superficie lateral tiene una conspicua cresta lateral (Fig. 6.4.11A). En la superficie ventral del centro vertebral hay dos forámenes, pero como la superficie ventral no se preservó completa, es posible que hubiese al menos otro foramen más. La costilla es comprimida dorsoventralmente, y ocupa gran parte del margen ventrolateral del centro vertebral, no observándose la sutura de la costilla con el centro vertebral (Fig. 6.4.11A).

Discusión

En la vértebra MLP 11-II-20-4 no sólo se ha producido el cierre neurocentral, sino que ya no es visible la sutura neurocentral (Fig. 6.4.11A), por lo que se considera correspondiente a un individuo adulto (*sensu* Brown, 1981).

El ejemplar MLP 11-II-20-4 es referible a Elasmosauridae por la presencia de un centro vertebral más largo que alto y de una cresta lateral. La cara articular está muy dañada y no es posible determinar si es o no bilobada. Sin embargo, la elongación del centro vertebral y la cresta lateral son caracteres típicos de los Elasmosauridae, y no se hallan en combinación en ninguna otra familia de plesiosaurios del Cretácico Tardío (Werner y Bardet, 1996; Gasparini y Salgado, 2000). Este ejemplar es relevante, por cuanto es el primer registro de Elasmosauridae en la Formación Santa Marta y el más antiguo de Antártida.

Tabla 6.57. Elasmosauridae indet., MLP 11-II-20-4. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de la única vértebra cervical preservada.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	104	80	118	77	113	148	105

6.1.4.7 Formación Snow Hill Island Miembro Herbert Sound

Materiales—**MLP 86-X-28-3**, dos vértebras cervicales (Fig. 6.4.11C, D); **MLP 86-X-28-(2-6)**, diez vértebras cervicales posteriores articuladas con tres vértebras pectorales (Fig. 6.4.11E, H), parte de dos vértebras dorsales, costillas y fragmentos indeterminados.

Procedencia geográfica y estratigráfica—MLP 86-X-28-3 y MLP 86-X-28-(2-6), localidad del perfil QF de Olivero (1992), Isla James Ross, Archipiélago James Ross, Antártida (Fig. 6.4.10). Formación Santa Marta. Miembro Herbert Sound (Miembro Gama de Olivero *et al.*, 1986). Campaniano superior (McArthur *et al.*, 2000) (ver sección 3.5.2).

MLP 86-X-28-3—El centro vertebral es levemente más largo que alto y más ancho que largo. Las caras articulares son levemente bilobadas (Fig. 6.4.11D). Uno de los cuerpos presenta una cresta lateral, si bien está parcialmente dañada (Fig. 6.4.11C). La parapófisis consiste en una depresión ubicada ventrolateralmente (Fig. 6.4.11C). En la superficie ventral se observan dos forámenes ventrales alargados separados por una quilla roma.

Tabla 6.58. Elasmosauridae indet., MLP 86-X-28-3. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las dos vértebras cervicales preservadas.

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	40	38	56	95	140	147	85
2	42	40	-	-	-	-	-

MLP 86-X-28-(2-6)—El ejemplar comprende una serie de diez vértebras cervicales y tres pectorales pertenecientes a un mismo individuo, originalmente articuladas (Fig. 6.4.11E). Además, se preservaron dos vértebras dorsales no articuladas con el resto. Todos los centros vertebrales son tan largos como altos, y ambas medidas son superadas por la anchura. El VLI es decreciente en la secuencia en dirección cráneo-caudal (Tabla 6.59). Las caras articulares son subelípticas y planas (Fig. 6.4.11H). Las superficies laterales son levemente cóncavas en dirección anteroposterior (Fig. 6.4.11G). Las parapófisis son subelípticas y elongadas anteroposteriormente en las vértebras anteriores, pero a partir de la sexta pre-pectoral comienzan a desplazarse dorsalmente hacia la superficie lateral (Fig. 6.4.11E). Ventralmente hay dos forámenes separados por una quilla roma en las vértebras anteriores (Fig. 6.4.11G), pero en la primera y tercera pre-pectoral (en la segunda pre-pectoral la superficie ventral está dañada), además de los dos forámenes principales, hay uno o dos forámenes extra de menor tamaño (Fig. 6.4.11F). En las vértebras cervicales más anteriores la espina neural es expandida anteroposteriormente y desplazada posteriormente con respecto

al arco neural. La región pectoral está formada por tres vértebras en las que se observa el pasaje de la articulación de la costilla del centro vertebral al arco neural. La región dorsal está representada únicamente por dos fragmentos de centro vertebral.

Tabla 6.59. Elasmosauridae indet., MLP 86-X-28-(2-6). Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI des vértebras cervicales y pectorales preservadas

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
1	45	46	62	102	138	135	83
2	45	44	63	98	140	143	84
3	46	45	65	98	141	144	84
4	45	44	65	98	144	148	83
5	44	48	66	109	150	138	77
6	46	45	67	98	146	149	82
7	46	48	68	104	148	142	79
8	47	48	66	102	140	138	82
9	45	44	67	98	149	152	81
10	46	49	69	107	150	141	78
11	47	49	79	104	168	161	73
12	-	-	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	-	-

Discusión

En los ejemplares MLP 86-X-28-3 y MLP 86-X-28-(2-6) no ha ocurrido el cierre neural (Fig. 6.4.11C, E) por lo que se los considera juveniles (según Brown, 1981). Por lo tanto, entre los ejemplares descriptos se encuentran individuos en diferente estadio de desarrollo.

Las vértebras MLP 86-X-28-3 tienen el centro vertebral levemente elongado, las caras articulares bilobadas y presentan cresta laterales. El centro vertebral elongado las diferencia de las referidas a *Aristonectes parvidens* (sección 6.1.1). Por lo tanto, se refiere el MLP 86-X-28-3 a Elasmosauridae.

El ejemplar MLP 86-X-28-(2-6) tiene centros vertebrales con longitudes y alturas subiguales, cara articular no bilobada y carece de cresta lateral. La ausencia de elongación, y la falta de cresta lateral y cara articular bilobada en el MLP 86-X-28-(2-6) puede deberse al estadio ontogenético o a la posición en la región cervical. En efecto, esos caracteres pueden estar ausentes o no son conspicuos en la parte posterior de la región cervical de los elasmosáuridos. (Welles 1952, 1962; Gasparini *et al.*, 1984; O'Keefe y Hiller, 2006), por lo que la exclusión de MLP 86-X-28-(2-6) de Elasmosauridae no es definitiva, pues la secuencia MLP 86-X-28-(2-6) preserva las diez primeras vértebras pre-pectorales (últimas diez cervicales). Otro elemento a considerar es el registro de *Aristonectes* en la Sub-Cuenca James Ross (Formación

López de Bertodano, Maastrichtiano superior) (Chatterjee y Small, 1989; Gasparini *et al.*, 2003a; O'Gorman *et al.*, 2010; sección 6.1.1). Este género, al igual que MLP 86-X-28-(2-6) presenta vértebras cervicales anteriores bilobadas (las cervicales medias y posteriores no se conocen) y el cuerpo no elongado. Por lo tanto, según estos caracteres MLP 86-X-28-(2-6) es asignable tanto a *Aristonectes* sp. como a Elasmosauridae indet. Para determinar cuál es la asignación más plausible, es necesario analizar más detenidamente el comportamiento de VLI. En la figura 6.4.12 se grafica el VLI de las vértebras cervicales del holotipo de *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 y tres Elasmosauridae: *Mauisaurus haasti* Hector, 1874 del Campaniano-Maastrichtiano de Nueva Zelanda y Campaniano de Chile (Hiller *et al.*, 2005; Otero *et al.*, 2010), *Morenosaurus stocki* Welles, 1943 del Maastrichtiano de California (Welles 1962) y MLP 93-I-5-1, holotipo de nov. gen. et sp. 2. Se observa en la figura 6.4.12 que en dos elasmosáuridos graficados las últimas 10 vértebras cervicales presentan valores de VLI semejantes a las de las vértebras cervicales del MLP 86-X-28-(2-6).

Por otro lado, en *Aristonectes* se observa un descenso del VLI en las primeras 19 vértebras cervicales. Suponiendo que la región cervical de *Aristonectes* tiene una estructura semejante a la observada en otros plesiosauroideos (máximo VLI en las vértebras cervicales anteriores y medias, y descenso marcado en la parte posterior de la región cervical, sección 6.1.1) (Brown, 1981; O'Keefe y Hiller, 2006), las vértebras cervicales posteriores de *Aristonectes* deberían tener un VLI menor a 80 y por lo tanto ser menos elongadas que las MLP 86-X-28-(2-6). Además, el ejemplar MLP 86-X-28-(2-6) corresponde a un juvenil, por lo que es posible que el centro vertebral aún no alcanzase su elongación máxima, y por lo tanto su VLI máximo. Por esa razón las vértebras MLP 86-X-28-(2-6) no pueden ser referidas a *Aristonectes* sp. y tampoco corresponden a la morfología observada en Polycotylidae, en los que el centro vertebral no es alargado y la cara articular es subcircular y fuertemente deprimida (Williston, 1908; Storrs, 1999; Sato y Storrs, 2000; Salgado *et al.*, 2007b). En conclusión, la asignación del ejemplar MLP 86-X-28-(2-6) a Elasmosauridae indet. es la más parsimoniosa.

Con los conocimientos actuales la morfología de las vértebras cervicales aisladas en Elasmosauridae no es en general diagnóstica por debajo de la categoría familia (O'Keefe y Hiller, 2006), por lo que no se puede hacer una determinación genérica en ninguno de los materiales descriptos.

Sin embargo estos registros son importantes por cuanto es el primer registro de Elasmosauridae en el Miembro Herbert Sound de la Formación Snow Hill Island.

Miembro Cabo Lamb

Materiales—MLP 99-XII-1-8, 19 vértebras cervicales (contando atlas y axis), dos vértebras pectorales, cuatro vértebras dorsales y cinco vértebras caudales y fragmentos indeterminados, costillas cervicales, dos fragmentos de coracoides (Figs 6.4.13-14).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Península Antártica, Archipiélago James Ross, Isla Vega, Cabo Lamb. Formación Snow Hill Island, Miembro Cabo Lamb, (Campaniano superior–Maastrichtiano inferior) (Crame *et al.*, 2004). Secuencia *Neograhamites*-*Gunnarites*. Maastrichtiano inferior (Olivero y Medina, 2000, ver sección 3.5.2).

Descripción

Región cervical—de la región cervical se han preservado 19 vértebras cervicales *Atlas axis*. Del complejo atlas-axis se ha preservado el cuerpo casi completo y parte del arco neural del axis (Fig. 6.4.13A-E). El cuerpo del complejo mide 34 mm de longitud total y 23 mm de altura y 28 mm de anchura en su cara posterior. La superficie dorsal del centro vertebral forma el piso del canal neural; en él hay dos pares de pequeños forámenes en el centro vertebral del atlas y dos en el centro vertebral del axis (Fig. 6.4.13D). Entre ambos pares de forámenes se extiende un surco medial (Fig. 6.4.13D). La cara articular anterior forma la depresión conocida como fosa del atlas, o “*atlantal cup*” en la que articula el cóndilo occipital. La fosa del atlas es subcircular y está fuertemente deprimida, pero el margen dorsal es llano, ventralmente se desarrolla una pequeña extensión (Fig. 6.4.13B), por lo que adquiere una forma acorazonada. En la superficie de la fosa del atlas hay una foseta notocordal central y otra más pronunciada ubicada ventralmente a la primera (Fig. 6.4.13B). La fosa del atlas está formada dorsalmente por los pedicelos del arco neural y centralmente por el intercentro del atlas. En la parte central de la fosa del atlas no son visibles las suturas entre los elementos que la forman, pero por la posición es probable que el centro vertebral del atlas forme la zona central.

En vista lateral el margen anterior del complejo atlas-axis es cóncavo. En la superficie lateral se distingue una sutura horizontal entre el arco neural del atlas y el intercentro, la cual se ha cerrado en su parte anterior (Fig. 6.4.13F). Además, se observa la sutura entre el arco neural y el centro del atlas (Fig. 6.4.13A). El arco neural del atlas, además, contacta con el arco neural del axis formando una corta sutura vertical (Fig. 6.4.13A). El resto de la superficie lateral del complejo atlas axis está

formada por el cuerpo del atlas y el cuerpo del axis fusionados entre sí (Fig. 6.4.13A). El intercentro del atlas, además de formar la zona central del "atlantal cup" conforma la parte anterior de la hipoapófisis y posteriormente se proyecta cubriendo la cara anterior de la parte proximal de la costilla del axis (Fig. 6.4.13E). La parte posterior de la quilla ventral está formada por el intercentro del axis. De las costillas del axis sólo se han preservado únicamente las zonas proximales, articulan con el centro del axis.

Se han preservado 19 vértebras cervicales (contando atlas y axis) en buen estado, más algunos fragmentos indeterminables. En las vértebras tres y cuatro de la serie reconstruida los centros vertebrales son más altos que largos mientras que ambas medidas son subiguales en los restantes (Tabla 6.60). En todas las vértebras la anchura supera a la longitud y altura. El VLI promedio es 76, un valor bajo se lo compara con los valores típicos de los elasmosáuridos adultos (O'Keefe y Hiller, 2006, ver secciones 6.1.2, 3). Las caras articulares son subelípticas, y en ningún caso se observa una escotadura ventral (Fig. 6.4.14A). Las facetas pediculares son alargadas anteroposteriormente (Fig. 6.4.14C). Las parapófisis están formadas por depresiones de posición ventrolateral (Fig. 6.4.14B). En la superficie ventral hay dos forámenes (Fig. 6.4.14D).

Las vértebras dorsales tienen la forma típica de carretel de las dorsales de elasmosáuridos, con los laterales fuertemente cóncavos anteroposteriormente (Fig. 6.4.14F, G), un cuerpo más alto que largo y más ancho que alto. La cara articular es circular (6.4.14E) y en los laterales hay de tres a cuatro forámenes (Fig. 6.4.14G).

Sólo se preservaron tres vértebras caudales. Los centros vertebrales son más altos que largos y más anchos que altos (Tabla 6.60, Fig. 6.4.14J, K). La parapófisis están ubicadas lateralmente, son circulares y ocupan gran parte de la superficie lateral del centro (Fig. 6.4.14J-M). La cara articular es levemente deprimida. Las facetas hemales están más desarrolladas en el margen posterior (Fig. 6.4.14M). En la superficie central hay al menos tres forámenes, uno medial y al menos dos laterales, pudiendo ser dos pares en algunos casos (Fig. 6.4.14M).

Se han preservado parte de los coracoides correspondientes a la superficie de sínfisis (Fig. 6.4.14H). En la superficie medial se distingue el proceso ventromedial de cada coracoides, los cuales contactan en la línea de sutura para formar un único proceso de forma cónica.

Tabla 6.60. MLP 99-XII-1-8, Elasmosauridae indet. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI (La numeración de las vértebras dorsales y caudales indica solo el orden relativo).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Cervical	-	-	-	-	-	-	-
1+2	33	23	27	-	-	-	-
3	18	23	29	128	161	126	69
4	19	24	32	126	168	133	68
5	-	25	31	-	-	124	-
6	24	-	-	-	-	-	-
7	24	26	-	108	-	-	-
8	26	26	39	100	150	150	80
9	26	29	40	112	154	138	75
10	29	29	41	100	141	141	83
11	30	-	-	-	-	-	-
12	31	-	-	-	-	-	-
13	34	-	50	-	147	-	-
14	32	-	-	-	-	-	-
15	34	-	-	-	-	-	-
16	36	39	53	108	147	136	78
17	36	37	-	103	-	-	-
18	40	-	-	-	-	-	-
19	41	-	-	-	-	-	-
Dorsal	-	-	-	-	-	-	-
1-	50	63	67	126	134	106	77
2	-	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-	-
Caudal	-	-	-	-	-	-	-
1	34	50	60	147	176	120	62
2	34	51	59	150	174	116	62
3	34	50	60	147	176	120	62
4	35	50	59	143	169	118	64

Discusión

Una de las principales dificultades de la sistemática de los plesiosaurios es la presencia de un postcráneo generalizado que reduce el número de caracteres utilizables, por lo que la sistemática de este grupo está basada (principalmente) en estructuras craneanas (O'Keefe, 2001a, 2004a; Ketchum y Benson, 2010). Sin embargo, la región cervical y particularmente el complejo atlas-axis es una importante fuente de caracteres de valor sistemático. Esto se debe en parte a la estructura compuesta del complejo atlas-axis, y por lo tanto son muy útiles los ejemplares en los que las suturas aún son visibles, ya que permiten determinar las relaciones entre los elementos que forman dicho complejo (Bakker, 1993). Desafortunadamente, sólo en un escaso número de géneros de plesiosaurios se conoce la estructura del complejo atlas-axis. Así, en el análisis a gran escala de la filogenia de los plesiosaurios realizado por Ketchum y Benson (2010) el carácter 114 (formación del la fosa del atlas o *atlantal cup*) está escoreado sólo en 18 de los 66 (27%) taxones considerados, y particularmente no es conocida en ningún elasmosáurido considerado en el

mencionado análisis, a excepción de *Aristonectes parvidens* cuya posición filogenética aún está en debate (O'Keefe y Street, 2009; Ketchum y Benson, 2010).

La ausencia de fusión del arco neural en todas las vértebras del ejemplar MLP 99-XII-1-8 indica la condición juvenil (*sensu* Brown, 1981) del espécimen. Además, algunas de las suturas entre los elementos del complejo atlas-axis también son visibles, lo cual puede estar asociado a la condición juvenil. Se han preservado más de 19 vértebras cervicales anteriores, no bilobadas, con un VLI relativamente bajo, otros caracteres esperables en un elasmosáurido juvenil.

El único otro plesiosaurio no policotílido registrado en la Sub-Cuenca James Ross es *Aristonectes parvidens*, pero las proporciones de las vértebras cervicales del ejemplar MLP 99-XII-1-8 son diferentes de las observadas en TTU P 9219, un ejemplar juvenil referido a *Aristonectes parvidens* (Chatterjee y Small; Gasparini *et al.*, 2003a) y a las registradas en MML PV 5 referido en esta Tesis a *Aristonectes* sp. (ver sección 6.1.1) y son más cercanas a las registradas en elasmosáuridos generalizados juveniles (Fig. 6.1.25). Dado el estado fragmentario del ejemplar MLP 99-XII-1-8 no es posible una determinación a nivel genérico o específico.

Sin embargo, la descripción que se da aquí de la estructura del complejo atlas-axis es relevante, por cuanto es la primera descripción de este tipo en un Elasmosauridae del Cretácico Tardío, aparte del caso particular de *Aristonectes parvidens*.

Los caracteres sistemáticos reconocidos en el complejo atlas-axis de plesiosaurios son 1] formación de la fosa del atlas (Brown, 1981; O'Keefe, 2001a); 2] presencia de hipoapófisis en el atlas (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008) 3] presencia de costilla en el atlas (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008); 4] articulación de la costilla del axis (Andrews, 1910, 1913; O'Keefe, 2001a); 5] número de cabezas de la costilla del axis (O'Keefe, 2001a).

La conformación de la fosa del atlas (*atlantal cup*) en MLP 99-XII-1-8 es igual a la registrada en *Aristonectes parvidens* (Elasmosauridae); *Trinacromerum bentonianum* (Policotylidae); *Peloneustes philarchus* (Pliosauridae); *Brancasaurus brancai* (Leptocleididae) (Andrews, 1913; Wegner, 1914; Bakker, 1993; Gasparini *et al.*, 2003a). Esta configuración, en la que no participa el centro del atlas en la formación de los márgenes laterales de la fosa del atlas, es diferente a la observada en *Muraenosaurus leedsii* y *Cryptoclidus eurymerus* (Cryptocleididae), en los cuales el centro del atlas participa formando los laterales de esta fosa (Brown, 1981).

La hipoapófisis del atlas está presente en la mayoría de los plesiosauroideos de los que se cuenta con material, con la excepción de *Brancasaurus brancai* (Leptocleididae) (Wegner, 1914)

Según el criterio de Druckenmiller y Russell (2008a), seguido por Ketchum y Benson (2010), la proyección posterior del intercentro del atlas no se considera como una costilla. Por lo tanto, el estado observado en el ejemplar MLP 99-XII-1-8, en el que se observa únicamente dicho proceso, está ampliamente distribuido dentro de los plesiosaurios (Ketchum y Benson, 2010).

La posición de la articulación de la costilla del axis se conoce entre los elasmosáuridos del Cretácico solamente en el caso de *Eromangasaurus australis*; en esta especie, la articulación de la costilla se realiza únicamente con el cuerpo del atlas (Kear, 2005), tal como ocurre en el MLP 99-XII-1-8.

Con respecto al número de cabezas de la costilla del axis, la condición más común es la presencia de una cabeza mientras que se registran dos en *Thalassiodracon hawkinsi* y *Pelonestures philarchus* (O'Keefe, 2001a). En el ejemplar MLP 99-XII-1-8 se observan dos elementos separados que se proyectan posteroventralmente: el proceso posterior del atlas y la costilla del axis, como se registra en el holotipo de *Eromangasaurus australis* (Kear, 2005), un ejemplar en el que permanecen abiertas algunas suturas del complejo atlas-axis. Sin embargo, en complejos de elasmosáuridos adultos en lo que las suturas no son visibles, suele observarse una única proyección en cada margen que corresponde mayormente a la costilla del axis. Comparando el ejemplar MLP 99-XII-1-8 con el MLP 93-I-5-1, único ejemplar de nov. gen. et sp. 1 (Fig. 6.3.3E), es posible reconocer un posible proceso posterior del centro del atlas fusionado a la parte anterior de la costilla del axis. Si bien ambos elementos están fusionados, se observa un débil surco que puede estar marcando la línea de sutura. Un caso semejante se observa en el ejemplar TMP 2007.011.0001, holotipo de *Albertonectes vanderveldei* aunque en ese caso el proceso posterior del atlas se proyecta hasta la mitad de la costilla del axis, más que lo que se observa en, MLP 99-XII-1-8. Por lo tanto, es posible plantear que la “costilla del atlas” que se observa en Elasmosauridae puede ser en general una estructura compuesta por la costilla del axis con el agregado del proceso posterolateral del atlas.

Otro elemento interesante es la gran semejanza del complejo atlas-axis del ejemplar MLP 99-XII-1-8 y el MLP 40-XI-14-6, holotipo de *Aristonectes parvidens* (Fig. 6.1.3A-D). Esta comparación es relevante por cuanto, como se ha mencionado previamente, la posición filogenética de *Aristonectes* es discutida siendo las dos hipótesis más citadas la relación con Criptocleydoidea (O'Keefe, 2009) y

Elasmosauridae (Gasparini *et al.*, 2003a; Ketchum y Benson, 2010; esta Tesis, ver 6.1.1, 7.2.2.1 y 7.2.2.2). La semejanza de la estructura del complejo atlas axis de *Aristonectes parvidens* (ejemplares juvenil TTU P 9219 y adulto, MLP 40-XI-14-6) y MLP 99-XII-1-8 es un elemento a favor de la hipótesis de la relación de *Aristonectes parvidens* con los Elasmosauridae.

Otro elemento importante surge de la observación de que, como se mencionó antes, la dificultad de escorrear algunos caracteres del complejo atlas-axis en elasmosáuridos se debe a que la fusión de sus elementos ocurre en estadios tempranos de la ontogenia, por lo que en general las suturas no son visibles en ejemplares adultos. El único caso de suturas claramente visibles en el complejo atlas-axis de un Elasmosauridae es el caso de *Aristonectes parvidens*. Sin embargo, el holotipo de *Aristonectes parvidens* es un ejemplar considerado “adulto” (Gasparini *et al.*, 2003a). Este hecho llama la atención sobre posibles diferencias en el patrón de cierre de suturas en el caso de *A. parvidens* en comparación con lo observado en otros Elasmosauridae. En particular en el ejemplar MLP 99-XII-1-8 ha comenzado a cerrarse la sutura entre el arco neural del atlas y el intercentro, mientras que esa sutura permanece completamente abierta en el holotipo de *A. parvidens*. Del mismo modo, en MLP 99-XII-1-8 no se distinguen suturas en la superficie de la fosa del atlas pero permanecen abiertas en el holotipo de *A. parvidens*. Estos datos podrían indicar la presencia de procesos de heterocronía, específicamente la retención de caracteres juveniles en los adultos de *Aristonectes parvidens*. La presencia de suturas en el complejo atlas-axis del holotipo de *Aristonectes parvidens*, un ejemplar considerado adulto por Gasparini *et al.* (2003a), sumado a la ausencia de cierre neural en las vértebras caudales y las proporciones particulares de las vértebras cervicales, más semejantes a las de los elasmosáuridos juveniles que a las de los adultos, podría estar relacionado con este tipo de procesos (ver sección 6.1.1)

6.1.4.8 Formación López de Bertodano

MLP 82-I-28-1 (Figs 6.4.16, 17)

Material—15 vértebras cervicales; tres vértebras pectorales, 24 vértebras dorsales, 21 vértebras caudales, parte de los coracoides, miembro posterior (Figs 6.4.16, 17).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Isla Marambio, Cabo Bodman, Antártida (Fig. 6.4.15). Formación López de Bertodano. Unidad de Moluscos (ver sección 3.5.3).

Descripción

Originalmente, la secuencia vertebral estaba mayormente articulada aunque por el trabajo de preparación se ha producido la desarticulación del conjunto en secciones de tres o cuatro vértebras cada uno (Fig. 6.4.16B). En todas las vértebras los arcos neurales y las costillas cervicales están fusionadas al centro vertebral (Fig. 6.4.16D, F).

Si bien las medidas tomadas son aproximadas, por el estado de preservación y la dificultad de trabajar con grupos de vértebras articuladas, se pueden describir las proporciones generales de los centros.

Esqueleto apendicular

Región cervical—Sólo se han preservado las últimas 15 vértebras cervicales. El centro vertebral es, en todas las vértebras, tan largo como alto y la anchura supera a ambas medidas (Tabla 6.61). El índice HI toma valores próximos a 100 mientras que el BI y BHI es cercano a 140. El VLI permanece casi constante tomando valores entre 86 y 82 (Tabla 6.61). Las caras articulares son bilobadas en las vértebras más anteriores (Fig. 6.4.16A), pero la escotadura ventral desaparece hacia la vértebra pre-pectoral 9. En la superficie lateral se observa una cresta lateral bien desarrollada en las vértebras prepectorales 15, 14, 13 y 11 (la vértebra pre-pectoral número 12 está muy dañada) (Fig. 6.4.16B) pero no en las posteriores.

Las parapófisis son ventrolaterales (Fig. 6.4.16B) en la sección anterior preservada y se hacen laterales hacia la vértebra pre-pectoral número 4. En la primera vértebra pre-pectoral se presenta una parapófisis lateral con una pequeña quilla que se dirige hacia el arco neural. En la superficie ventral hay dos forámenes separados por una quilla roma (Fig. 6.4.16C). Hacia atrás, las zonas que rodean los forámenes se hacen cada vez más deprimidas. Hacia las últimas vértebras estas zonas se expanden lateralmente y generan que la quilla sea más ancha.

Las prezigapófisis están fusionadas entre sí formando una estructura en forma de cuchara. Al no haber ninguna vértebra libre de articulación en la que esta estructura se preservara, no se puede describir su superficie. Las postzigapófisis tienen una configuración semejante, observándose su fusión en una única estructura de sección romboidal, como es usual en elasmosáuridos (Welles, 1943; Hiller *et al.*, 2005). Los arcos neurales son bajos, alrededor de 1/3 de la altura del centro vertebral y decrecen hacia la parte posterior.

Región dorsal—Se han preservado 24 vértebras dorsales. Todas tienen el arco neural fusionado al centro vertebral (Fig. 6.4.16D). En general, el mal estado de preservación hace imposible una descripción detallada de esta región. El centro

vertebral es más ancho que alto y más alto que largo (Tabla 6. 61). El VLI de las primeras vértebras (en las que fue posible obtenerlo) oscila alrededor de 86 (Tabla 6. 61). Las caras articulares son subcirculares (Fig. 6.4.16E). El centro vertebral es cóncavo en dirección anteroposterior (Fig. 6.4.16D). En las primeras dorsales se produce una fuerte depresión por debajo de la base de la diapófisis. Ventralmente se observa un número variable de forámenes. El número varía entre 3 y 6. Es posible que alguno de esos se produjeran durante la preparación con ácido.

Las diapófisis se proyectan lateralmente, su eje inclina hacia el plano sagital mientras que su superficie dorsal inclina caudalmente. En el margen anterior ventral de las diapófisis se observa un aumento brusco de espesor, generando un escalón marcado.

Región caudal—Se han preservado 23 vértebras caudales mayormente articuladas. En todas, el arco neural está fusionado al centro vertebral (Fig. 6.4.16F). La costilla caudal está fusionada al centro vertebral únicamente en las primeras nueve vértebras, si bien en varios casos esta fusión no es completa. Si bien en la mayoría de los casos no es posible tomar las medidas de los centros vertebrales porque están articulados, sin embargo se puede afirmar que estos son más altos que largos y más anchos que altos (Tabla 6.61). La cara articular es subelíptica. La parapófisis es subcircular y no expandida lateralmente. Ventralmente presentan un foramen. Las últimas costillas caudales, las únicas bien preservadas, presentan una leve expansión distal y la superficie dorsal es cóncava (Fig. 6.4.16F). El arco neural es bajo en todos los casos (Fig. 6.4.16F).

Tabla 6.61. Elasmosauridae indet., MLP 82-I-28-1. Medidas L, H y B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales.

Región.	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Cervical	-	-	-	-	-	-	-
15	64	60	88	94	138	147	86
14	65	63	86	97	132	137	87
13	-	-	-	-	-	-	-
12	67	60	88	90	131	147	91
11	62	63		102			
10	-	-	-	-	-	-	-
7	64	66	-	103	-	-	-
9	65	62	-	95	-	-	-
8	65	66	91	102	140	138	83
7	66	65	92	98	139	142	84
6	65	-	93	-	143	-	-
5	65	-	-	-	-	-	-
4	66	-	-	-	-	-	-
3	64	-	-	-	-	-	-

**O'Gorman-Plesiosaurios del Cretácico Superior
de Patagonia y La Península Antártica**

Región.	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
2	64	68	-	106	-	-	-
1	65	-	-	-	-	-	-
Dorsal							
1	56	74	-	132	-	-	-
2	65	70	-	108	-	-	-
3	64	71	-	111	-	-	-
4	67	75	-	112	-	-	-
5	63	79	-	125	-	-	-
6	68	-	-	-	-	-	-
7	64	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-
9	69	-	-	-	-	-	-
10	65	-	-	-	-	-	-
11	62	70	-	113	-	-	-
12	55	-	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	-
14	65	-	-	-	-	-	-
15	60	-	-	-	-	-	-
16	54	-	-	-	-	-	-
17	-	-	-	-	-	-	-
18	60	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	-	-	-
21	-	-	-	-	-	-	-
22	55	-	-	-	-	-	-
23	-	-	-	-	-	-	-
24	-	-	-	-	-	-	-
Sacra							
1	58	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-	-
1	-	-	-	-	-	-	-
Caudal							
2	52	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-	-
4	51	-	-	-	-	-	-
5	50	-	-	-	-	-	-
6	50	-	-	-	-	-	-
7	45	-	-	-	-	-	-
8	50	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-
11	45	-	-	-	-	-	-
12	43	-	-	-	-	-	-
13	45	-	-	-	-	-	-
14	45	-	-	-	-	-	-
15	40	-	-	-	-	-	-
16	-	-	-	-	-	-	-
17	43	-	-	-	-	-	-
18	40	-	-	-	-	-	-
19	38	-	-	-	-	-	-
20	42	-	-	-	-	-	-

Región.	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
21	41	-	-	-	-	-	-
22	-	-	-	-	-	-	-
23	-	-	-	-	-	-	-

Cintura pectoral

Coracoides. Sólo se ha preservado parte de los coracoides en articulación (Fig. 6.4.16G-H). Sólo se pueden determinar tres caracteres de interés 1, ausencia del proceso anterior, aunque esto puede deberse a preservación; 2) presencia de una cresta transversa poco desarrollada y 3) presencia de proceso medio ventral marcado y dirigido hacia atrás.

Miembro posterior

Sólo se ha preservado el miembro posterior izquierdo.

Fémur. El fémur presenta una columna bien definido y grácil (Fig. 6.4.17), mide 263 mm de longitud y más 140 mm (está roto, por lo que no se conoce el valor exacto) en dirección anteroposterior en la zona distal. Estas medidas dan como resultado un B:L superior a 53%.

La superficie articular del capítulo es fuertemente convexa, casi hemisférica (Fig. 6.4.17B, C). El trocánter es confluyente con el capítulo sólo en su parte más dorsal y anterior (Fig. 6.4.17C). La superficie del trocánter es subrectangular, el eje mayor es oblicuo con respecto al eje del fémur y su parte proximal anterior a la distal (Fig. 6.4.17A) como ocurre en el ejemplar MLP 93-I-5-1 previamente descrito (Fig. 6.3.10B).

Al nivel de la columna y sobre la superficie ventral se desarrolla una prominente cicatriz muscular que está formada por pequeñas saliencia y fuertes depresiones *shath* (Fig. 6.4.17B). Presenta un desarrollo mayor en dirección proximodistal, siendo su medida en esa dirección 60 mm y 51,9 mm en dirección anteroposterior. La superficie de la cicatriz es muy rugosa en sus zonas anterior y posterior, quedando una zona media menos modificada con respecto a la superficie general de la columna (Fig. 6.4.17B).

En la expansión distal presenta una superficie ventral más convexa que la dorsal. Distalmente se diferencian dos facetas articulares (faceta tibial y faceta fibular), no siendo posible medirlas debido a que a ambas tienen faltantes debido a la rotura del material. En ambas facetas se registra un ángulo de 150° (Fig. 6.4.17B).

Tibia. La tibia es un elemento aplanado de forma subrectangular limitada por cuatro caras articulares y el margen anterior de la aleta (Fig. 6.4.17A, B). La mayor de las caras articulares es la proximal (Tabla 6.62). Articula proximalmente con el fémur, posteriormente con la fibula y distalmente con el tibial e intermedio. Todas las carillas articulares son casi rectas, (Fig. 6.4.17A, B). En la carilla articular interna se observa una escotadura que forma, junto con la fibula, un foramen epipodial de 29 mm de longitud proximo-distal y 15 mm de longitud anteroposterior (Fig. 6.4.17A, B).

Tabla 6.62. Elasmosauridae indet., MLP 82-I-28-1. Medidas (en mm) de las longitudes de los márgenes de la tibia izquierda.

Medidas	(mm)
Cara articular proximal	+76
Cara articular distal anterior	+48
Cara articular distal posterior	20,5
Cara articular posterior	53,6
Margen anterior	-

Fibula. La fibula es un elemento aplanado, subrectangular, limitado por cuatro caras articulares y el margen posterior de la aleta (Fig. 6.4.17A, B). La mayor de las caras articulares es la proximal (Tabla 6.63). Articula proximalmente con el fémur, anteriormente con la tibia y distalmente con el fibular y el intermedio. Todas las carrillas articulares rectas (Fig. 6.4.17A, B). En la carilla articular anterior se observa una escotadura que forma, junto con la tibia, un foramen epipodial (Fig. 6.4.17A, B).

Tabla 6.63. Elasmosauridae indet., MLP 82-I-28-1. Medidas (en mm) de las longitudes de los mérgenes de la de la fibula izquierda.

Medidas	(mm)
Cara articular proximal	+70,2
Cara articular distal anterior	49,7
Cara articular distal posterior	+19,3
Margen posterior	-
Cara articular anterior	50,5

Tibial. Elemento subrectangular limitado por cuatro carillas articulares y el margen anterior de la aleta (Fig. 6.4.17A, B). Todas las carillas articulares son relativamente rectas, a excepción de la cara distal posterior. Las medidas se registran en la tabla (Tabla 6. 64).

Tabla 6.64. Elasmosauridae indet., MLP 82-I-28-1. Medidas (en mm) de las longitudes de los márgenes del tibial izquierdo.

Medidas	(mm)
Cara articular proximal	+48
Cara articular distal	-
Cara articular distal posterior	11,5
Cara articular posterior	39,4

Intermedio. El intermedio es un elemento hexagonal cuyos lados mayores son opuestos y paralelos con dirección anteroproximal-posterodistal (Tabla 6.65, Fig. 6.4.17A, B). Articula proximalmente con la tibia (proximal anterior), fíbula (proximal posterior) y distalmente con los distales II+III y IV, anteriormente con el tibial y posteriormente con el fibular, este último no preservado

Tabla 6.65. Elasmosauridae indet., MLP 82-I-28-1. Medidas (en mm) de las longitudes de los márgenes del intermedio izquierdo.

Medidas	(mm)
Cara articular proximal anterior	26
Cara articular proximal posterior	44,5
Cara articular distal anterior	48,5
Cara articular distal posterior	18
Cara articular posterior	29,6
Cara articular anterior	39,4

Tarsal distal I. Elemento subrectangular limitado por cuatro carillas articulares y el margen anterior de la aleta (Tabla 6.66, Fig. 6.4.17A,). Limita proximalmente con el tibial y posteriormente con el tarsal II+III y distalmente con los metatarsales I y II.

Tabla 6.66. Elasmosauridae indet., MLP 82-I-28-1. Medidas (en mm) de las longitudes de los márgenes del tarsal distal I izquierdo.

Medidas	(mm)
Cara proximal	39,4
Cara distal anterior	26,2
Cara distal posterior	11,6
Cara posterior	27,7

Tarsal distal II+III. Elemento hexagonal limitado por seis carillas articulares (Fig. 6.4.17A, B). Articula proximalmente con el tibial e intermedio, distalmente con los metatarsales II y III, anteriormente con el tarsal distal I y posteriormente con el tarsal VI. Es destacable el escaso contacto que presenta este elemento con el tibial (Tabla 6.67).

Tabla 6.67. MLP 82-I-28-1, Elasmosauridae indet. Medidas (en mm) de las longitudes de los márgenes del tarsal distal II+III izquierdo.

Medidas	(mm)
Cara proximal anterior	10
Cara proximal posterior	45,8
Cara anterior	35,5
Cara distal anterior	23,9
Cara distal posterior	27,5
Cara posterior	-

Tarsal distal IV. Elemento limitado por seis carillas articulares (Tabla 6.68, Fig. 6.4.17A, B). Articula proximalmente con el intermedio y el fibular, distalmente con los metatarsales IV y III, anteriormente con el tarsal II-III y posteriormente con el metatarsal V, del cual sólo se ha preservado un fragmento.

Tabla 6.68. Elasmosauridae indet., MLP 82-I-28-1. Medidas (en mm) de las longitudes de los márgenes de la del tarsal distal IV

Medidas	(mm)
Proximal anterior	21,4
Proximal posterior	27,8
Anterior	43,2
Distal	36,5
Posterior	48,3

Metatarsales y Falanges. Se han preservado los metatarsales II y III y la primera falange del dedo II. Los metatarsales tienen sección rectangular y la única falange presenta la típica forma observada en plesiosurios con una sección subelíptica y constricción en la zona media. (Fig. 6.4.17A, B).

Discusión

La presencia de vértebras cervicales con cresta lateral, cara articular plana y de forma bilobada indica la afinidad del ejemplar MLP 82-I-28-1 con los Elasmosauridae (Welles, 1943; O'Keefe, 200; Ketchum y Benson, 2011). El bajo valor del VLI (~85) se explica por la zona de la región cervical (posterior) que se ha preservado, que en general presenta valores bajos de VLI (ver sección 4.2.5). La presencia de un coracoides con un proceso medio ventral también es un carácter típico de los Elasmosauridae (Welles, 1943; Hiller *et al.*, 2005).

Los caracteres más destacables del ejemplar MLP 82-I-28-1 son: el número elevado de vértebras dorsales (24) y el capítulo fuertemente convexo del fémur. Sin embargo, no se han detectado vértebras pectorales por lo cual es posible que parte de

las vértebras dorsales correspondan en realidad a vértebras pectorales, que son difíciles de diferenciar cuando el material está pobremente preservado. De ser así el número de vértebras dorsales baja a 21, que es un número más usual dentro de los Elasmosauridae.

El fémur es relativamente grácil, como es común en los Elasmosauridae típicos y en este sentido es semejante al fémur del ejemplar MLP 93-I-5-1, único material referido a la nov. sp. 2 (ver sección 6.1.2; Fig. 6.3.10A). El capítulo del fémur es fuertemente convexo, más que lo que se observa en nov. gen. et sp. 1 y 2 (ver secciones 6.1.2, 6.1.3; Figs 6.2.8, 6.3.10). En el caso de *Mauisaurus* la presencia de un capítulo hemisférico es considerada una autapomorfía (Hiller *et al.*, 2005). Sin embargo los fémures robustos referidos a este género presentan un capítulo semejante a la morfología referida en esta Tesis a *Aristonectes parvidens* por lo que el estatus de carácter diagnóstico ya no es válido. El caso que nos ocupa en esta sección es diferente pues si bien el capítulo del ejemplar MLP 82-I-28-1 es convexo no llega a ser hemisférico como los citados ejemplares (Hiller *et al.*, 2005; fig. 16). A pesar de tener capítulo convexo el fémur MLP 82-I-28-1 difiere del MLP 93-I-5-1 (nov. gen. et sp. 2) en la forma de la cicatriz de inserción del músculo caudofemoralis (la cicatriz más desarrollada de la superficie ventral de la columna). En el ejemplar MLP 93-I-5-1, (nov. gen. et sp. 2) la cicatriz es un fuerte elemento positivo que sobresale del la superficie general de la columna, (Fig. 6.3.10A) por otro lado en el espécimen MLP 82-I-28-1 (Fig. 6.4.17B) se observan dos grupos de depresiones separadas por una faja de hueso liso. Ambos patrones son muy diferentes.

Asimismo, el fémur del ejemplar MLP 82-I-28-1 es diferente del registrado en MML PV 3 por la ausencia de una fuerte saliencia lateral que se observa en ese ejemplar (Fig. 6.4.9). Asimismo el ejemplar MML PV 3 parece corresponder a una forma de mayor tamaño.

Por lo anterior se concluye que aunque se observan diferencias entre el MLP 82-I-28-1 y otros elasmosáuridos descritos en esta Tesis el estado actual del conocimiento no permite referir el ejemplar MLP 82-I-28-1 a ninguna especie conocida o diagnosticar una nueva. Probablemente nuevos materiales permitan adoptar alguna de estas dos opciones. Sin embargo se destaca que la morfología del fémur y los elementos tarsales probablemente serán esenciales en esta tarea.

Conclusiones

Las breves discusiones precedentes permiten concluir lo siguiente: Los elasmosáuridos están presentes en la Formación Mata Amarilla (Cenomaniano); Los

Alamitos (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior); La Colonia (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior); Jagüel (Maastrichtiano superior); Santa Marta (niveles del Campaniano inferior); Snow Hill Island (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior) y López de Bertodano (Maastrichtiano superior) (ver Capítulo 4). El registro proveniente de la Formación Mata Amarilla es relevante pues se trata de uno de los registros más antiguos de vértebras cervicales con cara articular bilobada. Otra conclusión relevante (ver Capítulo 8) es que los ejemplares MML PV 3 y 4 (Formación Jagüel, área del Salitral de Santa Rosa) que había sido referidos por Gasparini *et al.* (2003b) a cf. *Mauisaurus* deben ser referidos a Elasmosauridae indet.

6.2 Polycotylidae

6.2.1 *Sulcusuchus erraini*

FAMILIA Polycotylidae Cope, 1869

GÉNERO *Sulcusuchus* Gasparini y Spalletti, 1990

(Figs 6.5.2-8)

1990 Gasparini y Spalletti (Iam. I)

2001 Gasparini *et al.* (Fig. 4)

Especie Tipo—*Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, 1990

Localidad Tipo—Margen noreste de la laguna Cari-Laufquén Grande, a 25 km al norte de Ingeniero Jacobacci (41° 01' 50" S; 69° 27' 78" O), provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 6.5.1). Formación Los Alamitos, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior (sector basal de la Formación Coli Toro *sensu* Spalletti y Gasparini, 1990) (Getino, 1995; Papú y Sepúlveda, 1995). Originalmente se mencionó que el holotipo provenía del sector basal de la Formación Coli Toro (Gasparini y Spalletti, 1990). Estudios posteriores justificaron la división de la Fm. Coli Toro en dos secciones, al reconocer que la sección basal correspondía a la Formación Los Alamitos, mientras que por encima yacía la Formación Coli Toro *sensu* Bertels (1969) (Getino, 1995; Papú y Sepúlveda, 1995; ver sección 3.4.1).

Diagnosis—Polycotylidae de rostro muy angosto formado por el premaxilar y el maxilar. Dientes homodontes y estriados. Caracterizado por las siguientes autapomorfias: profundo y dorsoventralmente amplio surco rostral y mandibular; occipital visible en vista palatal debido a la presencia de una escotadura en el margen caudal de la sínfisis pterigoidea posterior que permite que parte del cuerpo del

basioccipital forme una placa en conjunto con los procesos posteromediales de los pterigoides, presencia de un angular corto que no es visible en vista ventral, al menos 10 alvéolos por detrás de la sínfisis mandibular

***Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, 1990**

(Figs 6.5.2-8)

Holotipo—**MLP 88-IV-10-1**, fragmento de sínfisis mandibular (Figs 6.5.2, 6.5.6) (Gasparini y Spalletti, 1990, lam. I).

Localidad Tipo—Margen noreste de la laguna Cari-Laufquén Grande, a 25 km al norte de Ingeniero Jacobacci (41° 01' 50" S; 69° 27' 78" O), provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 6.5.1B). Formación Los Alamitos, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior (sector basal de la Formación Coli Toro *sensu* Spalletti y Gasparini, 1990; ver sección 3.4.1) (Getino, 1995; Papú y Sepúlveda, 1995, ver sección 3.4.1).

Diagnosis revisada—Igual que la del género.

Material referido—**MPEF 650**, parte del rostro, fragmento de maxilar izquierdo, fragmento de maxilar derecho, fragmento del puente frontoparietal, parte del basicráneo incompleto asociado a fragmentos de los pterigoides, escamoso y cuadrado izquierdo, fragmento de sínfisis mandibular, parte posterior de la hemimandíbula izquierda y un fragmento de mandíbula derecha (Figs 6.5.2-5, 7, 8).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Cerro Bosta (43° 00' 21" S; 67° 37' 13" O), noreste de la provincia de Chubut, Argentina (Fig. 6.5.1). Asociación de facies medias de la Formación La Colonia, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior (González y Ardolino, 1996; Page *et al.*, 1999).

Descripción

MLP 88-IV-10-1 (Holotipo) (Figs 6.5.2D, E, 6.5.6)

Mandíbula—En el holotipo (Figs 6.5.2D, E; 6.5.6A-E) se observa, en vista dorsal y en los cortes transversales, una leve elevación en sentido anteroposterior que coincide con la línea de fusión de ambos dentarios e incluso podría corresponder a la proyección de los coronoides en la sínfisis mandibular, aunque no se advierte ninguna sutura (Fig. 6.5.6A, D, E). En vista ventral (Fig. 6.5.6C) y en la parte ventral de uno de los cortes transversales (Fig. 6.5.6E), sí se observa la sutura entre los dentarios que

sugiere que los márgenes dorsal y ventral de esos huesos no se fusionaban sincrónicamente.

Por debajo de la línea de alvéolos, los dentarios se expanden lateralmente y producen un techo que protege dorsalmente un conspicuo y profundo surco (surco mandibular) (Fig. 6.5.6B-E). Este surco tiene posición lateroventral y posee numerosos forámenes en su superficie. El sector ventral de la sínfisis mandibular es levemente convexo (Fig. 6.5.6D, E). En el holotipo se han preservado 6 pares de alvéolos (algunos seccionados en dos por los cortes transversales para su estudio). Los alvéolos son subcirculares, con el diámetro antero-posterior levemente mayor al transversal (Fig. 6.5.6A). Los alvéolos tienen una fuerte inclinación caudal, lo que se puede observar en el segundo alvéolo derecho que fue vaciado de sedimento (Fig. 6.5.6A). No hay alvéolos externos para dientes de reemplazo. En los espacios interalveolares hay conjuntos de pequeños poros circulares (Fig. 6.5.6A). En el ejemplar MLP 88-IV-10-1 existe un desfase entre la hilera de alvéolos derecha e izquierda (Fig. 6.5.6A), por lo que cada alvéolo de la hemimandíbula derecha está levemente desplazado hacia adelante con respecto al alvéolo correspondiente a la hemimandíbula izquierda. Esta característica también está presente en la mandíbula del ejemplar MPEF 650 (Fig. 6.5.7A), pero no en los alvéolos de los maxilares del mismo ejemplar (Fig. 6.5.3C).

En los cortes transversales a-a' y b-b' del holotipo (Fig. 6.5.6D, E) se observan cavidades de distinto tamaño y distribución. Las de mayor tamaño, laterales y con restos dentarios, corresponden a los alvéolos para dientes funcionales (Fig. 6.5.6D, E). En el dentario izquierdo (Fig. 6.5.6D) hay un fragmento de diente de reemplazo ubicado mesialmente al alvéolo para el diente funcional. En ninguno de los cortes se ve un par de alvéolos seccionados al mismo nivel, lo que se debe al corrimiento entre los alvéolos del lado derecho con respecto al izquierdo (Fig. 6.5.6A, D). Otro elemento conspicuo en los cortes es el gran seno ubicado ventralmente (Fig. 6.5.6D, E). En el corte ilustrado en la figura 6.5.6D (caudal respecto de E) se observan dos senos ventrales mayores mientras que en el corte ilustrado en la figura 6.5.6E (rostral) se observa un único seno ventral. Estos senos son interpretados como los canales meckelianos que confluyen hacia la parte anterior de la sínfisis.

Rostro—El espécimen más completo de *Sulcusuchus erraini* es el MPEF 650 (Figs 6.5.2A, 6.5.3A-C). Aquí se ha preservado el sector medio y posterior del rostro, formado por los premaxilares, maxilares y el vómer (Fig. 6.5.3A-C). El rostro está formado por el premaxilar y el maxilar (Fig. 6.5.3A, B), al igual que en la mayoría de los policotílicos excepto en *Edgarosaurus*, donde está formado únicamente por el

premaxilar (Carpenter, 1996; Druckenmiller, 2002; Bardet *et al.*, 2003; Buchy *et al.*, 2005).

Los premaxilares se unen en el dorso del rostro a través de una clara sutura sagital conformando en conjunto un domo medial (Fig. 6.5.3A, B). Esta fuerte convexidad se hace menos marcada hacia el extremo posterior. Por delante de las órbitas los procesos dorsomediales se dividen en dos domos más angostos y bajos que se extienden caudalmente hasta contactar con el parietal mediante una sutura dentada (Fig. 6.5.3A). Toda la superficie de los procesos dorsomediales está cubierta por tenues estrías longitudinales (Fig. 6.5.3A, B) semejantes y con la misma posición a las observadas en *Dolichorhynchops bonneri* (O'Keefe, 2004b).

Los maxilares contactan dorsalmente con el proceso dorsomedial del premaxilar y ventralmente con el cóndilo (Fig. 6.5.3B, C). En vista lateral el maxilar forma un surco amplio y profundo (surco rostral) (Fig. 6.5.3A, B). El límite dorsal del surco rostral está ubicado ventralmente a la sutura maxilar-premaxilar, por lo que el surco está excavado exclusivamente en el maxilar (Fig. 6.5.3B). El límite ventral del surco rostral está ubicado dorsalmente al margen labial del maxilar, el cual se expande lateralmente (Fig. 6.5.3A, B). La superficie del surco rostral es lisa, y al igual que el surco mandibular posee forámenes levemente alargados anteroposteriormente, ubicándose los de mayor tamaño en la parte más profunda del surco. Entre el margen ventral del surco rostral y el margen labial del maxilar queda delimitada una superficie que también presenta forámenes levemente alargados anteroposteriormente (Fig. 6.5.3B). Hacia el extremo posterior del surco rostral izquierdo (en el derecho no se ha preservado este sector) se observa una débil cresta horizontal (cresta maxilar posterior). Dicha cresta divide al surco rostral en dos sectores, dorsal y ventral (Fig. 6.5.3B).

En el sector rostral más completo del MPEF 650 (Fig. 6.5.3C) se han conservado seis alvéolos en el maxilar derecho y siete en el maxilar izquierdo (véase dentición). También se han preservado otros dos fragmentos de maxilar aislados. El más completo corresponde al sector más caudal del maxilar izquierdo, en el cual se observan los últimos 6 alvéolos para dientes funcionales (Fig. 6.5.3D, E). Los tres alvéolos anteriores de este fragmento tienen asociados un pequeño foramen en el margen medial que probablemente corresponda a la salida de los dientes de recambio (Fig. 6.5.3E). Este tipo de forámenes no se observa en la sección anterior del rostro del MPEF 650, probablemente porque en esa zona el maxilar es más angosto, de modo tal que los alvéolos para dientes de recambio se ubican casi por debajo del alvéolo para el diente funcional. Esta última configuración es la que se observa

también en la mandíbula (Fig. 6.5.6D, E). En continuidad con este fragmento de maxilar hay otros dos que son interpretados como parte del palatino y pterigoides (Fig. 6.5.3E). Finalmente, se reconoció otro pequeño fragmento maxilar con sólo dos alvéolos, con el borde lateral externo cóncavo y más dorsalmente con una pronunciada quilla convexa. No ha sido posible ubicar anatómicamente este fragmento de maxilar.

Techo craneano—Por detrás de la sutura entre premaxilares y parietales hay una depresión que aloja un foramen reducido que, por posición, corresponde al foramen pineal (Fig. 6.5.3A). Aunque originalmente Gasparini y de la Fuente (2000) habían señalado que *Sulcusuchus erraini* carecía de foramen pineal, esta nueva observación confirma que esta abertura está presente, como ha sido registrado en otros Polycotylidae (O'Keefe, 2001a). A ambos lados y por detrás de los procesos dorsomediales de los premaxilares se observan pequeñas expansiones que corresponden a fragmentos de los frontales (Fig. 6.5.3A, B). Sobre los frontales hay un par de forámenes de los cuales sólo se ha preservado el margen dorsal. Dichos forámenes están rellenos de sedimento y se proyectan hacia atrás formando el ducto nasal, elemento registrado en otros plesiosaurios tales como *Libonectes morgani*, *Edgarosaurus muddi* y *Nicolisaura borealis* (Carpenter, 1997; Druckenmiller, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008b).

En la posición inferida para las órbitas se encuentran a ambos lados elementos cóncavos que forman la pared dorsomedial de las mismas (Fig. 6.5.3B). Estos elementos parecen ser independientes del frontal, pero el estado de preservación no permite asegurarlo. Una estructura similar fue descrita por primera vez por Williston (1903) y denominada supraorbital. O'Keefe (2004ab; 2008) discutió su identidad y señaló que estaba presente también en *Dolichorhynchops osborni*, *D. bonneri* y *Trinacromerum* y ausente en el género basal *Edgarosaurus* (O'Keefe, 2004b).

En el espécimen MPEF 650 se ha preservado la mayor parte del escamoso y cuadrado izquierdos, adheridos a la mandíbula correspondiente (Fig. 6.5.4A-C). El escamoso contacta ventralmente con el cuadrado mediante un proceso descendente lateral (Fig. 6.5.4A) y un proceso descendente medial (Fig. 6.5.4A, B). El proceso descendente medial es más corto que el proceso descendente lateral, como sucede en otros policotílidos (O'Keefe, 2001a). En vista lateral la superficie del escamoso presenta suaves estrías orientadas dorsoventralmente. También en vista lateral el margen posterior del escamoso es plano y limita en un ángulo casi recto, destacado por un marcado borde vertical y recto (Fig. 6.5.4A, C). La presencia del margen posterior del escamoso recto también se observa en *Trinacromerum* pero no en

Dolichorhynchops ni en *Edgarosaurus* (Carpenter, 1996; Druckenmiller, 2002). El margen posterior del escamoso es casi vertical como en *Dolichorhynchops* y diferente del de *Trinacromerum* (Carpenter, 1996).

En vista lateral, el margen ventral del escamoso es cóncavo y corresponde a la parte dorsal y posterior de la emarginación temporal (Fig. 6.5.4A). En vista medial se observa un fragmento articulando dorsalmente en una escotadura del escamoso mediante una sutura dentada. Este elemento se interpreta como la parte distal del proceso paraoccipital (Fig. 6.5.4B). El estado de preservación de esta zona no permite determinar si el proceso paraoccipital articula con el escamoso únicamente o con el escamoso y el cuadrado. Igualmente, la articulación distal del proceso paraoccipital difiere de lo observado en otros policotílidos, donde el proceso paraoccipital articula únicamente con el cuadrado, con la posible excepción de *Edgarosaurus* (O'Keefe, 2001a, 2008b; Druckenmiller, 2002).

El cuadrado se encuentra encastrado en la fosa glenoidea. Presenta dos cóndilos que contactan con el articular. El cóndilo medial es anterior y levemente mayor al cóndilo lateral. El cuadrado presenta, en vista medial, parte del proceso pterigoideo que surge por debajo de la articulación con el escamoso y se proyecta anterior y medialmente (Fig. 6.5.4B, C).

Caja craneana—Del basicráneo del espécimen MPEF 650 se preservó el basioccipital y la parte posterior del basiesfenoides y paraesfenoides (Fig. 6.5.5A-D). El cóndilo occipital está íntegramente formado por el basioccipital. En vista posterior el cóndilo presenta contorno circular con excepción del sector dorsal, que forma el margen ventral del foramen magnum. Su forma es hemisférica y tiene un cuello bien definido al igual que en todos los Polycotylidae (O'Keefe, 2008a) (Fig. 6.5.5 A-C). En vista palatal el occipital es visible debido a la presencia de una escotadura en el margen caudal de la sínfisis pterigoidea posterior, de modo que parte del cuerpo del basioccipital forma una placa en conjunto con los procesos posteromediales de los pterigoides (Fig. 6.5.5C). Este último carácter es único entre los policotílidos en los que en general los pterigoides cubren la superficie ventral del cuerpo de occipital (O'Keefe, 2001a, 2008).

El basioccipital forma los tubérculos basioccipitales que se proyectan lateral y caudalmente, llegando casi al nivel del extremo posterior del cóndilo occipital (Fig. 6.5.5B, C). La superficie dorsal de cada tubérculo basioccipital está inclinada posteromedialmente (Fig. 6.5.5A, B).

En la superficie dorsal del basioccipital se desarrollan las facetas articulares de los exoccipitales, las cuales están mal conservadas pero se distinguen como depresiones elongadas anteroposteriormente que no contactan entre sí en la línea

media (Fig. 6.5.5B). Por delante del basioccipital y separado de él por una delgada capa de sedimento se observan dos elementos superpuestos. El elemento dorsal es el basiesfenoides (Fig. 6.5.5B) mientras que el ventral corresponde al paraesfenoides (Fig. 6.5.5C). Entre el basiesfenoides y el paraesfenoides se desarrolla un surco a cada lado que marca el contacto entre ambos. Un surco similar se ha observado en la misma posición en el basicráneo de *Dolichorhynchops* (Sato *et al.*, 2011). En el extremo posterolateral de la superficie dorsal del basiesfenoides se observa una depresión marcada que se encuentra a ambos lados, pero está mejor preservada del lado derecho (Fig. 6.5.5B). Esta depresión ha sido interpretada por Sato *et al.* (2011) como el punto de articulación de una proyección anterior del proótico que forma el margen medio ventral de la *fenestra ovalis*. La superficie dorsal del basiesfenoides, la única visible, es casi plana con una suave quilla que separa dos depresiones en su parte posterior. Posiblemente se trate de la eminencia medular. Hacia adelante se expande lateralmente y se divide en dos, generando una débil cavidad medial (Fig. 6.5.5B).

Paladar—En vista palatal el vómer se proyecta entre ambos maxilares formando una parte importante de la superficie palatal del rostro (Fig. 6.5.3C). Además del vómer, los elementos del paladar mejor preservados son el paraesfenoides y los sectores posteriores de los pterigoides, en la zona en que cubren parcialmente el basioccipital (Fig. 6.5.5A-C).

El paraesfenoides es de sección transversal subtriangular. En su superficie ventral se observa una quilla que es más marcada en la parte anterior del fragmento de paraesfenoides preservado (Fig. 6.5.5C). El borde lateral del paraesfenoides forma parte de la vacuidad interpterigoidea posterior.

Los pterigoides conforman una amplia placa producto de la unión de los procesos posteromediales. En el margen posterior de la sínfisis pterigoidea se desarrolla una escotadura que permite que el cuerpo del basioccipital sea visible en vista palatal y forme una placa con los mencionados procesos del pterigoides (Fig. 6.5.5C). Hacia el margen externo, el pterigoides desarrolla un reborde generando una concavidad en su superficie (Fig. 6.5.5C). Esta estructura es semejante a la descrita por O'Keefe (2001a) en los géneros *Dolichorhynchops* y *Trinacromerum*, pero la comparación es difícil debido a que en el ejemplar MPEF 650 el reborde que limita la depresión no se extiende al margen posterior del pterigoides (Fig. 6.5.5C) y además parte del límite lateral está dañado.

Dorsalmente al fragmento de pterigoides derecho se distingue un elemento que se identifica como el epipterigoides, si bien está mal preservado tiene la morfología observada en otros policotílidos (Sato *et al.*, 2011).

Mandíbula—Los elementos y estructuras que componen la mandíbula de los policotílidos, fundamentalmente en el sector anterior, son objeto de debate (Albright *et al.*, 2007a; O'Keefe, 2008). La buena preservación de la mandíbula del ejemplar MPEF 650 permite aportar nueva información. En el ejemplar MPEF 650 se preservaron tres sectores mandibulares. El fragmento más rostral corresponde a la parte posterior de la sínfisis mandibular. En la rama izquierda se conservan 8 alvéolos, algunos incompletos mientras que en la derecha se han preservado 14 alvéolos (Fig. 6.5.7A). Al igual que en el holotipo, los alvéolos no tienen posición simétrica, de modo que cada uno coincide con un espacio interalveolar en la hemimandíbula opuesta (Fig. 6.5.7A, C). En este sector de la sínfisis participan los dentarios y los coronoides. Ventralmente al coronoides, en la zona de la sínfisis mandibular, se observa un espacio alargado, que por su posición, corresponde al esplenial. Por lo tanto, es probable que la ausencia del esplenial en la sínfisis se deba a una deficiencia en la preservación (Fig. 6.5.7B).

En vista lateral, al igual que en el holotipo de *Sulcusuchus erraini* (Fig. 6.5.7B, C), se observa un profundo surco mandibular en cuyo interior hay pequeños forámenes (Fig. 6.5.7B). Como la cara ventral de la sínfisis mandibular no se ha preservado, se puede observar su estructura interna (Fig. 6.5.7B). En ésta se destaca la presencia de los canales meckelianos que corren casi paralelos a los surcos mandibulares. En todo ese sector la sección transversal de los canales meckelianos es constante. Las superficies dorsal y lateral externa del canal meckeliano son lisas y poseen forámenes. Se pueden distinguir dos conjuntos de forámenes según su ubicación; uno en el techo del canal meckeliano y otro en la superficie lateral externa de éste (Fig. 6.5.7B). Los forámenes del techo del canal meckeliano se encuentran agrupados en conjuntos alargados con dirección posteromedial (Fig. 6.5.7B). Se observan cinco de estos grupos en la hemimandíbula izquierda y tres en la hemimandíbula derecha (Fig. 6.5.7B). Cada conjunto está separado del contiguo por una zona levemente convexa cuya longitud anteroposterior varía entre aproximadamente 10 mm (zona anterior) a 7 mm (zona posterior). Estas zonas convexas coinciden aproximadamente en número, posición y dimensiones con los alvéolos para dientes funcionales. Los forámenes que perforan la pared lateral externa del canal meckeliano presentan una dirección posteromedial comunicando el canal meckeliano con el surco mandibular (Fig. 6.5.7B). Se han conservado dos forámenes de este tipo en cada hemimandíbula separados por

15 mm (hemimandíbula izquierda) y 20 mm (hemimandíbula derecha). Por lo tanto, no coinciden con el número de alvéolos para dientes funcionales en el mismo intervalo (Fig. 6.5.7B).

En el fragmento de sínfisis del ejemplar MPEF 650, los canales meckelianos permanecen pares (Fig. 6.5.7C) mientras que esto sólo ocurre a nivel de la parte posterior del fragmento de sínfisis del MLP 88-IV-10-1 (Fig. 6.5.7D), siendo impar por delante. Esto indica que el ejemplar MLP 88-IV-10-1 corresponde a un sector de la sínfisis mandibular más anterior que el ejemplar MPEF 650.

De la mandíbula izquierda se preservó otro sector que se extiende desde el proceso retroarticular hasta aproximadamente el alvéolo número 14, contando desde el último posterior (Fig. 6.5.4A-C). En este sector la mandíbula está fuertemente comprimida lateralmente, y su altura aumenta a lo largo de la serie dentaria hasta el proceso coronoideo. El margen ventral, posterior a la sínfisis, es recto, como en *Trinacromerum* y *Manemergus*, y a diferencia de *Dolichorhynchops*, *Thalilua* y *Edgarosaurus*, en los cuales el margen ventral es convexo (Carpenter, 1996; Druckenmiller, 2002; Bardet *et al.*, 2003; Buchy *et al.*, 2005; Sato, 2005).

En vista lateral la zona posterior el surco mandibular pierde profundidad y se expande dorsoventralmente, generando un fuerte reborde en el margen ventral (Fig. 6.5.4A). En la superficie mandibular externa hay forámenes alineados al nivel de los alvéolos séptimo a noveno, contando desde el último alvéolo posterior. Dichos forámenes se disponen en dos hileras anteroposteriores separadas por una débil cresta horizontal (cresta mandibular) (Fig. 6.5.4A). En vista dorsal se observan 12 alvéolos, pero es probable, por unas suaves depresiones que existen en el extremo posterior de la serie alveolar, que haya al menos otros dos más. A diferencia de los alvéolos de la sínfisis mandibular, los últimos cinco alvéolos posteriores están ubicados en un surco (Fig. 6.5.4C).

En vista medial (Fig. 6.5.4B) el esplenial limita ventralmente con el angular y el dentario, y dorsalmente con el coronoideo (Fig. 6.5.4B), extendiéndose desde el angular hasta posiblemente la sínfisis mandibular. Toda la superficie del esplenial presenta estrías horizontales (Fig. 6.5.4B).

De la rama mandibular derecha se ha preservado sólo un fragmento del sector medio. En él se observa una serie de alvéolos, posiblemente los últimos de la serie, dentro de un surco formado lateral y medialmente por el dentario. La superficie lateral del dentario es levemente cóncava y en ella se observa una cresta mandibular, semejante a la descrita para la mandíbula izquierda. Al igual que en la sínfisis mandibular no se ha preservado la parte ventral, lo que deja al descubierto el techo del

canal meckeliano. La superficie de dicho canal es levemente rugosa y en ella se observan forámenes de distinto tamaño y levemente elongados anteroposteriormente.

El proceso coronoideo está presente aunque no se ha preservado completo. Además de dicho proceso, el coronoideo desarrolla otro que se extiende por el margen dorsal de la superficie lingual de la mandíbula llegando a participar en la sínfisis mandibular (Fig. 6.5.4B).

El angular se proyecta hacia adelante entre el esplenial y el dentario llegando aproximadamente al decimoprimer alvéolo, contando desde el último preservado, y desaparece de la vista lateral diez alvéolos por detrás de la sínfisis mandibular (Fig. 6.5.4B). Este es un carácter que no ha sido descrito en otros policotílicos.

La zona donde debería estar el surangular está mal preservada. Sin embargo, se distingue en vista lateral un elemento alargado anteroposteriormente que limita dorsalmente con el coronoideo y con el angular ventralmente (Fig. 6.5.4A).

El prearticular está mal conservado. Sin embargo, es visible su sutura con la parte posterior y dorsal del esplenial (Fig. 6.5.4B). Por detrás, y en vista medial, se produce un leve escalón por delante del articular (Fig. 6.5.4B, C). Dicho escalón en el prearticular se ubica en la misma posición en la que O'Keefe (2001a) describe para otros policotílicos.

El proceso retroarticular está formado en su mayor parte por el articular; aunque no hay suturas que indiquen la participación del angular es factible que también éste forme parte de dicho proceso. El proceso retroarticular es corto y comprimido lateralmente, de sección subtriangular y con superficie dorsal cóncava (Fig. 6.5.4A-C). El margen ventral del proceso retroarticular tiene una leve dirección dorsal, como sucede en *Trinacromerum* y probablemente en *Thalilua*. En otros policotílicos tales como *Dolichorhynchops*, *Edgarosaurus* y *Manemergus* el margen ventral es casi horizontal (Carpenter, 1996; Druckenmiller, 2002; Bardet *et al.*, 2003; Buchy *et al.*, 2005; Sato, 2005; O'Keefe, 2008b).

Dentición—Los alvéolos de *Sulcusuchus erraini* (holotipo y MEPF 650) son de sección suboval con el diámetro anteroposterior ligeramente mayor que el transversal (Figs. 6.5.4A; 6.5.7A). Los espacios interalveolares son aproximadamente un tercio del diámetro alveolar mayor.

En el maxilar del MEPF 650 (Fig. 6.5.3B, C) los dientes tienen una corona con fuerte curvatura, generando una superficie convexa anterior y otra posterior cóncava. Los dientes del maxilar izquierdo en posiciones 1, 3 y 5 tienen estrías marcadas en sus caras labial, lingual y posterior, pero es lisa la cara anterior. Los dientes 2, 4 y 6 carecen por completo de estrías (Fig. 6.5.3C). Las estrías, observadas con

microscopía electrónica, muestran un patrón irregular; algunas desaparecen lejos del al ápice y otras llegan casi hasta él. Además, se observa que mientras la mayoría nace como una única estría desde la base de la corona, otras surgen en pares y rápidamente se fusionan en una única. En los dientes del maxilar derecho se observan estrías con la misma disposición en los dientes 1 y 3, mientras que el diente 4 presenta estrías sólo en un pequeño sector de la superficie labial. Por lo tanto, en el rostro de *Sulcusuchus erraini* se observa un patrón con alternancia de dientes con coronas estriadas con otros de corona con estrías muy reducidas o lisos. En todos los casos las coronas tienen la cara anterior lisa.

La morfología de los dientes de la mandíbula es similar a la de los del maxilar. Como en el maxilar, también hay un patrón de alternancia de dientes con coronas estriadas y no estriadas. En la sínfisis mandibular se puede observar también que los que presentan estrías son los de menor tamaño. La estriación más conspicua en los de menor tamaño, comparado con los mayores, se comprueba claramente en el dentario derecho, donde un diente de reemplazo fuertemente estriado está asociado a un diente funcional sin estrías (Fig. 6.5.8). En el fragmento de hemimandíbula izquierda (Fig. 6.5.7A) se observa un primer diente en etapa de recambio (se ve el ápice de la corona del diente de reemplazo); por detrás se observa un diente con corona lisa, y un tercero en el que se ha producido el recambio, aunque el nuevo diente no ha llegado a la posición definitiva. Esta secuencia muestra claramente el sentido anteroposterior y alternado en que se produce el reemplazo.

Discusión

El holotipo (MLP 88-IV-10-1) fue originalmente descrito como un fragmento de mandíbula de un nuevo crocodiliano Dyrosauridae?, *Sulcusuchus erraini* (Gasparini y Spalletti, 1990). Posteriormente, Gasparini y de la Fuente (2000) lo determinaron como un fragmento de rostro y lo reasignaron a los Plesiosauria Polycotylidae. Tomando como espécimen de comparación al MPEF 650 se advierte que, si se comparan aisladamente fragmentos correspondientes al sector anterior del rostro con la parte media de la sínfisis mandibular, ambos elementos pueden confundirse fácilmente. Sin embargo, luego de una preparación y análisis más exhaustivos del holotipo y el MPEF 650, se determinó que el holotipo corresponde a un fragmento de sínfisis mandibular.

Sulcusuchus posee una serie de caracteres, principalmente en el basicráneo y la mandíbula, que pueden ser comparados con otros Polycotylidae. El paraesfenoides de *Sulcusuchus* presenta una quilla como en todos los policotílidos a excepción de *Manemergus* y *Edgarosaurus* (Druckenmiller, 2002; Buchy *et al.*, 2005; O'Keefe,

2008). La presencia de una quilla en el paraesfenoides y la dificultad en el escoreo de este carácter fueron discutidas por Sato *et al.* (2011). Lamentablemente, en el MPEF 650 sólo se preservó la parte posterior del paraesfenoides, no aportando información sobre la morfología del sector anterior (por ejemplo, la forma del paraesfenoides en sección transversal, Sato *et al.*, 2011). Otro carácter del paraesfenoides de *Sulcusuchus erraini* es que en su parte posterior es tan ancho como el cóndilo occipital, carácter que comparte con *Dolichorhynchops osborni* y *D. herschelensis*, pero es diferente de *Edgarosaurus*, donde el paraesfenoides es mucho más angosto que el cóndilo (Druckenmiller, 2002; O'Keefe, 2008; Sato *et al.*, 2011).

En *Sulcusuchus erraini* el angular desaparece externamente al menos diez alvéolos por detrás del límite posterior de la sínfisis mandibular, lo cual lo diferencia del resto de los policotílicos, en los que o el angular llega hasta la parte posterior de la sínfisis (*Eopolycotylus* y *Dolichorhynchops*) o ingresa en ella (Carpenter, 1996; O'Keefe, 2001a; Bardet *et al.*, 2003; Albright *et al.*, 2007a; O'Keefe, 2008).

En *Sulcusuchus erraini* se observa un proceso del coronoides que recorre el margen dorsal de la superficie medial de la mandíbula, y que está separado del reborde medial del dentario por una profunda sutura. Del mismo modo, esta proyección del coronoides aparece ventralmente separada del esplénico. Además, en el fragmento de sínfisis (Fig. 6.5.7B) se observan estas proyecciones del coronoides aplicadas contra el dentario y penetrando en la sínfisis. La presencia de este proceso anterior del coronoides es un carácter interesante. El reconocimiento de esta estructura no ha sido fácil. Ni Carpenter (1996) ni O'Keefe (2001a, 2004b) mencionaron la presencia de una prolongación lingual del coronoides que participe en la sínfisis mandibular. Más recientemente, Albright *et al.* (2007a) observaron la presencia de una prolongación del coronoides que llegaba hasta la sínfisis mandibular en *Eopolycotylus rankini* Albright *et al.* (2007a) y, con dudas, en *Palmulasaurus quadratus* Albright *et al.* (2007a), dos especies provenientes del Turoniano de Utah (Albright *et al.*, 2007a, b). Coincidentemente, Druckenmiller (2002) observó en *Edgarosaurus* una proyección medial del coronoides a lo largo de casi toda la longitud del dentario. Este carácter fue finalmente aclarado por O'Keefe (2008b) al confirmar la presencia del proceso anterior del coronoides en todos los géneros en los que el material lo permite, incluso plantea la posibilidad que la presencia de este proceso visible en la superficie dorsal de la sínfisis mandibular se trate de una sinapomorfía de Polycotylidae. *Sulcusuchus erraini* es el primer Polycotylidae del Hemisferio Sur en el que se registra este carácter por lo que apoya la propuesta de O'Keefe (2008b) de considerarlo sinapomorfía de la Familia Polycotylidae.

La conspicua vascularización asociada a los alvéolos ha sido observada en otros policotilidos, pero asociada a la dentición rostral (Buchy *et al.*, 2005). El ejemplar MPEF 650 permite extender esa observación a los dientes de la mandíbula.

La presencia de una disposición asimétrica de los alvéolos, detectada en la sínfisis mandibular en los dos especímenes redescritos, puede ser un carácter propio de *Sulcusuchus erraini*. Sin embargo, el mismo carácter se observa en algunos individuos del delfín *Pontoporia blainvillei*, aunque no es constante en toda la sínfisis mandibular de un mismo individuo (J.O'G *obs. pers.*). Éste es posiblemente un carácter muy variable en formas de rostro largo y con gran cantidad de dientes homodontos, por lo que se requieren más especímenes para confirmar si este carácter tiene o no valor sistemático en *Sulcusuchus erraini*.

La alternancia de dientes con estrías y sin estrías en rostro y mandíbula puede deberse al desgaste o a algún proceso tafonómico. Es interesante destacar que en el espécimen MPEF 650 los dientes “sin estrías” carecen por completo de estrías desgastadas, a diferencia de lo que ocurriría si la pérdida se diera por un proceso gradual de desgaste. De la presencia de dientes estriados y sin estrías en el mismo ejemplar se desprende la necesidad de ser cuidadosos en atribuir valor sistemático a la ausencia/presencia de estrías en los dientes de policotilidos.

6.2.2 Polycotylidae indet.

Materiales—**MML-PV 43**, diez centros vertebrales cervicales, varios fragmentos de arcos neurales cervicales; algunas costillas cervicales incompletas; seis espinas neurales cervicales; siete centros vertebrales dorsales, algunos muy incompletos; numerosas costillas dorsales incompletas, algunas preservando su extremo articular (Fig. 6.6.1A-M); **MACN-PV RN 1087c**, centro vertebral cervical (Fig. 6.6.1N-P).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Loma Puntuda, Área del Salitral de Santa Rosa, Provincia de Río Negro (Fig. 6.4.1B). Formación Allen (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior). El espécimen MACN-PV RN 1087c estudiado por Martinelli y Forasiepi (2004), aquí redescrito, proviene, de acuerdo con estos autores, de una localidad ubicada a unos 10 km al este de la Estancia “La Tapera”, propiedad de la familia Berthe, en el área del salitral de Santa Rosa, a unos 15 km al sudoeste de Loma Salamanca (Fig. 6.4.1B). No se conoce el nivel portador de estos restos.

Descripción

MML PV 43 (Fig. 6.61A-M)

2007b Salgado *et al.* (fig. 3)

Comentario Tafonómico—El ejemplar MML PV 43 no estaba articulado, pero, sus restos encontrados asociados y no se observan incongruencias anatómicas que indiquen que el material pertenece a más de un individuo.

Región cervical—Se han conservado diez vértebras cervicales. En todas, los arcos neurales y las costillas cervicales no están fusionados al centro vertebral (Fig. 6.6.1B, E, L, M).

En vista dorsal se observan las facetas pedicelares del arco neural, las cuales son de forma elíptica a subrectangular, muy deprimidas e inclinadas hacia los márgenes derecho e izquierdo respectivamente (Fig. 6.6.1B, E). Es de destacar que las facetas pedicelares ocupan la mayor parte de la superficie dorsal. El piso del canal neural porta dos forámenes en sólo dos casos y estos están desplazados hacia afuera, quedando casi ubicados en la faceta pedicular. El piso del canal neural queda bastante reducido y se expande lateralmente en el margen posterior (Fig. 6.6.1B, E)

El valor del índice HI oscila entre 100 y 130, mientras que del BI lo hace entre 172 y 97, por lo tanto, son más altas que largas (o subiguales) y más anchas que altas (o subiguales) (Tabla 6.69). Las caras articulares son subcirculares con un anillo periférico convexo más marcado en la cara posterior (Fig. 6.6.1A, D). Las parapófisis son de gran tamaño en las vértebras anteriores y tienen forma de cráter (Fig. 6.6.1C). En el caso de la vértebra número 9 (de la secuencia reconstruida) se observa que la parapófisis adquiere una forma más definida, es más pequeña y se proyecta posteroventralmente (Fig. 6.6.1F). Ventralmente hay dos zonas deprimidas a cada lado de una quilla ventral marcada (Fig. 6.6.1C, F). En ambas depresiones generalmente se observa un foramen, aunque no en todos los casos.

Se han conservado nueve fragmentos de arco neurales en diferente grado de preservación, cuatro de ellos corresponden al techo del canal neural y pedicelos y los cinco restantes a espinas neurales. Se desconoce a que región pertenecen, pero por la morfología es probable que correspondan a la región cervical. Las espinas neurales se destacan por la expansión lateral que presentan (Fig. 6.6.1G-J). Además se genera en una de sus superficies (posterior?) una concavidad que les da el aspecto de una cuchara (Fig. 6.6.1G-H). En la superficie opuesta se observa una cresta que se prolonga proximalmente.

Se han preservado varios elementos identificados como costillas cervicales (Fig. 6.6.1K). Son elementos cortos, de sección proximal elíptica y con una expansión distal asimétrica.

Tabla 6.69. Polycoplidae indet., MML PV 43. Medidas L, H, y B e índices HI, BI, BHI y VLI de las vértebras cervicales y dorsales (La numeración responde a la reconstrucción).

Vértebra	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Cervical							
1	24	30	-	125	-	-	-
2	25	-	43	-	172	-	-
3	27	35	38	130	141	109	74
4	31	35	34	113	110	97	90
5	33	36	41	109	124	114	86
6	37	38	38	103	103	100	98
7	38	38	37	100	97	97	101
8	34	39	38	115	112	97	89
9	35	41	47	117	134	115	80
10	34	42	48	124	141	114	76
Dorsal							
1	32	-	-	-	-	-	-
2	34	-	-	-	-	-	-
3	33	-	-	-	-	-	-
4	34	46	-	135	-	-	-
5	32	45	-	141	-	-	-
6	34	48	-	141	-	-	-
7	35	-	-	-	-	-	-

Región dorsal—Se han conservado siete vértebras claramente identificables como dorsales. Ninguna presenta el arco neural fusionado al centro vertebral. Las facetas pedicelares son amplias, ocupando casi toda la superficie dorsal, fuertemente deprimidas e inclinadas hacia los laterales (Fig. 6.6.1L, M). El piso del canal neural es más amplio que en las cervicales y en todas las vértebras se observan dos forámenes. Los índices no pueden ser evaluados en las vértebras dorsales por el estado de conservación, pero se observa que los centros vertebrales son más altos que largos (Tabla 6.69). La superficie lateral del centro vertebral es cóncava. La superficie ventral es reducida y está perforada por una serie de forámenes en número variable. Se han preservado varios fragmentos de costillas. La forma cilíndrica y la longitud indicarían que se trata de costillas dorsales.

MACN-PV RN 1087c

MACN-PV RN 1087c, centro vertebral cervical que muestra evidencias de haber tenido el arco neural y las costillas fusionadas (Fig. 6.6.1O, P). El centro vertebral es más alto que largo y más ancho que alto. La cara articular es subcircular y se encuentra fuertemente deprimida y rodeada por un anillo periférico, el cual es más marcado en el

margen ventral (Fig. 6.6.1N) y en los laterales. Las parapófisis están desplazadas hacia la parte ventral de la superficie lateral del centro vertebral. Ventralmente hay dos depresiones separadas por una quilla bien desarrollada (Fig. 6.6.1P).

Tabla 6.70. Polycotylidae indet., MACN-PV RN 1087c. Medidas L, H y B e índices HI, BI, BHI y VLI.

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
MACN-PV RN 1087c	28	38	45	136	161	118	67

Discusión

El ejemplar MML PV 43 no tiene los arcos neurales cervicales o dorsales fusionados a los centros, por lo que es considerado un juvenil (*sesu* Brown, 1981).

La presencia de vértebras 1) cervicales no elongadas con 2) caras articulares fuertemente deprimidas 3) bordeadas por un anillo convexo y 4) cresta ventral y costillas monocípitas, permiten referir el ejemplar MML PV 43 a los Polycotylidae (Williston, 1908; Sato y Storrs, 2000; O'Keefe, 2001a, 2004a; Ketchum y Benson, 2010).

Si bien las regiones cervicales de los Polycotylidae son más cortas que las de los Elasmosauridae, en ellas se observa variación en las proporciones de las vértebras cervicales. Debido a esto, cuando no se conoce la posición exacta de las vértebras como en el caso discutido, sólo se puede hacer una comparación muy general. En este sentido, las proporciones de las vértebras cervicales son semejantes a las registradas en *Manemergus anguirostris*, *Thililua longicollis* y *Dolichorhynchops tropicus* (Bardet *et al.*, 2003; Buchy *et al.*, 2005; Schmeisser, 2012). Por otro lado, las vértebras cervicales del ejemplar MML PV 43 son proporcionalmente más largas que las últimas cervicales de *Polycotylus latipinnis* (Williston, 1908).

La presencia de vértebras cervicales con caras articulares subcirculares (que generan un valor de BHI~100) se observa en todos los Polycotylidae habiendo en algunos casos variación en el valor de este índice (Williston, 1908; Druckenmiller, 2002; Bardet *et al.*, 2003; Buchy *et al.*, 2005; Schmeisser, 2012). Por ejemplo, en *Manemergus anguirostris* las vértebras cervicales anteriores son 30% más anchas que altas.

Vértebras cervicales con caras articulares fuertemente deprimidas y anillo convexo periférico ha sido registradas también en otros Polycotylidae (Williston, 1908, Adams, 1997; Bardet *et al.*, 2003).

La cresta ventral que separa los forámenes ventrales se ha registrado en Polycotylidae tales como *Edgarosaurus mundi*, *Dolichorhynchops tropicus* y *Thalilua longicollis* (Druckenmiller, 2002; Bardet *et al.*, 2003; Schmeisser, 2012), pero es una característica que se observa en otros grupos, por ejemplo, en las primeras cervicales de algunos elasmosáuridos (ej. nov. gen. et sp. 2).

La espina neural con expansión dorsal es un carácter observado en otros Polycotylidae tales como *Polycotylus latypinnis* y *Dolichorhynchops tropicus*. Sin embargo, ninguna de estas especies presenta la marcada forma de “cuchara” que parece ser un carácter único del MML PV 43. Sin embargo, la incertidumbre sobre si corresponden a vértebras cervicales. no permite tener certeza sobre esto.

Las proporciones de las vértebras dorsales son compatibles con las observadas en otros Polycotylidae (Bardet *et al.*, 2003; Schmeisser, 2012). El mal estado de preservación de las caras laterales no permite mayor comparación.

El ejemplar MACN-PV RN 1087c presenta sus caras articulares subcirculares con un anillo periférico marcado, y en la cara ventral una marcada cresta separando dos depresiones. Todos estos caracteres son diagnósticos de las vértebras cervicales de los policotílidos (ver Discusión de MML PV 43). La vértebra cervical MACN-PV RN 1087c es morfológicamente similar a la del Polycotylidae indet. MML-PV 43 de la Formación Allen aunque algo más corta. Sin embargo, esa diferencia se puede deber a la posición en la región cervical. Sin embargo, todos los caracteres compartidos con el MML-PV 43 son caracteres generales de las cervicales de los Polycotylidae, y por lo tanto no indica una especial afinidad.

6.3 *Plesiosauria* indet.

6.3.1 Formación Mata Amarilla

PLESIOSAURIA indet.

Figs 6.7.1-3

Materiales— **MPM-Pv 1869-1**; centro vertebral dorsal; **MPM-Pv 1869-2**, fragmento de centro vertebral dorsal; **MPM-Pv 1871-1-1**, 54 dientes; **MPM-PV 1871-1-2**, un diente; **MPM-PV 1871-1-3**, un diente; **MPM-Pv 1870-1**, un propodio; **MPM-Pv 1870-2**, una vértebra cervical; **MPM-Pv 1870-3**, una vértebra pectoral; **MPM-Pv 1870-4**, una fragmento de falange y otros restos indeterminados (Fig. 6.7.1).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Estancia La Blanca, Santa Cruz. Formación Mata Amarilla. Cenomaniano (Varela *et al*, 2012) (ver sección 3.2.1)

Nivel 1 MPM-Pv 1869-1; MPM-Pv 1869-2.

Nivel 2 MPM-Pv 1871-1-1, 54; MPM-PV 1871-1-2; MPM-PV 1871-1-3; MPM-Pv 1870-1; MPM-Pv 1870-2; MPM-Pv 1870-3.

Descripción

MPM-Pv 1871-1-1, 54; MPM-PV 1871-1-2; MPM-PV 1871-1-3—En el nivel 2 de O'Gorman y Varela (2010) se hallaron 56 dientes aislados e incompletos, ya que les falta la raíz y a muchos el ápice de la corona, e incluso, en algunos casos, sólo se recuperaron fragmentos de la corona. La ornamentación es claramente visible en algunos y está desgastada en otros. La altura de los dientes varía entre 10 mm y 25 mm y su diámetro a nivel del límite entre corona y raíz varía entre 3 mm y 10 mm.

Los dientes presentan una curvatura que determina una zona cóncava, lingual, y una opuesta convexa, labial. La superficie está cubierta de estrías (alrededor de 20). Éstas son más marcadas y extensas en la cara lingual, y más suaves y cortas en la labial, al punto de desaparecer por completo en algunos ejemplares. Hay estrías que surgen en la base de la corona y otras que lo hacen más distalmente (Fig. 6.7.1A). En algunos casos se observa que dos estrías confluyen en una sola, inmediatamente por encima de la base de la corona.

MPM-Pv 1870-2—Fragmento de centro vertebral cervical incompleto. Las proporciones del centro vertebral son 40, 113:150, por lo que resulta más alto que largo y más ancho que alto. Las caras articulares son ligeramente cóncavas, y ventralmente presenta dos forámenes vasculares separados por una cresta redondeada (Fig. 6.7.1B). En la zona ventrolateral del centro hay restos de costillas fusionadas.

MPM-Pv 1870-3—Centro vertebral pectoral casi completo, sin arco neural o costillas fusionadas. Las proporciones del centro vertebral son 76, 118:161. El piso del canal neural es más ancho hacia el extremo posterior (Fig. 6.7.1C). A ambos lados se observan facetas pedicelares deprimidas, las cuales se amplían hacia el extremo anterior de la vértebra. Las parapófisis son confluentes con las facetas pedicelares, sin que se observe un límite neto entre ambas (Fig. 6.7.1C, D). Dichas parapófisis ocupan gran parte de los laterales del centro vertebral, siendo ligeramente deprimidas en la zona interna y convexa en la periferia. Tanto en la parapófisis como en la zona de articulación del arco neural hay abundantes forámenes. El margen anterior de la parapófisis coincide con el límite anterior de la superficie lateral del centro vertebral. Por otro lado, el margen posterior de la parapófisis no contacta con el límite posterior de la superficie lateral del centro vertebral. La cara articular posterior del centro vertebral presenta un contorno subelíptico con una ligera concavidad dorsal correspondiente al canal neural. La cara anterior presenta un margen ventral redondeado y tres concavidades dorsales: una media, que corresponde al canal neural, y dos laterales, producidas por las facetas pedicelares. Ambas caras articulares son ligeramente deprimidas. Ventralmente presenta al menos dos forámenes.

MPM-Pv 1869-1—Centro vertebral dorsal anterior que carece de arco neural fusionado. Las proporciones del centro son 32, 122:153, por lo tanto, es más ancho que alto y más alto que largo. El piso del canal neural presenta dos forámenes. El área de articulación del arco neural es una única depresión que se extiende hasta la mitad dorsal de la superficie lateral del centro vertebral (Fig. 6.7.1F, G). Sobre la superficie lateral, y adyacente al extremo ventral de la mencionada depresión, se desarrolla un pequeño abultamiento que es ligeramente alargado en sentido anteroventral. Las caras articulares del centro vertebral son elípticas y ligeramente deprimidas (Fig. 6.7.1H), con una pequeña prominencia en su zona central. En la superficie ventral se observan dos forámenes laterales y uno central más pequeño.

MPM-Pv 1869-2—Fragmento de vértebra dorsal que corresponde a la cara articular. Ésta última mide 38 mm de altura y 42 mm de anchura, por lo que la cara es subcircular. Presenta en su centro una depresión marcada.

MPM-Pv 1870-1—Propodio muy robusto, con una expansión proximal y distal poco marcadas (6.7.1.I, J). Sus medidas son 158 mm de longitud y 91 mm de expansión distal, por lo que el valor del índice B:L es 51. Para la orientación del propodio se consideró que la cicatriz de inserción muscular más importante es ventral, y está desplazada hacia la parte posterior con respecto al eje. En la superficie dorsal de la

columna también se observa una cicatriz proximal, pero de tamaño menor y de posición algo más central. Además, hay una tercera cicatriz alargada que se desarrolla a lo largo de la mitad distal del margen anterior. En la columna del propodio hay dos forámenes en la sección media, uno en el margen posterior de la superficie ventral y otro en el margen anterior de la superficie dorsal. En vista proximal, el capítulo es elíptico, con el eje mayor orientado anteroposteriormente, y está limitado por un leve reborde en toda su periferia. Toda la superficie del capítulo está marcada por perforaciones que indican la presencia de canales transfisiales que demuestran la presencia de un capuchón cartilaginoso vascularizado. No hay una tuberosidad / trocánter desarrollado, pero en la superficie dorsal puede observarse un resalto poco marcado que puede interpretarse como una tuberosidad / trocánter incipiente.

El extremo distal del propodio es redondeado y no se diferencian facetas articulares (Fig. 6.7.1I, J). Cuando el material fue colectado estaba seccionado perpendicularmente a la columna en su zona media, lo que permitió observar que la corteza es densa y compacta, la zona cédular está bien definida, y que hay canales que conectan la zona medular con la superficie exterior (Fig. 6.7.1I, K).

Discusión

La descripción e ilustración de dientes de plesiosaurios cretácicos patagónicos son muy escasas. En el policotílido *Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, 1990 (MPEF 650) de la Formación La Colonia, Campaniano Superior-Maastrichtiano inferior, provincia de Chubut (Gasparini y de la Fuente, 2000), los dientes son acuminados, curvados y con estrías, las cuales son más débiles o faltan en la cara anterior. Estas características son compatibles con la morfología de los dientes de Ea. La Blanca de la sección inferior de la Formación Mata Amarilla. Por otro lado, dientes aislados referidos a Plesiosauroidea indet. han sido registrados en Calmu-Co, provincia de Mendoza, Formación Loncoche, asignada al (Campaniano superior–Maastrichtiano inferior) (Previtera y González Riga, 2008). Estos dientes comparten con los materiales de la Ea. La Blanca la forma acuminada, la curvatura y la presencia de estrías. En uno de los ejemplares de Calmu-Co las estrías están ausentes en la cara labial, al igual que en los dientes de Ea La Blanca. Por lo tanto, la morfología de los dientes de Ea. La Blanca es común entre los Plesiosauria, y ha sido registrada en Argentina con anterioridad.

Los caracteres dentarios han sido utilizados en sistemática de plesiosaurios (Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a; Smith, 2003), siendo los más utilizados la forma, la presencia de caras planas y la disposición de la ornamentación. En cuanto a su

forma se distinguen los dientes gráciles de raíz larga, los dientes robustos de raíz corta y los pequeños que semejan agujas (Brown, 1981). El segundo carácter tiene en cuenta la presencia o ausencia de facetas planas en la superficie del diente, tal como ocurre en algunos pliosaurios del Jurásico Superior, en los que la sección del diente es subtriangular (Tarlo, 1960). Los patrones de estriación que se observan son básicamente tres: 1) con estrías en toda la superficie, 2) con estrías sólo linguales y 3) sin estriación (Tarlo, 1960). Los dientes de Ea. La Blanca son gráciles, de sección circular y estriación lingual (con la estriación labial reducida o ausente). En la matriz utilizada por O'Keefe (2001a) en su análisis filogenético del clado Plesiosauria, la combinación de caracteres observada en los materiales de Ea. La Blanca (dientes gráciles, cilíndricos y con estriación labial) no se da en ninguna especie. Por otro lado, en la matriz de Smith (2003), sólo la especie *Terminonatator ponteixensis* Sato, 2003 coincide en los tres estados registrados, aunque hay que destacar la cantidad de entradas faltantes relacionada con la morfología dentaria). Por lo dicho los dientes hallados en Ea. La Blanca (MPM-Pv 171-1-1; MPM-Pv 171-1-2; MPM-Pv 171-1-3) son referibles a Plesiosauria indet. por no poseer caracteres que permitan una asignación familiar.

La vértebra cervical MPM-Pv 1870- 2 es más larga con respecto a la altura que lo que se observa en representantes de Polycotylidae y Pliosauridae, y carece del anillo prominente alrededor de la cara articular observado en policotílidos (Sato y Storrs, 2000; Tarlo, 1960). Por otro lado, tampoco presenta las proporciones de una cervical típica de un elasmosáurido, ya que en éstas la longitud supera a la altura. La presencia de vértebras cervicales más largas que altas ha sido utilizada como sinapomorfía de la familia Elasmosauridae (Persson, 1963; Bardet, *et al.*, 1999). Sin embargo, cuando se observa en detalle se detecta que esta relación no se observa en las cervicales más posteriores (Welles, 1943, 1952, 1962). Por lo tanto, aunque esta vértebra es compatible con las proporciones observadas en Elasmosauridae, no se observan caracteres diagnósticos de esta familia y entonces se la refiere a Plesiosauria indet.

Los cuerpos de las vértebras MPM-Pv 1869-1 y MPM-Pv 1869-2 tienen la morfología típica de los Plesiosauria, con caras articulares anfiplanas (MPM-Pv 1869-1) a ligeramente anficélicas (MPM-Pv 1869-2), y con forámenes en la cara ventral. La ausencia de fusión del arco neural al cuerpo en la vértebra MPM-Pv 1869-1 puede ser interpretada como un indicador de estadio ontogenético juvenil a “subadultos” (Brown, 1981).

La determinación de un propodio como húmero o fémur no es sencilla en la mayoría de los Plesiosauria, por ser estructuras de forma y tamaño similares. Esta situación se agrava al estudiar especímenes juveniles, ya que los propodios se parecen mucho más entre sí que en los adultos (Brown, 1981). El propodio MPM-Pv 1870-1 es similar a los del ejemplar MML PV 5, referido a *Aristonectes* sp. en sedimentitas de la Fm. Jagüel (Maastrichtiano tardío) en las Salinas de Trapalcó, provincia de Río Negro (Gasparini *et al.*, 2003b, 2007). El húmero y fémur del MML. Pv 5 comparten con el MPM-Pv: 1870-1 de Ea. La Blanca la robustez, la falta de diferenciación clara de trocánter o tuberosidad, y la ausencia de facetas articulares. Todos estos son caracteres que han sido asociados con estadios juveniles (Brown, 1981; Wahl, 2006), por lo que el valor taxonómico de dichos caracteres es dudoso. Propodios de características semejantes han sido recolectados en el Maastrichtiano del centro de Chile desde el siglo XIX (Gay, 1848, LAM. 2), y asignados a "*Plesiosaurus chilensis*" (Gay, 1848, luego denominado "*Pliosaurus chilensis*" (Gay, 1848) Deecke, 1896. Cabe destacar que como se discutió en la sección 6.1 parte de los materiales originales de "*Pliosaurus chilensis*" pueden ser referidos a *Aristonectes* cf. *parvidens*.

Paralelamente se ha planteado que la estructura interna de los elementos óseos puede ser indicativa del estadio ontogenético, y en particular la estructura interna de los propodios. En los individuos juveniles se observa una corteza compacta y bien definida que rodea una médula. Por otro lado, en los adultos la corteza tiene una estructura esponjosa ("*cancellous*" u "*osteoporotic-like*"), siendo por consiguiente más difuso el límite corteza-médula (Wahl, 2006; Wiffen *et al.*, 1995). El ejemplar descripto muestra entonces la estructura típica que se observa en juveniles, lo cual concuerda con las otras características morfológicas mencionadas.

La presencia de forámenes en el capítulo indicaría la presencia de canales transfisiales que habrían permitido la vascularización del capuchón cartilaginoso. La presencia de canales ha sido interpretada como un requisito para el crecimiento rápido en animales que llegan a gran tamaño. Estos canales se han observado en *Dermochelys coriacea*, lo cual es interpretado como una adaptación que permite alcanzar grandes portes en un periodo corto. Esta vascularización del capuchón cartilaginoso de las epífisis no se observa en tortugas de menor tamaño (Rhodin, 1985).

***Polyptychodon patagonicus* Ameghino 1893**

En 1893 Ameghino nombró una nueva especie de Plesiosauria: *Polyptychodon patagonicus*. El material sobre el que sustentó ese nuevo taxón fue una serie de dientes que describió pero no ilustró. Los materiales provenían de la “formación Santacruceña”, según la denominaba y entendía Ameghino en 1893 (Ameghino, 1893: 76). La determinación de estos dientes y la antigüedad de los niveles portadores fueron objeto de distintas opiniones a lo largo de más de un siglo. El descubrimiento de dientes y vértebras de plesiosaurios en la sección inferior de la Formación Mata Amarilla que aquí se describen, amerita analizar la historia del pensamiento de Florentino Ameghino con relación a la antigüedad de las capas portadoras de los restos, y cómo influyó ese pensamiento en la asignación de los materiales originalmente referidos a *Polyptychodon patagonicus* a otros reptiles.

Ameghino (1893:82) hizo la siguiente descripción de los materiales originales de *Polyptychodon*: “Los dientes de *Polyptychodon patagonicus* son de base abierta, cónico-cilíndricos, de cúspide aguda, y fuertemente encorvados. La periferia está cubierta por fuertes aristas longitudinales del esmalte, separadas por surcos profundos; estas aristas del lado de la base parten todas de una misma altura y terminan bruscamente a diferentes distancias de la cúspide, casi del mismo modo que en *Polyptychodon interruptus*, Ow. No conozco ningún diente completo. El más grande, al que le falta casi toda la base ocupada por la cavidad pulpal, tiene cerca de 3 cm. de alto, y en la parte rota de la base próximamente un centímetro de diámetro”.

El material mencionado por Ameghino es, según su opinión, diferente de los dientes provenientes de Isla Quiriquina, Chile, de edad maastrichtiana, que Philippi (1887: 26) refirió a *Plesiosaurus chilensis* Gay, 1848 (luego *Pliosaurus chilensis*), y que posteriormente fueron asignados al condictio *Ischioriza chilensis* (Wetzel, 1930). Subsecuentes autores han tratado la determinación de Ameghino (1893) con dudas, probablemente por dos motivos. El primero es que los dientes de plesiosaurios han sido con frecuencia confundidos con dientes de peces y cocodrilos. El segundo es indirecto, pero tal vez fue el que más pesó en la opinión de otros autores, y es una supuesta asociación de los dientes de *Polyptychodon patagonicus* con mamíferos en la misma formación. Así, Cabrera (1941) planteó que de ser el material de *Polyptychodon patagonicus* contemporáneo con los restos de mamíferos, deberían ser considerados pertenecientes a cocodrilos, dada la semejanza en la morfología. Welles (1962) siguió esta línea de pensamiento, citando a Cabrera (1941) en su afirmación de que los dientes fueron hallados con mamíferos y por consiguiente podrían corresponder un cocodrilo. Por último, Gasparini (1985) incluyó con dudas la especie

Polyptychodon patagonicus en su sinopsis de los plesiosaurios cretácicos sudamericanos.

En cuanto a la procedencia estratigráfica y geográfica del material, Ameghino (1893: 76) indica que “La formación que he designado con el nombre de Santacruceña, ocupa la mayor parte de la región de la Patagonia Austral, que cruzan los ríos Santa-Cruz, Sehuen y Gallegos”. Es evidente que la “formación Santacruceña” de Ameghino es equivalente sólo en parte a lo que hoy se conoce como Formación Santa Cruz, debido a que ésta no aflora a lo largo del río Shehuen o Chalia (río Sehuen de Ameghino). Ahora bien; a lo largo de dicho río aflora lo que hoy se conoce como Formación Mata Amarilla (Feruglio en Fossa Mancini, 1938; Arbe, 1989, 2002; Varela y Poiré, 2008), por lo que es evidente que Ameghino incluyó lo que hoy se conoce como Formación Mata Amarilla en su “formación Santacruceña” (Ameghino, 1893: 76). La opinión de Ameghino es entendible, teniendo en cuenta la similitud litológica entre ambas unidades litoestratigráficas. En cuanto a la edad, Ameghino (1893) refirió su “formación Santacruceña” al “eoceno inferior (Paleoceno)” (Ameghino, 1893: 76). En la misma introducción hizo referencia a la asociación problemática, hallada en dicha formación, de primates y otros mamíferos claramente terciarios junto con taxones cretácicos. Por esto, en la discusión final, planteo: “Este hecho [refiriéndose a las determinaciones dadas en el trabajo y la edad cretácica asociada] es sumamente significativo y suficiente para inclinar decididamente la balanza en favor de los que creen que la “formación Santacruceña” es todavía más antigua que la época del eoceno inferior a la que desde un principio la referí. Es posible que la parte más inferior llegue á ser necesario referirla al larámico ó cretáceo superior” (Ameghino, 1893: 84).

Por lo tanto, la asociación de los dientes de *Polyptychodon patagonicus* con mamíferos se debe sólo a una confusión litoestratigráfica de Ameghino (1893), de la cual se desdijo en 1906. En este sentido, es importante tener en cuenta que el objetivo del aporte de 1893 no era dar una respuesta a la estratigrafía regional, sino agregar la descripción de algunos materiales enviados por su hermano Carlos. No obstante, ya en 1893 Ameghino vislumbraba que su “formación Santacruceña” estaba compuesta por depósitos de diferente edad.

En su trabajo de 1906 Ameghino ya separaba los afloramientos del río Shehuen de su “formación Santacruceña”, dándoles el nombre de piso Sehuenense. A partir de entonces, siempre citó a *Polyptychodon patagonicus* como proveniente del Sehuenense y no de la “formación Santacruceña”, eliminado por consiguiente el problema estratigráfico planteado en 1893. De estas consideraciones se desprende

que no hay asociación de los materiales de *Polyptychodon patagonicus* y taxones terciarios.

El nombre dado al piso Sehuenense tiene varias grafías. Ameghino (1906) utilizó Sehuenense, mientras que Cabrera se refirió a él como Sehuense y Arbe (1989, 2002) como Sheuhenense. En esta Tesis se mantiene la primera, utilizada por Ameghino (1906).

Lo dicho anteriormente, sumado al nuevo registro que confirma la existencia de material dentario asignable a Plesiosauria en la Formación Mata Amarilla, es evidencia de que fue Ameghino el primero en dar a conocer material asignable a ese clado en el Cretácico Superior de Santa Cruz. El material descrito por Ameghino en 1893 no está disponible para su revisión. En el registro de la colección de paleontología de vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” hay fichado bajo el número 5809 dos dientes de *Polyptychodon patagonicus*. Según la ficha, estos fueron recolectados por Carlos Ameghino en 1891 provenientes del “Subpatagoniano” de Lago Argentino. Lamentablemente, no fue posible hallarlos en la colección y hasta es posible que originalmente nunca fuesen depositados en dicha institución.

Por lo tanto, la relación entre los dientes referidos a *Polyptychodon patagonicus* Ameghino, 1893 y los descritos en este trabajo sólo puede discutirse sobre la base de la descripción de Ameghino, la diagnosis del género *Polyptychodon* Owen 1841, y la descripción de los nuevos materiales.

En primer lugar, la morfología de los dientes descritos por Ameghino (1893) es frecuente en plesiosaurios: dientes cónicos, ligeramente curvados y con estrías marcadas. Los dientes de *Polyptychodon* ilustrados por Owen en 1841 parecen portar estrías en toda la periferia. El hecho de que Ameghino no mencionara ninguna diferencia estaría indicando que los materiales que él observó tenían las mismas características, pues, según su descripción “La periferia está cubierta por fuertes aristas longitudinales del esmalte, separadas por surcos profundos; estas aristas del lado de la base parten todas de una misma altura y terminan bruscamente á diferentes distancias de la cúspide, casi del mismo modo que en *Polyptychodon interruptus* Ow” (Ameghino, 1893:82). Si esto es así, la presencia de estriación en toda la periferia es un carácter que separaría los materiales de Ameghino de los descritos en este trabajo, los cuales tienen estriación lingual reducida o ausente. Por otro lado, Ameghino mencionó que los dientes en su poder tenían una longitud de 30 mm y un diámetro de 10mm, mientras que el mayor de los dientes de la Estancia La Blanca tiene alrededor de 25 mm de altura y 10 mm de diámetro, aunque la mayoría son algo

menores. Desafortunadamente, tanto los dientes descritos por Ameghino como los procedentes de la Ea. La Blanca están incompletos, faltándoles la raíz y el ápice.

En resumen, el motivo citado por otros autores (Cabrera, 1941, Welles, 1893) para no aceptar la asignación a Plesiosauria de los dientes descritos por Ameghino no es válido. Por otra parte, su asignación al pliosaurio *Polyptychodon interruptus* Owen, 1841 del Cretácico Superior (Cenomaniano-Campaniano?) de Inglaterra, Alemania y Republica Checa (Bardet 1995) no se soporta, ya que no hay caracteres en la descripción de Ameghino que la sustenten. De la misma manera, los dientes aislados (más si son incompletos, como en este caso) no son diagnósticos a nivel de especie. Por consiguiente, *Polyptychodon patagonicus* es un *nomen dubium*, y el material que Ameghino describió, al igual que los dientes descritos en este trabajo, deben ser referidos a Plesiosauria indet.

6.3.2 Formación Allen

Materiales—**MML s/n**, conjunto de seis dientes (Fig. 6.7.2A); **MACN-PV RN 1087d**, vértebra cervical; **MML-PV 422**, porción lateral izquierda de un centro vertebral pectoral (Fig. 6.7.2C); **MML-PV 423**, vértebra dorsal (Fig. 6.7.2D-E); **MML-PV 425**, centro caudal (Fig. 6.7.2F, G).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Alrededores de Loma Salamanca (MML-PV 422, MML-PV 423) (39° 54' 26,7" S; 66° 34' 23,4" O), salitral de Santa Rosa, provincia de Río Negro, y del Cerro Tortugas (MML s/n; MML-PV 425) (39° 47' 2,7" S; 66° 42' 16,5" O), a unos 20 km al noroeste de la primera localidad. Los niveles portadores corresponden al Miembro Inferior o Medio de la Formación Allen, referida al Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano (Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000). Los nuevos restos de plesiosaurios del salitral de Santa Rosa fueron recuperados de un nivel correlacionable con el nivel con huevos 5 (*Egg level 5*) de Salgado *et al.* (2007c). El ejemplar MACN-PV RN 1087d proviene probablemente de los mismos niveles que el resto de los ejemplares del mismo lote (ver discusión en 6.2.2).

MML s/n

Conjunto de seis dientes. En todos los casos la raíz esta rota por lo que no se conocer la longitud total. Las coronas son cónicas con una leve curvatura y ápice aguzado (Fig. 6.7.2A). La superficie esta cubierta de estrías aunque estas son débiles o están casi ausente en la cara convexa. Las estrías son en algunos casos simples y en otros surgen como dos elementos que se fusionan cerca de la base. No se observan carenas.

MACN-PV RN 1087d—Vértebra cervical sin el arco neural ni las costillas fusionadas al centro. El centro vertebral está en muy mal estado de preservación, pero se observan dos forámenes en la cara ventral. Lo más destacable de esta vértebra es su pequeño tamaño: alrededor de 10 mm de longitud, 8 mm de altura y 20 mm de anchura.

MML-PV 422—Porción lateral izquierda de un centro vertebral pectoral. No hay evidencia de fusión del arco neural o de la costilla (Fig. 6.7.2C). El centro vertebral tiene una longitud de 36 mm. La parapófisis es circular y está desplazada hacia la parte posterior del centro, confluyendo con la zona de articulación del arco neural.

MML-PV 423—Vértebra dorsal sin el arco neural fusionado. El centro vertebral es más largo que alto y más ancho que largo. El piso del canal neural tiene dos forámenes y varias pequeñas depresiones alargadas (Fig. 6.7.2D). Las zonas de articulación del arco neural con el centro son ligeramente deprimidas, y están divididas en dos depresiones, anterior y posterior, separadas por una débil elevación transversal (Fig. 6.7.2D). Las caras articulares del centro vertebral son ligeramente deprimidas y carecen de escotadura ventral (Fig. 6.7.2E). Las caras laterales del centro son cóncavas anteroposteriormente. Ventralmente, el centro presenta dos forámenes laterales y uno central .

MML-PV 425—Centro caudal con el arco neural y posiblemente las costillas fusionadas a él, pero en ambos casos sólo se ha conservado la parte proximal (Fig. 6.7.2G). El centro vertebral es más alto que largo y dos veces más ancho que alto. La cara articular es ligeramente deprimida. Las parapófisis son comprimidas dorsoventralmente y están desplazadas hacia el límite posterior del centro vertebral (Fig. 6.7.2G).

Tabla 6.71. Plesiosauria indet., MML-Pv 422; MML-Pv 423; MML-Pv 425. Medidas L, H, B (en mm) e índices HI, BI, BHI y VLI.

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
MML-Pv 422	36	-	-	-	-	-	-
MML-Pv 423	41	40	50				
MML-Pv 425	18	25	39				

Discusión

La morfología de los dientes MML s/n es semejante a los descritos para la Loncoche por Previtera y González Riga (2008) y Mata Amarilla (O'Gorman y Varela, 2010, sección 6.3.1). Sin embargo como se menciona más arriba (sección 6.3.1) esta morfología no es diagnóstica de ninguna familia por lo que se los refiere Plesiosauria indet.

En relación a los centros vertebrales MACN-PV RN 1087d, MML-PV 422, MML-PV 423, MML-PV 425 tampoco es posible referirlos a ninguna familia, aunque por la presencia de caras articulares planas es probable que se trate de materiales pertenecientes a elasmosáuridos

6.3.3 Formación Snow Hill Island

MLP 78-XI-1-1 (Fig. 7.3.3A-E)

Materiales—**MLP 78-XI-1-1**, un centro vertebral dorsal, un centro vertebral sacro, costillas, fragmentos indeterminados (Fig. 6.7.3).

Procedencia geográfica y estratigráfica—Península Antártica, Archipiélago James Ross, Isla Vega, Cabo Lamb. Formación Snow Hill Island, Miembro Cabo Lamb, (Campaniano superior–Maastrichtiano inferior) (Crame *et al.*, 2004). Secuencia *Neograhamites-Gunnarites*. Maastrichtiano inferior (Olivero y Medina, 2000).

Descripción

El ejemplar esta formado por restos varios que pueden provenir de diferente individuo. Este ejemplar tiene un valor histórico dado que es de los primeros materiales de Plesiosauria registrados para Antártida (del Valle *et al.*, 1977, fig. 2,3).

Esqueleto axial

Región dorsal—Mitad ventral de centro vertebral dorsal mas ancho que largo (Tabla 6.72) con la típica forma de carretel (Fig. 6.7.3A, B). Las caras articulares son levemente cóncavas. En la superficie ventral se observan cuatro forámenes (Fig. 6.7.3B).

Región sacra—Centro vertebral sacro que carece del arco neural fusionado. El centro vertebral es más ancho que alto y más alto que largo (Tabla 6.72). Las facetas pedicelareas son confluentes con las parapófisis como es característico en las vértebras sacras (Fig. 6.7.3D, E). Las caras articulares son subelípticas (Fig. 6.7.3C). Las parapófisis están alargadas dorsoventralmente y tiene un margen anterior fuertemente convexo (Fig. 6.7.3D). Ventralmente se observa un foramen

Tabla 6.72. Plesiosauria indet. 71-XI-1-2. Medidas L, H, B e índices HI, BI, BHI y VLI.

	L	H	B	HI	BI	BHI	VLI
Dorsal1	80	-	90	-	112,5	-	-
Sacra1	43	51	76	118	177	149	67,7

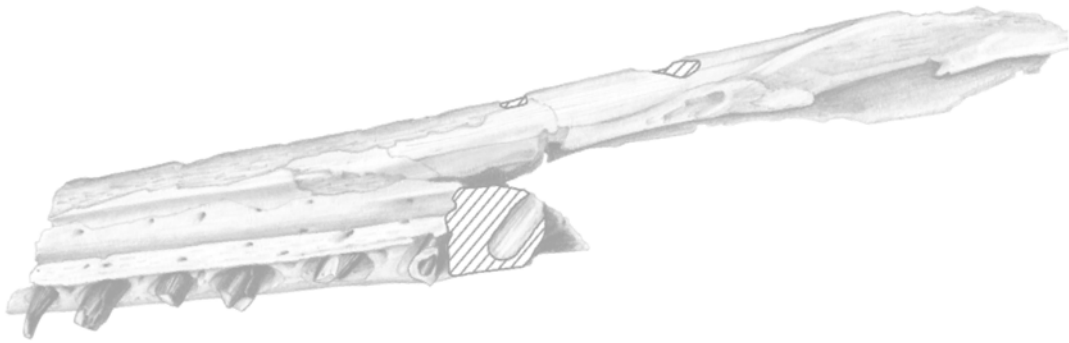
6.4.4 Formación López de Bertodano

MLP 86-V-31-1 (Fig. F-G)

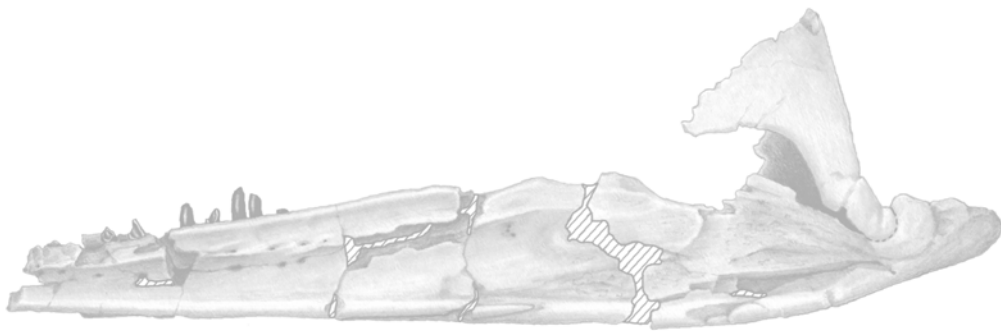
Material—MLP 86-V-31-1, tres fragmentos de hueso (Fig. 6.7.3A, B)..

Procedencia geográfica y estratigráfica—Isla Marambio, Fm. López de Bertodano Estaca 31 (sísmica) H1. Maastrichtiano superior .

Fragmento de hueso probablemente correspondiente a parte de un borde medial de pubis,(Fig. 6.7.3F-G). Además del elemento mayor se han preservado otros dos fragmentos. Un carácter interesante es la ausencia de curvatura dorsoventral que suele tener dicha parte del pubis. Aunque la determinación es incierta debido al estado de preservación. Sin embargo, es remarcable la longitud del margen de sínfisis (+360 mm). Otra opción es que se trate de un margen de sínfisis de coracoides, en este caso, se trataría de un coracoides sin proceso medio ventral (diferente a todos los registrados en Patagonia y Antártida en el Cretácico Superior) o de material referible a Polycotylidae.



7. ANÁLISIS FILOGENÉTICO



7 ANÁLISIS FILOGENÉTICO

7.1 Introducción

El presente capítulo trata de las relaciones filogenéticas de las cuatro especies de plesiosaurios estudiadas en esta Tesis: *Aristonectes parvidens*, nov. gen. et sp. 1, nov. gen. et sp. 2 y *Sulcusuchus erraini*.

Para comprender la importancia de la realización de un análisis filogenético de las especies mencionadas se hace un breve resumen de los abordajes filogenéticos realizados en el estudio de los plesiosaurios del Cretácico Tardío de América del Sur. El primer antecedente en este sentido es la inclusión de *Alzadasaurus colombiensis* (hoy *Callawayasaurus colombiensis*) en la filogenia planteada por Welles (1952). Posteriormente Carpenter (1999, fig. 15) incluyó *Callawayasaurus colombiensis* en su análisis filogenético de los Elasmosauridae para el cual utiliza una matriz de caracteres compuesto por 15 taxones y 20 caracteres recuperando a *Callawayasaurus colombiensis* dentro de una politomía junto con *Hydralmosaurus*, *Hydrotherosaurus* y *Styxosaurus*. Además, Carpenter (1999) evaluó el peso del carácter número de vértebras cervicales encontrando que no afectaba mayormente el resultado de su análisis.

Posteriormente, O'Keefe (2001a, fig. 20) incluyó por primera vez a *Aristonectes parvidens* y a *Callawayasaurus colombiensis* en un mismo análisis del clado Plesiosauria, para el cual utilizó una matriz de caracteres compuesta por 34 taxones y 166 caracteres. Este autor recuperó en el consenso estricto a *A. parvidens* como grupo hermano de *Kimmerosaurus* formando un clado con que denominó "Cimoliasauridae". En el mismo análisis, se recuperó a *Callawayasaurus colombiensis* dentro de los Elasmosauridae como grupo hermano del clado formado por *Libonectes* y *Styxosaurus* (O'Keefe, 2001a, fig. 20).

En 2003 Gasparini *et al.* realizaron un análisis con el objetivo determinar las relaciones filogenéticas de *Aristonectes parvidens*. Gasparini *et al.* (2003a) utilizaron para este fin una matriz de caracteres compuesta por 10 taxones y 20 caracteres recuperando a *Aristonectes parvidens* dentro de los Elasmosauridae, e integrando una politomía junto con *Callawayasaurus*, *Libonectes* e *Hydrotherosaurus*.

Más recientemente Druckenmiller y Russell (2008a) realizaron un análisis del clado Plesiosauria utilizando una matriz formada por 33 taxones y 152 caracteres. Entre los taxones considerados están *C. colombiensis* pero no *A. parvidens*.

Druckenmiller y Russell (2008a) recuperaron a *Callawayasaurus colombiensis* dentro de los Elasmosauridae como grupo hermano de *Hydrotherosaurus alexandrae*.

En 2009 O'Keefe y Street realizaron un análisis filogenético utilizando una matrix de datos formado por 14 taxones y 90 caracteres recuperando el clado monofilético ((*Aristonectes*, *Kaiwhekea*) (*Kimmerosaurus*, *Tatenectes*)) al que nominaron "Aristonectidae" (O'Keefe y Street, 2009, fig. 8).

Posteriormente, Ketchum y Benson (2010) utilizaron una matriz de 67 taxones y 178 caracteres incluyeron en su análisis a *Callawayasaurus colombiensis* y *Aristonectes parvidens*. En el consenso estricto recuperaron a *Callawayasaurus colombiensis* como grupo hermano del clado formado por *Aristonectes parvidens* y *Eromangasaurus australis*. Posteriormente, Ketchum y Benson, utilizando una versión modificada de su matrix de datos (Ketchum y Benson, 2011, fig. 16) recuperaron a *Callawayasaurus colombiensis* como grupo hermano del clado (*Eromangasaurus australis*, (*Aristonectes parvidens*, *Kaiwhekea katiki*)). Por último Otero et al. (2012, fig. 11) realizaron un análisis filogenético acotado basado en el data set de O'Keefe y Street (2009) recuperando el clado monofilético (*Aristonectes*, *Kaiwhekea*, *Futabasaurus*), no resuelto internamente, al que denominaron "Aristonectini".

En resumen, los únicos plesiosaurios del Cretácico Tardío sudamericanos incluidos en análisis filogenéticos han sido *Callawayasaurus colombiensis* y *Aristonectes parvidens*. Estos taxones han sido recuperados como Elasmosauridae, en el caso de *C. colombiensis*, y como "Cimoliasauridae" "Aristonectidae" o Elasmosauridae en el caso de *A. parvidens*.

Los nuevos taxones descriptos en esta tesis (nov. gen. et sp. 1 y nov. gen. et sp. 2) nunca han sido incluidas en un análisis filogenético por lo que mediante su inclusión en el presente análisis se duplica el número de elasmosáuridos sudamericanos cuya posición filogenética ha sido evaluada.

Por otro lado, el único Polycotylidae sudamericano diagnosticado a nivel específico, *Sulcushuchus erraini*, nunca ha sido incluido en un análisis filogenético, por lo que la evaluación de su posición filogenética es una novedad de esta Tesis.

7.2 Materiales

7.2.1 General

Con el objetivo determinar las relaciones filogenéticas de *Aristonectes parvidens*; nov sp. 1; nov sp. 2 y *Sulcusuchus erraini* se utilizaron tres matrices diferentes basadas en las matrices de Ketchum y Benson (2010, 2011);

La decisión de utilizar matrices de datos preexistentes se debe básicamente a la imposibilidad de revisar personalmente la mayor parte de los taxones. En este sentido, se prefirió confiar en la información obtenida mediante la observación directa que aquellos escoreados mediante bibliografía. De este modo se ha evitado, hasta donde fué posible, el escoreo realizado directamente a partir de bibliografía, dado que esta práctica suele conducir a errores debido a la ausencia de contacto directo con el material (Druckenmiller y Russell, 2008a). En los casos en que se debió recurrir a la adición de taxones mediante bibliografía se dejó explícita constancia de ello de igual modo que en los casos donde el escoreo original presente en la matriz fue modificado.

7.2.2 Descripción de las matrices de datos utilizadas

7.2.2.1 Ketchum y Benson (2010, 2011)

La matriz utilizada por Ketchum y Benson (2010, 2011) (Apéndice I) incluye 67 taxones, de los cuales 64 corresponden al grupo interno, y 201 caracteres, de los cuales 121 son caracteres craneanos, 34 corresponden al esqueleto axial y 46 corresponden al esqueleto apendicular. Se utilizaron caracteres cualitativos y cuantitativos. Estos últimos codificados mediante el método *gap-weighting* (Thiele, 1993) y son considerados como aditivos. Para evitar la sobreestimación de los caracteres continuos debido a la cantidad de estados considerados (26 estados por carácter) se les asigna peso 26 a los restantes caracteres.

Modificaciones.

- Se incluyeron las nov. gen. et sp. 1 y nov. gen. et sp. 2 y *Sulcusuchus erraini* que no habían sido considerados originalmente.
- Se modificó el escoreo de *Aristonectes parvidens* basado en los nuevos datos obtenido como consecuencia de la descripciones llevadas a cabo en esta Tesis (ver 6.1.1).
- Se escoreó *Mauisaurus haasti* debido al interés de esta especie por ser el único elasmosáurido (aparte de *A. parvidens*) mencionado para Antártida (fuente: Hiller *et al.*, 2005).

Se modificaron escoreos de la matriz original:

- Se modificó el escoreo de *Kaiwhekea katiki* con el objetivo de hacer consistente los criterios de escoreo con los seguidos para *Aristonectes parvidens*. Car. 120 (0); 123(1); 124(2) y 133(0) (fuente: Cruickshank y Fordyce, 2002).
- *Callawayasaurus colombiensis*: Car. 121(1) (fuente: Welles, 1962)
- *Elasmosaurus platyurus* Car. 168 (?) (fuente: Welles, 1943, 1952, 1962)
- *Leptocleidus capensis* Car. 69 (0) (fuente: Druckenmiller y Russell, 2008)
- *Terminonatator ponteixensis*. Car. 118 (?) (fuente: Sato *et al.*, 2003).
- *Eromangasaurus* 124 (?) (fuente: Kear, 2007).

7. 3 Resultados

El resultado de la búsqueda fueron dos MPTs de 19194 pasos. El consenso estricto se muestra en la Figura 7.1. El valor CI= 0, 326 y RI= 0, 633.

Se recuperó la familia Elasmosauridae sostenida por: 10(01→2); 35(1→2); 122(0→1); 127(1→2), 131(0→1); 133(0→1); 150(1→2); 154(6789→3); 175(567→4); 181 (0→1); 182 (0→2).

También la Familia Polycotylidae se recuperó como grupo monofilético sostenida por: 18 (0→1); 35 (1→2); 80(0→1); 111(1→0); 181(1→0); 195 (0→1).

El objetivo de realizar un análisis tan extenso es determinar la posición general de los taxones analizados, objetivo que se logró completamente como se puede observar en el cladograma de consenso (Fig. 7.1). *Aristonectes parvidens* es recuperado anidado dentro de los Elasmosauridae formando un grupo monofilético con *Kaiwhekea katiki*. Por consiguiente, las adiciones al escoreo de este taxón no modificaron la posición recuperada por Ketchum y Benson (2010, 2011) y confirma el resultado obtenido por Gasparini *et al.* (2003a) y Otero *et al.* (2012).

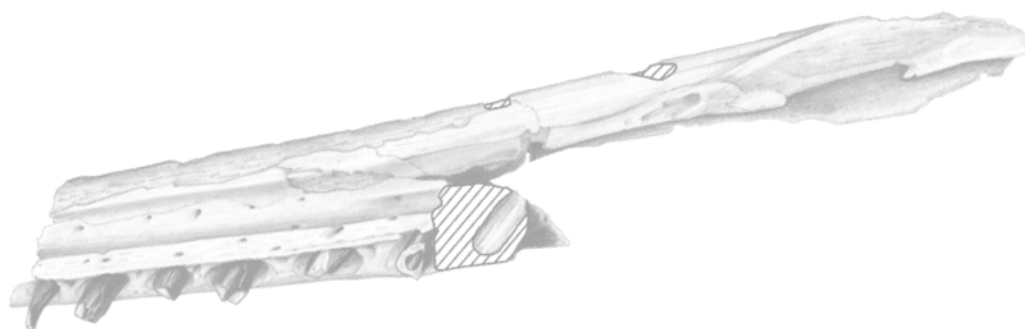
El clado *Aristonectes parvidens*; *Kaiwhekea katiki* está sostenido por la 111 (7→L); 120(1→0); 121(1→0) y 133(1→0).

A su vez, el clado (*Aristonectes parvidens*; *Kaiwhekea katiki*) es recuperado como grupo hermano de *Callawayasaurus colombiensis* y a su vez estos tres se recuperan como grupo hermano de *Eromangasaurus australis*.

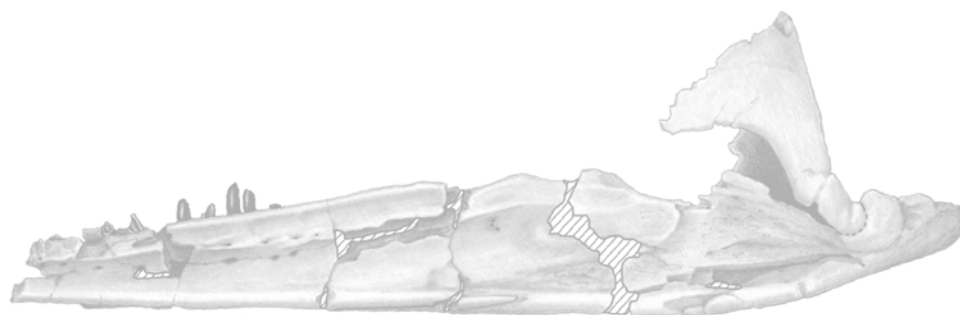
Las nuevas especies 1 y 2 aparecen anidadas dentro de los Elasmosauridae formando un grupo monofilético sostenido por 160(0→1); 177(2→0); 198 (0→1).

Por último, *Sulcusuchus erraini* es recuperado anidado dentro de los Polycotylidae en una politomía. *S. erraini* se relaciona con el resto de los Polycotylidae por: 27(1→0); 105(1→0); 106(1→0); 135(A→E); 173(67→DEFM)

Esta politomía se debe a la gran movilidad de *S. erraini* en los árboles obtenidos, lo que probablemente se deba a la gran cantidad de datos faltantes.



8. ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO



8 ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO

8.1 Introducción

La biogeografía consiste en el estudio de la distribución geográfica de los seres vivos (Crisci *et al.*, 2000). En ese marco y dentro de la biogeografía histórica es relevante determinar las relaciones entre diferentes áreas en relación a su fauna. En particular, el objetivo del análisis biogeográfico realizado en este capítulo será determinar las relaciones entre determinadas áreas (Norte de Patagonia, Centro de Chile, Península Antártica, Nueva Zelanda) buscando cuáles estuvieron más relacionadas durante el intervalo Campaniano-Maastrichtiano (aproximadamente 12 ma) según la asociación de plesiosaurios registrada en cada una.

8.2 Antecedentes

El primer intento de relacionar áreas del Sur de América del Sur por la presencia compartida de especies de plesiosaurios fue realizada por Casamiquela (1969), en el marco del reporte del primer registro de *Aristonectes parvidens* en Chile, a partir de la cual *A. parvidens* pasaba a ser una especie presente en la vertiente atlántica y pacífica. Años mas tarde Gasparini y Salgado (2000) mencionaron semejanzas entre un elasmosáurido del área de Lago Pellegrini y *Elasmosaurus platyurus*, del *Western Interior Sea*, USA pero la ausencia de un marco filogenético sólido les impidió establecer relaciones biogeográficas estrechas. En 2002 Novas *et al.* plantearon la existencia de una fuerte relación entre las faunas de reptiles marinos de Patagonia, Antártida y Nueva Zelanda. La misma relación fué registrada por Martin y Fernández (2007). Esta semejanza estaría en consonancia con las similitudes observadas en otros organismos, tales como foraminífera, bivalvos, gastrópodos y amonites que caracterizan la Provincia Wedelliana (Zinsmeiser, 1982; Huber y Watkins, 1992). Posteriormente, Gasparini *et al.*, (2003a, b) registraron más géneros en común entre Patagonia y La Península Antártica (*Aristonectes*) y entre Patagonia y Nueva Zelanda (*Tuarangisaurus* y *Mauisaurus*). Según los mismos autores, estos géneros en común apoyarían la existencia de una fauna de plesiosaurios uniforme en el área de la Provincia Wedelliana a fines del Cretácico. Por último, Consoli y Stildwell (2009) plantearon una relación aun más estrecha al mencionar la presencia de *Sulcusuchus* y *Tuarangisaurus* en la Península Antártica (para discusión detallada ver listado taxonómico de cada área). En los últimos años sucesivos trabajos han continuado

planteado la relación estrecha entre las áreas Norte de Patagonia, Península Antártica y Chile basándose en la presencia en común de *Aristonectes* (Otero *et al.*, 2012; O'Gorman *et al.*, 2012a).

8.3 Áreas

Con el objetivo de testear la hipótesis de la existencia de una fuerte relación entre las faunas de plesiosaurios del Cretácico Tardío de Patagonia y aquella de la Península Antártica se utilizó el método PAE basado en localidades, planteada por Rossen (1988). Este método se basa en la construcción de una matriz de áreas por taxones presentes y la búsqueda de las relaciones mediante parsimonia (ver sección 4.2.9).

Dado que la biogeografía histórica considera la dimensión temporal además de la espacial, para indagar sobre la cuestión de las relaciones entre las áreas mencionadas, es necesario acotar temporalmente el intervalo dentro del que se trabaja para asegurarse de considerar faunas equivalentes temporalmente. En el caso que nos ocupa el intervalo temporal idóneo para enfocarse es el Campaniano-Maastrichtiano dada la abundancia de registros de plesiosaurios en ese momento.

Las áreas a utilizar están dadas por las zonas con registros correspondientes a la mencionada edad. Por lo tanto, la selección de las áreas está condicionada por una combinación de presencia de afloramientos y muestreo.

Las áreas utilizadas son:

- Norte de la Patagonia: comprende Río Negro y el norte de Chubut.
- Centro de Chile: comprende la zona de Concepción.
- Península Antártica: se centra en el Archipiélago James Ross, pero es probablemente extensible a todo el norte la Península Antártica.
- Nueva Zelanda: comprende la Isla Norte e Isla Sur.

El conjunto de taxones representados y su distribución ha sido discutido previamente en numerosos trabajos (Gasparini *et al.*, 2003a, b; Gasparini *et al.*, 2007; Consoli y Stildwell, 2009). Sin embargo los resultados de esta Tesis generan la necesidad de revisar el listado de los taxones presentes. Para ello se considera para su revisión el listado propuesto recientemente por Consoli y Stildwell (2009) para el fin del Cretácico, cual es actualizado con los resultados de esta Tesis (Fig 8.2).

Norte de la Patagonia Argentina

Los taxones de plesiosaurios citados para el Campaniano tardío-Maastrichtiano del norte de la Patagonia Argentina son: *Aristonectes parvidens* (Cabrera, 1941; Gasparini *et al.*, 2003a); cf. *Mauisaurus* (Gasparini *et al.*, 2003b); *Tuarangisaurus cabazai* (Gasparini *et al.*, 2003b) y *Sulcusuchus erraini* (Gasparini y Spalletti, 1990; Gasparini y de la Fuente, 2000). Como resultado de esta Tesis se confirma la presencia de *Aristonectes parvidens* y *Sulcusuchus erraini* además de agregarse nov. gen. et sp. 1. Por otro lado, se concluye que los ejemplares referidos a cf. *Mauisaurus* no presentan caracteres diagnósticos de este género (6.1.4.2), de modo que el holotipo de *Tuarangisaurus? cabazai* es referido a *Aristonectes* cf. *parvidens* (6.1.1).

Centro de Chile

En Chile se considera válido únicamente el registro de *Aristonectes parvidens* (Suárez y Fritis, 2002). La cita de *Mauisaurus* en Chile se basa en dos fémures que presentan la cabeza del fémur hemisférica. Sin embargo, uno de los resultados de esta Tesis es que esta morfología de fémur está también presente en *Aristonectes parvidens* o en realidad corresponde únicamente a este género. Por lo anterior, la cita del centro de Chile no es considerada en este análisis.

Península Antártica

Las especies de plesiosaurios citadas en la bibliografía para el Campaniano-Maastrichtiano de la Península Antártica son: *Aristonectes parvidens*, *Mauisaurus haasti*, *Tuarangisaurus* sp. y *Sulcusuchus erraini* (Fostowicz-Frelik y Gazdzicki, 2001; Gasparini *et al.*, 2003b; Martin *et al.*, 2007; Consoli y Stildwell, 2009). Las cita de Fostowicz-Frelik y Gazdzicki (2001) de *Mauisaurus haasti* están basadas en material que fue considerado no diagnóstico durante la última revisión del género *Mauisaurus* (Hiller *et al.*, 2005). Por otro lado la cita de Martin *et al.* (2007) corresponde a un juvenil que carece de caracteres diagnósticos o al menos los caracteres citados por Martin *et al.* (2007) están presentes en otros elasmosáuridos. Hiller *et al.* (2005) menciona la posible afinidad de MLP 82-I-28-1 con *Mauisaurus*. Pero, dado que el carácter sobre la que se basaron (capítulo del fémur convexo) esta presente también en nov. gen. et sp. 1 y *Terminonataor ponteixensis* (Sato *et al.*, 2006), no se la considera en este análisis. En resumen en la actualidad no hay registros seguros del género *Mauisaurus* en la Antártida.

La presencia de *Aristonectes parvidens* en Antártida (Gasparini *et al.*, 2003a) ha sido confirmada durante esta Tesis (ver 6.1.1)

Un nuevo elasmosáurido ha sido descrito en esta Tesis (ver 6.1.3) pasando a conformar parte del elenco faunístico de ese continente. Por último, la presencia de plicotilidos es conocida por un único ejemplar determinado únicamente a nivel familiar (D'Angelo *et al.*, 2008), lo cual no aporta información a la cuestión biogeográfica.

La presencia de *Sulcusuchus* y *Tuarangisaurus* en Antártida únicamente es mencionada por Consoli y Stilwell (2009) quienes no citan materiales ni bibliografía que avale tal afirmación, por lo que no se las considerará en el presente análisis.

Nueva Zelanda

En Nueva Zelanda se han registrado los elasmosáuridos *Tuarangisaurus keyesi* (Wiffen y Moysley, 1986), *Mauisaurus haasti* (Hiller *et al.*, 2005) y *Kaiwhekea katiki* (Cruickshank y Fordyce, 2002)

8.4 Análisis

Con los datos mencionados anteriormente se construyó una matriz básica de datos considerando los taxones *Aristonectes parvidens*, *Kaiwhekea katiki*, nov. gen. et sp. 1 y nov. gen. et sp. 2, *Mauisaurus haasti*, *Tuarangisaurus keyesi* y *Sulcusuchus erraini*. Se agregaron dos columnas que representan los clados (*Aristonectes parvidens*; *Kaiwhekea katiki*) y (nov. gen. et sp. 1; nov. gen. et sp. 2). Mediante esta modificación se tiene en cuenta la presencia de clados compartidos que de otra manera no sería tenida en cuenta.

8.5 Resultados

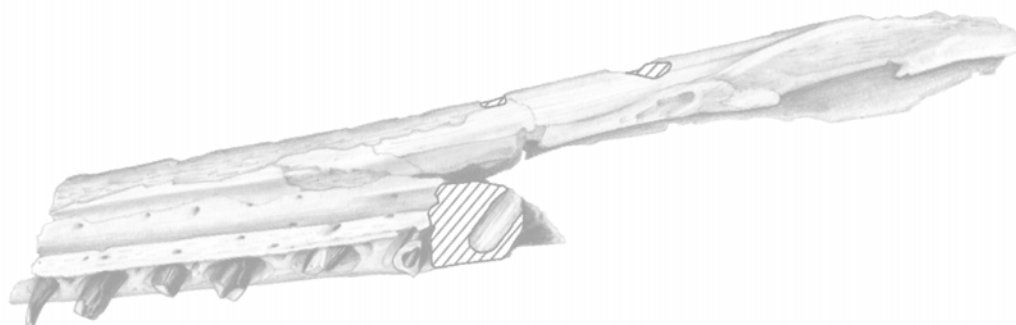
El resultado muestra una mayor relación biogeográfica entre el norte de Patagonia y la Península Antártica por la presencia común de *Aristonectes parvidens* y el clado supraespecífico (nov. gen. et sp. 1; nov. gen. et sp. 2). Estas dos áreas a su vez se relacionan más estrechamente con el Centro de Chile. Por último, Nueva Zelanda se relaciona con el clado (Centro de Chile (Península Antártica, Norte de Patagonia) por la presencia del clado supragenérico (*Aristonectes parvidens*; *Kaiwhekea katiki*) (Fig. 8.1).

8.6 Discusión

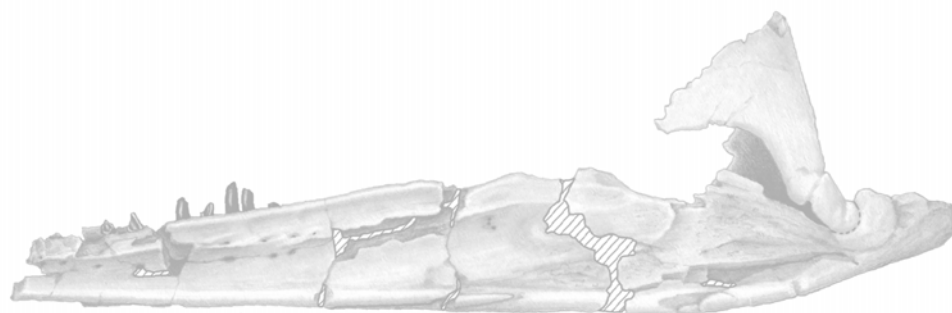
Las especies consideradas sólo están presentes en las áreas consideradas por lo que cualquier otra área que pudiese considerarse estará por fuera del nodo más inclusivo. Esto apoya la existencia de la diferencia entre los plesiosaurios del área de

la provincia Wedelliana y aquéllos de la misma edad pero registrado en otras áreas. El mayor aporte del análisis es confirmar y reforzar la idea de la existencia de géneros compartidos entre las áreas consideradas, lo que da cierta cohesión interna relacionada con la filogenia de los taxones analizados. Por lo tanto, no sólo existe una diferenciación con respecto a faunas de plesiosaurios de otras áreas sino que también existe cohesión interna en cuanto a distribuciones de taxones que abarcan más de un área y a las relaciones filogenéticas internas.

Estos resultados son consistentes con las distancias entre las áreas existentes en el Cretácico Tardío (Fig. 8.2). Sin embargo es necesario aclarar que las dificultades en las determinaciones, incluso a nivel genérico, y la falta de muestreo hacen que el resultado de este análisis esté sujeto a un fuerte sesgo independiente de la historia de las áreas tratadas.



9. GASTROLITOS



9 GASTROLITOS

9.1 Introducción

La litofagia o ingesta de gastrolitos es común en tetrápodos acuáticos, si bien sus características varían entre los diferentes grupos (Taylor, 1993; Whittle y Everhart, 2000). Se considera gastrolito a todo objeto duro sin valor calórico que es o fue retenido en el sistema digestivo de un animal (Wings, 2007). El estudio detallado de gastrolitos en formas fósiles es importante debido a que las características de los gastrolitos, tales como la forma, redondez, textura y litología están íntimamente relacionadas con el depósito de origen, el tiempo de permanencia en el tracto digestivo, la tasa de abrasión y la función (Darby y Ojakangas, 1980; Everhart, 2000; Cicimurri y Everhart, 2001; Cerda y Salgado, 2008; Wings, 2007; Schmeisser y Gillette, 2009). Por lo tanto, son evidencia de diferentes aspectos de la paleobiología de los organismos portadores.

La función de los gastrolitos en vertebrados acuáticos es aun discutida, habiendo sido planteadas varias hipótesis al respecto. Entre ellas, las más citadas son la de digestión mecánica y la de cambio del balance hidrostático (Taylor, 1993; Wings, 2007). Según la primera los gastrolitos colaborarían en la digestión mecánica de los alimentos (Wings, 2007). Por otro lado, la hipótesis de cambio de balance hidrostático plantea que los gastrolitos aumentaban la densidad total permitiendo la inmersión con menor gasto de energía (Taylor, 1993).

En este marco, la indagación de posibles correlaciones entre las características de los gastrolitos, las del organismo portador y el ambiente de depositación final puede aportar información paleobiológica.

Desde que se registraron por primera vez gastrolitos asociados a plesiosaurios en el siglo XIX, el registro de estos elementos se ha incrementado continuamente, habiendo en la actualidad decenas de casos bien documentados (Williston, 1893, 1894, 1904; Brown, 1904; Welles y Bump, 1949; Taylor, 1993; Everhart, 2000, 2004, 2005; Gasparini y Salgado, 2000; Sato y Storrs, 2000; Whittle y Everhart, 2000; Cicimurri y Everhart, 2001; Hiller *et al.*, 2005; McHenry *et al.*, 2005; Cerda y Salgado, 2008; O'Keefe, *et al.*, 2009). (Tabla 9.2).

La presencia de gastrolitos es conocida en las familias Pliosauridae (Andrews, 1910), Rhomaleosauridae (Taylor, 1992), Elasmosauridae (Welles y Bump, 1949; Darby y Ojakangas, 1980; Cerda y Salgado, 2008) y Polycotylidae (Sato y Storrs, 2000; Schumacher, 2007; Shmeisser y Gillette, 2009). La distribución de los registros

de gastrolitos no es homogénea en las diferentes familias y muestra un patrón complejo que no necesariamente refleja diferencias en la biología de los organismos, dado que la ausencia de registro en un caso determinado no asegura que no estuviesen presentes gastrolitos en otros individuos/momentos o que la ausencia no se deba a procesos tafonómicos (Taylor, 1993). Sin embargo, llama la atención la abundancia de registros de gastrolitos asociados a elasmosáuridos en relación a la cantidad registrada en otras familias (Tabla 9.2) (Schmeisser y Gillette, 2009). Esto podría estar relacionado con diferencias paleobiológicas, dado que no se conoce ningún proceso tafonómico que tienda a eliminar los gastrolitos en otras formas pero no actúe específicamente en elasmosáuridos.

Previamente al iniciación de esta Tesis se habían detectado gastrolitos en la Patagonia argentina y estos han sido analizados en detalle (Cerdeña y Salgado, 2008). El cluster en cuestión proviene de la Fm. Allen y estaba asociado al ejemplar MCS PV 4, ahora designado como material tipo de nov. gen. et sp. 1 (6.1.2). En el presente análisis se agrega un nuevo registro colectado en la Fm. La Colonia, correlacionable parcialmente con la Fm. Allen.

Se han registrado previamente gastrolitos asociados a plesiosaurios provenientes de Antártida (Chatterjee y Small, 1989; Thompson *et al.*, 2007) (Tabla 9.2). Incluso Martin *et al.* (2007) mencionan gastrolitos asociados a un elasmosáurido juvenil. Sin embargo, antes de esta Tesis nunca habían sido descriptos en detalle.

9.2 Materiales

Los conjuntos de gastrolitos utilizados en el presente análisis provienen de Patagonia (MPEF-PV 10602) y Antártida (MLP 89-III-3-1, y MLP 98-I-10-20).

Materiales—MPEF-PV 10602, conjunto de 197 gastrolitos asociados a fragmentos de un esqueleto postcraneano (sección 6.1.4.4); **MLP 89-III-3-1**, conjunto de 784 gastrolitos asociado a un esqueleto postcraneano (sección 6.1.1); **MLP 98-I-10-20**, conjunto de 333 gastrolitos asociado a un esqueleto postcraneano.

Procedencia geográfica y estratigráfica—MPEF-PV 10602, Cerro Bayo, noreste de la provincia de Chubut. Formación La Colonia; asociación de facies media. Campaniano superior-Maastrichtiano inferior (Page *et al.*, 1999; Pascual *et al.*, 2000) (Fig. 6.4.3). **MLP 89-III-3-1**, Isla Marambio (*Seymour*). Formación López de Bertodano (“unidad de moluscos”), unidad 9. Biozona de *Pachydiscus ultimus* (Macellari, 1988; Olivero y Medina, 2000); **MLP 98-I-10-20**, Península Antártica, Archipiélago James Ross, Isla Vega, Cabo Lamb (Fig. 9.1.7). Miembro Cabo Lamb de la Formación Snow Hill Island (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior) (Crame *et al.*, 2004).

Secuencia *Neograhamites-Gunnarites*, *Assemblage* 9 o 10 (Olivero y Medina, 2000), Maastrichtiano inferior.

9.3 Descripción

MPEF-PV 10602—El conjunto de gastrolitos está formado por 197 elementos (Fig. 9.1.1). El volumen total ocupado es de 250 cm³. La masa del conjunto es de 441 g y el mayor gastrolito pesa 18,6 g. Las medias de los ejes principales es 15,19 mm (a), 11,64 mm (b), y 7,94 mm (c) por lo cual caen dentro de la categoría guijarro de la escala de Wentworth (1922). La media de la esfericidad de máxima proyección (ψ) es 0.69 y el desvío estándar 0,11. La media del índice OP es -0.74 y su desviación estándar es 4,85 (Fig. 9.1.13). Según la clasificación de Krumbein (1941) el 34, 8% are es esferoide, 16, 8 % es cilíndrico (prolado), el 41, 9 % es discoidal (oblado) y el 6, 5% es laminar (Fig. 9.1.2). Siguiendo las categorías establecidas por Powers (1953), el 9, 9% de los gastrolitos cae en la categoría bien redondeado, el 61, 3% en la redondeado y el 28, 8% corresponde a la categoría subredondeado.

La superficie de los gastrolitos es lisa y en algunos casos pulida. Sólo algunos gastrolitos poseen la superficie cubierta de marcas semilunares. La mayoría de los gastrolitos posee la superficie cubierta de pequeñas depresiones puntuales (Fig. 9.1.3). Todos los gastrolitos están formados por rocas silíceas de color negro o gris.

MLP 89-III-3-1—El conjunto de clastos recuperados asociados al ejemplar MLP 89-III-3-1, está conformado por 784 elementos (534 enteros y alrededor de 250 fragmentados) (Fig. 9.1.4). Los gastrolitos corresponden a clastos tamaño guijarro (4-64 mm) mientras que la media de los ejes principales es 21 mm (a), 15,9 mm (b) y 11, mm (c). El volumen total de la muestra es 3600 cm³ y su peso es aproximadamente 6404 g, mientras que el gastrolito de mayor tamaño alcanzó los 124,6 g.

La esfericidad de máxima proyección toma valores entre 0,37 y 0,99, su media es 0,71 y su desvío estándar 0,11 (Fig. 9.1.13). La media del índice OP calculado es -0,06 y su desvío 4,71. En relación a la forma de los clastos, el 43,3 % es ecuante, el 14,9 % es cilíndrico (prolado), el 34,7 % es discoidal (oblado) y el 7,1 % es laminar (Fig. 9.1.5). Siguiendo a Powers (1953), el 10,1 % de los gastrolitos corresponde a la categoría muy redondeado, 29,2 % a la categoría redondeado y 60,7 % a la subredondeado.

Casi todos los gastrolitos están formados por rocas silíceas de color gris claro o gris oscuro. En la superficie se observan desde ejemplares con pequeñas depresiones y marcas semilunares en algunos elementos hasta elementos completamente lisos y pulidos (Fig. 9.1.6).

MLP 98-I-10-20— Este conjunto de gastrolitos fue hallado asociado a la cavidad abdominal de un esqueleto referible a *Elasmosauridae* indet. no descripto en esta Tesis. Dicho ejemplar consiste en vértebras dorsales posteriores, sacras y caudales, pubis e ilion izquierdos, isquiones derecho e izquierdo, miembro posterior izquierdo, costillas, gastralias, elementos óseos indeterminados (Fig. 9.1.8).

El conjunto de gastrolitos asociados al ejemplar MLP 98-I-10-20 y recuperados intactos está formado por 333 elementos en buen estado más al menos 20 elementos más fragmentados (Fig. 9.1.9). El volumen total es 275 cm³ y su peso 725 g. El guijarro de mayor tamaño alcanza los 35 grs.

El valor promedio de la longitud de los ejes es 14,51 mm (a), 11,77 mm (b) y 7,14 mm (c). Granulométricamente corresponden a tamaño guijarro según la clasificación de Wentworth (1922) (Fig. 9.1.10A). La media de esfericidad de máxima proyección (ψ) es 0,7 y el desvío estándar es 0,11 (Fig. 9.1.10B). La media del índice OP calculado es 0,8 y su desvío 2,2 (Fig. 9.1.13). Según la clasificación de Zingg, el 34% es ecuante, el 21,3 % prolado (cilíndrico), el 35,4 oblado (discoidal) y el 9,3% laminar (Fig. 9.1.11). Siguiendo las categorías establecidas por Powers (1953) el 19,2% de los clastos corresponden a la categoría muy redondeado, el 71,2% a la categoría redondeado y el 9,6% a la categoría subredondeado. En general la superficie de los gastrolitos es lisa sin embargo en varios gastrolitos se observaron marcas semilunares en su superficie

El conjunto de elementos mayores a 15 mm (eje a) fueron analizados por el Dr. E. Olivero (CADIC-CONICET) mediante cortes petrográficos. El resultado es que estos elementos consisten mayormente de clastos de riolitas (78,3%) y agregados de cuarzo (11,6%) estando presentes también rocas graníticas (3,1%), fangolitas (3,1%) y volcanitas afaníticas (3,9%). Las volcanitas riolíticas incluyen principalmente 1) riolitas microporfíricas, con cristales ideomorfos de cuarzo y feldespatos, en una masa fluidal, con marcado bandeamiento, devitrificada con agregados felsíticos y 2) agregados muy finos, afaníticos, a veces con textura bandeada, de una masa félsítica devitrificada, con escasos microcristales de cuarzo y feldespato alcalino (Fig. 9.1.12A, B). Las fangolitas, son rocas muy homogéneas, compactas, arcillosas, de color negro o gris oscuro, y a veces con bioturbación (Fig. 9.1.12C) (O'Gorman *et al.*, 2012b).

9.4 Discusión

9.4.1 Identificación de los especímenes

Los ejemplar MLP 89-II-3-1 y MPEF-PV 10602 fueron descriptos previamente, no así el ejemplar MLP 98-I-10-20 por lo que se hace una breve discusión de los caracteres que permiten su determinación sistemática.

MLP 98-I-10-20—Las vértebras caudales del ejemplar MLP 98-I-10-20 son semejantes en las proporciones y la presencia de un único foramen ventral a las asociadas al ejemplar MLP 93-I-5-1, nov. sp. 2, que fue colectado en la misma localidad y formación que el ejemplar MLP 98-I-10-20. Coincidentemente la morfología general del fémur del ejemplar MLP 98-I-10-20 es muy semejante a la registrada del MLP 93-I-5-1. Además, los epipodiales del ejemplar MLP 98-I-10-20 son más anchos que largos, un carácter típico de los elasmosáuridos del Cretácico Tardío (O'Keefe, 2001a, 2004a). Por último, el isquion no es elongado, condición diferente a la observada en los Polycotylidae. En resumen, el conjunto de caracteres permiten referir el ejemplar MLP 98-I-10-20 a Elasmosauridae indet.

La ausencia de cierre de la sutura neurocentral en todas las vértebras preservadas determina la condición juvenil el ejemplar MLP 98-I-10-20 (*sensu* Brown, 1981). Además, el fémur no tiene diferenciado el trocánter del capítulo, ni las caras articulares distales, condiciones que se observan en ejemplares juveniles (Welles, 1943; Brown, 1981).

Tabla 9.1. Resumen de los ejemplares utilizados en el presente análisis, determinación sistemática y procedencia estratigráfica.

Ejemplar	Determinación	Procedencia estratigráfica
MPEF-PV 10602	Elasmosauridae indet. (adulto)	Fm. La Colonia, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior
MLP 89-III-3-1	<i>Aristonectes parvidens</i> (Adulto)	Fm. López de Bertodano, Maastrichtiano superior
MLP 98-I-10- 20	Elasmosauridae indet. (juvenil)	Fm. Snow Hill Island, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior

9.4.2 Identificación de los elementos como gastrolitos

Se han propuesto varios criterios tafonómicos y sedimentológicos para la identificación de gastrolitos. Según Wings (2004), para considerarse gastrolitos los clastos deben ser encontrados acumulados *in situ*, ubicados en la zona abdominal de esqueletos relativamente completos y articulados. Además, su composición litológica

debe diferir de la del sedimento circundante. En la práctica no siempre se cumplen todas estas condiciones pero aun así en muchos casos es posible estar casi seguros de la condición de gastrolitos de un conjunto de clastos.

Los clastos MPEF-PV 10602 estaban asociados a un esqueleto postcraneano y difieren en granulometría, color y litología del sedimento pelítico circundante, por lo que los elementos MPEF-PV 10602 son considerados gastrolitos.

Los clastos MLP 89-III-3-1 estaban asociados a un esqueleto articulado y en muchos casos la asociación con los elementos óseos era estrecha y se encontraban englobados en la misma concreción que contenía restos óseos. En el caso del ejemplar MLP 89-III-3-1 el grado dispersión de los elementos en el campo está relacionada con la erosión moderna y no con una gran dispersión original. La granulometría, color y composición de también colaboran en la determinación, dado que difieren de la del sedimento circundante. Por estos motivos se identifica a los clastos MLP 89-III-3-1 como gastrolitos.

Los clastos asociados al esqueleto MLP 98-I-10-20 pueden ser claramente identificados como gastrolitos dado que estaban ubicados en la cavidad abdominal de un esqueleto articulado, localizados entre las gastralia y las costillas dorsales. Además, las características de los clastos contrastan fuertemente con la granulometría del sedimento circundante. Por este motivo se los identifica como gastrolitos.

9.4.3 Características generales de los conjuntos de gastrolitos

El número de gastrolitos que conforman los conjuntos asociados a plesiosaurios es extremadamente variable e incluso la cantidad de gastrolitos de un ejemplar se puede ver afectada por la colecta. La tabla 9.2 muestra las cantidades de gastrolitos registrados en los ejemplares analizados MPEF-PV 10602; MLP 98-I-10-20 y MLP 89-III-3-1, en comparación con otros plesiosaurios.

Los mayores valores y cantidad de registros corresponden a elasmosáuridos, particularmente en los ejemplares MLP 98-I-10-9 (2626) y MLP 89-III-3-1 (*Aristonectes parvidens*). Es destacable que ambos ejemplares provengan del Archipiélago James Ross, aunque de diferente formación. El ejemplar MLP 98-I-10-9 está en préstamo en USA y por lo tanto no está disponible para ser comparado con el MLP 89-III-3-1 y determinar si hay alguna semejanza morfológica que acompañe esta semejanza en la gran cantidad de gastrolitos asociados (Tabla 9.2).

Por otro lado, es probable que el número exacto de gastrolitos no sea el dato más relevante si no se tiene en cuenta al menos el estado de preservación del ejemplar y el modo de recolección, debido a que pudo haber habido pérdida *post*

mortem o durante la colecta (Wings, 2004; Wings y Sanders, 2007). Por este motivo es probable que el escaso número de gastrolitos en algunos casos pueda deberse a su eliminación previa a la muerte del individuo o a pérdidas ocurridas con posterioridad debido a procesos tafonómicos tales como pérdida pasiva durante transporte *post-mortem* o por acción de depredadores, fenómenos ambos que han sido ampliamente registrados en plesiosaurios (Cionne, 1987; Taylor 1993; Barnes y Hiller, 2010; Shimada *et al.*, 2010).

De todas maneras es destacable que la mayor cantidad de registros estén concentrados en elasmosáuridos, y es llamativa también la escasa cantidad de gastrolitos asociada a Polycotylidae con la notable excepción de un registro de 289 gastrolitos asociados a un ejemplar referido a *Dolichorhynchops tropicus*. (Schmeisser y Gillette, 2009).

Tabla 9.2. Resumen de registros de gastrolitos en plesiosaurios.

Determinación	Localidad y procedencia estratigráfica	Núm. Gast.	Fuente
Elasmosauridae			
<i>Aristonectes parvidens</i>	Isla Marambio.	~784	Esta Tesis
Elasmosauridae indet.	Isla Vega. Campaniano superior-Maastrichtiano inferior	~350	Esta Tesis
Elasmosauridae indet.	Chubut, Campaniano-Maastrichtiano	197	Esta Tesis
<i>Elasmosaurus platyurus</i>		1	Everhart, 2005
<i>Thalassomedon haningtoni</i>	Montana, Cretácico	206	Riggs, 1939
<i>Styxosaurus snowii</i>	South Dakota, Cretácico Superior	253	Welles y Bump, 1949
<i>Styxosaurus</i> sp.	Montana. Cretácico Superior	197	Darby y Ojakangas, 1980
Elasmosauridae indet.	Kansas, Cretácico Superior	47	Everhart, 2000
Elasmosauridae indet.	Kansas, Cretácico Superior	95	Cicimurri y Everhart, 2001
Elasmosauridae indet.	Japón, Santoniano inferior	40	Sato <i>et al.</i> , 2006
Elasmosauridae indet.	Isla Vega, Cretácico Superior	2626	Thompson <i>et al.</i> , 2007
Elasmosauridae indet.	Argentina, Campaniano-Maastrichtiano	389	Cerda y Salgado, 2008
Polycotylidae			
<i>Dolichorhynchops</i> sp.	Utah, Turoniano superior,	289	Schmeisser y Gillette, 2009
Polycotylidae indet..	Japón, Cretácico Superior	2	Sato y Storrs, 2000
<i>Pahasapasaurus haasi</i>	South Dakota, Cretácico Superior	3	Schumacher, 2007

La forma de los gastrolitos de los ejemplares MLP 89-III-3-1 y MLP 98-I-10-20 MPEF-PV 10602 y es semejante a la registrada con anterioridad en plesiosaurios (Darby y Ojakangas, 1980; Everhart, 2000; Cerda y Salgado, 2008; Schmeisser y Gillette, 2009). Particularmente se observa un predominio de la forma ecuante y

discoïdal por sobre la cilíndrica y laminar salvo en el caso del ejemplar TMP 2007.011.0001, un Elasmosauridae del Campaniano superior de Canadá (Tabla 9.3).

Tabla 9.3. Porcentajes de cada forma *sensu* Krumbein (1941) registrados en cada cluster (datos de MCS PV 4; TMP 2007.011.0001 y MNA V10046 tomados de Cerda y Salgado, 2008; Schmeisser y Gillette, 2009; Kubo *et al.*, 2012).

Ejemplar	Ecuante	Cilíndrico	Discoïdal	Laminar
MPEF-PV 10602	34.8%	16.8 %	41.9 %	6.5%
MLP 89-III-3-1	43,3%	14,9%	34,7%	7,1%
MLP 98-I-10-20	34%	21,3 %	35,4%	9,3%
MCS PV 4	34,29%	16,49%	40,05%	8,64%
TMP 2007.011.0001.	23,1%	28,8%	38,5%	9,6%
s/n. Darby y Ojakangas (1980)	56,18	8,43	31,46	3,93
MNA V10046. <i>Dolichorhynchops tropicus</i>	43%	21%	27%	9%

Es interesante comparar los porcentajes de cada forma con los observados en *Panjiangsaurus epicharis* Chen y Cheng, 2003, un ictiosaurio del Triásico de China (Long *et al.*, 2006). En este caso la dominancia de la formas discoïdal (oblado) y laminar (*bladed*) y la media de la esfericidad de máxima proyección es 0,575. Esto constituye una diferencia notable con los conjuntos asociados a plesiosaurios, comentados anteriormente. Es probable que esta diferencia esté relacionada con el tipo de ambiente de ingesta de los gastrolitos (por parte del ejemplar portador o de alguna presa de la cual provienen originalmente).

En la Tabla 9.4 se comparan los tamaños de los gastrolitos mayores de cada *cluster* descripto en esta Tesis. En este caso se registra una concordancia en el sentido que los mayores gastrolitos se registran en los ejemplares de mayor tamaño. Sin embargo, el número de casos analizados no permite determinar si esta correlación es significativa. El caso de la correlación de masa será discutido en la sección sobre la función de los gastrolitos.

Las categorías de redondeamiento registradas en los ejemplares MPEF-PV 10602; MLP 89-III-3-1 y MLP 98-I-10-20 muestran una dominancia de las categorías redondeado y subredondeado. Si bien se observan diferencias en las proporciones no

se detecta ningún patrón destacable. Estas proporciones son semejantes a las registradas previamente en elasmosáuridos (Everhart, 2000; Cerda y Salgado, 2008; Everhart, 2000).

Tabla 9.4. Medidas de los gastrolitos de mayor tamaño mayores de cada conjunto (1° y 2°) y tamaños estimados de los ejemplares asociados.

	Gastr. 1	Gastr. 2	Longitud estimada del ejemplar asociado
MPEF-PV 10602	35,5x20,4x13,4	35,5x17,9x 12,8	3,8 m
MLP 89-III-3-1	58,91x38,54x20,25	55,75x41,28x26,65	+ 8 m
MLP 98-I-10-20	45,04x26,98x13,06	44,6x3,2x23,9	~4,5 m

Tabla 9.5. Porcentajes de cada categoría de redondeamiento en cada *set* de gastrolitos analizados.

Ejemplar	Bien redondeado	Redondeado	Subredondeado
MPEF-PV 10602	9, 9%	61, 3 %	28, 8 %
MLP 89-III-3-1	10,1%	29,9%	60,7%
MLP 98-I-10-20	19,2%	71,2%	9,6%

9.4.4 Origen ambiental y estratigráfico de los gastrolitos

El promedio de la esfericidad de máxima proyección registrada en los *sets* de gastrolitos de los ejemplares descriptos es: 0,69 (MPEF-PV 10602); 0,71, (MLP 89-III-3-1) y 0,7 (MLP 98-I-10-20); como se ve, estos son semejantes entre sí y a su vez son semejantes a los registrado en otros elasmosáuridos y en el único policotílido cuyos gastrolitos han sido analizados hasta el momento Tabla 9.6. (Darby y Ojakangas, 1980; Everhart, 2000; Cerda y Salgado, 2008; Schmeisser y Gillette, 2009). La similitud podría estar indicando que los clastos fueron obtenidos en un mismo tipo de ambiente.

Los promedios del índice OP de los ejemplares son: -0.74 (MPEF-PV 10602); -0,06, (MLP 89-III-3-1); 0,8 (MLP 98-I-10-20) y tienen por lo tanto un rango de variación mayor que en el caso de la esfericidad de máxima proyección.

Dobkins y Folk (1970) registraron el promedio de la esfericidad del índice Oblate-Prolate (OP) de clastos en ambientes fluviales y de playa. La media de la esfericidad de los gastrolitos asociados a los ejemplares MPEF-PV 10602, MLP 89-III-3-1, MLP 98-I-10-20, es similar a la registrada por Dobkins y Folk (1970) en varias muestras de clastos de ambientes fluviales (Tabla 9.6). Los mismos autores registran menores

valores de media de esfericidad en ambientes de playa (Tabla 9. 6). Sin embargo, según estos autores, es más adecuado utilizar la media de la esfericidad y la media del índice OP en conjunto para discriminar ambientes dado que ambos índices en conjunto permiten diferenciar mejor estos ambientes. El resultado es el gráfico de Ψ -OP en el que se observa cómo los conjuntos de gastrolitos de los ejemplares MPEF-PV 10602, MLP 89-III-3-1, MLP 98-I-10-20 queda agrupado junto con muestras de origen fluvial consideradas por Dobkins y Folk (1970) (Fig. 9.1.13).

Tabla 9.6. Esfericidad promedio y desvío estándar de sets de gastrolitos de elasmosáuridos y policotilidos y valores registrados para ambientes fluviales y de playa.

Determinación	Esfericidad promedio	Desvío Estándar	Cita
MPEF-PV 10602 Elasmosauridae indet.	0,69	0,11	Esta Tesis O'Gorman <i>et al.</i>, 2012c
MLP 89-III-3-1 <i>Aristonectes cf. parvidens</i>	0,71	0,11	Esta Tesis
MLP 98-I-10-20 Elasmosauridae indet.	0,7	0,11	Esta Tesis; O'Gorman <i>et al.</i>, 2012b
Elasmosauridae indet.	0,71	0,1	Darby y Ojakangas, 1980
Elasmosauridae indet.	0,74		Everhart, 2000, 2005
Elasmosauridae indet.	0,69	0,11	Cerda y Salgado, 2008
<i>Dolichorhynchops</i> sp.	0,73		Schmeisser y Gillette, 2009
Dobkins y Folk, 1970			
Ambiente fluvial	0,68	0,108	
Playa de baja energía	0,64	0,115	
Playa de alta energía	0,58	0,114	

Otro tema relevante es la relación entre el ambiente de origen de los gastrolitos y el ambiente de depositación final del ejemplar al que estaban asociados (cuadro 9.7).

Tabla 9.7. Formaciones en las que los sets de gastrolitos descriptos en esta Tesis fueron colectados y el ambiente de depositación inferido (ver secciones 4.4.2; 4.5.1; 4.5.2).

Ejemplar	Formación y edad	Ambiente de depositación
MPEF-PV 10602	Fm. La Colonia, Campaniano superior- Maastrichtiano inferior	Estuarino/Ilanura mareal
MLP 89-III-3-1	Fm. López de Bertodano, Maastrichtiano superior	Marino
MLP 98-I-10-20	Fm. Snow Hill Island, Campaniano superior- Maastrichtiano inferior	Marino

De aquí se desprende que al menos en los casos de los ejemplares MLP 89-III-3-1 y MLP 98-I-10-20 las características de los gastrolitos indican un ambiente de origen (fluvial, estuarino) que no está directamente correlacionado con el ambiente de depositación de la formación en que son hallados asociados a restos de elasmosauridos. Esto puede deberse a desplazamientos de los individuos en vida o incluso a transporte *post mortem* por flotación (Taylor, 1993; Wings 2004; Wings y Sander, 2007). En este sentido McHenry *et al.* (2005) detectaron casos en los que la fuente posible más cercana de los gastrolitos se encontraba a más de 300 km del sitio del depositación final.

En general la litología de los gastrolitos corresponde mayormente a rocas silíceas. En el caso de los gastrolitos del ejemplar MLP 98-I-10-20 y gracias a la colaboración del Dr. Eduardo Olivero, se estudió la litología mediante cortes petrográficos con el objetivo de tener más detalles sobre su origen geográfico/estratigráfico (O'Gorman *et al.*, 2012b). A partir de esto se infirió que las volcanitas riolíticas pueden provenir del Grupo Volcánico Península Antártica, (Jurásico Medio a Superior) (Hathway, 2000), por lo que la posible fuente de la mayoría de los gastrolitos es relativamente cercana al lugar de colecta del ejemplar MLP 98-I-10-20. Sobre la procedencia de las fangolitas sólo se puede decir que no corresponden a las características del basamento metamórfico, dado su falta de recristalización y de estructuras foliadas, y que son semejantes a las pelitas negras de la Formación Monte Flora (Jurásico Inferior) o a las pizarras del Grupo Gustav (Cretácico Inferior) (Hathway, 2000). Particularmente en el ejemplar MLP 98-I-10-2 es llamativa la homogeneidad litológica del conjunto de gastrolitos asociados al ejemplar MLP 98-I-10-20, dado que la probabilidad de recolectar las distintas litologías era probablemente semejante. Está claro entonces que el grano relativamente muy fino, la dureza de los minerales y el agregado compacto de sus componentes fue un factor importante en la ingesta o preservación preferencial. Este resultado es coincidente con observaciones realizadas en otros conjuntos de gastrolitos de plesiosaurios (Darby y Ojakangas, 1980; Cerda y Salgado, 2008).

9. 4.5 Inferencias paleobiológicas generales

De acuerdo con Cicimurri y Everhart (2001), la longitud de los ejes medio (b) y menor (c) del gastrolitos de mayor tamaño indica la superficie de la sección transversal máxima de la presa que podría ser consumida ($b \times c$). La tabla 9.8 muestra los valores estimados para los ejemplares analizados.

Tabla 9.8. Valores máximos de $b \cdot c$ registrados en cada conjunto de gastrolitos descripto.

Ejemplar	Máximo valor de $b \cdot c$
MPEF-PV 10602	5,04 cm ²
MLP 89-III-3-1	13, 85 cm ²
MLP 98-I-10-20	7,46 cm ²

En los casos analizados se observa que el ejemplar de mayor tamaño (MLP 89-III-3-1; longitud estimada +8m) presenta también la mayor sección de presa máxima estimada a partir de los gastrolitos. Por otro lado, en los ejemplares MPEF-PV 10602 (5,04 cm²); MLP 98-I-10-20 (7,46 cm²) y el caso registrado por Cerda y Salgado (2008) (9,54 cm²) los tamaños de presa inferidos son más semejantes entre sí a pesar de que probablemente el ejemplar MLP 98-I-10-20 es algo mayor a los otros dos. Por lo tanto, el método parece arrojar valores consistentes con el tamaño corporal pero puede también haber otros factores tales como disponibilidad de clastos, preservación y errores de colecta que hagan que la correlación no sea tan ajustada como se puede esperar. Si consideramos que el resultado refleja el máximo tamaño de presa, estos valores indicarían que los ejemplares se alimentaban de peces e invertebrados de un tamaño relativamente pequeño. Sin embargo también puede estar indicando simplemente el tamaño máximo de clasto disponible en el ambiente donde fueron ingeridos.

Reiteradamente se ha propuesto una posible partición del nicho por la cual los plesiosaurios juveniles a “subadultos” permanecían cerca de la costa, en zonas de estuario, mientras que los adultos habitaban mar abierto (Wiffen y Moisley, 1986; Wiffen, *et al.*, 1995). Sin embargo, la inferencia sobre el origen fluvial o de estuario de los gastrolitos en todos los ejemplares en los que se ha calculado el índice de esfericidad en esta Tesis y los citados en la bibliografía (Tabla 9.6) indicaría que compartían este tipo ambientes, al menos en el momento de la ingestión de los gastrolitos.

Con respecto a la ingesta de los gastrolitos es interesante discutir el modo en que ésta se producía. Existen varios motivos para suponer que la obtención de los mismos se produjo mediante un método semejante a la toma de una muestra aleatoria de clastos y diferente a la ingesta de clastos de manera individual, como ocurre en aves actuales (Best y Gionfriddo, 1991). Los datos obtenidos a partir de los ejemplares MLP 98-I-10-20 (Elasmosauridae juvenil) y MLP 89-III-3-1 (Elasmosauridae adulto) y MPEF-PV 10602 (Elasmosauridae adulto) apoyan la hipótesis de la ingesta de gastrolitos sin una selección de tamaño. Esto es debido a que se observa una

continuidad de los tamaños de los gastrolitos y a las semejanzas que se registran en la media de la esfericidad de máxima proyección de cada muestra, la cual parece ser independiente del estadio ontogenético, tamaño y determinación sistemática. Esta semejanza podría ser explicada por un muestreo de clastos no sesgado. Esta hipótesis explicaría por qué la esfericidad promedio de las colecciones de gastrolitos está tan cerca de valores que se observan en la actualidad en ambientes definidos (específicamente fluviales o estuariales).

Otro elemento que aporta evidencia sobre la forma de ingesta de los gastrolitos es el registro de cuerpos arenosos asociados a la cavidad abdominal. Este tipo de depósitos ha sido registrado desde principios del siglo XX (Andrews, 1911). Más recientemente, O'Keefe *et al.* (2009) observaron un cuerpo arenoso semejante en un ejemplar de *Pantosaurus striatus*, un criptocleidoideo del Jurásico Superior de Wyoming. El cuerpo arenoso estaba asociado al esqueleto y consistía en sedimento diferente al circundante que englobaba al contenido estomacal y a 14 gastrolitos. Este registro de contenido estomacal arenoso puede evidenciar la ingesta de sedimento de granulometría psamítica en conjunto con los gastrolitos. Wings (2007) propuso que se definiera el límite entre litofagia (consumo de rocas, gastrolitos) y geofagia (consumo de “tierra”) en relación al tamaño de grano, siendo el tamaño de grano límite entre litofagia y geofagia 0,62 mm (límite entre arena y arcilla). El caso citado de posible ingesta de arena se encuentra dentro de la definición de litofagia, y por lo tanto los granos de arena son por definición gastrolitos. Es probable que estos “psamo-gastrolitos” sean más comunes que lo registrado hasta el momento, debido a que podrían haberse perdido más fácilmente en comparación con los gastrolitos psefíticos durante la vida del organismo, o ser eliminados por procesos *post mortem*, o bien pasen desapercibidos durante la colecta o la preparación. De ser así, la fuerte asimetría de las curvas de frecuencia de tamaño de grano de los conjuntos de gastrolitos hacia los tamaños mayores puede ser en parte un artefacto debido a las causas mencionadas que disminuyen el registro de los elementos psamíticos. En resumen, las características sedimentológicas de los gastrolitos, las anatómicas de los ejemplares asociados, y el registro de contenido estomacal arenoso, hacen pensar que la obtención de los gastrolitos psefíticos se producía en conjunto y consumiendo sedimento de menor granulometría en el proceso.

La inclusión de sedimento psefíticos o pelítico en el sistema digestivo en plesiosaurios puede estar relacionada con el hallazgo tan frecuentemente de gastrolitos altamente pulidos (presentes en los tres sets analizados), a diferencia de lo que se observa en aves donde las superficies muy raramente presentan superficies

pulidas (Wings, 2007). Wings (2009) realizó experimentos sobre el efecto de la permanencia en el tubo digestivo de los gastrolitos mediante un tambor de atrición que modelizaba lo ocurrido en saurópodos. Sin embargo, el experimento no tuvo en cuenta la presencia del consumo de sedimento psamítico o político, por lo que no conocemos su efecto en el pulido de los clastos psefíticos.

9.4.6 Función

Se ha discutido la función de los gastrolitos con detalle en varias oportunidades (Taylor, 1993; Whittle y Everhart, 2000; Wings, 2007).

La función hidrostática ha sido planteada y discutida rigurosamente (Taylor, 1993; Henderson, 2006). La masa del conjunto de gastrolitos asociados a cada ejemplar y la masa estimada del ejemplar se muestra en la Tabla 9.9. En el caso del ejemplar MLP 89-III-3-1 se recuperaron 6404 g de gastrolitos, pero se estimó que los gastrolitos rotos (2513g) habrían perdido al menos el 20% de la masa, por lo que ésta debería agregarse (628,25 g) obteniéndose una masa estimada total, de 7032,25 g.

Estimación de masa. La masa de los tres ejemplares asociados a los gastrolitos analizados en este capítulo fue estimada mediante la fórmula discutida en la sección 5.2.10. Dado que esta expresión fue formulada para formas de cuello fuertemente alongado, la misma siempre arroja subestimaciones de la masa en los casos que analizamos. En el caso del ejemplar MPEF-PV 10602 del que sólo se preservaron unas pocas vértebras se estimó su tamaño como igual al estimado para MCS PV 4 dada la semejanza en el tamaño de los elementos comparables y las similitudes morfológicas.

Tabla 9.9. Masa de cada conjunto de gastrolitos descriptos, masa corporal estimada de los ejemplares asociados y cociente.

Ejemplar	Masa de los gastrolitos	Masa corporal estimada.	% Masa gastro/ masa corporal estimada.
MPEF-PV 10602	441 g	202,22 kg.	0,2%
MLP 89-III-3-1	7032,25 g	1300 kg	0,54%
MLP 98-I-10-20	<1000 g	350 kg	0,28%

Debido a que en cada caso se subestima la masa total, es probable que el porcentaje masa gastrolitos/masa total sea en realidad significativamente menor. Por lo tanto, aun considerando una pérdida del 33% de la masa los gastrolitos originales por perdida o errores de muestreo, porcentaje probablemente mucho mayor al real, no es probable que la relación masa gastrolitos/masa total haya alcanzado el 1%. Este

porcentaje es mucho menor al requerido para modificar la flotabilidad del individuo según los modelos computacionales de Henderson (2006).

Estos datos son semejantes a los obtenidos por Cerda y Salgado (2008) (*Elasmosauridae* indet.), Everhart (2000) (*Elasmosauridae* indet.) y Schmeisser y Gillette (2009) (*Dolichorhynchops tropicensis*).

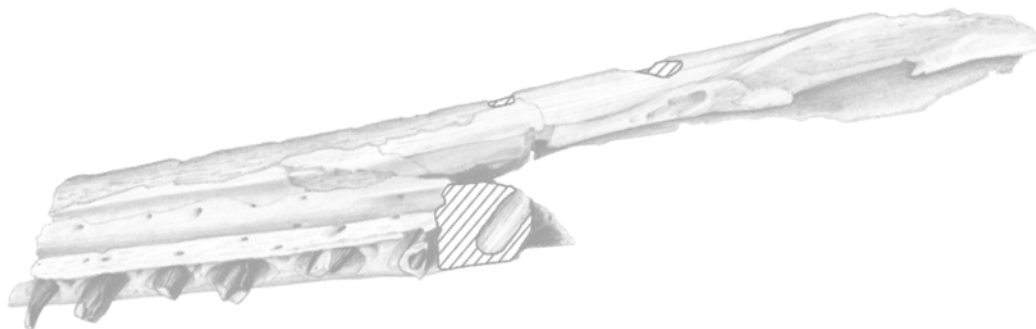
Sin embargo, hay que considerar que el método de comparación de masas como forma de testear la hipótesis de control de flotación (*bouyancy control*) presenta un problema debido al sesgo negativo en la determinación de la masa de los gastrolitos. Este sesgo se debe a que la cantidad de gastrolitos suele variar constantemente durante la vida, y a que varios de estos elementos pueden perderse debido a procesos tafonómicos, siendo en muchos casos su recuperación incompleta (Taylor, 1993). Sin embargo, hay que considerar que en ningún caso registrado hasta ahora la masa de los gastrolitos supera el 5% requerido para afectar significativamente la flotabilidad (Henderson, 2006). Aun considerando las fuentes de error es lógico pensar que, si realmente hubiesen tenido una función hidrostática, debería poder encontrarse al menos en algunos casos una masa de gastrolitos suficiente para cumplir tal función.

El ejemplar MLP 98-I-10-20 permite utilizar información independiente para testear la hipótesis de control de flotación. En ejemplares juveniles de elasmosáuridos se ha registrado paquiosteoesclerosis, es decir, el desarrollo de una corteza periosteal hiperplásica y una región medular compacta. (Wiffen *et al.*, 1995). Esta condición se ha relacionado con una adaptación a la locomoción lenta y con escasa movilidad, pero también colaboraría con la inmersión, al aumentar la masa (Wiffen *et al.*, 1995). Por lo tanto, si la función de los gastrolitos es la de control de flotación, estos elementos deberían ser menos necesarios en formas juveniles. El ejemplar MLP 98-I-10-20, un juvenil con gastrolitos no avala esta inferencia. Además, hay que tener en cuenta que el caso del ejemplar MLP 98-I-10-20 no es uno aislado, sino que Martin *et al.* (2007) registran en la misma formación otro ejemplar juvenil con gastrolitos en la cavidad abdominal. Lo más importante es que el dato de la presencia de gastrolitos en juveniles no es dependiente del sesgo negativo en la masa total de los gastrolitos recuperados y por lo tanto es una evidencia independiente en contra de la hipótesis de control de flotación.

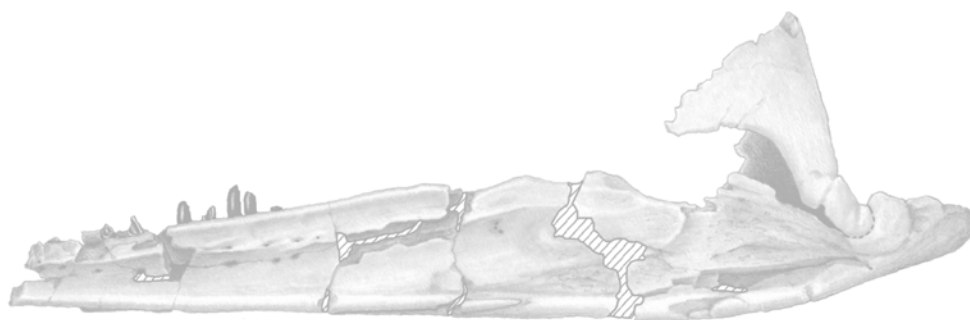
Otra de las hipótesis funcionales planteadas es la utilización de los gastrolitos como elementos que colaboraban en la digestión mecánica (Everhart, 2000, Wings, 2007; Cerda y Salgado, 2008). Para que esto haya sido posible hay que suponer movimientos en el tubo digestivo.

En el caso de los gastrolitos de ejemplares MPEF-PV 10602, MLP 89-III-3-1 y MLP 98-I-10-20 se han registrado marcas semilunares, depresiones puntuales y pequeños surcos (Figs 9.1.3, 6). En varios casos se han reportado marcas semejantes a éstas que podrían evidenciar fuertes movimientos dentro del tubo digestivo (Everhart, 2000; Cerda y Salgado, 2008; Schmeisser y Gillette, 2009). Sin embargo, una evidencia incontrovertible es la presencia de gastrolitos partidos de los que se hallaron las dos partes. En ninguno de los ejemplares MPEF-PV 10602, MLP 89-III-3-1 y MLP 98-I-10-20 se han detectado gastrolitos partidos y con evidencia de desgaste posterior a la fractura. Sin embargo, se ha registrado en otros casos este tipo de evidencias (Cerda y Salgado, 2008; Schmeisser y Gillette, 2009). Por otro lado, muchos gastrolitos analizados tiene superficies pulidas muy diferentes a las observadas en aves, en las cuales está documentada la función digestiva de los gastrolitos. En este sentido, los grupos de gastrolitos analizados son semejantes a los registrados en saurópodos en los que recientemente se ha dudado de la función digestiva de los gastrolitos (Wings y Sanders, 2007) sobre la base de la presencia de superficies extremadamente pulidas y una baja proporción de masa de gastrolitos en relación a la masa total del individuo.

Por lo tanto, si bien los ejemplares analizados en esta oportunidad no aportan información definitiva con relación a la hipótesis digestiva es interesante destacar que la presencia de gran cantidad de gastrolitos con superficies pulidas puede estar indicando cierta relación con el fenómeno de litofagia registrado en Sauropoda pero diferente al observado en aves.



10. DISCUSIÓN GENERAL



10 DISCUSIÓN GENERAL

En el Capítulo 5 (Métodos) se detallaron los métodos abordados en la Tesis incluyendo algunos desarrollados específicamente para resolver dificultades específicas. Estos métodos a su vez permitieron el abordaje de las determinaciones sistemáticas del Capítulo 6. En el 7 (Análisis Filogenético) se abordó el análisis filogenético de las especies tratadas. Asimismo, en el Capítulo 8 (Biogeografía) se analizó la paleobiogeografía de los Plesiosaurios del Cretácico Tardío de la Provincia Wedelliana. Por último en el Capítulo 9 se abordó el estudio de los gastrolitos de tres ejemplares.

En el este capítulo se discuten las principales implicaciones de los nuevos datos surgidos de esta Tesis y, en este marco, se discuten las hipótesis iniciales planteadas en el Capítulo 2.

10.1 *Aristonectes parvidens*

10.1.1 *General*

La asignación del ejemplar MLP 89-III-3-1 a *Aristonectes parvidens* aumenta en gran medida el conocimiento que se tenía previamente del postcráneo de esta especie. La escápula del ejemplar MLP 89-III-3-1 tiene la estructura típica de los plesiosauroideos del Cretácico Superior (Welles, 1943, 1952; Carpenter 1999; Hiller *et al.*, 2005). El margen anterior, aunque no está bien preservado, se destaca por ser amplio transversalmente, con lo que la escápula tiene la zona anterior recta. Además, el ángulo entre el proceso dorsolateral y la rama ventral está entre los mayores registrados para los elasmosáuridos (Welles, 1943; Hiller *et al.*, 2005). Llamativamente, estos mismos caracteres fueron observados en el ejemplar CM Zfr 145 proveniente del Maastrichtiano superior de Nueva Zelanda y referido a *Elasmosauridae* indet. (Hiller y Mannering, 2005). El ángulo formado por el proceso dorsolateral con la rama ventral de la escápula es mayor al formado en otros elasmosáuridos y particularmente es mayor al observado en *Mauisaurus haasti*, un elasmosáurido del Campaniano medio-Maastrichtiano de Nueva Zelanda (Hiller *et al.*, 2005). La importancia de esta comparación se describe en detalle más abajo.

Una de las consecuencias más interesantes de referir el ejemplar MLP 89-III-3-1 a *A. parvidens* es la presencia de un fémur con capítulo hemisférico (Fig. 6.1.10). Hasta el momento, esta morfología había sido registrada únicamente en el género *Mauisaurus* Hector, 1874, un *Elasmosauridae* del Campaniano-Maastrichtiano de

Nueva Zelanda y Maastrichtiano de Chile (Welles y Gregg, 1971; Hiller *et al.*, 2005; Otero *et al.*, 2010), de modo que ahora este carácter deja de ser único de aquel género (ver “Comentarios sobre *Mauisaurus haasti*” más abajo). Cabe destacar que esta última conclusión es independiente de la asignación del ejemplar MLP 89-III-3-1 al género *Aristonectes*, dado que las características del ejemplar MLP 89-III-3-1 siguen siendo incompatibles con las de *Mauisaurus haasti* (*sensu* Hiller *et al.*, 2005). Para demostrar esto se compararon los valores del VLI en *Mauisaurus* (CM Zfr 115) y MLP 89-III-3-1 (Fig. 6.1.12). Si bien el ejemplar de *Mauisaurus* considerado (CM Zfr 115) es bastante menor en tamaño que el ejemplar MLP 89-III-3-1 (Hiller *et al.*, 2005), las diferencias observadas no pueden explicarse como consecuencia de variación ontogenética (ver 5.2.11). Esto se debe a que durante la ontogenia de los plesiosauroideos el VLI aumenta de valor debido a un mayor aumento de la longitud con relación a la altura y a la anchura; por lo tanto, el VLI es mayor en los ejemplares más maduros (Brown, 1981; O' Keefe y Hiller, 2006). En el par de ejemplares CM Zfr 115 (*Mauisaurus haasti*) y en MLP 89-III-3-1 se observa la relación contraria: el VLI es menor en el ejemplar más maduro y de mayor tamaño (Fig. 6.1.12). Por lo anterior se descarta que el ejemplar MLP 89-III-3-1 pueda ser referido al género *Mauisaurus*.

Debido a la semejanza del fémur del ejemplar MLP 89-III-3-1 con los de los ejemplares de Nueva Zelanda referidos a *Mauisaurus* (CM Zfr 115; CM Zfr 95 y DM R 1529) se discutirá a continuación si es posible diferenciarlos. Todos los fémures de capítulo hemisférico comparten con el ejemplar MLP 89-III-3-1 (además de la presencia de un capítulo fuertemente hemisférico) la presencia de dos expansiones distales. En el caso del ejemplar CM Zfr 115 se observa un ángulo entre las facetas tibial y fibular algo menor, y un capítulo sin el desarrollo de la forma hemisférica observada en los ejemplares CM Zfr 95 y DM R 1529, pudiendo esa diferencia deberse a variación ontogenética. Sin embargo, el ejemplar CM Zfr 115 no es muy inmaduro, dado que el cierre neural ya ha comenzado. Además, el fémur del ejemplar CM Zfr 115 es casi del mismo tamaño que los ejemplares CM Zfr 95 y DM R 1529 (los cuales presentan el capítulo fuertemente hemisférico), y además el coracoides del ejemplar CM Zfr 115 es el tercero en tamaño de la serie ontogenética propuesta por Hiller *et al.* (2005), resultando sobrepasado sólo por el ejemplar CM Zfr 102, un coracoides de gran tamaño.

Debido a la semejanza del fémur del ejemplar MLP 89-III-3-1 con los ejemplares provenientes de Chile (Formación Quiriquina, Maastrichtiano) SGO 135 y SGO 169, también referidos a *Mauisaurus* (Otero *et al.*, 2010), se los comparará con el objetivo de determinar si es posible encontrar diferencias entre los materiales referidos a

ambos géneros. Además de la presencia de capítulo hemisférico, en ambos casos se destaca la robustez de los ejemplares y su gran tamaño (Fig. 6.1.13; Tabla 6.4). Por otro lado, en el ejemplar SGO 135 se observa una expansión posterior más pronunciada que la anterior, y un ángulo entre las facetas articulares de aproximadamente 150° (Otero *et al.*, 2010). Si bien no es factible observar directamente esto en el ejemplar MLP 89-III-3-1, extrapolando a partir del sector conservado, es probable que tuviese una morfología similar. Así, tampoco se detectan diferencias en este caso. Por lo tanto se requieren más estudios y, fundamentalmente, una revisión exhaustiva de todos los materiales para determinar si es posible diferenciar *Mauisaurus* de *Aristonectes*, basándose únicamente en la morfología del fémur.

Por otro lado, es interesante destacar también que los fémures de capítulo hemisférico de Nueva Zelanda difieren en tamaño de los de América del Sur (Otero *et al.*, 2010). Al respecto, es interesante mencionar que, el ejemplar MLP 89-III-3-1 refuerza la observación de Otero *et al.* (2010) sobre la diferencia de tamaño entre los fémures de capítulo hemisférico de Nueva Zelanda y los hallados en América del Sur, y extiende este patrón a los registros antárticos. La Tabla 6.4 y la Figura 6.1.13 muestran que, aun comparándolo con cualquier fémur de Elasmosauridae (con o sin capítulo hemisférico), el fémur del ejemplar MLP 89-III-3-1 es el de mayor tamaño dentro de los ejemplares del Cretácico Superior. El gran tamaño es otra característica que es compatible con la asignación a *Aristonectes parvidens*, ya que el holotipo de esta especie preserva parte de un miembro posterior y por lo tanto permite la comparación. La reconstrucción original del miembro preservado fue realizada por Cabrera (1941) en parte basándose en la articulación original de los elementos (aún hoy hay varias falanges articuladas en el holotipo). La longitud total de la parte preservada (que abarca epipodio, elementos distales y falanges) es de aproximadamente 1300 mm. Dado que los propodios suelen tener una longitud cercana a la mitad del resto de la aleta (Welles, 1943, 1952), la presencia en *Aristonectes* de un fémur de grandes dimensiones no es algo que esté fuera de lo esperado.

La presencia de epipodiales largos en el miembro anterior del ejemplar MLP 89-III-3-1, diferentes a los observados en los elasmosáuridos típicos del Cretácico Superior tardío, es un dato interesante que se agrega al conjunto de caracteres particulares de *Aristonectes parvidens*.

10.1.2 Comentarios sobre *Mauisaurus haasti*

La presencia de un fémur con capítulo hemisférico en el ejemplar MLP 89-III-3-1 (Capítulo 6) merece una discusión aparte debido a las consecuencias que acarrea en la identificación de fémures aislados. Esto se debe a que la presencia de fémur con el capítulo hemisférico ha sido durante años la autapomorfía clave de *Mauisaurus haasti*, un elasmosáurido del Campaniano-Maastrichtiano de Nueva Zelanda y Maastrichtiano de Chile (Hiller *et al.*, 2005; Otero *et al.*, 2010). Este criterio fue reafirmado por Hiller *et al.* (2005) quienes además mediante un detallado análisis restringieron a ocho el número de ejemplares referidos a *Mauisaurus haasti*.

Holotipo DM R1529, pubis, parte de ilion y miembros posteriores incluyendo fémur.

CM Zfr 115, esqueleto casi completo.

CM Zfr 102, parte anterior de un coracoides de gran tamaño.

CM Zfr 103, región dorsal y caudal de un ejemplar juvenil.

CM Zfr 104, parte anterior de un coracoides de medida intermedia.

CM Zfr 95, fémur izquierdo de un ejemplar adulto.

CM Zfr 90, húmero de un ejemplar adulto.

KHM N 99-1079, ilion, isquion y pubis.

El análisis de esta lista revela que sólo dos ejemplares presentan fémur con capítulo hemisférico, y que en esos ejemplares no hay asociado otros elementos diagnósticos de postcráneo. El ejemplar CM Zfr 115 preserva fémures, pero estos tienen un capítulo convexo, no hemisférico como en los ejemplares DM R1529 (holotipo) y CM Zfr 95. Todo esto genera un interrogante sobre la verdadera relación entre los fémures con capítulo hemisférico y el ejemplar CM Zfr 115. El hallazgo de un fémur de iguales características en *Aristonectes parvidens* genera más duda sobre esta cuestión, dado que el capítulo hemisférico ya no es, por lo tanto una autapomorfía de *Mauisaurus haasti*. Una posibilidad es que ambos taxones desarrollaran este carácter de manera independiente. Por otro lado, existe la posibilidad de que los fémures DM R1529 (holotipo) y CM Zfr 95 correspondan a un plesiosaurio afín a *Aristonectes* mientras que el CM Zfr 115 sea un Elasmosauridae más relacionado con los elasmosáuridos típicos de cráneo pequeño. La sola presencia de fémur con capítulo convexo no es un carácter que permita referir el CM Zfr 115 a *Mauisaurus haasti* ya que están presente en otros elasmosáuridos, tales como el MLP 93-I-5-1 (ver sección 6.1.2) y *Terminonatator ponteixensis* (Sato, 2003). Por ahora no es posible corroborar o rechazar esas hipótesis. La resolución de este interrogante es clave para

permitir la correcta diagnosis de una especie tan importante para la biogeografía de los elasmosáuridos del Hemisferio Sur como es *M. haasti*.

Estos interrogantes ponen serias dudas sobre los registros sudamericanos y antárticos de *M. haasti*, basados en ejemplares con fémures con capítulos hemisféricos o convexos (Hiller *et al.*, 2005; Otero *et al.*, 2010) (ver sección 9.3).

10.1.3 Afinidades filogenéticas de *Aristonectes parvidens*

Las hipótesis iniciales (sección 2.3) relacionadas a la posición filogenética de *A. parvidens* son:

2.3.1.1 *Aristonectes parvidens* es un Elasmosauridae (Gasparini *et al.*, 2003a).

2.3.1.2 *Aristonectes* y *Morturneria* son sinónimos (Gasparini *et al.*, 2003a).

El resultado del análisis filogenético (Capítulo 7) apoya la hipótesis (2.3.1.1) sobre la inclusión de *A. parvidens* en Elasmosauridae. Este resultado es congruente con el obtenido recientemente por Ketchum y Benson (2010; 2011) y Otero *et al.* (2012). La revisión del holotipo de *A. parvidens* y la comparación con la descripción de *Morturneria seymourensis* permiten aceptar la sinonimia entre estos taxones y por tanto aceptar la hipótesis 2.3.1.2

La hipótesis iniciales relacionadas con el ejemplar MML PV 5 (holotipo de *Tuarangisaurus cabazai*) son las siguientes:

2.3.1.3 *Tuarangisaurus cabazai* Gasparini, Salgado y Casadío, 2003b es un taxón válido de Elasmosauridae (Gasparini *et al.*, 2003b).

Con respecto a la identidad del ejemplar MML PV 5 (holotipo de *Tuarangisaurus cabazai* Gasparini, Salgado y Casadío, 2003b) se rechaza la hipótesis 2.3.1.3 y se concluye que este ejemplar es referible a *Aristonectes* sp.. y por lo tanto, *Tuarangisaurus cabazai* no es un taxón válido.

10.1.4 El desarrollo de la morfología de *Aristonectes parvidens*

La sumatoria de la nueva información anatómica (Capítulo 6) y el análisis filogenético (Capítulo 7) permiten discutir con más profundidad las particularidades de *Aristonectes parvidens*. El análisis de la morfología de *Aristonectes parvidens* es uno de los *items* más relevantes del estudio de los plesiosaurios del Cretácico Superior en América del Sur y Antártida. La determinación de “*Morturneria seymourensis*” como sinónimo de *Aristonectes parvidens* (Gasparini *et al.*, 2003a) ha permitido referir por primera vez un postcráneo al género *Aristonectes* (O'Gorman *et al.*, 2012a). Una consecuencia de esto, que había pasado inadvertida hasta ahora, es que al considerar “*Morturneria seymourensis*” como sinónimo junior de *Aristonectes parvidens*,

(Gasparini *et al.*, 2003a) se genera un vínculo inesperado entre taxones de relaciones dudosas de la fauna de plesiosaurios del Cretácico Superior de América del Sur. Así, tanto los juveniles referidos a *P. chilensis* como los especímenes del sur de América del Sur referidos a *Tuarangisaurus* corresponde referirlos a *Aristonectes*.

El género *Aristonectes* se caracteriza por proporciones muy particulares del cráneo y estructura general de la región cervical si lo comparamos con otros Elasmosauridae. Por otro lado, los materiales referidos históricamente a "*Pliosaurus chilensis*" que, a pesar de no ser considerado un taxón válido, son de sumo interés pues presentan "caracteres pliosaurianos" (Welles, 1962) los que han desconcertado a los investigadores por más de un siglo. La presencia de pliosaurios en el Maastrichtiano de Chile siempre llamó la atención, dado que la Familia Pliosauridae *sensu* Ketchum y Benson (2010) se extinguió en el Turoniano. Otero *et al.* (2012) enumeraron una serie de caracteres compartidos entre un ejemplar juvenil previamente referido a "*Pliosaurus chilensis*" (SGO PV 260) y otros géneros, entre lo que se encuentra *Aristonectes parvidens*, pero sin llegar a plantear que correspondan a un mismo taxón.

La discusión de la sección 6.1.2 se indica que al menos parte de los materiales originales de "*Pliosaurus chilensis*", pueden corresponder a juveniles de *Aristonectes* cf. *parvidens*. (O'Gorman *et al.*, 2012a). Por último, mediante el análisis de las proporciones de las vértebras cervicales (Capítulo 6) y por comparación de las proporciones de las vértebras cervicales se refiere el ejemplar MML PV 5 a *Aristonectes* sp, el cual es el holotipo de *Tuarangisaurus cabazai*, la cual por tanto deja de ser una especie válida.

Aristonectes parvidens y por extensión el género *Aristonectes* presenta una serie de caracteres que han desafiado las interpretaciones desde su descripción original (Cabrera, 1941; Welles, 1962; Gasparini *et al.*, 2003a). En particular es llamativa la morfología de la región cervical que combina una serie de caracteres tales como 1) cara articular bilobada, 2) costilla monocípita, 3) extremos distales de las costillas cervicales sin procesos anteriores o posteriores marcados, 4) ausencia de cresta lateral independiente del margen dorsal de la parapófisis, aunque puede observarse una convexidad en ejemplares adultos y 5) centros vertebrales anteriores a medios con VLI ~80. El carácter 1) es un carácter únicamente registrado en típico Elasmosauridae *sensu* Ketchum y Benson, 2011 (O'Keefe, 2001a, 2004a; Ketchum y Benson, 2010, 2011). El carácter 2) es compatible con la asignación a los Elasmosauridae, pero no es un carácter exclusivo de esta familia (O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008; Ketchum y Benson, 2010). El carácter 3) difiere

del registrado en la mayoría de los elasmosáuridos del Cretácico Superior, los cuales, en general presentan costillas con fuertes expansiones anteriores y posteriores (Welles, 1943, 1952, 1962; Sato, 2003; Hiller *et al.*, 2005; Sato *et al.*, 2006). En relación al carácter 4), Gasparini *et al.* (2003a) mencionaron la existencia de una cresta lateral en *Aristonectes parvidens*, sin embargo, en esta Tesis se plantea que esta estructura no es un elemento independiente del borde dorsal de la parapófisis y por lo tanto no es una cresta lateral en el sentido usual del término (Sato, 2002). Por último, el carácter 5) también aparta *Aristonectes parvidens* de la morfología de los elasmosáuridos del Cretácico Superior, los cuales, en general, tienen centros vertebrales cervicales anteriores y medios elongados (Welles, 1943, 1952, 1962; Sato, 2003; Hiller *et al.*, 2005; Sato *et al.*, 2006).

El principal inconveniente relacionado con el esclarecimiento del origen de esta morfología peculiar es la ausencia de una serie ontogenética. Hasta el momento la falta de material craneano en los ejemplares juveniles con postcráneo más o menos completo no permite la comparación directa.

Sin embargo, como resultado de las discusiones de la sección 6.1 ahora sí es posible comparar directamente tres especímenes referibles a *Aristonectes parvidens* (MLP 40-XI-14-6 y MLP 89-III-3-1 y TTU P 9219). Adicionalmente se incluyen en el análisis las vértebras del ejemplar MML PV 5 referible a *Aristonectes* sp. con la intención de analizar cómo este ejemplar se relaciona con aquéllos referidos a *Aristonectes parvidens*.

Con relación a las variaciones ontogenéticas, en el gráfico 10.1 se compara la relación HI-BI de las últimas quince vértebras cervicales en los estadios adulto (MLP 40-XI-14-6) y juvenil (TTU P 9219), además de las vértebras del ejemplar MML PV 5 (*Aristonectes* sp.). En el gráfico se observa la variación ontogenética de las proporciones cervicales. La tendencia general observada en Elasmosauridae es el alargamiento, lo que se traduce en la disminución del índice HI y BI y el crecimiento del índice VLI. En el caso de los ejemplares referidos a *A. parvidens* (MLP 40-XI-14-6 y TTU P 9219) se observa este mismo fenómeno. Asimismo, los valores registrados en el ejemplar MML PV 5 indican la misma relación. Sin embargo, las proporciones de las vértebras adultas referidas a *Aristonectes parvidens* son diferentes a las observadas en adultos de otros Elasmosauridae. Particularmente, los índices HI y BI son más altos. Una posible conclusión es que el proceso de elongación en *A. parvidens* (aumento del valor de L e relación a H y B) comienza tardíamente o se detiene antes de lo que se produce en otros elasmosáuridos.

La ausencia de procesos anteriores y posteriores desarrollados en las costillas cervicales del holotipo de *Aristonectes parvidens* puede explicarse por un proceso semejante, ya que se conoce que estos procesos presentan una fuerte variación ontogenética que tiende a aumentar su longitud relativa (Welles, 1943, 1952).

De cualquier manera, esta interpretación de los caracteres de *A. parvidens* depende de dos elementos. Por un lado, el ejemplar MML PV 5 no puede ser referido taxonestivamente a *A. parvidens* y eso puede introducir variación adicional no tenida en cuenta. Además esta interpretación también depende de la posición filogenética de *A. parvidens*. Si esta especie se encuentra más cercanamente relacionada con elasmosáuridos típicos del Cretácico Superior (centros vertebrales elongados, cresta lateral desarrollada, proceso anterior y posterior de las vértebras cervicales, entre otras características), es posible que la morfología de *A. parvidens* se deba a una detención del cambio de la morfología durante estadios tempranos de la ontogenia. La presencia de plesiosaurios “juveniles” de gran tamaño que hemos mencionado previamente es congruente con esta interpretación porque si el proceso de adquisición de caracteres morfológicos adultos comienza tardíamente es probable que los individuos retengan caracteres juveniles por más tiempo y así se registren “juveniles” de mayor tamaño que los observados en otros elasmosáuridos. Esto podría estar relacionado con la gran cantidad de ejemplares “juveniles” registrados en Patagonia, Antártida Chile y Nueva Zelanda, las zonas donde se distribuye *A. parvidens* y *Kaiwhekea katiki*, especies que son recuperadas formando un clado en análisis filogenéticos recientes (Ketchum y Benson, 2011; Capítulo 9). La otra posibilidad es que las características particulares de *A. parvidens* sean en realidad caracteres plesiomórficos explicables por una posición basal dentro de la Familia Elasmosauridae. Particularmente, son de interés los siguientes caracteres mencionados al principio de la discusión: 3) extremos distales de las costillas cervicales sin procesos anteriores o posteriores marcados; 4) ausencia de cresta lateral independiente del margen dorsal de la parapófisis, aunque puede observarse una convexidad en ejemplares adultos y 5) centros vertebrales anteriores a medios con VLI ~80.

El análisis filogenético llevado a cabo en el Capítulo 7 muestra que en el nodo (*Aristonectes parvidens*; *Kaiwhekea katiki*) esta sostenido por un acortamiento relativo de los centros vertebrales y la pérdida de la cresta lateral estos cambios resultan en reversiones dentro de los Elasmosauridae, por lo que se concluye que parte de los caracteres particulares que se observa en la región cervical de *Aristonectes parvidens* no son debidos a una posición basal dentro de Los Elasmosauridae. .

Por ultimo, al referir los ejemplares MLP 89-III-3-2, MUC Pv 131 y MML 192 y MML PV 5 a *Aristonectes* aumenta a 10 el número total de registros de este género, contándose con cuatro registros en Argentina (Cabrera, 1941; esta Tesis), tres en Chile (Gay, 1848; Casamiquela, 1969; Suárez y Fritis, 2002) y tres en Antártida (Chatterjee y Small, 1989; O'Gorman *et al.*, 2010; O'Gorman *et al.*, 2012a), por lo que pasa a ser un género relativamente abundante entre los registros de plesiosaurios del Cretácico Superior de América del Sur y Antártida. Junto con *Mauisaurus* son los más frecuentes en el registro gondwánico (Nueva Zelanda, Antártida y Chile (Hiller *et al.*, 2005; Martin *et al.*, 2007; Otero *et al.*, 2010). Finalmente, es de destacar que cinco de los especímenes que en esta Tesis se refieren a *Aristonectes* poseen caracteres que se asocian con ejemplares juveniles.

10.2 Nov. gen. et sp. 1

La hipótesis inicial relativa a éste taxón son:

2.3.1.7 Los ejemplares de elasmosáuridos de la Formación Allen son referidos a *Elasmosauridae* indet. (Gasparini y Salgado 2000).

De la comparación de la nov. gen. et sp. 1 con otros elasmosáuridos del Cretácico Tardío (sección 6.2) se evidencia que este taxón esta bien definido y por tanto es distinguible de otros elasmosáuridos. Como consecuencia se rechaza la hipótesis 2.3.1.7

La nov. gen. et sp. 1. representa el primer *Elasmosauridae* de proporciones típicas (región cervical con vértebras elongadas y cráneo pequeño) descripto para el Cretácico Tardío de Patagonia. El otro elasmosáurido descripto para Patagonia es *Aristonectes parvidens*, cuyas particulares proporciones ya hemos tratado previamente (sección 6.1). El nov. gen. et sp. 1 se destaca por tres caracteres: 1) húmero con faceta articular accesoria posterior; 2) vértebras caudales con parapófisis proyectadas y 3) pequeño tamaño.

La presencia de una faceta articular accesoria en el húmero es un carácter observado en los elasmosáuridos únicamente, y compartido con la nov. gen. et sp. 2. En ninguna de estas especies se han preservado los elementos supernumerarios que articulaban en esta faceta pero la faceta en sí misma es una novedad relevante.

La tendencia a expandir el extremo distal del húmero es clara en los *Elasmosauridae* del Cretácico Tardío (ej. *Hydralmosaurus serpentinus*) pero nunca se había detectado este tipo de facetas asociado a la expansión posterior del húmero. La condición de grupo hermano de la nov. gen. et sp. 1 y nov. gen. et sp. 2 indica la homología de estas facetas accesorias.

La presencia de vértebras caudales con parapófisis lateralmente proyectadas es otro carácter llamativo en el nuevo gen. et sp.1. Este tipo de estructura únicamente se ha observado en el material tipo de "*Cimoliasaurus magnum*" y "*Discosaurus vetustus*" dos especie consideradas actualmente *nomen dubium* (O'Keefe y Street, 2009). Entre los materiales ilustrados originalmente por Leidy (1851) figura una serie de vértebras caudales (figs. 7, 6) que presentan parapófisis proyectadas lateralmente, aunque no tanto como lo observado en nov. gen. et sp. 1. En su revisión de los elasmosáuridos del Cretácico de USA, Welles (1952) resalta la presencia de estas parapófisis proyectadas ("projecting process") en un Elasmosauridae y comenta que no son semejantes a lo que él ha observado en otras caudales. Este carácter no está presente en las vértebras caudales de la nov. gen. et sp. 2 a pesar de ser recuperada como grupo hermano de nov. gen. et sp. 1 (Fig 7.1).

Por otro lado, es interesante el tipo de ambiente sedimentario en el que es que registrado este nuevo taxón (marino marginal) y la posible relación con su pequeño tamaño.

La reconstrucción realizada en 6.2 permite estimar una longitud corporal igual a 3,8 m (sección). Esta estimación es llamativa dado que los Elasmosauridae del Cretácico Tardío se caracterizan por su gran tamaño (Tabla 9.11).

Tabla 11.1. Longitudes estimadas para diferentes elasmosáuridos del Cretácico Tardío.

Taxón	Longitud	Cita
<i>Elasmosaurus platyurus</i>	1029 cm	Welles, 1952
<i>Hydralmosaurus serpentinus</i>	944 cm	Welles, 1952
<i>Thalassomedon haningtoni</i>	1086 cm	Welles, 1952
<i>Hydrotherosaurus alexandrae</i>	777cm	Welles, 1952
<i>Morenosaurus stocki</i>	Estimado 750 cm	Welles, 1952
<i>Mauisaurus haasti</i>	+ 800 cm	Hiller <i>et al.</i> , 2005
<i>Terminonatator ponteixensis</i>	+700 cm	Sato, 2003
<i>Futabasaurus Suzuki</i>	640-920 cm	Sato <i>et al.</i> , 2006

Asociado a esto se destaca que todos los ejemplares referidos a nov. gen. et sp. 1 provienen del miembro medio de la Formación Allen. Esta formación fue depositada en un ambiente marino marginal de características particulares debido a fuerte influencia continental que en ésta se registra (secciones 6.4.4.2 y 6.4.3.2). Asimismo tres ejemplares (MPEF-PV 10601; MPEF-PV 10602 y MPEF-PV 10603) colectados en la asociación de facies media de la Formación La Colonia y descriptos en la sección 6.1.4.4 comparten con los ejemplares referidos a nov. gen. et sp. 1 su pequeño tamaño y la presencia de parapófisis proyectadas lateralmente. Es interesante

destacar que la Formación La Colonia también se depositó en un ambiente marino marginal (estuarios, *lagoon*, llanura mareal) semejante al de la Fm. Allen (ver secciones 6.4.4.2 y 6. 4.3.2). Esto configura un patrón relevante: elasmosáuridos de pequeño tamaño, adultos o “subadultos”, con semejanzas morfológicas, restringidos a ambientes marino marginales en los que son, junto con parte de los registros de plicotílidos descritos en (6.2), los únicos registros seguros de vertebrados de afinidades marinas reconocidos hasta el momento en las formaciones Allen y La Colonia. Es interesante también discutir si el tamaño reducido que presentan estos ejemplares puede estar correlacionado con el tipo de ambiente particular en el que han sido hallados. En este sentido se ha propuesto una partición de nichos en los elasmosáuridos, donde los ejemplares juveniles (y por tanto de menor tamaño) permanecerían cerca de la costa en áreas protegidas, y donde los adultos habitarían ambientes más alejados de la costa (Wiffen *et al.*, 1995). Por tanto para discutir esta hipótesis es necesario discutir en detalle si los ejemplares referidos a la nov. gen. et sp. 1 son realmente menores a otros elasmosáuridos de la misma época y también el grado de madurez ontogenética de los ejemplares mencionados.

La primera cuestión a resolver es si los ejemplares MLP 71-II-13-1, MUCPv-92 y MCS PV 4 (Lago Pellegrini, Formación Allen) referidos a nov. gen. et sp. 1 y MPEF-PV 10601; MPEF-PV 10602 y MPEF-PV 10603 (Cerro Bayo, Formación La Colonia) referidos a Elasmosauridae indet., pero con afinidades con el nov. gen. et sp. 1, son menores en tamaño que otros elasmosáuridos del Cretácico Tardío. Para ello se recopiló la información de la Tabla 11.1. Si bien estas estimaciones son complejas pues suelen involucrar inferencias sobre la longitud de elementos no preservados, este resumen permite una comparación general de tamaños.

El largo corporal estimado para los ejemplares referido al nov. gen. et sp. 1 (específicamente MCS PV 4) es alrededor de 380 cm. Por lo tanto, es menor a otros elasmosáuridos (Tabla 11.1). En el caso de los ejemplares de La Colonia, que están más incompletos, es difícil estimar la longitud, pero la comparación de los elementos preservados con aquéllos de los ejemplares MLP 71-II-13-1, MUCPv-92 y MCS PV 4 revelan un tamaño semejante.

Esta diferencia de tamaño entre la mayoría de los elasmosáuridos del Cretácico Tardío, los ejemplares referibles a nov. gen. et sp. 1 y los ejemplares de morfología similar provenientes de la Fm. La Colonia puede explicarse de dos modos: 1) estos elasmosáuridos de las formaciones La Colonia y Allen retienen un pequeño tamaño durante toda la vida o 2) en estos elasmosáuridos la fusión del arco neural al centro vertebral ocurre tempranamente durante el crecimiento, por lo que alcanzarían

tamaños “normales” con posterioridad. En contra de la segunda hipótesis está el hecho de no haberse hallado nunca Especímenes de mayor tamaño. Sin embargo, esta evidencia negativa es cuestionable.

Los ejemplares los ejemplares MLP 71-II-13-1; MUCPv-92; MCS PV 4 y MPEF-PV 10601; MPEF-PV 10602 y MPEF-PV 10603 son adultos (*sensu* Brown, 1981) pero como se trata de un único método de evaluación, es susceptible de generar razonamientos circulares. Es necesario por lo tanto buscar información de otras fuentes para contrastar esta inferencia. Un método de contrastación independiente de la fusión de los arcos neurales se desprende de analizar las proporciones de las vértebras cervicales. La existencia de variaciones en las proporciones vertebrales cervicales en plesiosaurios durante la ontogenia es bien conocida (Welles, 1943; Brown, 1981; O'Keefe y Hiller, 2006), y por lo tanto el método permitiría, como primera aproximación, detectar estadios ontogenéticos independientemente de la fusión de los arcos neurales. Los valores del VLI de los ejemplares MLP 71-II-13-1; MUCPv-92; MCS PV 4 y MPEF-PV 10601; MPEF-PV 10602 y MPEF-PV 10603 se muestran en las Tablas 6.10, 15, 20, 47. Este rango de valores no es diferente del observado en adultos de elasmosáuridos del grupo “no-elongado” tales como *Mauisaurus* y *Morenosaurus* (Welles, 1943; O'Keefe y Hiller 2006) (Fig. 11.2). En este caso resulta evidente que las proporciones coinciden con las de los elasmosáuridos adultos.

Por lo anterior, el análisis del cierre neural y el hecho de que en los tres ejemplares se observen vértebras elongadas (VLI >100) refuerza la idea de que se trata de ejemplares adultos (*sensu* Brown, 1981) o, al menos “subadultos”, utilizando un término que no corresponde a las categorías de Brown (1981)..

El análisis histológico realizado por Salgado *et al.* (2007a) en el ejemplar MUC PV 92 permitió inferir que este individuo es un “subadulto”. Sin embargo, esta aseveración se basa en la paleohistología, que no necesariamente coincide con las clases de edad Brown (1981), que es la que se sigue mayormente en esta Tesis, porque en ella no existe la condición de “subadulto”.

La presencia en los ejemplares con caracteres anatómicos asociados a la condición adulta (en este caso proporciones vertebrales, fusión de los arcos neurales, diferenciación de las facetas de articulación) (Brown, 1981; Wiffen *et al.*, 1995) en ejemplares de tamaño menor a lo usual en elasmosáuridos pero con características idénticas a las de las formas filogenéticamente más relacionadas, puede ser interpretado como un caso de heterocronía, específicamente enanismo proporcional (*sensu* Klingenberg, 1998; Gould, 1977). Esta es consecuencia de la aceleración de la maduración en relación al crecimiento sin la aparición de caracteres diferentes a los de

las formas cercanamente emparentadas (Gould, 1977). En el caso que nos ocupa, el grupo hermano de nov. gen. et sp. 1 es nov. gen. et sp. 2, cuya longitud estimada es de más de 7 metros, un tamaño estándar dentro de los elasmosáuridos del Cretácico Tardío (Tabla 11.1). Este dato, aportado mediante el marco filogenético desarrollado en el Capítulo 7, apoya la hipótesis del enanismo proporcional mencionada más arriba. Sin embargo, se requieren más estudios, fundamentalmente aquéllos que combinen paleohistología con análisis morfológicos como medio para dar más sustento a esta hipótesis.

Un caso similar, en el que se registran ejemplares de elasmosáuridos de pequeño tamaño en formaciones depositadas en ambientes restringidos, fue dado a conocer por Sato *et al.* (2005), particularmente estos autores trata el registro elasmosáuridos en la Formación Dinosaur Park, Canadá (Campaniano superior). La figura 10. 2 muestra la relación de tamaño y proporciones de las vértebras dorsales de los ejemplares descritos por Sato *et al.* (2005), y aquéllas de los ejemplares discutidos en esta sección. Es claro que estos últimos son menores o iguales en tamaño a los descritos por Sato *et al.* (2005). Este caso, consistente con el discutido en esta sección, indica que elasmosáuridos de pequeña talla probablemente habrían invadido ambientes marinos someros a estuariales hacia el final del Cretácico. Plesiosaurios en ambientes de mezcla a no marinos han sido registrados en repetidas oportunidades (Sato *et al.*, 2005; Kear, 2012) por lo que la discusión previa no es incongruente con estos registros previos.

10.3 Nov. gen. et sp. 2

El nov. sp. et sp. 2 es el primer elasmosáurido de proporciones “típicas” (región cervical con vértebras elongadas y cráneo pequeño) hallado en Antártida y diagnosticado a nivel específico. La comparación con otros elasmosáuridos de la misma época se presentó detalladamente en el capítulo 6, por lo que no se la repetirá aquí. Sin embargo, es interesante destacar cuatro características que vale la pena discutir debido a sus consecuencias: 1) la condición “no elongada” *sensu* O'Keefe y Hiller (2006); 2) el número de vértebras cervicales; 3) la presencia de faceta supernumeraria en el húmero y de capítulo convexo en el fémur.

La condición “no elongada” *sensu* O'Keefe y Hiller (2006) (ver sección 4.2.5) es relevante por cuanto es el segundo elasmosáurido del Hemisferio Sur del cual se tiene la certeza sobre esta condición. Hasta ahora los elasmosáuridos con región cervical “elongada” O'Keefe y Hiller (2006) (*Elasmosaurus*; *Styxosaurus*) provienen del Cretácico Superior del WIS (Western Interior Sea), USA. Según O'Keefe y Hiller (2006)

esta distribución geográfica restringida es relevante. Sin embargo, estos autores destacan la escasez de ejemplares bien preservados del Hemisferio Sur que permitan contrastar la hipótesis (el único caso disponible es *Mauisauus* del Campaniano-Maastrichtiano de Nueva Zelanda). El caso del nov. gen. et sp. 2 permite contrastar esa hipótesis, la cual es aceptada dada la condición no elongada del nuevo taxón.

La presencia de faceta asociada a un elemento supernumerario en el húmero es otro carácter relevante del nov. gen. et sp. 2. Particularmente hay que tener en cuenta que este carácter es compartido únicamente con el nov gen. et sp. 1, que es recuperado como grupo hermano de la nov. sp. 2, por lo que ambas facetas articulares para elementos supernumerarios resultarían ser homólogas. Además de esto, los fémures de los dos nuevos taxones comparten caracteres tales como presencia de facetas radial y tibial alineadas, una fuerte expansión ulnar, y la mencionada faceta articular para elementos supernumerarios.

El fémur con capítulo hemisférico es otro carácter llamativo del gen. et sp. 2, carácter que comparte con el taxón 1; *Mauisaurus haasti* (Hiller *et al.*, 2005, CM Zfr 115) y *Terminonatator ponteixensis* (Sato *et al.*, 2006). La importancia de este carácter no puede por el momento ser evaluada porque el ejemplar CM Zfr 115 no es el material tipo de *Mauisaurus haasti* y, particularmente la morfología del fémur de CM Zfr 115 presenta diferencias notables con este (ver discusión, Capítulo. 11).

10.4 Elasmosauridae indet.

En esta Tesis, la mayor parte de la discusión relacionada a los ejemplares referibles a Elasmosauridae indet. se incluyó directamente a continuación de las descripciones. En esta sección se comenta brevemente el resultado relacionado con las hipótesis iniciales (Capítulo 2).

2.3.1.5 Los especímenes patagónicos referidos a cf. *Mauisaurus* sp. sólo pueden ser referidos a Elasmosauridae gen. et sp. indet. (Gasparini, Salgado y Parras, 2007).

2.3.1.6 *Mauisaurus* sp. está presente en sedimentitas del Campaniano-Maastrichtiano de la Península Antártica (Hiller *et al.*, 2005).

Sobre la base de que la discusión de los ejemplares referidos a Elasmosauridae indet. fue incluida en las descripciones, aquí únicamente se señalará que los ejemplares MML PV 3 y 4 (Formación Jagüel, área del Salitral de Santa Rosa) que había sido referidos por Gasparini *et al.* (2003b) a cf. *Mauisaurus* deben ser referidos a Elasmosauridae indet., porque no se encontraron caracteres que soporten la afinidad con *Mauisaurus* según la diagnosis Hiller *et al.* (2005). Por lo tanto, se acepta la hipótesis 2.3.1.5. Asimismo, de la revisión de los ejemplares antárticos no se puede

determina la presencia de *Mauisaurus* en Antártida por lo que se rechaza la hipótesis 2.3.1.6..

10.5 *Sulcusuchus erraini*

Las hipótesis iniciales relacionadas con *Sulcusuchus erraini* son:

2.3.1.8 *Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti, 1990 es un Polycotylidae (Gasparini y de la Fuente, 2000).

Del análisis filogenético realizado en el Capítulo 7 se concluye que *S. erraini* es un Polycotylidae y por tanto se acepta la hipótesis 2.3.1.8.

Sulcusuchus erraini es el único Polycotylidae del Cretácico Tardío del Hemisferio Sur diagnosticado a nivel específico y el único que preserva material craneano. La comparación de *S. erraini* con otros policotílidos fue realizada en el Capítulo 6. El carácter más llamativo de *S. erraini* es la presencia de los surcos rostral y mandibular. Esta combinación de dos surcos profundamente excavados no se presenta en otros Polycotylidae. Sin embargo, en el caso de *Nicollssaura borealis* (Druckenmiller y Russell 2008b) se ha registrado un surco mandibular (llamado surco mandibular longitudinal) que comparte con el registrado en *S. erraini* la presencia de una cresta que lo divide en dos sectores. Sin embargo, en *Nicollssaura boreales* el surco mandibular no está asociado a una sínfisis mandibular larga y grácil como es el caso de *S. erraini*. Adicionalmente, en *S. erraini* el sector ventral del surco mandibular es mayor al dorsal, a diferencia de lo que ocurre en *Nicollssaura borealis* en donde la zona ventral está restringida a la parte anterior de la mandíbula (Druckenmiller y Russell, 2008b). Otro aspecto relevante es que la posición filogenética de *Nicollssaura borealis*, aún está en debate dado que ha sido recuperada como un Polycotylidae (Druckenmiller y Russell 2008b) o un Leptocleididae (Ketchum y Benson, 2011).

Dado lo llamativo de este carácter, se discutirá qué estructura blanda podría haber albergado el surco rostral y el surco mandibular. Para esto se tuvo en cuenta la anatomía y los análogos vivientes.

La textura de los surcos rostral y mandibular es diferente a la textura del hueso circundante, lo que indica que el tejido blando que se apoyaba en ellos era diferente del que se relacionaba con el hueso circundante.

Para abordar el problema, el primer paso fue plantear cinco opciones sobre las estructuras blandas que podrían haber estado ubicadas en los surcos. Una de las funciones planteadas es la de albergar glándulas de la sal. En el policotílido *Pahapasaurus haasi*, del Cenomaniano de Dakota del Sur (Schumacher, 2007), se conservaron un par de estructuras globosas, de posición rostral, limitadas por el

premaxilar y el prefrontal. Estas estructuras fueron interpretadas como glándulas de la sal por Martin y Fernández (2009), debido a su posición y forma, y a su superficie lobulada, muy similar a las glándulas de la sal de otros reptiles marinos extintos y actuales (Peaker y Linzell, 1975; Fernández y Gasparini, 2000, 2008). Sin embargo, esta morfología no concuerda con la de los largos, profundos y amplios surcos de *Sulcusuchus*, a lo que se suma que nunca se han detectado glándulas de la sal ubicadas en la mandíbula de un amniota.

Otra hipótesis es la de contener el epitelio germinativo de un pico córneo. La presencia de un pico córneo y por lo tanto, la existencia de una zona de anclaje para éste, podría explicar los surcos. Sin embargo, se contrapone a esta interpretación la amplitud de los surcos que son mucho más amplios y profundos de lo que habría requerido para el anclaje. Además, en general, los tetrápodos que poseen un pico córneo carecen de dientes, o bien estos están reducidos en la zona donde se ubica el pico, tal como se observa en algunos dinosaurios, tortugas, aves y monotremas (Davit-Béal *et al.*, 2009). En el caso de *Sulcusuchus erraini*, la presencia de dientes bien desarrollados hace poco probable la hipótesis de la presencia de un pico córneo.

La tercera opción es la de proteger vasos y nervios. Débiles surcos ubicados en la mandíbula han sido registrados en varios crocodiliformes e interpretados como el correlato óseo de diferentes ramificaciones de la rama mandibular del nervio trigémino (Schumacher, 1973). Un surco similar se observa en el rostro y mandíbula de algunos ictiosaurios (McGowan y Motani, 2003), pero se desconoce su correlación con partes bandas. Surcos rostrales y mandibulares están presentes en el delfín *Pontoporia blainvillei*, y llevan nervios y vasos hacia la parte anterior del rostro y mandíbula (Barnes, 1985). Pero los surcos observados en *Pontoporia* son estrechos y profundos, mientras que en *Sulcusuchus* son muy amplios como para cumplir sólo la función de protección. Además, en el caso de *Pontoporia* se observa en el extremo proximal de los surcos un foramen por donde entran los nervios y vasos (obs. pers. de seis especímenes de *Pontoporia blainvillei*). En el caso de la mandíbula de *Sulcusuchus erraini* (en el rostro se desconoce la morfología de la parte proximal del surco) no hay un único foramen de entrada al surco y éste no termina abruptamente hacia la parte posterior como en el caso de *Pontoporia*, sino que se pierde hacia la parte posterior de la mandíbula hasta hacerse imperceptible.

La cuarta opción a discutir es que los surcos rostral y mandibular albergaran glándulas semejantes a las glándulas infralabial y supralabial registradas en algunos ofidios actuales (de Olivera *et al.*, 2007). Sin embargo, los surcos de *S. erraini* son muy extensos anteroposteriormente para haber albergado únicamente una glándula.

Además las glándulas infralabial y supralabial en ofidios están asociadas a secreciones mucosas o venenosas (Underwood 1997). En el caso de *S. erraini* no hay evidencia de la secreción de veneno (como sería alguna modificación de los dientes) y además en el medio acuático la lubricación no es un inconveniente a resolver, por lo que la hipótesis de la presencia de glándulas mucosas o venenosas no tiene sustento desde la perspectiva del rol que pudiesen cumplir. Sin embargo, no puede descartarse esta hipótesis como posible.

La quinta opción es la de albergar órganos sensoriales. En vertebrados actuales se han registrado órganos sensoriales especiales (mecanosensibles o electrosensibles) asociados al rostro y la mandíbula. En cocodrilos vivientes existen estructuras especiales denominadas *dome pressure receptors* (DPR) ubicadas en el rostro y/o mandíbula (Soares, 2002). En los cocodrilos estas estructuras sensitivas están ubicadas en pequeñas depresiones (no en un surco) y están inervadas por el nervio trigémino (Soares, 2002). De acuerdo con este autor, los DPRs no están presentes en lepidosaurios. Sin embargo, el trigémino también inerva estructuras sensitivas especializadas en la zona anterior del cráneo en otros amniotas tales como los receptores de infrarrojo en ofidios (Newman y Hartline, 1982) y los órganos electrosensibles y mecanosensibles en *Ornitorhynchus* (Pettigrew, 1999). Es interesante destacar que en *Sulcusuchus* los surcos siguen el recorrido de las ramas V_2 (rama maxilar) y V_3 (rama mandibular) del trigémino.

La posición de los surcos rostral y mandibular y su conspicua vascularización y/o inervación, son consistentes con la presencia de alguna estructura sensitiva especial asociada. Actualmente es posible detectar zonas con alta sensibilidad en la piel mediante la detección de vascularización concentrada. Esta técnica fue utilizada para inferir la función sensitiva de folículos rostrales en el delfín *Sotalia guianensis* (Mauck *et al.*, 2000). Recientemente se detectó electrosensibilidad en *Sotalia guianensis* y, según toda la evidencia, los folículos ubicados en el rostro son los órganos electrosensitivos. Estos son posiblemente utilizados para detectar peces enterrados en la arena (Wilkins y Hofmann, 2008). Un comportamiento semejante ha sido observado en el delfín *Tursiops truncatus*, aunque en esta especie no se ha registrado aún electrorrecepción (Rossbach y Herring, 1997). Si bien es imposible confirmar la presencia de electrorreceptores y mecanorreceptores en *Sulcusuchus erraini*, no se puede descartar la analogía con el caso de los delfines. Un sistema de alta sensibilidad podría haber estado vinculado a la capacidad de detectar presas ocultas en fondos blandos. Varios datos provenientes de fuentes independientes apoyan esta hipótesis. Se han registrado plesiosaurios elasmosáuridos con contenido estomacal

compuesto por invertebrados infaunales o semiinfaunales (Mc Henry *et al.*, 2005). Además, se han registrado trazas en la localidad de Liesberg, Suiza (Jurásico Medio), interpretadas como trazas de alimentación en fondos blandos y adjudicadas a reptiles marinos, muy probablemente a plesiosaurios (Geister, 1998), lo que está confirmando que la utilización de animales infaunales o semiinfaunales como alimento ya habría aparecido en el clado Plesiosauria mucho antes del Cretácico Tardío.

Otro de los elementos a analizar es el ambiente en que fueron hallados los restos de *Sulcusuchus erraini*. La Formación Los Alamitos (Sector basal de la Formación Coli Toro *sensu* Gasparini y Spalletti, 1990) fue depositada en un ambiente de tipo mixto con influencia mareal, al menos, en el sector de la laguna Cari-Laufquén Grande (Gasparini y Spalletti, 1990). En la misma zona pero más hacia el noroeste, Getino (1995) indicó la presencia de facies que corresponden a barras de desembocadura de un sistema deltaico. Del mismo modo, para el sector medio de la Formación La Colonia se ha inferido un ambiente transicional con influencia continental (González y Ardolino, 1996). Page *et al.* (1999) indicaron que dicha unidad en este sector se habría depositado en un ambiente transicional o costero parcialmente protegido, del tipo estuario o planicie de marea, con depósitos de granometría fina, margosos, con intercalaciones de limo calcáreo, posiblemente correspondientes a una zona lacustre o litoral albuférica. Ambientes de depositación similar han sido inferidos para la Formación Allen, la cual aflora más en el norte de la provincia de Río Negro, como así también en las provincias de Neuquén y La Pampa. La Fm. Allen es correlacionable en parte con las formaciones Los Alamitos y La Colonia en otros ámbitos de Patagonia (Wichmann, 1927; Barrio, 1990, Parras *et al.*, 1998; Page *et al.*, 1999). Estos ambientes han sido interpretados en un marco más regional como pertenecientes a un gran archipiélago, producto de la transgresión del Atlántico sur sobre gran parte de Patagonia, el que Casamiquela (1978) denominara Mar de Káwas.

Por lo tanto, se suman tres líneas de evidencia: primero, la existencia de zonas definidas en rostro y mandíbula (surcos mandibular y rostral) bien inervadas/vascularizadas, con un recorrido paralelo al de dos ramas del nervio trigémino (V2; V3); segundo, la presencia de órganos sensoriales especiales en posición semejante e inervados por el mismo nervio (trigémino); y tercero, la inferencia de un ambiente con alta turbidez en el que una capacidad sensorial especial, no visual, podría haber sido una ventaja para explotar los recursos de alimento en fondos blandos, utilización ya registrada en Plesiosauria. Esta serie de evidencias refuerzan la interpretación de los surcos como elementos asociados a órganos sensitivos (posiblemente mecanosensitivos- electrosensitivos).

10.6 Paleobiogeografía

La hipótesis paleobiogeográfica inicial es:

2.3.3.1 Algunos elasmosáuridos presentes en Patagonia y la Península Antártica tuvieron una distribución surgondwánica (Gasparini *et al.*, 2003a, b).

De la revisión sistemática realizada en el Capítulo 6 se desprende evidencias que permiten aceptar la hipótesis 2.3.3.1 para el caso particular de *Aristonectes parvidens*. Por otro lado, el análisis paleobiogeográfico efectuado en el Capítulo 8 reveló que existen afinidades entre las asociaciones de plesiosaurios de la parte terminal del Cretácico Tardío del Norte de Patagonia, Centro de Chile, Península Antártica y Nueva Zelanda. Esta afinidad está dada por la presencia de *Aristonectes parvidens* en la Patagonia Argentina, Centro de Chile y Península Antártica y por la presencia de clados compartidos (nov. gen. et sp. 1; nov. gen. et sp. 2) en Patagonia y Antártida y (*Aristonectes parvidens*; *Kaiwhekea katiki*) en (Norte de Patagonia, Centro de Chile; Península Antártica, Nueva Zelanda). Esta cohesión probablemente está indicando que las asociaciones de plesiosaurios del Campaniano-Maastrichtiano del suroeste del Gondwana tienen una historia evolutiva en común. Si bien esta posible relación ya había sido planteada con anterioridad en relación a *Aristonectes parvidens* (Novas *et al.*, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a; Martin y Fernández, 2007; Fernández y Martin, 2009) el presente análisis agrega información relacionada con la nov. gen. et sp. 1 y nov. gen. et sp. 2 que confirman y amplían la mencionada relación.

10.7 Gastrolitos

Las hipótesis iniciales relacionadas con la litofagia son:

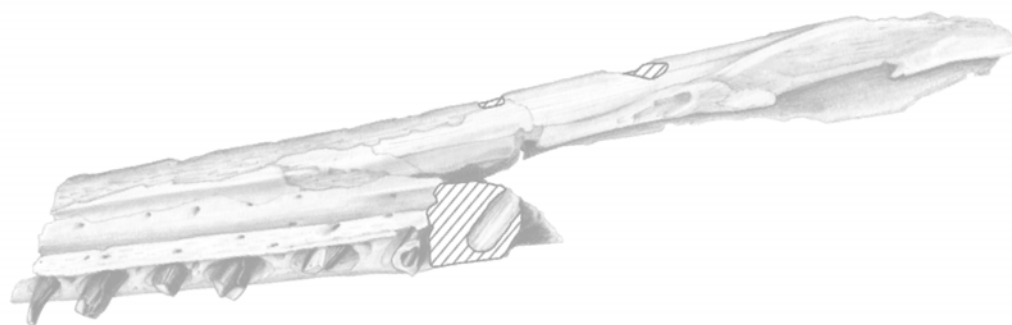
2.3.1. Los gastrolitos de los plesiosaurios presentan características de su superficie y geometría similares a las de otros tetrápodos (dinosaurios, cocodrilos) (Wings, 2004).

2.3.2. Los gastrolitos tenían como función modificar el balance hidrostático (Taylor, 1993).

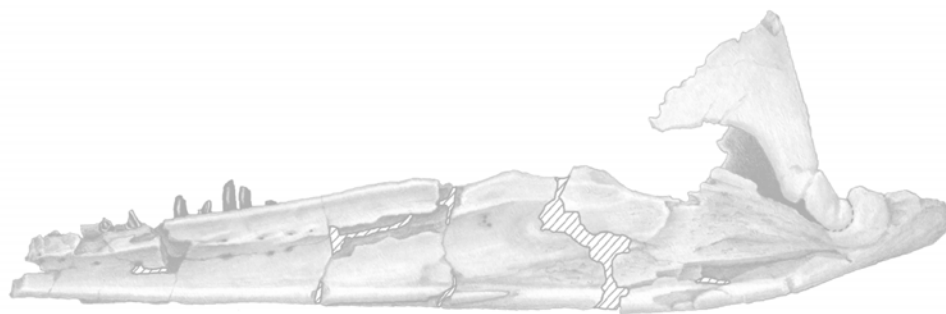
De la discusión en el Capítulo 9 se desprende que la hipótesis 2.3.1 debe aceptarse parcialmente, pues las características registradas en los gastrolitos de plesiosaurios son semejantes a las de los saurópodos, pero diferentes de las observadas en aves (Wings, 2007).

La discusión, en el Capítulo 9, sobre de la posible función de los gastrolitos hallados en plesiosaurios permite descartar la hipótesis 2.3.2 (balance hidrostático),

aunque no se encontraron durante el análisis de los gastrolitos disponibles evidencias concluyentes que apoyen la hipótesis de digestión mecánica.



11. CONCLUSIONES



11 CONCLUSIONES

El objetivo planteado para esta Tesis ha sido el incremento y la sistematización del conocimiento sobre la diversidad de plesiosaurios hallados en el Cretácico Superior de Patagonia e islas del noreste de la Península Antártica y su relación con otros del surgondwana. En esta sección se detallan brevemente las conclusiones alcanzadas.

11.1 Metodologías

Con el objetivo de abordar las descripciones e interpretaciones de los especímenes se utilizaron metodologías en parte desarrolladas por el autor para esta Tesis.

1. Es posible orientar elementos aislados, aun careciendo de los indicadores clásicos, asimismo es posible diferenciar húmero de fémur mediante caracteres morfológicos, lo que en algunos especímenes, sobre todo en juveniles, no es sencillo.
2. Con respecto a las estrategias de manejo de conjuntos de restos (sección 5.2) se determinó una serie de criterios que se puede utilizar para evitar la descripción de ejemplares “quimeras”. En particular se determinó que es posible utilizar las proporciones de los centros en conjunto con otros criterios para determinar especímenes integrados por elementos de más de un individuo.
3. Las características del registro hace que con frecuencia las columnas vertebrales estén desarticuladas y/o con las vértebras aisladas, lo que conlleva el desafío de determinar su orden natural. En este sentido, se determinó que, particularmente en los Elasmosauridae, además de utilizar la morfología general para determinar a qué región pertenece cada vértebra, es posible determinar el orden natural dentro de cada región mediante el uso de las medidas lineales de los centros vertebrales, y que la medida más adecuada para esta tarea depende de la región de la columna vertebral (sección 5.3).
4. La presencia de cuellos incompletos en ejemplares de elasmosáuridos hace difícil estimar el número de vértebras cervicales faltantes. En relación a este problema se desarrolló un protocolo mediante el cual es posible determinar el

número máximo de vértebras cervicales conociendo las medidas de las vértebras cervicales posteriores (sección 5.4).

5. La variación ontogenética registrada en plesiosaurios genera la dificultad de identificar correctamente las formas juveniles de los taxones diagnosticados a partir de adultos. En este sentido, se determinó que las clases de edad *sensu* (Brown, 1981) no son totalmente consistentes y que deben aplicarse con cautela al trabajar con vértebras aisladas. Asimismo, se determinó que la combinación de datos sobre tendencias de variación ontogenética combinadas con medidas absolutas puede colaborar en la diferenciación de especies

11.2 Generales

11.2.1 *Aristonectes* (sección 6.1.1)

1. El trabajo realizado sobre *Aristonectes parvidens* condujo a la redescripción del holotipo de *Aristonectes parvidens*, MLP 40-XI-14-6 y a referir a esta especie un nuevo ejemplar preparado por el autor: MLP 89-III-3-1. Mediante estos aportes se modificó la diagnosis de *Aristonectes parvidens*.

Aristonectes parvidens es un elasmosáurido de cráneo ancho y bajo, de forma ojival. Sin constricción entre premaxilar y maxilar, dentición homodonta compuesta por gran cantidad de dientes ornamentados dirigidos externamente. Fórmula dentaria 10–12 (premaxilar), aproximadamente 50 (maxilar); aproximadamente 65 (dentario). Fenestra vomeronasal; vómer con sutura anterior en forma de M; sínfisis mandibular corta y alta; vértebras cervicales anteriores y medias tan largas como altas sin cresta cervical independiente del borde dorsal de la parapófisis; costilla cervical sin proceso anterior y posterior desarrollados como en otros elasmosáuridos pero con leves expansiones; vértebras caudales parapófisis de grandes dimensiones y cara articular octogonal; ángulo entre proceso dorsolateral y rama ventral de la escápula igual a 150°; fémur con capítulo hemisférico y fuerte asimetría dorso-ventral; epipodiales del miembro anterior más largos que anchos.

2. La redescripción del holotipo de *Aristonectes parvidens* no arroja ninguna diferencia notable con el ejemplar TTU P 9219 por lo que se considera que *Morturneria* y *Aristonectes* son sinónimos, aceptando así la hipótesis 2.3.1.4.

3. Además, el ejemplar MLP 89-III-3-1 agrega elementos antes desconocidos, tales como la escápula, coracoides, epipodio anterior, carpo y fémur, todos los cuales aportan nuevos caracteres incluidos en la diagnosis. Además, se describen por primera vez vértebras cervicales posteriores de un ejemplar de *A. parvidens* que demuestran que la tendencia al aumento del ancho con relación a la longitud observada en la parte anterior de la región cervical, preservada en el holotipo, se fortalece en la parte posterior de la región cervical.
4. De especial relevancia es la presencia en el ejemplar MLP 89-III-3-1 de una escápula trirradiada con morfología “elasmosauriana “ y de fémur con capítulo hemisférico, carácter anteriormente considerado autapomorfía de *Mauisaurus haasti*, un Elasmosauridae del Campaniano-Maastrichtiano de Nueva Zelanda.
5. La comparación de los valores de los índices HI y BI de las vértebras cervicales del ejemplar juvenil TTU P 9219 referido a *Aristonectes parvidens* con aquéllas de otros juveniles referibles a Elasmosauridae conduce a reconocer su valor diagnóstico. Se concluyó que los ejemplares juveniles referibles a *Aristonectes parvidens* presentan valores de HI y BI significativamente mayores a los registrados en otros Elasmosauridae juveniles.
6. Consecuentemente se refirió a *Aristonectes* cf. *parvidens* el ejemplar MLP 89-III-3-2, también preparado por el autor durante esta Tesis. Éste es el primer ejemplar juvenil postcraneano referido a *Aristonectes*. Se pudo describir por primera vez la estructura del coracoides, el cual presenta una marcada fenestra cordiforme, carácter sólo observable en los Elasmosauridae. También sobre la base de sus índices se refiere los ejemplares a *Aristonectes* cf. *parvidens*.
7. La comparación de las proporciones de las vértebras cervicales reveló que el holotipo de *Tuarangisaurus cabazai* es referible a *Aristonectes* sp. Sin embargo, el estadio extremadamente juvenil y la ausencia de material craneano no permitieron mayor precisión. De este modo, la hipótesis 2.3.1.3 es rechazada, pues *Tuarangisaurus cabazai* no es un taxón válido y los ejemplares MML PV 5 y MML PV 193 son referibles a *Aristonectes* sp.

8. Mediante el mismo método se concluye que parte de los materiales sobre los cuales Gay (1848) describió a *Plesiosaurus chilensis* son referibles a *Aristonectes* sp.
 9. El número de registros del género *Aristonectes* (independientemente de las dudas en las determinaciones a nivel específico) es mucho mayor que lo anteriormente considerado, teniendo en total diez registros confirmados en América del Sur y Antártida.
 10. De la comparación de ejemplares en dos estadios ontogenéticos (MLP 89-III-3-1; TTU P 9219) se deduce que, si bien los centros cervicales de *A. parvidens* sufren elongación al igual que el resto de los Elasmosauridae, ésta no llega a alcanzar la registrada en otros miembros de esa familia, debido a que el proceso se detiene tempranamente durante la ontogenia.
- 11.2.2 *Nov. gen. et sp. 1* (sección 6.1.2)
1. Se diagnosticó la nov. gen et sp. 1 sobre la base de los ejemplares MCS PV 4, MLP 71-II-13-1 y MUC Pv 92.
nov. gen. et sp. 1: elasmosáurido de pequeño tamaño (aproximadamente ~3,7 m) con región cervical no elongada (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), centros vertebrales cervicales más anchos que largos; diapófisis dirigidas casi horizontalmente, vértebra caudal con parapófisis fuertemente proyectadas lateralmente, barra pélvica presente, húmero con proyección posterior marcada y faceta articular accesoria perpendicular a las facetas radial y cubital, fémur con capítulo convexo. Relación entre longitud del húmero y fémur igual ~1,2?.
 2. Los registros del nov. gen. et sp. 1 están concentrados en la Formación Allen, en el área del Lago Pellegrini (Río Negro). Sin embargo, un ejemplar (MML-PV 420) colectados en la Fm. Allen, Área del Salitral de Santa Rosa (Río Negro) y otros ejemplares (MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602 y MPEF-PV 10603) colectados en la Fm. La Colonia (Cerro Bosta) comparten con nov. gen. et sp. 1 la presencia de parapófisis expandidas y el pequeño tamaño, lo que podría indicar una distribución que abarca toda el área de la Plataforma Marina Nordpatagónica, inundada durante el Campaniano superior-Maastrichtiano inferior.
 3. Uno de los caracteres interesantes de esta especie es el pequeño tamaño de todos los ejemplares colectados. El análisis de las proporciones cervicales

indica que los tres ejemplares referidos a, MCS PV 4, MLP 71-II-13-1 y MUC Pv 92 no corresponden a juveniles, sino a adultos o al menos “subadultos”.

4. Los niveles de las formaciones Allen (Miembro Medio) y La Colonia (asociación de facies media), han sido depositados en ambientes marino marginales (llanura mareal, estuario), por lo tanto, el taxón nov. gen. et sp. 1 está acotado a este tipo de ambiente y asociado a fauna de afinidad continental, con la única excepción de *Sulcusuchus erraini*, el cual también podría hacer ingresado en estos ambientes particulares.

11.2.3 nov. gen. et sp. 2 (sección 6.1.3)

1. Se diagnosticó un nuevo género y especie de elasmosáurido sobre la base del ejemplar MLP 93-I-5-1.

Nov. gen. et sp. 2: elasmosáurido de aproximadamente siete metros de longitud caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: cincuenta y cuatro vértebras cervicales, VLI máximo (108), cuello no elongado (*sensu* O'Keefe y Hiller, 2006), cresta lateral en las vértebras cervicales 7 a 37, complejo atlas-axis con pronunciada quilla ventral y foramen intervertebral, proceso dorsolateral de la escápula rectangular formando un ángulo de 140° con la rama ventral, cresta en el borde anteromedial de la rama ventral de la escápula, coracoides con proceso medio ventral, ausencia de barra pectoral y pélvica, ilion fuertemente curvo con extremo distal con expansión anteroposterior simétrica, húmero con fuerte expansión distal posterior y faceta posterior donde probablemente articulaba un elemento supernumerario, fémur con capítulo convexo y dos facetas distales que forman un ángulo de 150°.

2. Hasta el momento, nov. gen. et sp. 2 es conocida por un único ejemplar proveniente de Antártida y es el único elasmosáurido de proporciones “típicas” (cuello largo y cabeza extremadamente pequeña, a juzgar por el tamaño del complejo atlas axis.) descripto para ese continente.

11.2.4. *Elasmosauridae* indet. (sección 6.1.4).

Otros especímenes pueden únicamente ser referidos a *Elasmosauridae*. El análisis de estos ejemplares arrojó una serie de conclusiones.

1. El espécimen MPM-Pv 1871-2 proveniente de Mata Amarilla (Cenomaniano) puede ser referido a *Elasmosauridae* por la presencia de caras articulares

bilobadas. Éste es el primer registro de la familia en la Cuenca Austral y uno de los registros más antiguos de cara articular bilobada.

2. Los especímenes MML-Pv 419 y MML-PV 420 provenientes de la Fm. Allen son referibles a Elasmosauridae. Todos comparten el pequeño tamaño, incluso aquellos que son considerados adultos. En particular el ejemplar MML-PV 420 muestra las parapófisis expandidas, carácter observado en nov. gen. et sp. 1.
3. El espécimen MLP 09-X-10-1 proveniente de la Formación Los Alamitos (Ingeniero Jacobacci) es el primer registro de esa familia en esta formación.
4. Los especímenes MML PV 3 y PV 4 provenientes de la Formación Jagüel (zona del Salitral de Santa Rosa y Salinas de Trapalcó) no pueden ser referidos a cf. *Mauisaurus* y probablemente corresponden a otro taxón. Sin embargo, dada la escasez de material, no se puede lograr más precisión. Por lo tanto, no se acepta la hipótesis 2.3.1.4 y se los refiere a Elasmosauridae indet.
5. El espécimen MLP 11-II-20-4 proveniente de la Formación Santa Marta es referido a Elasmosauridae indet. siendo el primer registro de esa familia en esta formación y el más antiguo registro de Elasmosauridae de Antártida.
6. Los ejemplares MLP 86-X-28-3 y 86-X-28-(2-6) referidos a Elasmosauridae indet. permiten registrar por primera vez la presencia de esta familia en el miembro Herbert Sound de La Formación Snow Hill Island
7. Los especímenes MLP 99-XII-1-8 provenientes de la Formación Snow Hill Island aportan información sobre la estructura del complejo atlas-axis en elasmosáuridos. De la comparación con el atlas-axis de *Aristonectes parvidens* no surgen diferencias, significativas a excepción del inicio más temprano del cierre de las suturas en MLP 99-XII-1-8, lo que refuerza la hipótesis 2.3.1.1 sobre la inclusión de *A. parviens* en la Familia Elasmosauridae.
8. El espécimen MLP 82-I-28-1 proveniente de la Formación López de Bertodano sólo puede ser referido por el momento a Elasmosauridae indet. aunque presenta caracteres del fémur y tarso que pueden conducir a la diagnosis de un nuevo taxón en el futuro.

11.2.5. *Sulcusuchus erraini* (sección 6.2.1)

1. La redescrición de *S. erraini* condujo a la reinterpretación del holotipo (MLP 88-IV-10-1) como un fragmento de sínfisis mandibular y a una nueva diagnosis.
2. Diagnosis de *Sulcusuchus erraini* : policotílido de rostro muy angosto formado por el premaxilar y el maxilar. Dientes homodontes y estriados. Caracterizado

por las siguientes autapomorfias: profundo y amplio surco rostral y mandibular; occipital visible en vista palatal debido a la presencia de una escotadura en el margen caudal de la sínfisis pterigoidea posterior que permite que parte del cuerpo del basioccipital forme una placa en conjunto con los procesos posteromediales de los pterigoides; presencia de un angular corto que no es visible en vista ventral al menos 10 alvéolos por detrás de la sínfisis mandibular.

3. La discusión sobre qué estructura blanda pudo haber estado albergada en los surcos rostral y mandibular permite reducir la cuestión a dos opciones probables: una estructura glandular o algún tipo de estructura sensitiva.

11.2.6 *Polycotylidae* indet. (sección 6.2.2).

1. Los ejemplares referibles a *Polycotylidae* indet. (MML PV 43 y MACN-PV RN 1087c) permiten confirmar la presencia de esta familia en la Formación Allen. La presencia de espinas neurales con una fuerte zona cóncava en el extremo distal de la espina cervical resulta un carácter llamativo del ejemplar MML PV 43 (ver sección 6.2.2) pero dado el poco conocimiento sobre el postcráneo de los *Polycotylidae* y específicamente sobre las espinas neurales se prefiere no diagnosticar una nueva especie.

11.2.7 *Plesiosauria* indet. (*Plesiosauria* 6.3).

1. La revisión del abundante material dentario proveniente de la Formación Mata Amarilla y la descripción de “*Polyptychodon patagonicus*” conduce a reconocer que este ejemplar está basado en material referible a *Plesiosauria*, aunque se deba considerar “*Polyptychodon patagonicus*” un *nomen dubium*.

11.3 **Análisis filogenético**

1. El análisis filogenético arroja que *Aristonectes parvidens* es un *Elasmosauridae*, por lo cual se acepta la hipótesis inicial 2.3.1.1. *A. parvidens* es recuperado como grupo hermano de *Kaiwhekea katiki*.
Los taxones nov. gen. et sp. 1 y nov. gen. et sp. 2 son *Elasmosauridae* y son recuperados como grupos hermanos.
2. *Sulcusuchus erraini* es recuperado anidado dentro de los *Polycotylidae*, por lo tanto se acepta la hipótesis 2.3.1.8.

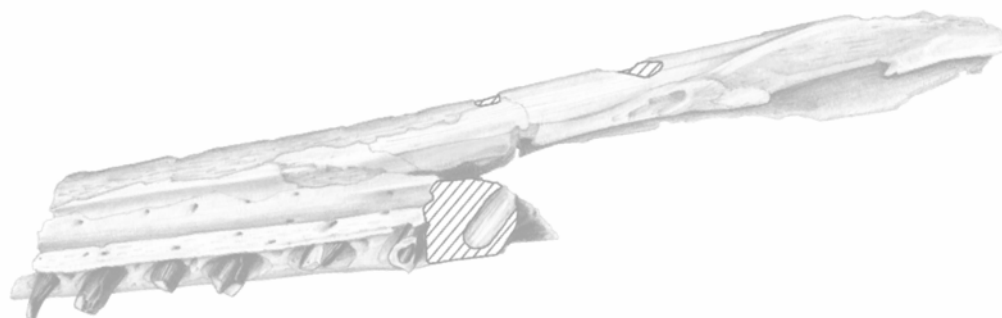
11.5 Análisis paleobiogeográfico

1. En la Patagonia Argentina están presentes *Aristonectes parvidens*, *Sulcusuchus erraini* y nov. gen. et sp. 1. En la península Antártica están presentes *Aristonectes parvidens* y nov. gen. et sp. 2.
2. Como consecuencia del registro de un fémur con cabeza hemisférica en *Aristonectes parvidens* se deja de considerar este carácter como autapomorfía del género *Mauisaurus*. Por esta razón, el único registro de *Mauisaurus* sp. de Chile (basado en dos fémures) no se considera en el presente listado. Asimismo, tampoco se reconocen especímenes referibles a *Mauisaurus* en Antártida.
3. Se acepta la hipótesis 2.3.3.1 para el caso de *Aristonectes parvidens* (presente en tres áreas) y en términos generales se reconoce una historia común para los elasmosáuridos del Cretácico Superior del Surgondwana.

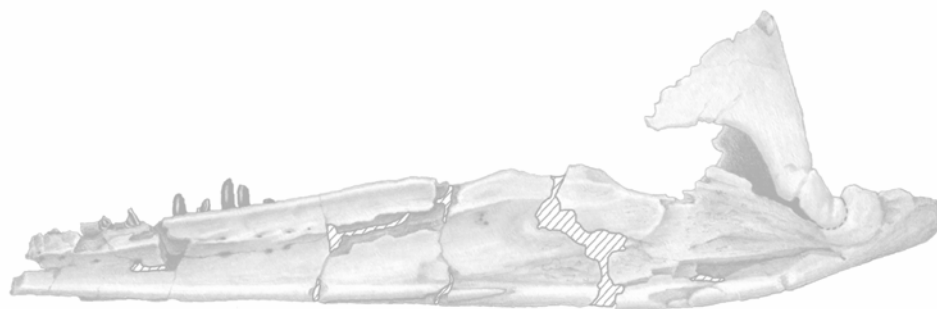
11.6 Gastrolitos

1. Se recuperaron de manera más o menos sistemática gastrolitos en tres Elasmosauridae descritos en esta Tesis, incluyendo un ejemplar referido a *Aristonectes parvidens*. Del análisis se extrajeron varias conclusiones de interés.
2. En el caso del conjunto de gastrolitos asociados al ejemplar MLP 89-III-3-1, referido a *A. parvidens* el número de elementos es mucho mayor al del resto de los elasmosáuridos portadores de gastrolitos, con la única excepción de un ejemplar referido a Elasmosauridae indet. por Thompson *et al.* (2007) proveniente también del Archipiélago James Ross. Esta diferencia puede estar vinculada con factores relacionados con el gran tamaño y robustez de ejemplar o con aspectos desconocidos de la paleobiología de *Aristonectes parvidens*.
3. La forma de los gastrolitos parece ser independiente de la determinación sistemática, edad ontogenética o tamaño del ejemplar al que están asociados. Particularmente predominan los elementos de forma ecuante y discoidal.
4. Una conclusión importante relacionada con las características de los gastrolitos es que los valores de los índices de máxima esfericidad e índice OP son semejantes a los registrados en clastos fluviales y difieren de aquellos provenientes de ambientes de playa. Esta conclusión había sido alcanzada por autores previos pero en esta Tesis se agregan tres casos de estudio que incluyen un ejemplar referible a *Aristonectes parvidens* y un juvenil, con lo que se amplía el campo de muestreo en la dimensión sistemática y ontogenética.

5. En relación a la función de los gastrolitos se discutieron las dos hipótesis más citadas. La hipótesis 2.3.2. de control de la flotabilidad se rechaza debido a la escasa masa de gastrolitos (en relación a la masa total) registrada.
6. En relación a la hipótesis que plantea la utilización de los gastrolitos como elementos que permitían la maceración de los alimentos (digestión mecánica) los resultados de esta Tesis no brindan evidencia a su favor o en contra.



12. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS



12 Referencias Bibliográficas

- Adams, D.A. 1997. *Trinacromerum bonneri*, new species, last and fastest pliosaur of the Western Interior seaway. *Texas Journal of Science* 49: 179–198.
- Albers, P.C.H. 2011. New *Nothosaurus* skulls from the Lower Muschelkalk of the western Lower Saxony Basin (Winterswijk, the Netherlands) shed new light on the status of *Nothosaurus winterswijkensis*. *Netherlands Journal of Geosciences* 90: 15–21.
- Albino, A.M. 2000. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Geodiversitas* 22: 247–253.
- Albright, B.A., Gillette, D.D y Titus, A. 2007a. Plesiosaurs from the Upper Cretaceous (Cenomanian–Turonian) Tropic Shale of southern Utah, part 2, Polycotylidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 41–58.
- Albright, B.A., Gillette, D.D., Titus, A. 2007b. Plesiosaurs from the Upper Cretaceous (Cenomanian–Turonian) Tropic Shale of southern Utah, part 2: Polycotylidae; replacement names for the preoccupied genus *Palmula* and the subfamily *Palmulainae*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 1051.
- Ameghino, F. 1893. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto mesozoico en la formación Santacruceña de la Patagonia austral. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 1: 76–84.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonia, avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 15 (serie 3, 8): 1–508.
- Andreis, R.R. 1987. Stratigraphy and Paleoenvironment. En: Bonaparte, J.F. (ed.), The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Paleontología* 3: 103–110.
- Andreis, R.R., Bense, C.A. y Rial, G. 1989. La transgresión marina del Cretácico Tardío en el borde SE de la meseta de Somuncurá, Río Negro, Patagonia Septentrional, Argentina. *Simposio Cretácico de América Latina*, parte A: 165–194.
- Andreis, R., Iñiguez Rodríguez, A.M., Lunchu, J.J, y Savio, D.A. 1974. Estudio sedimentológico de las formaciones del Cretácico Superior del área del Lago Pellegrini (Provincia de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 1: 85–104.

- Andrews, C.W. 1896. On the structure of the plesiosaurian skull. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 52: 246–253.
- Andrews, C.W. 1909. A new Plesiosauria from the Oxford Clay of Peterborough. *Annals Magazine of Natural History*, 4: 419–429.
- Andrews, C.W. 1910. *A catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part I*. British Museum (Natural History), London, England, 205 pp.
- Andrews, C.W. 1911. Description of a new plesiosaur (*Plesiosaurus capensis*, sp. nov.) from the Uitenhage Beds of Cape Colony. *Annals of the South African Museum* 1: 309–322.
- Andrews, C.W. 1913. *A Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay, Part II*. British Museum (Natural History), London, 206 pp.
- Andrews, C.W., 1922. Description of a new plesiosaur from the Weald Clay of Berwick (Sussex). *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 78: 285–297..
- Apesteguía, S., Agnolin, F.L. y Claeson, K. 2007. Review of Cretaceous dipnoans from Argentina (Sarcopterygii: Dipnoi) with descriptions of new species. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 9: 27–40.
- Arambourg, C. 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc Algérie-Tunisie). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 92: 1–372.
- Arbe, H.A. 1989. Estratigrafía, discontinuidades y evolución sedimentaria del Cretácico en la Cuenca Austral, Prov. de Santa Cruz. *Instituto Superior de Correlación, Universidad Nacional de Tucumán, Serie de Correlación Geológica* 6: 419–442.
- Arbe, H.A. 2002. Análisis estratigráfico del Cretácico de la Cuenca Austral. En: Haller, M.J. (ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. 15º Congreso Geológico Argentino, Relatorio*: 103–128.
- Arrondo, O.G. 1983. [Informe estudio paleontológico. Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Buenos Aires.] Informe inédito.
- Bakker, R.T. 1993. Plesiosaur extinction cycles - events that mark the beginning, middle, and end of the Cretaceous; pp. 641–664. En: Caldwell, W.G. E y Kauffman, E. G. eds. *Evolution of the Western Interior Basin. Geological Association of Canada, Special Paper* 39.
- Ballent, S.C. 1980. Ostrácodos de ambiente salobre de la Formación Allen (Cretácico Superior) en la Provincia de Río Negro (República Argentina). *Ameghiniana* 17: 67–82.
- Bardet, N. y Godefroit, P. 1995. *Plesiosaurus houzeaui* Dollo, 1909 from the Upper Campanian of Ciply (Belgium) and a review of the Upper Cretaceous plesiosaur from Europe. *Sciences de la Terre* 65: 179–186.

- Bardet, N. y Termier, G. 1990. Première description de restos de plesiosaure provenant de Madagascar (gisement de Berere, campanien). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences II*: 855–860.
- Bardet, N., Godefroit, P. y Sciau, J. 1999. A new elasmosaurid plesiosaur from the Lower Jurassic of southern France. *Palaeontology* 42: 927–952.
- Bardet, N., Fernández, M., García-Ramos, J.C., Pereda Suberbiola, X., Piñuela, L., Ruiz-Omeñaca, J.I. y Vincent, P. 2008a. A juvenile plesiosaur from the Pliensbachian (Lower Jurassic) of Asturias, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 258–263.
- Bardet, N., Suberbiola, X.P y Jalil, N-E. 2003. A new polycotyloid plesiosaur from the Late Cretaceous (Turonian) of Morocco. *Comptes Rendus Palevol* 2: 307–315.
- Barnes, L.G. 1985. Fossil pontoporiid dolphins (Mammalia, Cetacea) from the pacific coast of North America. Natural History Museum. *Contribution in Science* 363: 1–34.
- Barnes, K.M. y Hiller, N. 2010. The taphonomic attributes of a Late Cretaceous plesiosaur skeleton from New Zealand. *Alcheringa* 34: 333–344.
- Barrio, C.A. 1990. Paleogeographic control of Upper Cretaceous Tidal Deposits, Neuquén Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 3: 31–49.
- Benson, R.B.J., Evans, M. Y Druckenmiller, P.S. 2012. High Diversity, Low Disparity and Small Body Size in Plesiosaurs (Reptilia, Sauropterygia) from the Triassic–Jurassic Boundary. *PLOS ONE* 7 : 31838.
- Benson, R.B.J., Ketchum, H.F., Noè L.F. y Gomez-Perez, M. 2011. New information on *Hauffiosaurus* (Reptilia, Plesiosauria) based on a new species from the Alum Shale Member (Lower Toarcian: Lower Jurassic) of Yorkshire, UK. *Palaeontology* 54: 547–571.
- Bertels, A. 1969. Estratigrafía del límite Cretácico-Terciario en Patagonia Septentrional. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 24: 41–54.
- Bertels, A. 1974. Upper Cretaceous (Lower Maastrichtian?) Ostracodes from Argentina. *Micropaleontology* 20: 385–397.
- Bertels, A. 1975. Ostracode ecology during the Upper Cretaceous and Cenozoic in Argentina. *Bulletin of American Paleontology* 65: 317–351.
- Bertels, A. 1980. Estratigrafía y foraminíferos (Protozoa) bentónicos del límite K/T en el área tipo de la Formación Jagüel. Provincia del Neuquén, República Argentina. 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas 2: 47–80.

- Best, L.B. y Gionfriddo, G.P. 1991. Characterization of grit use by cornfield birds. *Wilson Bulletin* 103: 68–82.
- Bianchi, J.L. 1967. [Informe preliminar acerca de los perfiles estratigráficos realizados en el sector occidental de la Cuenca Austral, durante las campañas 1964-65 y 1965-66]. Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Buenos Aires. Informe inédito.
- Bibby, I.S. 1966. The stratigraphy of part of north-east Graham Land and the James Ross Island Group. *British Antarctic Survey Scientific Report* 53: 1–37.
- Biddle, K., Uliana, M., Mitchum, R. Jr., Fitzgerald, M. y Wright, R. 1986. The stratigraphic and structural evolution of central and eastern Magallanes Basin, Southern America. En: Allen, P y Homewood., P. (eds.), Foreland basins. *International Association of Sedimentologists, Special Publication* 8: 41-61.
- Blainville, H.D. de. 1835. Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'herpetologie et d'amphibiologie. *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle* 4: 233–296.
- Blake, C.C. 1862. *Plesiosaurus* in chile. *The Geologist* 5: 110.
- Bonaparte, J. F. 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. *National Geographic Research* 1: 149–151.
- Bonaparte, J.F., Franchi, M.R., Powell, J.E. y Sepúlveda, E.G. 1984. La Formación Los Alamitos (Campaniano–Maastrichtiano) del sudeste de Río Negro, con descripción de *Kritosaurus australis* n. sp. (Hadrosauridae). Significado paleogeográfico de los vertebrados. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 39: 284–299.
- Bonaparte, J.F., Báez, A., Cione, A.L., Andreis, R., de Broin, F., Powell, J.E. y Albino, A. 1987. Part IX- Resumen. En: Bonaparte, J.F. (ed.), The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Paleontología* 3: 172–178.
- Bonarelli, G. y Nagera, J.J. 1921. Observaciones geológicas en las inmediaciones del lago San Martín (territorio de Santa Cruz). *Dirección General de Minas, Boletín* 27b: 1–39.
- Boulenger, G. A. 1917. On the se of the names *Plesiosauria* and *Sauropterygia*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 87: 221–222.
- Boyd, R., Dalrymple, R.W. y Zaitlin, B.A. 2006. Estuarine and Incised-Valley Facies Model. En: Posamentier, H.W y Walker, R.G. (eds.), Facies Model Revisited. *Society for Sedimentary Geology, Special Publication* 84: 171–235.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295–304.

- Brinkman, D. 1988. Size-independent criteria for estimating relative age in *Ophiacodon* and *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria) from the Admiral and Lower Belle Plains formations of West-central Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 172–180.
- Brochu, C. A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 49–62.
- Broili, F. 1930. Plesiosaurierreste von der Insel Quiriquina. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und paläontologie* 63: 497–513.
- Brown, B. 1913. A new plesiosaur, *Leurospondylus*, from the Edmonton Cretaceous of Alberta. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 32: 605–615.
- Brown, B. 1904. Stomach stones and food of plesiosaurs. *Science* 20: 184–185.
- 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.
- Brown, D.S. 1993. A taxonomic Reappraisal of the families elasmosauridae and cryptoclididae (Reptilia: Plesiosauroidea). *Revue de paleobiologie* 7: 9–16.
- Brown, D.S. y Cruickshank, A.R.I. 1994. The skull of the Callovian plesiosaur *Cryptoclidus eurymerus*, and the sauropterygian cheek. *Palaeontology* 37: 941–953.
- Buchy, M-C., Metayer, F y Frey, E. 2005. Osteology of *Manemergus anguirostris* n. gen. et sp., a new plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia) from the Upper Cretaceous of Morocco. *Palaeontographica Abteilung A Palaeozoologie-Stratigraphie* 272, 97–120.
- Buchy, M.C., Frey, E., y Salisbury, S.W. 2006. The internal cranial anatomy of the Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia): evidence for a functional secondary palate. *Lethaia* 39: 289–303.
- Busteros, A., Giacosa, R., Lema, H. y Zubia, M. 1998, Hoja Geológica 4166-IV Sierra Grande, Provincia de Río Negro. *Servicio Geológico Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Boletín* 241: 1–75.
- Cabrera, A. 1941. Un Plesiosaurio nuevo de Cretácico del Chubut. *Revista del Museo de la Plata* 2: 113–130.
- Carignano, A.P. y Varela, J.A. 2011. Ostrácodos (crustacea) de la Formación Allen (Cretácico Tardío), cuenca neuquina, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 14: 169–178.

- Carroll, R.L., Gaskill, P. 1985. The nothosaur *Pachypleurosaurus* and the origin of plesiosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 309: 343–393.
- Carpenter, K. 1996. A review of short-necked plesiosaurs from the Cretaceous of the Western Interior, North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie* 201: 259–287.
- Carpenter, K. 1997. Comparative cranial anatomy of two North American Cretaceous plesiosaurs, p. 191–216. En Callaway, J. M. y Nicholls, E. L. (eds.). *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, California.
- Carpenter, K. 1999. Revision of North American elasmosaurs from the Cretaceous of the Western Interior. *Paludicola* 2: 148–173.
- Carvalho, I.S., Vilas Bôas, I., Bergqvist, L.P. 2000. Plesiossauros da região equatorial brasileira bacia de São Luís (Cretáceo Superior), Brasil. *Acta geologica Leopoldensia* 23: 33–41.
- Casadío, S. 1998. Las ostras del límite Cretácico-Paleógeno de la Cuenca Neuquina (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Ameghiniana* 35: 449–471.
- Casamiquela, R.M. 1969. La presencia de *Aristonectes* Cabrera (Plesiosauria) del Maastrichtense del Chubut, Argentina. Edad y carácter de la transgresión Rocanense. 4° *Jornadas de Geología Argentinas*, Actas 1:199–213.
- Casamiquela, R.M. 1978. La zona litoral de la transgresión maastrichtiana en el norte de Patagonia. Aspectos ecológicos. *Ameghiniana* 15: 137–148.
- Cerda, I.A. y Salgado, L. 2008. Gastrolitos en un plesiosaurio (Sauropterygia) de la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano), provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 45: 529–536.
- Cerda, I.A., Carabajal, A.P., Salgado, L., Coria, R.A., Reguero, M.A., Tambussi, C.P. y Moly, J.J. 2012. The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. *Naturwissenschaften* 99: 83–87.
- Chatterjee, S. y Small, B.J. 1989. New plesiosaur from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Special Publications of the Geological Society* 47: 197–215.
- Chatterjee, S. y Creisler, B.S. 1994. *Alwalkeria* (Theropoda) and *Morturneria* (Plesiosauria), New names for preoccupied *Wakeria* Chatterjee, 1987 and *Turneria* Chatterjee. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 142.
- Cicimurri, D.J. y Everhart, M.J. 2001. An elasmosaur with stomach contents and gastroliths from the Pierre Shale (Late Cretaceous) of Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 104: 129–143.

- Cione, A. y Medina, E. 1987. A record of *Notidanodon pectinatus* (Chondrichthyes, Hexanchiformes) in the Upper Cretaceous of the Antarctic Peninsula. *Mesozoic Research* 1: 79–88.
- Cione, A.L., Gourie, S., Goin, F. y Poiré, D. 2007. *Atlantoceratodus*, a new genus of lungfish from Upper Cretaceous of South America and Africa. *Revista del Museo de La Plata*, Paleontología 10: 1–12.
- Coira, B.L. 1979. Descripción Geológica de la Hoja 40d, Ingeniero Jacobacci. Provincia de Río Negro. Carta Geológico-Económica de la República Argentina. *Secretaría de Estado de Minería, Boletín* 168, 94 p.
- Concheyro, A, Nañez, C. y Casadío, S. 2002. El límite Cretácico-Paleógeno en Trapalcó, provincia de Río Negro, Argentina. Una localidad clave en América del Sur?. *15° Congreso Geológico Argentino, Actas* 1: 590–595.
- Consoli, C.P. y Stilwell, J.D. 2009. Late Cretaceous marine reptiles (Elasmosauridae and Mosasauridae) of the Chatham Islands, New Zealand. *Cretaceous Research* 30: 991–999.
- Conybeare, W.D. 1824. On the discovery of an almost perfect skeleton of the *Plesiosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London* 2: 382–389.
- Cope, E.D. 1869. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transaction of the American Philosophical Society (new series)* 14: 1–252.
- Cott, H.B. (1961) Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. *Transactions of the Zoological Society of London* 29: 211–337.
- Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* 4: 211–227.
- Cragin, F.W. 1888. Preliminary description of a new or little known saurian from the benton of Kansas. *American Geologist* 2: 404–407.
- Crame, J.A., Francis, J.E., Cantrill, D.J. y Pirrie, D. 2004. Maastrichtian stratigraphy of Antarctica. *Cretaceous Research* 25: 411–423.
- Crisci, J.V., Katinas, L y. Posadas, P. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica Buenos Aires, pp. 169
- Cruikshank, A.R.I., Small, P.G. y Taylor, M.A. 1991. Dorsal nostrils and hydrodynamically driven underwater olfaction in plesiosaurs. *Nature* 352: 62–64.
- Cruikshank, A.R.I. y Fordyce, R.E. 2002. A new marine reptile (Sauropterygia) from New Zealand: Further evidence for a Late Cretaceous Austral radiations of cryptoclidid plesiosaur. *Palaeontology* 45: 557–575.

- D'Angelo, J.S., Novas, F.E., Lirio, J.M y Isasi, M.P. 2008. Primer registro de Polycotylidae (Sauropterygia, Plesiosauroidea) del Cretácico Superior de Antártida. *3° Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*,. Resúmenes, p. 72.
- Darby, D.G. y Ojakangas, R.W. 1980. Gastroliths from an Upper Cretaceous plesiosaur. *Journal of Paleontology* 54: 548–556.
- Davit-Béal, T., Tucker, A.S y Sire, J-Y. 2009. Loss of teeth and enamel in tetrapods: fossil record, genetic data and morphological adaptations. *Journal of Anatomy* 214: 477–50.
- de Blainville, H.D. 1835. Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'Erpetologie et d'Amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum (National) d'Histoire Naturelle* 4: 233–296.
- De la Fuente, M.S., Lapparent de Broin, F., Manera de Bianco, T. 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the Hydromedusa sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société Géologique de France* 172: 237–244.
- Deecke, H.V. 1896. Über Saurier-Reste aus dem Quiriquina-Schichten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 10: 32–63.
- De la Beche, H.T. y Conybeare, W.D. 1821. Notice of the discovery of a new fossil animal, forming a link between the *Ichthyosaurus* and the crocodile, together with general remarks on the osteology of *Ichthyosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London* 5: 559–594.
- de Oliveira, L., Jareda, C., da Costa Prudente, A.L., Zaher, H., Antoniazzi, M.M. 2007. Oral glands in dipsadine “goo-eater” snakes: Morphology and histochemistry of the infralabial glands in *Atractus reticulatus*, *Dipsas indica*, and *Sibynomorphus mikanii*. *Toxicon* 51: 898–913.
- Del Valle, R.A., Medina, F. y Gasparini, Z. 1977. Nota preliminar sobre el hallazgo de reptiles fósiles marinos del suborden Plesiosauria en las islas James Ross y Vega, Antártida. *Contribución del Instituto Antártico Argentino* 212: 1–13.
- Del Valle, R.A., Elliot, D.H., Thomson, M.R.A. 1992. Sedimentary basins on the east flank of the Antarctic Peninsula: proposed nomenclature. *Antarctic Science* 4: 477–478.
- Digregorio, J.H. y Uliana, M.A. 1975. Plano Geológico de la provincia del Neuquén, escala 1:500.000. *2° Congreso Iberoamericano de Geología Económica, Actas* 4: 69–93, Buenos Aires.

- Digregorio, J.H. y Uliana, M.A. 1980. Cuenca Neuquina. En Turner, J.C.M. (ed.) *Geología Regional Argentina*, Academia Nacional de Ciencias (Córdoba) p. 985–1032.
- Dingus, L., Clarke, J., Scott, G. R, Swisher, C., Chiappe, L. M y Coria, R. A. 2000. Stratigraphy and magnetostratigraphic/faunal constraints for the age of sauropod embryo-bearing rocks in the Neuquén Group (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *American Museum Novitates* 3290: 1-11.
- Dobkins, J.E. y Folk, R.L., 1970. Shape development on Taiti-Nui. *Journal of Sedimentary Petrology* 40: 1167–1203.
- Dollo, L.1909. The fossil vertebrates of Belgium. *Annals of the New York Academy of Sciences* 19: 99–119.
- Dong, Z.M. 1980. A new plesiosauria from the Lias of Sichuan Basin. *Vertebrata Palasiatica* 18:191–197.
- Druckenmiller, P.S. 2002. Osteology of a new plesiosaur from the Lower Cretaceous (Albian) Thermopolis Shale of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 29–42.
- Druckenmiller, P.S., y Russell, A.P. 2006. A new elasmosaurid plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Lower Cretaceous Clearwater Formation, northeastern Alberta, Canada. *Paludicola* 5:184–199.
- Druckenmiller, P.S. 2006. [*Early Cretaceous plesiosaurs (Sauropterygia: Plesiosauria) from the northern Alberta palaeoenvironmental and systematic implications*]. Tesis inédita. Departament of Biological Sciences, Alberta, University of Calgary. 581 pp.
- Druckenmiller, P.S. y Russell, A.P. 2008a. A phylogeny of Plesiosauria (Sauropterygia) and its bearing on the systematic status of *Leptocleidus* Andrews, 1922. *Zootaxones* 1863: 1–120.
- Druckenmiller, P.S. y Russell, A.P. 2008b. Skeletal anatomy of an exceptionally complete specimen of a new genus of plesiosaur from the Early Cretaceous (Early Albian) of northeastern Alberta, Canada. *Palaeontographica Abteilung A* 283: 1–33.
- Everhart, M.J. 2000. Gastroliths Associated with Plesiosaur Remains in the Sharon Springs Member of the Pierre Shale (Late Cretaceous), Western Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 103: 64–75.
- Everhart, M.J. 2004. Plesiosaur as the Food of Mosasaurs; New Data on the Stomach Contents of a *Tylosaurus proriger* (Squamata; Mosasauridae) from the Niobara Formation of Western Kansas. *The Mosasaur* 7: 41–46.
- Everhart, M.J., 2005. Elasmosaurid remain from the Pierre shale (Upper Cretaceous) of eastern Kansas. Possible missing elements of the type of *Elasmosaurus*

- platyrus* Cope 1868?. <http://www.Palarch.-nl/Paleontology/paleontology> (acceso 21/9/2012).
- Farris, J.S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417–419.
- Fernández, M. y Gasparini, Z. 2000. Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia* 33: 269–276.
- Fernández, M. y Gasparini, Z. 2008. Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. *Naturwissenschaften* 96: 79–84.
- Fernández, M.S. y Gasparini, Z. 2012. Campanian and Maastrichtian mosasaurs from Antarctic Peninsula and Patagonia, Argentina. *Bulletin de la Société Géologique de France* 183: 93–102.
- Fernández, M., Martín, J. y Casadío, S. 2008. Mosasaurs (Reptilia) from the late Maastrichtian (Late Cretaceous) of northern Patagonia (Río Negro, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 25: 176–186.
- Feruglio, E. 1936. Paleontographia Patagonica. *Istituto Geologico della Università di Padova*, Memorie 11: 1–384.
- Feruglio, E. 1938. El Cretáceo superior del lago San Martín y de las regiones adyacentes. *Physis* 12: 293–342.
- Forel, A. 1895. Nouvelles fourmis d'Australie, récoltées à The Ridge, Mackay, Queensland, par M. Gilbert Turner. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 39: 417–428.
- Forrest, R. 2003. Notes on a Specimen of the Plesiosaur *Plesiosaurus dolichodeirus* (Reptilia, Plesiosauria) from the Lower Lias of Charmouth. *Dorset Proceedings* 125: 101–104.
- Fossa Mancini, E., Feruglio, E. y Yussen de Campana, J.C. 1938. Una Reunión de geólogos de Y.P.F. y el problema de la Terminología Estratigráfica. *Boletín de Informaciones Petroleras* 171: 31–95.
- Fostowicz-Frelik, L. y Gazdziki, A. 2001. Anatomy and histology of plesiosaur bones from the Late Cretaceous of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica* 60: 7–32.
- Franzese, J.R. y Spalletti, L.A. 2001. Late Triassic continental extension in southwestern Gondwana: tectonic segmentation and pre-break-up rifting. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 257–270.

- Franziska, G.M. 2007. The taxonomic and phylogenetic position of the plesiosauroidea from the lower jurassic posidonia shale of the south-west. *Palaeontology* 50: 545–564.
- Gasparini, Z.B. 1981. Los Crocodylia fosiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177–205.
- Gasparini, Z. y De la Fuente, M. 2000. Tortugas y plesiosaurios de la Formación La Colonia (Cretácico superiorCretácico Superior) de Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15: 23–35.
- Gasparini, Z. y Salgado, L. 2000. Elasmosauridos (Plesiosauria) del Cretácico Tardío del norte de Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 15: 13–21.
- Gasparini, Z. y Spalletti, L.A. 1990. Un nuevo cocodrilo en lo depósitos mareales maastrichtianos de la Patagonia noroccidental. *Ameghiniana* 27: 141–150.
- Gasparini, Z., del Valle R. y Goñi R. 1984. Un elasmosaurido (Reptilia, Plesiosauria) del Cretácico Superior de la Antártida. *Contribuciones del Instituto Antártico Argentino* 305: 1–24.
- Gasparini, Z., Martin, J.E. y Fernández, M. 2003a. The elasmosauris plesiosaur *Aristonectes* Cabrera from the Latest Cretaceous of South America and Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 104–115.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Casadío, S. 2003b. Maastrichtian plesiosaur from northern Patagonia. *Cretaceous Research* 24: 157–170.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Parras, A. 2007. Late Cretaceous plesiosaurs from northern Patagonia, Argentina. *Geologic Journal* 42: 185–202.
- Gasparini, Z. y Goñi, R. 1985. Los plesiosaurios el Cretácico de America del Sur y del continente antártico. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos* 27: 55–63.
- Gasparini, Z., Casadío, S., Fernández, M. y Salgado, L. 2001. Marine reptiles from the Late Cretaceous of northern Patagonia. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 51–60.
- Gay, C. 1848. *Historia Física y Política de Chile*. Zoología 3-4. Maulde et Renou, París, 371 pp.
- Geister, J. 1998. Lebensspuren von Meeressauriern und ihren Beutetieren im mittleren Jura (Callovien) von Liesberg, Schweiz. *Facies* 30: 105–124.
- Getino, P.R. 1995. Estratigrafía del sector suroccidental de la meseta Colitoro, provincia de Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 50: 243–256.
- Goin, F.J., Poiré, D.G., de la Fuente, M.S., Cione, A.L., Nova, F.E., Bellosi, E.S., Ambrosio, A., Ferrer, O., Canessa, N.D, Carloni, A., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M.,

- Sales Viana, M.S, Pascual, R., Reguero, M., Vucetich, M.G., Marensi, S. D., Lima Filho, M. y Agostinho, S. 2002. Paleontología Geología de los sedimentos del Cretácico Superior aflorant al sur del Río Shehuen (Mata Amarilla, Prov. de Santa Cruz Argentina). *15º Congreso Geológico Argentino*, Actas: 603–608.
- González Riga, B.J. 1999. Hallazgos de vertebrados fósiles de la Formación Loncoche, Cretácico Superior de la Provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 36: 401–410.
- Goloboff, P.A, Farris, J., Källersjö, M., Oxelmann, B., Ramírez, M. y Szumik, C. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324–332.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786.
- González, P y Ardolino, A. 1996. Geología de la Formación La Colonia en el área de su Formación Tipo (Sierra de La Colonia), Provincia de Chubut. *Dirección Nacional del Servicio Geológico*, Informe Inédito 3082.
- Grasse, P.P. 1976. *Zoología, Vertebrados-Anatomía Comparada*. Tomo 2, Ed. Masson et Cie. 184 pp.
- Großmann, F. 2007. The taxonomic and phylogenetic position of the Plesiosauroidea from the Lower Jurassic Posidonia Shale of south-west Germany. *Palaeontology* 50: 545–564.
- Groeber, P. 1946. Observaciones Geológicas a lo largo del Meridiano 70°. 1-Hoja Chos Malal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 1:177–208.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 501 pp.
- Hampe, O. 1992. Ein großwüchsiger Pliosauride (Reptilia: Plesiosauria) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 145: 1–32.
- Hathway, B. 2000. Continental rift to back-arc basin: Jurassic–Cretaceous stratigraphical and structural evolution of the Larsen Basin, Antarctic Peninsula. *Journal of the Geological Society, London* 157: 417–432.
- Hector, J. 1874. On the Fossil Reptilia of New Zealand. *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute* 6: 333–358.
- Henderson, D.M. 2006. Floating point: a computational study of buoyancy, equilibrium, and gastroliths in plesiosaurs. *Lethaia* 39: 227–244.
- Hiller, N. y Mannering, A.A. 2005. An unusual new elasmosaurid plesiosaur (Sauropterygia) from the Upper Haumurian (Maastrichtian) of the South Island, New Zealand. *Memoirs of the Queensland Museum* 51: 27–37.

- Hiller, N., Mannering, A. A., Craig, M.J. y Cruickshank, A.R.I. 2005. The nature of *Mauisaurus haasti* Hector, 1874 (Reptilia: Plesiosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 588–601.
- Huber, B.T. 1992. Upper Cretaceous planktic foraminiferal biozonation for the austral realm. *Marine. Micropaleontology* 20:107–28.
- Iglesias, A., Zamuner, A.B., Poiré, D.G. y Larriestra, F. 2007. Diversity, taphonomy and palaeoecology of an angiosperm flora from the Cretaceous (Cenomanian-Coniacian) in Southern Patagonia, Argentina. *Palaeontology* 50: 445–466.
- Ihering, H., von. 1907. Les mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé supérieur de l'a Argentine. *Anales Museo Nacional Buenos Aires* 7: 1–611.
- Ikejiri, T. 2012. Histology-Based Morphology of the Neurocentral Synchronosis in *Alligator Mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *Anatomical Record* 295: 18–31.
- Ineson, J.R. 1987. Trace fossils from a submarine fan-slope apron complex in the Cretaceous of James Ross Island, Antarctica. *British Antarctic Survey Bulletin* 74: 1–16.
- Ineson, J.R., 1989. Coarse-grained submarine fan and slope apron deposits in a Cretaceous back-arc basin, Antarctica. *Sedimentology* 36: 793–819.
- Jiang, D-Y., Motani, R., Hao W-C., Rieppel, O., Sun Y.-L., Schmitz, L., y Sun, Z-Y. 2008. First record of Placodontoidea (Reptilia, Sauropterygia, Placodontia) from the Eastern Tethys. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 904–908.
- Johnson, R. 1977. Size independent criteria for estimating relative age and the relationship among growth parameters in a group of fossil reptiles (Reptilia: Ichthyosauria). *Canadian Journal of Earth Science* 14:1916–1924.
- Juárez Valieri, R.D, Haro, J.H., Fiorelli, L.E. y Calvo, J.O. 2010. A new hadrosauroid (Dinosauria: Ornithomimidae) from the Allen Formation (Late Cretaceous) of Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 12: 217–231.
- Kear, B.P. 2002. Reassessment of the Early Cretaceous plesiosaur *Cimolisaurus maccoyi* Etheridge, 1904 (Reptilia: Sauropterygia) from White Cliffs, New South Wales. *Australian Journal of Zoology* 50: 671–685
- Kear, B.P. 2003. Cretaceous marine reptiles of Australia: a review of taxonomy and distribution. *Cretaceous Research* 24: 277–303.
- Kear, B.P. 2005. Marine reptiles from Lower Cretaceous (Aptian) deposits of White Cliffs, southeastern Australia: implications of a high latitude, cold water assemblage. *Cretaceous Research* 26: 769–782.

- Kear, B.P. 2006. *Marine reptils from the Lower Cretaceous of south Australia : Elements of a high-latitude cold water assemblage. Palaeontology* 49: 837–856.
- Kear, B.P. 2007. Taxonomic clarification of the Australian elasmosaurid genus *Eromangasaurus*, with references to other austral elasmosaur taxones. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 241–246.
- Kear, B.P., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Ali, M.A., Al-Mufarrih, Y.A., Matari, A.H., Al-Masary, A.M. & Halawani, M.A. 2010. A review of aquatic vertebrate remains from the Middle–Upper Triassic Jilh Formation of Saudi Arabia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 122: 1–8.
- Kear, B. P. 2012. Revision of Jurassic plesiosaurs of Australia. *Palaeontology* 55: 1125–1138.
- Kear, B.P., Rich, T.H., Ali, M.A., Al-Mufarrih, Y.A., Matiri, A.H., Masary, A.M., Yousry, A. 2008. Late Cretaceous (Campanian-Maastrichtian) marine reptiles from the Adaffa Formation, NW Saudi Arabia. *Geological Magazine* 145: 648–654.
- Kellner, A., Simões, T., Riff, D., Grillo, O., Romano, P., Paula, H., Ramos, R., Carvalho, M., Sayão, J., Oliveira, G., Rodrigues, T. 2011. The oldest plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia) from Antarctica. *Polar Research* 30: 1–6.
- Ketchum, H.F. y Benson, R.B.J. 2010. Global interrelationships of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) and the pivotal role of taxon sampling in determining the outcome of phylogenetic analyses. *Biological Reviews* 85: 361–392.
- Ketchum, H.F. y Benson, R.B.J. 2011. A new pliosaurid (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Oxford Clay Formation (Middle Jurassic, Callovian) of England: evidence for a gracile, longirostrine grade of Early-Middle Jurassic pliosaurids. *Special Papers in Palaeontology* 86: 109–129.
- Kluge, A.G. y Farris, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 30:1–32.
- Kriwet, K., Lirio, J.M., Nuñez, H.J., Puceat, E. y Lécuyer, C. 2006. Late Cretaceous Antarctic fish diversity in Cretaceous-Tertiary High-Latitude Palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica. *Geological Society of London, Special Publications* 258: 83–100.
- Krumbein, W.C. 1941. Measurement and geological significance of shape and roundness of sedimentary particles. *Journal of Sedimentary Petrology* 2: 64–72.
- Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry—the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73: 79–123.

- Kubo, T., Mitchell, M.T. y Henderson, D.M. 2012. *Albertonectes vanderveldei*, a new elasmosaur (Reptilia, Sauropterygia) from the Upper Cretaceous of Alberta. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 557-572.
- Lacovara, K., Harris, J., Lammana, M., Novas, F., Martinez, R. y Ambrosio, A. 2004. An enormous sauropod from the Maastrichtian Pari Aike Formation of southernmost Patagonia. *Journal of Vetebrate Paleontology* 24: 81A.
- Lapido, O. y Page, R. 1979. Relaciones estratigráficas y estructura del Bajo de la Tierra Colorada (Provincia del Chubut). 7° Congreso Geológico Argentino, Actas 1: 299–313.
- Leanza, A.F. 1972. Andes Patagónicos Australes. En Leanza, A.F (ed.), *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias (Córdoba), pp. 689–706.
- Leidy, J. 1851. Descriptions of a number of fossil reptiles and mammals. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 5:325–328.
- Lesta, P.J. y Ferello, R., 1972. Región extrandina de Chubut y Norte de Santa Cruz. En A.F., Leanza (ed). *Geologia Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias (Córdoba) pp. 601–653.
- Lirio, J.M., Marensi, S.A., Santillana, S.N., Marshall, P.A. y Rinaldi, C.A. 1989. Marambio Group at the south eastern part of James Ross Island, Antártica. *Contribución del Instituto Antártico Argentino* 371: 1–46.
- Liu, J., Rieppel, O., Jiang, D.Y., Aitchison, J.C., Motani, R., Zhang, Q.Y., Zhou, C.Y. y Sun, Y.Y. 2011. A new pachypleurosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the lower Middle Triassic of southwestern China and the phylogenetic relationships of Chinese pachypleurosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 292–302.
- Long, C., Wings, O., Xiaohong, C. y Sander, P.M. 2006. Gastroliths in the Triassic ichthyosaur *Panjiangsaurus* from China. *Journal of Paleontology* 80: 583–588.
- Longman, H.A. 1924. A new gigantic marine reptile from the Queensland Cretaceous. *Memoirs of the Queensland Museum* 8: 26–28.
- Lydekker, R. 1889. Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum, Part II; Containing the Orders Ichthyopterygia and Sauropterygia. British Museum (Natural History), London, 307 pp.
- Macellari, C.E. 1988. Stratigraphy, sedimentology, and paleoecology of Upper Cretaceous / Paleocene shelf-deltaic sediments of Seymour Island. *Geological Society of America, Memoir* 169: 25–53.
- Marsh, O.C. 1895. The Reptilia of the *Baptanodon* beds. *American Journal of Science* 50: 405–406.

- Martin, J.E. y Fernández, M. 2007. The synonymy of the Late Cretaceous mosasaur (Reptilia) genus *Lakumasaurus* from Antarctica with *Taniwhasaurus* from New Zealand and its bearing upon faunal similarity. *Geological Journal* 42: 203–211.
- Martin, J. y Fernández, M. 2009. Salt gland identified in a Late Cretaceous plesiosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (3, Supplement):143A.
- Martin, J.E., Sawyer, J.F., Reguero, M. y Case, J.A. 2007. Occurrence of a young elasmosaurid plesiosaur skeleton from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Antarctica. *Online Proceedings of the 10th ISAES. USGS Open Report 2007-104, Short Research Paper* 066, pp.4.
- Martinelli, A.G. y Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 257–305.
- Massare, J.A. 1988. Swimming Capabilities of Mesozoic Marine Reptiles: Implications for Method of Predation. *Paleobiology* 14: 187–205
- Mauck, B., Eysel, U. y Dehnhardt, G. 2000. Selective heating of vibrissal follicles in seals (*Phoca vitulina*) and dolphins (*Sotalia fluviatilis guianensis*). *Journal of Experimental Biology* 203: 2125–2131.
- McArthur, J.M., Crame, J.A. y Thirlwall, J.E., 2000. Definition of Late Cretaceous stage boundaries in Antarctica using strontium isotope stratigraphy. *Journal of Geology* 108: 623–640.
- McHenry, C.R., Cook, A.G., y Wroe, S. 2005. Bottom-feeding plesiosaurs. *Science* 310: 75.
- McGowan, C. y Motani, R. 2003. Ichthyopterygia. *Handbook of Paleoherpétology*, Pt. 8. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 175 pp.
- Medina F.A., Camacho, H.H. y Malagnino, E.C. 1990. Bioestratigrafía del Cretácico Superior - Paleoceno Marino de la Formación Lefipán, Barranca de los Perros, Río Chubut, Chubut. 5° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas: 137–142.
- Newman, E.A. y Hartline, P.H. 1982. The infrared vision of snakes. *Scientific American* 246: 116–127.
- Noè, L.F. 2001. [A taxonomic and functional study of the Callovian (Middle Jurassic) Pliosauroida (Reptilia, Sauropterygia)]: PhD dissertation, University of Derby, Derby, UK. 345 pp.
- Nopsca, F. 1928. The genera of reptiles. *Palaeobiologica* 1: 163–188

- Noriega, J. y Tambussi, C. A. 1995. Late Cretaceous Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) from Vega Island, Antarctic Peninsula: paleobogeographic implications. *Ameghiniana*: 32: 57–61.
- Novas, F.E., Cambiaso, A.V. y Ambrosio, A. 2004a. A new basal iguanodontian (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana* 41: 75–82.
- Novas, F.E., Ezcurra, M.A. y Leucona, A. 2008. *Orkorapt burkei* nov. gen. et sp., a large theropod from the Maastrichtian Pari Aike Formation, Southern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 29: 468–480.
- Novas, F.E., Lecuona, A., Calvo, J. y Porfiri, J. 2004b. Un terópodo del Cretácico Superior de la provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* Suplemento Resúmenes 41: 58R.
- Novas, F.E., Salgado, L., Calvo, J.O. y Agnolín, F.L. 2005. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* (nueva serie) 7: 37–41.
- Novas, F.E., Fernández, M., Gasparini, Z.B., Lirio, J.M., Nuñez, H.J. y Puerta, P. 2002. *Lakumasaurus antarcticus*, n. gen. et sp., a new mosasaur (Reptilia, Squamata) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Ameghiniana* 39: 245–249.
- O'Gorman, J.P. 2012. The Oldest elasmosaur (Sauropterygia, Plesiosauria) from Antarctica, Santa Marta Formation (Coniacian? Santonian-lower Campanian) and Snow Hill Island Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian), James Ross Island. *Polar Research*. En prensa.
- O'Gorman, J.P. y Varela, A.N. 2010. The oldest lower Upper Cretaceous plesiosaurs (Reptilia, Sauropterygia) from southern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 47: 447–459.
- O'Gorman, J.P. y Gasparini, Z. 2012. Redescription of *Sulcusuchus erraini* (Plesiosauria, Polycotylidae) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Alcheringa*. (en prensa).
- O'Gorman, J.P., Gasparini, Z. y Reguero, M. 2010. *Aristonectes parvidens* Cabrera (Sauropterygia, Plesiosauria) from Cape Lamb, Vega Island (Upper Cretaceous), Antártica. 31° *Scientific committee on Antarctic Research*, Abstracts: R557.
- O'Gorman, J.P., Gasparini, Z. y Salgado, L. 2012. Postcranial morphology of *Aristonectes* (Plesiosauria, Elasmosauridae) from the Upper Cretaceous of Patagonia and Antarctica. *Antarctic Science* (en prensa)

- O'Gorman, J.P; Olivero, E.B y Cabrera, D.A. (2012b). Gastroliths associated with a juvenile elasmosaur (Plesiosauria, Elasmosauridae) from the Snow Hill Island Formation (upper Campanian–lower Maastrichtian), Vega Island, Antarctica. *Alcheringa* Doi: 10.1080/03115518.2012.688673.
- O'Gorman, J.P, Salgado, L. y Gasparini, Z. 2011. Plesiosaurios de la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano) en el área del Salitral de Santa Rosa (Provincia de Río Negro, Argentina). *Ameghiniana* 48: 129–135.
- O'Gorman, J.P., Salgado, L., Cerda, I.A. y Gasparini, Z. 2013. First record of gastroliths associated with elasmosaur remains from La Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Chubut, Patagonia Argentina, with comments on the probable depositional palaeoenvironment of the source of the gastroliths, *Cretaceous Research* doi.org/10.1016/j.cretres.2012.07.004.
- O'Keefe, F.R. 2001a. A cladistic analysis and taxonomic revision of the Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia). *Acta Zoologica Fennica* 213: 1–63.
- O'Keefe, F.R. 2001b. Ecomorphology of plesiosaur flipper geometry. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 987–991.
- O'Keefe, F.R. 2002. The evolution of plesiosaur and pliosaur morphotypes in the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). *Paleobiology* 28: 101–112.
- O'Keefe, F. R. 2006. Neoteny and the plesiomorphic condition of the plesiosaur basicranium. En *Amniote Paleobiology* (eds) Carrano, M.T, Gaudin, T.J, Blob, R.W, Wible, J.R pp. 391–409. University of Chicago Press, Chicago.
- O'Keefe, F.R. 2004a. Preliminary description and phylogenetic position of a new plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Toarcian of Holzmaden, Germany. *Journal of Paleontology* 78: 973–988.
- O'Keefe, F.R. 2004b. On the cranial anatomy of the polycotyloid plesiosaurs, including new material of *Polycotylus latipinnis* Cope, from Alabama. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 326–340.
- O'Keefe, F.R. 2008. Cranial anatomy and taxonomy of *Dolichorhynchops bonneri* new combination, a polycotyloid (Sauropterygia: Plesiosauria) from the Pierre Shale of Wyoming and South Dakota. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 664–676.
- O'Keefe, F. y Carrano, M. 2005. Correlated trends in the evolution of the plesiosaur locomotor system. *Paleobiology* 31:656–675.
- O'Keefe, F.R. y Hiller, N. 2006. Morphologic and ontogenetic patterns in elasmosaur neck length, with comments on the taxonomic utility of neck length variables. *Paludicola* 5: 206–229.

- O'Keefe, F.R., Rieppel, O y Sander, P.M. 1999. Shape disassociation and inferred heterochrony in a clade of pachypleurosaurs (Reptilia, Sauropterygia). *Paleobiology* 25:504–517.
- O'Keefe, F.R. y Street, H.P. 2009. Osteology of the cryptocleidoid plesiosaur *Tatenectes laramiensis*, with comments on the taxonomical status of the Cimoliasauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 48–57
- O'Keefe, F.R., Street, H.P., Cavigelli, J.P., Socha, J.J. y O'Keefe, D.R. 2009. A plesiosaur containing an ichthyosaur embryo as stomach contents from the Sundance Formation of the Bighorn Basin, Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1306–1310.
- Olivero, E.B. 1984. Nuevos amonites campanianos de la isla James Ross, Antártida. *Ameghiniana* 21: 53–84.
- Olivero, E.B. 1992. Asociaciones de ammonites de la Formación Santa Marta (Cretácico tardío), isla James Ross, Antártida. En: C.A. Rinaldi (Ed.), *Geología de la Isla James Ross, Antártida*. Instituto Antártico Argentino, pp. 47–76.
- Olivero, E.B. 2012. Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretaceous Research* 34: 348–366.
- Olivero, E.B. y Medina, F.A. 2000. Patterns of Late Cretaceous ammonite biogeography in southern high latitudes: the family Kossmaticeratidae in Antarctica. *Cretaceous Research* 21: 269–279.
- Olivero, E.B., Ponce, J.J. y Martinioni, D.R., 2008. Sedimentology and architecture of sharp-based tidal sandstones in the upper Marambio Group, Maastrichtian of Antarctica. *Sedimentary Geology* 210: 11–26.
- Olivero, E.B., Scasso, R.A. y Rinaldi, C.A. 1986. Revision of the Marambio Group, James Ross Island, Antarctica. *Contribuciones del Instituto Antártico Argentino* 331: 1–28.
- Olivero, E.B., Medina, F.A., Camacho, H.H. 1990. Nuevos hallazgos de moluscos con afinidades australes en la Formación Lefipán (Cretácico Superior, Chubut): significado paleogeográfico. *5 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, Actas 1*: 129–135.
- Otero, R.A., Suárez, M.E. y Le Roux, J.P. 2009. First record of elasmosaurid plesiosaurs (Sauropterygia: Plesiosauria) in upper levels of the Dorotea Formation, Late Cretaceous (Maastrichtian), Puerto Natales, Chilean Patagonia. *Andean Geology* 36: 342–350.

- Otero, R.A., Soto-Acuña, S. y Rubilar-Rogers, D. 2012. A postcranial skeleton of an elasmosaurid plesiosaur from the Maastrichtian of central Chile, with comments on the affinities of Late Cretaceous plesiosauroids from the Weddellian Biogeographic Province. *Cretaceous Research* 37: 89–99.
- Otero, R.A., Suárez, M.E. y Le Roux, J.P. 2009. First record of elasmosaurid plesiosaurs (Sauropterygia: Plesiosauria) in upper levels of the Dorotea Formation, Late Cretaceous (Maastrichtian), Puerto Natales, Chilean Patagonia. *Andean Geology* 36: 342–350.
- Otero, R. A., Soto-Acuña, S. y Rubilar-Rogers, D. 2010. Presence of *Mauisaurus* in the Maastrichtian (Late Cretaceous) of central Chile. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 361–364.
- Otero, R.A., Parham, J.P., Soto-Acuña, S., Jimenez-Huidobro, G. y Rubilar-Rogers, D. 2012. Marine reptiles from Late Cretaceous (early Maastrichtian) deposits in Algarrobo, central Chile. *Cretaceous Research* 35: 124–132.
- Owen, R. 1838. A description of Viscount Cole's specimen of *Plesiosaurus macrocephalus* (Conybeare). *Proceedings of the Geological Society* 2: 663–666.
- Owen, R. 1840. Report on British fossil reptiles. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, Ninth meeting: 43–126.
- Owen, R. 1841. *Odontography* I. London. Hippolyte Bailliere Press, London 655 pp.
- Owen, R. 1860. On the orders of fossil and recent Reptilia, and their distribution in time. *Reports of the British Association for the Advancement of Science* 29: 153–166.
- Owen., R. 1862. On the remains of a plesiosaurian reptile (*Plesiosaurus australis*) from the Oolitic Formation in the Middle Island of New Zealand. *Annual Report of the British Association for the Advancement of Science* 4: 122–123.
- Ower, R., 1870. Notice of some saurian fossils discovered by J. H. Hood, Esq., at Waipara, Middle Island, New Zealand. *Geological Magazine* 7: 49–53.
- Page, R., Ardolino, A., de Barrio, R.E., Franchi, M., Lizuain, A., Page, S. y Silva Nieto, D. 1999. Estratigrafía del Jurásico y Cretácico del Macizo de Somún Curá, provincias de Río Negro y Chubut. En: Caminos, R. (ed.), *Geología Argentina*, Servicio Geológico Minero Argentino, Anales 29: 460–488.
- Papú, O. y Sepúlveda, E. 1995. Datos palinológicos de la Formación Los Alamitos en la localidad de Montoniló, Departamento 25 de Mayo, Río Negro, Argentina. Sus relaciones con unidades colindantes coetáneas. *6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Actas 1: 195–200.

- Parras, A., Casadío, S. y Pires, M. 1998. Secuencias depositacionales del Grupo Malargüe y el límite Cretácico-Paleógeno, en el sur de la provincia de Mendoza, Argentina. En: Casadío, S. (ed.), *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina 5: 61–69.
- Pascual, R., González, P., Ardolino, A. y Puerta, P.F. 2000. A highly derived docodont from the Patagonian Late Cretaceous: evolutionary implications for Gondwanan mammals. *Geodiversitas* 22: 395–414.
- Peaker, M. y Linzell, J.L. 1975. *Salt Glands in Birds and Reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge, 307 pp.
- Persson, P.O. 1960. Lower Cretaceous plesiosaurians (Rept) from Australia. *Lunds Universitets Årsskrift* 56: 1–23.
- Persson, P.O. 1963. A revision of the classification of the Plesiosauria with a synopsis of the stratigraphical and geological distribution of the group. *Lunds Universitets Årsskrift* 59: 1–57.
- Pesce, A.H. 1978. Estratigrafía del arroyo Perdido en su tramo medio e inferior provincia del Chubut. 7° Congreso Geológico Argentino, Actas:1: 315–333.
- Pettigrew, J.D. 1999. Electoreception in monotremes. *Journal of Experimental Biology* 202: 1447–1454.
- Pettijohn, F.J. 1980. *Rocas Sedimentarias*. EUDEBA, Buenos Aires, 731 pp.
- Philippi, R.A. 1887. Los fósiles terciarios i cuaternarios de Chile. *Imprenta de F.A. Brockhaus*, 236 p. Leipzig
- Piatnitzky, A. 1936. Estudio geológico de la región del río Chubut y del río Genoa. *Boletín de Informaciones Petrolera* 12: 83–118..
- Pinna, G. 1990. Notes on stratigraphy and geographical distribution of placodonts. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 131: 145–156.
- Pinna, G. y Mazin, J-M. 1993. Stratigraphy and paleobiogeography of the Placodontia. *Paleontologia Lombarda Nuova Serie* 2: 125–130.
- Pirrie, D., Crame, J.A. y Riding, J.B. 1991. Late Cretaceous stratigraphy and sedimentology of Cape Lamb, Vega Island, Antarctica. *Cretaceous Research* 12: 227–258.
- Pirrie, D., Crame, J.A., Lomas, J.A. y Riding, J.B. 1997. Late Cretaceous stratigraphy of the Admiralty Sound region, James Ross Basin, Antarctica. *Cretaceous Research* 18: 109–137.

- Poiré, D.G., Franzese, J.R., Spalletti, L.A. y Matheos, S.D. 2007. [Estratigrafía de las rocas reservorios de la Cuenca Austral en el sector cordillerano, provincia de Santa Cruz, Argentina.] Guía de Campo, Centro de Investigaciones Geológicas, La Plata, 112 pp. Inédito.
- Poiré, D.G., Zamuner, A.B., Goin, F., Iglesias, A., Canessa, N., Larriestra, C.N., Varela, A.N., Calvo Marcillese, L. y Larriestra, F. 2004. Ambientes sedimentarios relacionados a las taofloras de las formaciones Piedra Clavada y Mata Amarilla (Cretácico), Tres Lagos, Cuenca Austral, Argentina. *10º Reunión Argentina de Sedimentología*, Actas: 140–141.
- Powers, M.C. 1953. A new roundness scale for sedimentary particles. *Journal of Sedimentary Petrology* 23: 117–119.
- Previtera, E. y Gonzalez Riga, B.J. 2008. Vertebrados cretácicos de la Formación Loncoche en CalmuCo, Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 45: 349–359.
- Ramos, V.A. 1981. Descripción geológica de la Hoja 33 c Los Chihuidos Norte, provincia del Neuquén. *Servicio Geológico Nacional, Boletín*, 182: 1–103.
- Rhodin, A.G.J. 1985. Comparative chondro-osseous development and growth of marine turtles. *Copeia* 3: 752–771.
- Rieppel, O., 1998. The status of *Shingyisaurus unexpectus* from the Middle Triassic of Kweichow, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 541–544.
- Rieppel, O. 1999. Phylogeny and paleobiogeography of Triassic Sauropterygia: problems resolved and unresolved. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 153: 1–15.
- Rieppel, O. 2000. *Paraplocodus* and the phylogeny of the Placodontia (Reptilia: Sauropterygia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131: 635–659.
- Rieppel, O. y Lin, K. 1995. *Pachypleurosaurs* (Reptilia: Sauropterygia) from the Lower Muschelkalk, and a review of the Pachypleurosauroidea. *Fieldiana (Geology)* 32:1–44.
- Riggs, E.S. 1939. A specimen of *Elasmosaurus serpentinus*. *Geological Series of Field Museum of Natural History* VI: 385–391.
- Rinaldi, C.A. 1982. Upper Cretaceous in the James Ross Island Group. p. 281–286. En: Craddock, C. (ed.) *Antarctic geosciences*, University of Wisconsin Press, Madison.
- Rinaldi, C.A., Massabie, A., Morelli, J., Rosenman, H. L. y Del Valle, R.A. 1978. Geología de la isla Vicecomodoro Marambio. *Contribución del Instituto Antártico Argentino* 217: 1–37.

- Robinson, J.A. 1975. The locomotion of plesiosaurs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 49: 286–332.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 772 pp.
- Roszbach, K.A. y Herzog, D.L. 1997. Underwater observations of feeding bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near Grand Bahama Island, Bahamas. *Marine Mammal Science* 13: 498–503.
- Rosen, B.R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. En, Myers, A. A. y Giller, P.S (eds). *Analytical biogeography*. London, Chapman and Hall, p. 437–481
- Rougier, G.W., Forasiepi, A.M., Hill, R.V., y Novacek, M.J. 2009. New mammalian remains from the Late Cretaceous La Colonia Formation, Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 54: 195–212.
- Russo, A. y Flores, M.A. 1972. Patagonia austral extraandina. p. 707–725. En: Leanza, A.F. (ed.), *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias (Córdoba),
- Russo, A., Flores, M.A. y Di Benedetto, H. 1980. Patagonia austral extraandina. En: Turner, J.C.M. (ed.), *2° Simposio de Geología Regional*, Academia Nacional de Ciencias (Córdoba), pp. 1431–1462.
- Sachs, S. 2004. *Tuarangisaurus australis* sp nov (Plesiosauroidea: Elasmosauridea) from the Lower Cretaceous of northeastern Queensland, with additional notes on the phylogeny of the elasmosauridae. *Memoirs of the Queensland Museum* 50: 420–444.
- Sachs, S. 2005. Redescriptions of *Elasmosaurus platyurus* Cope, 1868 (Plesiosauroidea: Elasmosauridae) from the Upper Cretaceous (Lower Campaniano) of Kansas, U.S.A. *Paludicola* 5: 92–106.
- Salgado, L. y Gasparini, Z. 2006. Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas* 28: 119–135.
- Salgado, L., Fernández, M. y Talevi, M., 2007a. Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico Tardío de Patagonia y Antártida. *Ameghiniana* 44: 513–523.
- Salgado, L., Parras, A. y Gasparini, Z. 2007b. Un plesiosaurio de cuello corto (Plesiosauroidea, Polycotylidae) del Cretácico Superior del norte de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 349–358.
- Salgado, L., Coria, R.A., Magalhaes Ribeiro, C.M., Garrido, A., Rogers, R., Simón, M.E., Arcucci, A.B., Curry Rogers, K., Paulina Carabajal, A., Apesteguía, S.,

- Fernández, M., García, R.A. y Talevi, M. 2007c. Upper Cretaceous dinosaur nesting sites of Río Negro (Salitral Ojo de Agua and Salinas de Trapalcó-Salitral de Santa Rosa), Northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 28: 392–404.
- Sato, T. 2002. [Description of plesiosaurs (Reptilia: Sauropterygia) from the Bearpaw Formation (Campanian–Maastrichtian) and a phylogenetic analysis of the Elasmosauridae]. Ph.D. dissertation, University of Calgary, Alberta, Canada, 391 pp.
- Sato, T. 2003. *Terminonator ponteixensis*, a new elasmosaur (Reptilia; Sauropterygia) from the Upper Cretaceous of Saskatchewan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 89–103.
- Sato, T. 2005. A new polycotyloid plesiosaurs (Reptilia: Sauropterygia) from the Upper Cretaceous Bearpaw Formation of Saskatchewan, Canada. *Journal of Palaeontology* 79: 969–980.
- Sato, T. y Storrs, G.W. 2000. An early polycotyloid plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Journal of Paleontology* 74: 907–914.
- Sato, T., Hasegawa, Y. y Manakoto, M. 2006. A new elasmosaurid plesiosaur from the Upper Cretaceous of Fukushima, Japan. *Paleontology* 49: 467–484.
- Sato, T., Li, C. y Wu, X-C. 2003. Restudy of *Bishanopliosaurus youngi* Dong 1980, a freshwater plesiosaurian from the Jurassic of Chongqing. *Vertebrata Palasiatica* 41: 17–33.
- Sato, T., Eberth, D.A., Nicholls, E.L. y Manabe, M. 2005. Plesiosaurian remains from non-marine to paralic sediments. En Currie, P.J. y Koppelhus, E.B. (eds) *Dinosaur Provincial Park*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, pp. 249–276.
- Sato, T., Wu, X-C, Tirabasso, A. y Bloskie, P. 2011. Braincase of a polycotyloid plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Upper Cretaceous of Manitoba, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 313–329.
- Sauvage, M.H.E. 1873. Notes sur les reptiles fossiles. *Bulletin de la Société Géologique de France* 3: 365–80.
- Scheyer, T.M. 2007. Skeletal histology of the dermal armor of Placodontia: the occurrence of postcranial fibro-cartilaginous bone and its developmental implications. *Journal of Anatomy*, 737–753.
- Schmeisser, R.L. y Gillette, D.D. 2009. Unusual occurrence of gastroliths in a polycotyloid plesiosaur from the Upper Cretaceous Tropic Shale, southern Utah. *Palaos* 24: 453–459.

- Schmeisser-McKean, R. 2012. A new species of polycotyloid plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Lower Turonian of Utah: extending the stratigraphic range of *Dolichorhynchops*. *Cretaceous Research* 34: 184–199.
- Schumacher, B. 2007. A new polycotyloid plesiosaur (Reptilia; Sauropterygia) from the Greenhorn Limestone (Upper Cretaceous; lower upper Cenomanian), Black Hills, South Dakota. En: Martin, J.E y Parris, D.C (eds), The Geology and Paleontology of the Late Cretaceous Marine Deposits of the Dakotas, *Geological Society of America special paper* 427: 133–146.
- Schumacher, G.H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. En Gans, C. y Parsons, T.S. (eds). *Biology of the Reptilian*, volumen 4,, Academic Press, New York, pp. 101–199.
- Sciau, J., Crochet, J.Y., Mattei, J. 1990. Le premier squelette de plésiosaure de France sur le Causse du Larzac (Toarcien, Jurassique inférieur). *Géobios* 23: 111–116.
- Seeley, H.G. 1874a. *Muraenosaurus leedsii*, a plesiosaurian from the Oxford Clay, part I. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 30: 197–208.
- Seeley, H.G. 1874b. Note on some genetic modifications of the plesiosaurian pectoral arch. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*. 30: 436–449.
- Seeley, H.G. 1892. The nature of the shoulder girdle and clavicular arch in Sauropterygia. *Proceedings of the Royal Society of London* 51:119–151.
- Sepúlveda, E.G.; Papú, O.H.; Volkheimer, W. 1989. Importancia estratigráfica y paleobiogeográfica del género *Graptelispoda* Stover y Partridge en el Cretácico Tardío del Hemisferio Austral. *Boletim IG-USP, Publicação Especial* 7: 163–171.
- Shimada, K., Tsuihiji, T., Sato, T. y Hasegawa, Y. 2010. A remarkable case of a shark-bitten elasmosaurid plesiosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 592–597.
- Smith, A.S. 2003. [*Cladistic Analysis of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia)*]. Tesis inédita. Department of Earth Sciences, University of Bristol. pp.81.
- Smith, A.S. y Dyke, G.J. 2008. The skull of the giant predatory plesiosaur *Rhomaleosaurus cramptoni*: implications for plesiosaur phylogenetics. *Naturwissenschaften* 95: 975–980
- Soares, D. 2002. An ancient sensory organ in crocodilians. *Nature* 417: 241–242.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1984. *Introducción a la Bioestadística*. Ed. Reverté, Barcelona, 362 pp.
- Spalletti, L.A y Franzese, J.R. 2007. Mesozoic paleogeography and paleoenvironmental evolution of Patagonia (southern South America)..

- Plesiosauria. En: Z., Gasparini, L., Salgado, R., Coria, (eds). *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, IN, pp. 292–313.
- Sterli, J. y De la Fuente, M.S. 2011. A new turtle from the La Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Patagonia, Argentina, with remarks on the evolution of the vertebral column in turtles. *Palaeontology* 54: 63–78.
- Storrs, G.W. 1984. *Elasmosaurus platyurus* and a page from the Cope-Marsh War. *Discovery* 172: 25–27.
- Storrs, G. W. 1991. Anatomy and relationships of *Corosaurus alcovensis* (Diapsida: Sauropterygia) and the Triassic Alcova Limestone of Wyoming. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 44: 1–151.
- Storrs, G.W. 1993. The systematic position of *Silvestrosaurus* and a classification of Triassic sauropterygians (Neodiapsida). *Paläontologische Zeitschrift* 67: 177–191.
- Storrs, G.W. 1999. An examination of plesiosauria (Diapsida: Sauropterygia) from the Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) of central North America. *The University of Kansas Paleontological Contributions* 11: 1–15.
- Stromer, E. 1935. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 15. Plesiosauria. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften* 26: 1–55.
- Suárez, M. 1976. Plate tectonic model for southern Antarctic Peninsula and its relation to southern Andes. *Geology* 4: 211–214.
- Suarez, M.E. y Fritis, O. 2002. Nuevo registro de *Aristonectes* (Plesiosauroidea, incertae sedis) del Cretácico tardío de la Formación Quiriquina, Chocholgue, Chile. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción, Chile* 73: 87–93.
- Tarlo, L.B. 1959. *Stretosaurus* gen. nov., a giant pliosaur from the Kimmeridge Clay. *Palaeontology* 2:39–55.
- Tarlo, L.B.H. 1960. A Review of the Upper Jurassic Pliosaurs. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 4: 145–189.
- Tarsitano, S., y Riess, J. 1982. Plesiosaur locomotion—underwater flight versus rowing. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie* 164:188–192.
- Taylor, M.A. 1981. Plesiosaurs rigging and ballasting. *Nature*. 290: 628–629.
- Taylor, M.A. 1992. Taxonomy and taphonomy of *Rhomaleosaurus zetlandicus* (Plesiosauria, Reptilia) from the Toarcian (Lower Jurassic) of Yorkshire. *Proceedings of The Yorkshire Geological Society* 49: 49–55.

- Taylor, M.A. 1993. Stomach stones for feeding or buoyancy? The occurrence and function of gastroliths in marine tetrapods. *Royal Society Philosophical Transactions, Biological Sciences* 1296: 163–175.
- Taylor, M.A. 1994. The plesiosaur's birthplace: the Bristol Institution and its contribution of vertebrate palaeontology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 179–196.
- Taylor, M.A., Cruickshank, A.R.I. 1993. A plesiosaur from the Linksfield erratic (Rhaetian, Upper Triassic) near Elgin, Morayshire. *Scottish Journal of Geology* 29: 191–196.
- Thiele, K. 1993. The holy grail of the perfect character: The cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9:275–304.
- Thompson, W.A., Martin, J.E y Reguero, M. 2007. Comparison of gastroliths within plesiosaurs (Elasmosauridae) from the Late Cretaceous marine deposits of Vega Island, Antarctic Peninsula, and the Missouri River area, South Dakota. En., Martin, J.E y., Parris, D.C (eds) *The Geology and Paleontology of the Late Cretaceous Marine Deposits of the Dakotas. Geological Society of America Special Paper* 427: 147–153
- Turner, J. 1983. Descripción Geológica de la Hoja 44d, Colán Conhué, Provincia del Chubut. *Servicio Geológico Nacional. Boletín* N° 197, 92 pp.
- Uliana, M.A. 1979. [Geología de la región comprendida entre los ríos Colorado y Negro, provincias del Neuquén y Río Negro. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata]. Universidad Nacional de La Plata. 117p.
- Uliana, M.A. y Dellapé, D.A. 1981. Estratigrafía y evolución paleoambiental de la sucesión maastrichtiana-eoterciaria del engolfamiento neuquino. (Patagonia Septentrional). *8º Congreso Geológico Argentino*. San Luis. Actas 3: 673–711.
- Uliana, M.A y Biddle, K.T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociencias* 18: 172–190.
- Underwood, G. 1997. An overview of venomous snake evolution. En: R.S, Thorpe, W., Wüster, A, Malhotra, (eds), *Venomous Snake. Ecology, Evolution and Snakebite. The Zoological Society of London*. 70: 1–13
- Van Beneden, P.J. 1882. Deux plesiosaures du Lias inférieur du Luxembourg. *Mémoires couronnés et Mémoires des Savants Étrangers, publiés par l'Académie Royale des Sciences, des Lettres, et des Beaux Arts de Belgique*. 43: 1–45.
- Varela, A.N. 2009. Accommodation / sediment supply fluvial deposition controlled by base level changes and relative sea level fluctuations in the Mata Amarilla

- Formation (Early Upper Cretaceous), Southern Patagonia, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 21: 66.
- Varela, A.N. y Poiré, D.G. 2008. Paleogeografía de la Formación Mata Amarilla, Cuenca Austral, Patagonia, Argentina. *12° Reunión Argentina de Sedimentología*, Actas: 183.
- Varela, A.N., Richiano, S. y Poiré, D.G. 2008. Análisis paleoambiental de la Formación Mata Amarilla a partir de su malacofauna, Cuenca Austral, Patagonia, Argentina. En: Schiuma, M. (ed.), *Trabajos Técnicos, 7° Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos*, pp. 601–605.
- Varela, A.N., Poiré, D.G., Martin, T., Gerdes, A., Goin, F.J., Gelfo, J.N., Hoffmann, S. 2012. U-Pb zircon constraints on the age of the Cretaceous Mata Amarilla Formation, Southern Patagonia, Argentina: its relationship with the evolution of the Austral Basin. *Andean Geology*. En prensa
- Vergani, G.D., Tankard, A.J., Belotti, H.J., Welsink, H.J. 1995. Tectonic evolution and paleogeography of the Neuquén basin, Argentina. En: Tankard A.J., Suárez, S., Welsink, H.J. (eds), *Petroleum basins of South America. American Association of Petroleum Geologists, Memoir* 62: 383–402.
- Vincent, P., Bardet, N., Pereda Suberbiola, X., Bouya, B., Amaghazaz, M. y Meslouh, S. 2011. *Zarafasaura oceanis*, a new elasmosaurid (Reptilia: Sauropterygia) from the Maastrichtian Phosphates of Morocco and the palaeobiogeography of latest Cretaceous plesiosaurs. *Gondwana Research* 19: 1062–1073.
- Wahl, W.R. 2006. Juvenile plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) assemblage from the Sundance Formation (Jurassic), Natrona County, Wyoming. *Paludicola* 5: 255–261.
- Wegener, T. 1914. *Brancasaurus brancai* n. g. n. sp., ein Elasmosauridae aus Wealden Westfalens. pp. 235–302. En *Branca-Festschrift*. Edit. von Gebrüder Borntraeger, Leipzig.
- Welles, S.P. 1943. Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *Memoirs of the University of California* 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.
- Welles, S.P. y Bump, J.D. 1949. *Alzadasaurus pembertoni*, a new Elasmosaur from the Upper Cretaceous of south Dakota. *Journal of Paleontology* 23: 521–535.

- Welles, S.P. y Gregg, D.R. 1971. Late Cretaceous marine reptiles of New Zealand. *Records of the Canterbury Museum* 9: 1–111.
- Welles, S. P. y Slaughter, B.H. 1963. The first record of the plesiosaurian genus *Polyptychodon* (Pliosauridae) from the new world. *Journal of Paleontology* 37: 131–133.
- Wentworth, C.K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology* 30: 377–392.
- Werner, C. y Bardet, N. 1996. New record of elasmosaurs (Reptilia, Plesiosauria) in the Maastrichtian of the Western Desert of Egypt. *Berliner geowissenschaften* E18: 335–341.
- Wetzel, W. 1930. Die Quiriquina-Schichten als Sediment und Paläontologischen. *Paleontographica*, A73: 49–106.
- White, T. E. 1940. Holotype of *Plesiosaurus longirostris* Blake and the classification of the plesiosaurs. *Journal of Paleontology* 14:451–467.
- Whitham, A.G., Ineson, J.R. y Pirrie, D. 2006. Marine volcanoclastics of the Hidden Lake Formation (Coniacian) of James Ross Island, Antarctica: an enigmatic element in the history of a back-arc basin. En., Francis, J.E., Pirrie, D., Crame, J.A. (eds) Cretaceous-Tertiary High-Latitude Palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica. Geological Society of London, Special Publications 258: 21–47.
- Whittle, C.H. y Everhart, M.J. 2000. Apparent and implied evolutionary trends in lithophagous vertebrates from New Mexico and elsewhere. En: Lucas, S.G y., Heckert, A.B. (eds.), *Dinosaurs of New Mexico, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 17: 75–82.
- Wichmann, R. 1927. Sobre las facies lacustre senoniana de los Estratos con dinosaurios y su fauna. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 30: 383–405.
- Wiffen, J. y Moisley, W.L. 1986. Late Cretaceous reptiles (Families Elasmosauridae and Pliosauridae) from the Mangahouanga Stream, North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 29: 205–252.
- Wiffen, J., de Buffrenil, V., de Ricqlès, A. y Mazin, J.M. 1995. Ontogenetic evolution of bone structure in the late Cretaceous Plesiosauria from New Zealand. *Geobios* 28: 625–640.
- Wilckens, O. 1907. Die Lamellibranchiaten, gastropoden etc, der oberen Kreide Südpatagoniens. *Berichte der Naturforschungen Gesellschaft Freiburg* 15: 1–70.
- Wilhelm, B.C. 2010. [Novel anatomy of cryptoclidid plesiosaurs with comments on axial locomotion]. Tesis. Marshall University. pp. 70

- Wilkins, L. A. y Hofmann, M.H. 2008. Electoreception. En: Thewissen, J.G.M. y., Nummela, S. (eds). *Sensory Evolution on The Threshold: Adaptations in Secondarily Aquatic Vertebrates*. University of California Press; Berkeley, California, pp. 325–332.
- Williston, S.W. 1890. A new plesiosaur from the Niobrara Cretaceous of Kansas. *Kansas Academy Science Transactions* 7: 174–178.
- Williston, S.W. 1893. An interesting food habit of the plesiosaurs. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 13: 121–122.
- Williston, S.W. 1894. A food habit of the plesiosaurs. *The American Naturalist* 28: 50.
- Williston, S.W. 1902. Restoration of *Dolichorhynchops osborni*, a new Cretaceous Plesiosaur. *Kansas University Science Bulletin* 1: 241–244.
- Williston, S.W. 1903. North American plesiosaur, Part.1. *Field Columbian Museum Publication (Geology)* 73: 1–77.
- Williston, S.W. 1904. Stomach Stones of the Plesiosaurs. *Science, New Series* 513: 565
- Williston, S.W. 1906. North American Plesiosaur: *Elasmosaurus*, *Cimoliasaurus*, and *Polycotylus*. *American Journal Sciences-Fouth Series* 21: 221–237.
- Williston, S.W. 1907. The skull of *Brachauchenius*, with observations on the relationships of the plesiosaurs. *Proceeding U.S. National Museum* 32: 477–487.
- Williston, S.W. 1908. North American Plesiosaur *Trinacomerum*. *The Journal of Geology* 16: 715–735.
- Wings, O. 2004. [Identification, distribution, and function of gastroliths in dinosaurs and extant birds with emphasis on ostriches (*Struthio camelus*).] Ph.D. Tesis inédita, University of Bonn, Bonn 187 pp.
- Wings, O. 2007. A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. *Acta Palaeontologica Polonica* 52: 1–16.
- Wings, O. 2009. A simulated bird gastric mill and its implications for fossil gastrolith authenticity. *Fossil Record* 12: 91–97.
- Wings, O. y Sander, P.M. 2007. No gastric mill in sauropod dinosaurs: new evidence from analysis of gastroliths mass and function in os- triches. *Proceedings of the Royal Society* 274: 635–640.
- Windhausen, A. 1914. Contribución al conocimiento geológico de los Territorios del Río Negro y Neuquén. *Anales del Ministerio de Agricultura, Sección Geología* 10: 7–60.

- Woodward, F.G.S. 1891. Evidence of the occurrence of Pterosaurians and Plesiosaurians in the Cretaceous of Brazil, discovered by Joseph Mawson, Esq., F.G.S. *Journal of Natural History Series* 68: 314–317.
- Zinsmeister, W.J. y Macellari, C.A. 1988. Bivalvia (Mollusca) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. In Feldmann, R. M. y Woodburne, M. O., eds. Geology and paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Geological Society American Memoirs* 169: 253–284.
- Zinsmeister, W.J., Feldmann, R.M. y Woodburne, M.O., Elliot, D.H. 1989. Latest Cretaceous-earliest Tertiary transition on Seymour Island, Antarctica. *Journal of Paleontology* 63: 731–738.
- Zhang, Y.H. 1985. A new plesiosaur from Middle Jurassic of Sichuan Basin. *Vertebrata Palasiatica* 23: 235–240.



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

**PLESIOSAURIOS DEL CRETÁCICO
SUPERIOR DE PATAGONIA Y LA
PENÍNSULA ANTÁRTICA
TOMO II**

Lic. José Patricio O'Gorman

TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR POR
EL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

Director

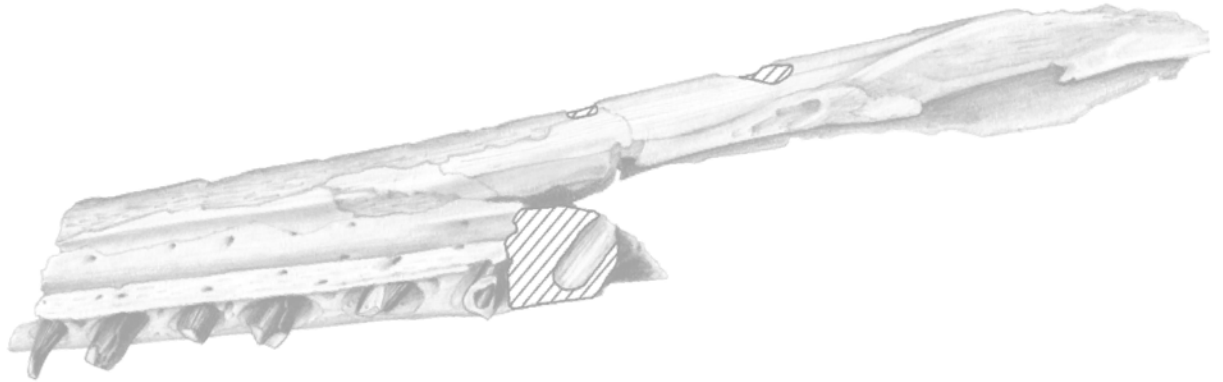
Dra. Zulma Brandoni de Gasparini. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, CONICET

Codirector

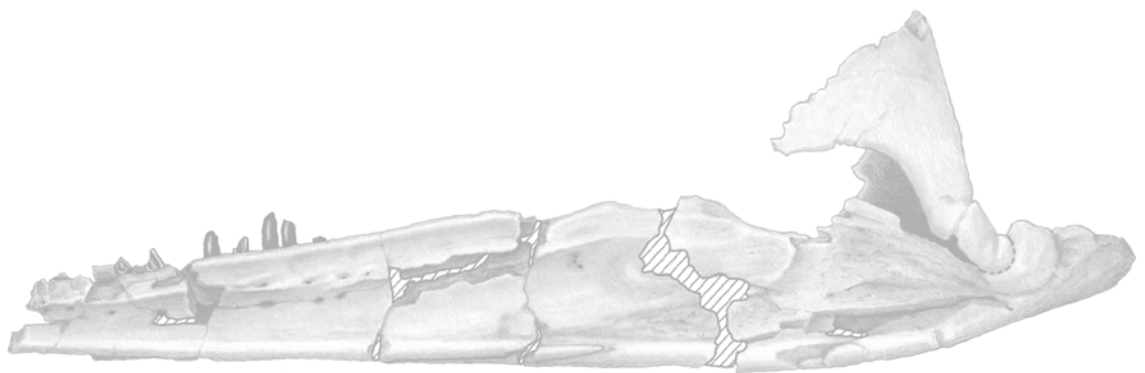
Dr. Leonardo Salgado. Universidad Nacional de Río Negro, General Roca CONICET

Índice de figuras (TOMO II)

1. INTRODUCCIÓN A LOS PLESIOSAURIA.....	2
3. MARCO GEOGRÁFICO, CRONOESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL DE LOS MATERIALES ESTUDIADOS	8
4. MATERIAL Y MÉTODOS.....	14
6. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	25
<i>Aristonectes parvidens</i>	26
<i>Aristonectes cf. parvidens</i>	39
<i>Aristonectes</i> sp.	45
Nov. gen. et sp. 1.....	51
Nov gen. et sp. 2.....	62
Elasmosauridae indet.....	72
<i>Sulcusuchus erraini</i>	89
Policotylidae indet.	97
Plesiosauria indet.....	98
7. ANÁLISIS FILOGENÉTICO	101
8. ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO.....	103
9. GASTROLITOS	106
10. DISCUSIÓN GENERAL	120
APÉNDICE I: Listado de caracteres utilizados en los análisis filogenéticos	123
Caracteres tomados de Ketchum y Benson (2011).	123
APÉNDICE II. Matriz utilizada en el análisis del Capítulo 7	139
Matriz basada en Ketchum y Benson (2010; 2011).....	139
APÉNDICE III. Matriz área / Taxón utilizada en el análisis del Capítulo 8.	170



1. INTRODUCCIÓN



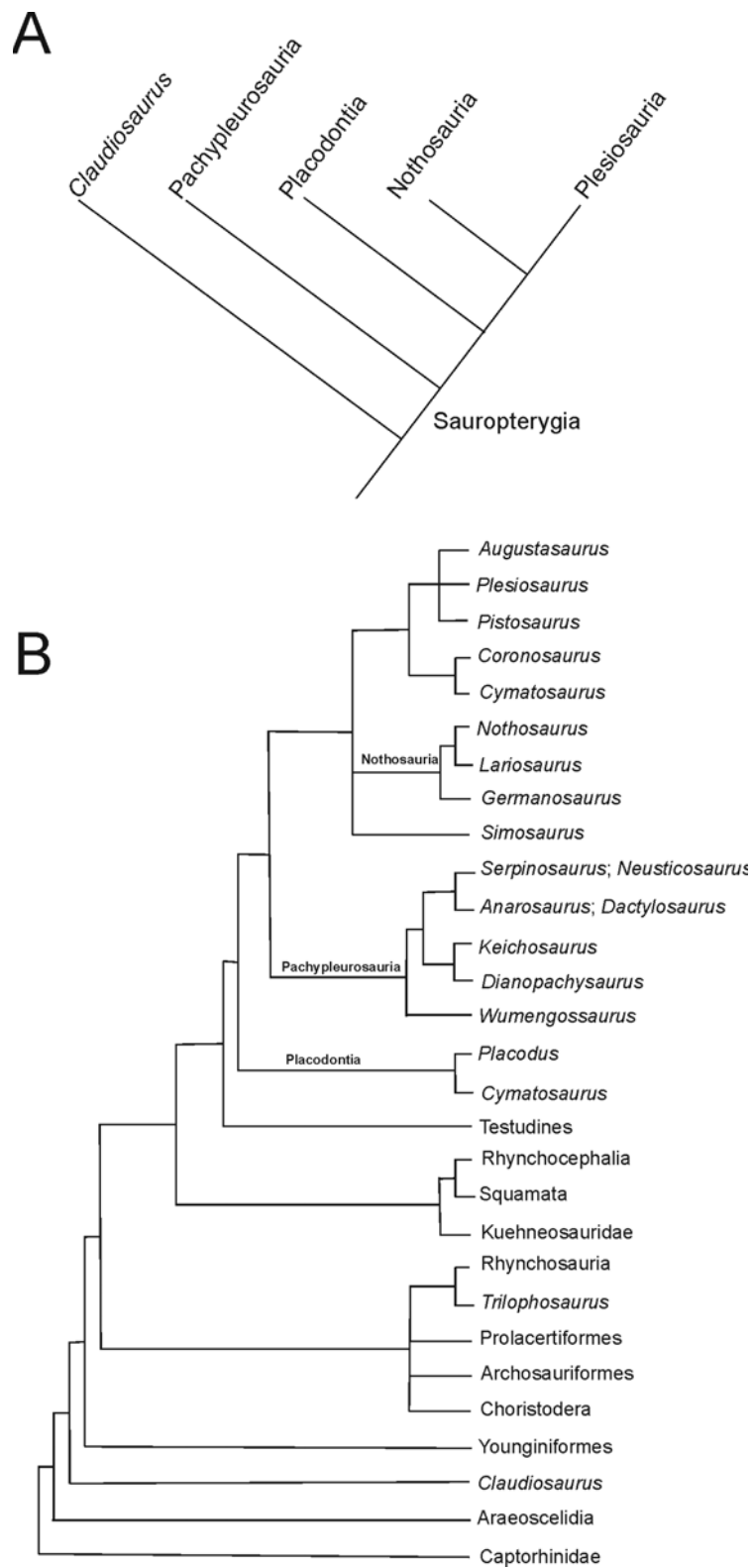


Figura 1.1. Cladograma del clado Sauropterygia (modificado de Storrs, 1993; Liu et al., 2011).

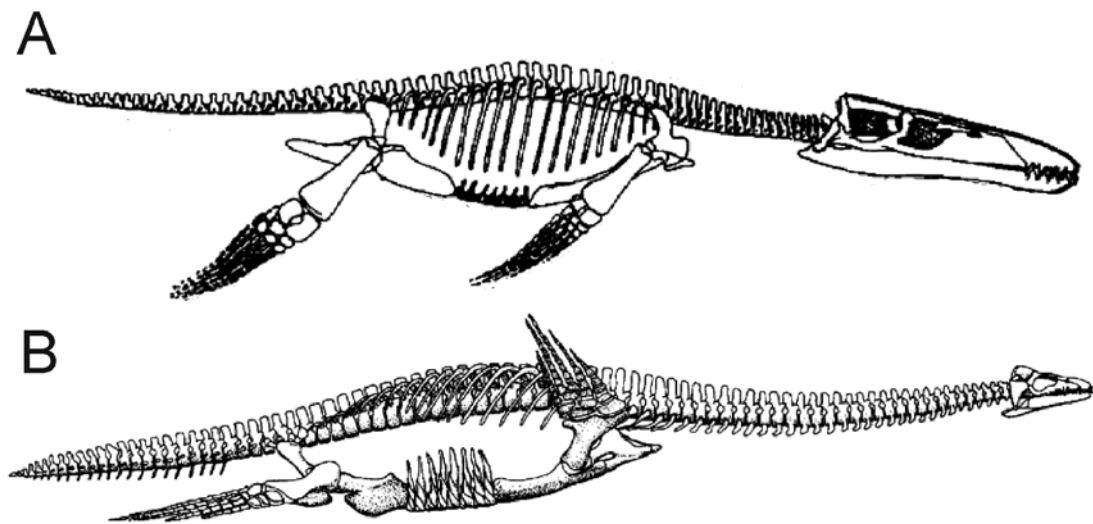


Figura. 1.2. Morfotipos presentes en el clado Plesiosauria. Pliosauromorfo, **A**; Plesiosauromorfo, **B** (modificado de O'Keefe, 2002).

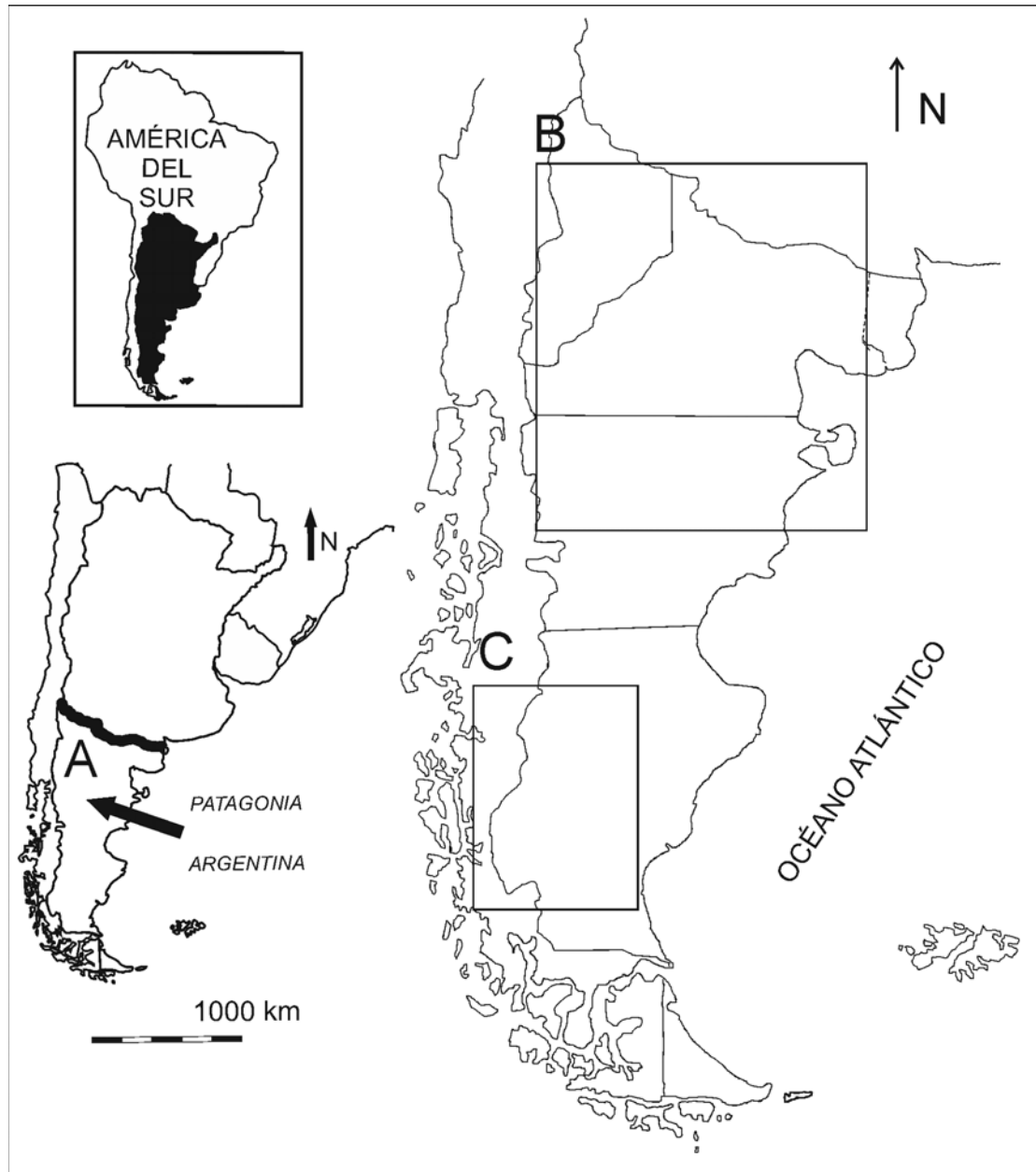


Figura. 1.3. Zonas en las que fueron colectados los materiales patagónicos descritos en esta tesis. Patagonia, **A**; Norte y centro de Patagonia, **B** y centro-oeste de Santa Cruz, **C** (O'Gorman y Varela, 2010).

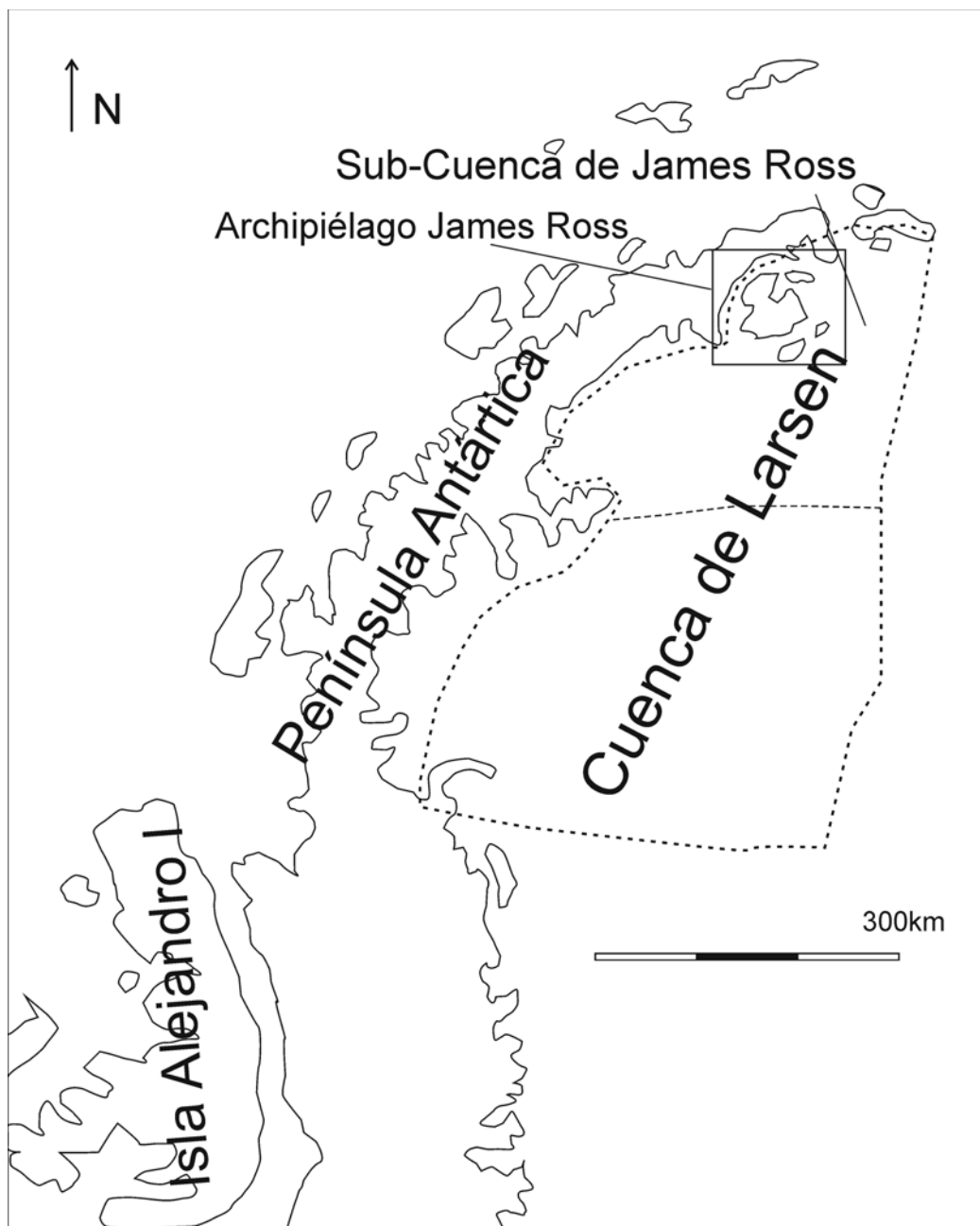


Figura. 1.4. Península Antártica. Cuenca de Larsen y sector correspondiente a la Sub-Cuenca James Ross (modificado de del Valle *et al.*, 1992; Whitham *et al.*, 2006).

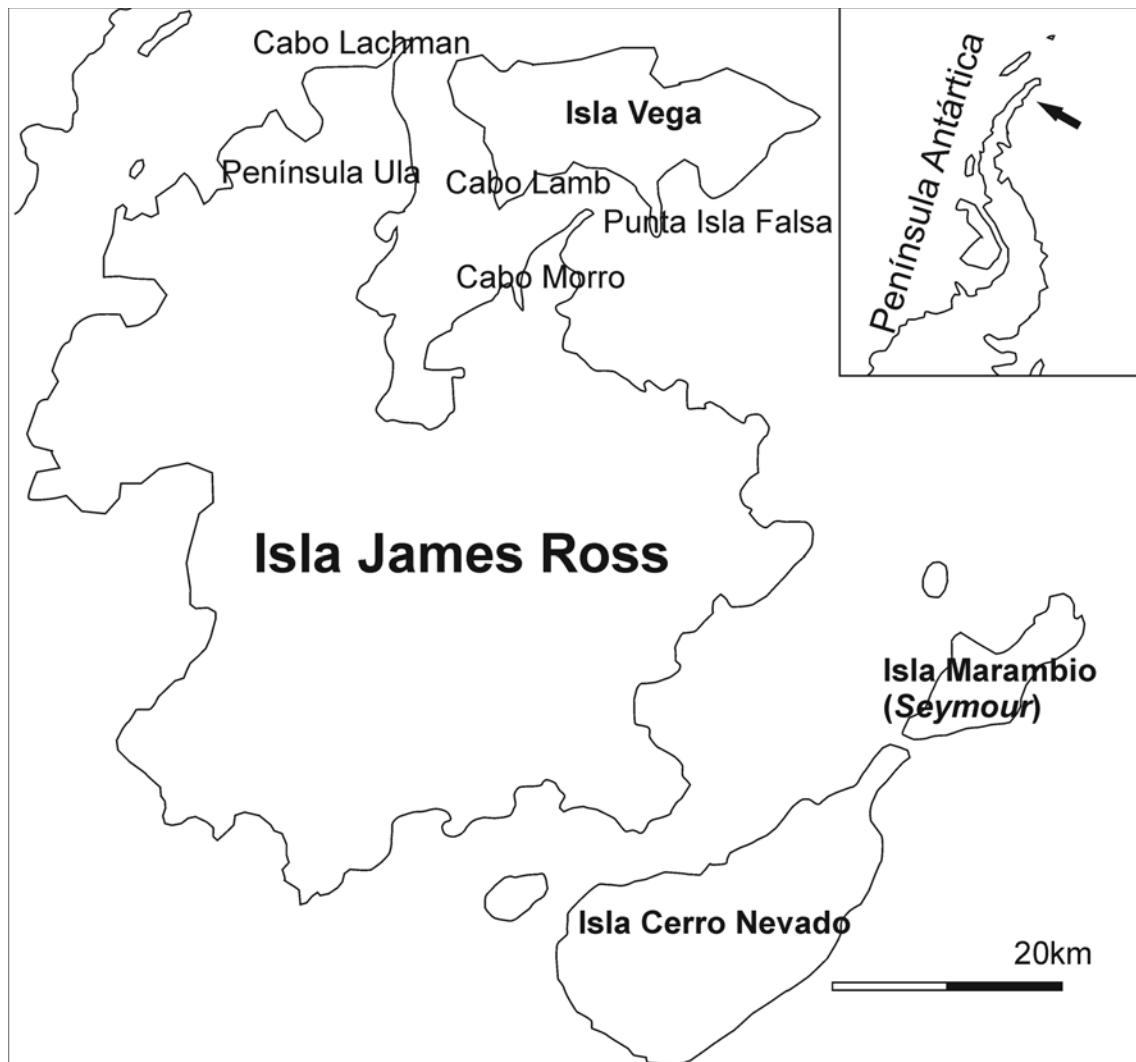
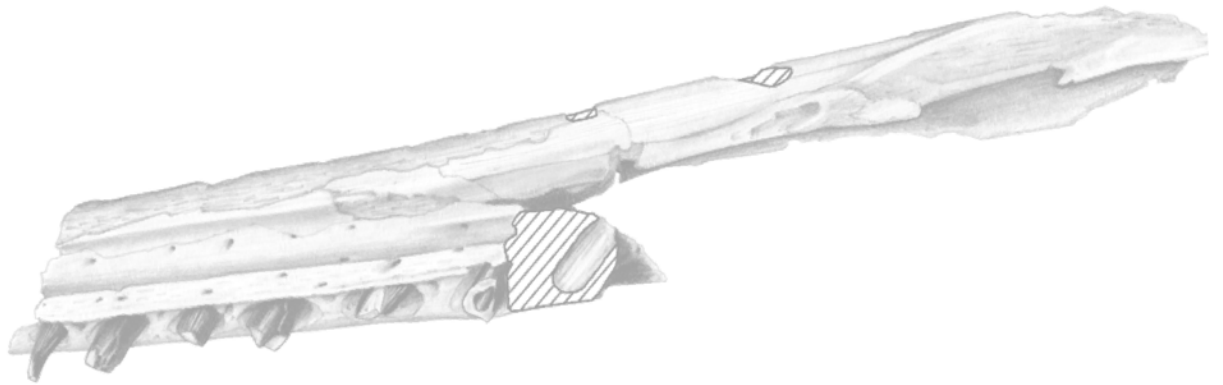
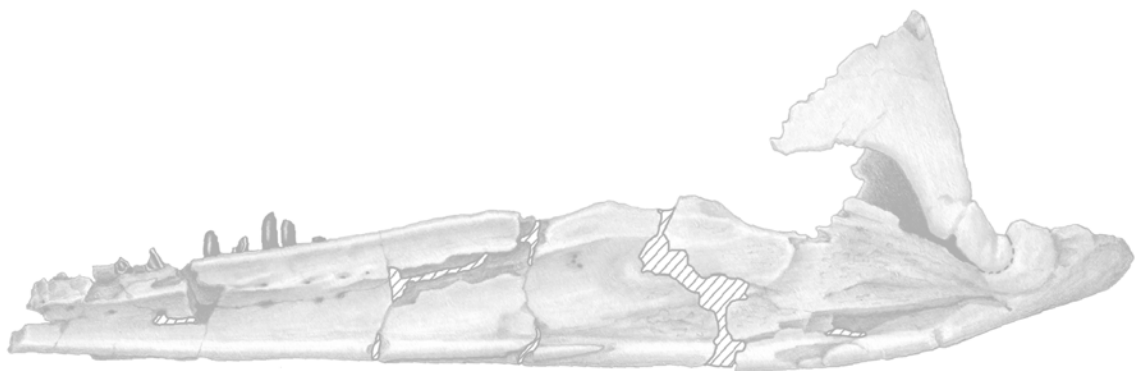


Figura. 1.5. Archipiélago James Ross y toponímia utilizada en esta tesis (modificado de Crame *et al.*, 2004).



3. MARCO GEOGRÁFICO Y ESTRATIGRÁFICO DE LOS MATERIALES ESTUDIADOS



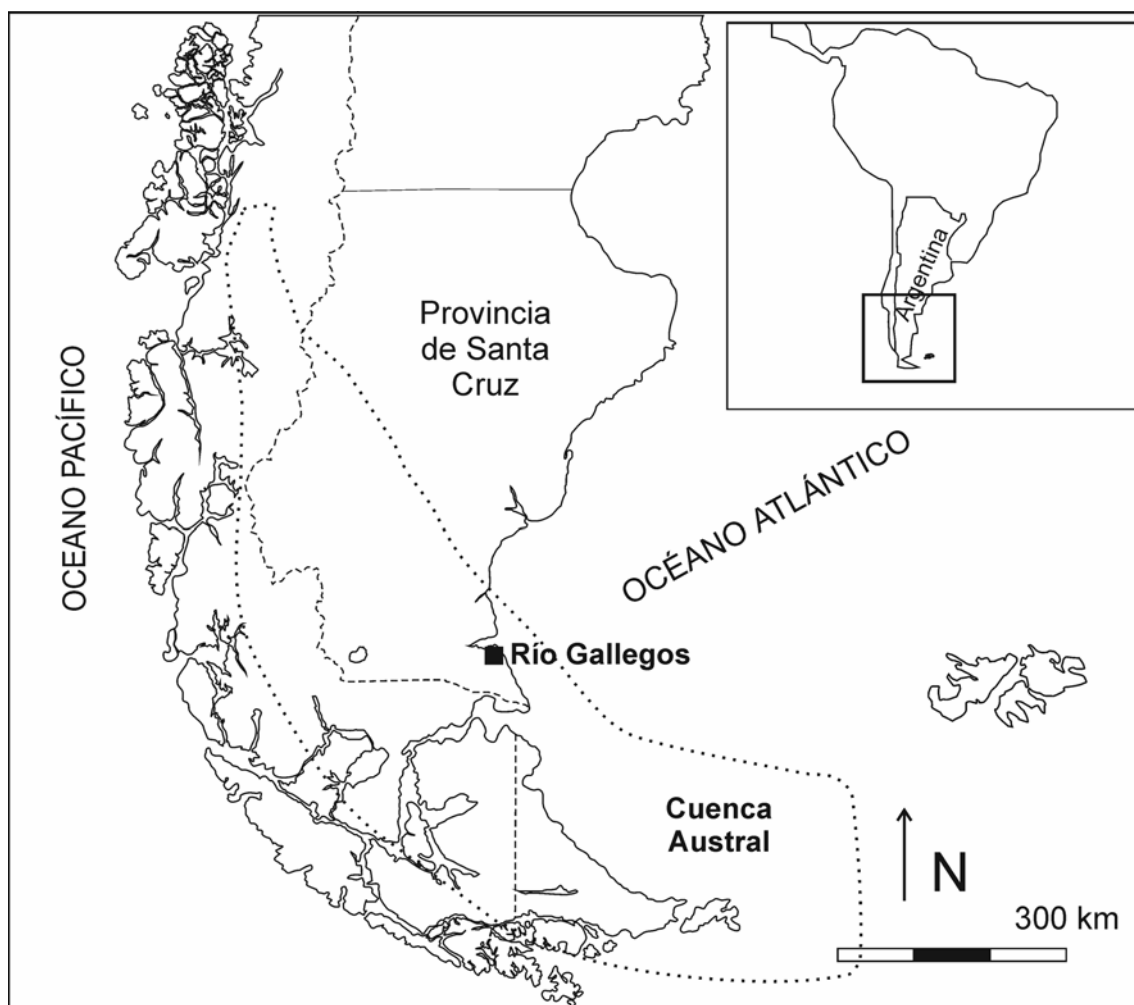


Figura. 3.1. Cuenca de Magallanes (modificado de O'Gorman y Varela, 2010).

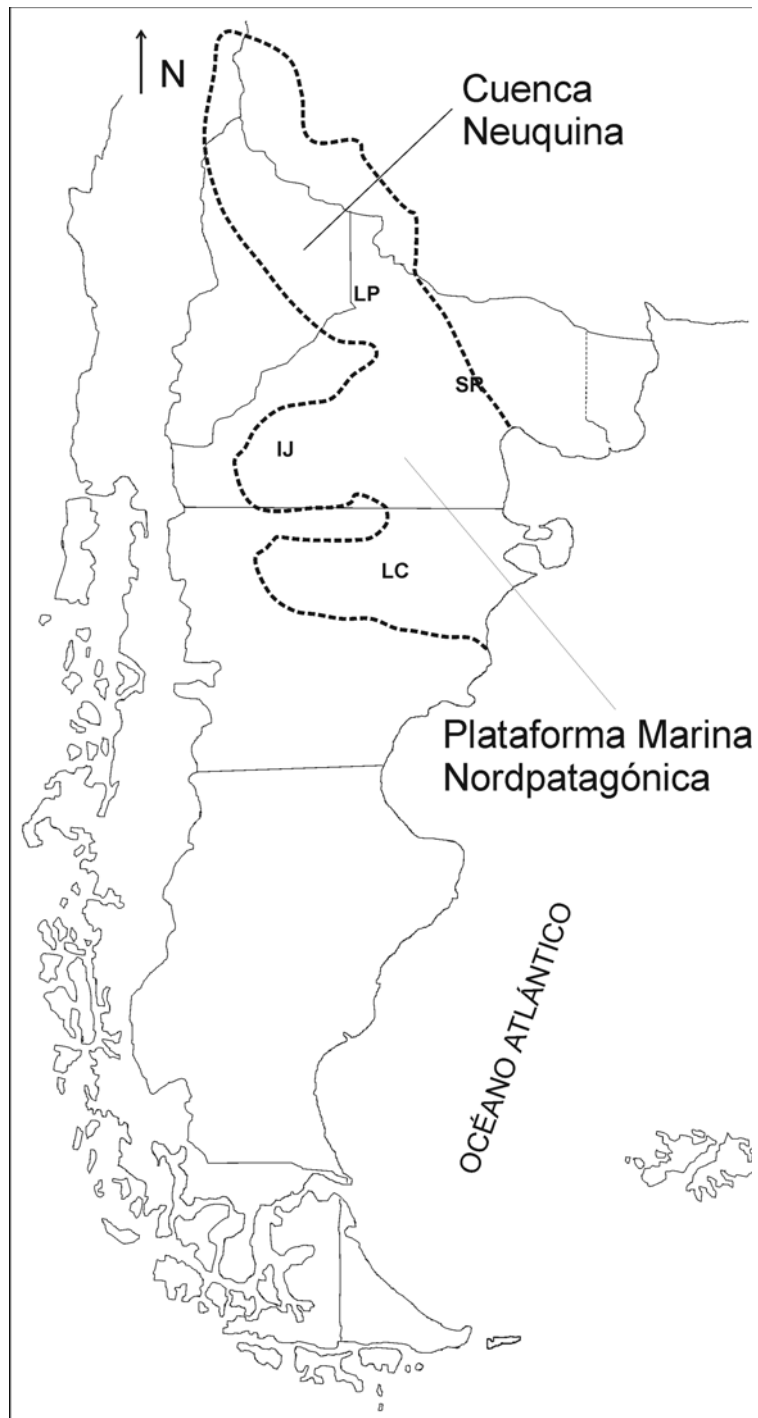


Figura. 3.2. Sectores de la ingresión atlántica del Campaniano tardío-Daniano. Sector de Cuenca Neuquina y sector de Plataforma Marina Nordpatagónica. Se indican localidades en las que se han colectado plesiosaurios, Lago Pellegrini, **LP**; área del Salitral de Santa Rosa, **SR**; Ingeniero Jacobacci, **IJ**; La Colonia, **LC**.

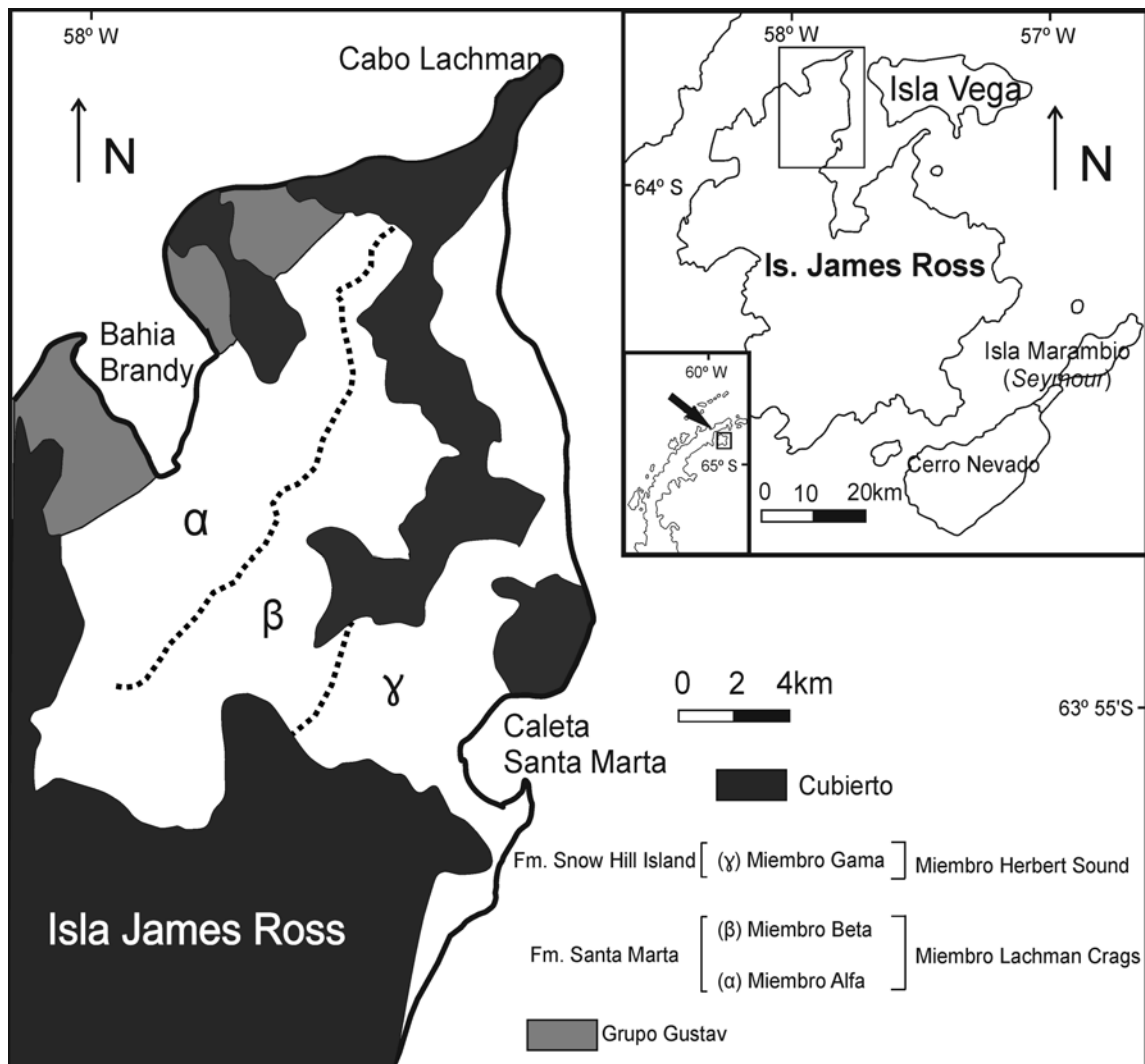


Figura 3.3. Afloramientos de la formaciones Santa Marta y Snow Hill en la Península Ula, Isla James Ross (modificado de Olivero, 1992; Kellner *et al.*, 2011).

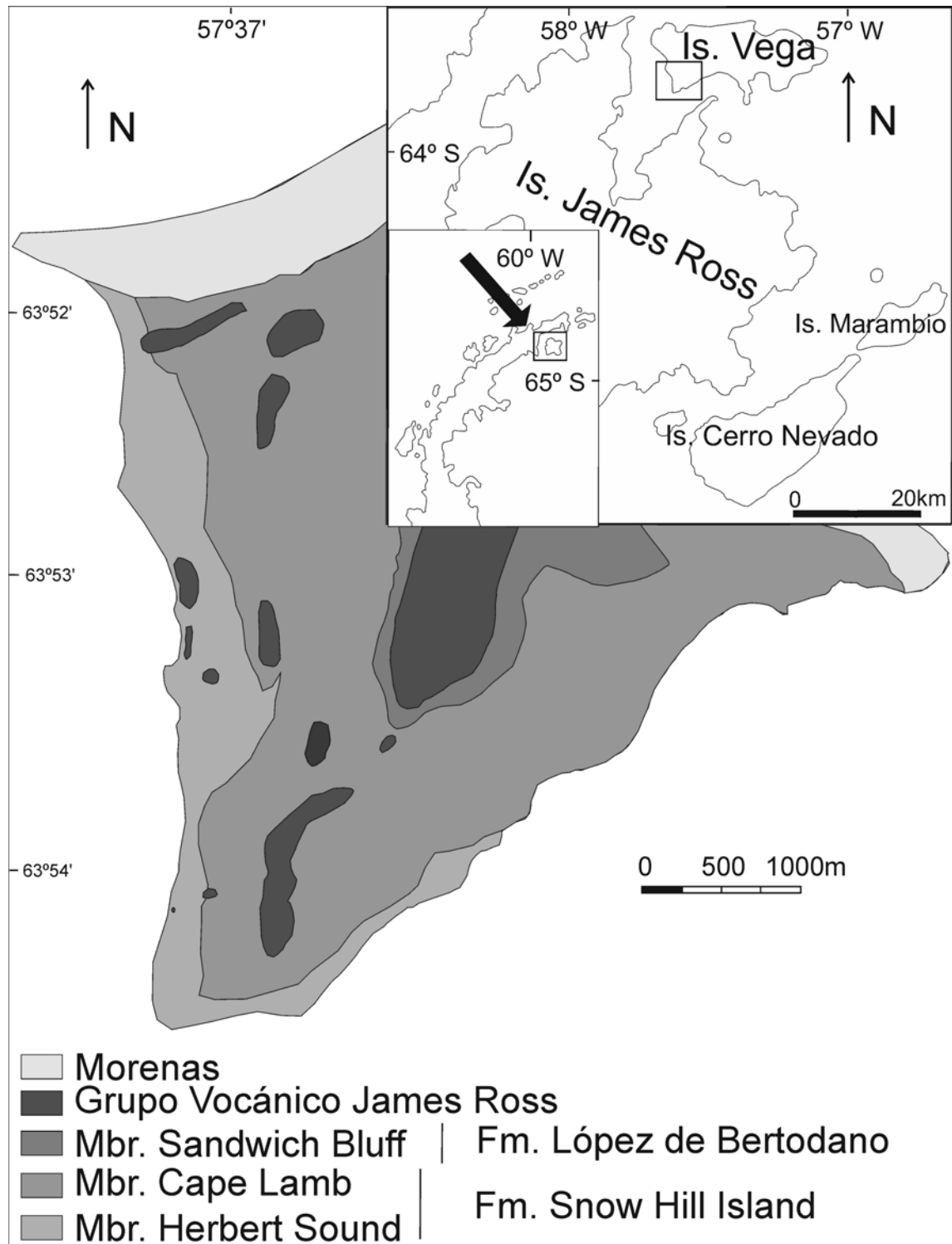


Figura. 3.4. Afloramiento de las formaciones Snow Hill Island y López de Bertodano, Cabo Lamb, Isla Vega (Marensi *et al.*, 2001).

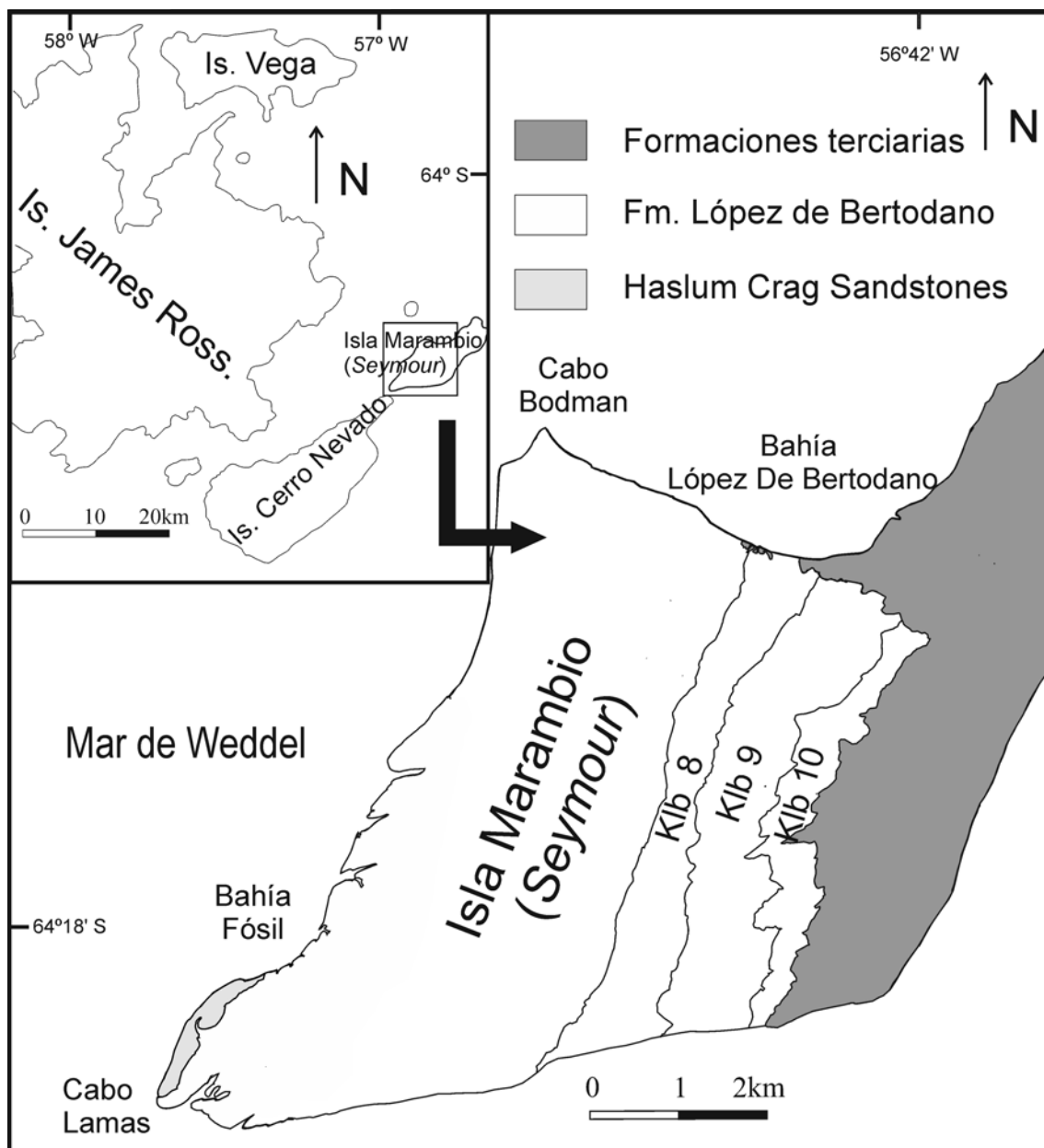
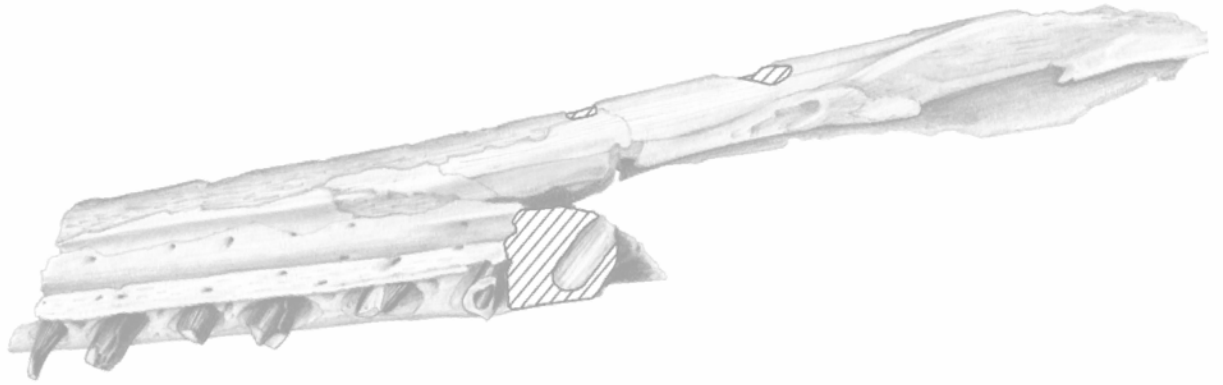
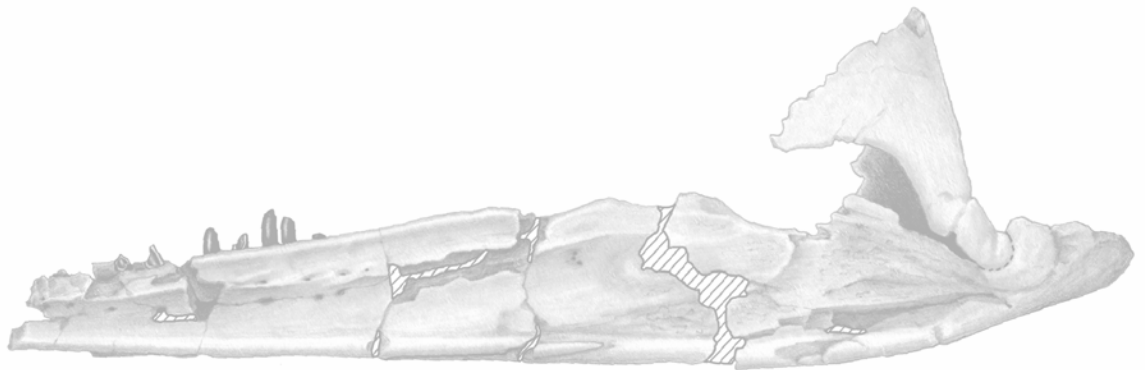


Figura 3.5. Afloramientos cretácicos de la Isla Marambio (*Seymour*) (modificado de Macellari, 1988)



4. MATERIAL Y MÉTODOS



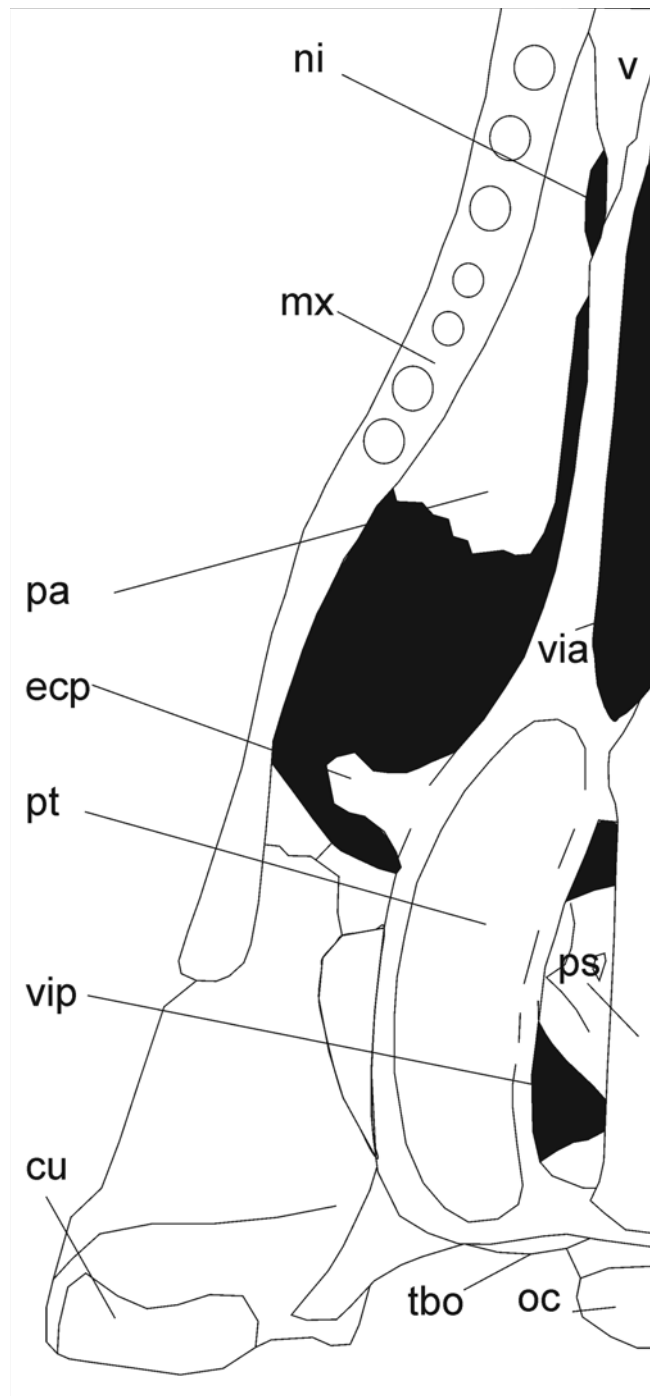


Figura. 4.1. Ubicación de los elementos de la vista palatal en plesiosaurios (modificado de O'Keefe, 2001).

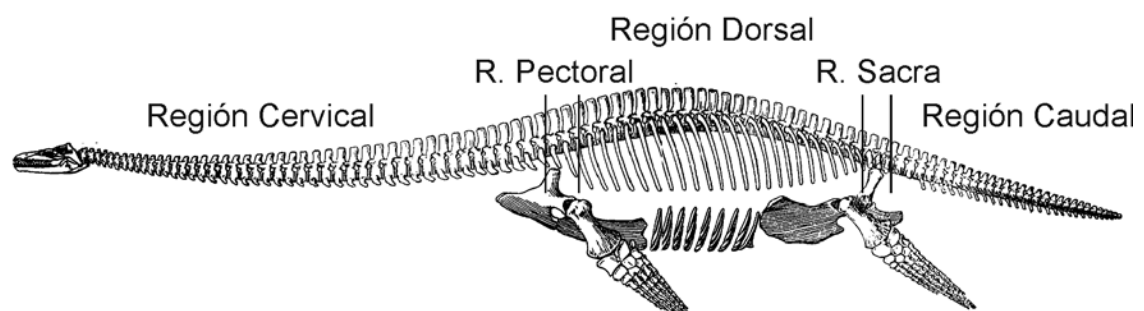


Figura. 4.2. Regiones de la columna vertebral en Plesiosauria (modificado de Andrews, 1910).

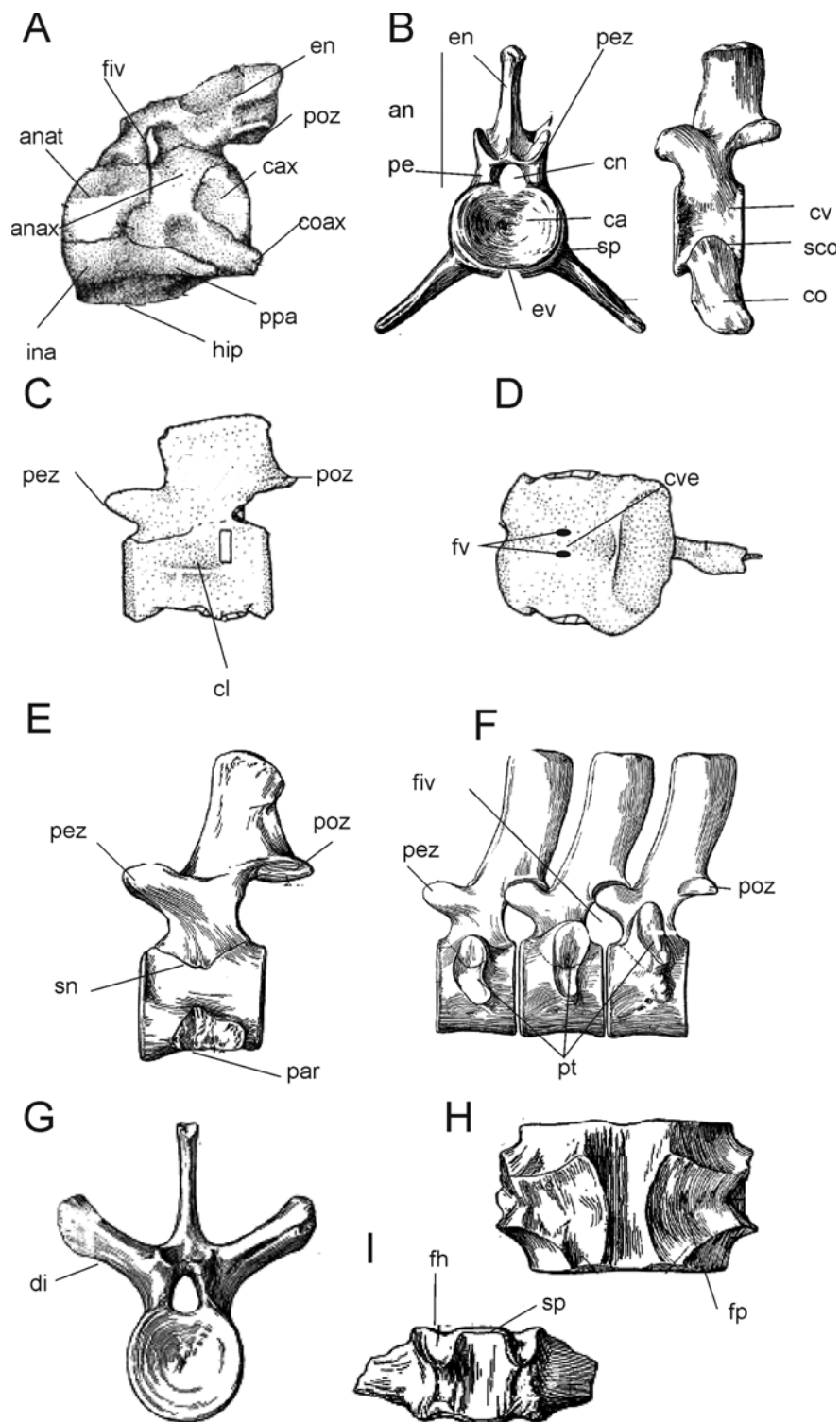


Figura 4.3. Abreviaturas utilizadas referida a vértebras de diferentes regiones. Cervical, **A-E**; pectoral, **F**; dorsal, **G**; sacra, **H**; cauda, **I** (modificado de Andrews, 1910; Sato, 2003) (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1).

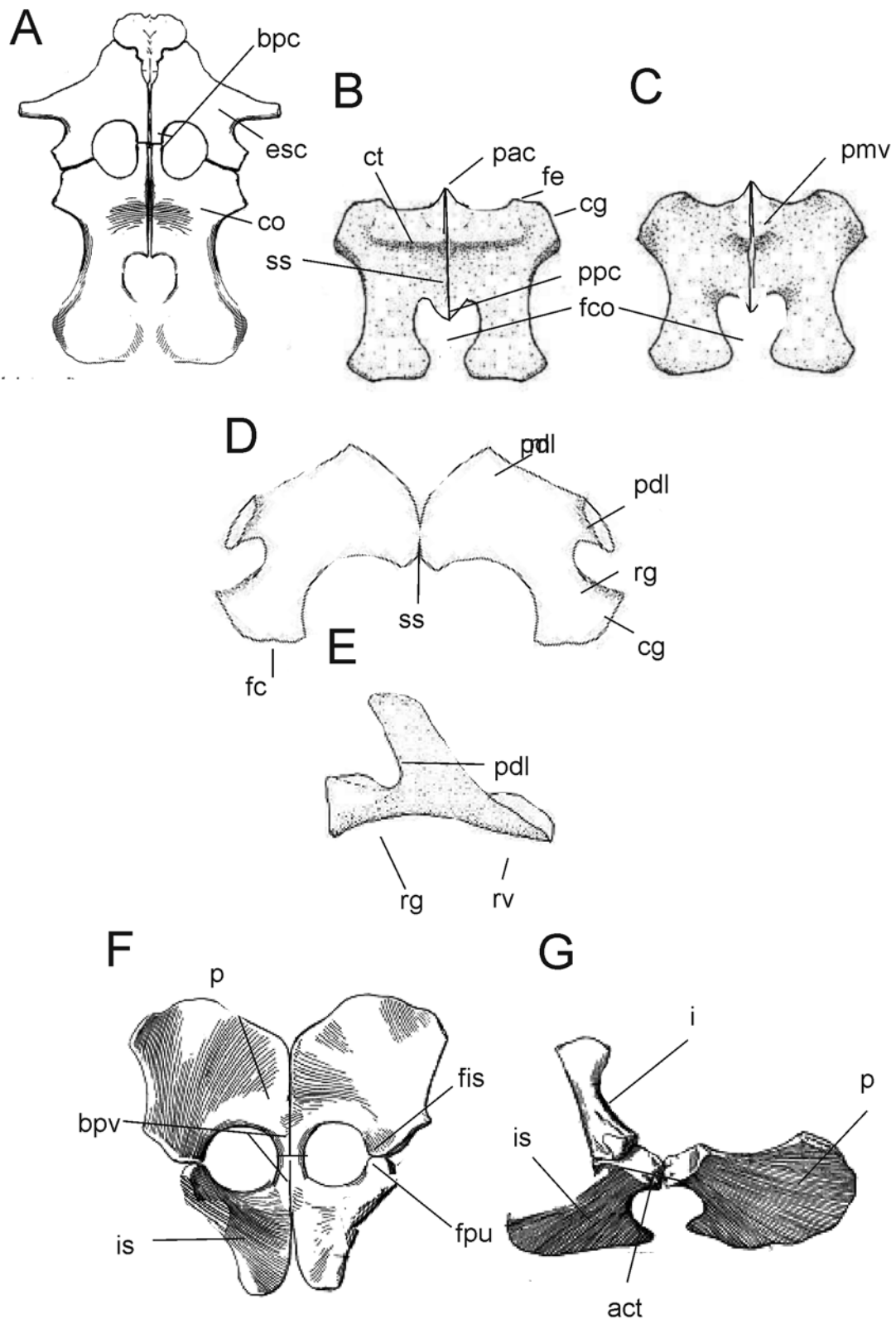


Figura 5.4. Abreviaturas utilizada relativa a cinturas. Cintura pectoral general, **A**; coracoides **B,C**; escápula **D,E**; cintura pélvica en vista dorsal, **F** y lateral derecha, **G** (modificado de Andrews, 1910) (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1).

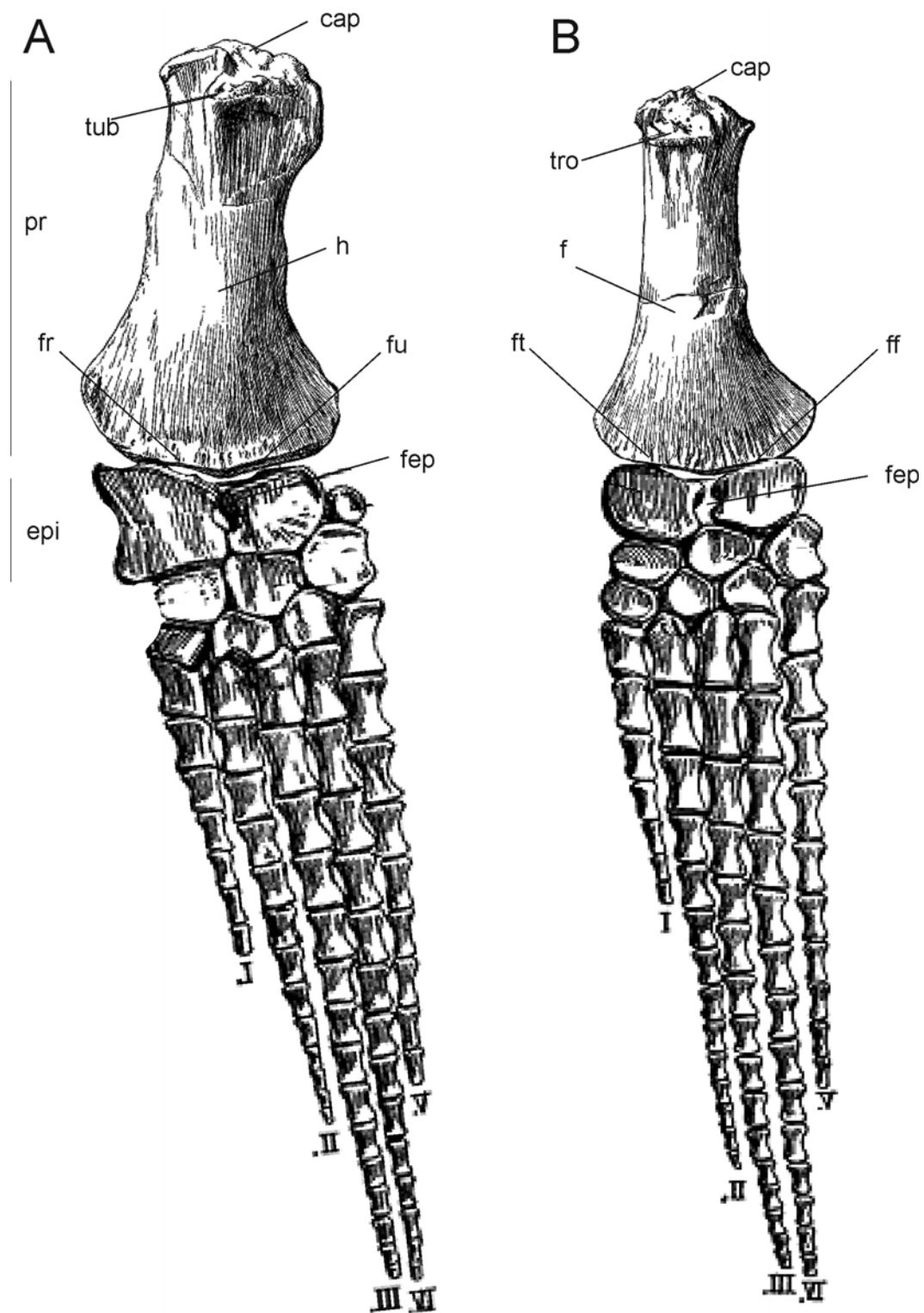


Figura 4.5. Abreviaturas utilizadas relativas a miembros. Miembro anterior en vista dorsal, **A** y miembro posterior en vista dorsal, **B** (modificado de Andrews, 1910) (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1).

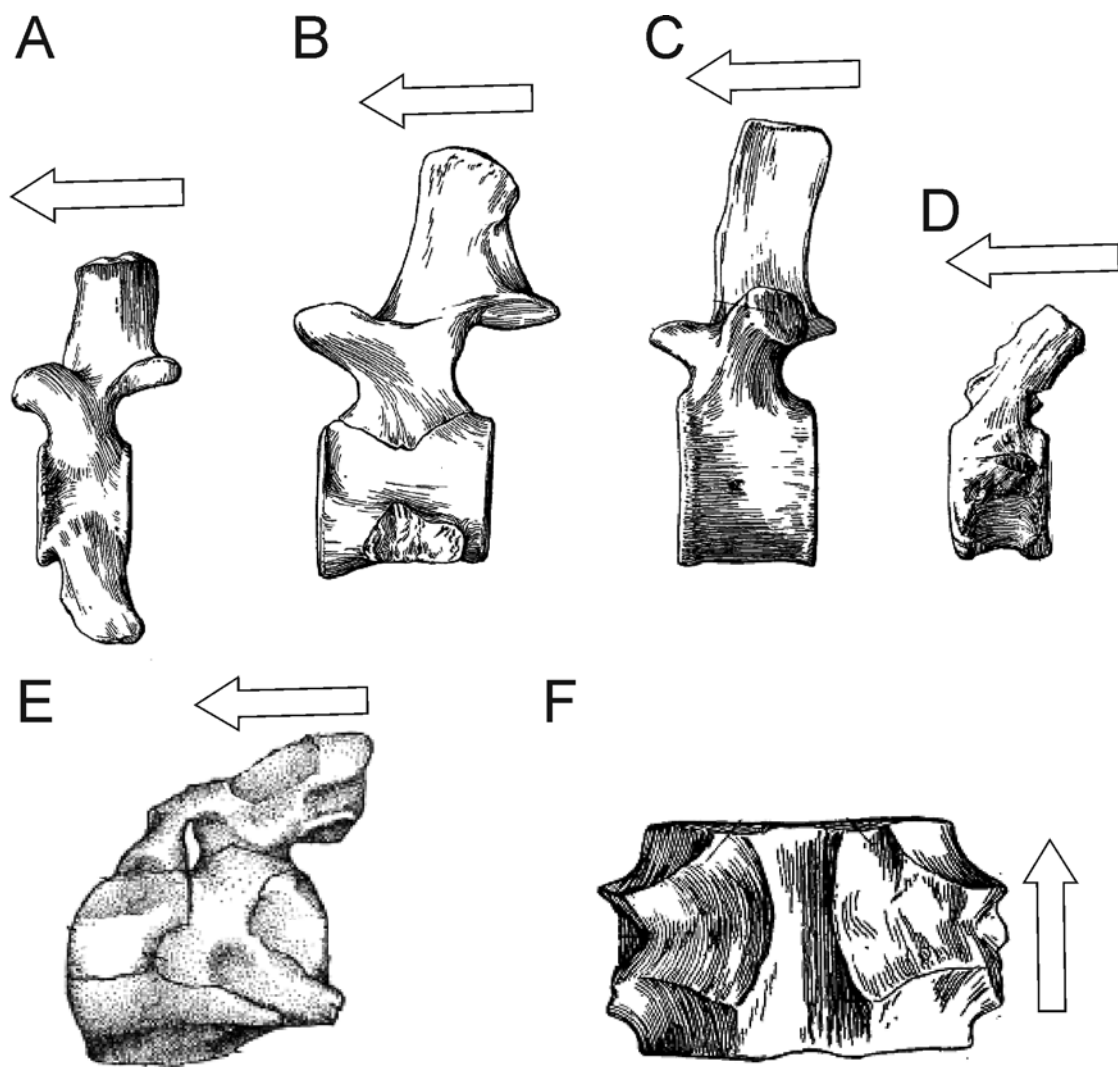


Figura 4.6. Orientación de vértebras. Vértebras cervicales, **A**, **B**; dorsal, **C**; caudal, **D**; complejo atlas-axis, **E**; sacra, **F** (modificado de Andrews, 1910) (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1).

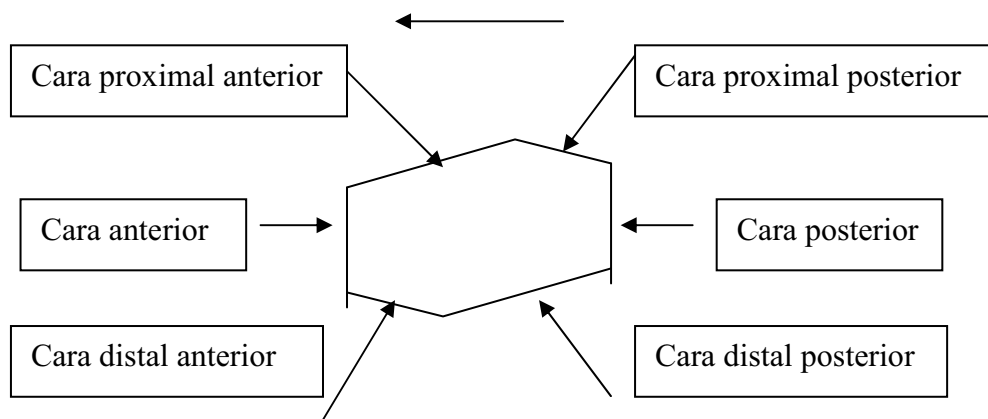


Figura 4.7. Detalle de la nomenclatura utilizada para los elementos del epipodio y mesopodio.

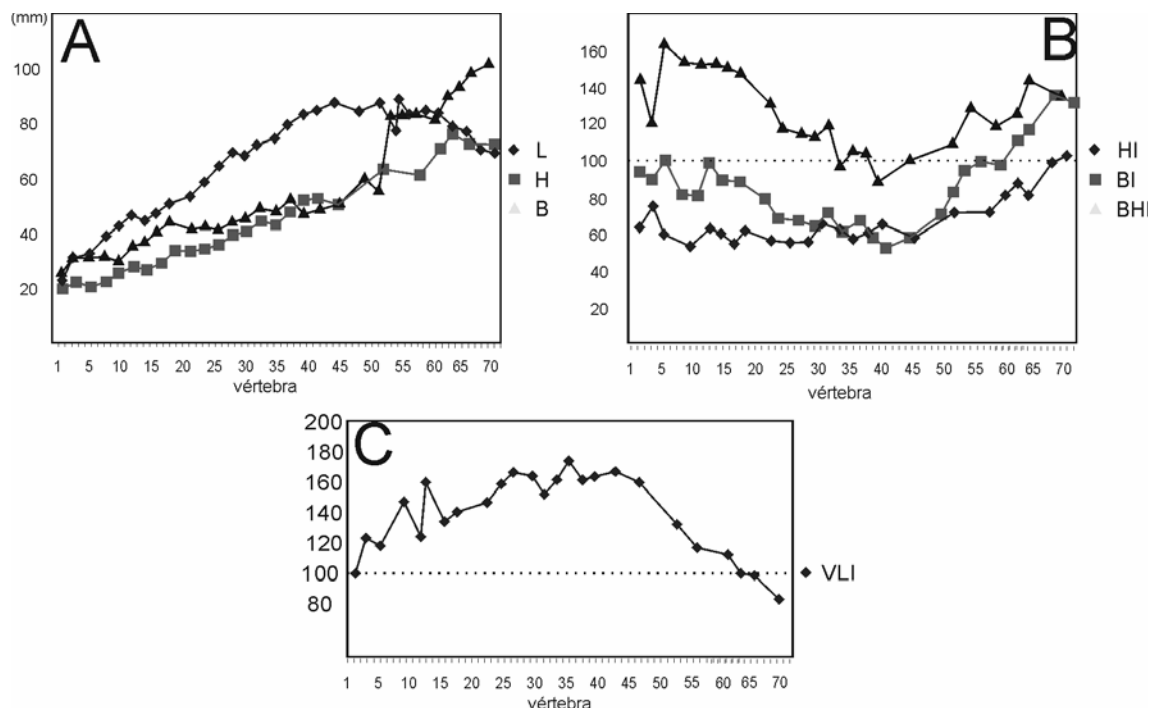


Figura 4.8. Región cervical del ejemplar A.N.S.P. N° 1008, holotipo de *Elasmosaurus platyurus* (Elasmosauridae). Medidas L, H y B, **A**; índices HI, BI, BHI, **B** e índice VLI, **C** (Datos tomados de Welles, 1952) (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.2.4.1).

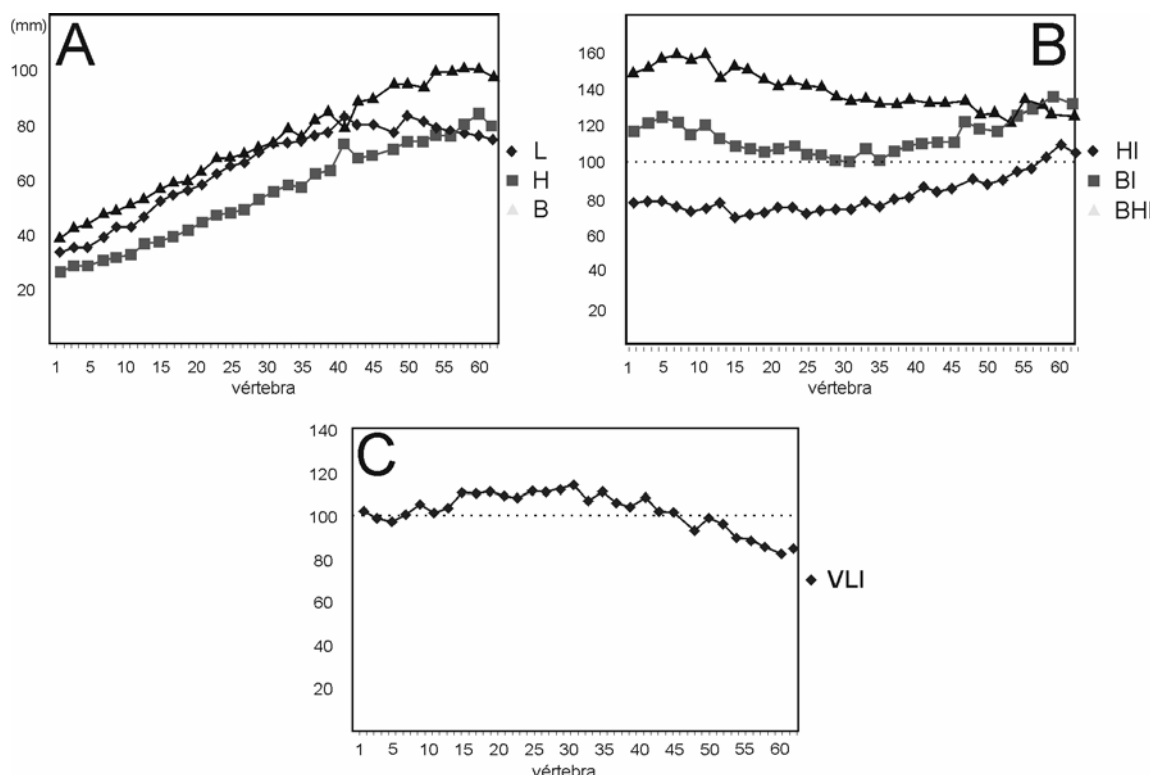


Figura 4.9. Región cervical del ejemplar CM Zfr 115 referido a *Mauiasaurus hasti* (Elasmosauridae). Medidas L, H y B, **A**; índices HI, BI, BHI, **B** e índice VLI, **C** (Datos tomados de O'Keefe y Hiller, 2006) (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.2.4.1).

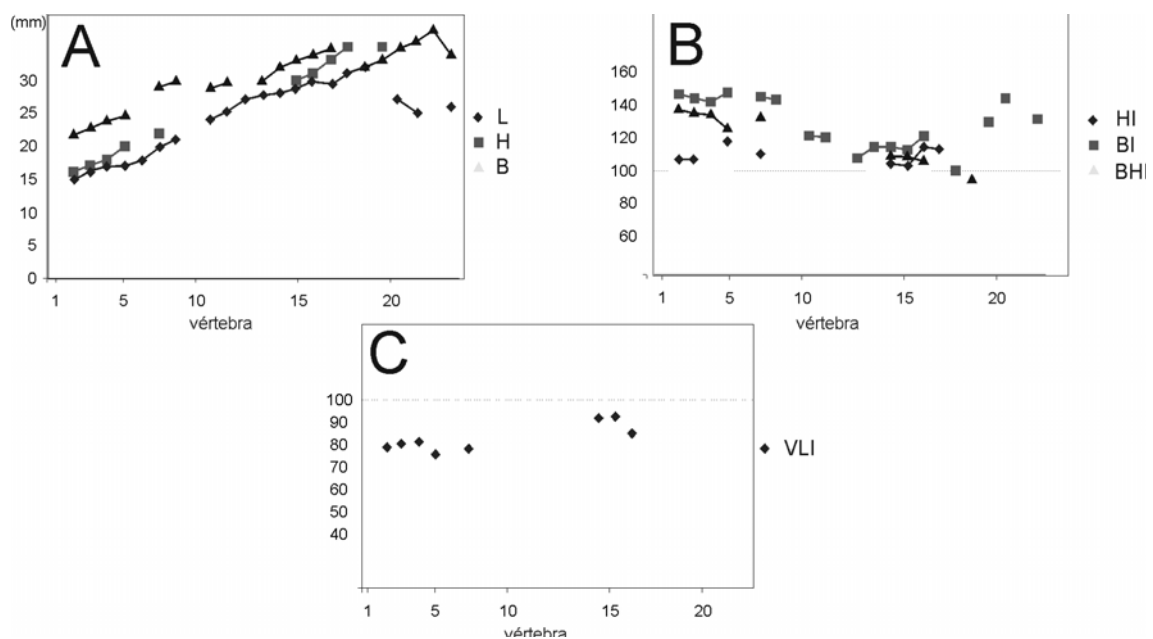
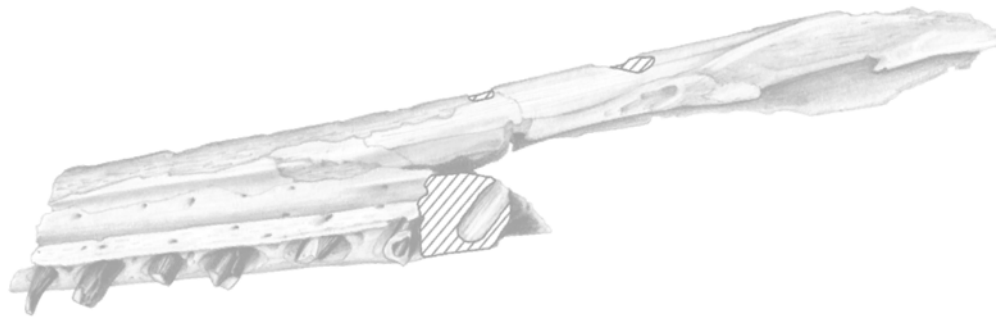
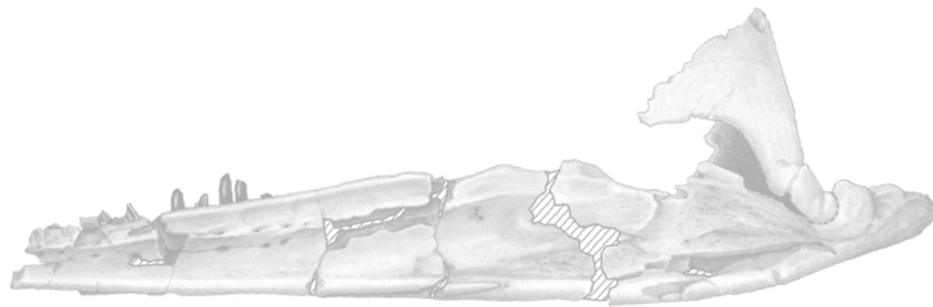


Figura 4.10. Región cervical del ejemplar SMNK-PAL 3861 *Manemergus anguirostris* (Polycotylydae). Medidas L, H y B, **A**; índices HI, BI y BHI, **B** e índice VLI, **C** (datos tomados de Buchy *et al.*, 2005) (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.2.4.1).



6. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA



Aristonectes parvidens

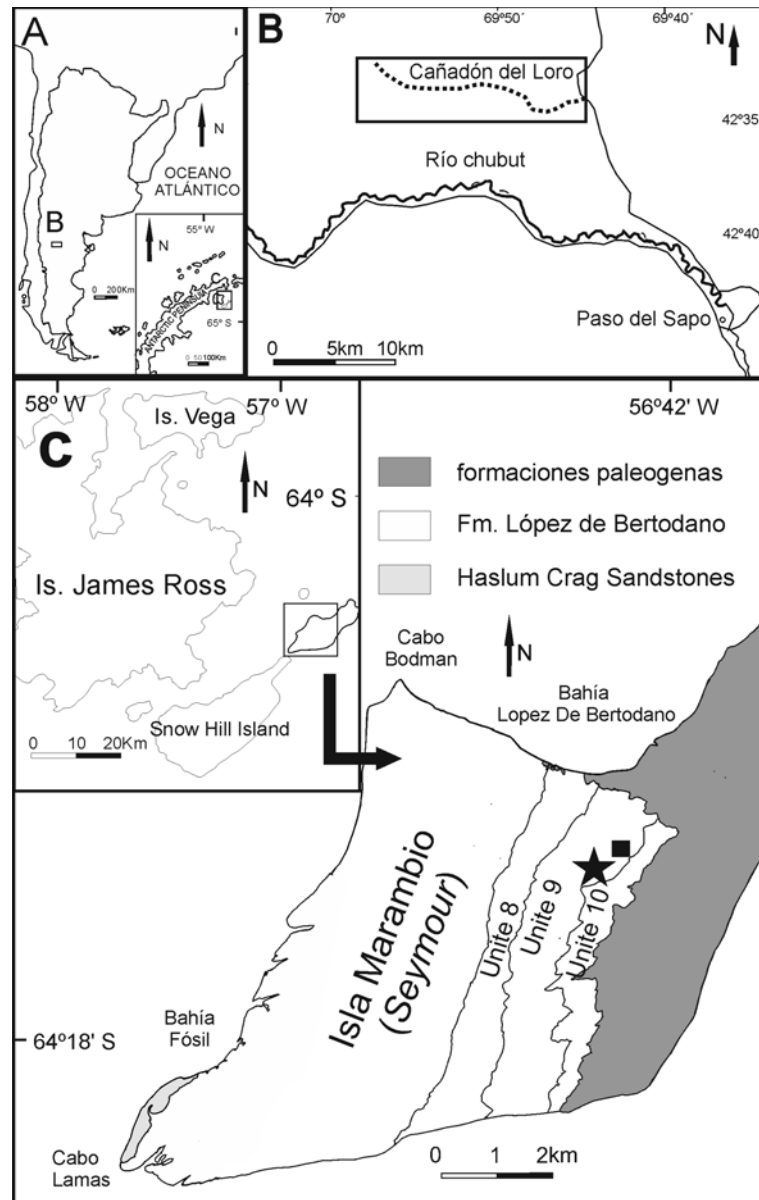


Figura 6.1.1. Isla Marambio (*Seymour Is.*), Antártida. Localidades donde fueron colectados los ejemplares MLP 40-XI-14-4, holotipo de *Aristonectes parvidens*, **A**; MLP 89-III-3-1 (*Aristonectes parvidens*), ★

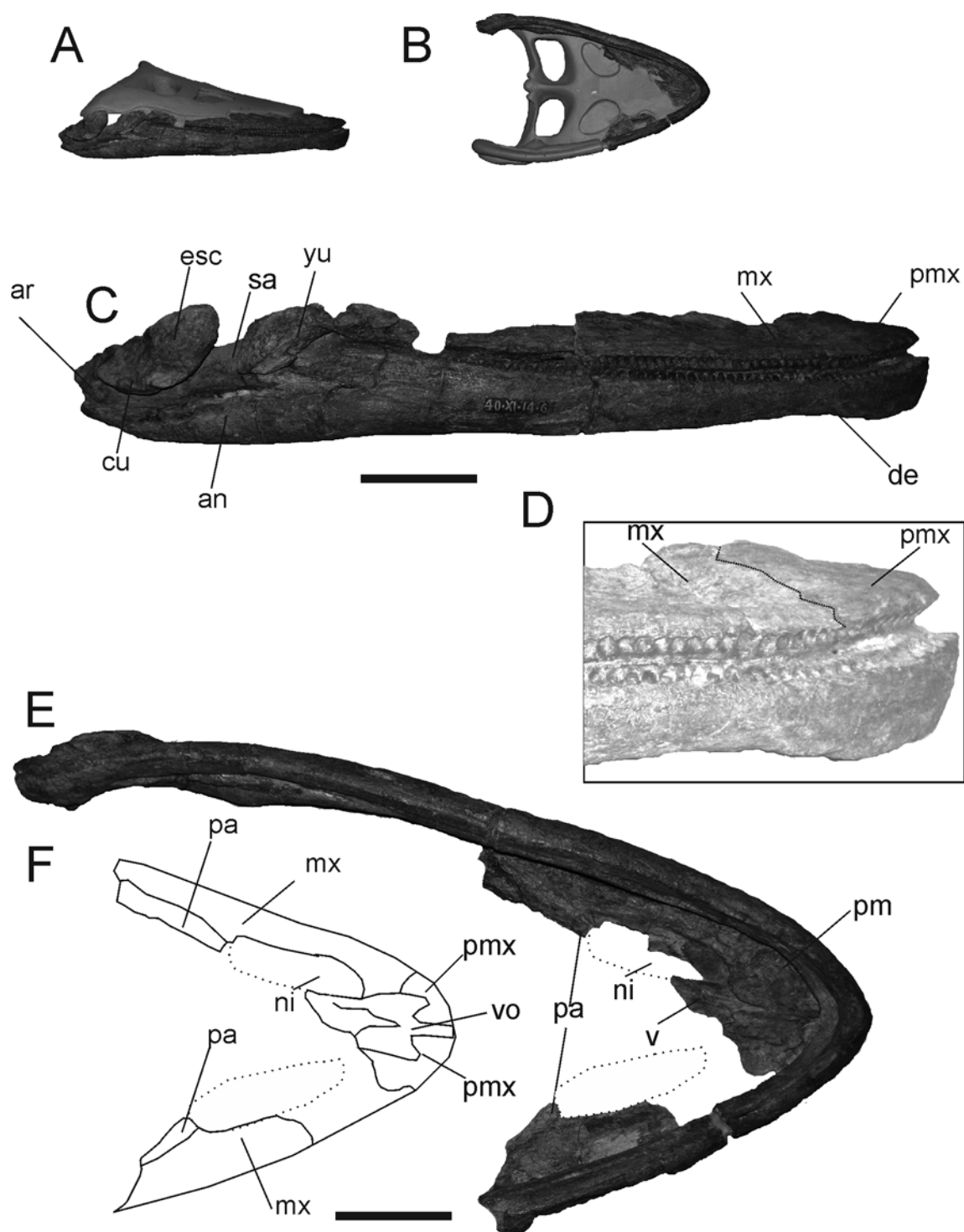


Figura 6.1.2. *Aristonectes parvidens*. MLP 40-XI-14-4 (holotipo). Cráneo y mandíbula. **A-B**, reconstrucción histórica en vista, lateral derecha, **A** y palatal, **B**. Vista lateral derecha, **C** y detalle del rostro, **D**. **E-F**, vista palatal, **E** y esquema interpretativo, **F** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20 mm

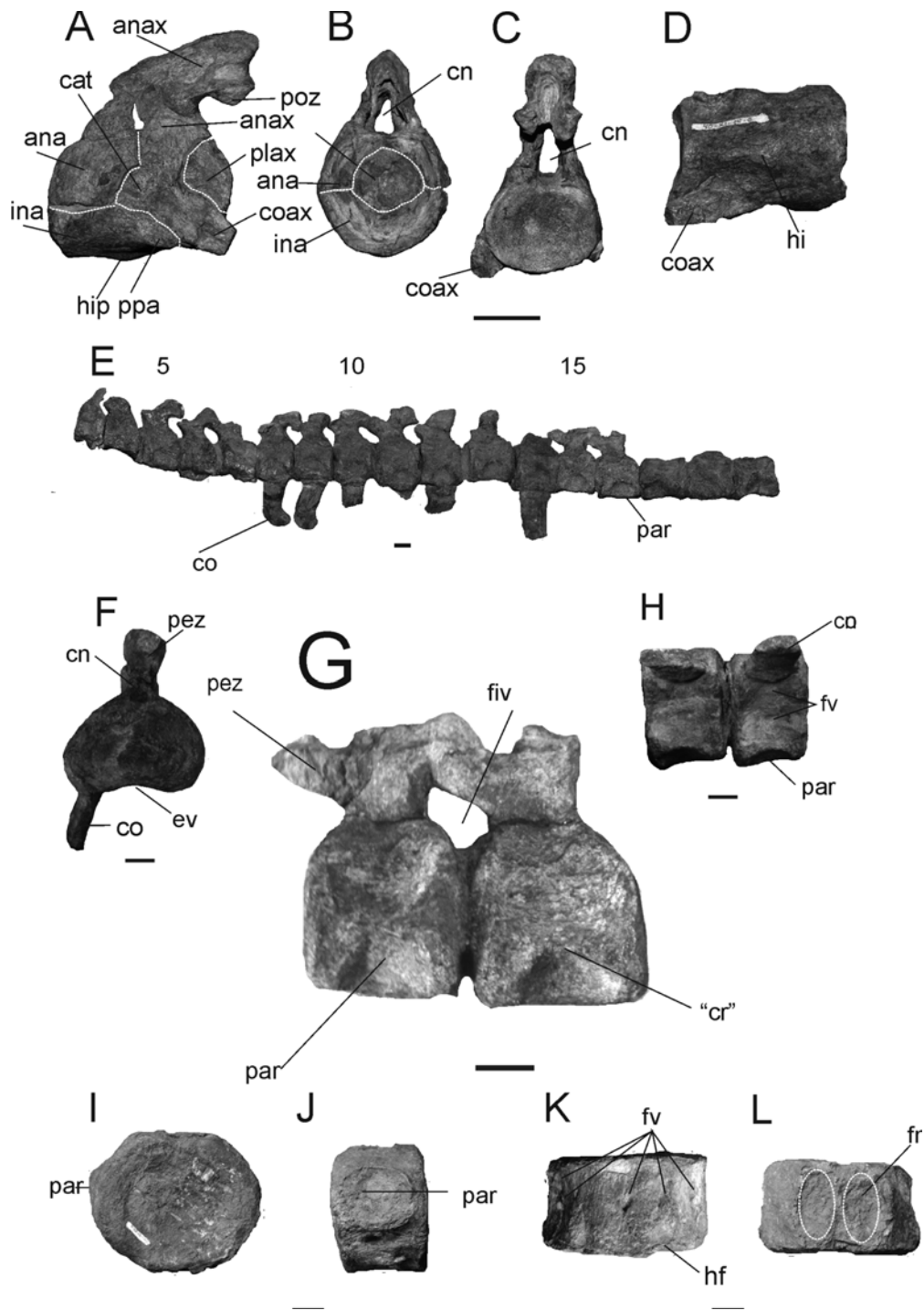


Figura 6.1.3. *Aristonectes parvidens*. MLP 40-XI-14-4 (holotipo). **A-D**, complejo atlas-axis en vista lateral izquierda, **A**, anterior, **B**, posterior, **C** y ventral, **D**. Sector preservado de la región cervical (vértebras 3-19) en vista lateral izquierda, **E**. **F-H**, vértebras cervicales 15-16 en vista, anterior, **F**, lateral izquierda, **G** y ventral, **H**. **I-L**, vértebra caudal en vista anterior, **I**, lateral izquierda, **J** y ventral, **K** y, ventral, **L**. (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, , sección 4.1.1). Escala= 20mm.

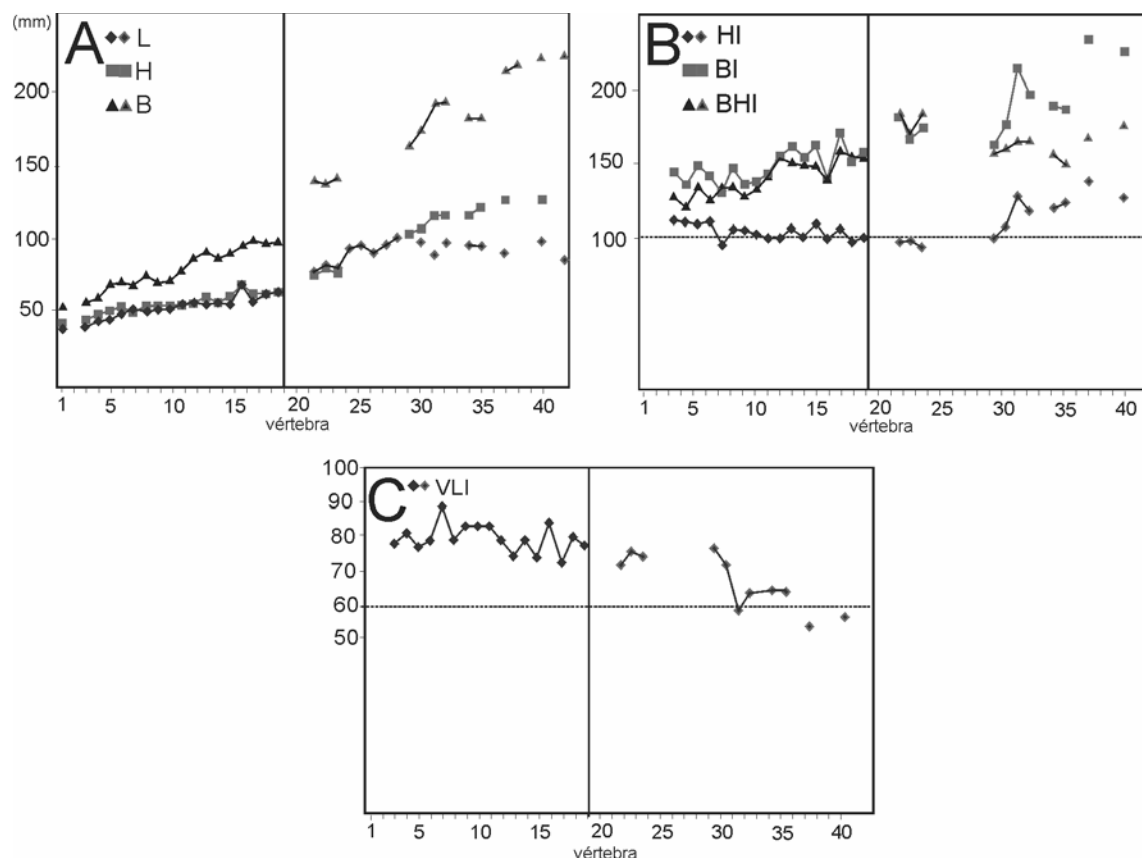


Figura 6.1.4. *Aristonectes parvidens*. Medidas en índices de la región cervical de los ejemplares adultos referidos a *Aristonectes parvidens*. En cada gráfico derecha: MLP 40-XI-14-4 (holotipo); izquierda: MLP 89-III-3-1, referido a *Aristonectes parvidens*. Medidas L, H y B de las vértebras cervicales, **A**; índices HI, BI, BHI, **B**; índice VLI, **C**. (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.2.4.1).

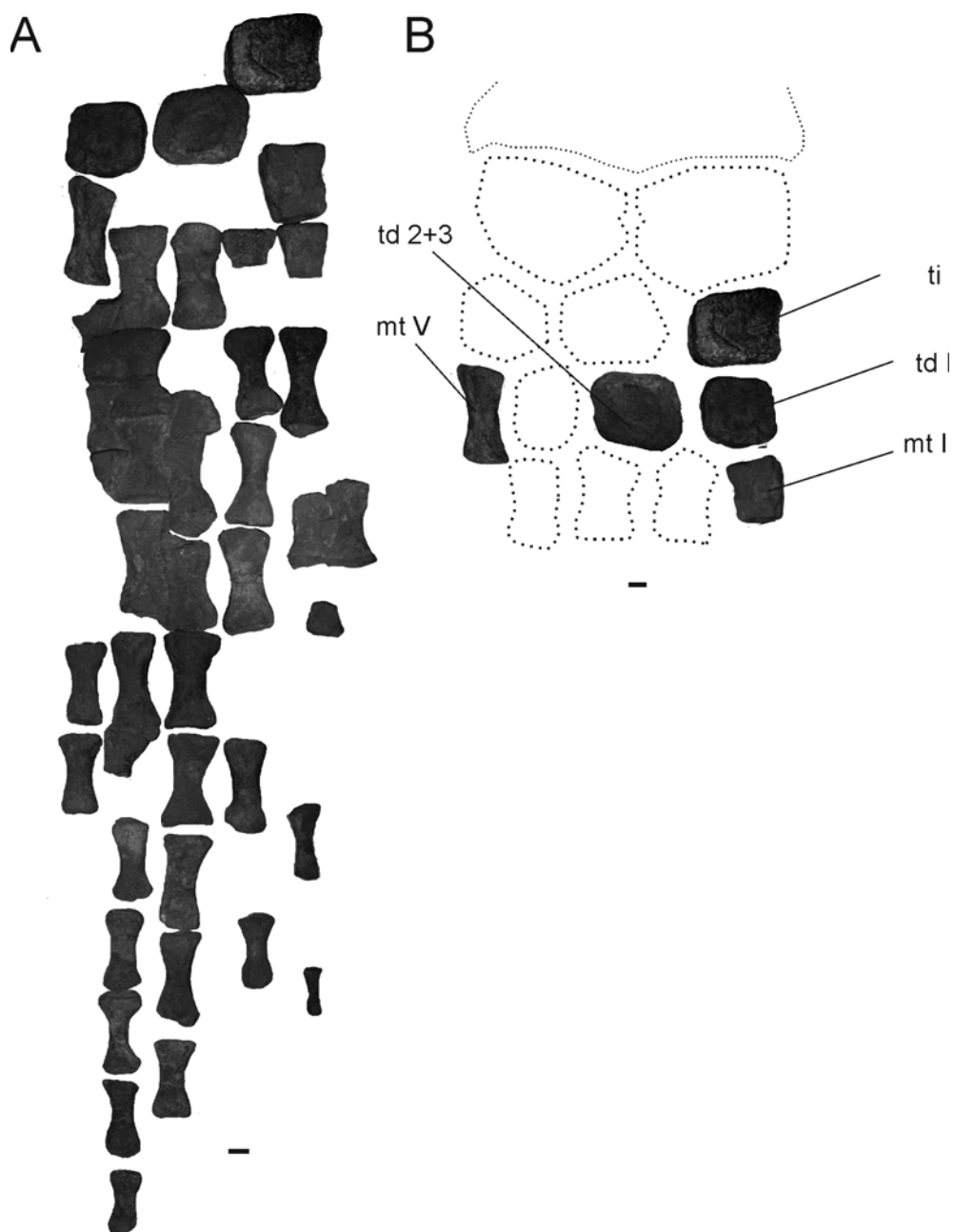


Figura 6.1.5. *Aristonectes parvidens*. MLP 40-XI-14-4 (holotipo). Miembro posterior. Reconstrucción histórica, **A** y reconstrucción basada en las conclusiones de esta tesis, **B** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

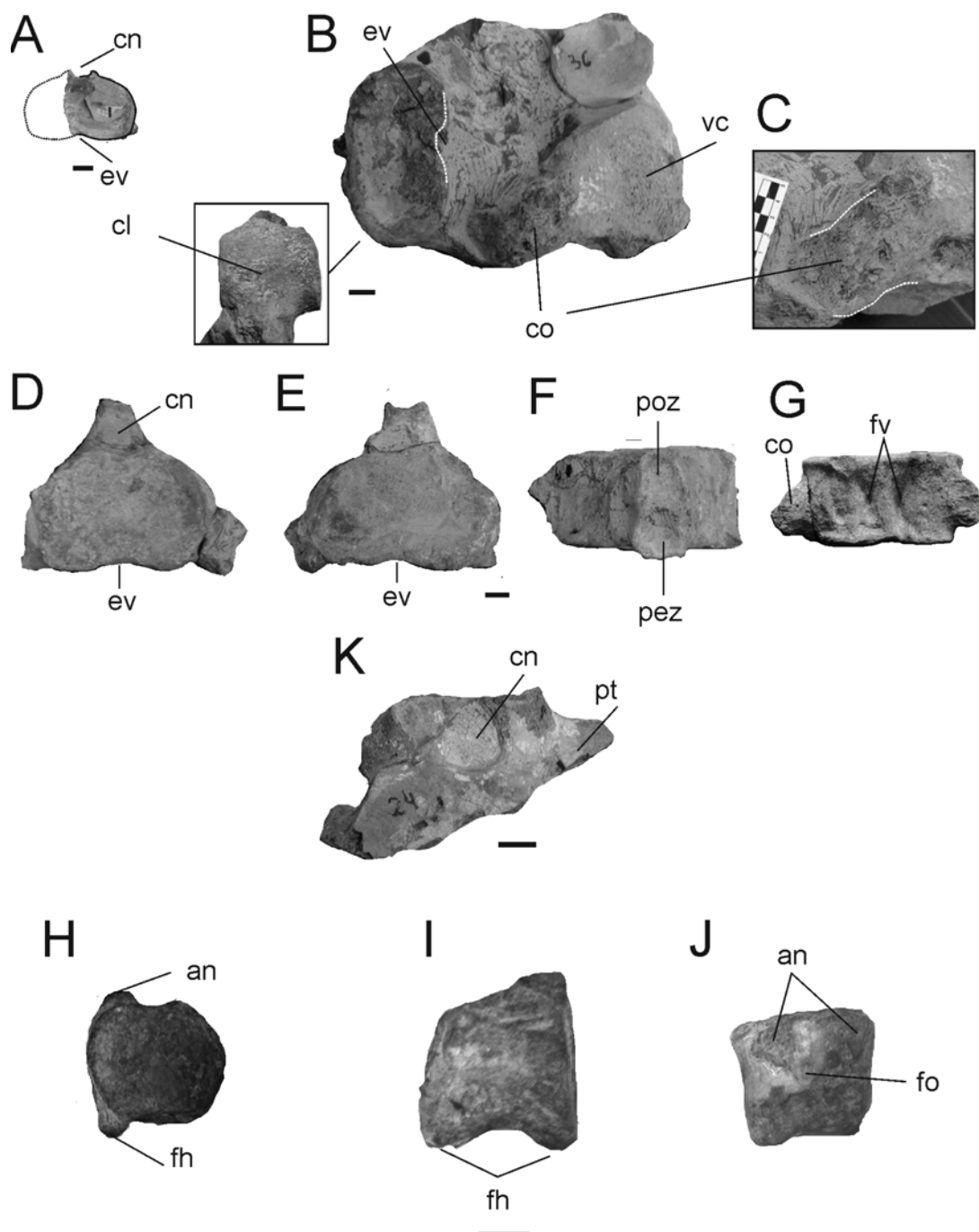


Figura 6.1.6. *Aristonectes parvidens*. MLP 89-III-3-1. Vértebra cervical en vista anterior, **A**; conjunto de dos vértebras cervicales aun unidas por la matriz con detalles de la cresta, **B**; detalle de la superficie lateral de la vértebra indicada, **C**. **D-G** vértebra cervical en, vista anterior, **D**, posterior, **E**, dorsal, **F** y ventral, **G**; vértebra pectoral en vista anterior, **K**. **H-K**, vertebral caudal posterior en vista anterior, **H**, lateral derecha, **I** y, dorsal, **J** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

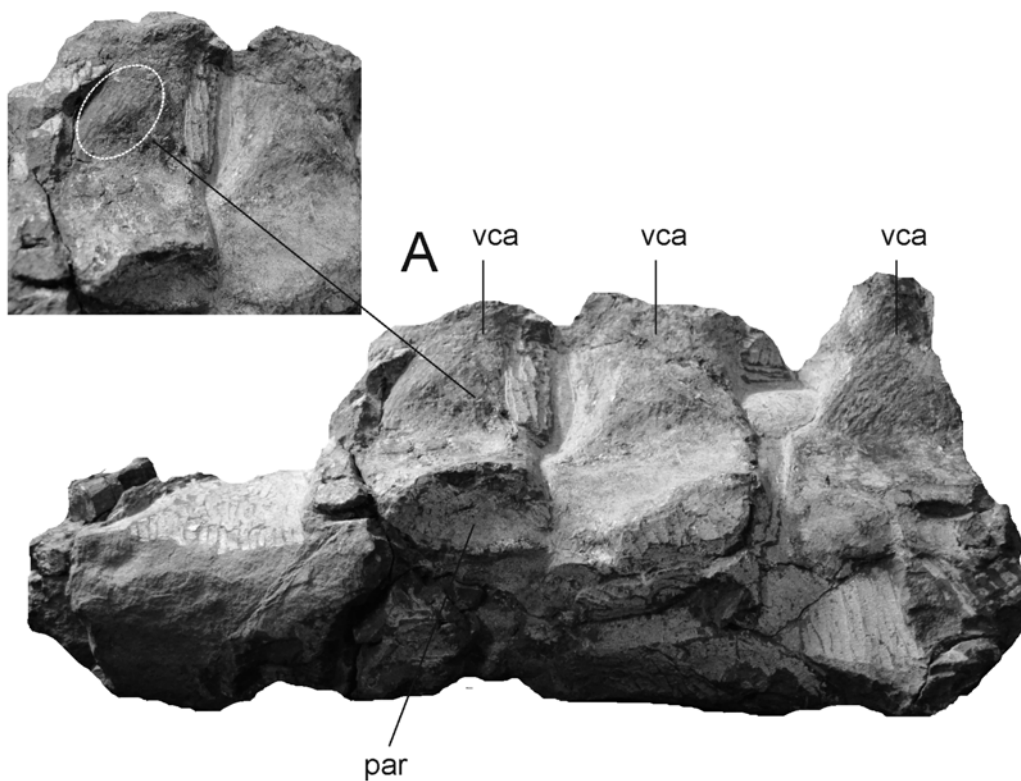
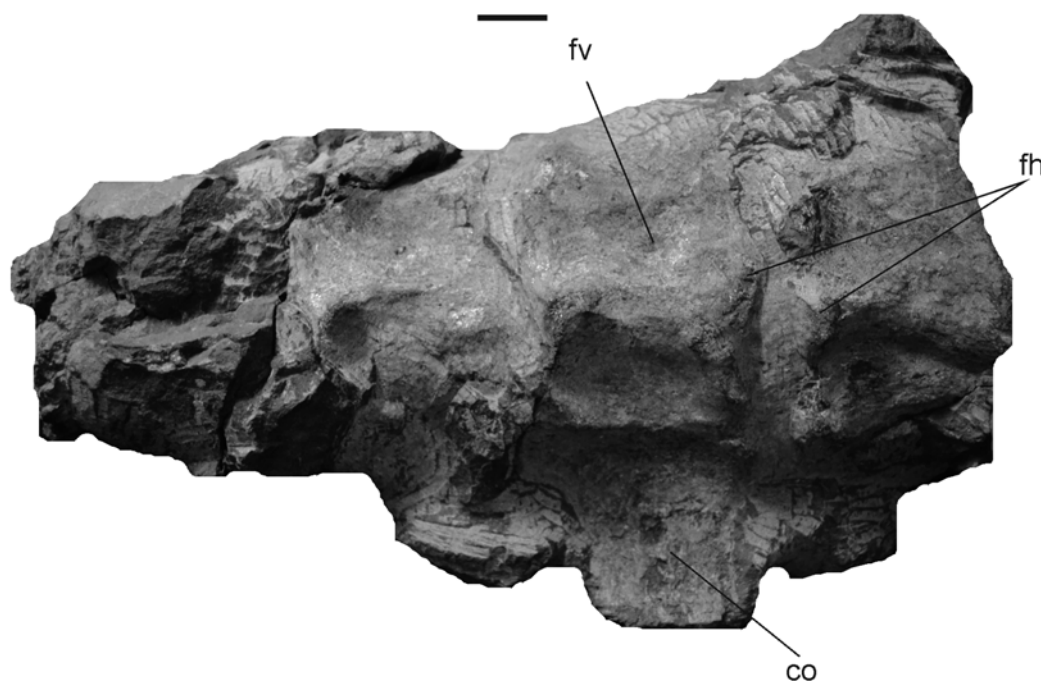
B**C**

Figura 6.1.7. *Aristonectes parvidens*. MLP 89-III-3-1. Vértabras caudales posteriores en vista ventral, **A**; detalle de la zona convexa del arco neural, **B** y vista ventral, **C** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

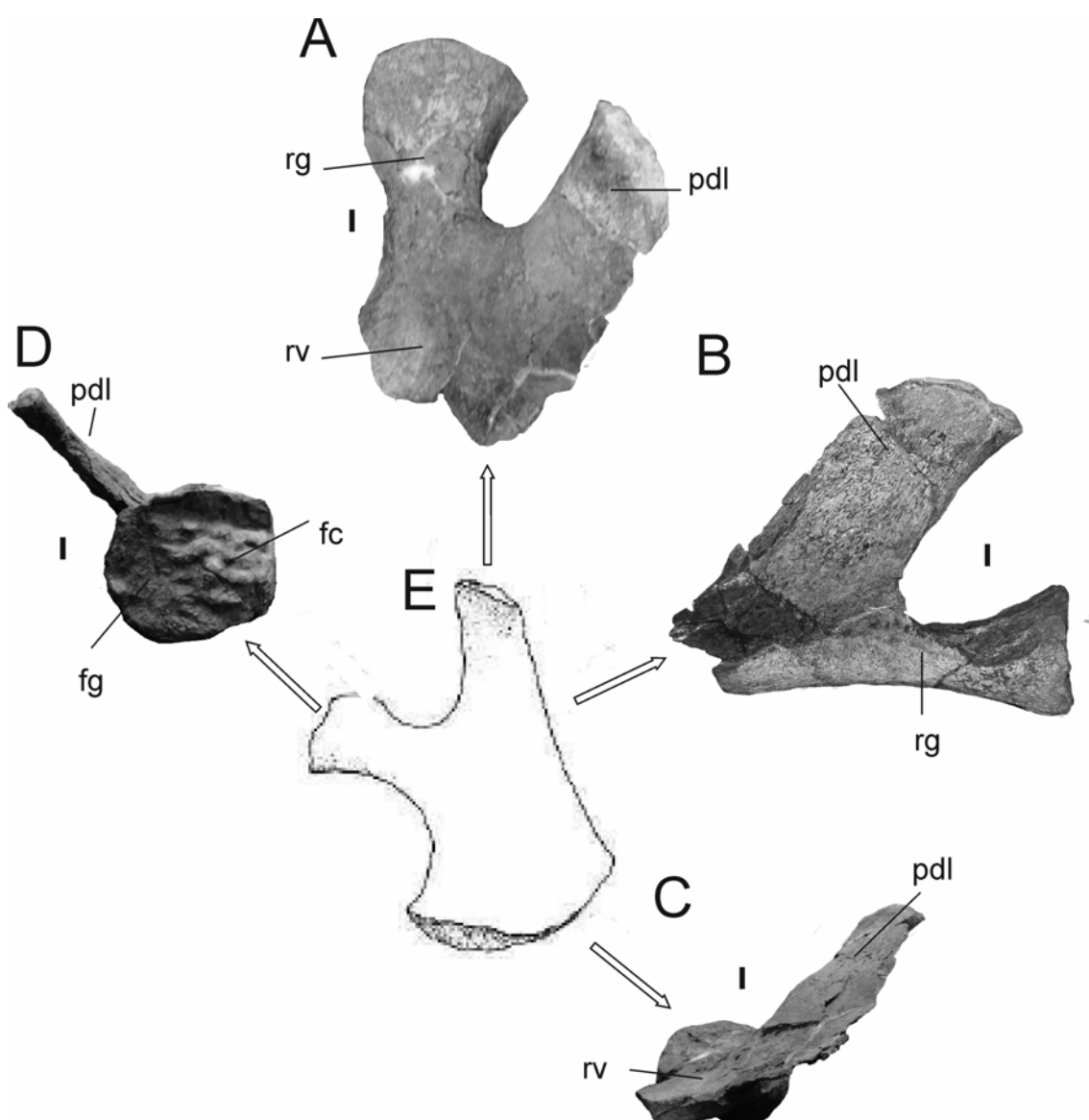


Figura 6.1.8. *Aristonectes parvidens* MLP 89-III-3-1. **A-D**, escapula en vista dorsal, **A**, lateral derecha, **B**, anterior, **C**, posterior, **D**. Esquema orientativo, **E** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

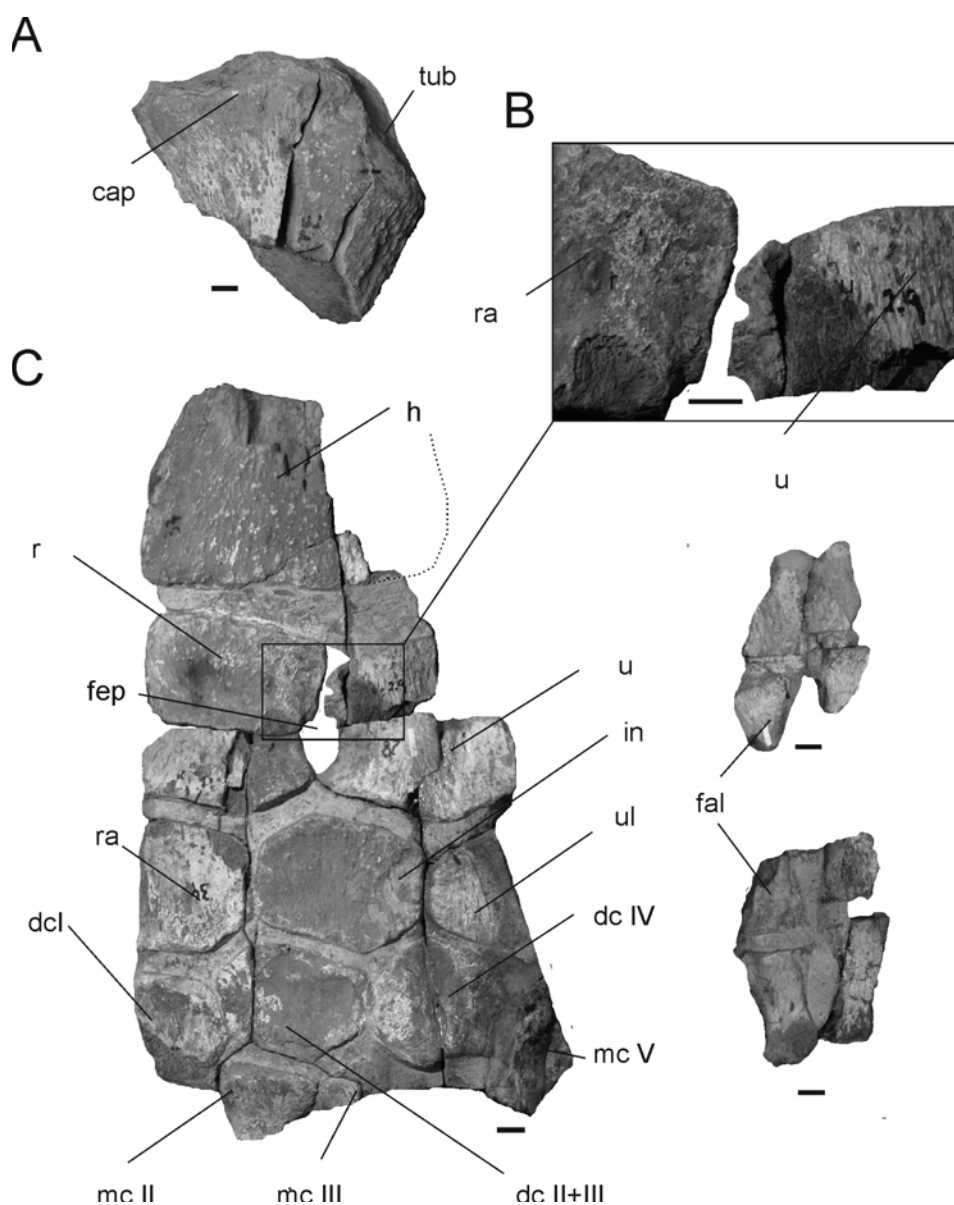


Figura 6.1.9. *Aristonectes parvidens*. MLP 89-III-3-1. Vista lateral de la parte proximal de húmero, **A**; **B**, detalle del foramen epipodial, **C**; parte del miembro anterior que incluye parte distal del húmero, epipodio, carpales proximales, carpales distales, metacarpales II, III y IV, y falanges, **D** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

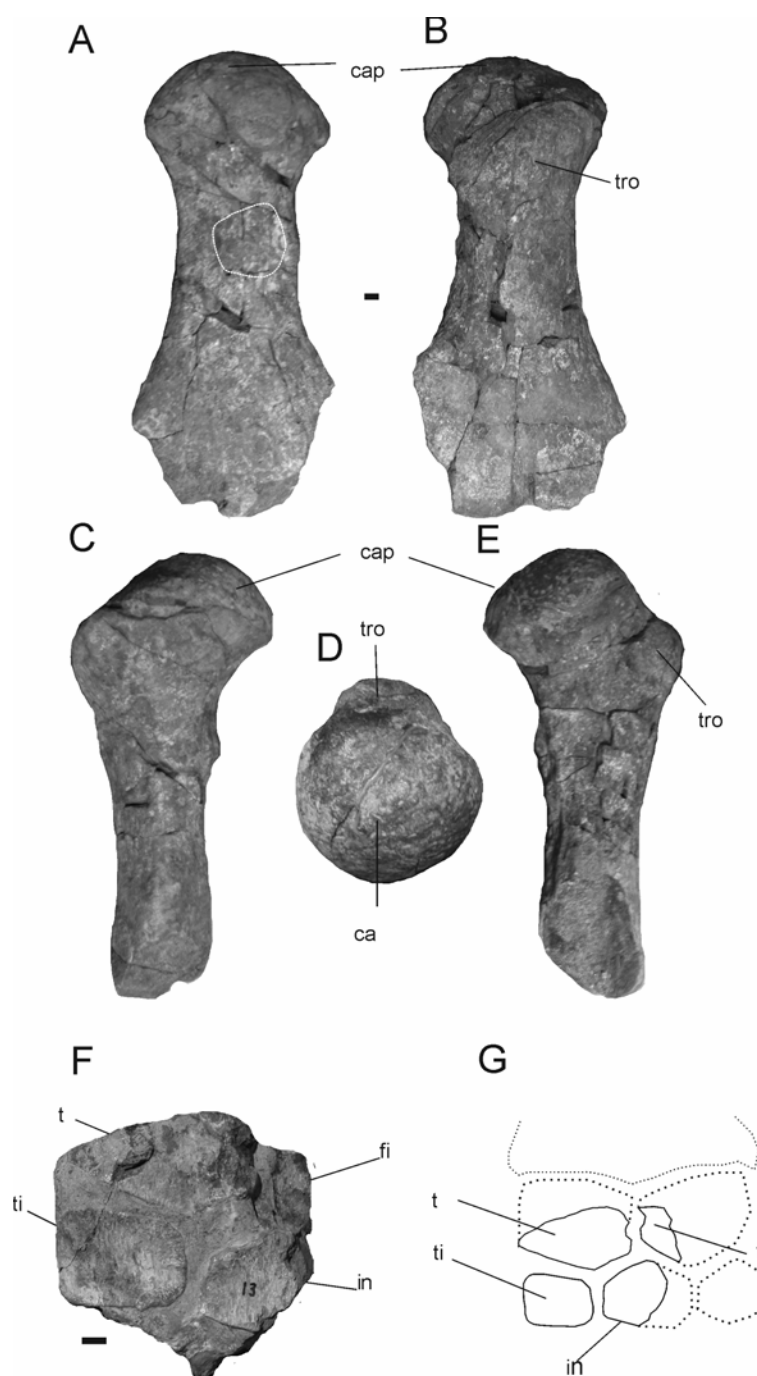


Figura 6.1.10. *Aristonectes parvidens*. MLP 89-III-3-1. **A-E**, fémur izquierdo en vista ventral, **A**, dorsal, **B**, anterior, **C**, proximal, **D** y posterior, **E**, epipodio del miembro posterior, tibial e intermedio, **F**; esquema interpretativo, **G** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

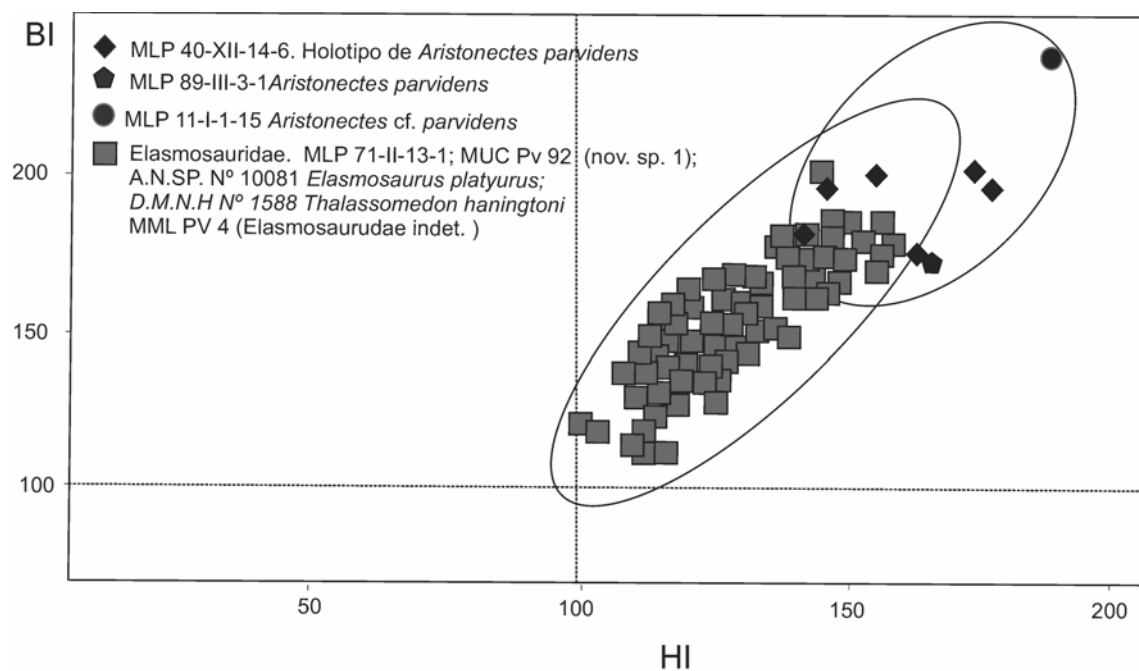


Figura 6.1.11. Diagrama HI-BI de las vértebras caudales. Diferentes elasmosáuridos generalizados, ■; MLP 40-XII-14-6, holotipo de *A. parvidens*, ◆ ; MLP 89-III-3-1 *A. parvidens*, ▲ y MLP 11-I-1-15 *Aristonectes cf. parvidens*, ●. Sección 4.2.4.1

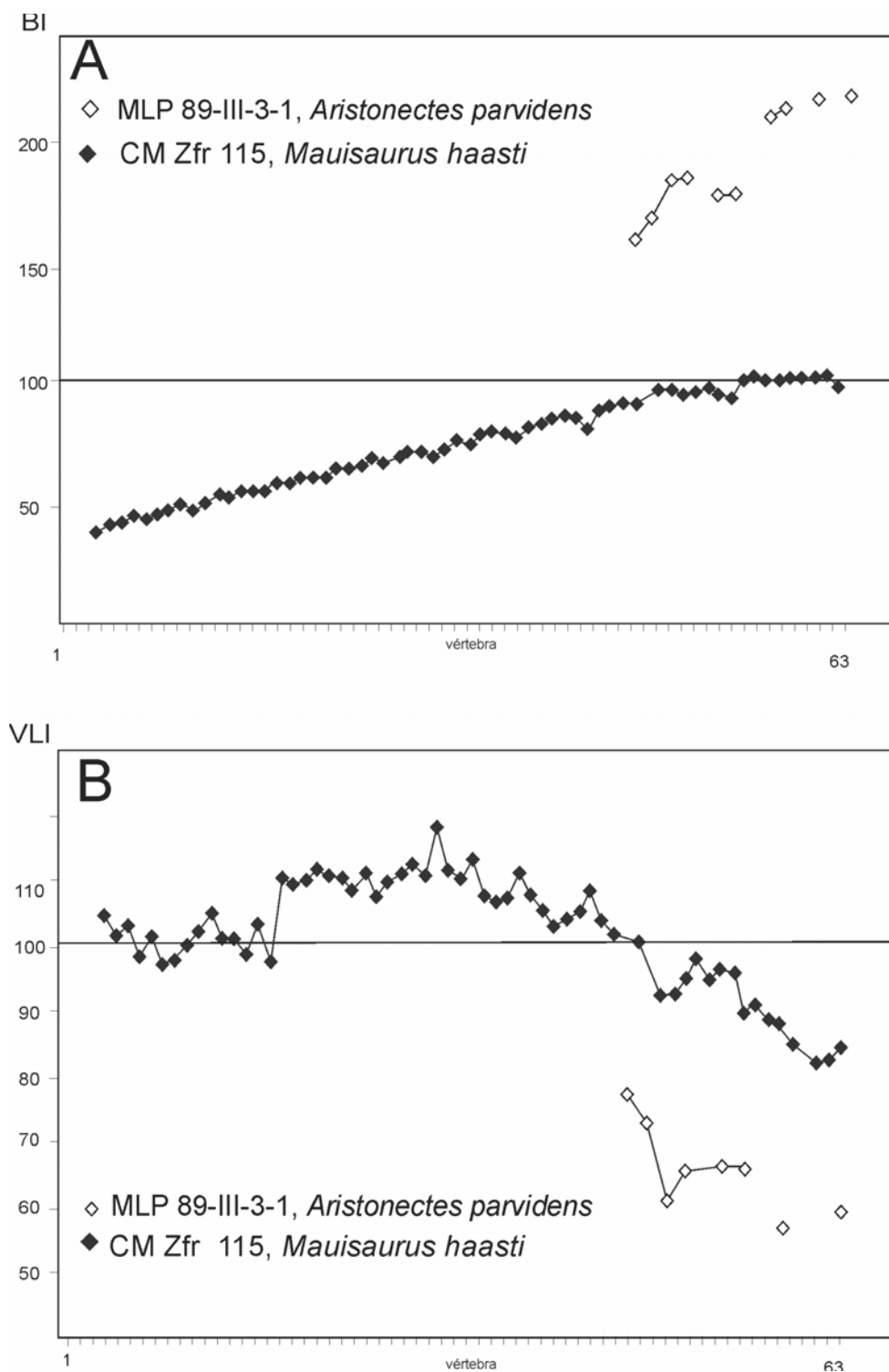


Figura 6.1.12. Comparación de medida B e índice VLI de los ejemplares MLP 89-III-3-1, *Aristonectes parvidens* y CM Zfr CM 115, *Mauisaurus haasti*. Medida B, **A** e Índice VLI, **B** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

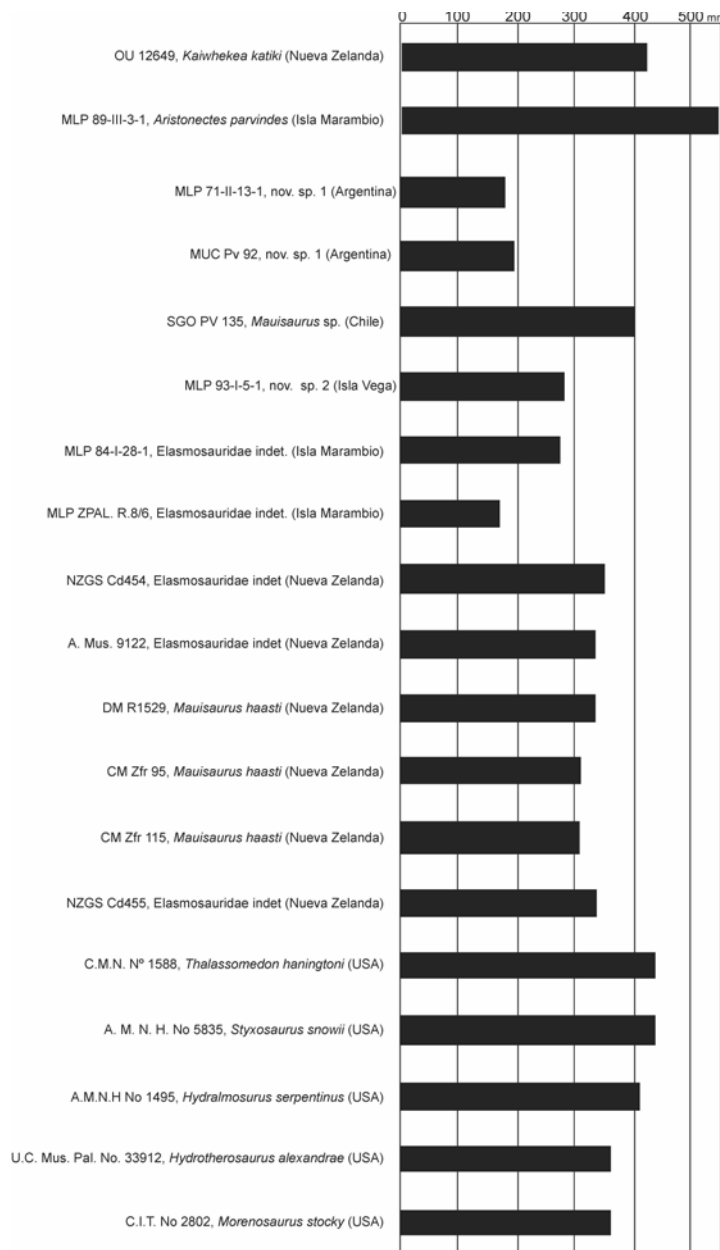


Figura 6.1.13. Comparación de las medidas de los fémures del ejemplar MLP 89-III-3-1 referido a *Aristonectes parvindex* y otros fémures de elasmosáuridos del Cretácico Tardío (datos tomados de Welles, 1943, 1952, 1962; Wiffen y Moisley, 1986; Fostowicz-Frelik y Gazdzicki, 2001; Hiller *et al.*, 2005 y esta Tesis).

Aristonectes cf. parvidens

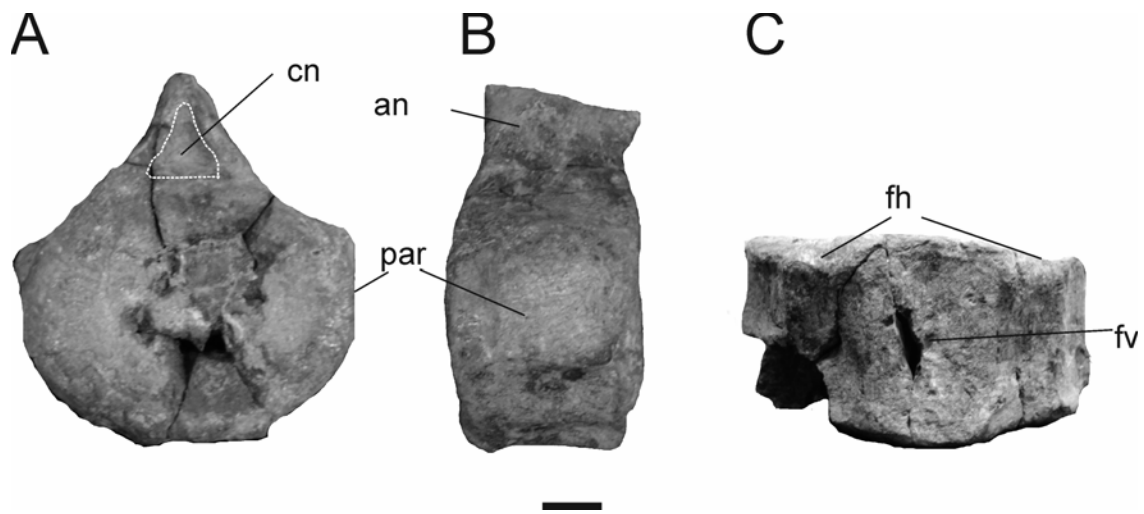


Figura 6.1.14. *Aristonectes cf. parvidens*. MLP 11-I-1-15. Vértebra caudal en vista anterior, **A**, lateral derecha, **B** y ventral, **C** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

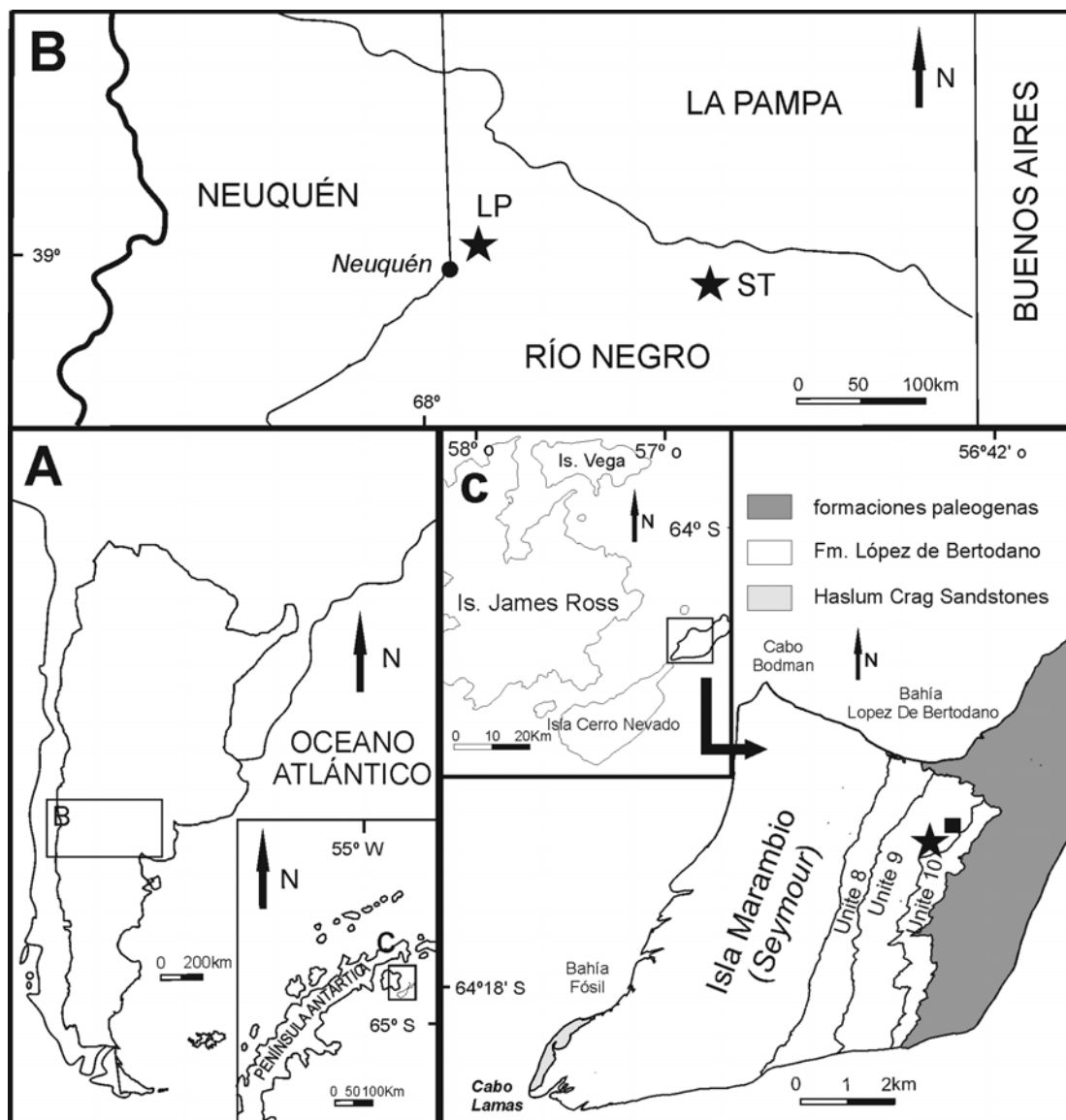


Figura 6.1.15. Localidades donde fueron colectados los ejemplares referidos a *Aristonectes cf. parvidens*. Ubicación general, **A**; MML PV 132 y MUC Pv 131, **B** y MLP 89-III-3-2, **C**.

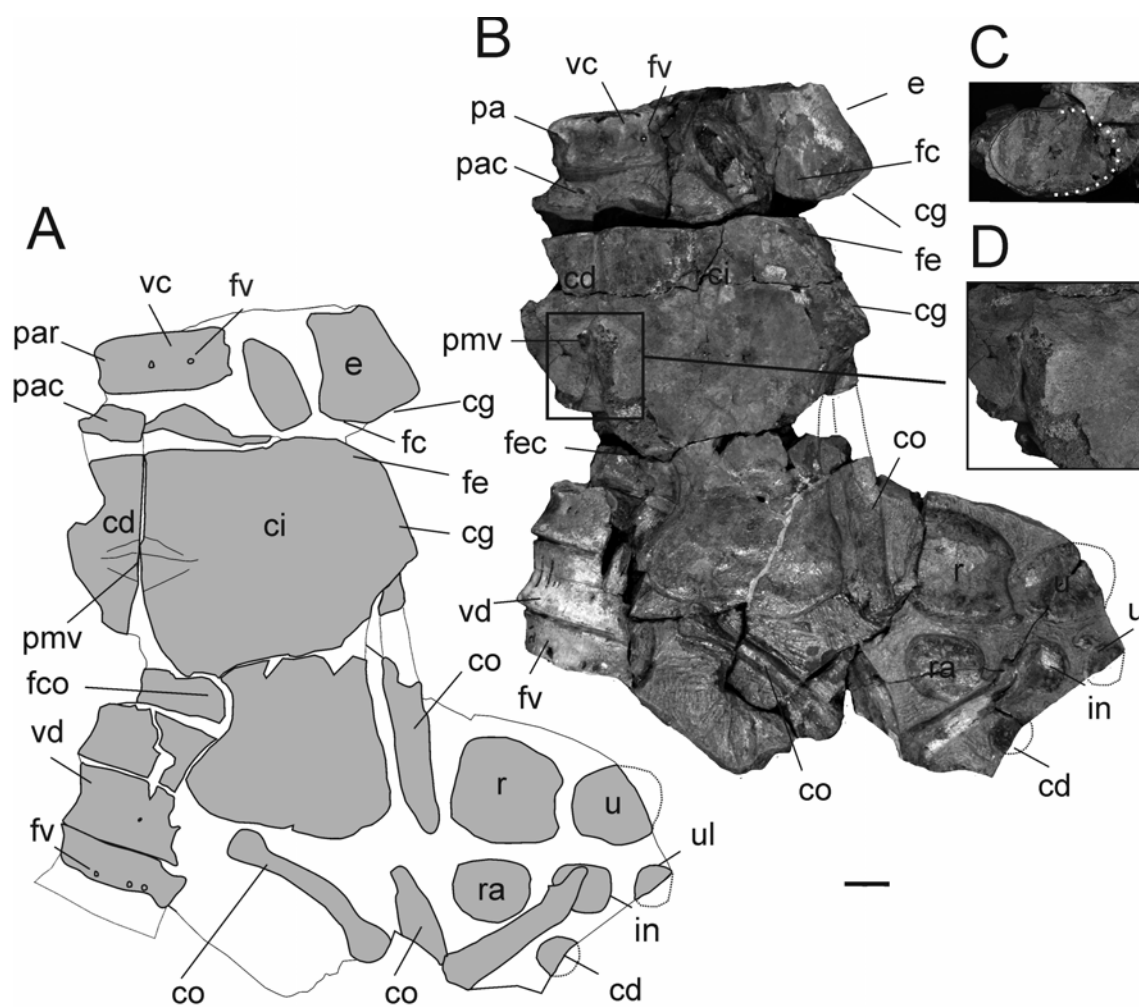


Figura 6.1.16. MLP 89-III-3-2 *Aristonectes* cf. *parvidens*. **A-B**, postcráneo en vista ventral. Diagrama interpretativo, **A**, fotografía, **B** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala = 40 mm

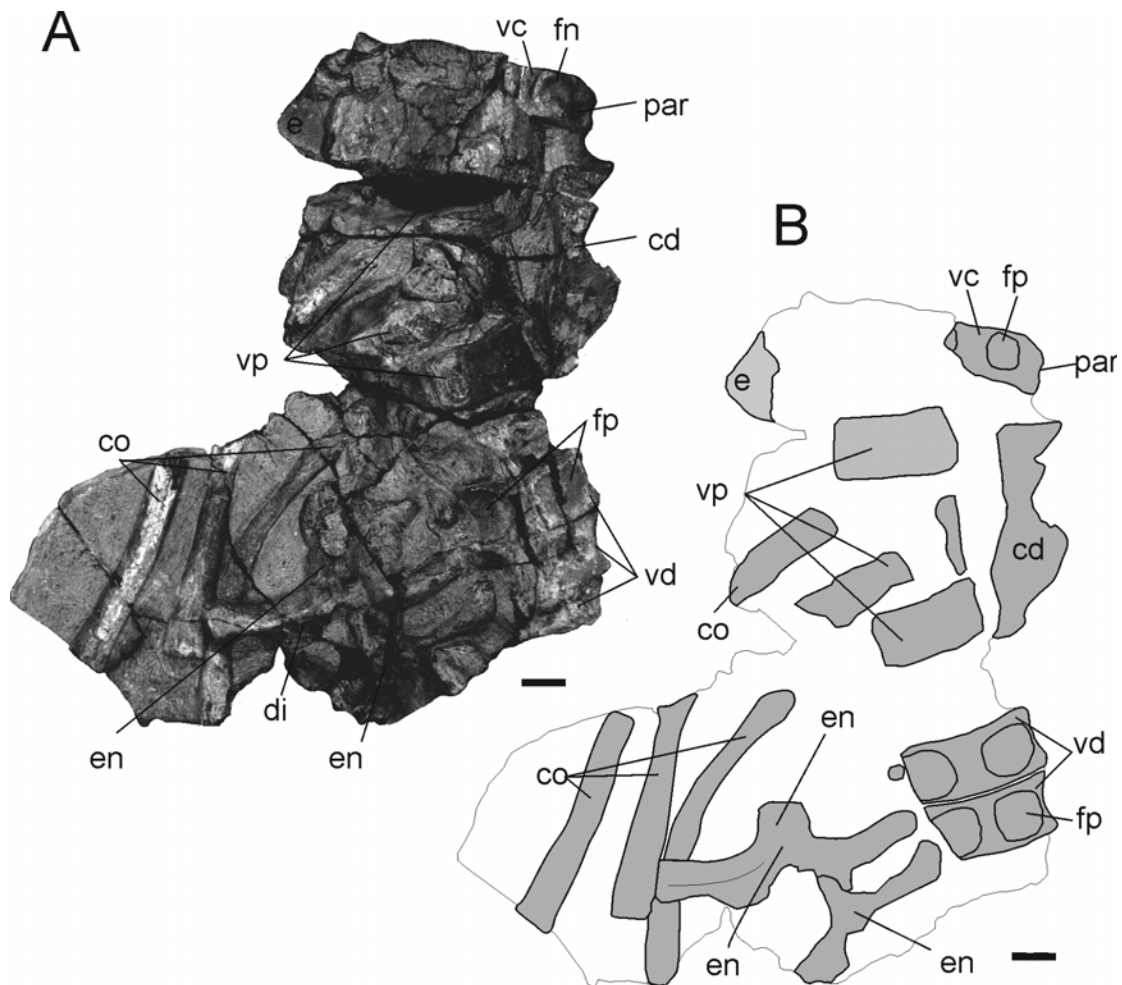


Figura 6.1.17. *Aristonectes cf parvidens*. MLP 89-III-3-2. **A-B**, postcráneo en vista dorsal. Fotografía, **A** y diagrama interpretativo, **B** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala = 40 mm.

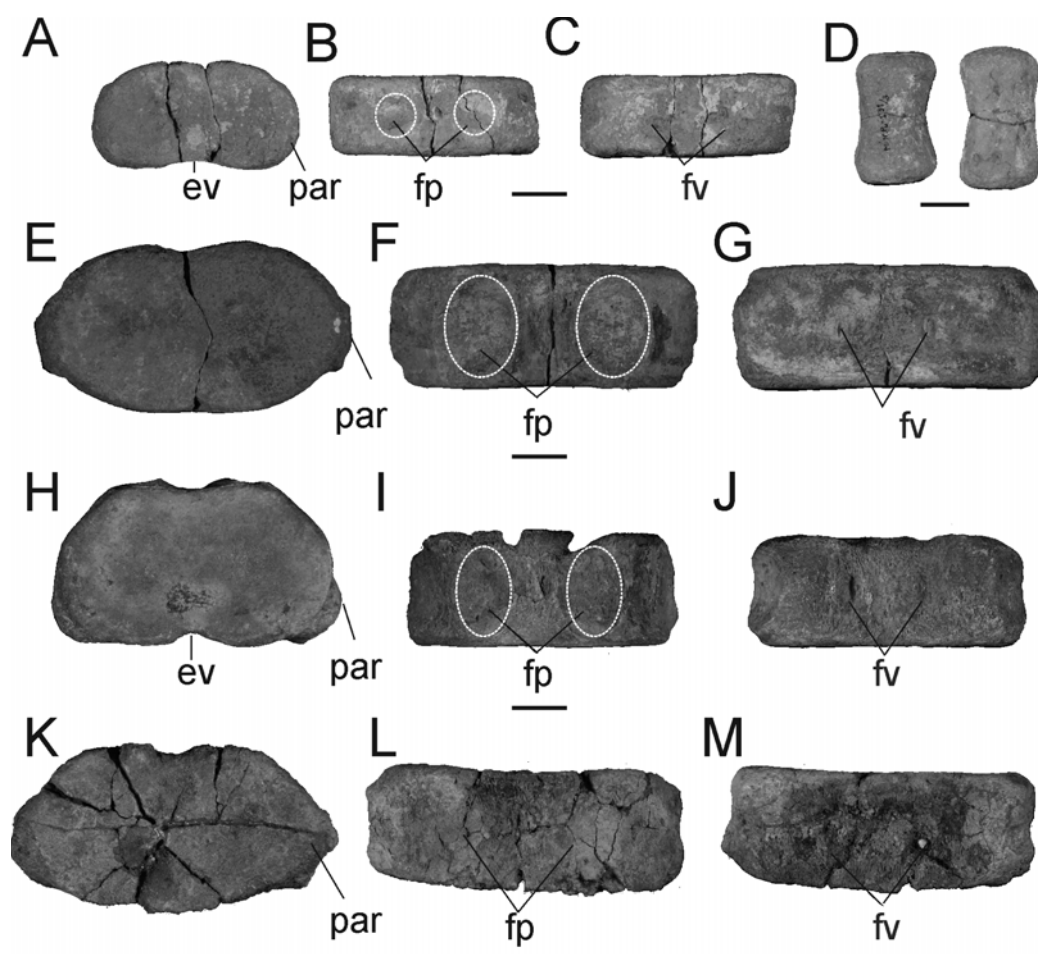


Figura 6.1.18. *Aristonectes* cf. *parvidens*. MUCPv 131; **A-C**, vértebra cervical anterior en vista anterior, **A**, dorsal, **B** y ventral, **C**. Falanges, **D**. **E-G** vértebra cervical posterior en vista anterior, **E**, dorsal, **F** y ventral, **G**. MML PV 192; **H-J**, vértebra cervical anterior en vista anterior, **H**, dorsal, **I** y ventral, **J**. **K-M**, vértebra cervical posterior en vista anterior, **K**, dorsal, **L** y ventral, **M** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20 mm.

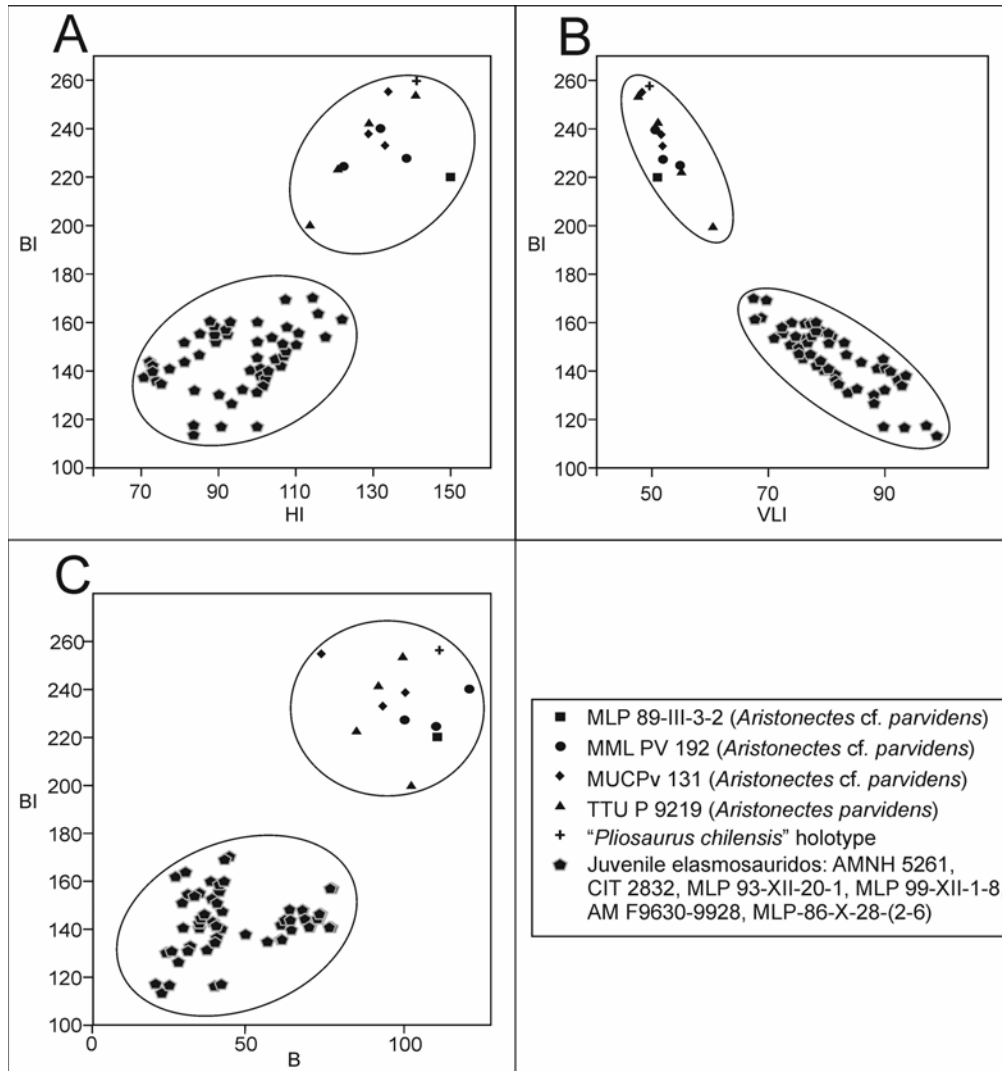


Figura 6.1.19. Diagramas bivariados de los valores de ejemplares juveniles de *Aristonectes cf. parvidens* y otros elasmosáuridos. HI-BI, **A**, VLI-BI, **B** y BI-B, **C**. (ver Tomo I, sección 4.2.4.1)

***Aristonectes* sp.**

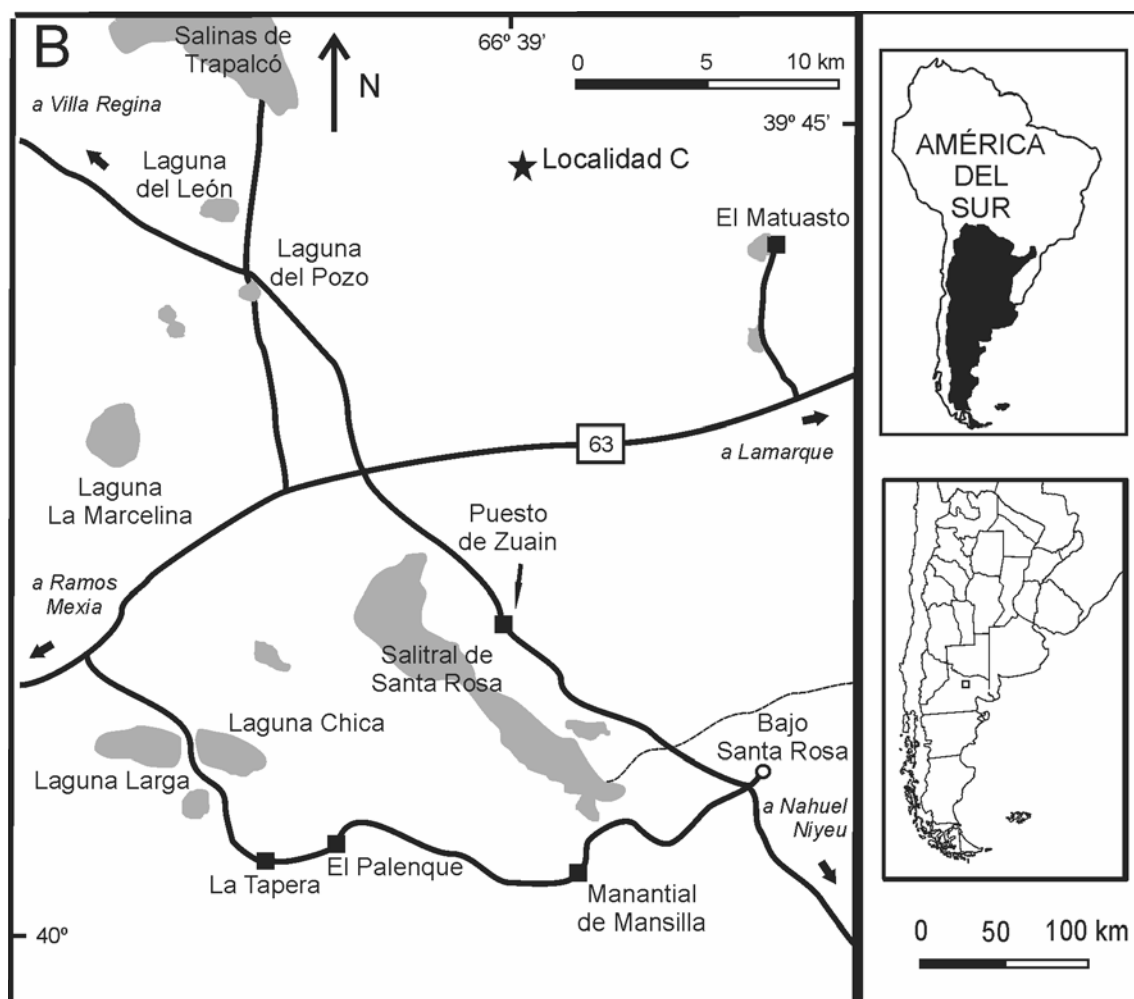


Figura 6.1. 20. Localidad donde fue colectado el ejemplar MML PV 5 (*Aristonectes* sp.), C.

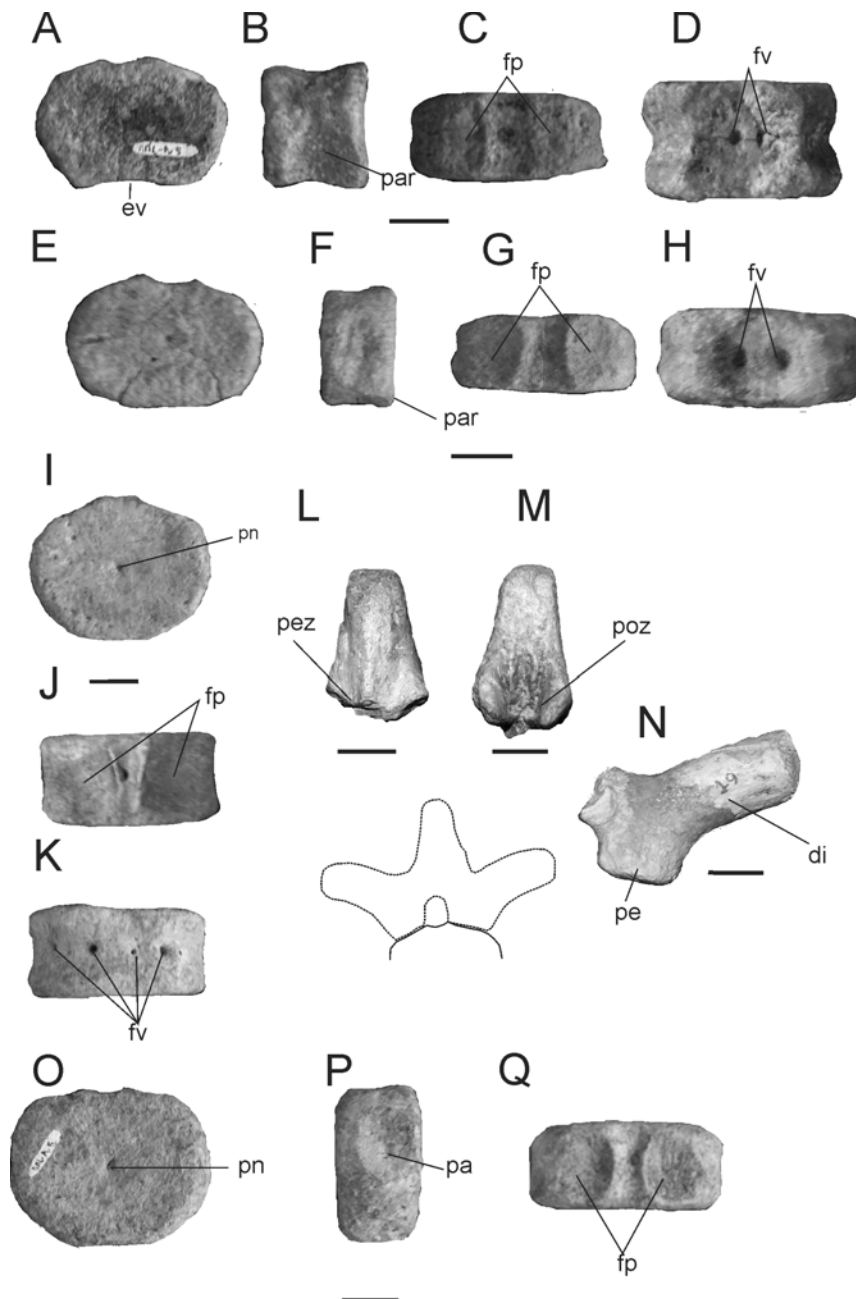


Figura 6.1.21. *Aristonectes* sp. MML PV 5 **A-D**, centro vertebral cervical anterior en vista anterior, **A**, lateral izquierda, **B**, dorsal, **C** y ventral, **D**. **E-H**, centro vertebral cervical posterior en vista anterior, **E**, lateral izquierda, **F**, dorsal, **G** y ventral, **H**. **I-K**, vértebra dorsal en vista anterior **I**, dorsal, **J** y ventral, **K**. **L-M**, arco neural dorsal, espina neural vista anterior, **L**; espina neural vista posterior, **M** y diapófisis y pedicelo, **N**. **O-Q**, centro vertebral caudal en vista anterior, **O**, lateral, **P** y dorsal, **Q** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

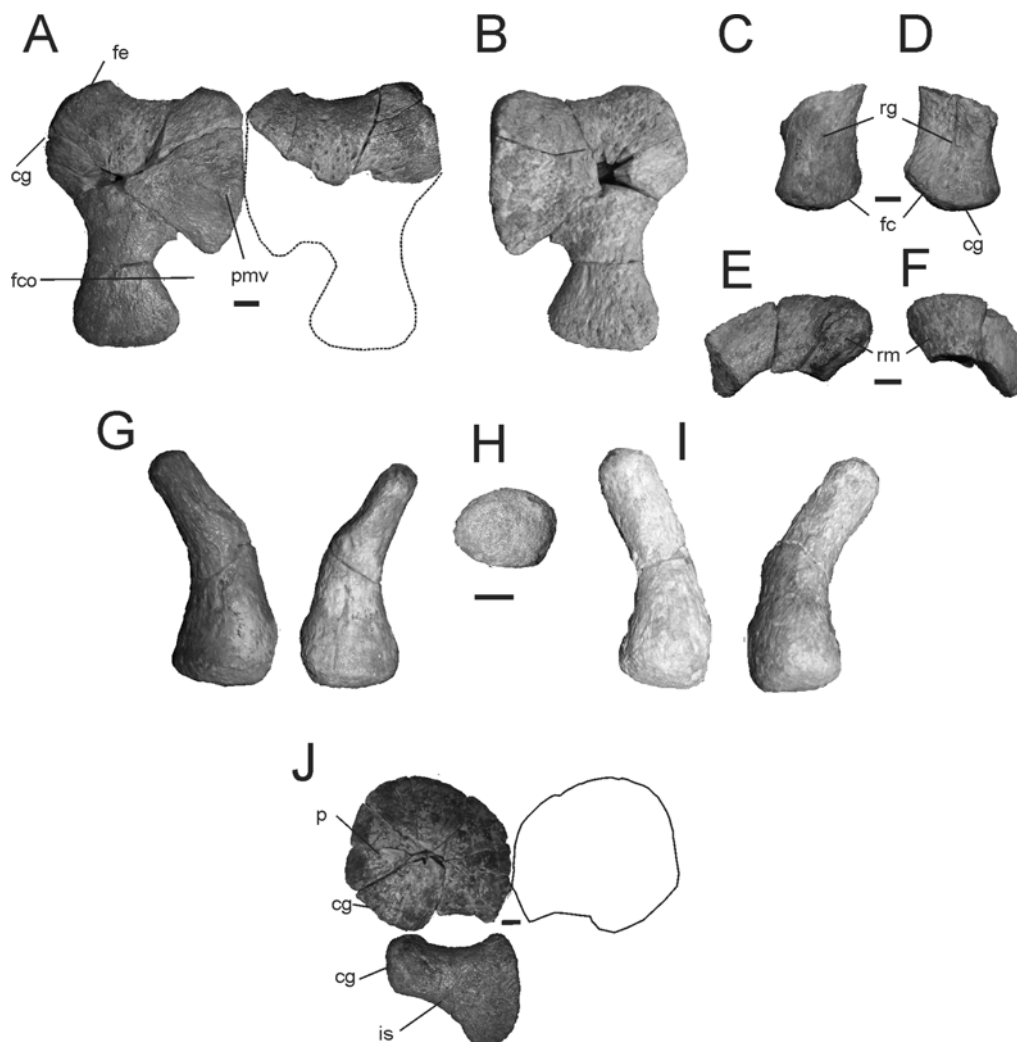


Figura 6.1.22. *Aristonectes* sp MML PV 5. **A-B**, coracoides en vista ventral, **A** y dorsal, **B**. **C-D**, parte proximal de escápula en vista, ventral, **C** y dorsal, **D**. **E-F**, parte distal de escápula en vista dorsal, **E** y ventral, **F**. **G-I**, íliones en vista medial, **G**, proximal, **H** y lateral, **I**. Pubis e isquión en vista dorsal, **J** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

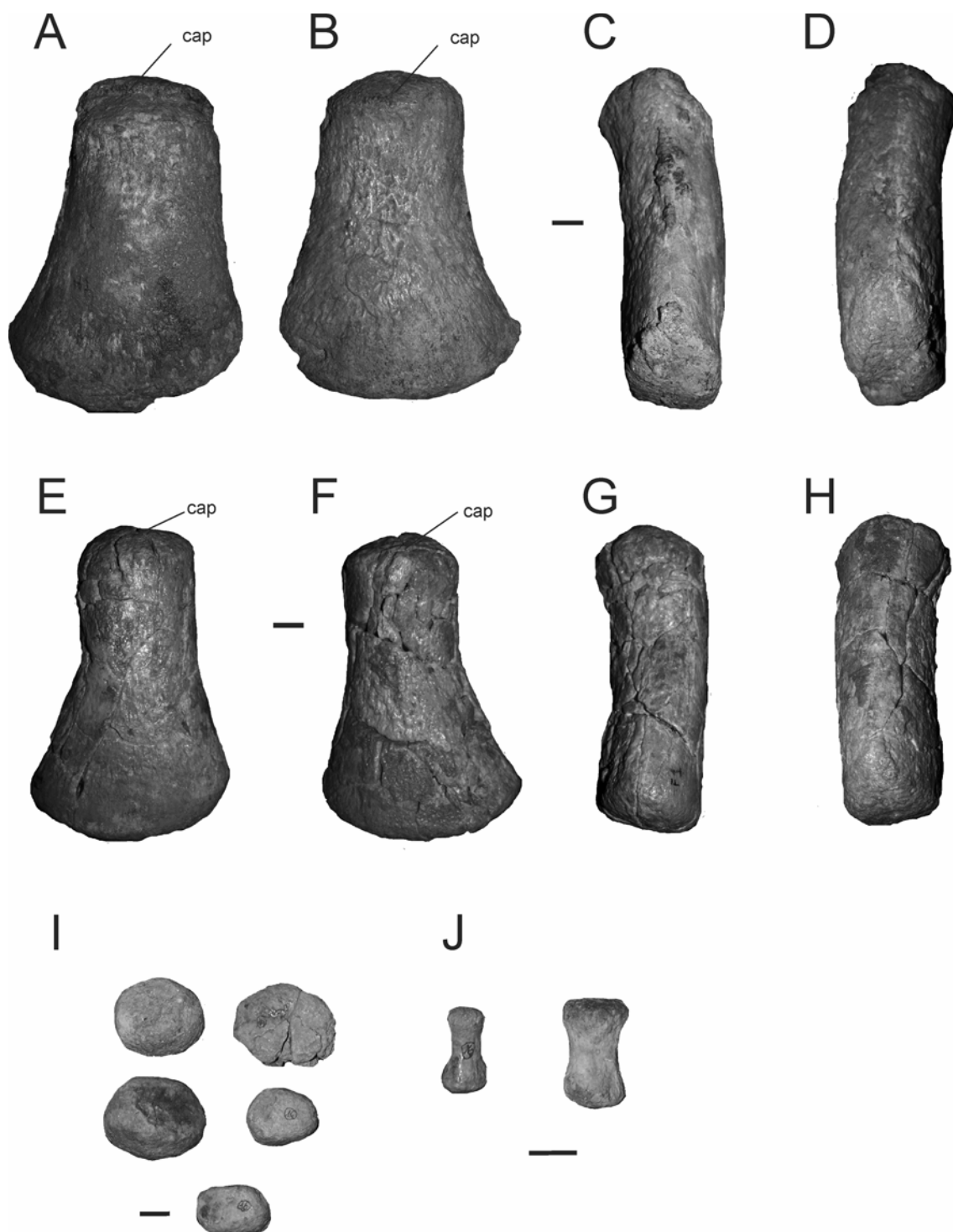


Figura 6.1.23. *Aristonectes* sp, MML PV 5. **A-D**, húmero derecho en vista dorsal, **A**, ventral, **B**, posterior, **D** y anterior, **E**. **E-H**, fémur izquierdo en vista, dorsal, **E**, ventral, **F**, posterior, **G**, y anterior, **H**. Cuatro elementos del epipodio y tarsales/carpales indeterminados, **I**. Falanges, **J** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

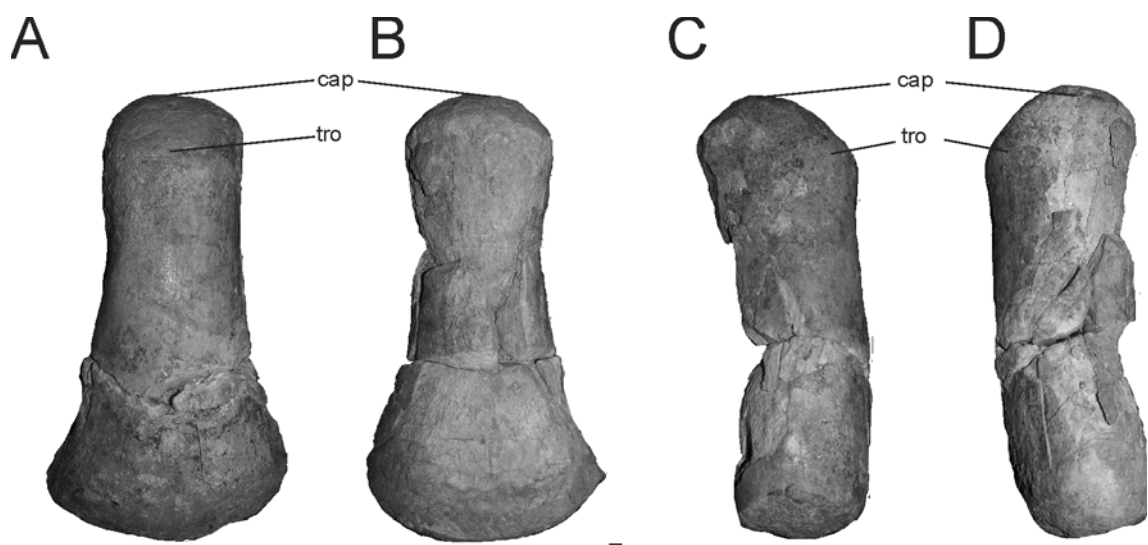


Figura 6.1.24 *Aristonectes* sp, MML PV 193. **A-D**, fémur derecho en vista dorsal, **A**, ventral, **B**, posterior, **C** y anterior, **D** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

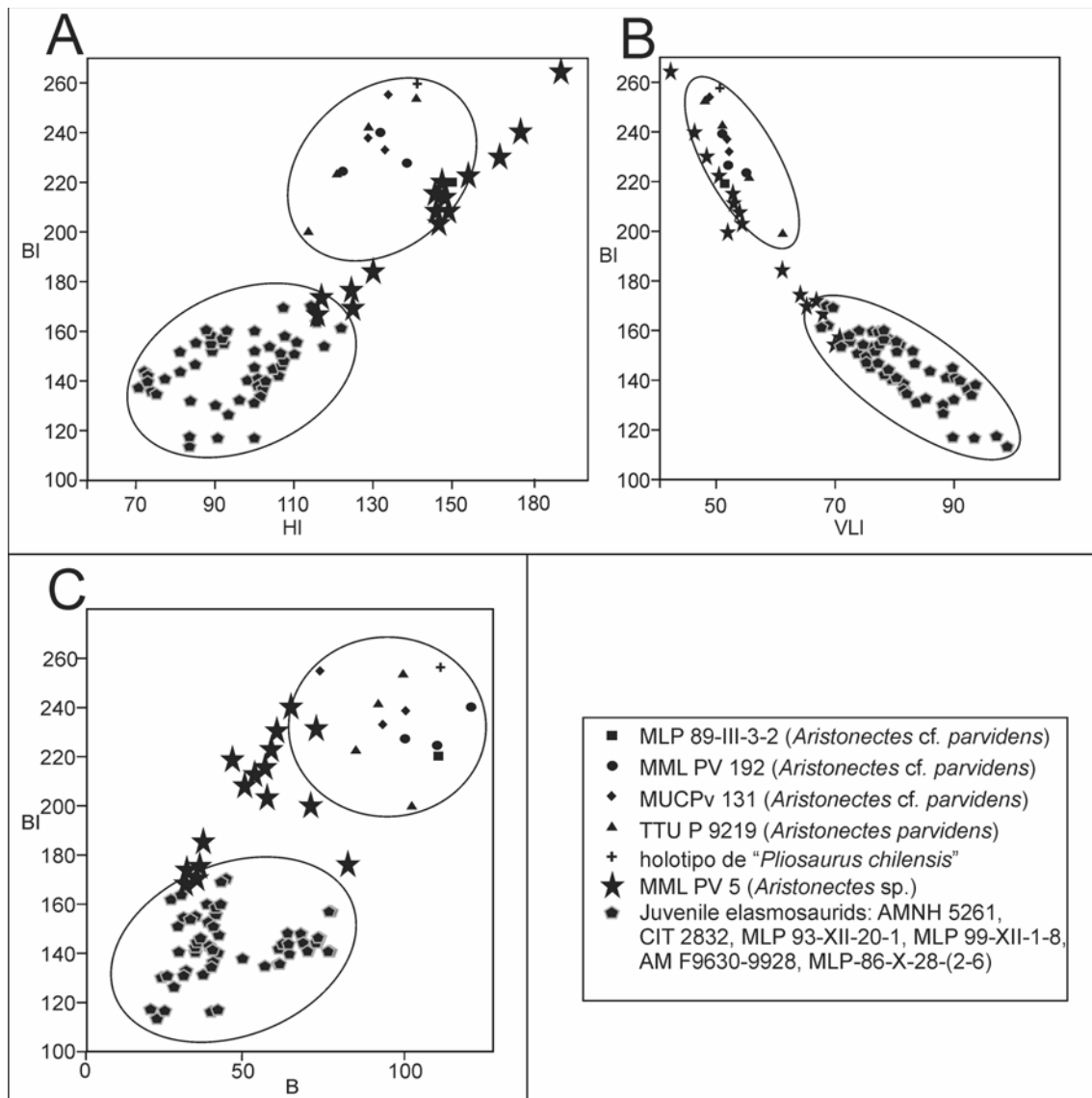


Figura 6.1.25. Diagramas bivariados de los valores de ejemplares juveniles de *Aristonectes parvidens*; *Aristonectes* cf. *parvidens*, MML PV5 (*Aristonectes* sp) y otros elasmosáuridos juveniles. HI-BI, **A**, VLI-BI, **B** y BI-B, **C**. (ver Tomo I, sección 4.2.4.1)

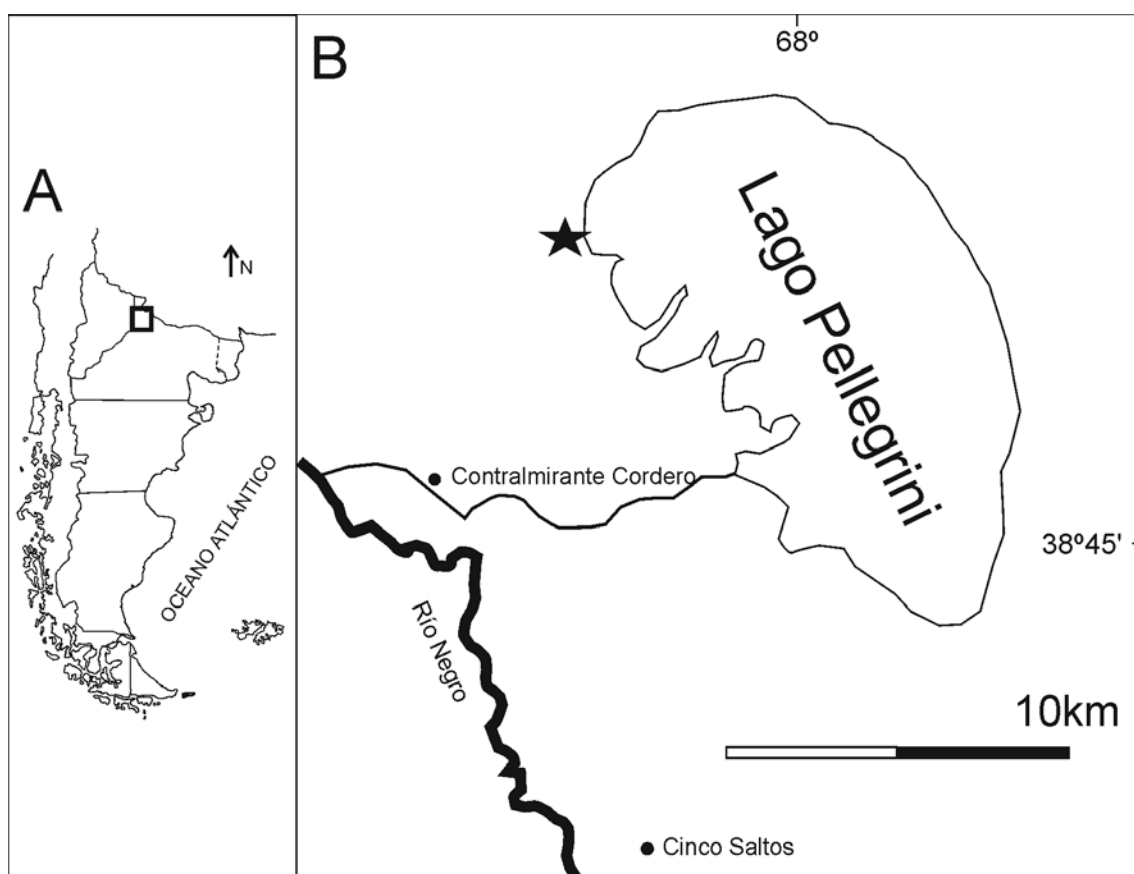


Figura 6.2.1. Río Negro, Lago Pellegrini. Localidad donde fue colectado el ejemplar MCS PV 4 y MLP 71-II-13-1.

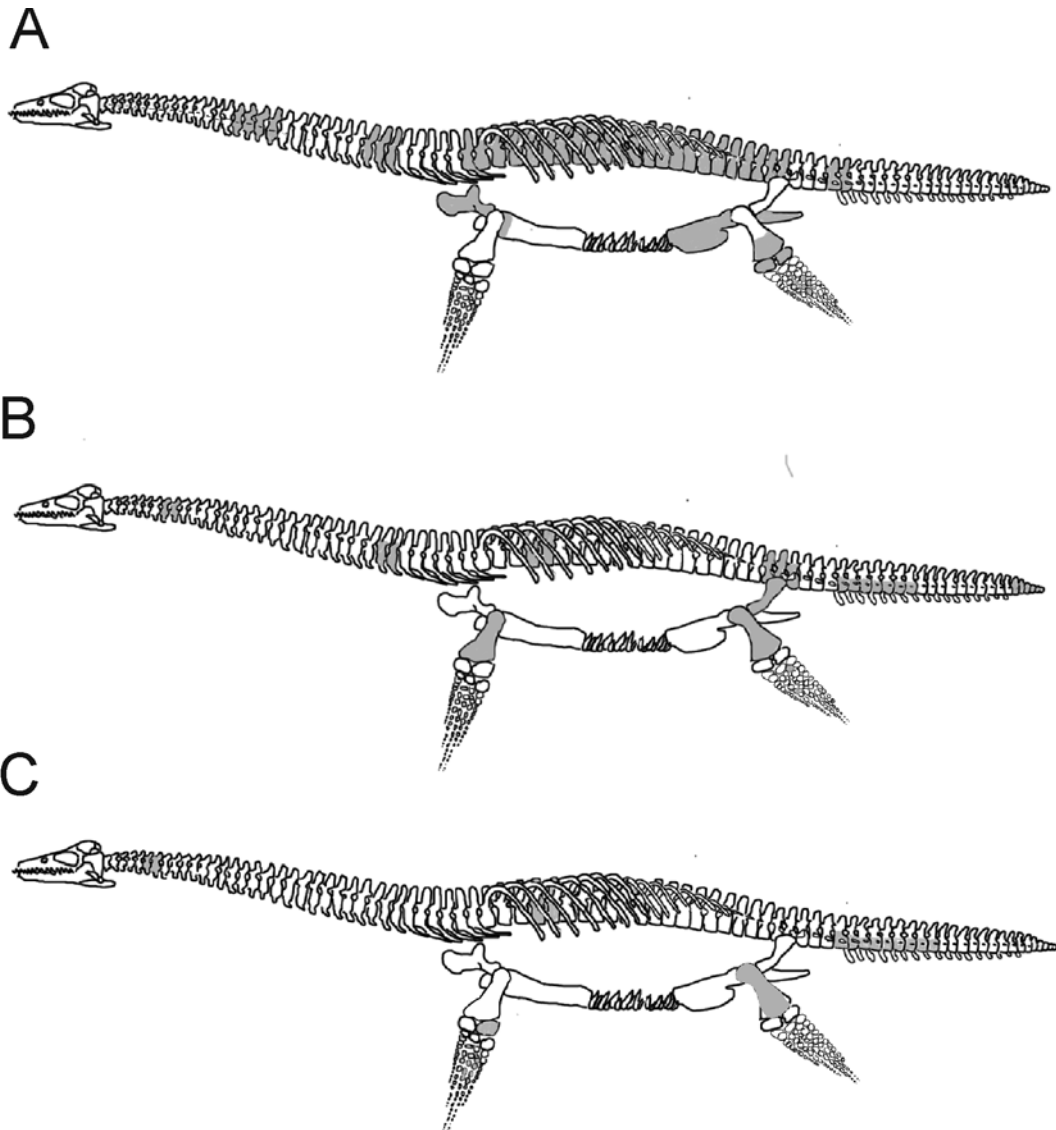


Figura 6.2.2. Nov. gen. et sp. 1. Elementos preservados (en gris). MCS PV 4, **A**, MLP 71-II-13-1, **B** y MUC Pv 92, **C**.

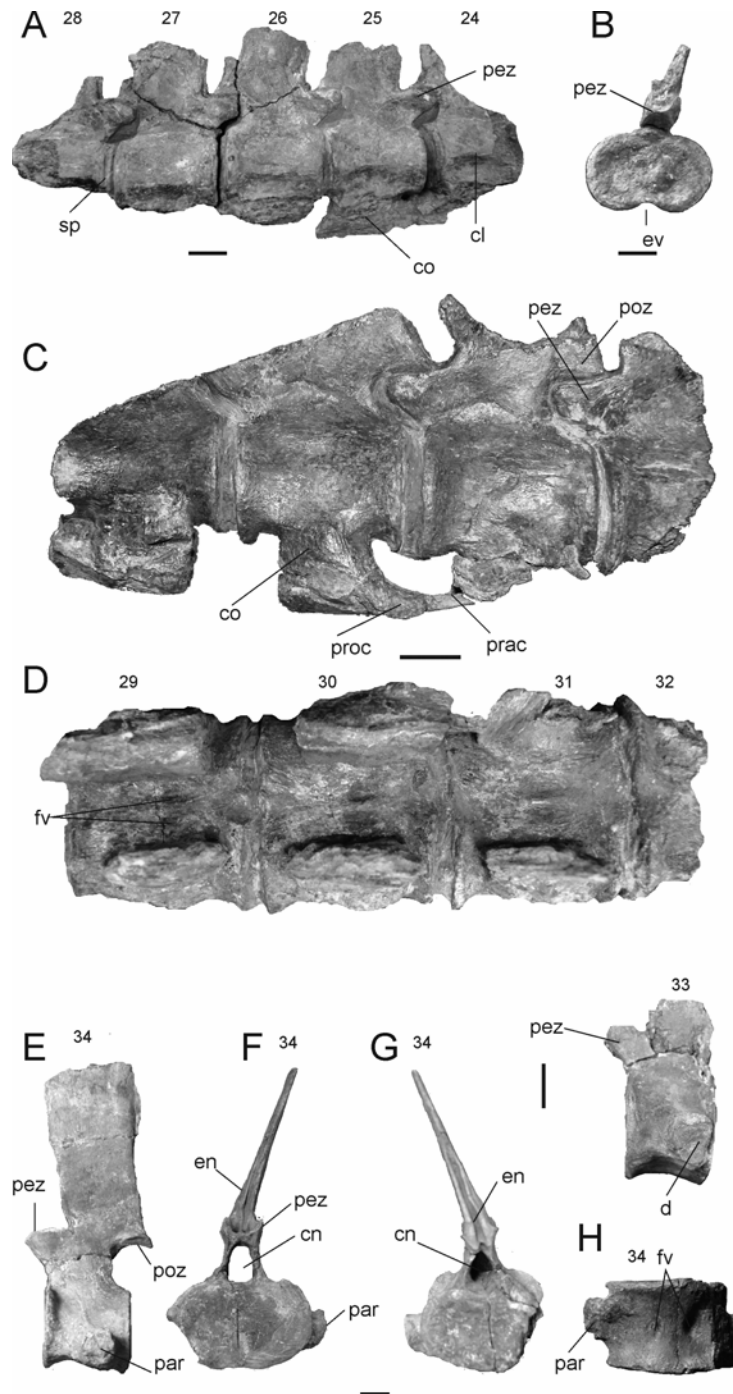


Figura 6.2.3. Nov. gen. et sp. 1, MCS PV 4. **A-B**, vértebras cervicales anteriores en vista lateral derecha, **A** y 4^o vértebra de la serie en vista anterior, **B**. **C-D**, vértebras cervicales medias a posteriores en vista lateral izquierda, **C** y ventral, **D**; **E-H**, vértebra cervical posterior en vista lateral izquierda, **E**, anterior, **F**, posterior, **G** y ventral, **H**, vértebra cervical posterior en vista lateral izquierda, **I** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

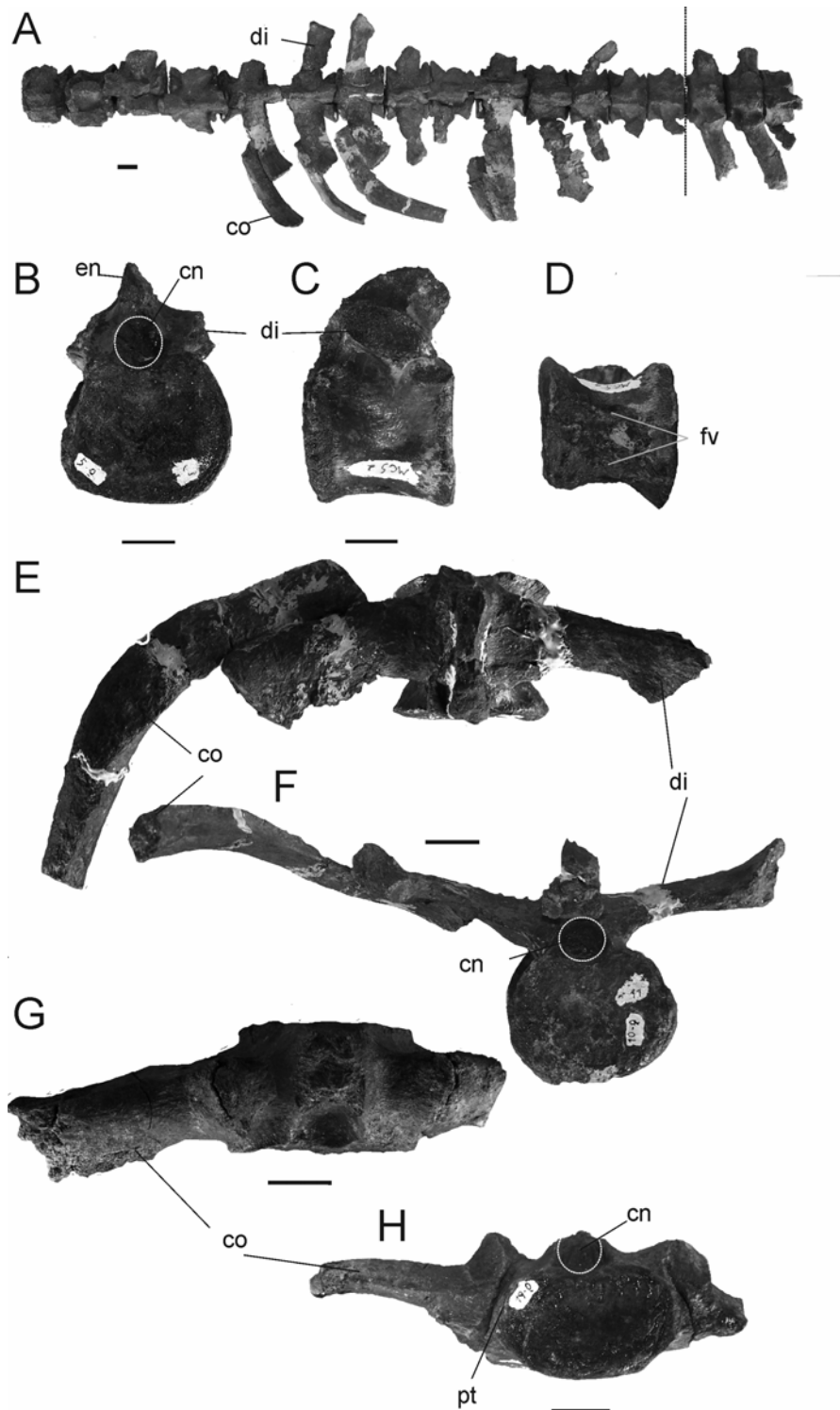


Figura 6.2.4. Nov. sp. 1, MCS PV 4. 15 vértebras dorsales y dos sacras en vista dorsal, **A**; **B-D**, vértebra dorsal en vista anterior, **B**, lateral izquierda, **C** y ventral, **D**; **E-F**, vértebra dorsal con costilla derecha asociada en vista, dorsal, **E** y posterior, **F**; **G-H**, vértebra y costilla sacra articulada en vista dorsal, **G** y posterior, **H** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

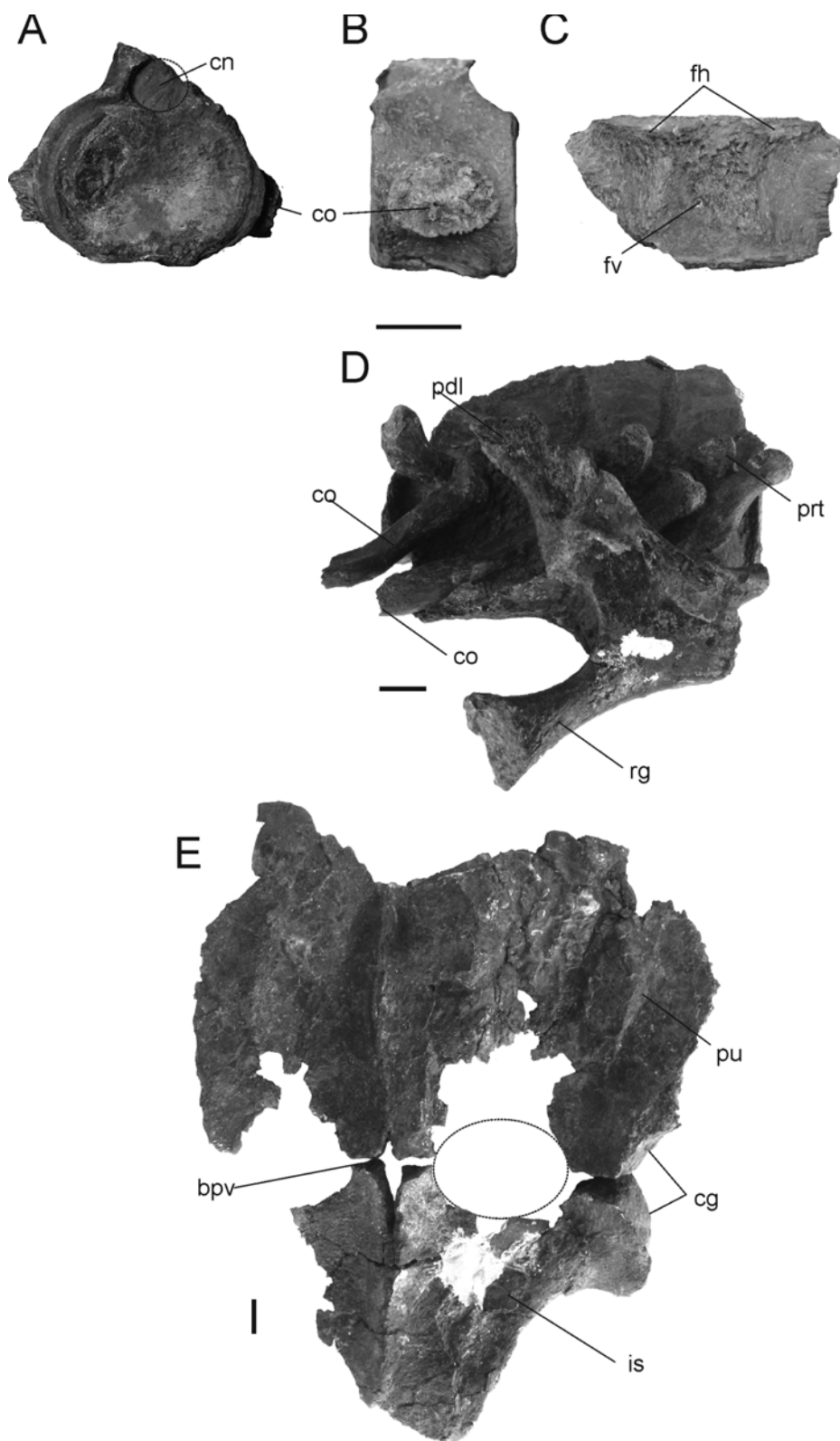


Figura. 6.2.5. Nov. gen. et sp. 1, MCS PV 4. **A-C**, vértebra caudal en vista anterior, **A**, lateral izquierdo, **B** y ventral, **C**. Escápula y región pectoral, **D**; pubices e isquiones, **E** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

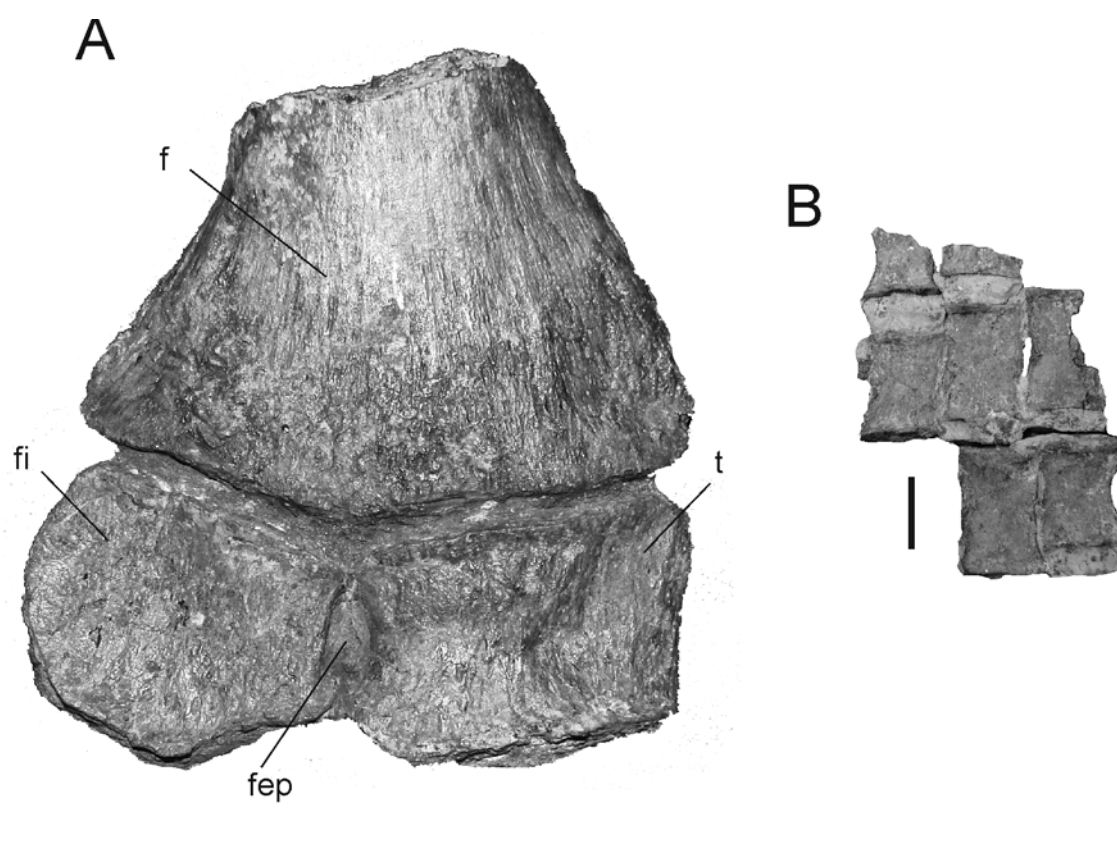


Figura 6.2.6. Nov. gen. et sp. 1, MCS PV 4. Parte distal de fémur con tibia y fibula articuladas en vista ventral, **A**; falanges, **B** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

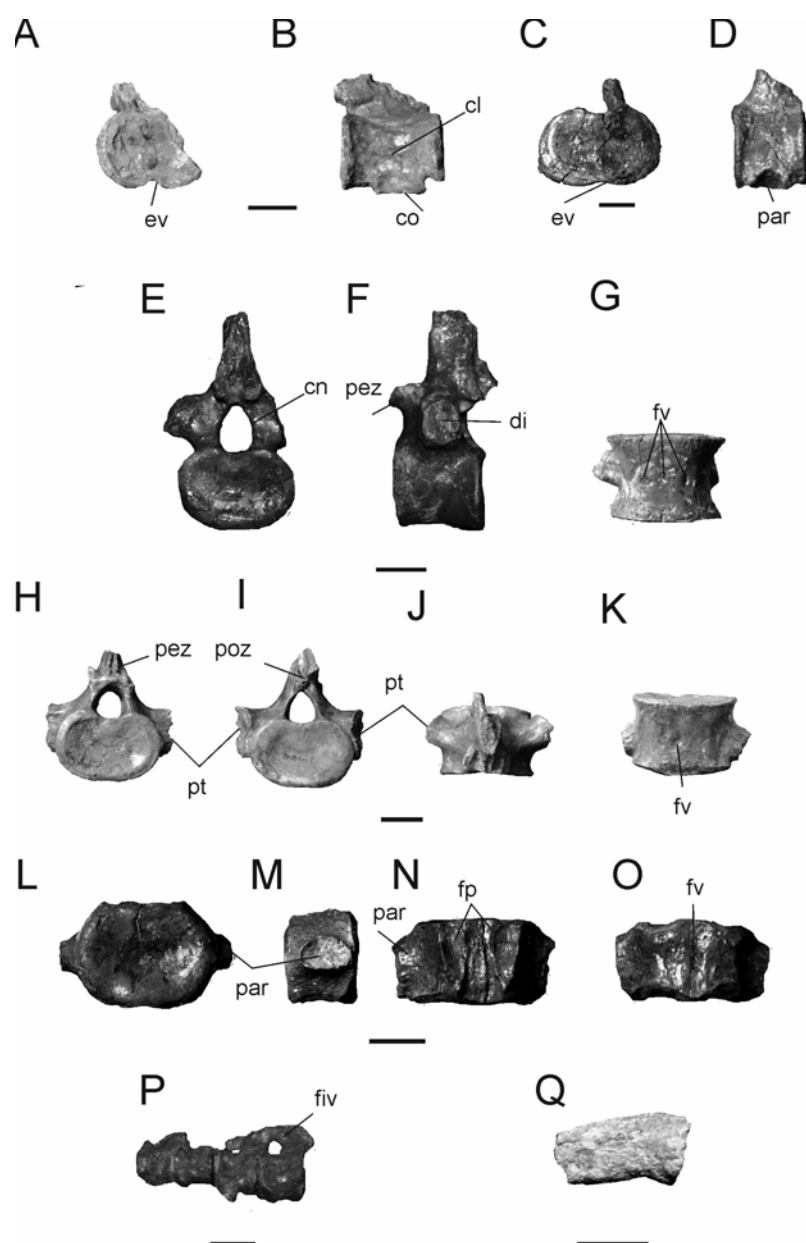


Figura 6.2.7. Nov. gen. et sp. 1, MLP 71-II-13-1. **A-B**, vértebra cervical anterior en vista anterior, **A**, lateral izquierda, **B**.; **C-D**, vértebra cervical posterior en vista anterior, **C** y lateral derecho, **D**; **E-G**, vértebra dorsal en vista anterior, **E**, lateral derecha, **F** y ventral, **G**; **H-K**, vértebra sacra en vista anterior, **H**, lateral derecha, **I**, dorsal, **J** y ventral, **K**; **L-O**, vértebra caudal en vista anterior, **L**, lateral izquierda, **M**, dorsal, **N** y ventral, **O**; últimas cuatro vértebras caudales en vista lateral derecha, **P** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

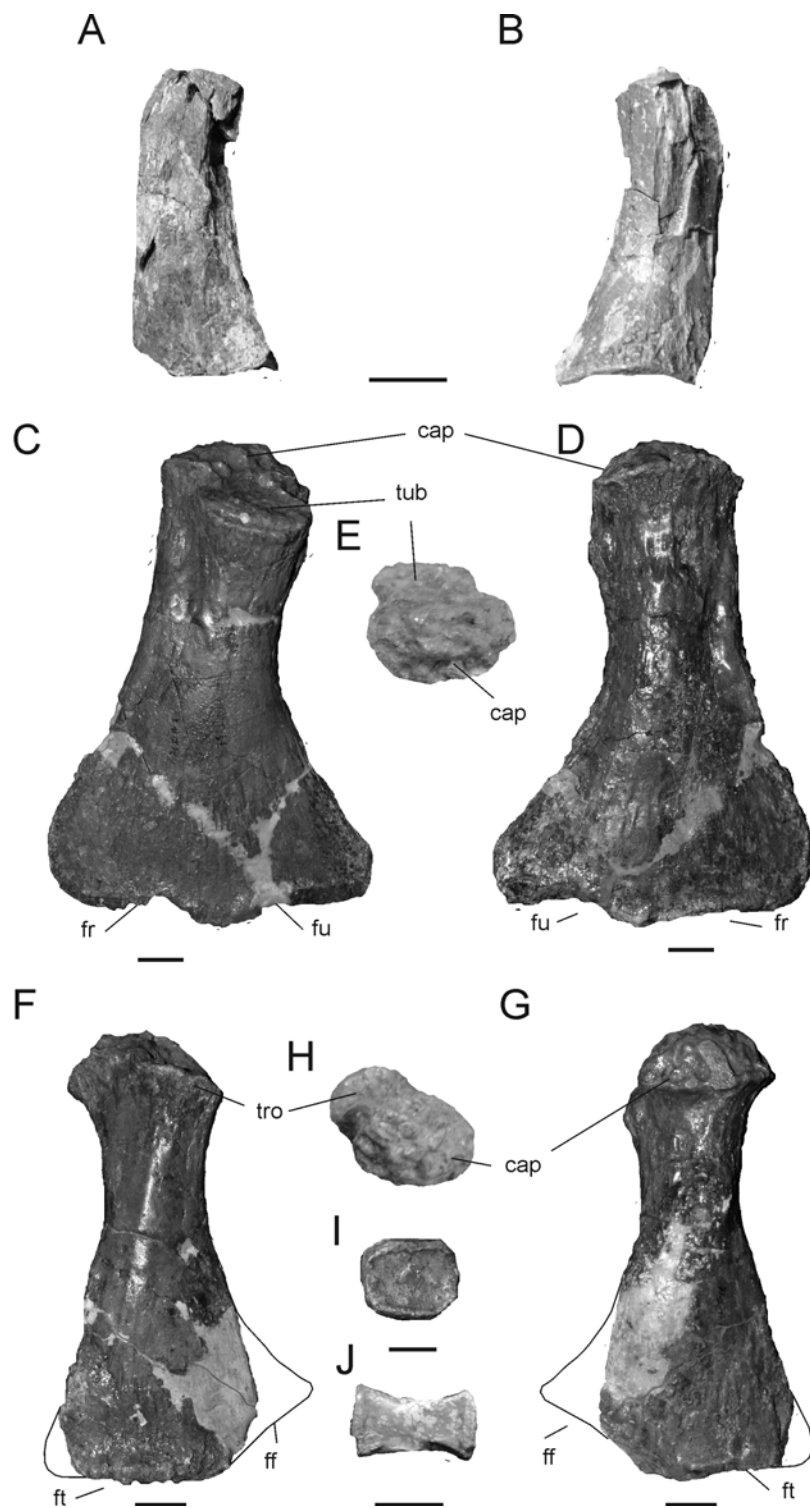


Figura 6.2.8. Nov. gen. et sp. 1, MLP 71-II-13-1. **A-B**, Ilion izquierdo? en vista lateral, **A** y medial, **B**. **C-E**, húmero en vista dorsal, **C**, ventral, **D** y proximal, **E**; **F-H**, fémur en vista dorsal, **F**, ventral **G** y proximal **H**. basipodial, **I**; falange, **J** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

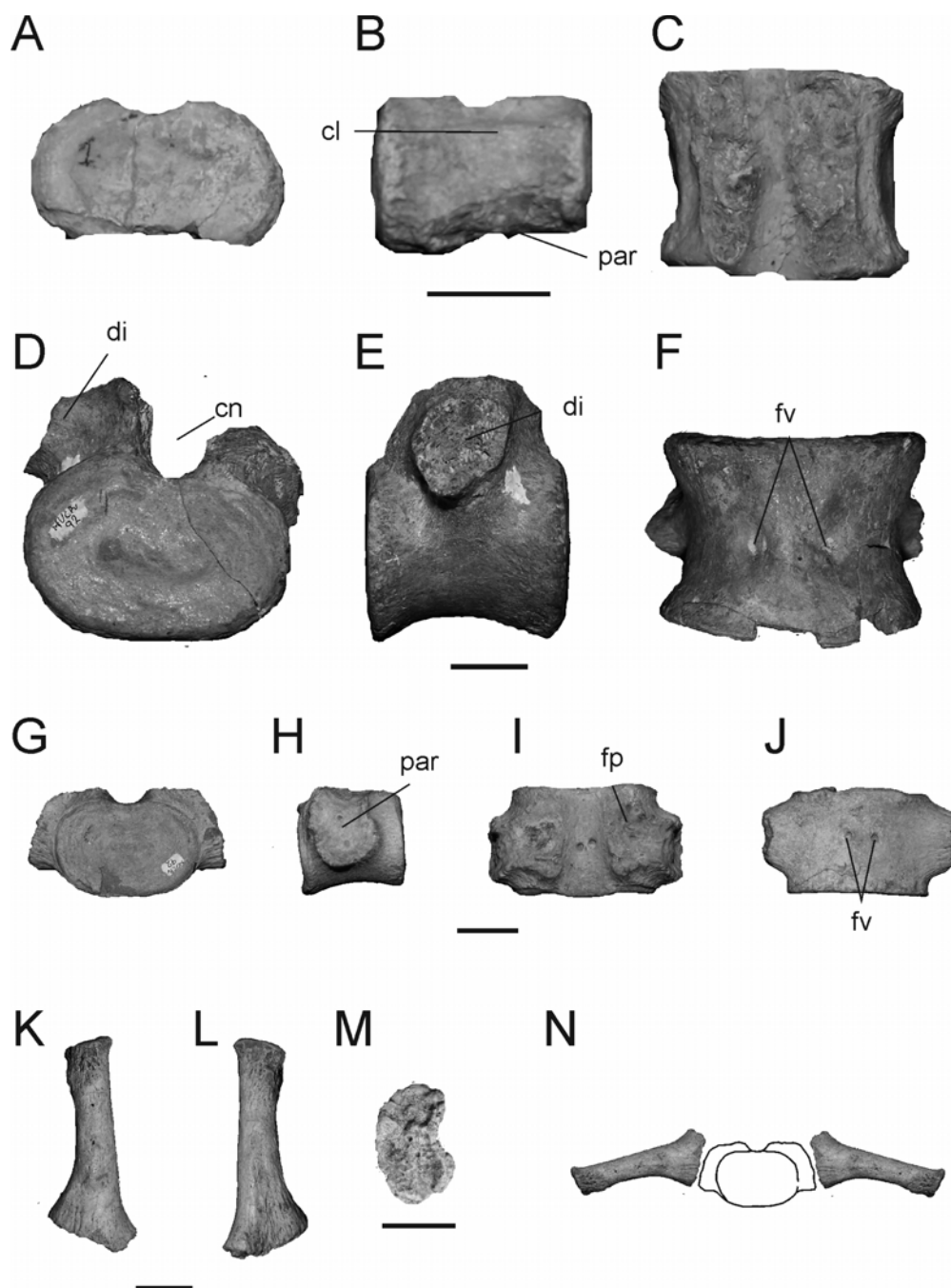


Figura 6.2.9. Nov. gen. et sp. 1, MUC Pv 92. **A-C**, vértebra cervical en vista posterior, **A**, lateral izquierda, **B** y dorsal; **D-F**, vértebra dorsal en vista anterior, **D** lateral derecha, **E** y ventral, **F**; **G-J**, vértebra sacra en vista posterior, **G**, lateral derecha, **H**, dorsal, **I** y ventral, **J**; **K-M**, costilla sacra izquierda en vista anterior, **K**, posterior, **L** y proximal, **M**, esquema de relación con el cuerpo vertebral, **N** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

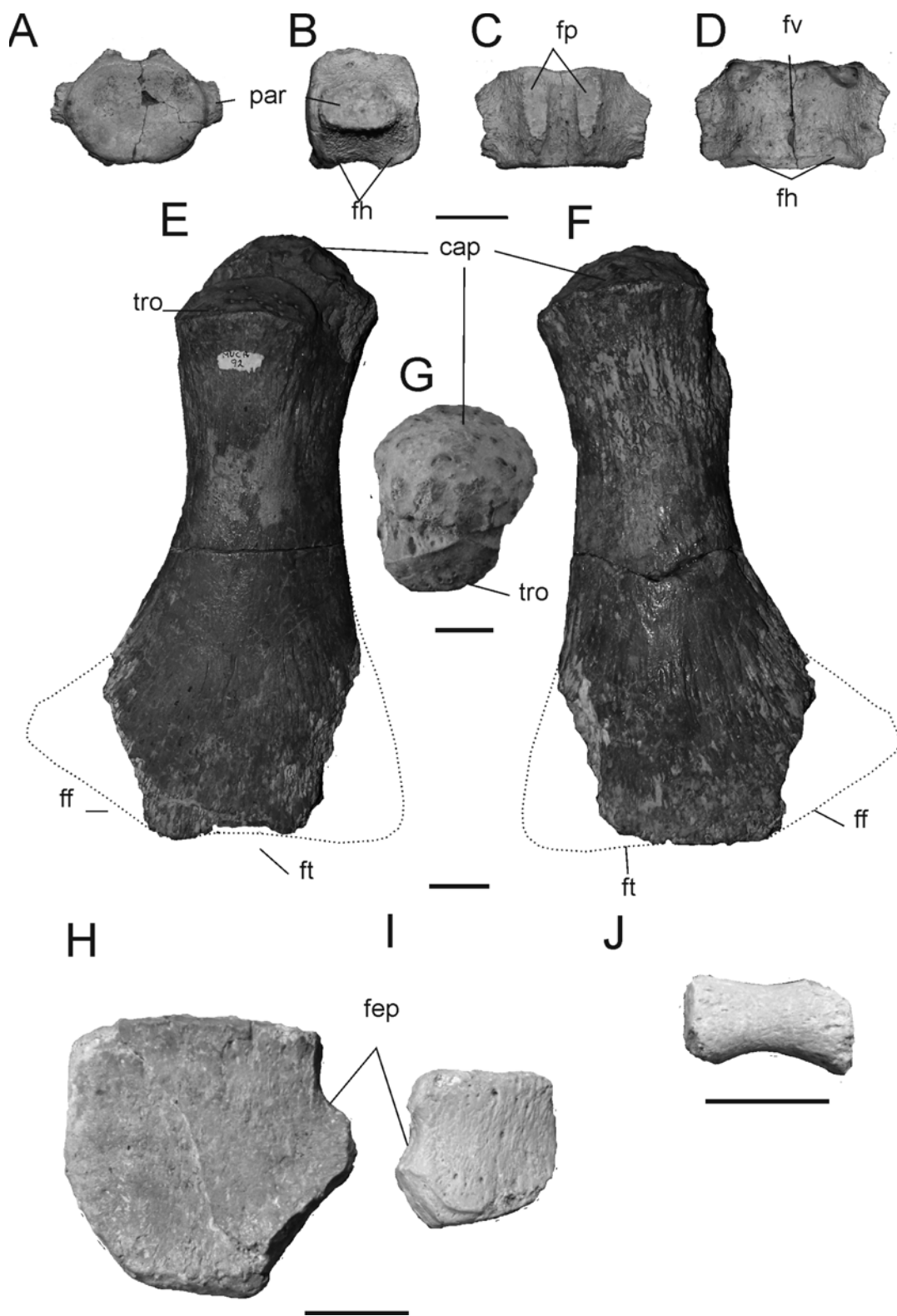


Figura 6.2.10. Nov. gen. et sp. 1, MUC Pv 92. **A-D**, vértebra caudal en vista anterior, **A**, lateral izquierda, **B**, dorsal, **C** y ventral, **D**; **E-G**, fémur en vista dorsal, **E**, ventral, **F** y proximal, **G**; epipodial posterior, **H**; epipodial anterior, **I** y falange, **J** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

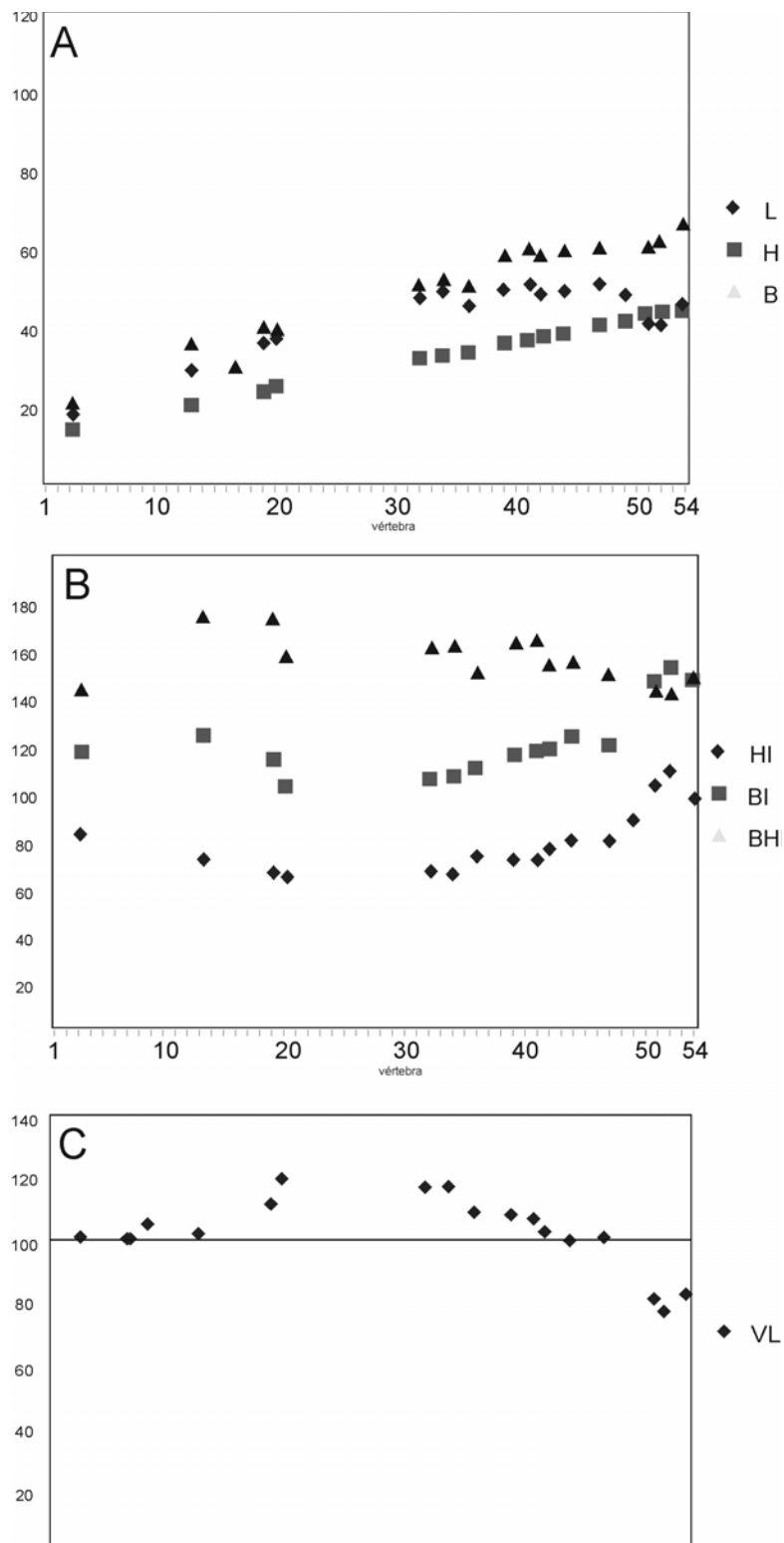


Figura 6.2.11. Nov. gen. et sp. 1, MUC Pv 92. Reconstrucción de la región cervical. Medias L, H y B, **A**, HI, BI y BHI, **B** y VLI, **C**. (ver Tomo I, sección 4.2.4.1)

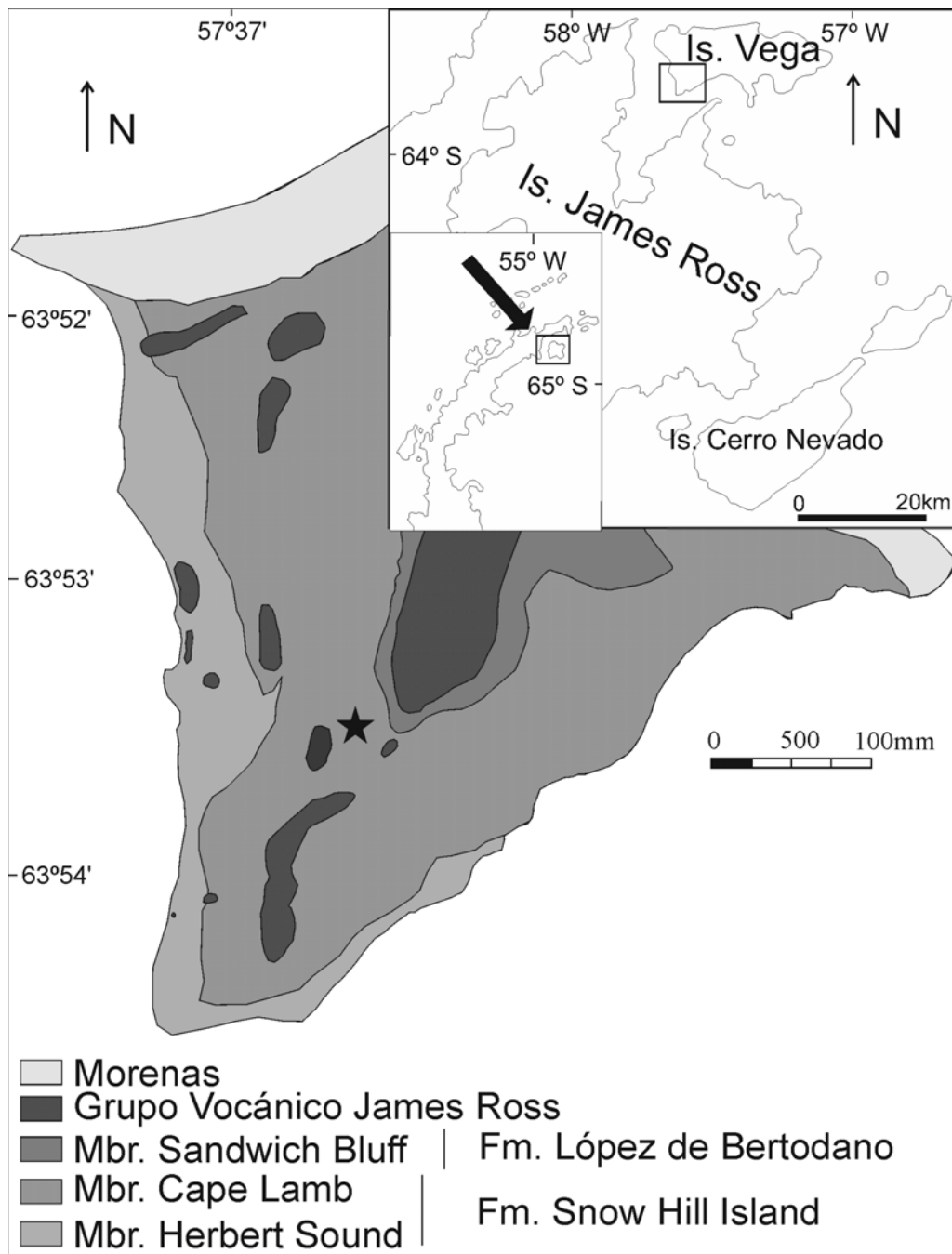


Figura 6.3.1. Mapa de Cabo Lamb, Isla Vega, Antártida. Localidad donde el ejemplar MLP 93-I-5-1 fue colectado, ★.

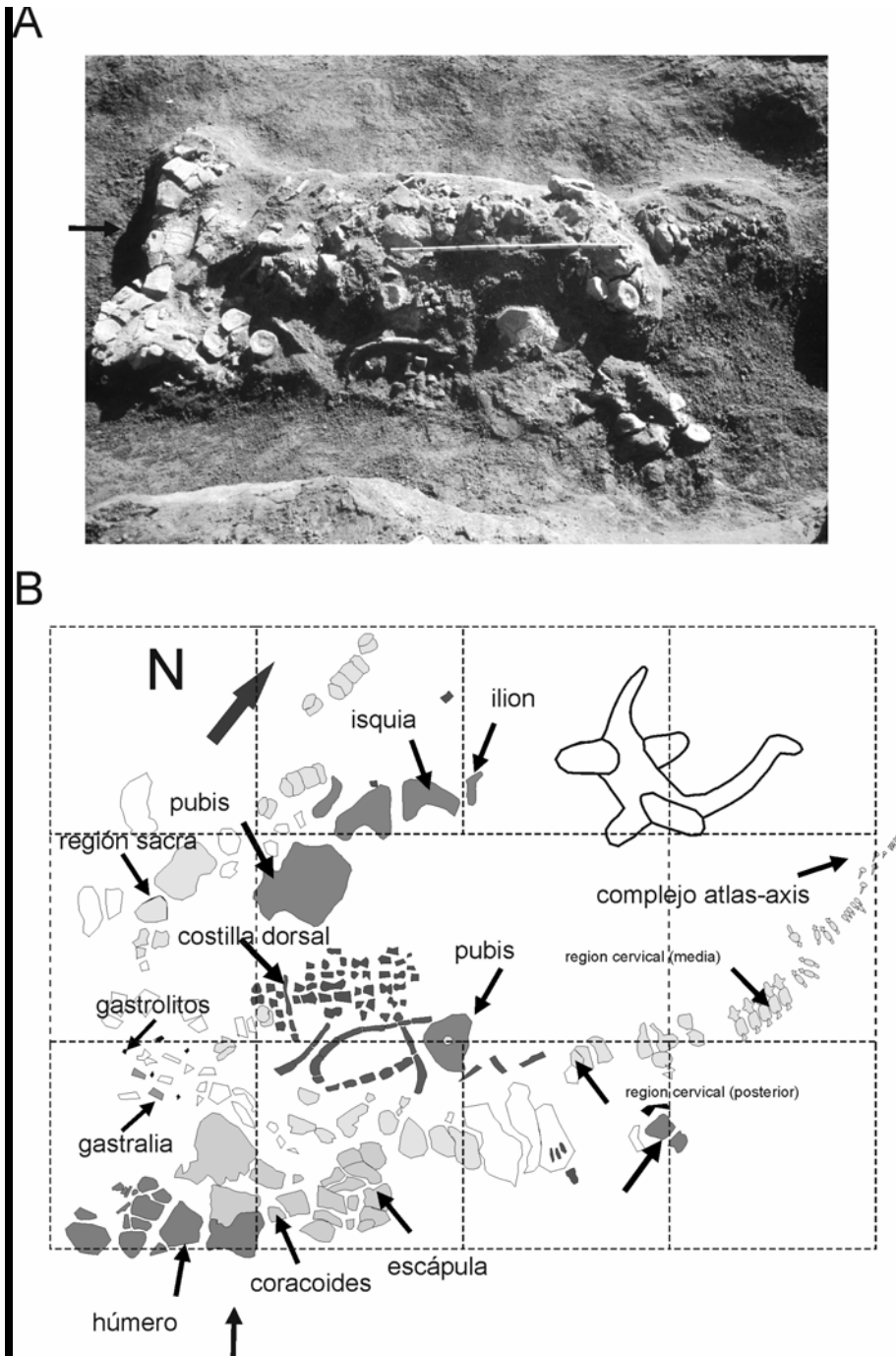


Figura 6.3.2. Primera fotografía tomada por el Dr. Eduardo Olivero en el momento del descubrimiento (1989), **A.** Diagrama de extracción, **B.** Lado Cuadrícula = 50 cm.

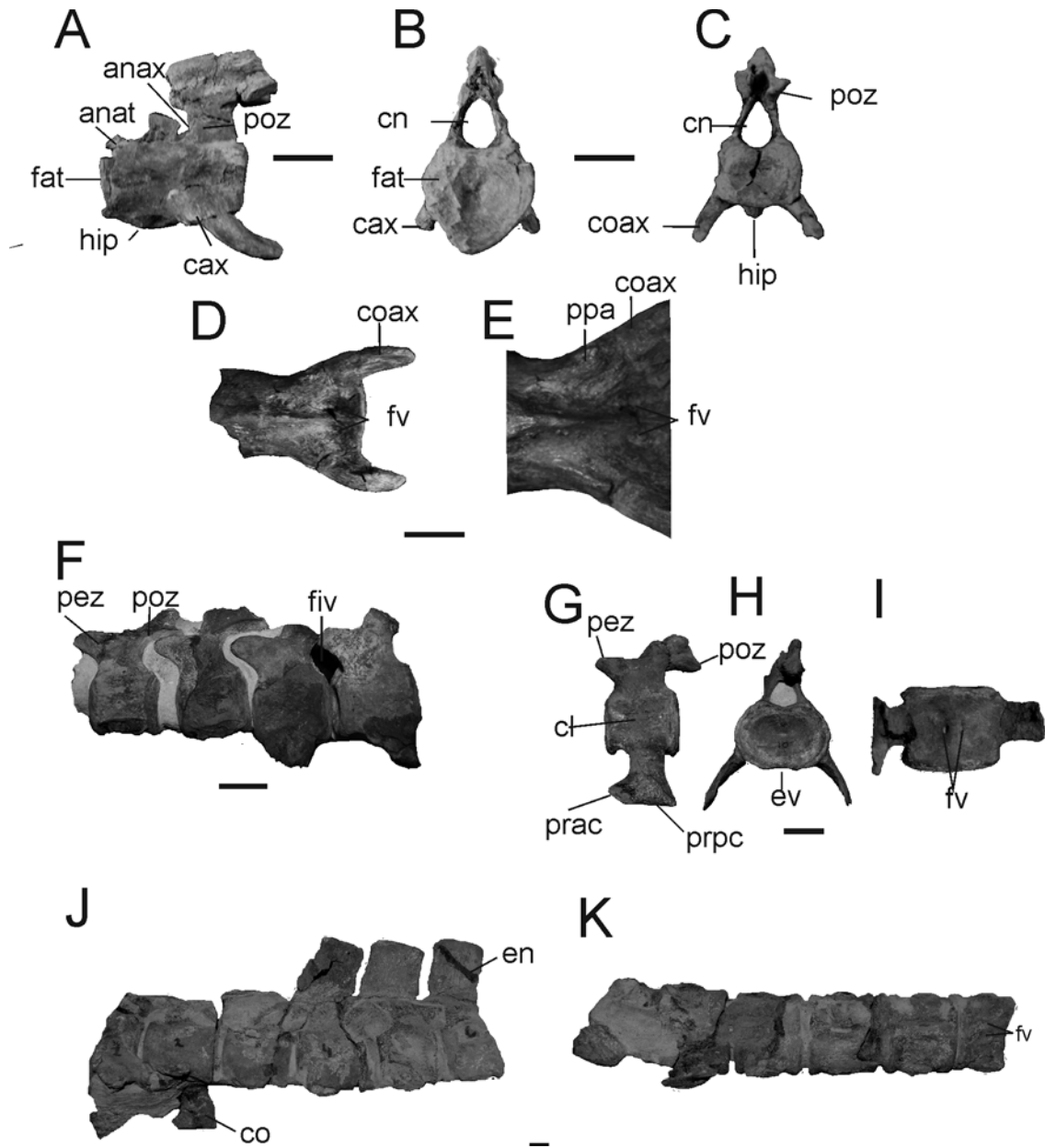


Figura 6.3.3. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. **A-E**, complejo atlas-axis en vista lateral izquierda, **A**, anterior, **B**, posterior, **C**, ventral, **D** y detalle de la superficie ventral, **E**; vértebras cuarta a séptima en vista lateral izquierda, **F**; **G-H** décima vértebra cervical lateral derecha, **G**, anterior, **H** y ventral, **I**; vértebras cervicales número 31 a 36 en vista lateral izquierdo, **J**, y ventral, **K** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

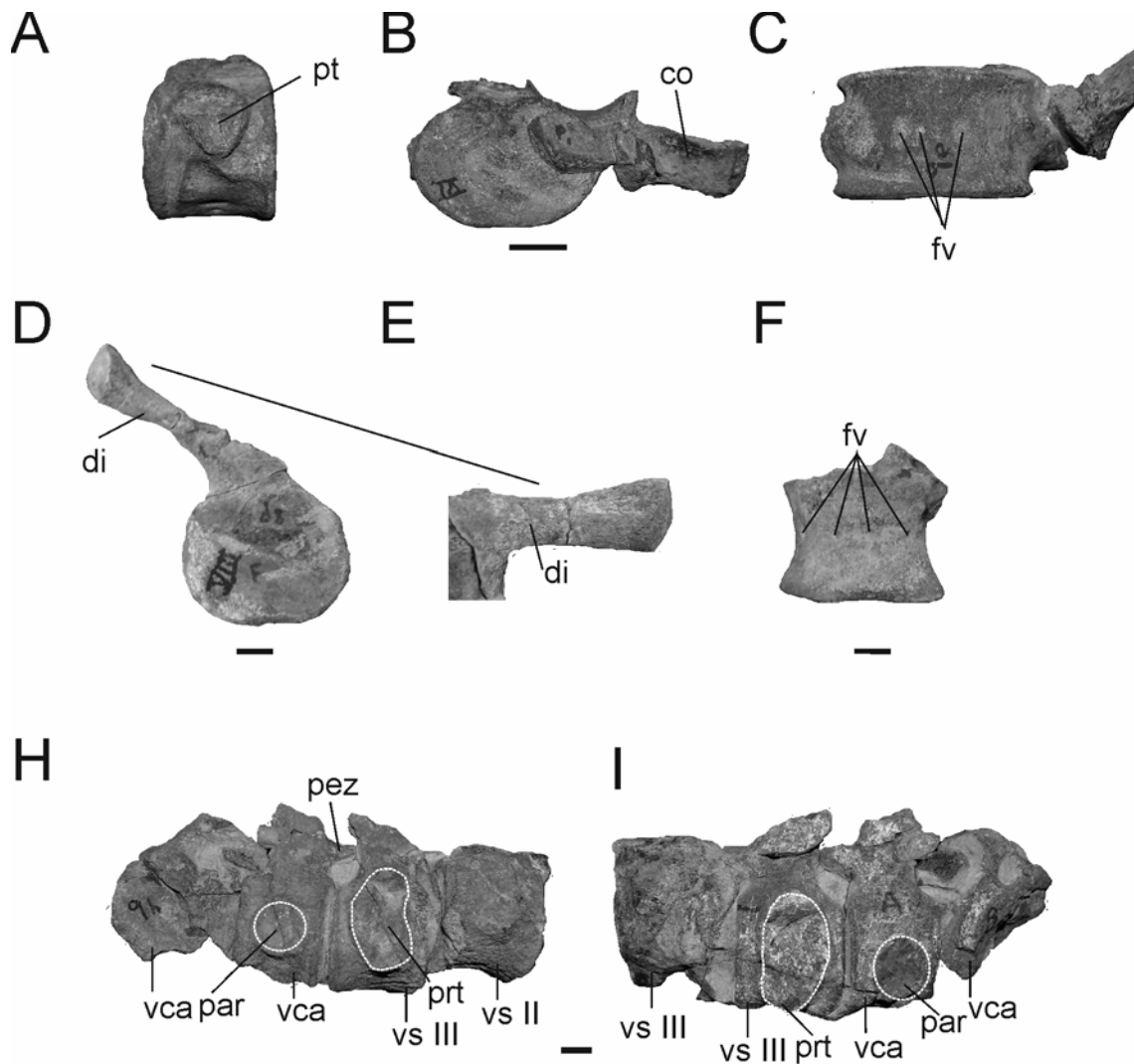


Figura 6.3.4. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. **A-C**, vértebra pectoral en vista lateral izquierda, **A**, posterior, **B** y ventral, **C**. **D-F**, vértebra dorsal en vista posterior, **D**, detalle del margen ventral de diapósis, **E**, ventral, **F**; **H-I**, **H**, vértebras sacras segunda y última en vista lateral derecha y lateral izquierda, **I** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

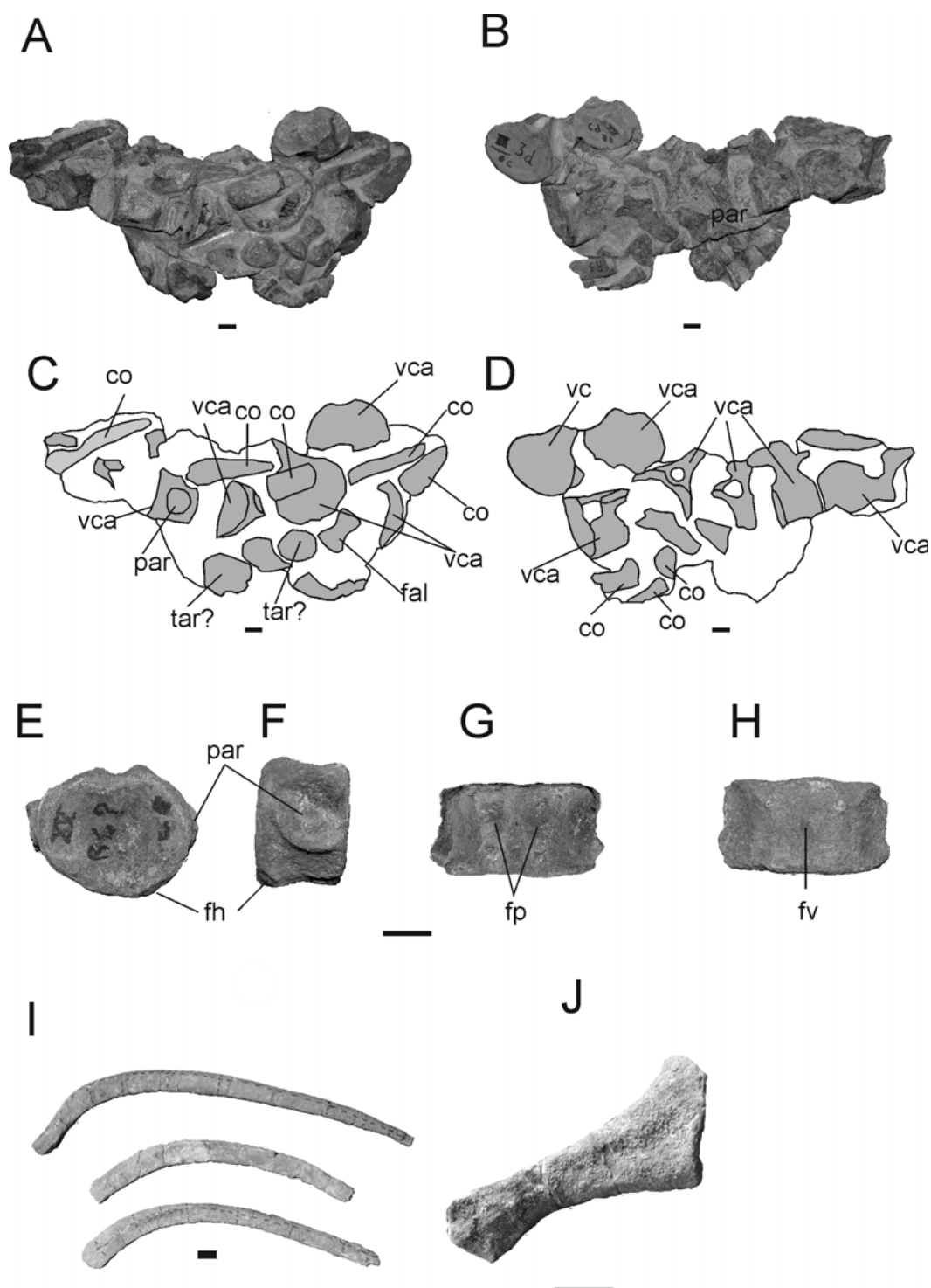


Figura 6.3.5. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. **A-D**, conjunto de vértebras caudales, Fotografías **A-B** y diagrama explicativo **C-D**; **E-H** vértebra caudal en vista anterior, **E**, lateral izquierda, **F**, dorsal, **G** y ventral, **H**. Costillas dorsales, **I**, costilla sacra, **J** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

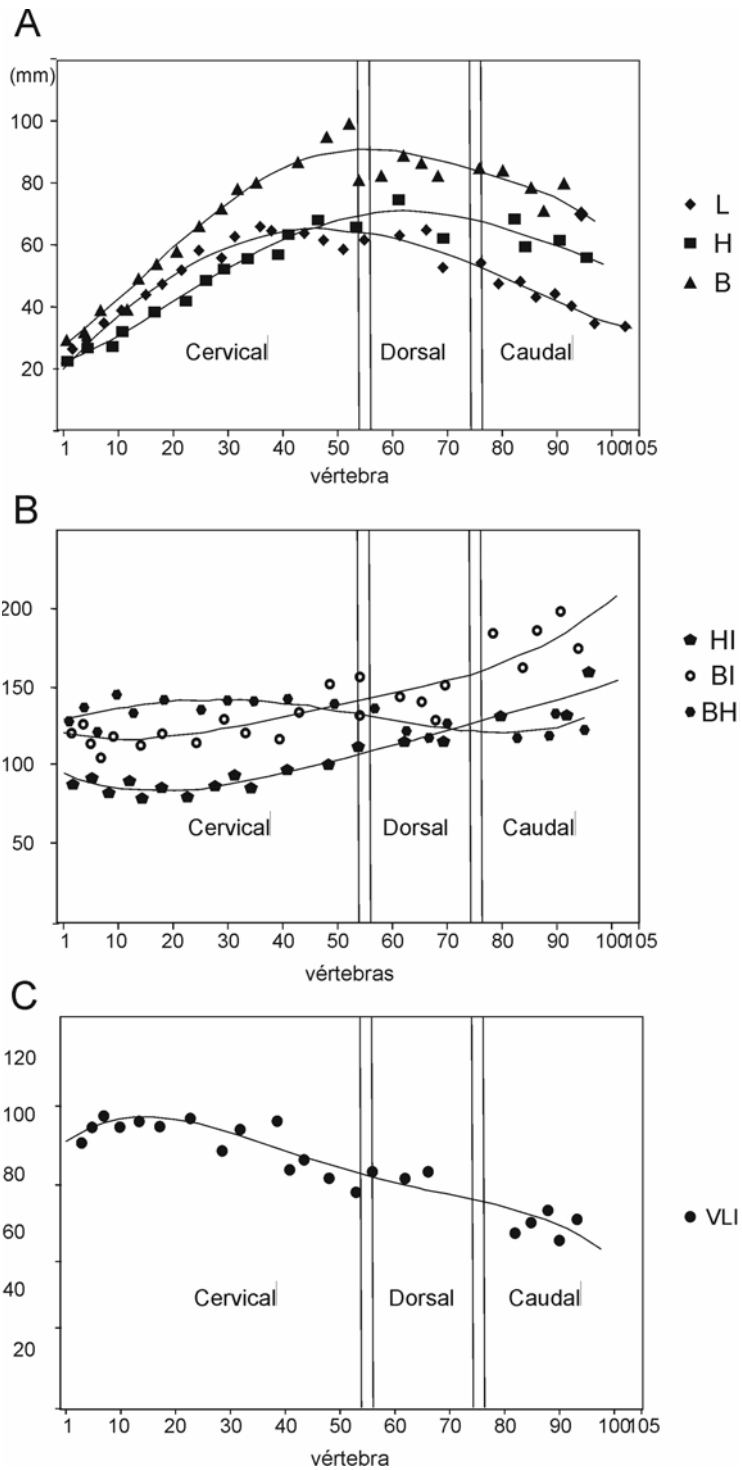


Figura 6.3.6. Nov gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Variación de las medidas L, H y B y los índices HI, BI, BHI y VLI a lo largo de toda la columna vertebral, solo algunas medidas fueron indicadas directamente para ganar claridad. L, H y B, **A**, HI, BI y BHI, **B** y VLI, **C** (ver Tomo I, sección 4.2.4.1)

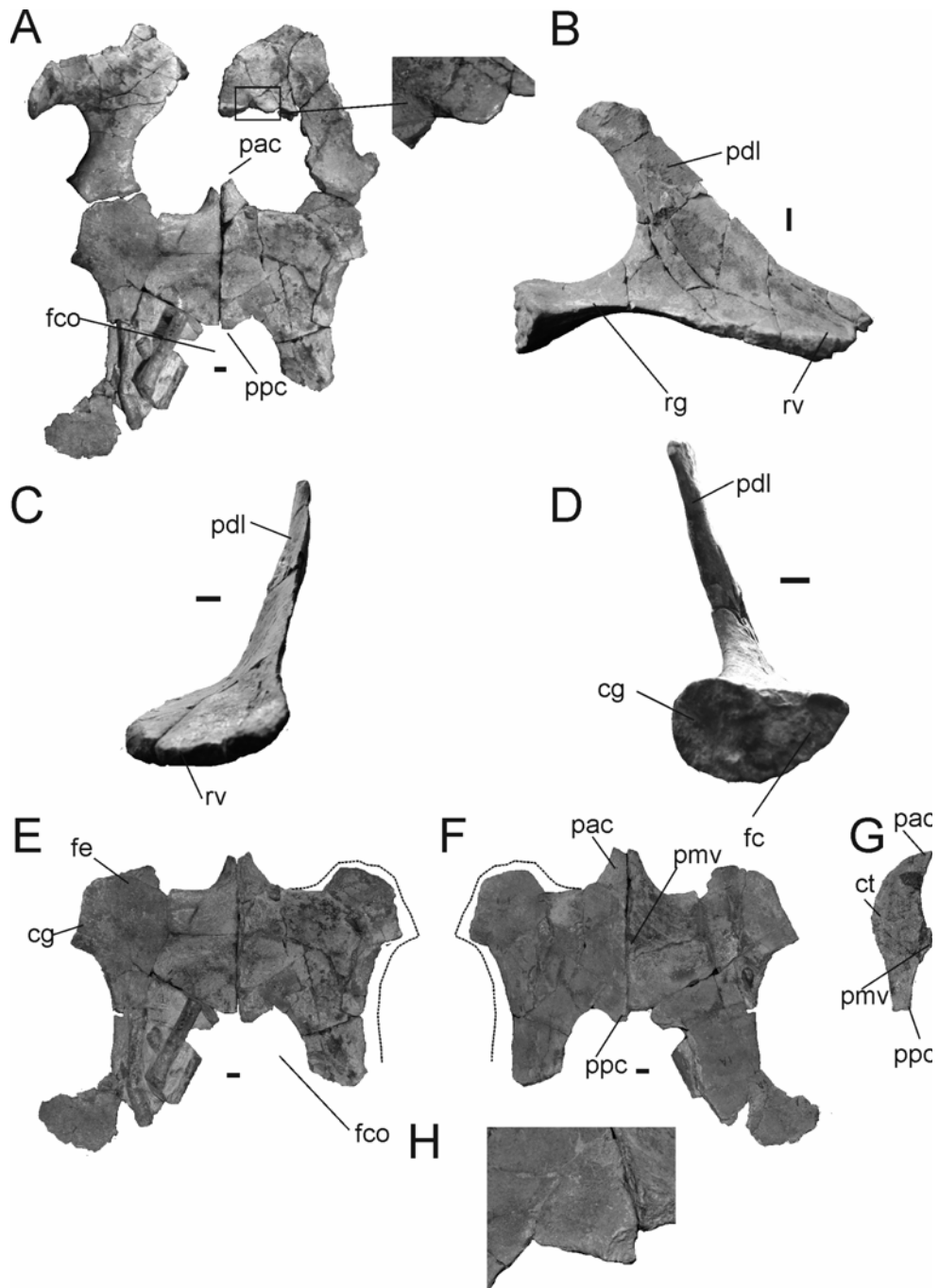


Figura 6.3.7. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. **A**, cintura pectoral y detalle de cresta de la rama ventral de la escápula. Escápula derecha en vista lateral, **B**, medial, **C** y parte proximal de la rama glenoidea, **D**. **E-I**, coracoides en vista dorsal, **E**, ventral, **F**, superficie de sínfisis del coracoides izquierdo, **G**, cresta transversal, **H**, proceso posterior del coracoides, **I** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

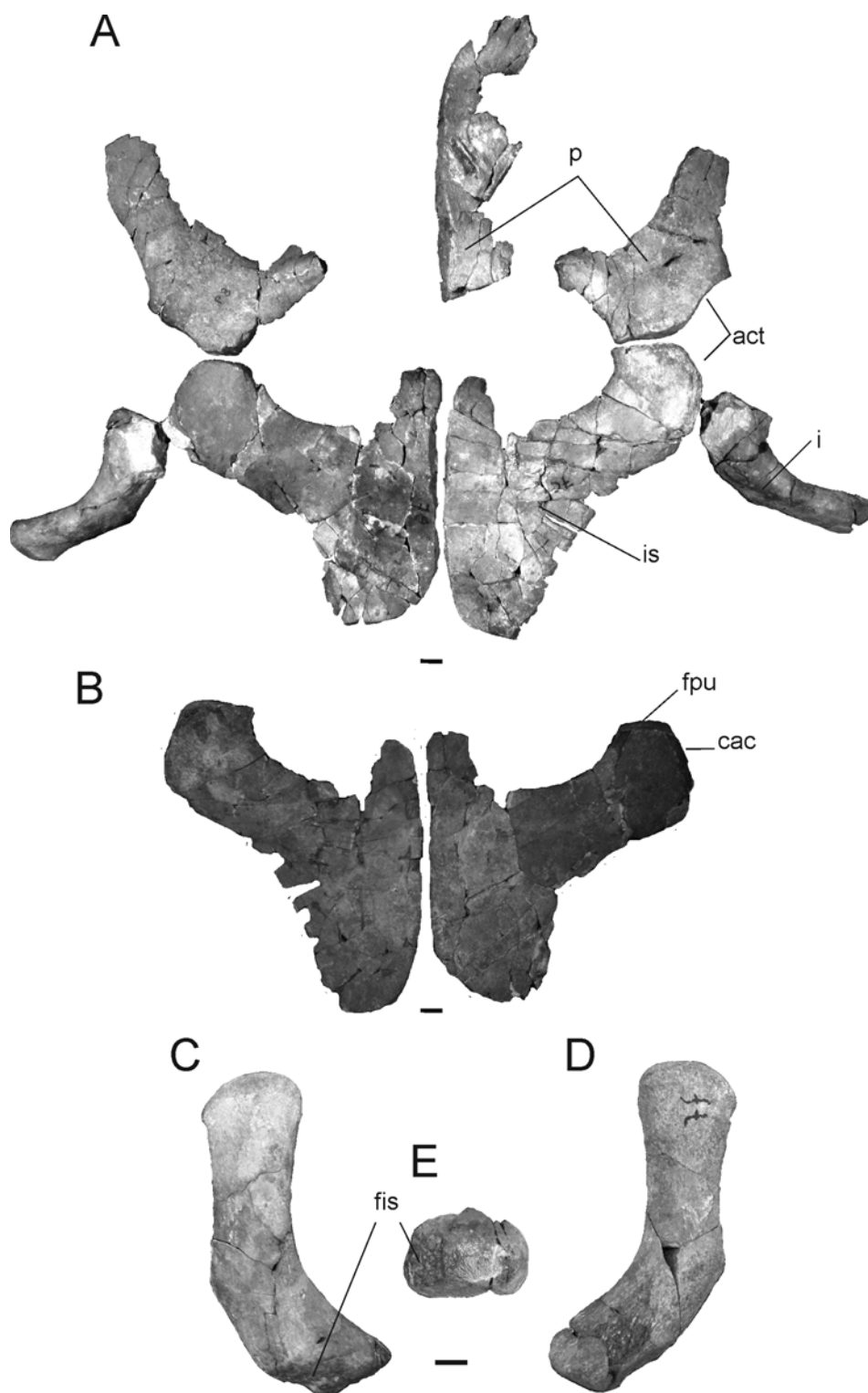


Figura 6.3.8. Nov. Gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Cintura pélvica en vista dorsal, **A**. Isquiones en vista ventral, **B**. **C-E**, ilion izquierdo en vista medial, **C**, lateral, **D** y proximal, **E** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

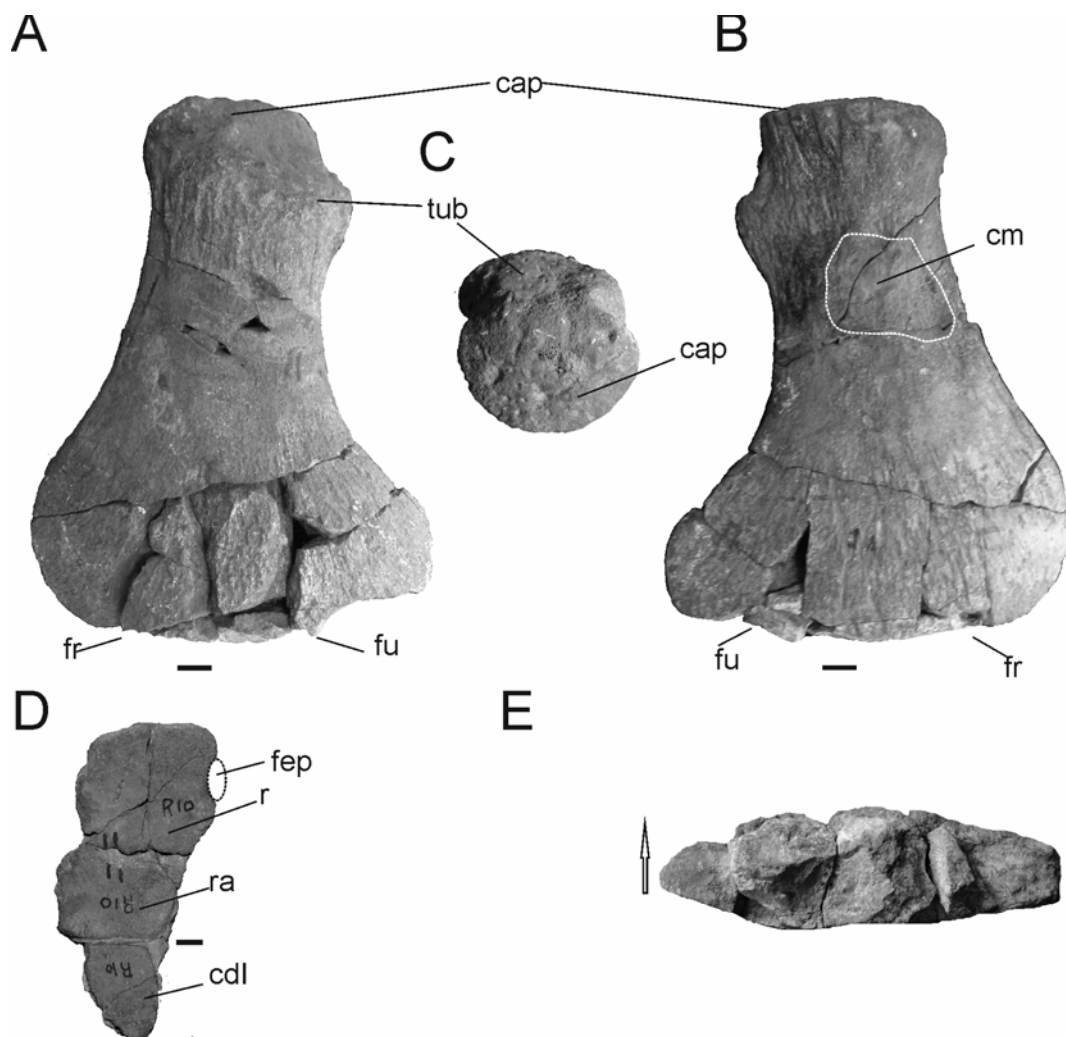


Figura 6.3.9. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. **A-B**, húmero izquierdo en vista, dorsal, **A**, ventral, **B** y proximal, **C**. Radio, radial y distal carpal I en vista ventral, **D**. Sección distal del húmero, **E** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

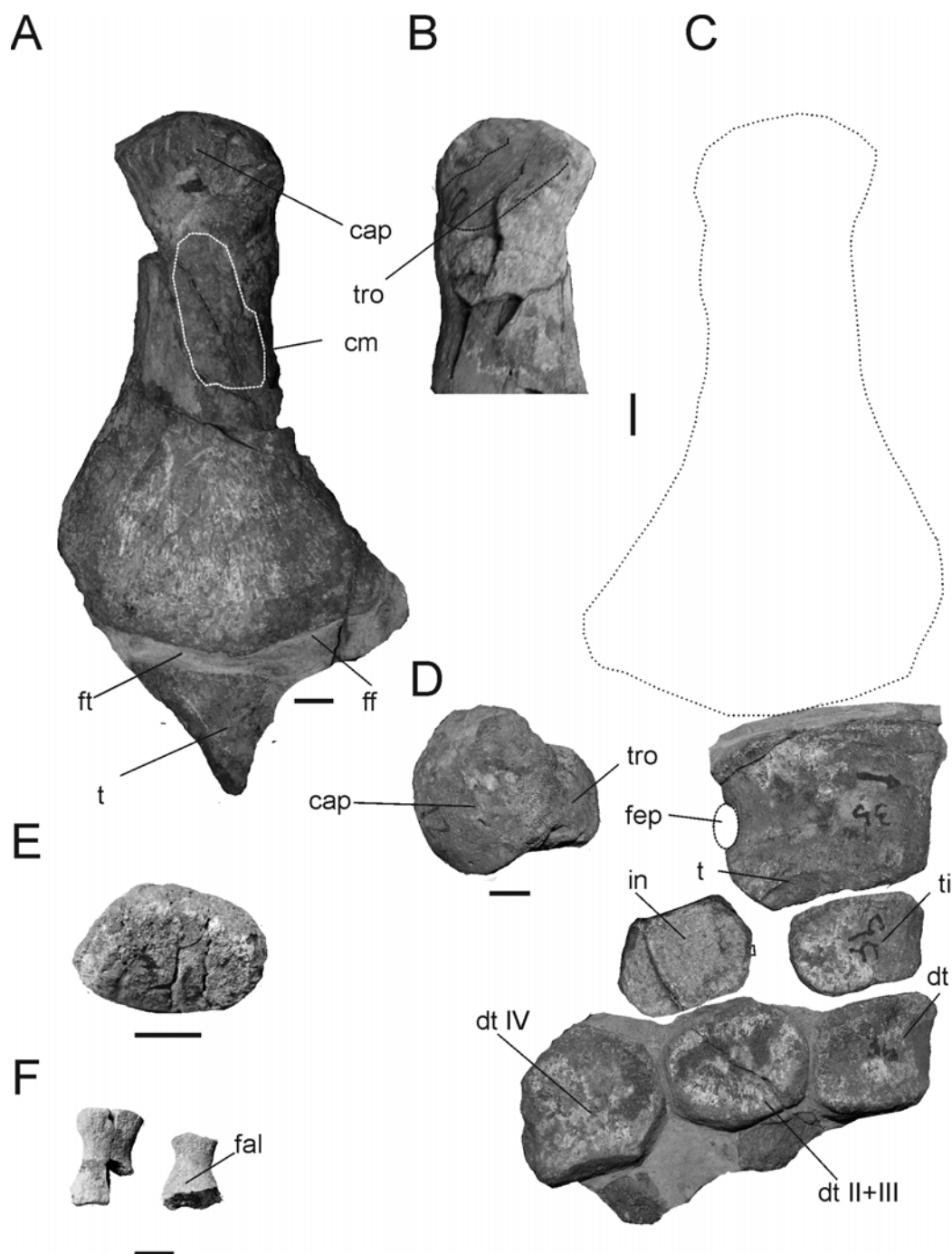


Figura 6.3.10. Nov. gen. et sp. 2, MLP 93-I-5-1. Fémur derecho y parte de tibia derecha en vista ventral con cicatriz muscular indicada; **A**; fémur derecho parte proximal en vista dorsal con trocanter indicado; **B**; fémur izquierdo, tibia, tibial, central y tarsales distales I, II+III y IV en vista ventral, **C**; fémur izquierdo en vista proximal, **D**; posible elemento supernumerario, **E**; falanges, **F** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

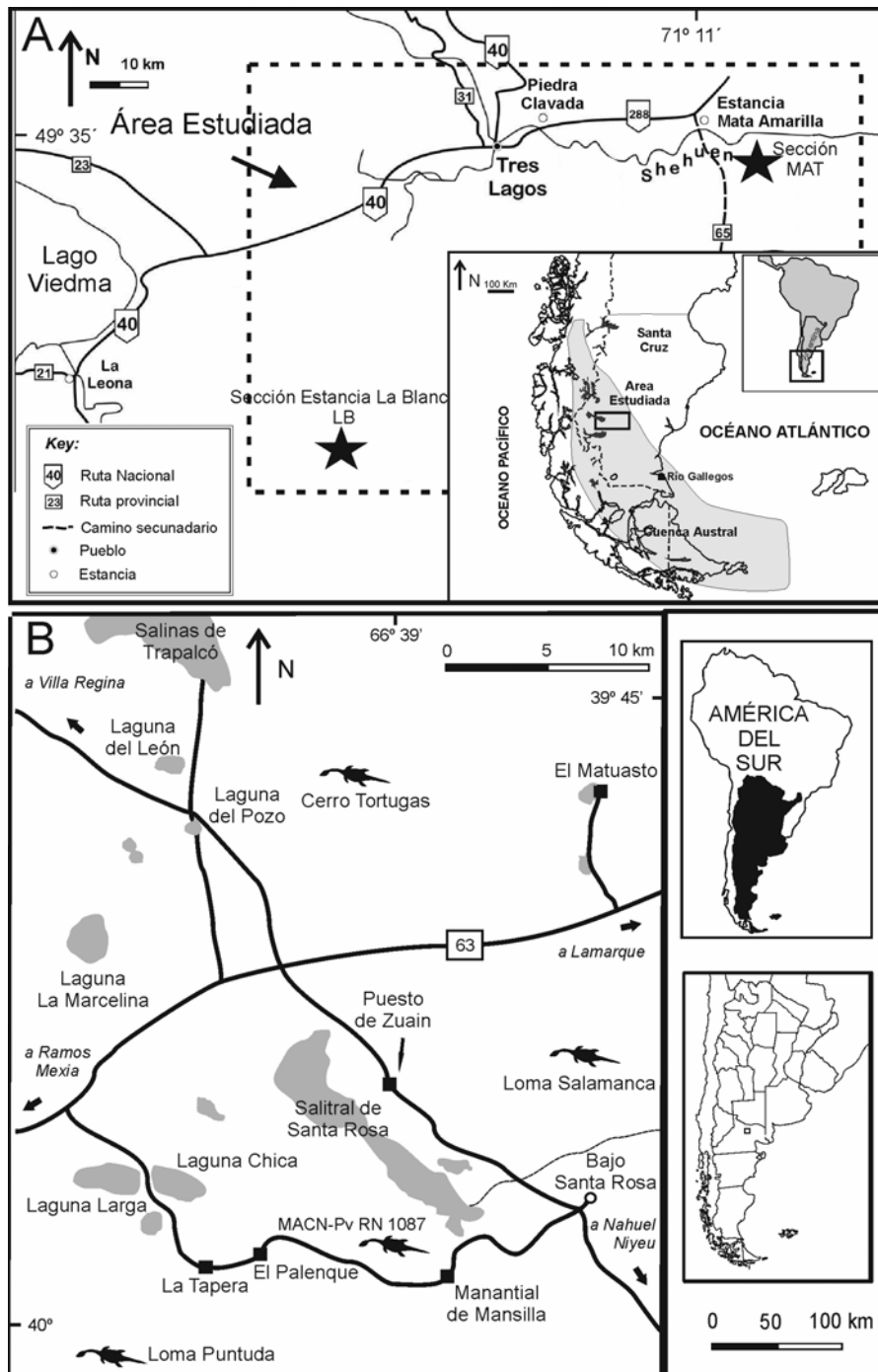


Figura 6.4.1. Localidades “Estancia Mata Amarilla” (MAT) y Estancia La Blanca (LB) donde aflora la Formación Mata Amarilla, **A.** Localidades de la zona del Salitral de Santa Rosa y Trapalcó, **B.**

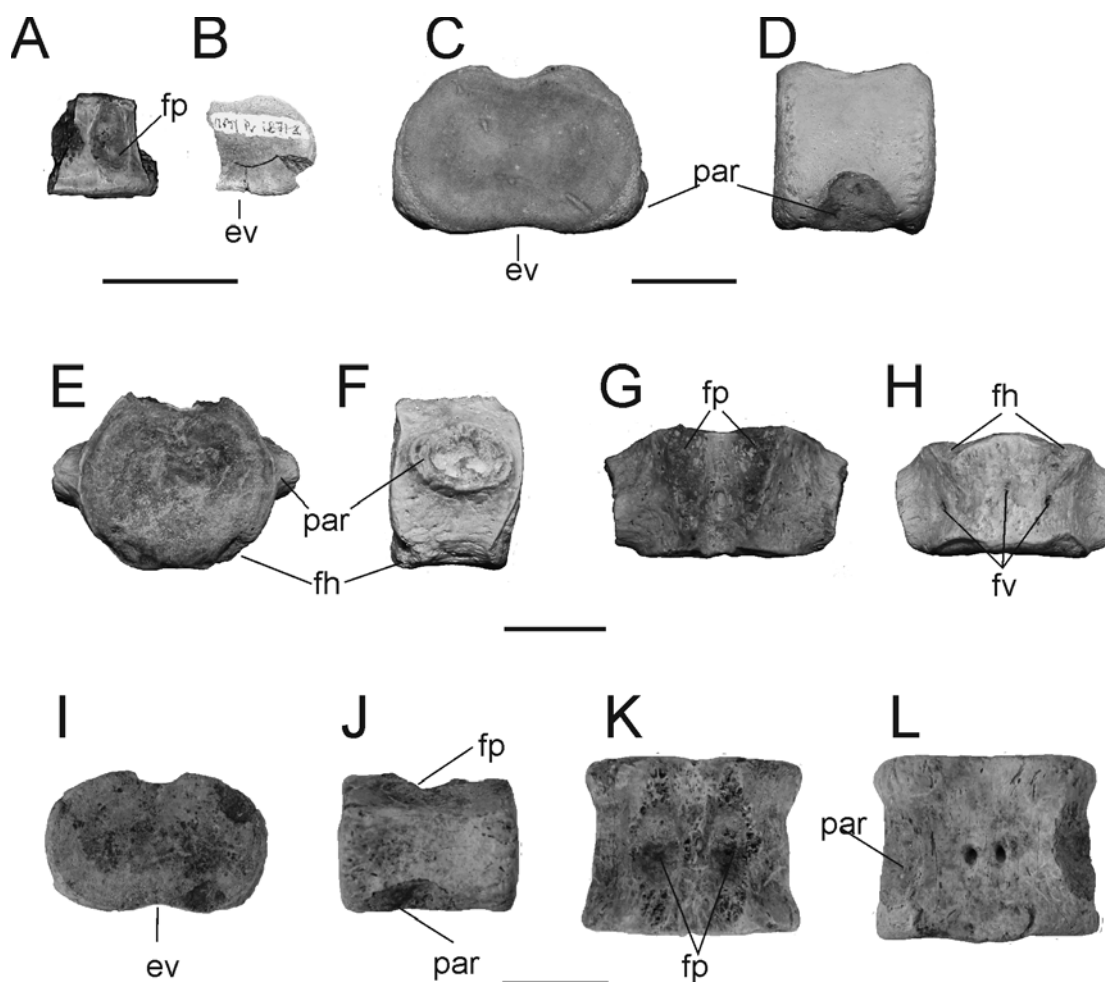


Figura 6.4.2. Elasmosauridae indet. MPM-Pv 1871-2, **A-B**, vértebra cervical en vista dorsal, **A** y anterior, **B**; MML-PV 419, **C-D**, vértebra cervical en vista anterior y lateral izquierda, **D**; MML-PV 420; **E-H**, vértebra caudal en vista anterior, **E**, lateral izquierda, **F**, dorsal, **G**, ventral, **H**. MLP 09-X-10-1; **I-L**, vértebra cervical en vista anterior, **I**, lateral izquierda, **J**, dorsal, **K**, ventral, **L** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

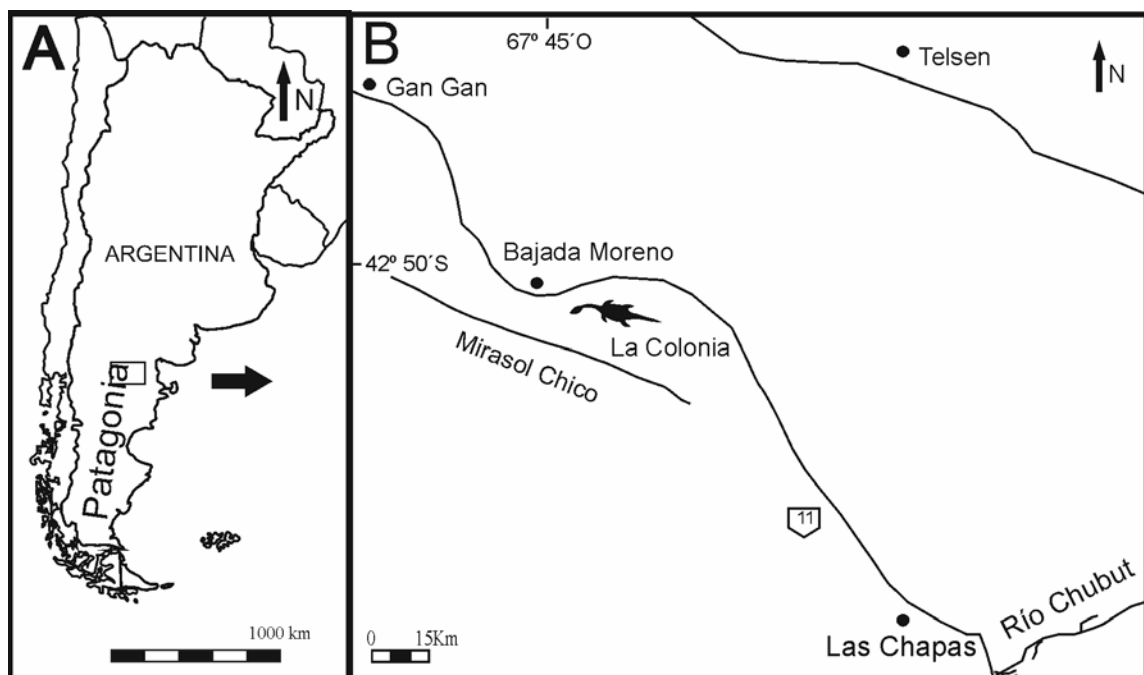


Figura 6.4.3. Chubut, área de la sierra de La Colonia. Localidad donde fueron colectados los ejemplares MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602 y MPEF-PV 10603. Mapa general **A**; Mapa de detalle, **B**

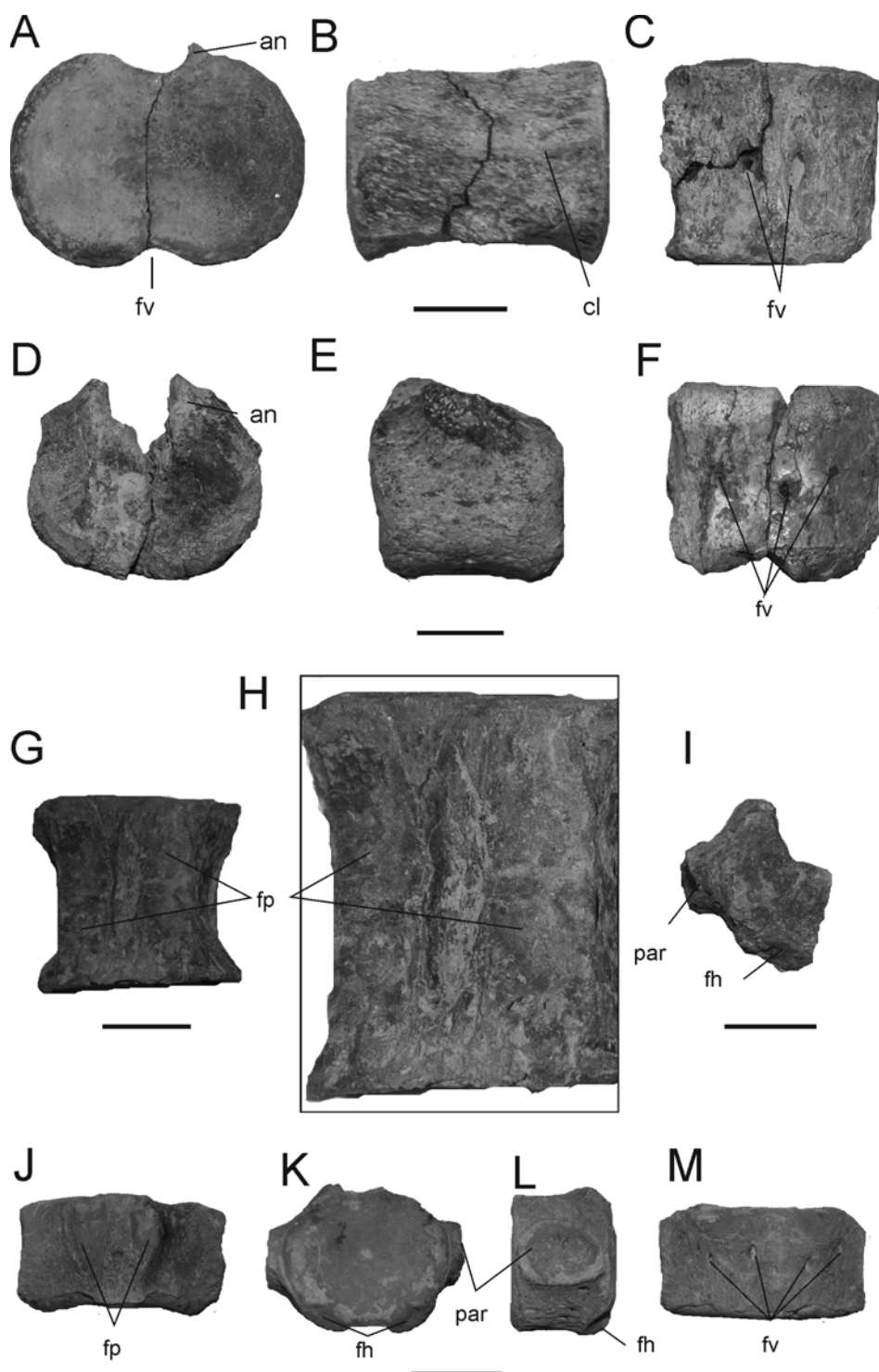


Figura 6.4.4. Elasmosauridae indet. MPEF-PV 10601, **A-C**, vértebra cervical en vista posterior, **A**, lateral derecha, **B**, ventral, **C**; **D-F**, vértebra dorsal en vista anterior, **D**, lateral derecha, **E** y ventral, **F**. MPEF-PV 10603, **G-I**, vértebra dorsal en vista dorsal, **G**, detalle de las facetas articulares, **H**. MPEF-PV 10602, vértebra caudal en vista anterior, **I**. MPEF-PV 10603; **J-M**, vértebra caudal en vista dorsal, **J**, anterior, **K**, lateral derecha, **L** y ventral, **M** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

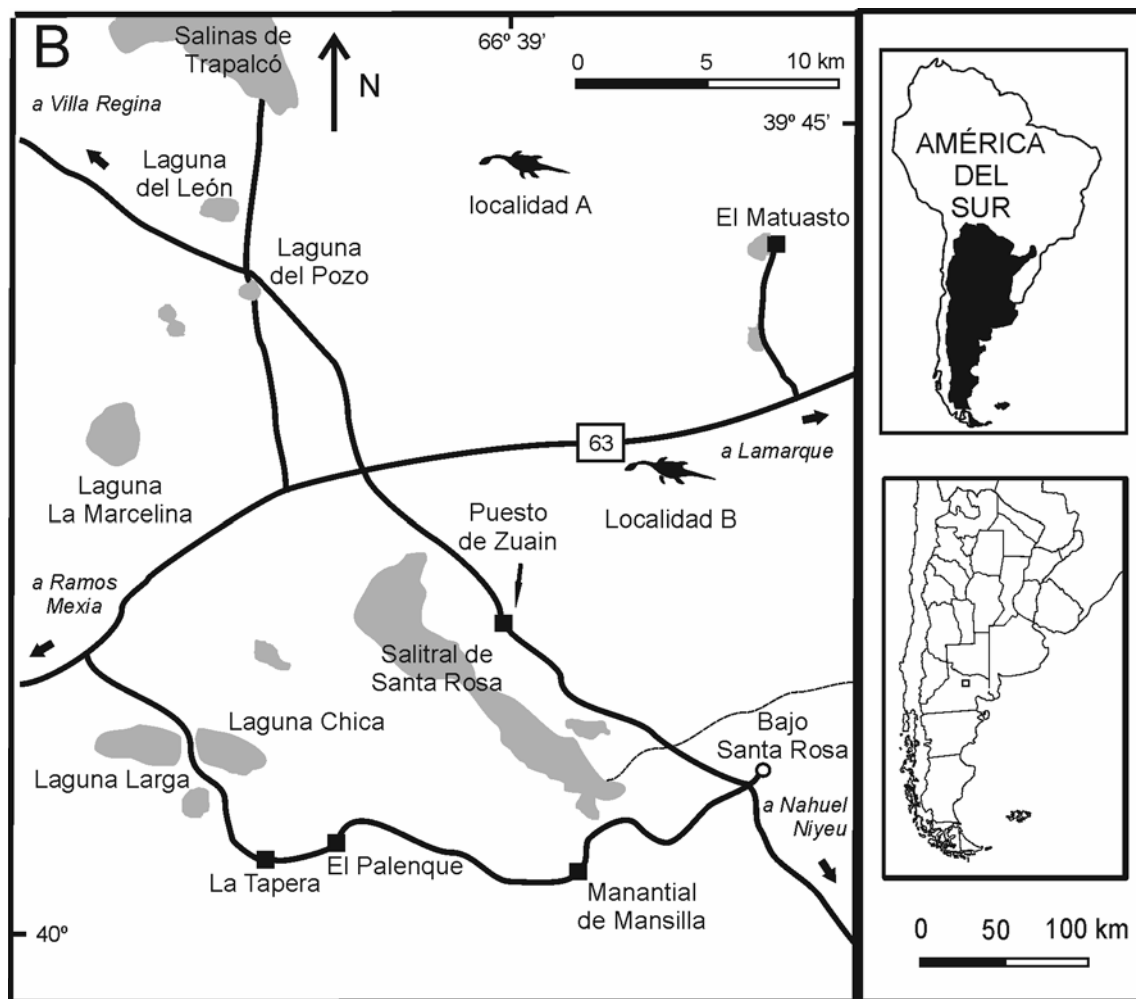


Figura 6.4.5. Mapa de las localidades del área del Salitral de Santa Rosa y las Salinas de Trapalcó donde fueron colectados los ejemplares MML PV 3 y MML PV 4.

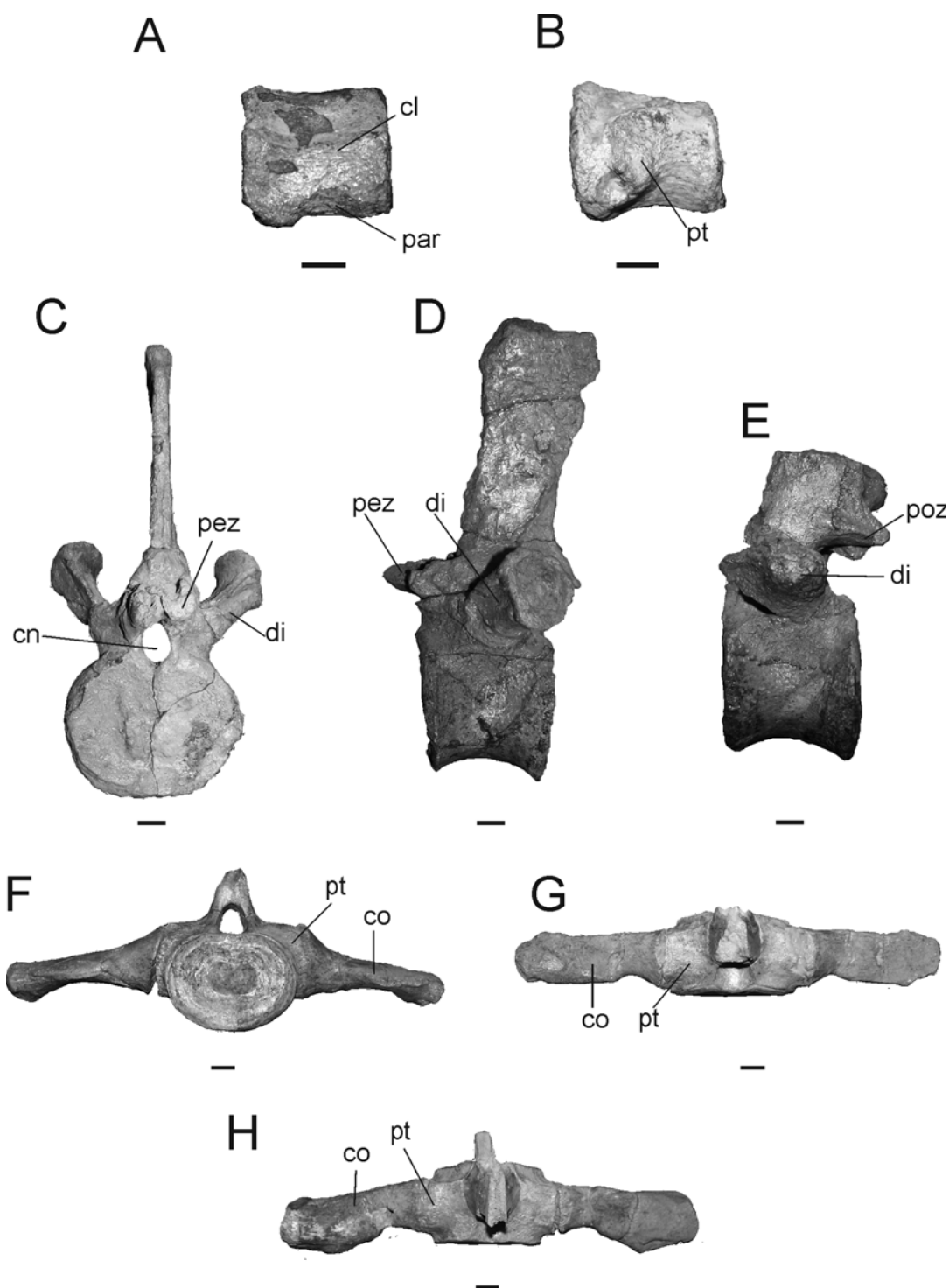


Figura 6.4.6. Elasmosauridae indet. MML PV 4 vértebra cervical en vista lateral izquierda, **A**, vértebra pectoral? en vista lateral izquierda, **B**. **C-D** vértebra dorsal en vista anterior, **C** y lateral izquierda, **D**, vértebra dorsal en vista lateral izquierda, **E**; **F-G**, vértebra y costillas sacras en vista posterior, **F** y dorsal, **G**, vértebra y costillas sacras sacra en vista dorsal, **H** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

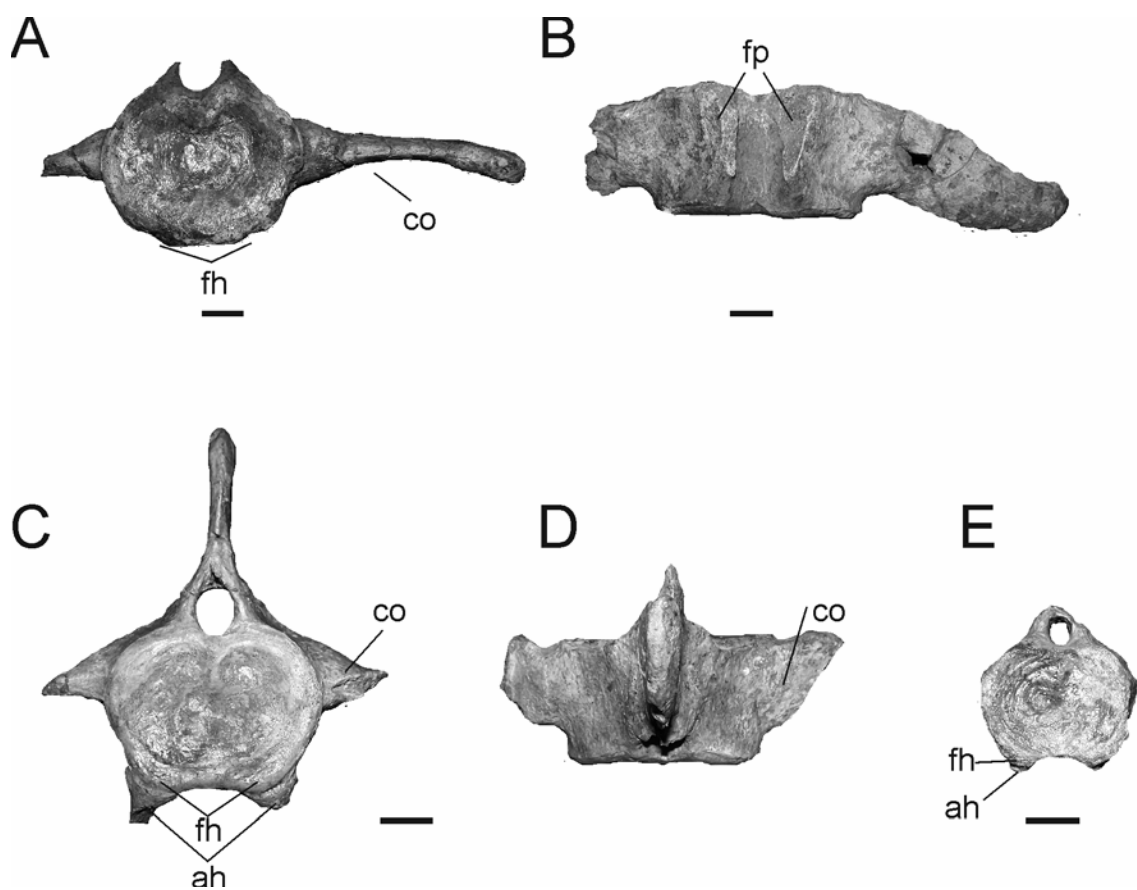


Figura 6.4.7. Elasmosauridae indet., MML PV 4. **A-B**, vértebra caudal anterior en vista posterior, **A** y dorsal, **B**; **C-D** vértebra caudal en vista posterior, **C** y dorsal, **D**. vértebra caudal posterior en vista posterior, **E** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

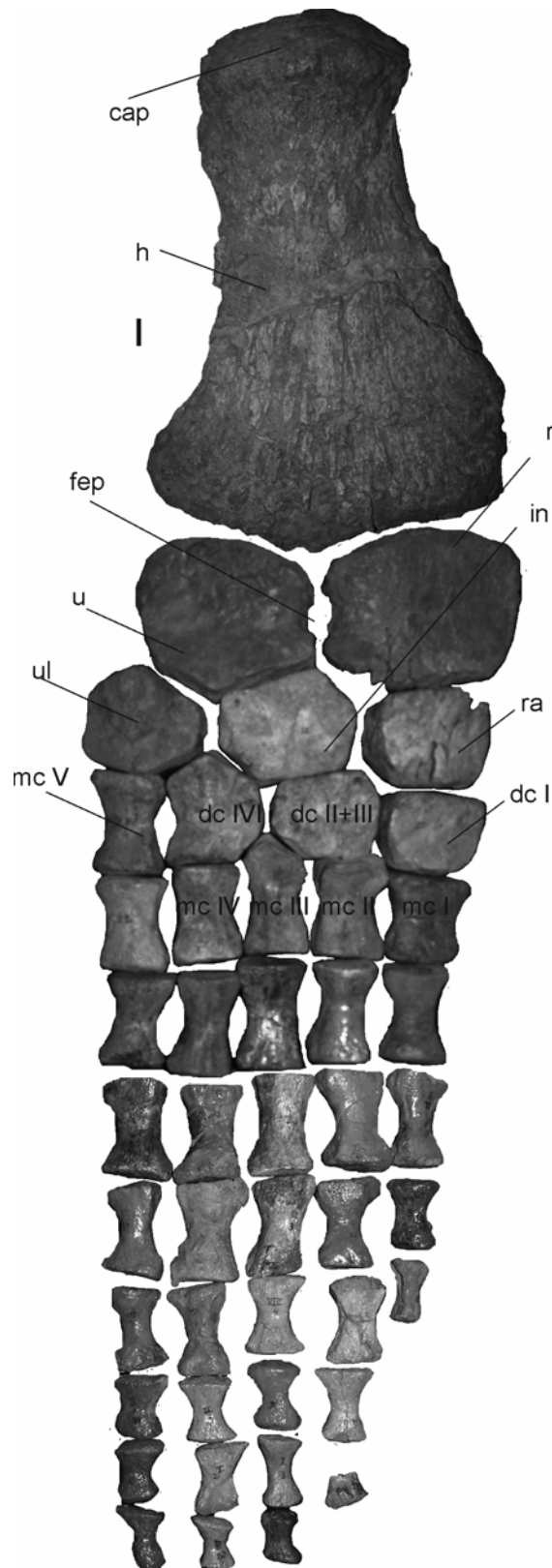


Figura 6.4.8. Elasmosauridae indet., MML PV 4. Miembro anterior en vista ventral. La disposición de las falanges no es la original (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

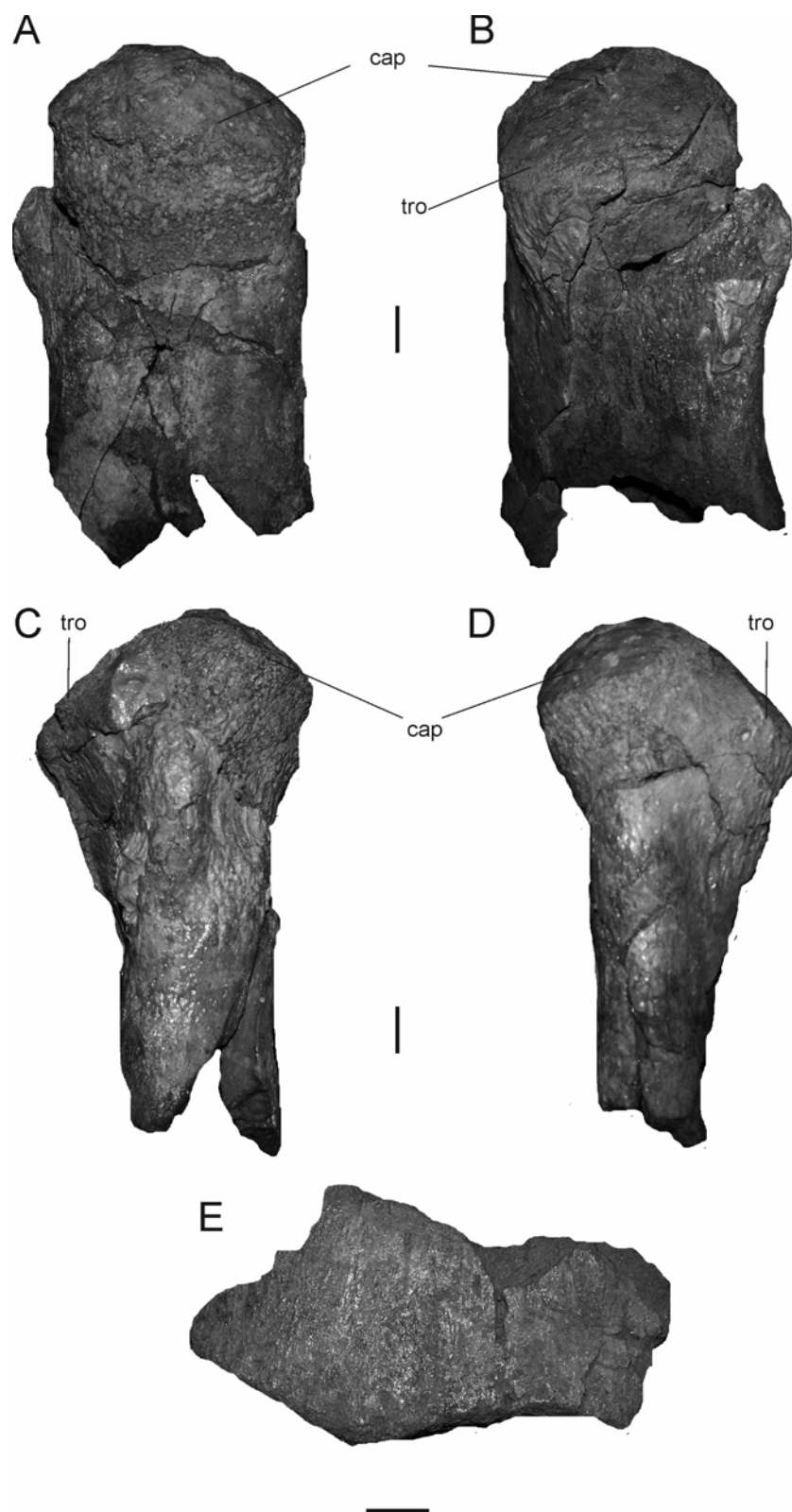


Figura 6.4.9. Elasmosauridae indet., MML PV 4. **A-E**, fémur derecho. **A-D**, zona proximal en vista dorsal, **A**, ventral, **B**, anterior, **C** y posterior, **D**. Parte del sector terminal, **E** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

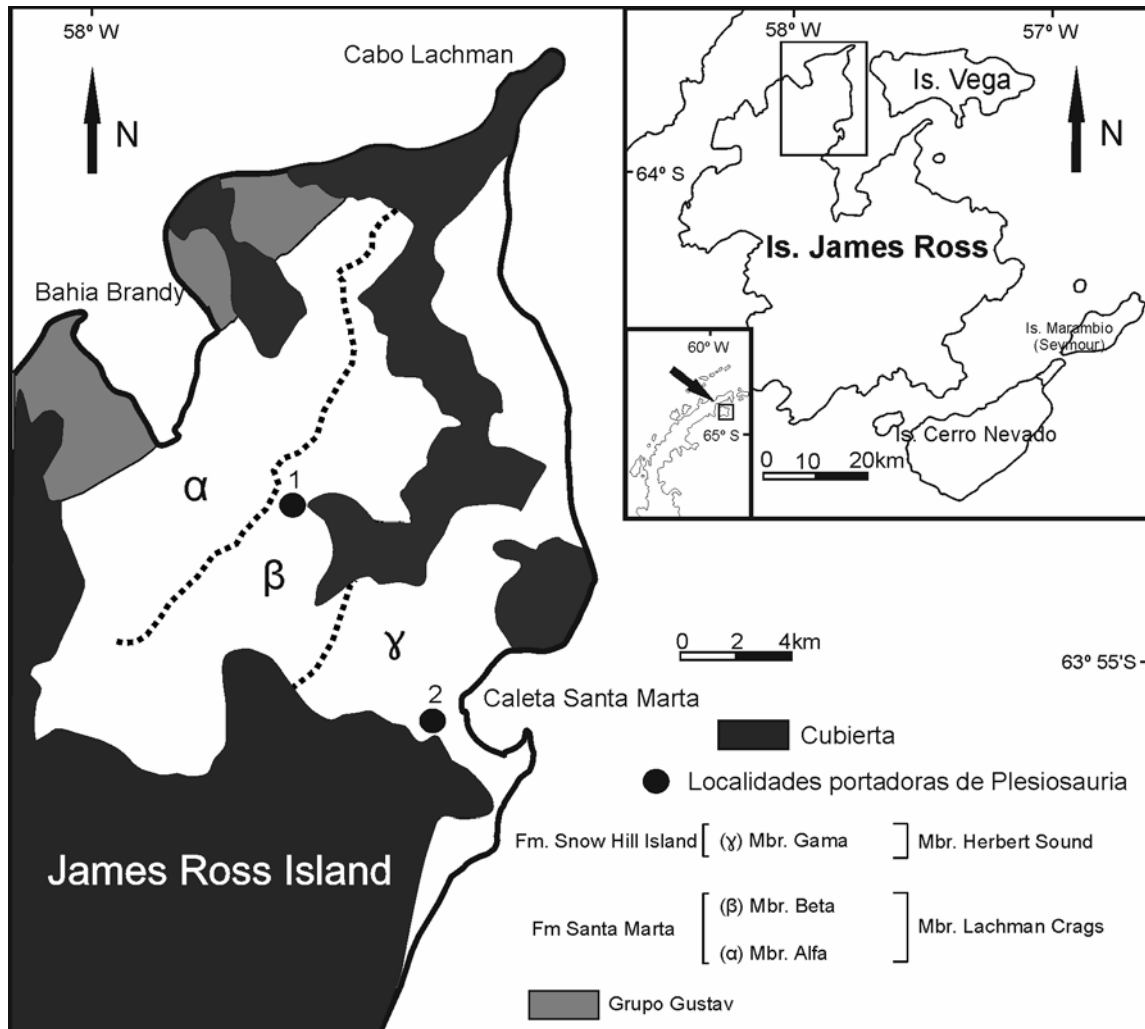


Figura 6.4.10. Mapa de James Ross mostrando las localidades donde fueron colectados los ejemplares 1, MLP 11-II-20 y 2, MLP 86-X-28-3 y MLP 86-X-28-(2-6).

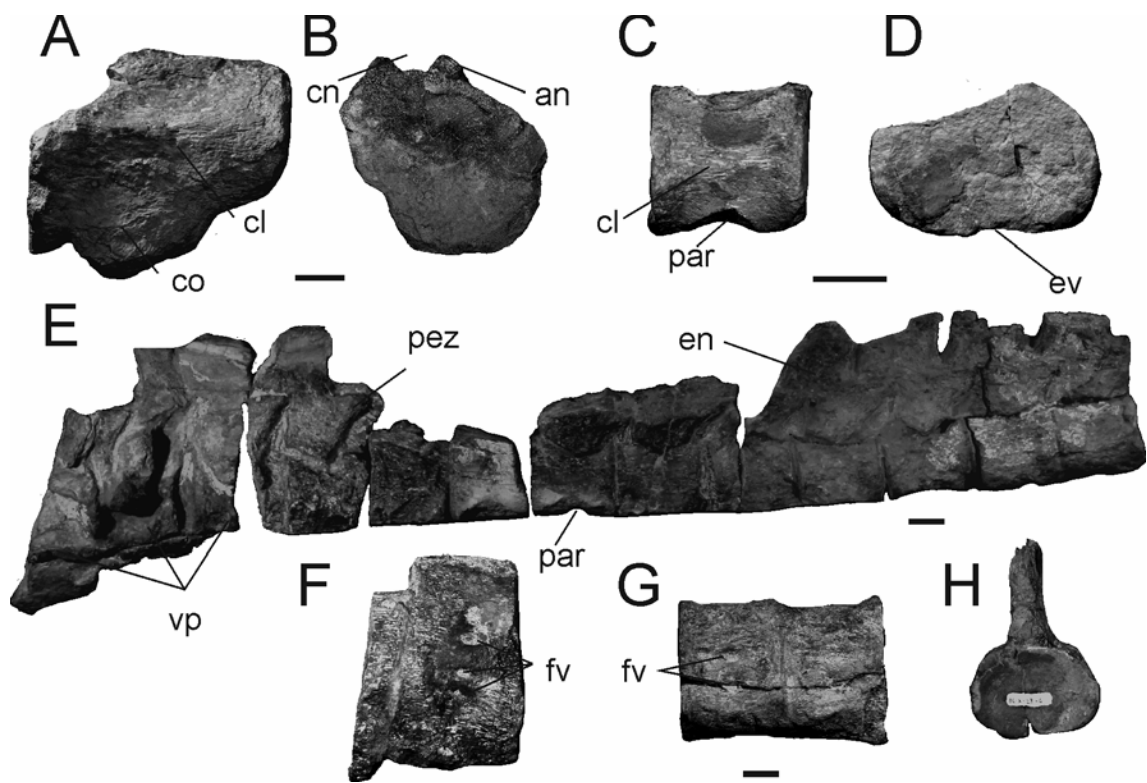


Figura 6.4.11. Elasmosauridae indet. MLP 11-II-20-4, **A-B**, vértebra cervical en vista lateral izquierda, **A** y anterior, **B**. MLP 86-X-28-3; **C-D**, vértebra cervical en vista lateral izquierda, **C** y anterior, **D**. MLP 86-X-28-(2-6); **E-H**, serie cervical-pectoral en vista lateral derecha, **E**, primera vértebra pre- pectoral en vista ventral, **F**, novena y décima vértebra pre-pectoral en vista ventral, **G**, novena vértebra pre-pectoral en vista anterior, **H** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

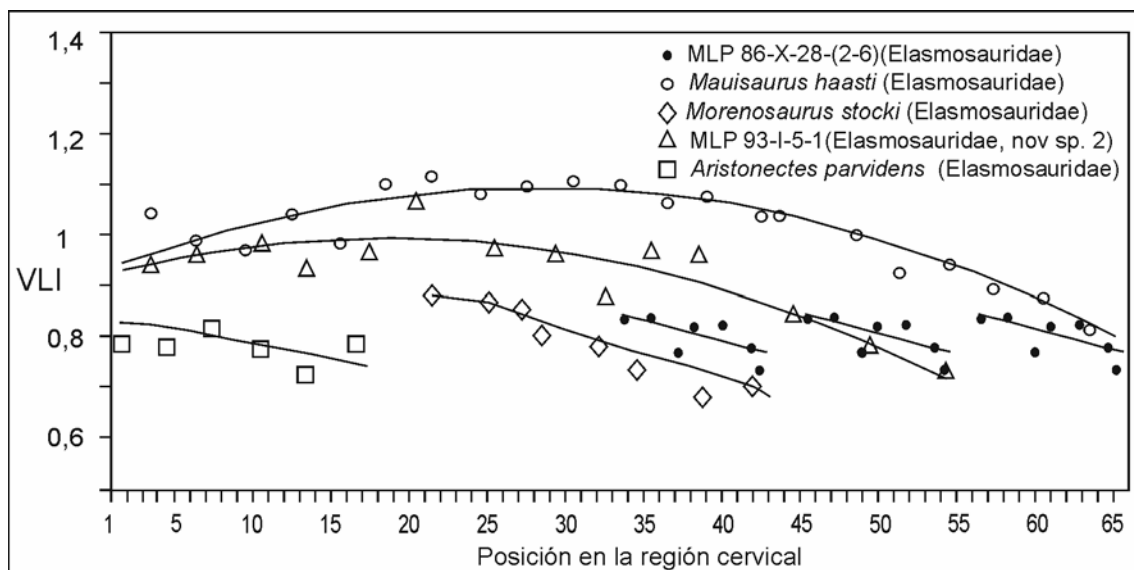


Figura 6.4.12. Comparación de los valores del VLI de tres elasmosáuridos generalizados con región cervical “no elongada” con las de MLP 86-X-28-(2-6). Elasmosauridae indet. (MLP 86-X-28-(2-6)), ●; *Maisaurus haasti* (CM Zfr 115), ○; *Morenosaurus stocki* (CIT 2802); ◇, nov. Sp. 2 (MLP 93-I-5-1), △; *Aristonectes parvidens* (MLP 40-XI-14-6), □ (Datos tomados de Welles 1943; O’Keefe y Hiller 2006 y esta Tesis).

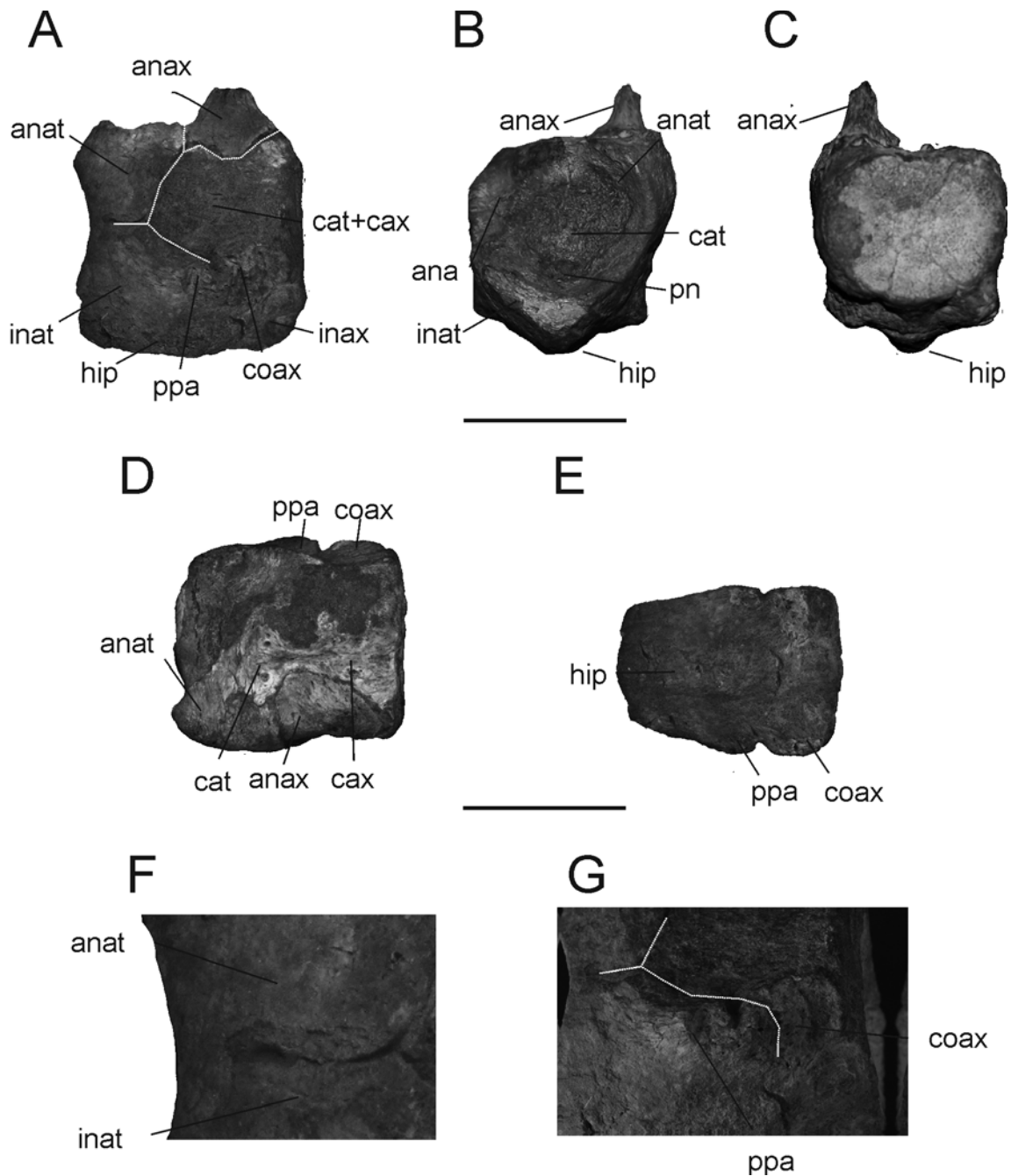


Figura 6.4.13. Elasmosauridae indet. MLP 99-XII-1-8. **A–G**, complejo atlas axis en vista lateral izquierda, **A**, anterior, **B**, posterior, **C**, dorsal, **D** y ventral, **E**, detalle de la sutura entre el arco neural del atlas y el intercentro del atlas, **F**, proceso posterolateral del atlas, **G** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

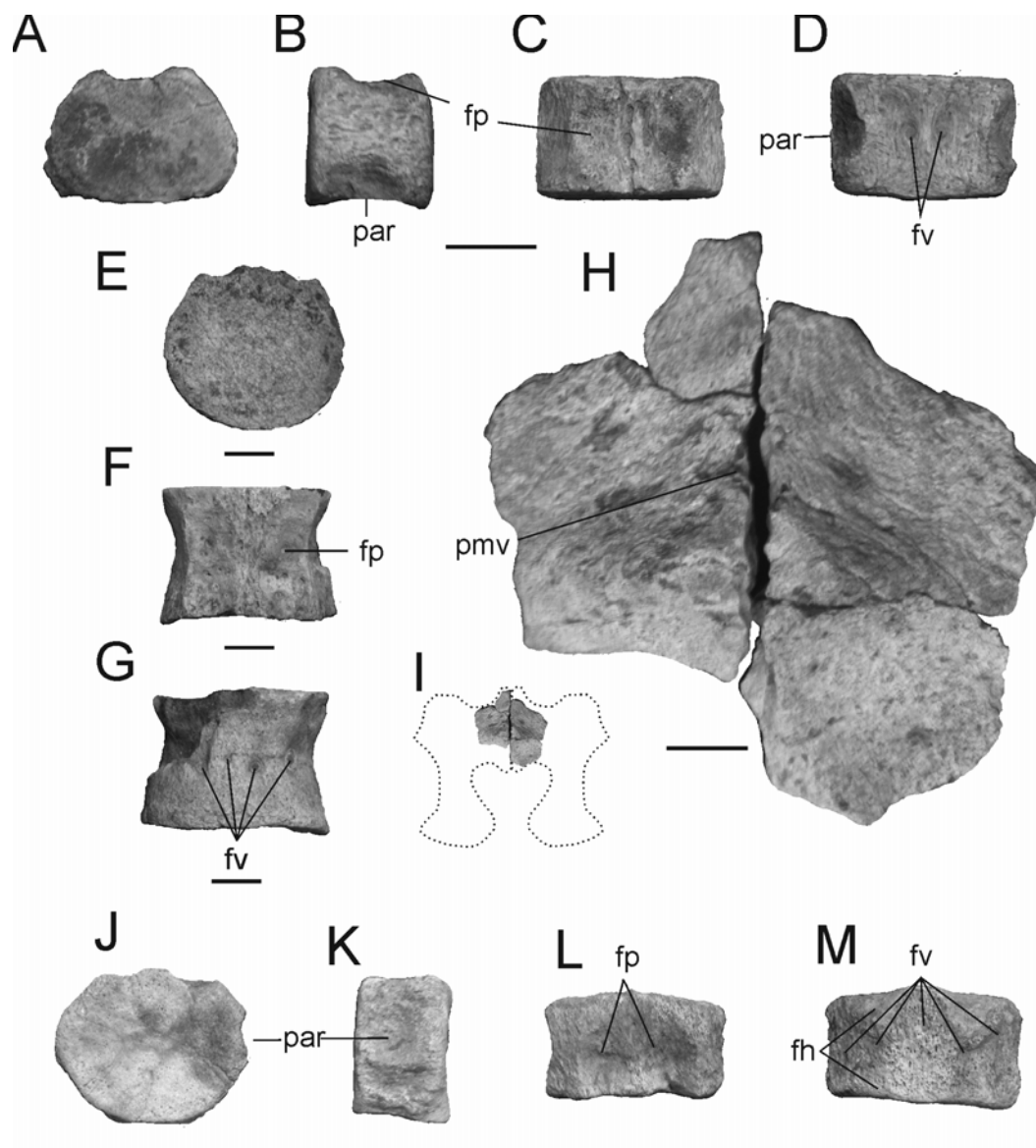


Figura 6.4.14. Elasmosauridae indet. MLP 99-XII-1-8, elementos del postcraneo. **A-D**, centro vertebral cervical anterior en vista anterior, **A**, lateral derecha, **B**, dorsal, **C** y ventral, **D**; **E-G**, centro vertebral dorsal en vista anterior, **E**, dorsal, **F**, ventral, **G**. Coracoides en vista ventral, **H**, esquema interpretativo, **I**; **J-M**, centro vertebral caudal en vista anterior, **J**, lateral, lateral derecha, **K**, dorsal, **L**, ventral, **M** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

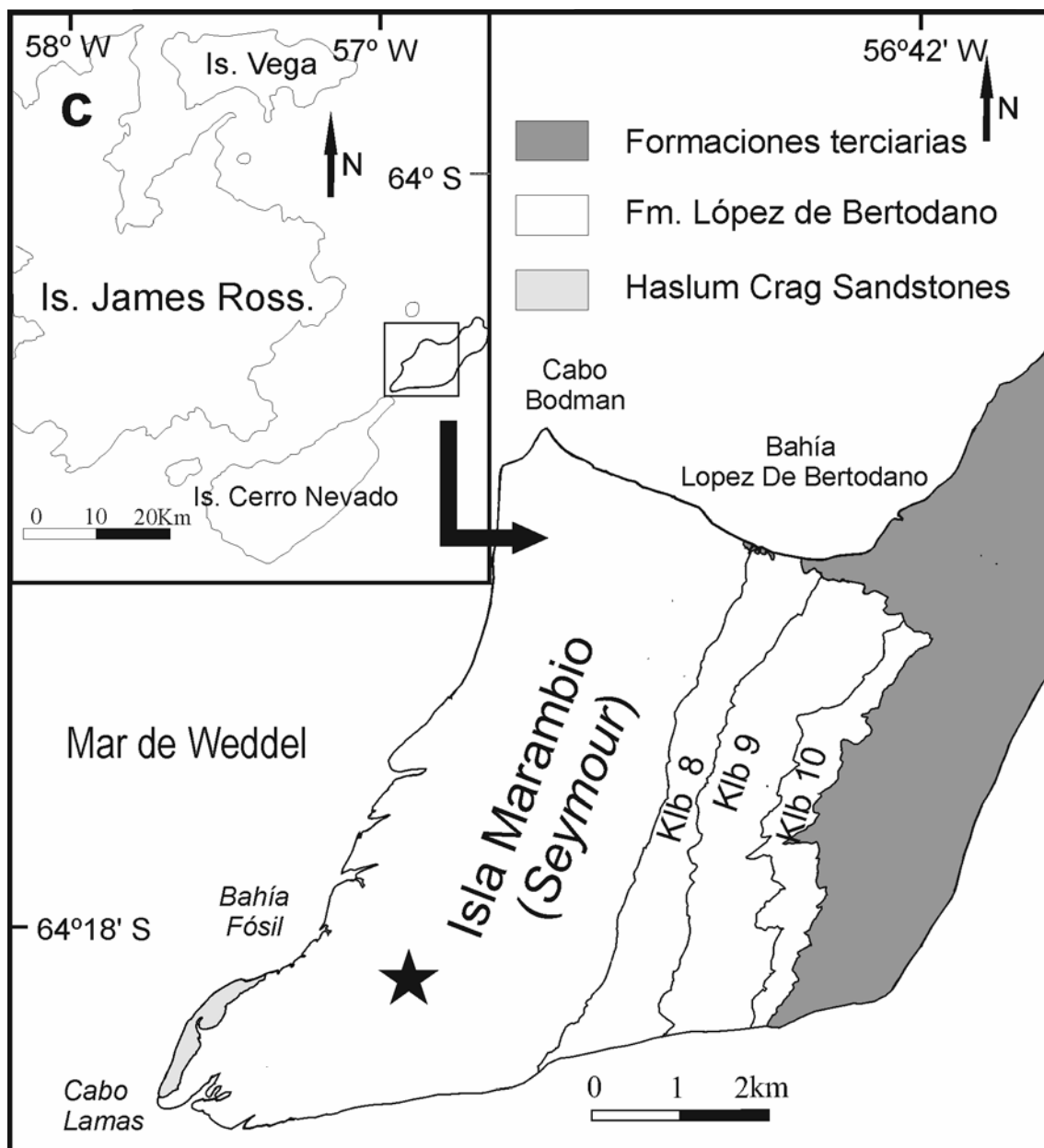


Figura 6.4.15. Is. Marambio (*Seymour Is.*), localidad donde fue colectado el ejemplar MLP 82-I-28-1 (*Elasmosauridae* indet.).

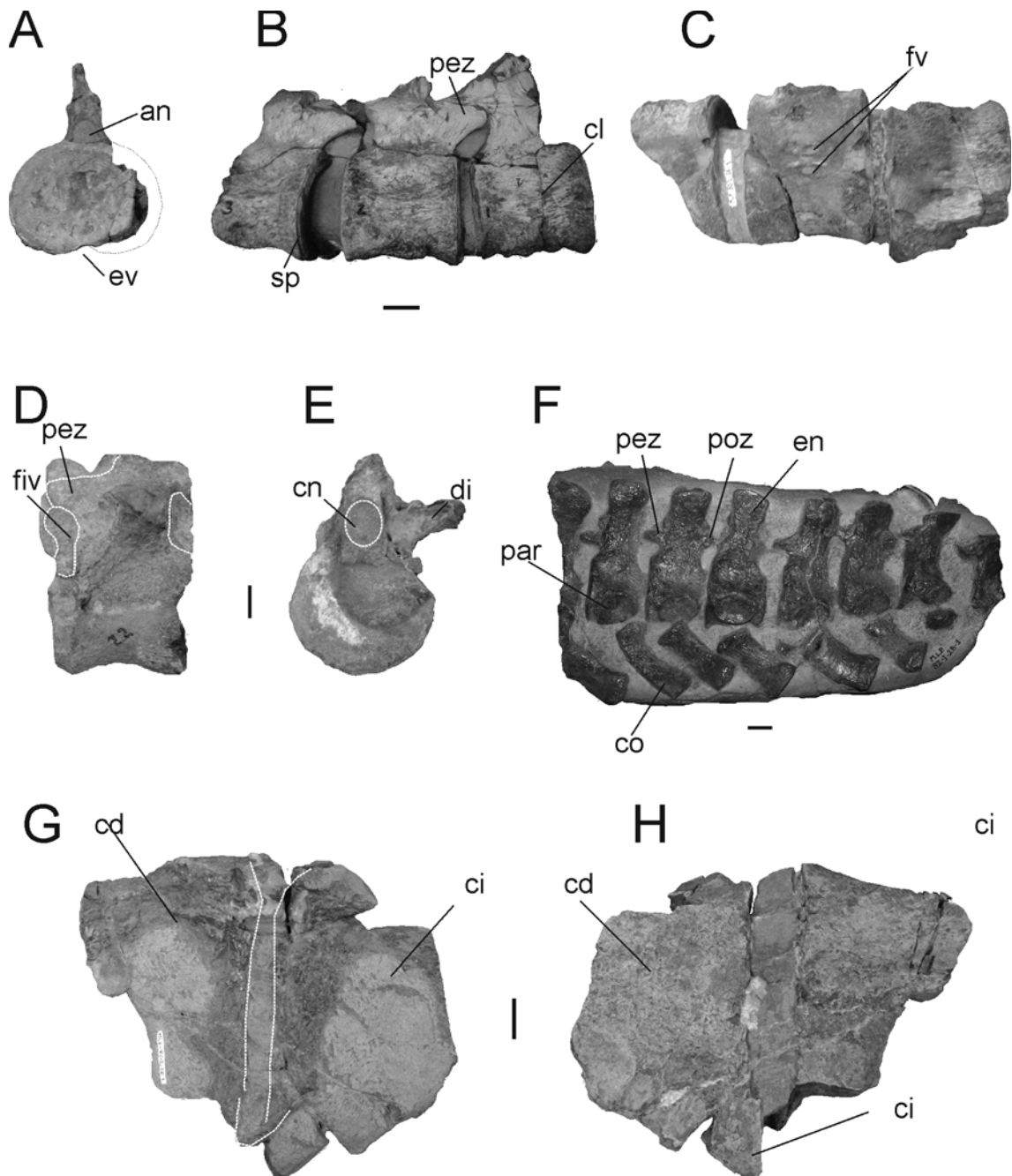


Figura 6.4.16. Elasmosauridae indet., MLP 82-I-28-1. **A-C**, vértebras cervicales en vista anterior, **A**; lateral derecha, **B**; ventral **C**. Vértebra dorsal en vista lateral izquierda, **D** y anterior, **E**, últimas vértebras caudales en vista lateral izquierda, **F**; **G-H**, coracoides en vista dorsal, **G**; ventral, **H** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

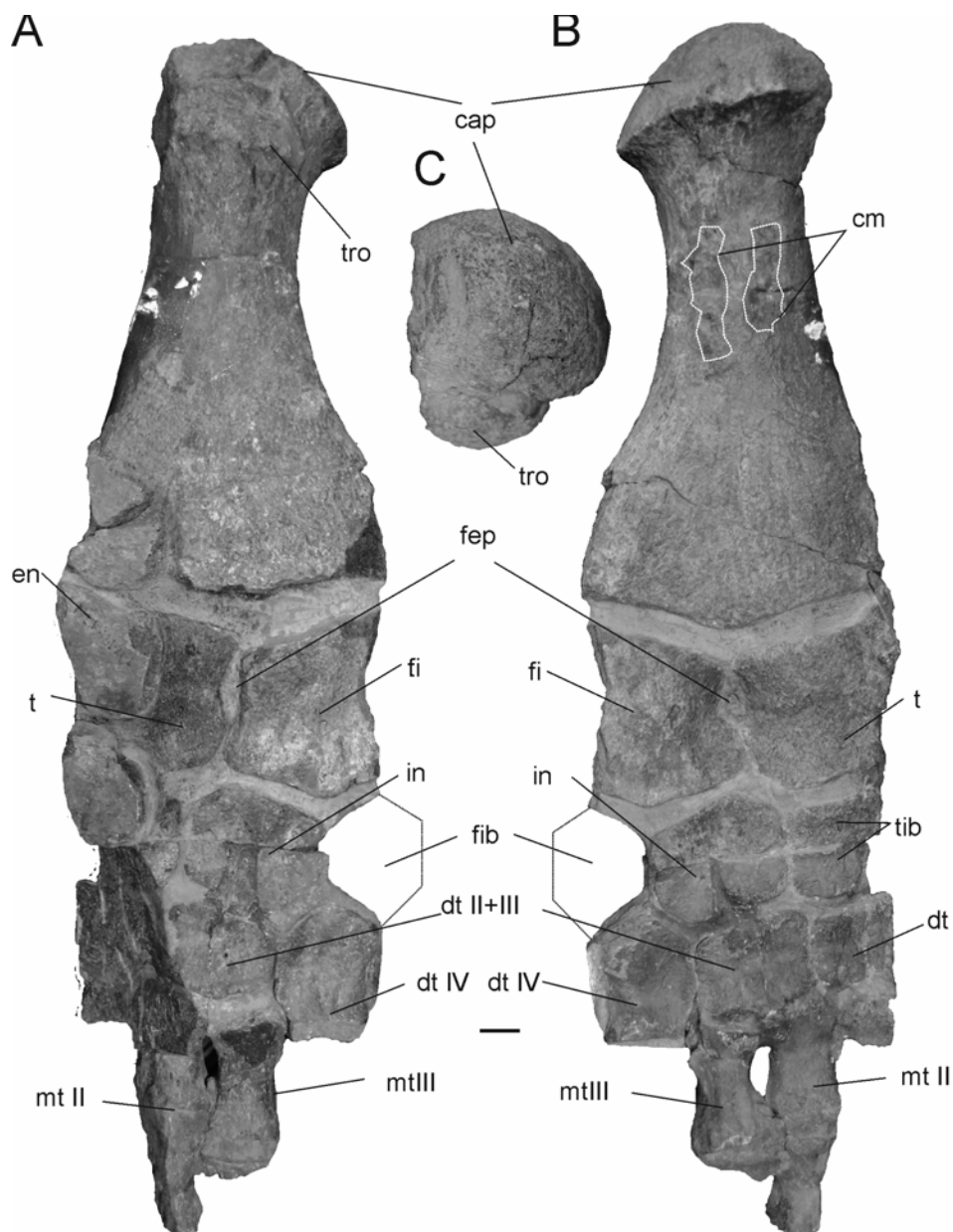


Figura 6.4.17. Elasmosauridae indet., MLP 82-I-28-1. Femur, epipodio, parte de tarso y falanges del miembro izquierdo en vista dorsal, **A** y ventral, **B**, proximal, **C** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

Sulcusuchus erraini

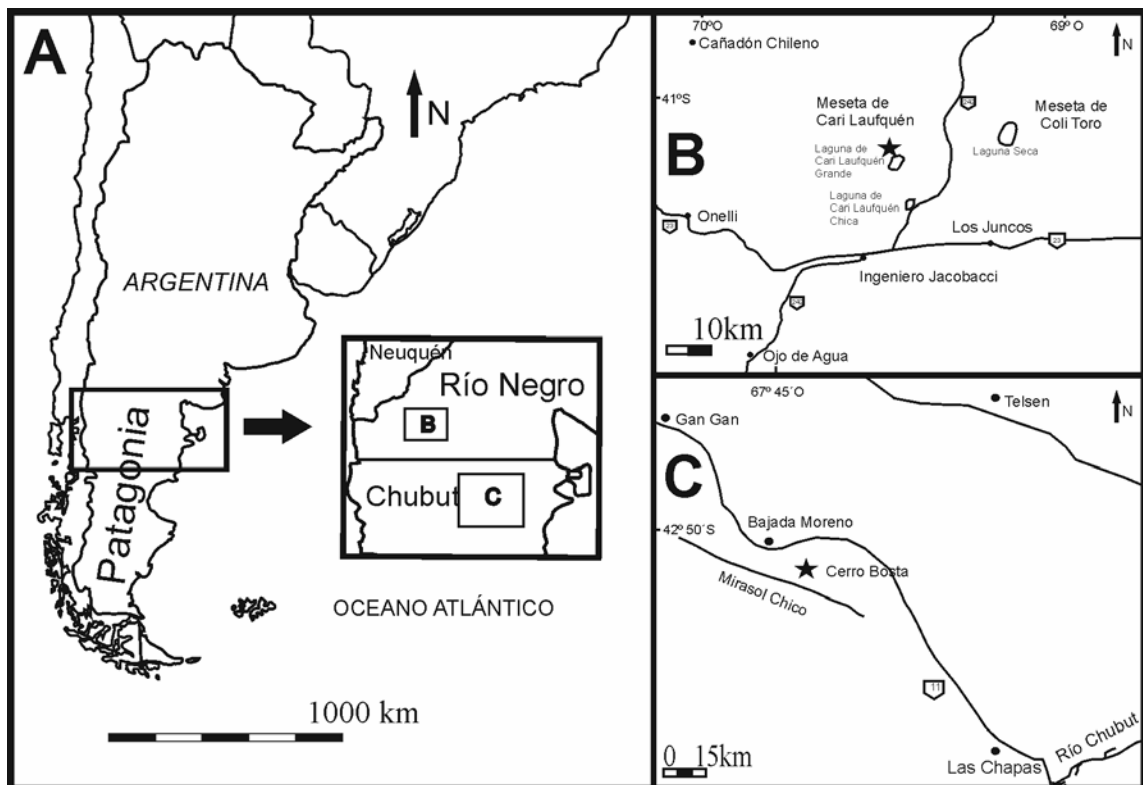


Figura 6.5.1. Mapa de las localidades donde han sido colectados los ejempleres de *Sulcusuchus erraini*. Mapa general, **A**. Zona de Ingeniero Jacobacci (Holotipo MLP 80-IV-10-1), **B**. Sierras de La Colonia (MPEF 650), **C**.

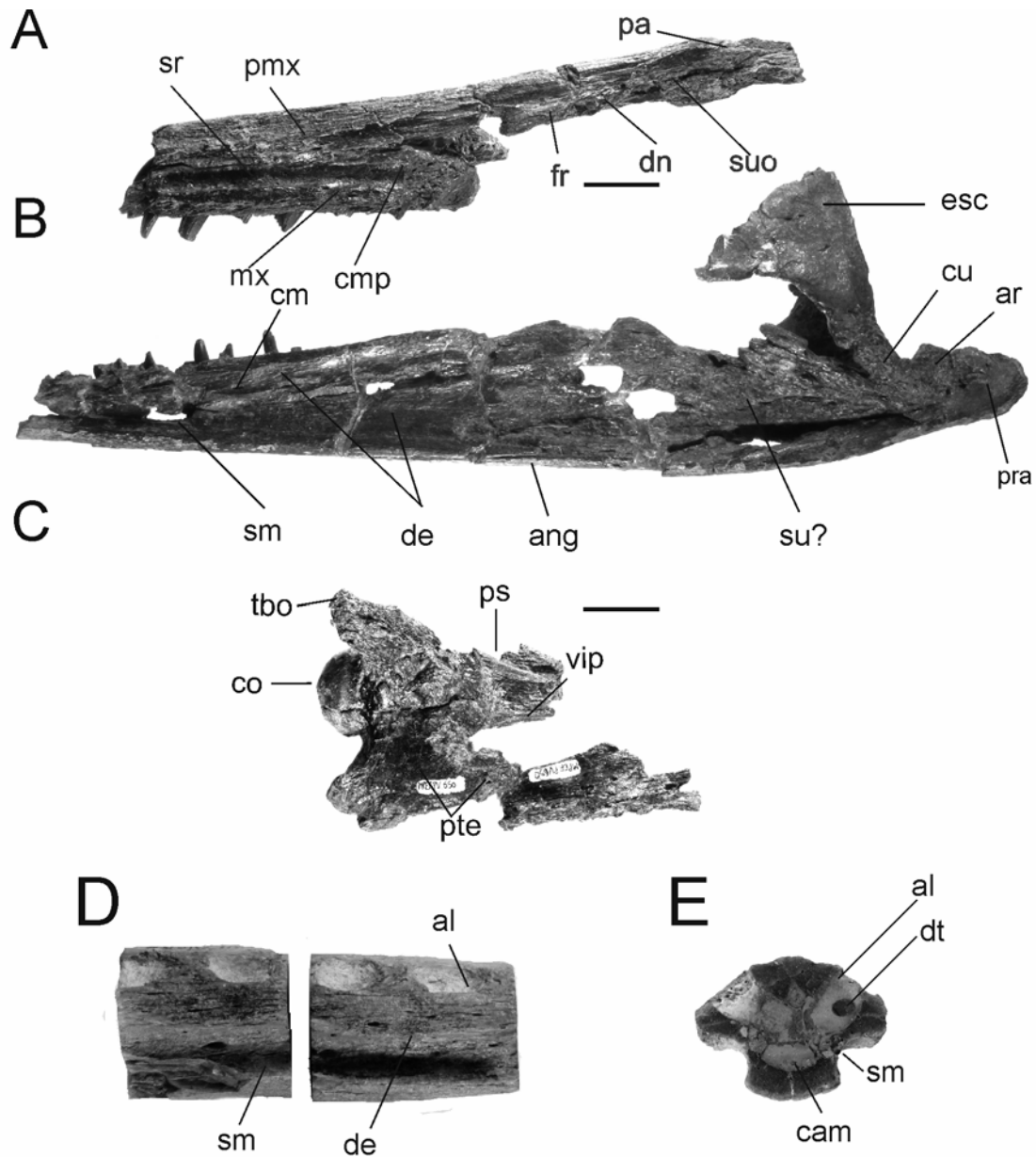


Figura 6.5.2. *Sulcusuchus erraini* (MPEF 650). Rostro en vista lateral izquierda, **A**, rama mandibular izquierda, cuadrado y escamoso en vista lateral, **B**, basicráneo y parte posterior del paladar en vista ventral, **C**. **D-E**, mandibular sínfisis de *Sulcusuchus erraini* (holotipo: MLP 88-IV-10-1) sínfisis mandibular en vista lateral derecha, **D** y sección transversal, **E** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

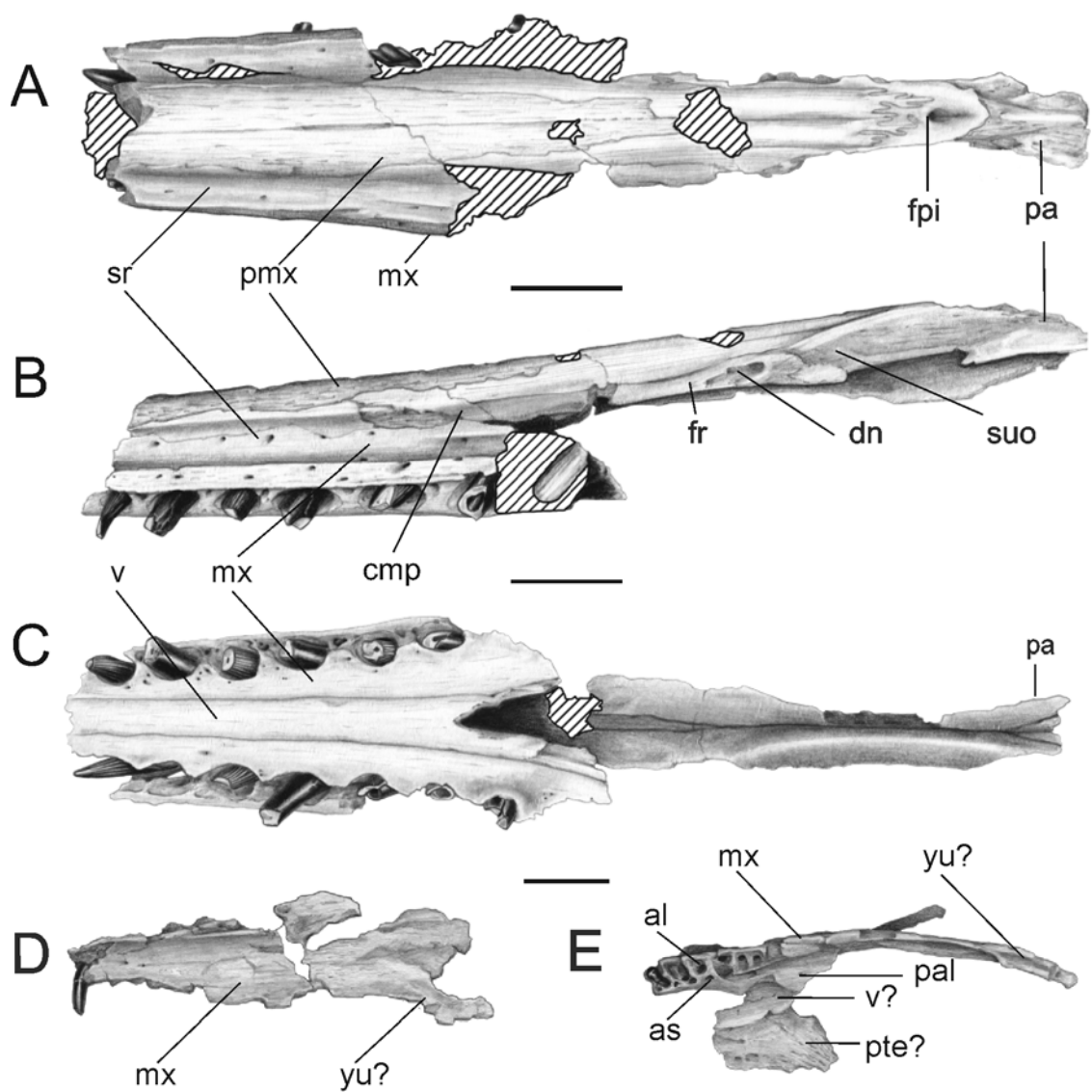


Figura 6.5.3. *Sulcusuchus erraini*, MPEF 650. Dibujos interpretativos. **A–C**, rostro y techo craneano en vista dorsal, **A**, lateral izquierda, **B** y ventral, **C**. **D–E**, fragmento de maxilar en vista lateral izquierda, **D** y ventral, **E** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

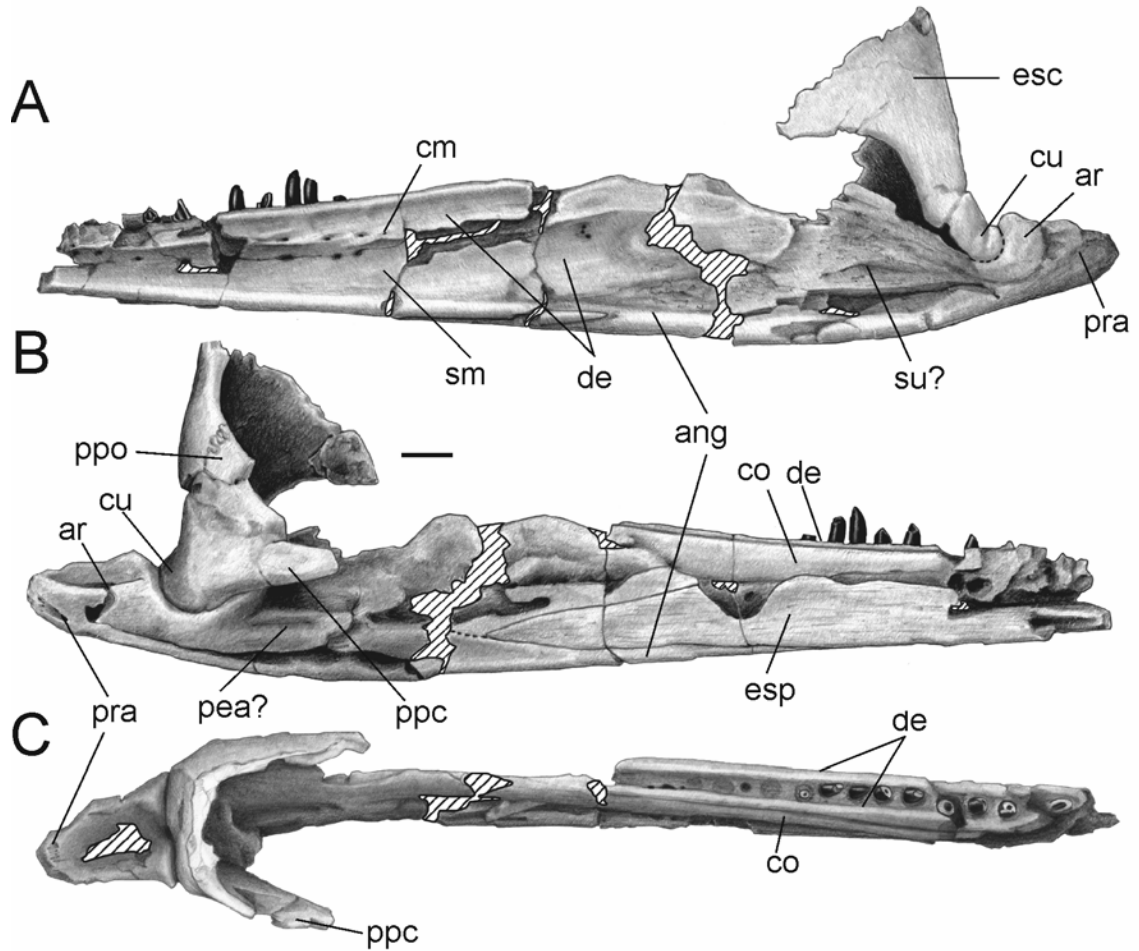


Figura 6.5.4. *Sulcusuchus erraini*, MPEF 650. Dibujos interpretativos. **A-B**, Rama mandibular izquierda, cuadrado y escamoso en vista lateral, **A**, medial, **B** y dorsal, **C** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

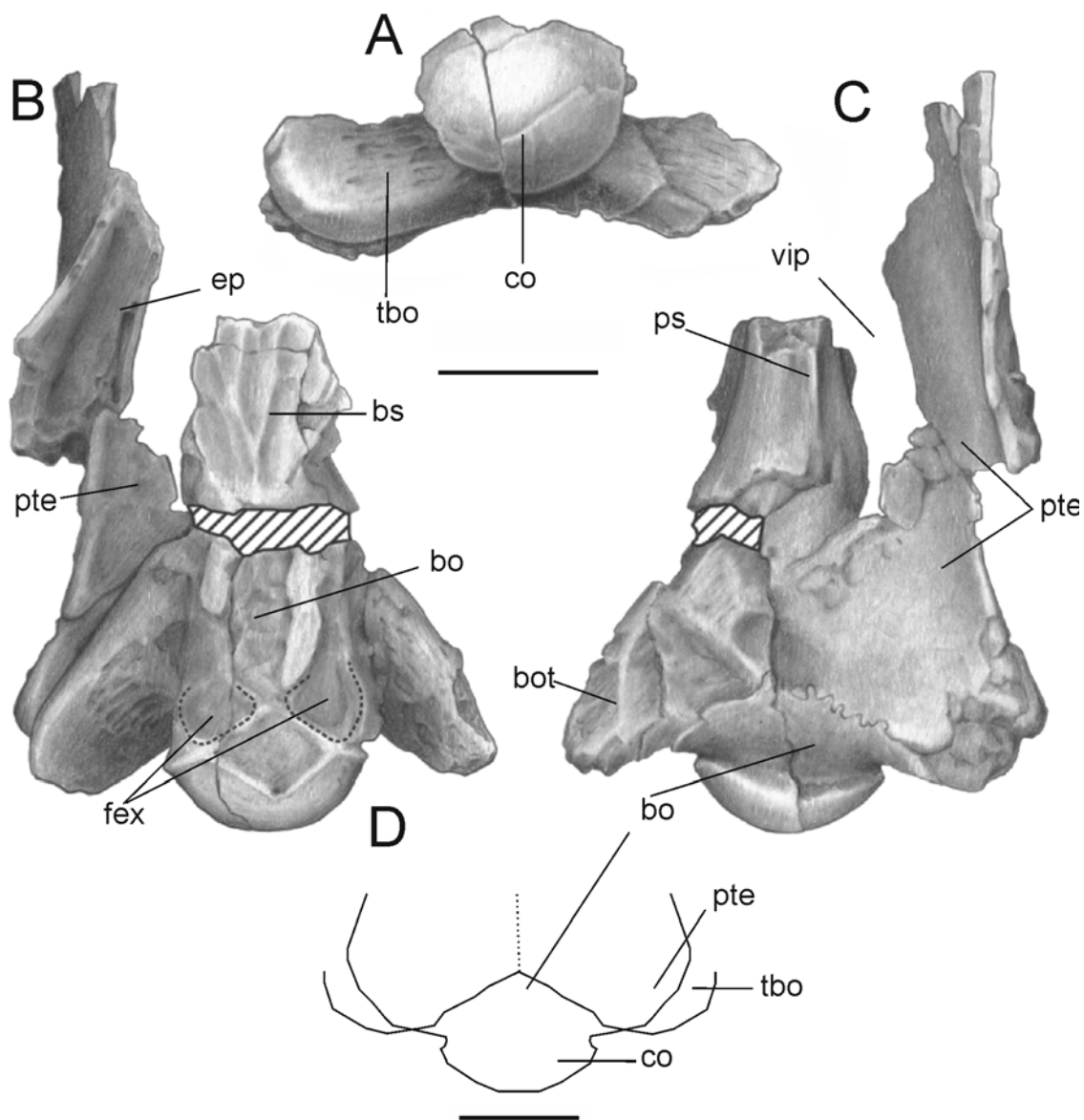


Figura 6.5.5. *Sulcusuchus erraini*, MPEF 650. Dibujos interpretativos. **A-D**, basicráneo y parte posterior del paladar en vista posterior, **A**, dorsal, **B**, ventral, **C** y diagrama interpretativo, **D** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

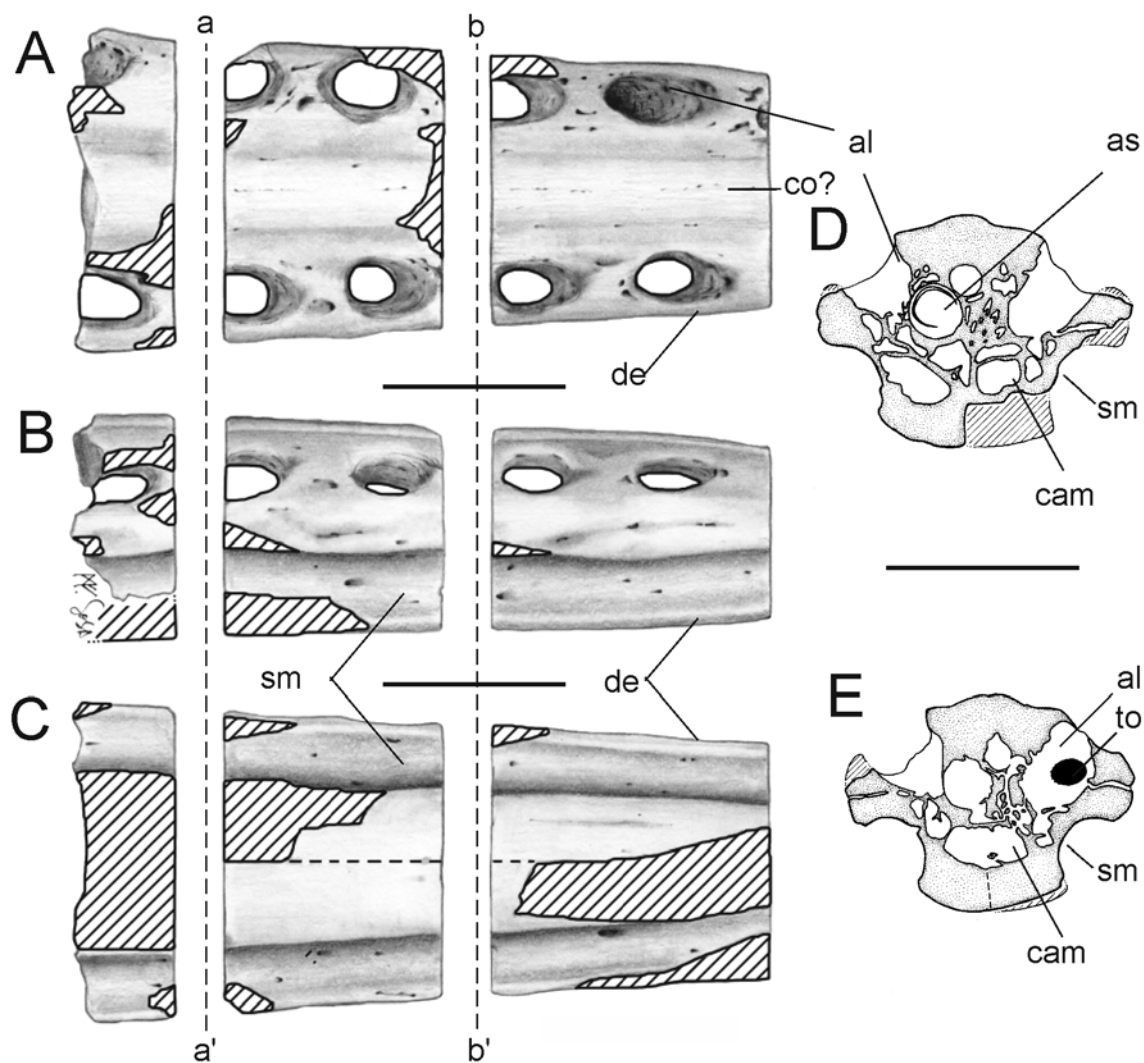


Figura 6.5.6 *Sulcusuchus erraini* (MLP 88-IV-10-1, holotipo). Dibujos interpretativos en vista dorsal, **A**, lateral derecha, **B** y ventral, **C**, corte transversal a', **D**, bb', **E** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

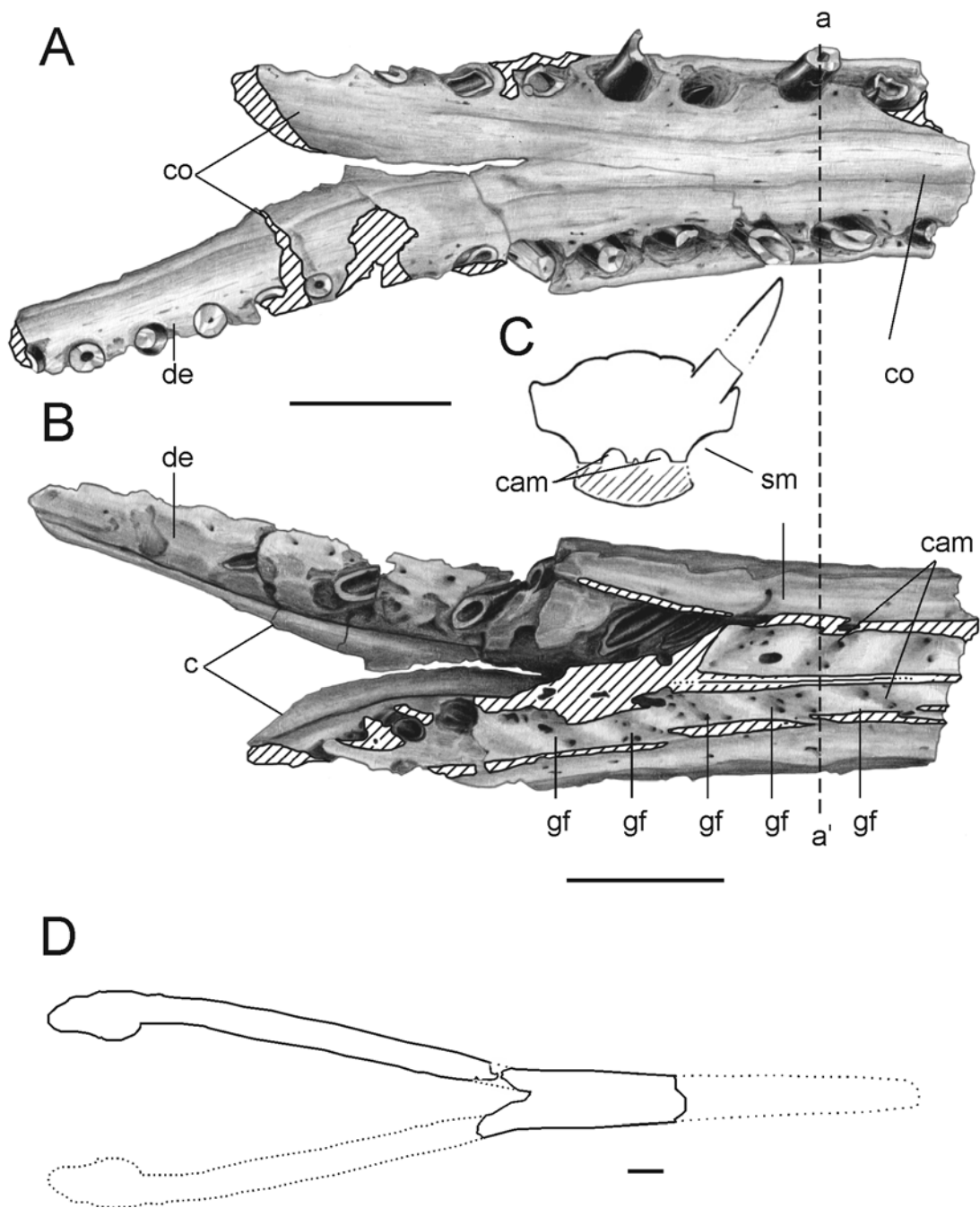


Figura 6.5.7. *Sulcusuchus erraini*, MPEF 650. Dibujos interpretativos en vista dorsal, **A**, ventral, **B**, corte transversal a', **C**, reconstrucción mostrando la posición supuesta de las secciones preservadas de la mandíbula, **D** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

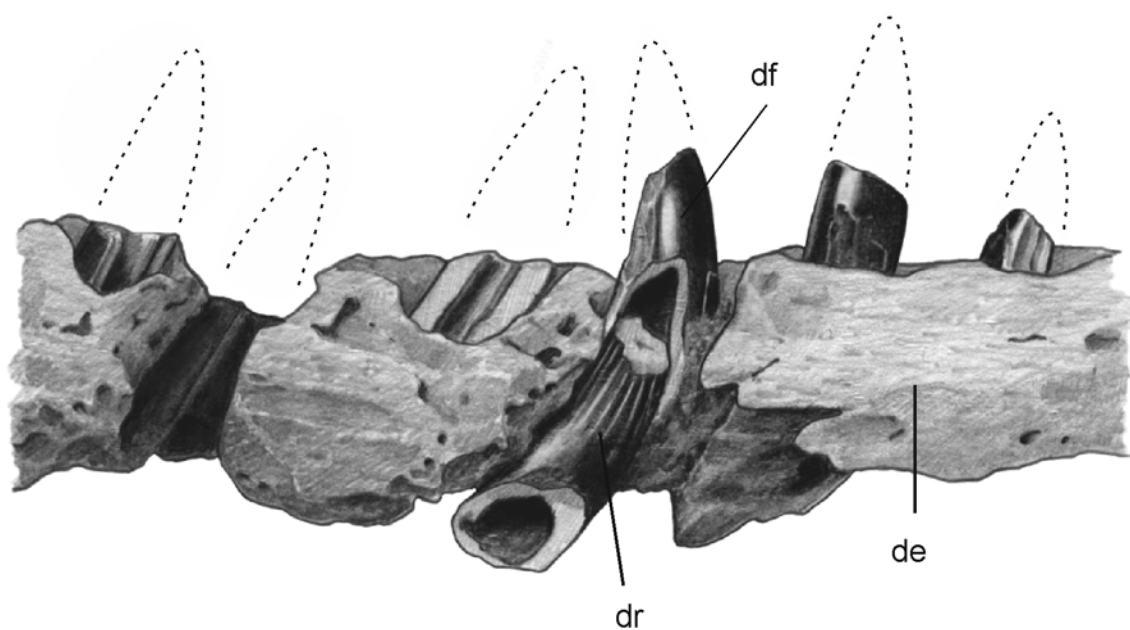


Figura 6.5.8. *Sulcusuchus erraini*, MPEF 650. Dibujos interpretativos. Rama mandibular derecha en vista lateral mostrando un detalle del reemplazo de los dientes (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

Policotylidae indet.

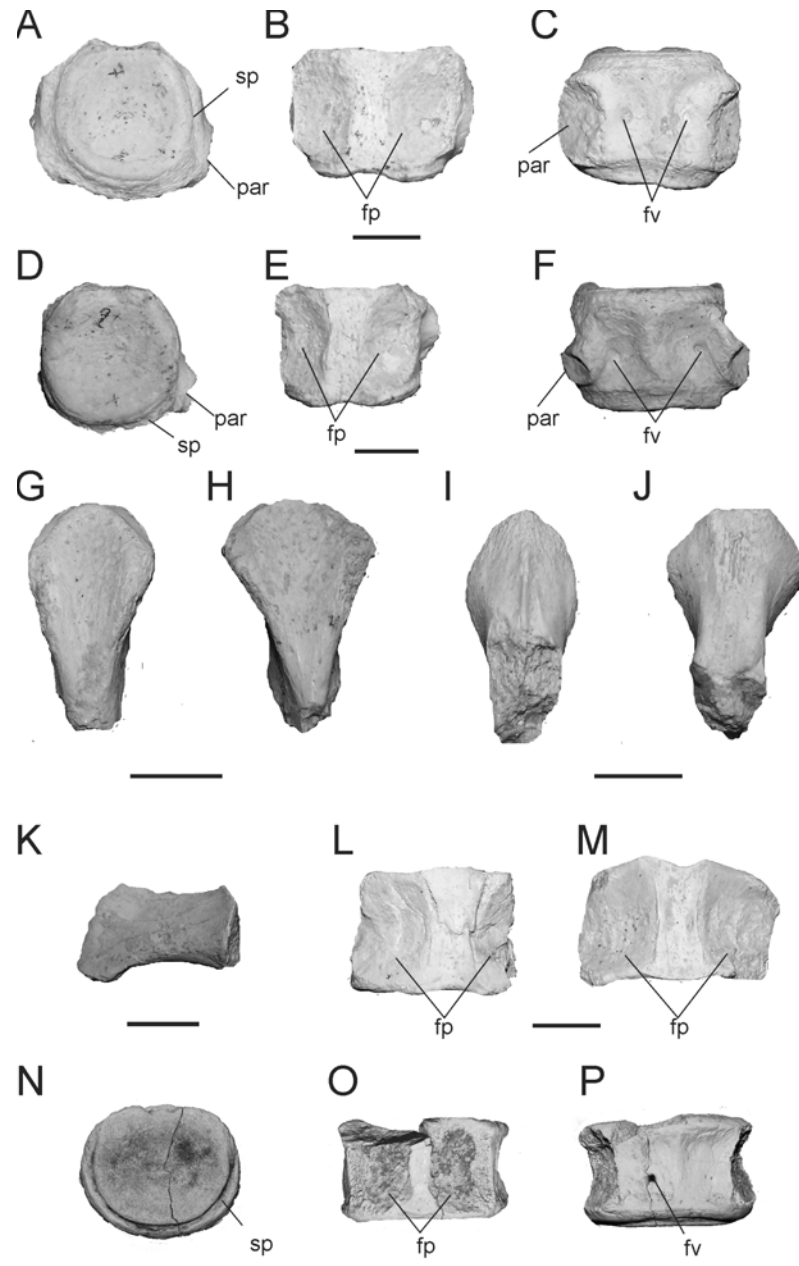


Figura 6.6.1. Policotylidae indet., MML PV 43 **A-C**, centro vertebral cervical en vista anterior, **A**, dorsal, **B** y ventral, **C**; **D-F**, centro vertebral cervical posterior en vista anterior, **D**, dorsal, **E** y ventral **F**; **G-J**, espinas neurales mostrando la superficie cóncava **G**, **H** y convexa, **I**, **J**. Costilla cervical; **L-M**, centro vertebrales dorsales en vista dorsal. MACN-PV RN 1087c. **N-P** centro vertebral cervical en vista posterior, **N**, dorsal, **O** y ventral, **P** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

Plesiosauria indet.

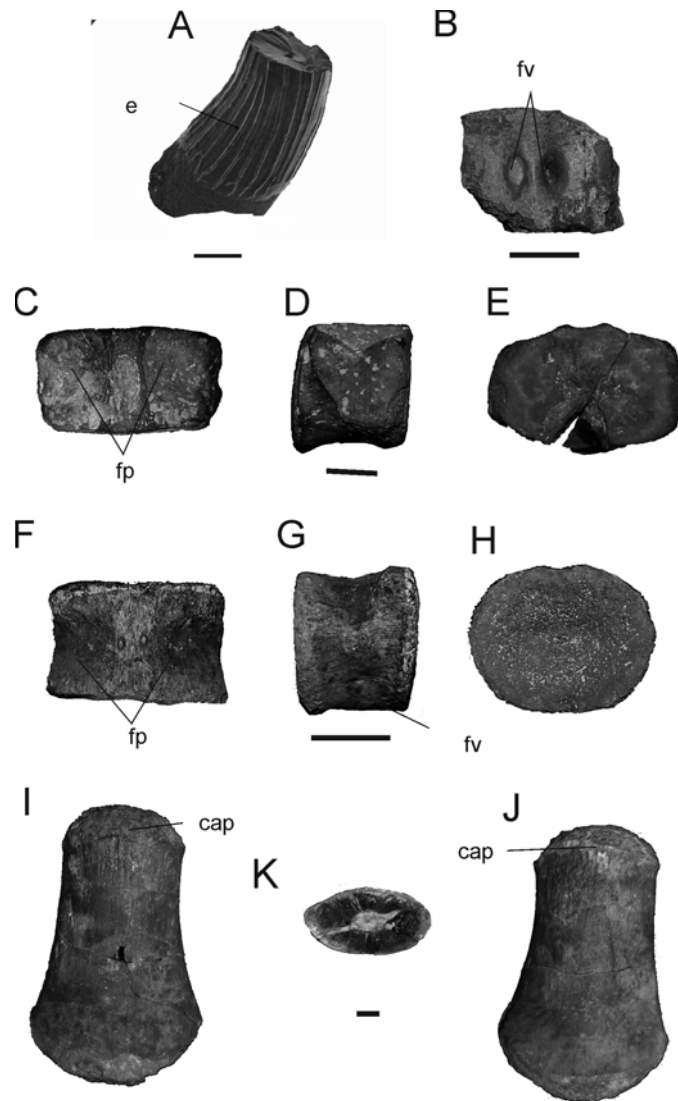


Figura 6.7.1. Plesiosauria indet. MPM-PV 1871-1-3, diente en vista axial, **A**. Escala= 2mm; MPM-Pv 1870-3, centro vertebral cervical en vista ventral, **B**; **C-E**, MPM-PV 1870-3, centro vertebral pectoral en vista dorsal, **C**, lateral derecho, **D** y anterior; **E**; **F-H**, 1869-1, centro vertebral dorsal en vista dorsal, **F**, lateral derecho, **G** y anterior; **H**; **I-K**, MPM-PV1870-1 propodio en vista dorsal, **I**, ventral, **J** y corte transversal, **K** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

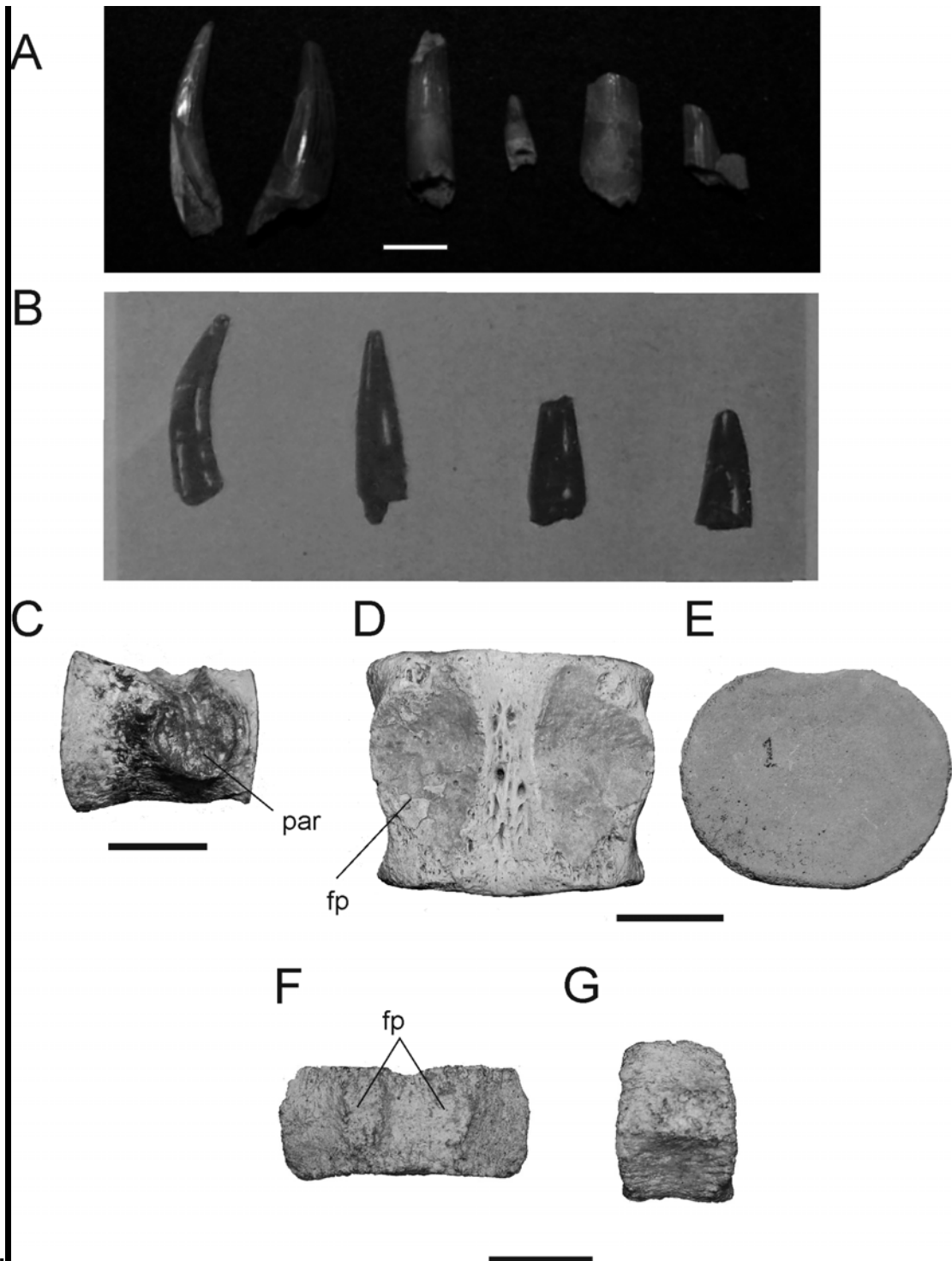


Figura 6.7.2. Plesiosauria indet. MML s/n, **A**; Ejemplares provenientes de ña Fm. Allen descritos por Wichmann (1927), **B**; MML-PV 422, vértebra pectoral en vista lateral izquierda, **C**; **D-E**, MML-PV 423, vértebra dorsal en vista dorsal, **D** y posterior, **E**; **F-G**, MML-PV 425; vértebra caudal en vista dorsal, **F** y lateral izquierda, **G** (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.

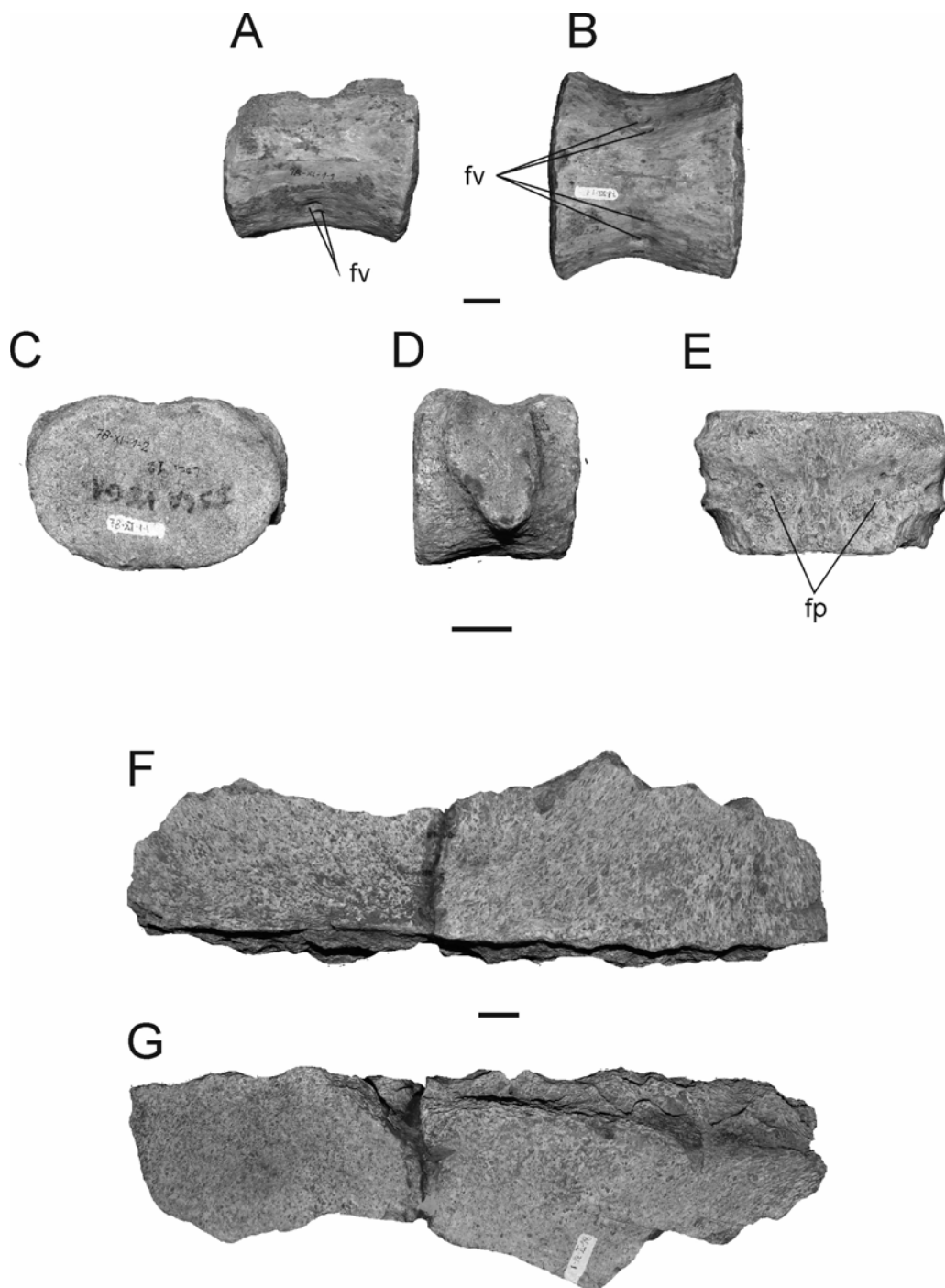
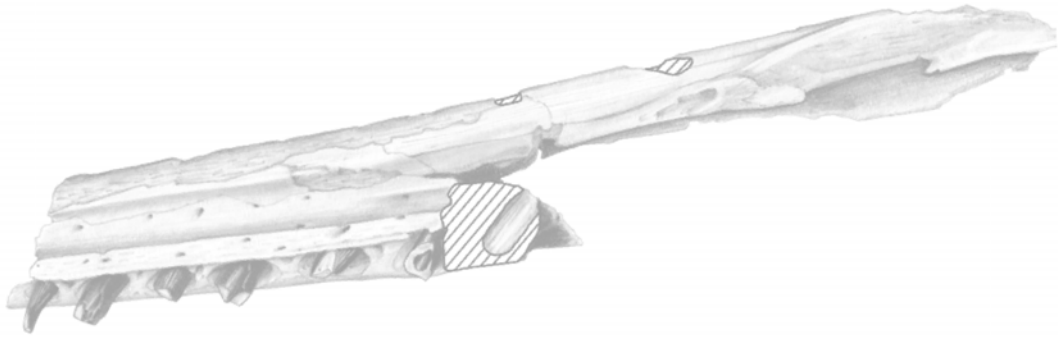
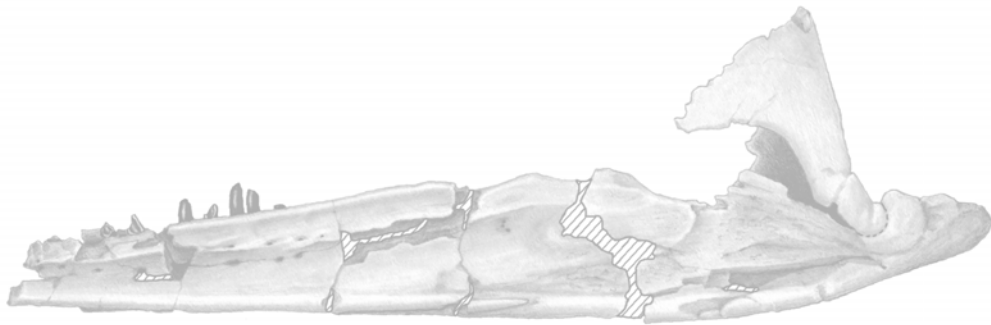


Figura 6.7.3. Plesiosauria indet. MLP 78-XI-1-1, **A-B**, vértebra dorsal en vista lateral, **A** y ventral, **B**; **C-E**, vértebra pectoral en vista anterior, **C**, lateral izquierda, **D** y dorsal, **E**; MLP 86-V-31-1, borde medial de pubis? (ver abreviaturas utilizadas en Tomo I, sección 4.1.1). Escala= 20mm.



7. ANÁLISIS FILOGENÉTICO



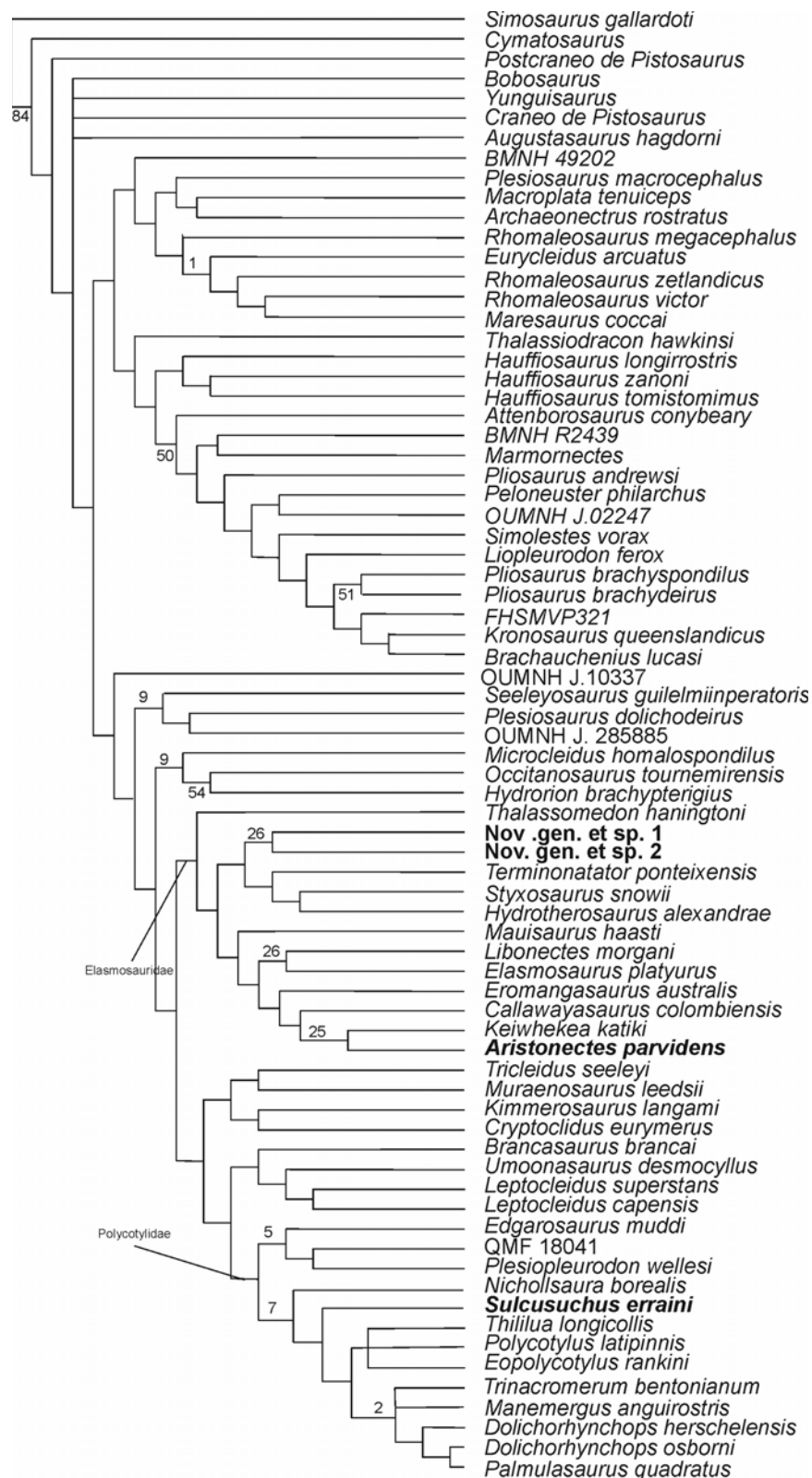
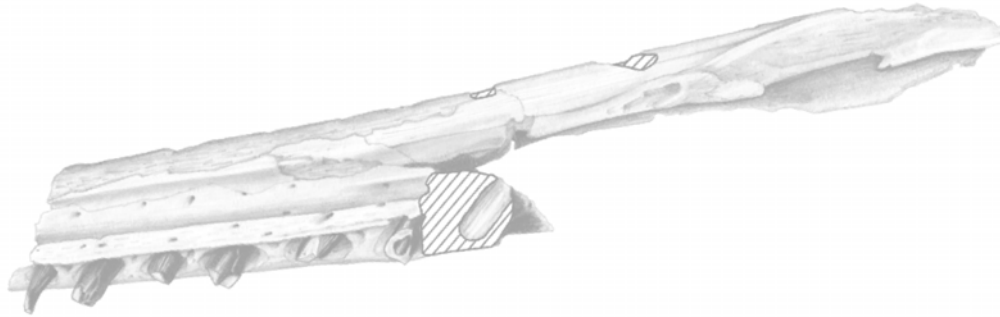


Figura 7.1. Cladograma de consenso de los 2 MPTs obtenidos a partir de la modificación de la matriz de Ketchum y Benson (2011). En algunos nodos se indica el Soporte de Bremer (arriba) y el *Symmetrical Resampling* (abajo).



8. ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO

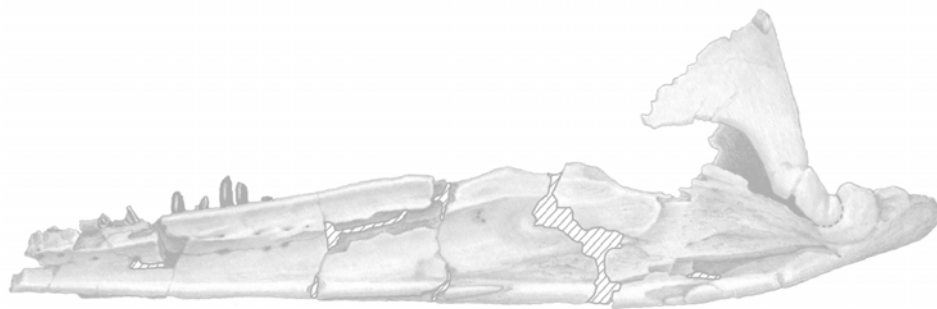




Figura 8.1. Cladograma obtenido a partir de la a partir de la matriz área/ taxon (Apéndice III).

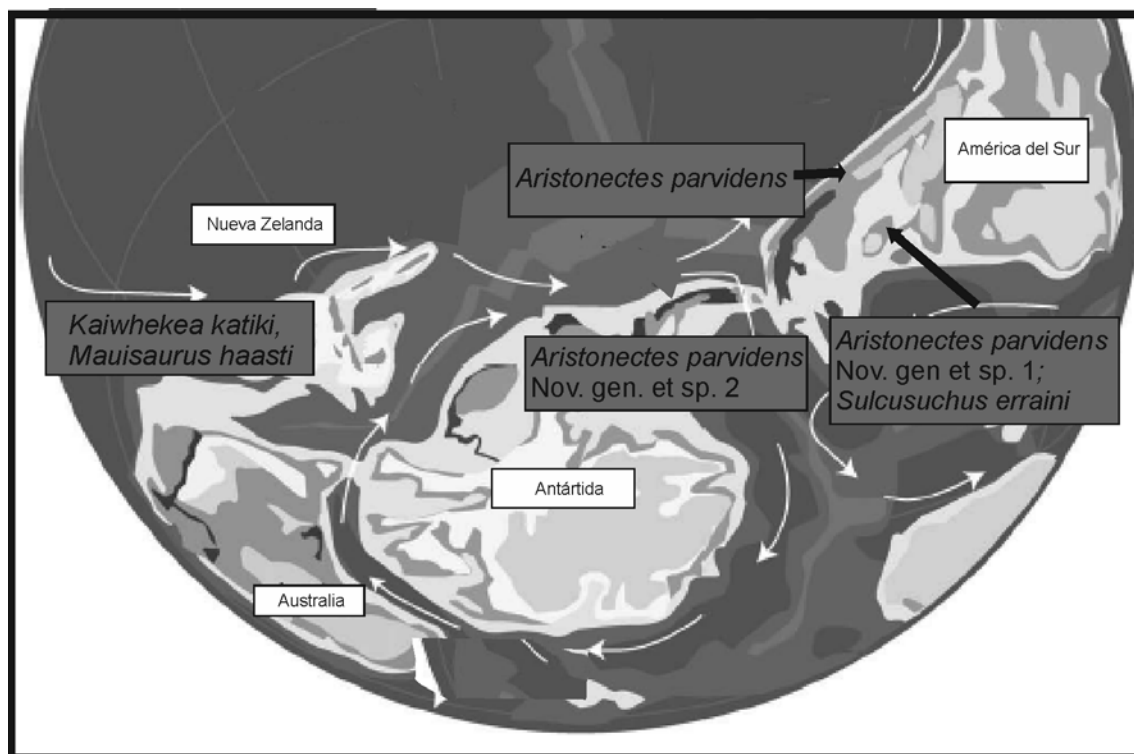
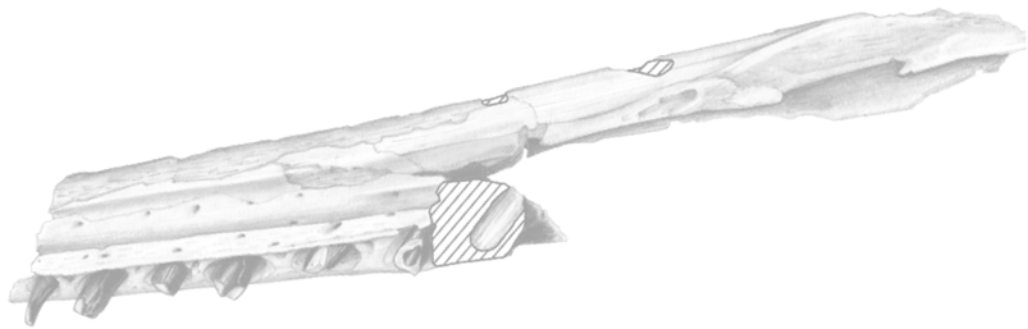
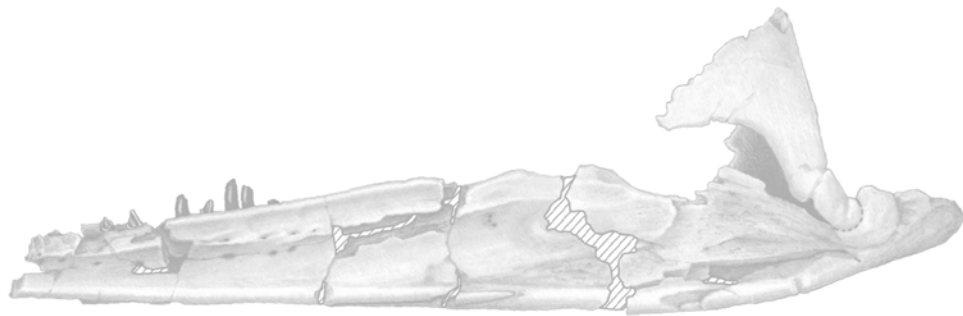


Figura 8.2. Posición de las áreas consideradas en el análisis y taxas registrados en cada una según los resultados de esta tesis (modificado de Consoli y Stilwell, 2009).



9. GASTROLITOS



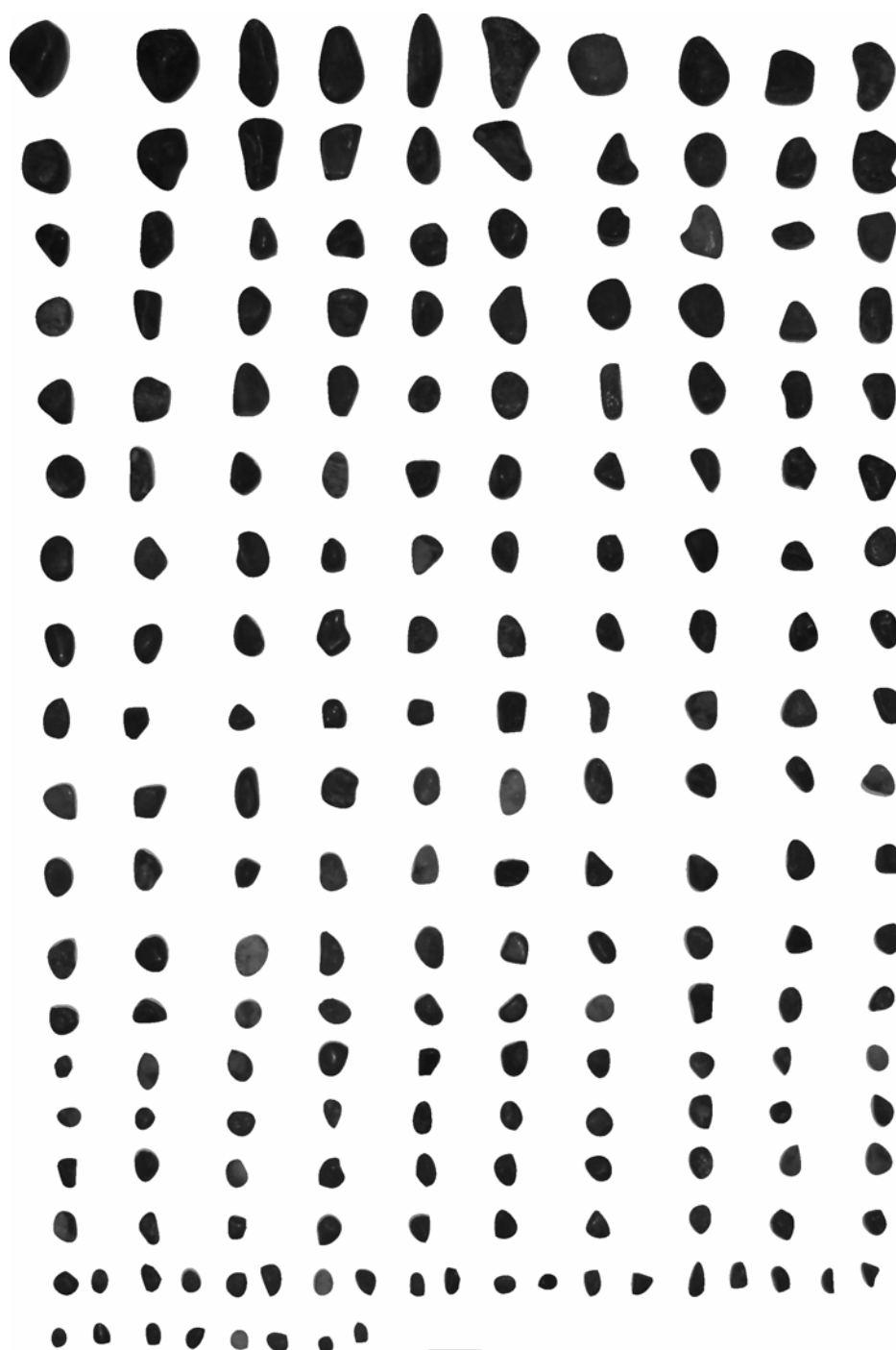


Figura 9.1.1. Conjunto de gastrolitos asociados el al ejemplar MPEF 10602 (Elasmosauridae indet.). Escala= 20mm.

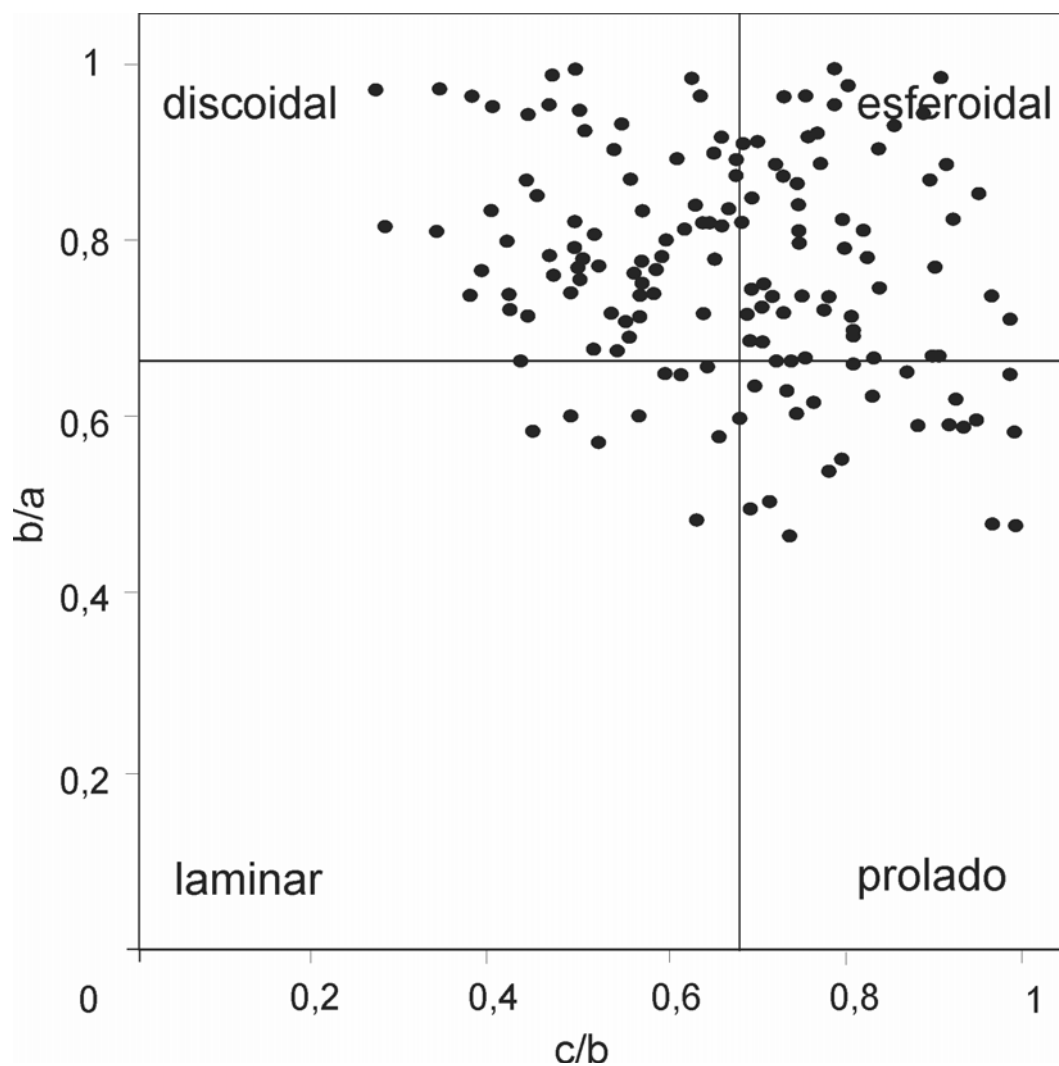


Figura 9.1.2. Distribución de la forma de los gastrolitos MPEF-PV 10602, Elasmosauridae indet (modificado de Krumbein, 1941; O'Gorman *et al.*, 2012).



Figura 9.1.3. MPEF-PV 10602, Elasmosauridae indet. Detalle de la superficie de un gastrolito. Escala= 20 mm.

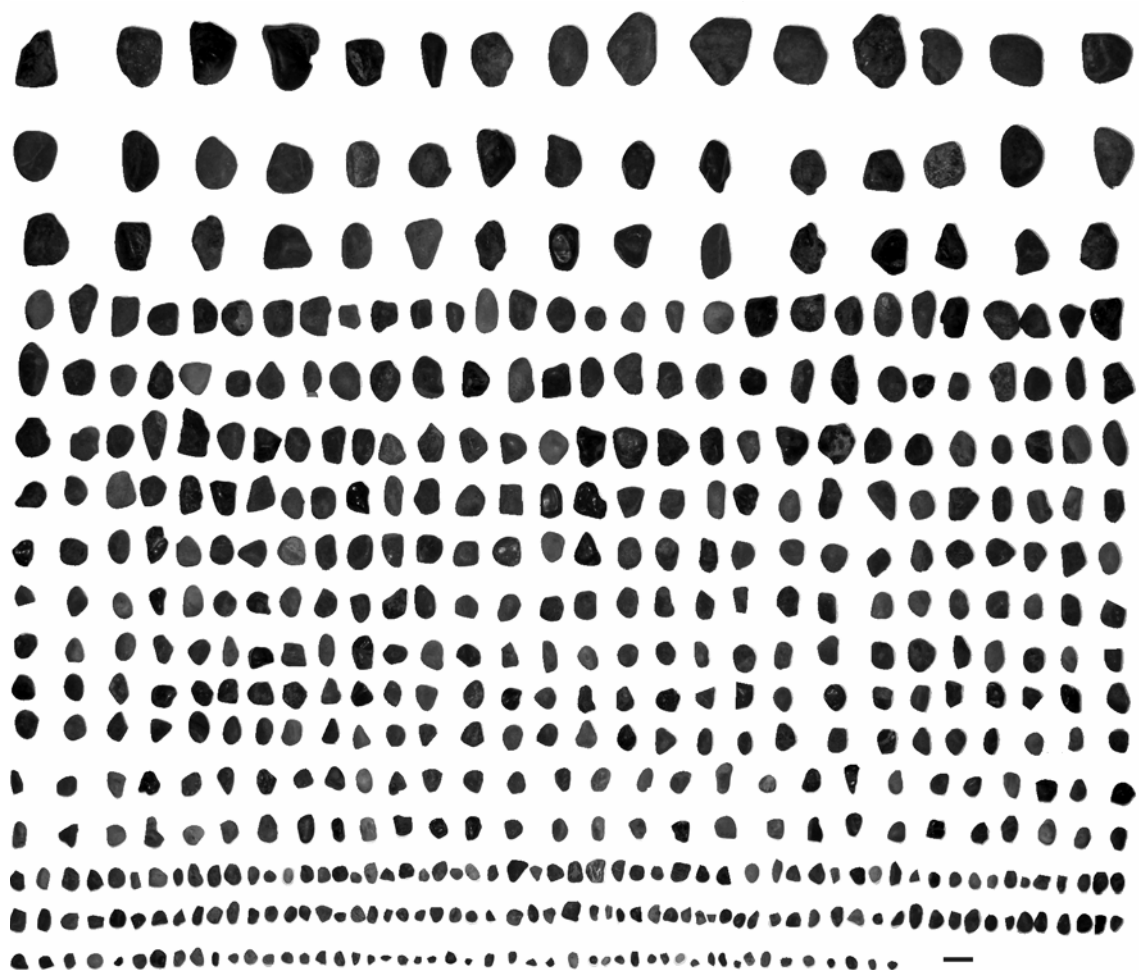


Figura 9.1.4. Conjunto de gastrolitos asociados el al ejemplar MLP 89-III-3-1, *Aristonectes parvidens*. Escala= 20mm.

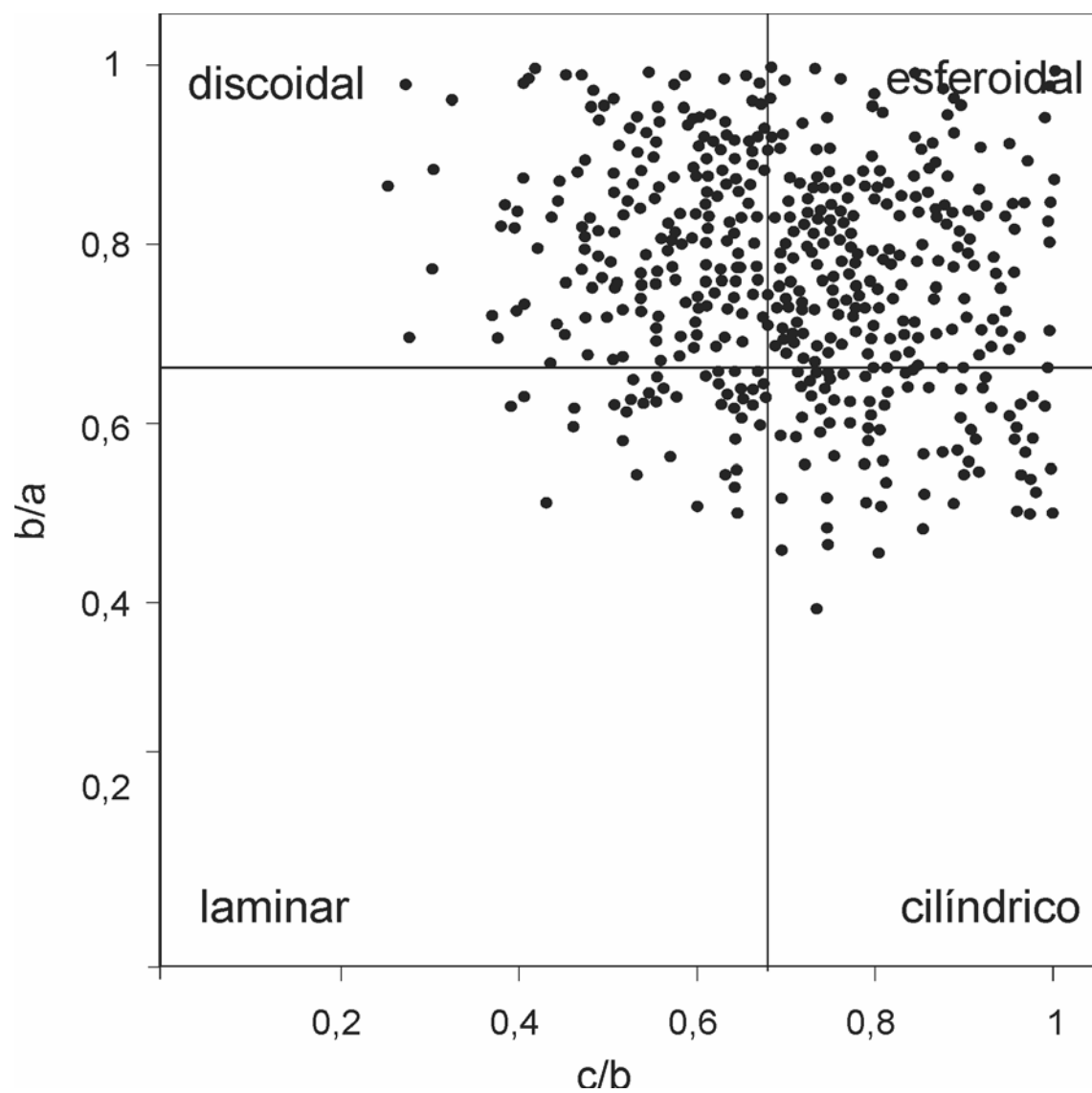


Figura. 9.1.5. Distribución de la forma de los gastrolitos MLP 89-III-3-1, *Aristonectes parvidens* (modificado de Krumbein, 1941).



9.1.6. Detalle de la superficie de cuatro gastrolitos asociados al ejemplar MLP 89-III-3-1, *Aristonectes parvidens*. Escala= 20mm.

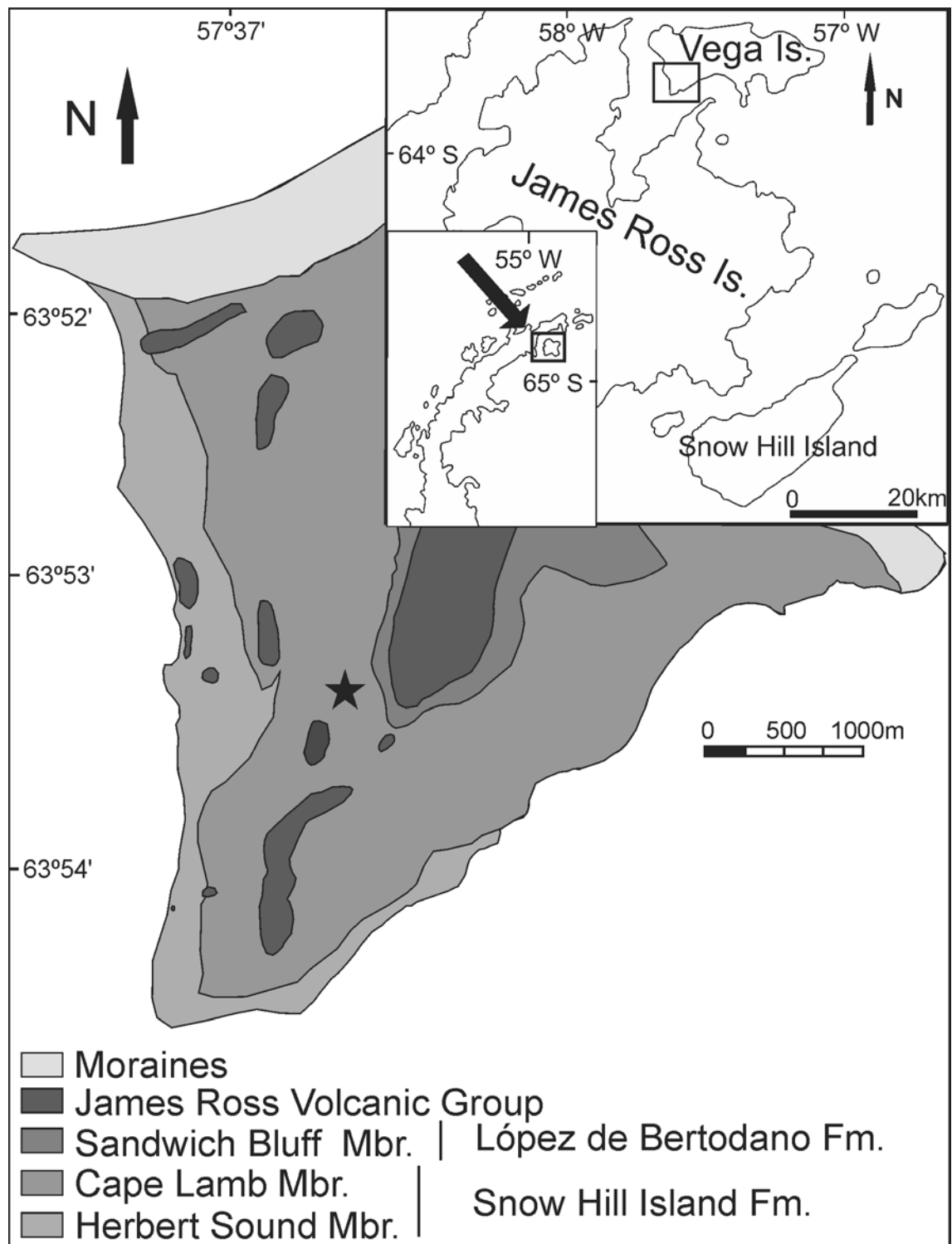


Figura 9.1.7. Cabo Lamb, Isla Vega. Localidad donde fue colectado el ejemplar

98-I-10-20, Elasmosauridae indet, ★

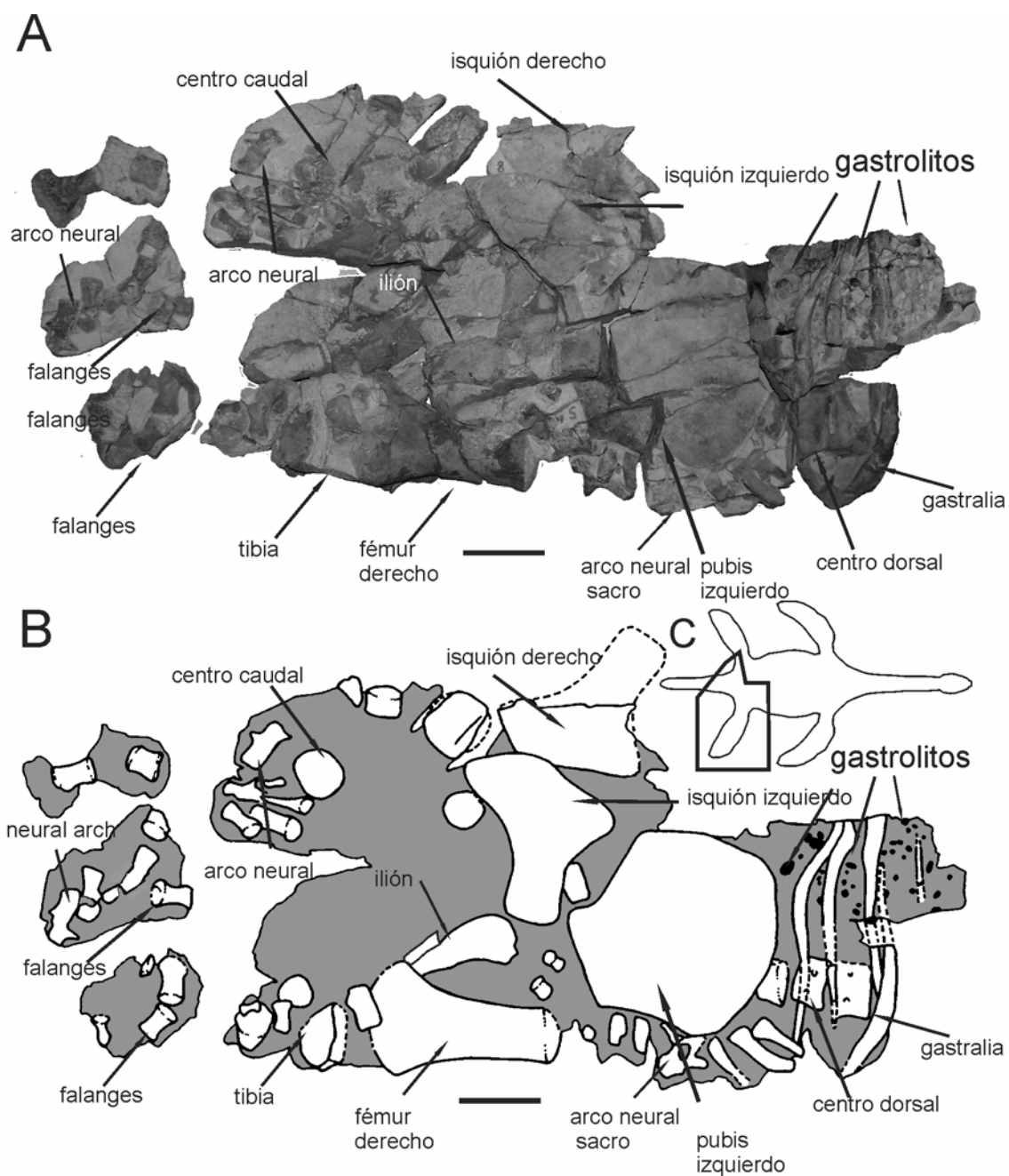


Figura 9.1.8. MLP 98-I-10-20, Elasmosauridae indet. Fotografía, **A**, esquema mostrando la posición de los gastrolitos, **B** y esquema mostrando la zona preservada, **C**. Escala= 100 mm.

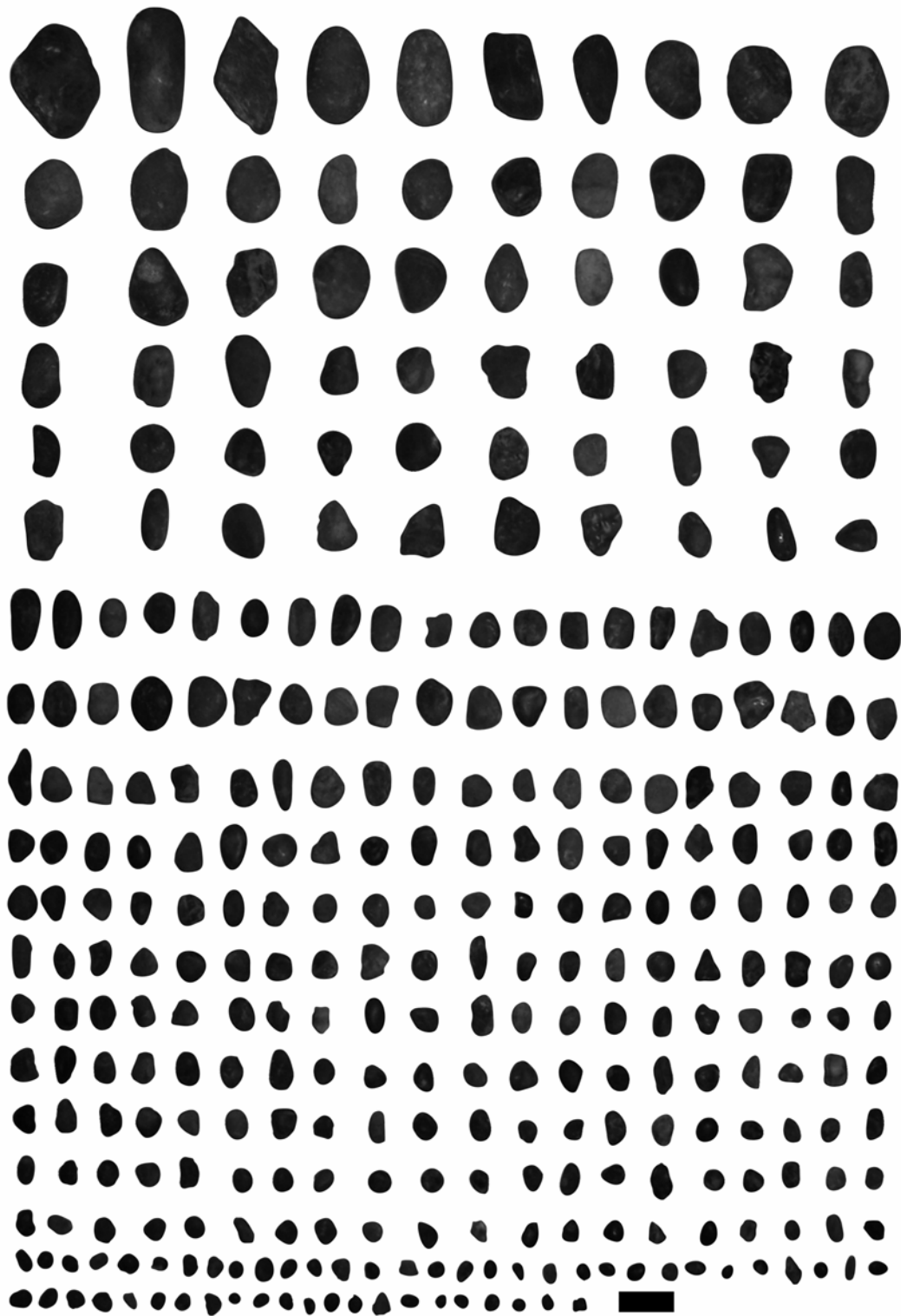


Figura 9.1.9. Conjunto de gastrolitos hallados asociados al ejemplar MLP 98-I-10-20, Elasmosauridae indet. Escala= 20 mm.

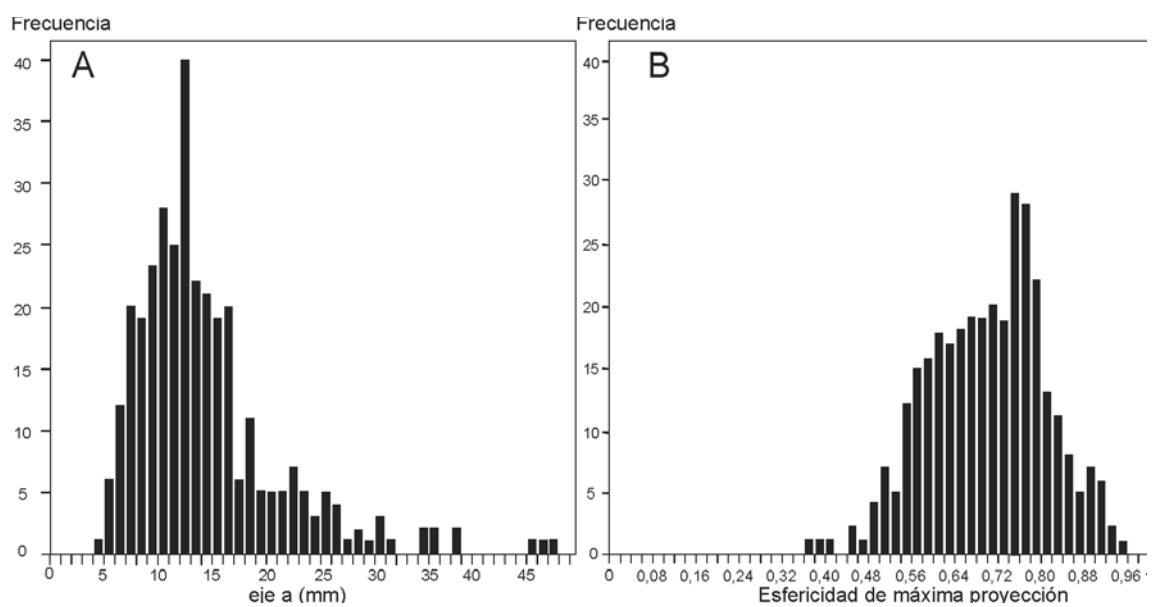


Figura 9.1.10. Conjunto de gastrolitos hallados asociados al ejemplar MLP 98-I-10-20, Elasmosauridae indet. Escala= 20 mm.

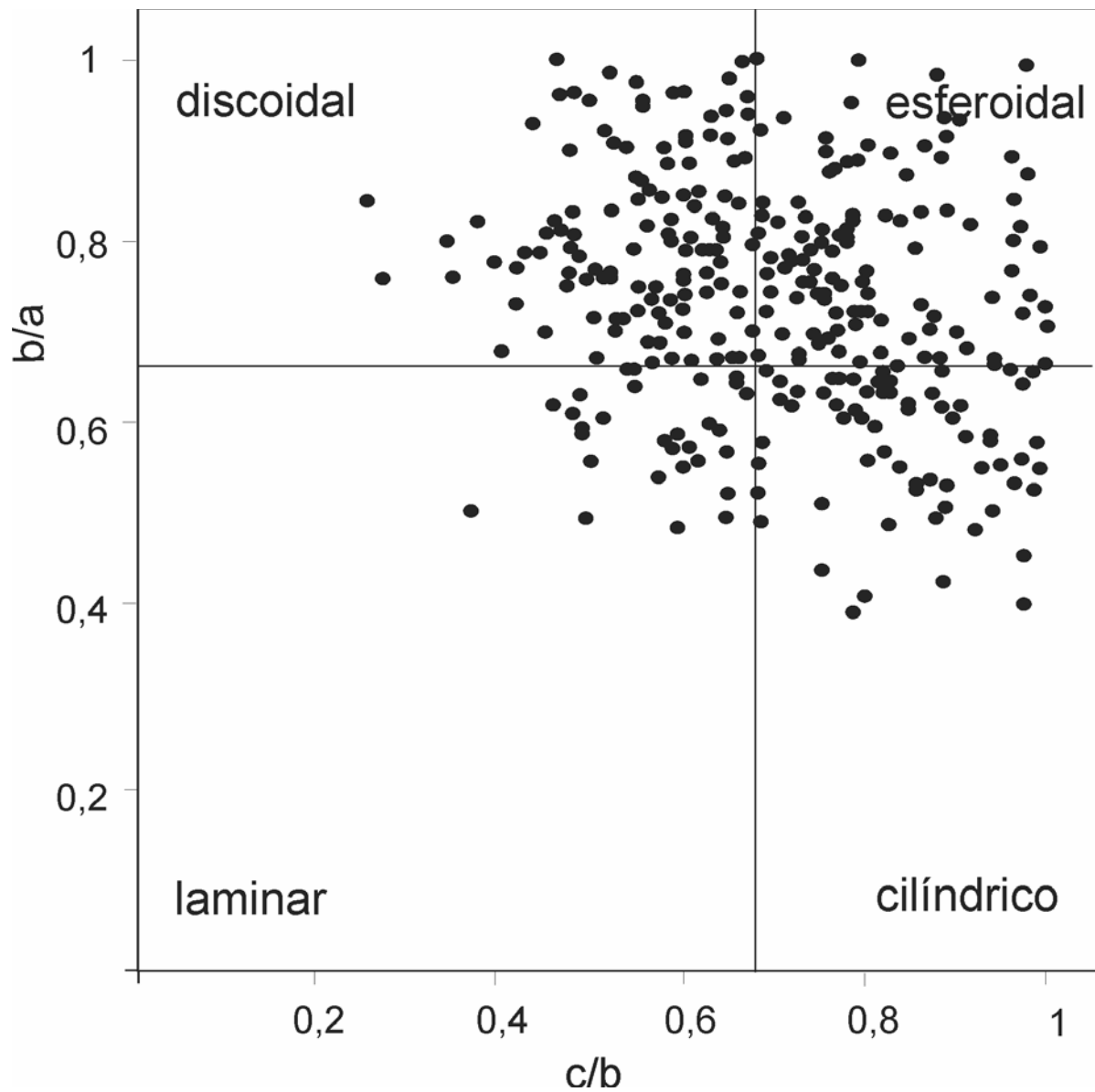


Figura. 9.1.11. Distribución de formas de los gastrolitos MLP 89-I-10-20, *Elasmosauidae* indet. (modificado de Krumbein, 1941; O'Gorman *et al.*, 2012).

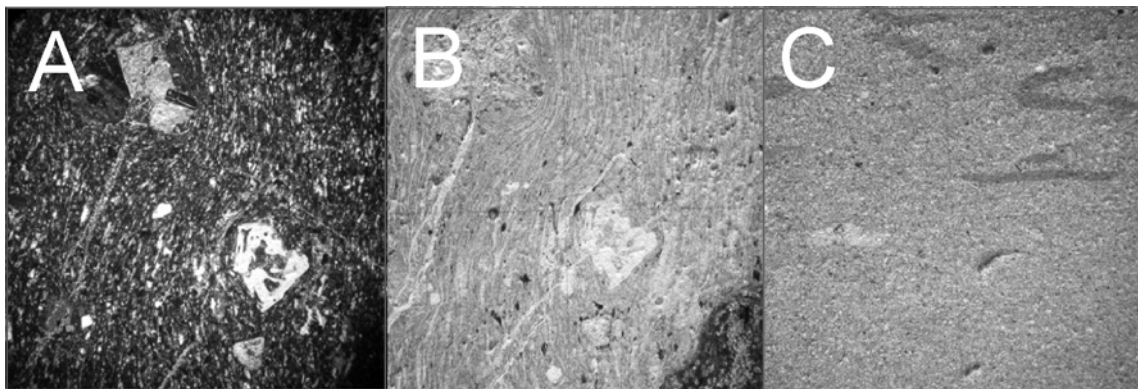


Figura 9.1.12. Cortes petrográficos. Volcanitas riolíticas, **A**, **B** y fangolitas con bioturbación, **C**.

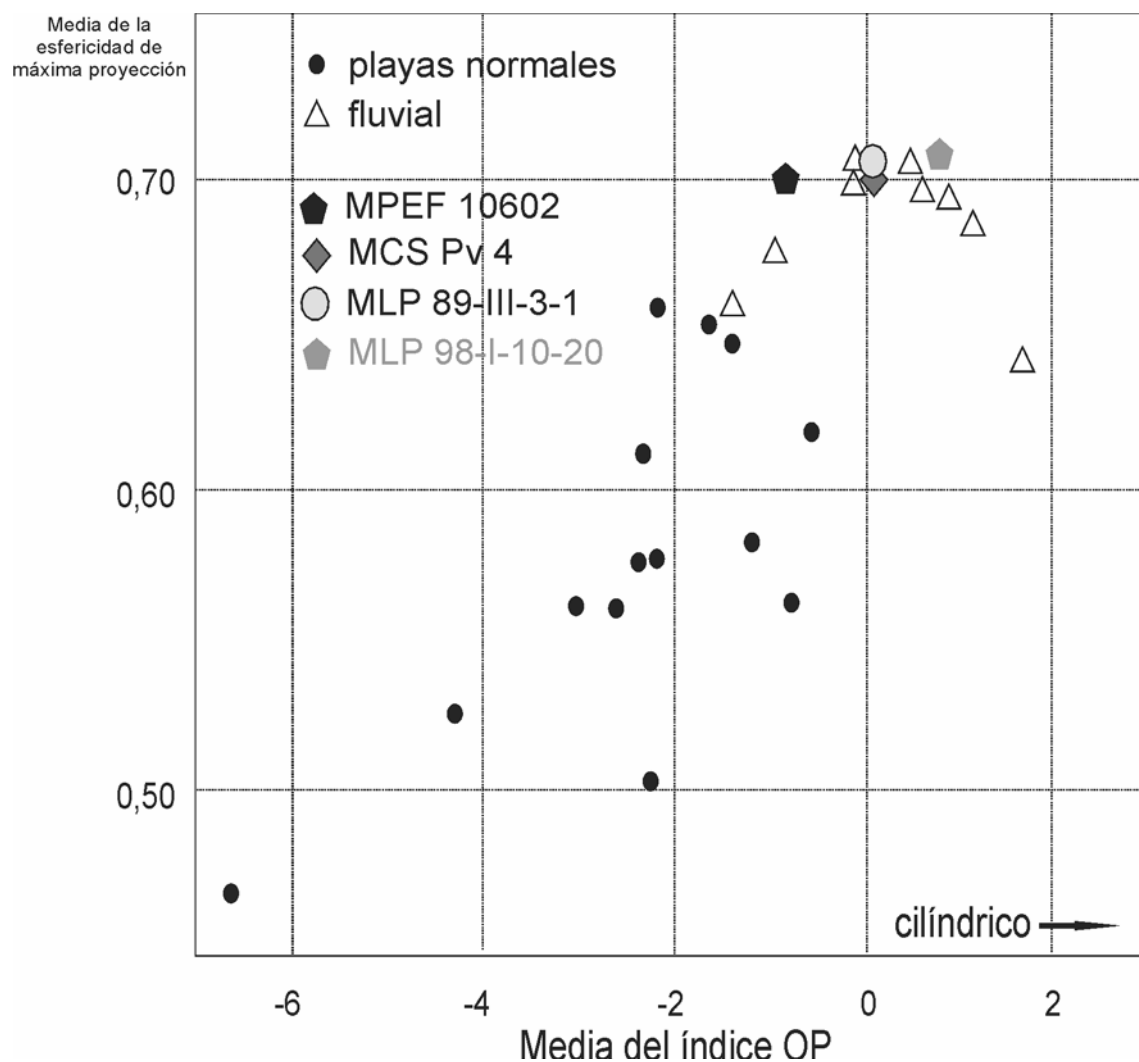
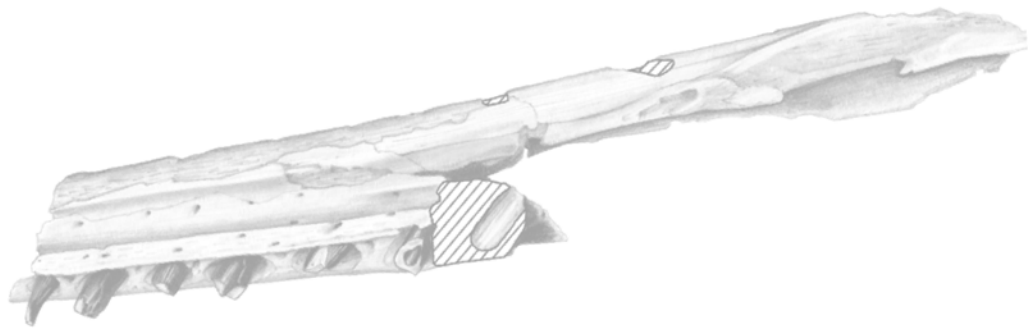
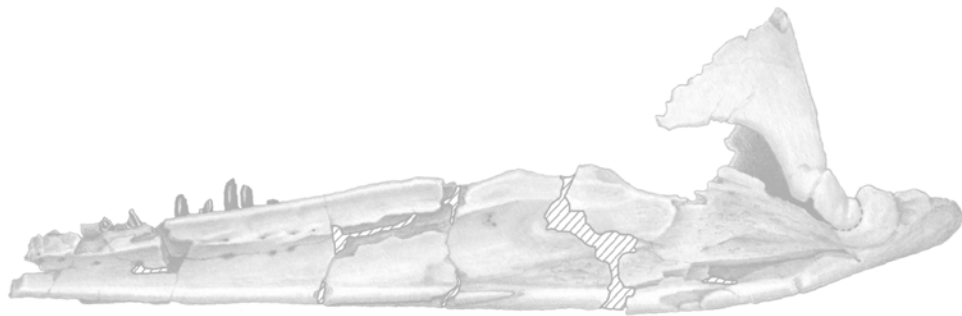


Figura 9.1.13. Ploteo de la media aritmética de la esfericidad de máxima proyección y el índice oblado-prolado (OP Index). MPEF-PV 10602 (*Elasmosauridae* indet.), ●; MCS Pv 4 (nov. gen. et sp. 1), ◆; MLP 89-III-3-1 (*Aristonectes parvidens*), ○ y MLP 98-I-10-20 (*Elasmosauridae* indet.), ●; muestras fluviales, △; muestras de playas normales, ● (modificado de Dobkins y Folk, 1970 y O'Gorman *et al.*, 2012).



10. DISCUSIÓN GENERAL



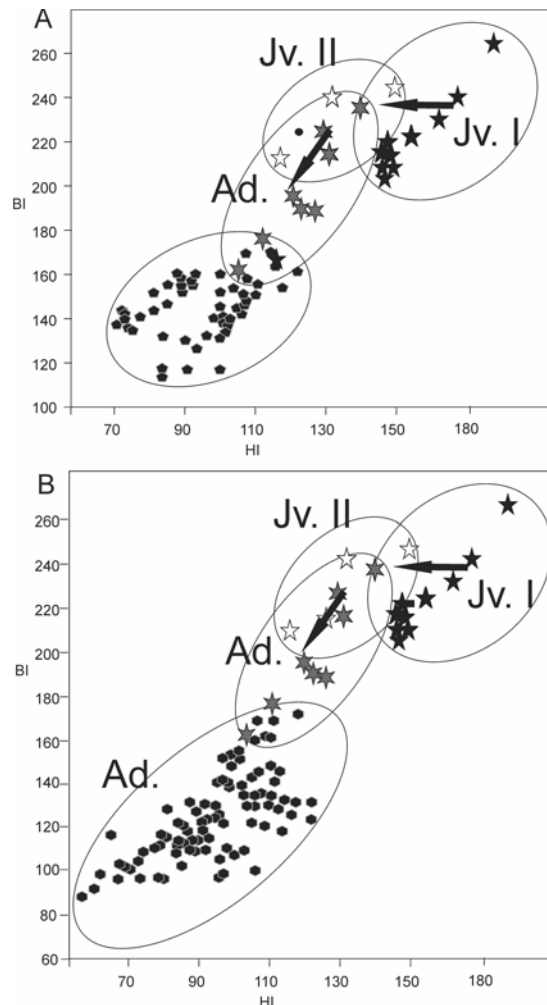


Figura 10.1. Diagramas bivariados de los valores correspondientes a ejemplares adultos y juveniles de *A. cf. parvidens* y *Aristonectes* sp. Comparación con juveniles de otros elasmosáuridos, **A** y adultos de otros elasmosáuridos, **B**., MML, PV 5, ★; TTU P 9219, ☆; MLP 89-III-3-1, ★; elasmosáuridos juveniles AMNH 5261, CIT 2832, MLP 93-XII-20-1, MLP 99-XII-1-8, AM F9630-9928, MLP-86-X-28-(2-6), ◆; elasmosauridos adultos, A.M.N.H N°5835, *Styxosaurus browni*; A.M.N.H. N° 1495 *Hydralmosaurus serpentinus*; A.N.S.P. N° 10081, *Elasmosaurus platyurus*; C.I.T. N° 2802, *Morenosaurus stocki*; C.M.N.H. N° 1588, *Thalassomedon haningtoni*; U.C.Mus.Pal. N° 33912, *Hydrotherosaurus alexandrae*; ZFR 115, *Mauisaurus hasti* Hector, 1874), ◆ (Datos tomados de Welles, 1943; 1952; O'Keefe y Hiller, 2006; Otero *et al.*, 2012).

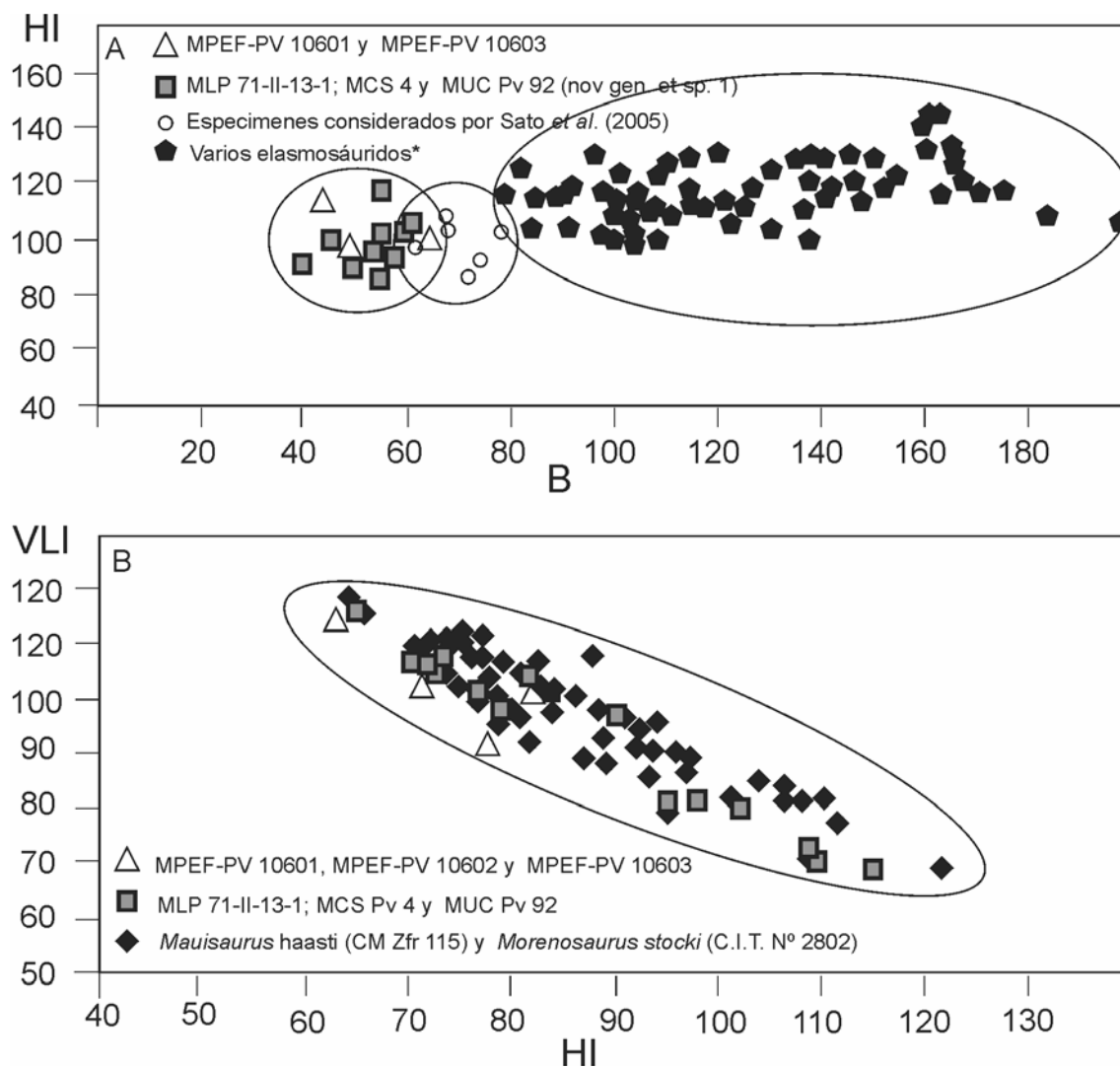


Figura 10.2. Diagrama bivariado de los valores de B y HI de vértebras dorsales modificado de Sato *et al.*, (2005); MPEF-PV 10601 y MPEF-PV 10603, △; MLP 71-II-13-1, MCS PV 4 y MUC Pv 92, ■; Elasmosauridae indet descriptos por Sato *et al.* 2005, ○; Elasmosauridos: *Morenosaurus stocki* (C.I.T. N° 2802); *Thalassomedon haningtoni* (C.M.N.H N° 1588); *Hydrotherosaurus* sp. (U.C. MUS. PAL. N° 33912); *Styxosaurus snowii* (U.S.N.M. N° 11910); *Furabasaurus suzukii* (NSM PV15025); Nov gen. et sp. 2 (MLP 93-I-5-1), ◆. Datos tomados de (Welles 1943, 1952, 1962; O'Keefe y Hiller 2006; Sato *et al.* 2006; O'Gorman *pers. obs.*), A. Diagrama bivariado de los valores de HI y VLI de vértebras cervicales, MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602 y MPEF-PV 10603, △; MLP 71-II-13-1, MCS PV 4 y MUC Pv 92, ■; *Maisasaurus haasti* (CM Zfr 115) and *Morenosaurus stocki* (C.I.T. N° 2802), ◆ (ver Tomo I, sección 4.2.4.1)

APÉNDICE I: Listado de caracteres utilizados en los análisis filogenéticos del Capítulo 7.

Caracteres tomados de Ketchum y Benson (2011).

1. Razón entre la longitud de la orbita en vista dorsal de la fenestra temporal (cuantitativo) (modificado de Bardet *et al.*, 1999; Sato, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a, Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
2. Razón entre la longitud de la región preorbital y la longitud total del cráneo (cuantitativo) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Albright *et al.*, 2007a, Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe, 2008; O'Keefe y Wahl, 2003).
3. Razón entre ancho posterior del cráneo y longitud de la región postorbital (cuantitativa) (modificado de Hampe, 1992; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
4. Constricción transversal del rostro en la sutura premaxilar-maxilar: ausente (0); presente (1) (modificado de Storrs, 1991; Rieppel, 1994b; O'Keefe, 2001a, 2004b; Sato, 2002; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a).
5. Ornamentación del maxilar: lisa o levemente ornamentada (0); fuertemente ornamentada (1) (modificada de Großmann, 2007).
6. Posición de la marina externa: en el punto medio o por delante de la región preorbital (0); en la mitad posterior (1) (Storrs, 1991; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
7. Borde anterior de la narina externa: recto (0); cóncavo (1) (O'Keefe, 2001a, 2004b; Druckenmiller y Russell, 2008a).
8. Participación del premaxilar en el margen externo de la narina: participa (0); no participa (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe y Wahl, 2003; modificado de Großmann, 2007).
9. Foramen dorsomedial del premaxilar: ausente (0); presente (1). (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
10. Contacto del premaxilar a lo largo de línea media: contacta proyección anterior de los frontales (0); separa parcialmente los frontales de la línea media (1); separa completamente los frontales de la línea media (2) (modificado de Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
11. Cresta dorsomedial del premaxilar: ausente o débil (0); prominente (1) (modificado de Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
12. Forma de la cresta dorsomedial: angosta (0); ancha (1) (Ketchum y Benson, 2010).

13. Posición del a cresta dorsomedial: anterior (0); posterior (1); extendida desde las orbitas hasta el extremo del rostro (2) (modificado de Sato, 2002)
14. Extremo posterior de premaxilar: estrechándose hacia atrás (0); sutura profundamente dentada (1); sutura levemente dentada (2) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a).
15. Extensión posteromedial del maxilar: extendido hasta la narina externa (0); extendido por detrás de la narina externa (1) (Ketchum y Benson, 2010).
16. Contacto maxila-escamosal: ausente (0); presente (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008; modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Großmann, 2007; O'Keefe y Wahl, 2003).
17. Nasal: presente (0); ausente (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008, modificado de Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Storrs, 1991; Rieppel, 1994a).
18. Frontal: no participa del margen anterior de la narina externa (0); participa (1) (Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
19. Frontal: participa del margen de la orbita (0); no participa (1) (Rieppel, 1994a; Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Gasparini *et al.*, 2003ab; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
20. Margen dorsal circunorbital: no macado (0); marcado (1) (Ketchum y Benson, 2010).
21. Proceso posterolateral del frontal: presente (0); ausente (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004b; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
22. Frontal: no participa en el margen de la fosa temporal (0); participa (1) (Rieppel, 1994a; O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
23. Forma del postfrontal: triangular (0); cuadrangular (1) (Bardet *et al.*, 1999; Smith y Dyke, 2008).
24. Postfrontal: participa en el margen de la orbita (0); no participa (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a, Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
25. Prefrontal: no participa del margen de la narina externa (0); participa (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008; modificado de Großmann, 2007).
26. Jugal: jugal paticipa en el margen de la orbita (0); jugal excluido del margen de la orbita por el contacto premaxilar-postorbital (1) (Storrs, 1991; Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Großmann, 2007; modificado de Smith y Dyke, 2008).

27. Extensión anterior del yugal ventral a la orbita: borde anterior del yugal es ventral al tercio posterior de la orbita (0); tercio medio de la orbita (1); tercio anterior de la orbita (2) (Rieppel, 1994a; O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
28. Yugal: elemento de cuatro márgenes con eje mayor anteroposterior (0); angosto y orientado dorsoventralmente (1) (modificado de Storrs, 1991; Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Gasparini *et al.*, 2003a; O'Keefe y Wahl, 2003; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a).
29. Contacto yugal-escamosal: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Großmann, 2007).
30. Lagrimal: ausente, maxilar participa en el margen de la orbita (0); presente, maxila excluido del margen de la orbita (1) (Storrs, 1991; Rieppel, 1994a; modificado de Druckenmiller y Russell, 2008a; Druckenmiller y Russell, 2008a).
31. Contacto posorbital-escamosal: presente, excluyendo al yugal del margen de la fenestra supratemporal (0); ausente y yugal forma parte del margen de la fenestra supratemporal (1) (Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008; modificado de O'Keefe y Wahl, 2003).
32. Emarginación temporal: profunda (0); moderada (1); leve (2) (modificado de Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Gasparini *et al.*, 2002; Gasparini *et al.*, 2003ab; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
33. Proceso posterolateral del posorbital: elongado y unificado sobre el escamosal formando un gran parte del margen lateral de la fenestra supratemporal (0); elongado pero con un contacto corto con el escamosal (1); ausente (2) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a, modificado de O'Keefe y Wahl, 2003).
34. Ornamentación de la superficie de los huesos que rodean la orbita: ausente (0); presente (1) (Ketchum y Benson, 2010).
35. Ubicación del foramen pineal: al nivel del centro de la fenestra temporal (0); en el sector anterior (1); cerrado (2) (Storrs, 1991; Rieppel, 1994a; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Albright *et al.*, 2007a; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Bardet *et al.*, 1999; Gasparini *et al.*, 2003a; Großmann, 2007; O'Keefe, 2008; Smith y Dyke, 2008; Smith y Dyke, 2008).
36. Elementos que rodean el foramen pineal: únicamente los parietales (0); contacta los frontales anteriormente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a, Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Smith y Dyke, 2008; O'Keefe y Wahl, 2003).

37. Ornamentación del parietal anterior a la fenestra supratemporal y/o al foramen pineal: ornamentación ausente (0); numerosas crestas que radian del foramen pineal (1); parietal con cresta media (2) (Ketchum y Benson, 2010).
38. Cresta parietal: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificada de Smith y Dyke, 2008; O'Keefe y Wahl, 2003).
39. Extensión de la cresta parietal: parte posterior de la fenestra supratemporal (0); toda la fenestra supratemporal (1) (Brown, 1981; Rieppel, 1994a; modificada de Druckenmiller y Russell, 2008a).
40. Alas del parietal: ausente (0); presente (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
41. Rama dorsal del escamoso: separada a lo largo de la línea media por los parietales (0); escamosos en contacto en la línea media (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a).
42. Sutura interescamosal a lo largo de la línea media: llana (0); bulbosa (1) (O'Keefe, 2001a, 2004b; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificada de Smith y Dyke, 2008).
43. Sutura inter-escamosal a lo largo de la línea media en vista lateral: redondeada (0); forma una prominencia orientada anteriormente (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificada de Smith y Dyke, 2008).
44. Suspensorio "box like": ausente (0); presente (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a).
45. Inclinación del suspensorio: vertical a sub-vertical (0); levemente inclinado (1) (modificado de Carpenter, 1999; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
46. Proceso medial de la rama ventral del cuadrado alongada: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
47. Forma del cuadrado: masivo (0); con escotadura anterior (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003).
48. Diastema (*sensu* Druckenmiller y Russell, 2008a) en la sutura premaxilar-maxilar: ausente (0); presente (1) (Storrs, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Hampe, 1992).
49. Premaxilar: participa en el margen de la narina interna (0); no participa (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe y Wahl, 2003).
50. Maxilar: participa en el margen de la narina interna (0); no participa (1) (Bardet *et al.*, 1999, Sato, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Smith y Dyke, 2008).

51. Palatino: participa en el margen de la narina interna (0); no participa (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008;).
52. Contacto del palatino en la línea media: no contactan en la línea media (0); contactan (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
53. Extensión posterior del vomer: extendido hasta las narinas internas (0); se extiende posteriormente a las narinas internas (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008; modificado de Großmann, 2007).
54. Contacto pterigoides-vomer: pterigoides no separa los vomeres en la línea media (0); el pterigoides separa los vomeres en la línea media (1) (Ketchum y Benson, 2010).
55. Fenestra suborbital bordeada por ectopterigoides y maxila: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificada de O'Keefe y Wahl, 2003; Smith y Dyke, 2008).
56. Fenestración lateral del paladar bordeada por el palatino y pterigoides: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Smith y Dyke, 2008).
57. Posición relativa de las narinas externas e internas: narinas internas posteriores a las externas (0); al mismo nivel (1); narinas internas anteriores a las narinas externas (2) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
58. Protuberancia ectopterigoides-pterigoides: ausente (0); presente (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe, 2001a, 2004b; Sato, 2002).
59. Vacuidad interpterigoidea anterior: ausente (0); presente (1) (Gasparini et al., 2003ab; Großmann, 2007; modificado de Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004b; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Smith y Dyke, 2008).
60. Borde posterior de la vacuidad interpterigoidea anterior: bordeado por el pterigoides (0); bordeado por paraesfenoides (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003).
61. Morfología del borde posterior de la vacuidad interpterigoidea anterior: cóncavo (0); paraesfenoides se proyecta hacia en interior de la vacuidad (1) (Ketchum y Benson, 2010).
62. Vacuidad interpterigoidea posterior: ausente (0); presente (1) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; modificado de Druckenmiller y Russell, 2008).
63. Procesos posteromediales de los pterigoides: no se unen en la línea media (0); contactan en la línea media (1) (Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a;

- Smith y Dyke, 2008; modificado de Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
64. Parte del pterigoides lateral y posterior a la vacuidad interpterigoidea posterior: no forma un reborde (0); forma un reborde (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
 65. Superficie ventral de la rama posterior del pterigoides lateral a la vacuidad interpterigoidea posterior: plana (0); forma un surco (1); en forma de plato (2) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe y Wahl, 2003).
 66. Morfología de la rama posterior del pterigoides: no forma una proyección cuadrada (0); forma una proyección cuadrada (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
 67. Contorno de la conexión del cuadrado con el pterigoides: curva con margen lateral elevado (0); recta (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
 68. Vista ventral del paraesfenoides en vista ventral entre las vacuidades interpterigoideas posteriores: transversalmente angosto y con cresta longitudinal (0); convexo sin cresta (1); plano (2); débilmente cóncavo (3). (modificado de Carpenter, 1996; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe y Wahl, 2003).
 69. Extensión posterior del paraesfenoides: hasta el nivel del basioccipital o posterior (0), hasta la mitad anterior de la vacuidad interpterigoidea posterior (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a).
 70. Conexión del basiesfenoides y basioccipital en vista ventral: fontanela ausente (0); fontanela presente (1) (Ketchum y Benson, 2010).
 71. Contribución del basiesfenoides en la superficie de articulación de los tubérculos basioccipitales: contribuye (0); no contribuye (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003).
 72. Contribución del escamosal a la articulación pterigoides-cuadrado: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a).
 73. Forma del epipterigoides en vista lateral: en forma de placa, con lados paralelos (0); triangular (1); angosto y en forma de barra (2) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
 74. Articulación del proceso paraoccipital: solo con escamosal, (0); solo con cuadrado (1); en cuadrado y escamosal (2) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).

75. Escotadura del suspensorio para articulación del proceso paraoccipital; ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008).
76. Contacto del proceso paraoccipital con la rama posterior del pterigoides: ausente (0); presente (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
77. Extensión ventral del proceso paraoccipital: no se extiende ventralmente al margen ventral del cóndilo (0); se extiende ventralmente al cóndilo occipital (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; modificado de Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Großmann, 2007; O'Keefe y Wahl, 2003).
78. Forma del foramen magnum: oval (0); en forma de "ojo de cerradura"(1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
79. Ubicación de las facetas exoccipitales: dorsales al cóndilo occipital (0); separadas del cóndilo occipital por un surco (1) (modificado de Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a; Druckenmiller y Russell, 2008a).
80. Proceso ventral del basioccipital: ausente o débilmente desarrollado (0); pequeño y rugoso (1); amplio y liso (2) (modificado de Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
81. Cóndilo occipital: foseta notocordal ausente (0); foseta notocordal presente (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
82. Morfología del supraoccipital en vista lateral: más ancho que largo (0); más alto que ancho (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe y Wahl, 2003).
83. Cresta posteromedial del supraoccipital; presente (0); ausente (1) (modificado de Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
84. Proceso posteromedial del supraoccipital: presente (0); ausente (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
85. Escotadura profunda en el margen posterior del cuerpo del basioccipital en vista dorsal: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a).
86. Forma de la mandíbula: arqueada (0); no arqueada (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008; modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a).
87. Participación del esplenial en la sínfisis mandibular: no participa (0); participa (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Albright *et al.*, 2007a; Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe, 2008; Smith y Dyke, 2008).

- 88.** Participación del angular en la sínfisis mandibular: no participa (0); participa (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Albright et al., 2007a; Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe, 2008).
- 89.** Participación del coronoides en la sínfisis mandibular: no participa (0); participa (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Albright et al., 2007a; Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe, 2008).
- 90.** Coronoides: presente (0); presente con un proceso labial largo (1); ausente (2) (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003).
- 91.** Forma de la sínfisis mandibular en vista dorsal: no expandida anteriormente (0); expandida anteriormente (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificada de Smith y Dyke, 2008).
- 92.** Estructura del dentario a lo largo de la superficie ventral de la sínfisis mandibular: sin estructuras (0); forma una plataforma (1); forma una cresta (2) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
- 93.** Posición de la fosa glenoidea: posterior al cóndilo occipital (0); coplanar con el cóndilo occipital (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
- 94.** Posición e la hilera dentaria en vista lateral: colinear con la fosa glenoidea de la mandíbula (0); considerablemente más alta (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Gasparini et al., 2003a; Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe y Wahl, 2003).
- 95.** Razón entre la altura del dentario en la zona media de la mandíbula y la altura del dentario en el proceso coronoideo: cuantitativo (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Gasparini et al., 2003a).
- 96.** Exposición del conoides en la superficie lateral de la mandíbula: no expuesto (0); expuesto dorsalmente al coronoides (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003).
- 97.** Cresta longitudinal media de la mandíbula: presente y desarrollada (0); presente y débilmente desarrollada (1); ausente (2) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe y Wahl, 2003).
- 98.** Morfología del suprangular en vista dorsal: espeso y redondeado (0); en forma de hoja (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a).
- 99.** Foramen del suprangular: presente (0); ausente (1) (Ketchum y Benson, 2010).
- 100.** Foramen intermandibular entre suprangular y angular: ausente (0); presente (1) (Ketchum y Benson, 2010).
- 101.** Margen anterior de la fosa aductora: no claramente definida (0); claramente definida (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).

102. Proyección medial redondeada formada por el angular y el prearticular anterior a la fosa glenoidea en vista dorsal: presente (0); ausente (1) (Ketchum y Benson, 2010).
103. Extensión posterior del prearticular: hasta la fosa glenoidea (0); ventral a la fosa glenoidea (1) (Ketchum y Benson, 2010).
104. Escotadura profunda en el margen posterior de la cavidad glenoidea: presente (0); ausente (1) (Ketchum y Benson, 2010).
105. Regularidad de los dientes del premaxilar: homodonte (0); heterodonte (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a, modificado de Hampe, 1992; Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; Gasparini *et al.*, 2003a; Albright *et al.*, 2007a; Großmann, 2007; O'Keefe, 2008).
106. Regularidad de la dentición maxilar: homodonte (0); heterodonte (1). Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a; O'Keefe y Wahl, 2003; Albright *et al.*, 2007a; Großmann, 2007; O'Keefe, 2008).
107. Crestas del esmalte: densas (0); finas (1); ausentes (2) (modificado de Bardet *et al.*, 1999; Gasparini *et al.*, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
108. Estriación del esmalte: presente (0); ausente (1). Modified from Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; Ketchum y Benson, 2010).
109. Sección de los dientes en la parte anterior de la serie dentaria: redondeado a sub-redondeado (0); oval (1); sub triangular (2) (Hampe, 1992; Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Gasparini *et al.*, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Gasparini *et al.*, 2003a; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a).
110. Número de dientes del premaxilar: cuatro (0); cinco (1); seis (2); siete (3); ocho (4) (Albright *et al.*, 2007a; O'Keefe, 2008; modificado de Hampe, 1992; Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Gasparini *et al.*, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a; O'Keefe y Wahl, 2003; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a).
111. Número de dientes del maxilar: cuantitativo (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Hampe, 1992; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Albright *et al.*, 2007a; O'Keefe, 2008).
112. Número de dientes adyacentes a la sínfisis mandibular: cuantitativo. (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Hampe, 1992; O'Keefe y Wahl, 2003; Albright *et al.*, 2007a; Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe, 2008; Smith y Dyke, 2008; Smith y Dyke, 2008).

- 113.** Número de dientes de la sínfisis mandibular en relación al número de dientes del maxilar: menor (0); mayor (1) (Ketchum y Benson, 2010).
- 114.** Centro del atlas: no participa en el margen anterior de la foseta del atlas (0); participa (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe y Wahl, 2003).
- 115.** Hipoapófisis del atlas: presente (0); ausente (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a).
- 116.** Costilla o faceta costal del atlas: ausente (0); presente (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
- 117.** Articulación de la costilla del axis: articula solo con el centro del axis (0); articula parcialmente con el centro del atlas (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003).
- 118.** Número de vértebras cervicales (incluyendo vértebras pectorales): cuantitativo (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Hampe, 1992; Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; Gasparini *et al.*, 2003a; O'Keefe y Wahl, 2003; Albright *et al.*, 2007a; Großmann, 2007; O'Keefe, 2008; Smith y Dyke, 2008).
- 119.** Superficie ventral de las vértebras cervicales: forámenes ventrales ausentes (0); presentes (1) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008; modificado de Smith y Dyke, 2008).
- 120.** Proporciones de los centros vertebrales cervicales anteriores: tan largos como altos (0); más largos que altos (1); más altos que largos (2) (Albright *et al.*, 2007a; O'Keefe, 2008; modificado de Hampe, 1992; Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
- 121.** Superficie lateral de las vértebras cervicales anteriores: cresta lateral ausente (0); presente (1) (Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a).
- 122.** Cara articular en vista anterior: uniformemente convexa (0); con escotadura ventral (1) (Carpenter, 1999; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificada de Bardet *et al.*, 1999; Gasparini *et al.*, 2003a; O'Keefe y Wahl, 2003).
- 123.** Crestas de la superficie ventral de las vértebras cervicales: Sin cresta (0); con cresta redondeada (1); con cresta marcada (2); ornamentada con dos crestas (3) (Carpenter, 1999; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Bardet *et al.*, 1999; Gasparini *et al.*, 2003a; O'Keefe y Wahl, 2003).
- 124.** Concavidad de la cara articular de las vértebras cervicales: fuertemente convexa (0); débilmente convexa (1); casi plana (2) (modificado de Bardet *et al.*, 1999; Sato, 2002; Gasparini *et al.*, 2003a; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a).

125. Facetas costales de las vértebras cervicales: dos facetas separadas (0); dos facetas en contacto (1); una faceta (2) (Hampe, 1992; O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
126. Contacto ventral del arco neural en la parte anterior del la región cervical: contacta únicamente el centro (0); contacta la diapófisis (que está ubicada en el centro vertebral) (1) (Ketchum y Benson, 2010).
127. Ancho de las zigapófisis cervicales: más anchas que el centro (0); subiguales al centro (1); más angostas que el centro (2) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
128. Contacto medial de la zigapófisis derecha e izquierda: presente (0); ausente (1) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
129. Complejo ziganro-zigósfeno: presente (0); ausente (1) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
130. Altura de las espina neurales cervicales: más altas (dorsoventral) que largas (anteroposterior) (0); más largas que altas (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a).
131. Morfología del margen posterior de las espina neurales cervicales convexo (0); con surco (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Smith y Dyke, 2008).
132. Forma de las espinas neurales de las vértebras cervicales anteriores en vista dorsal: cuadrangular (0); transversalmente comprimido (1); transversa elongada (2) (Modificada O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003).
133. Sección transversal de las costillas cervicales: circular u oval (0); deprimida (1) (Modificada de O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
134. Proceso anterior de las costillas cervicales en vista dorsal: presente formando una proyección larga (0); presente pero cortas y robustas (1); ausente en la mayoría de las costillas cervicales (2) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe y Wahl, 2003; modificado de Smith y Dyke, 2008).
135. Número de vértebras dorsales: cuantitativo (Sato, 2002).
136. Faceta articular de la diapófisis de las vértebras dorsales: formada por dos facetas costales (0); una única faceta (1) (Druckenmiller y Russell, 2008; Smith y Dyke, 2008; modificada de O'Keefe, 2001a, 2004a).
137. Altura de las espinas neurales dorsales en vista lateral: más cortas o igual a la altura del centro (0); marcadamente más alta (1); más de dos veces más alta que

- el centro (2) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004b; Druckenmiller y Russell, 2008a).
138. Elementos mediales de gastralia: en forma de V (0); rectos (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a).
 139. Foramen interclavicular: ausente (0); presente (1) (modificado de Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
 140. Proceso posterior de la interclavícula: elongada (0); no elongada (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003).
 141. Margen anterior de la interclavícula: cóncava (0); convexa (1) (Sato, 2002; modificado de Smith y Dyke, 2008).
 142. Contacto de las clavículas a lo largo de la línea media: presente (0); ausente (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003).
 143. Contacto del margen anteromedial del coracoides con elementos dérmicos: no contacta (0); contacta (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
 144. Contacto del margen anteromedial del coracoides con la escápula: no contacta (0); contacta (1) (modificado de Carpenter, 1999; Albright et al., 2007a).
 145. Contacto de la rama ventral de la escápula a lo largo de la línea media: ausente (0); presente (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008; modificado de Bardet *et al.*, 1999; Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003).
 146. Forma del margen anteromedial de la escápula donde la rama ventral contacta el proceso dorsolateral: plano (0); forma una cresta prominente (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
 147. Longitud de la escápula vs. longitud del coracoides: subiguales (0); coracoides más largo (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Großmann, 2007; Smith y Dyke, 2008).
 148. Foramen o escotadura supracoracoidea: presente (0); ausente (1) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a).
 149. Vacuidad intercoracoidea posterior: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Großmann, 2007; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008; modificado de Bardet *et al.*, 1999).
 150. Proceso anterior del coracoides: ancha y rectangular (0); angosta (1); subtriangular (2) (modificada de Sato, 2002; Smith y Dyke, 2008).
 151. Margen posterolateral del coracoides: no se extiende lateralmente hasta el nivel de la cavidad glenoidea (0); se extiende pasando el nivel de la cavidad glenoidea

- (1); se extiende hasta el nivel de la cavidad glenoidea (2) (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Albright *et al.*, 2007a; Großmann, 2007; Smith y Dyke, 2008).
- 152.** Margen medial del coracoides: sólido (0); perforado por numerosos orificios circulares (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; O'Keefe y Wahl, 2003; modificado de Albright *et al.*, 2007a).
- 153.** Razón entre longitud del húmero y el fémur: cuantitativo (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Storrs, 1991; Hampe, 1992; Bardet *et al.*, 1999; Smith y Dyke, 2008).
- 154.** Razón entre la longitud y el ancho distal: cuantitativo (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Bardet *et al.*, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
- 155.** *Aspect ratio* del miembro anterior: cuantitativo (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003).
- 156.** Morfología del húmero: cresta deltopectoral presente (0); ausente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a).
- 157.** Margen preaxial del húmero en vista dorsal o ventral: recta o convexa (0); cóncavo (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Albright *et al.*, 2007a; Druckenmiller y Russell, 2008a).
- 158.** Margen preaxial del húmero: liso (0); con una protuberancia presente (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
- 159.** Forma de la zona distal del húmero: uniformemente convexo (0); no uniformemente cóncavo (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008; modificado de Hampe, 1992; O'Keefe, 2001a, 2004a; O'Keefe y Wahl, 2003).
- 160.** Osículos postaxiales en el propodio del miembro anterior: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004b; Druckenmiller y Russell, 2008a; Albright *et al.*, 2007a; O'Keefe y Wahl, 2003).
- 161.** Asículos postaxiales asociados al epipodio: ausente (0); presente (1). (modificado de Hampe, 1992; Albright *et al.*, 2007a).
- 162.** Razón entre la longitud del radio en relación al ancho: cuantitativo (modificado de Hampe, 1992, O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Albright *et al.*, 2007a; Druckenmiller y Russell, 2008a; Smith y Dyke, 2008).
- 163.** Morfología del radio: margen preaxial cóncavo (0); recto o convexo (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Smith y Dyke, 2008).

164. Morfología de la ulna: margen postaxial cóncavo (0); convexo (1) (modificado de O'Keefe, 2001a, 2004a; Smith y Dyke, 2008).
165. Posición del quinto metapodial: en la línea metapodial (0); desplazado hacia la línea mesopodial (1) (O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
166. Hyperfalangia: ausente (0); presente (1) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
167. Forma del cuerpo del ilion: recto (0); curvo (1) (Sato, 2002; Albright *et al.*, 2007a; Druckenmiller y Russell, 2008a).
168. Extremo dorsal del ilion: aguzado distalmente (0); expandido distalmente (1); expansión asimétrica con la parte posterior mayor (2) (modificado de Sato, 2002; Albright *et al.*, 2007a; Smith y Dyke, 2008).
169. Contacto ilio-púbico: presente (0); ausente (1) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
170. Placa pubo-isquiádica: ausente (0); presente (1) (O'Keefe, 2001a, 2004b, Druckenmiller y Russell, 2008a).
171. Barra pélvica: presente (0); ausente (1) (Carpenter, 1999; O'Keefe, 2001a, 2004a; Sato, 2002; O'Keefe y Wahl, 2003; Druckenmiller y Russell, 2008a).
172. Foramen obturador: presente (0); ausente (1) (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001a, 2004a; Druckenmiller y Russell, 2008a).
173. Razón entre el ancho y el largo del isquion: cuantitativo (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Hampe, 1992; Albright *et al.*, 2007a; Smith y Dyke, 2008).
174. Cuernos anterolaterales del pubis: ausente (0); presente (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
175. Razón entre longitud del fémur y el ancho distal: cuantitativo (Druckenmiller y Russell, 2008a; modificado de Sato, 2002).
176. Morfología del trocánter: angosto (0); ancho (1) (Druckenmiller y Russell, 2008a).
177. Proporciones de la tibia: cuantitativo (modificado de Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
178. Morfología de la tibia: margen preaxial cóncavo (0); convexo (1) (Sato, 2002; Druckenmiller y Russell, 2008a).
179. Depresión longitudinal en la superficie dorsolateral de la maxila: ausente (0); presente (1) (Benson *et al.*, 2011).
180. Depresión longitudinal en la superficie lateral del dentario: ausente (0); presente (1) (Benson *et al.*, 2011).
181. Extensión anterior del parietal: corta o ausente, se extiende hasta el nivel de la

- barra temporal (0); largo parietal se extiende hasta la mita de la orbita o más anteriormente (1) (Benson *et al.*, 2011).
- 182.** Cresta sagital: baja y transversalmente convexa (0); alta y comprimida lateralmente (1); muy alta formando un domo convexo (2) (O'Keefe, 2008).
- 183.** Foramen exoccipital en vista lateral: uno (0); dos o más (1) (Benson, *et al.* 2011).
- 184.** Forámenes palatales entre maxila y vomer anteriores a la narina interna: ausente (0); presente (1) (Benson *et al.*, 2011).
- 185.** Extremo anterior del pterigoides: estrechándose anteriormente (0); no estrechándose anteriormente (1) (Benson *et al.*, 2011).
- 186.** Surcos en la superficie dorsal del dentario en la superficie de la sínfisis: al mismo nivel (0); a diferente nivel (1) (Ketchum y Benson, 2011).
- 187.** Tamaño del intercentro del axis: pequeño restringido a la superficie ventral del complejo atlas-axis (0); grande extendido dorsalmente (1); ausente (2) (Ketchum y Benson, 2011).
- 188.** Espina neural del axis: transversalmente angosta (0); transversalmente ancha y muy baja (1) (Ketchum y Benson, 2011).
- 189.** Extensión ventral de los centros cervicales anteriores: ausente (0); presente (1) (Tarlo 1960; Ketchum y Benson, 2011).
- 190.** Costillas cervicales en taxas con costillas bicípitas: cercanas entre si (0); encerrando un gran foramen (1) (Ketchum y Benson, 2011).
- 191.** Extremo terminal de las costillas cervicales: proceso posterior prominente (0); presente pero corto y redondeado (1); ausente (2) (Ketchum y Benson, 2011).
- 192.** Forma de las diapófisis dorsales: faceta articular circular (0); elongada dorsoventralmente (1) (Ketchum y Benson, 2011).
- 193.** Vértebra caudales en forma de cuña en la parte media de la región caudal: ausente (0); presente (1) (Smith y Dyke 2008; Ketchum y Smith 2010).
- 194.** Costillas sacras: tubular y levemente expandido (0); transversalmente expandido, dorsoventralmente comprimido (1) (Ketchum y Benson, 2011).
- 195.** Flexión del proceso dorsolateral: posterodistal (0); ausente (1) (modificado de O'Keefe 2008; Smith y Dyke 2008).
- 196.** Proceso dorsolateral en dirección anteroposterior: ancho (0); angosto, disminuyendo en dirección distal (1) (Ketchum y Benson, 2011).
- 197.** Altura dorsoventral del proceso anterior del coracoides: dorsoventralmente bajo y semejante a una placa (0); alto (1) (Ketchum y Benson, 2011).
- 198.** Tubérculo del ilion en el margen posterior: ausente (0); presente (1) (Ketchum y Benson, 2011).
- 199.** Proporciones del pubis: tan ancho como largo o más ancho (0); más largo que

ancho (1) (Ketchum y Benson, 2011).

200. Faceta posterodistal de la tibia que articula con el intermedio: ausente (0); presente (1) (Ketchum y Benson, 2011).

201. Expansión distal del Ilium: menos de dos veces el ancho mínimo anteroposterior del *shaft* (0); aproximadamente tres veces (1) (Ketchum y Benson, 2011).

.

APÉNDICE II. Matriz utilizada en los análisis del Capítulo 7

Matriz basada en Ketchum y Benson (2010; 2011)

(Estados 0,1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, OP, Q, R) (Seeley.=Seeleyosaurus).

Taxón		10	20	30	40	50
<i>Archaeonectrus rostratus</i>	OMR1?1????	111??????1	???????????	?????????11?	110?????????	
<i>Aristonectes parvidens</i>	???001?000	0???0??10?	-?????????0	????1?-1??	1??1???010	
<i>Kaiwhekea katiki</i>	50G0?1?002	???2011101	01?0?????0	?2??10?11?	???1???0??	
<i>Attenborosaurus conybeary</i>	?M???1????	???????????	???????????	?1??10?11?	????0?????	
<i>Augustasaurus hagdorni</i>	1GE0010000	0??00?1001	010000?010	???010110?	11010???10	
<i>Marmornectes candrewi</i>	???00?????	0???????????	???????????	???????????	100????0??	
BMNH_49202	BAD101??01	100?00?011	0010100010	010010011?	110101?010	
BMNH_R2439	???????????	???????????	???????????	???????????	???????????	
<i>Brachauchenius lucasi</i>	JQR??10102	0??1101??1	-010101011	?2?11011??	110?0?????	
<i>Brancaasaurus brancai</i>	J600?1?0?0	???001100?	111?10?01?	021?11-11?	1001???000	

Taxón	10	20	30	40	50
<i>Callawayasauruscolombiensis</i>	4C80?1??02	0???????0?	11?????0??	?2??10?110	10010?0010
<i>Cymatosaurus</i>	7H81000000	0???000001	00?00?0000	00000000-0	0-00000110
<i>Cryptoclidus eurymerus</i>	P?????????	0??10?1?01	?0???00110	012?11-11?	10?10010??
<i>Edgarosaurus muddi</i>	CK?0010102	0??001??10	-0?000?010	1220100111	110101?0??
<i>Elasmosaurus platyurus</i>	???????????	???????????	???????????	???????????	???????????
<i>Eopolycotylus rankini</i>	???00?????	???????????	???????????	???????????	????????0??
<i>Eromangasaurus australis</i>	9C???100?2	????00??0?	-????00010	12?0?-????	????????0??
<i>Dolichorhynchops herschelensis</i>	?KA0010102	11?00?110?	-???1???10	????2-?1??	11?10??01?
<i>Eurycleidusarcuatus</i>	???????????	???????????	???????????	???????????	???????????
<i>FHSMVP321</i>	7RQ1010102	0??1101011	-010001011	?22110111?	100????0??
<i>Hauffiosauruslongirostris</i>	?N?00111??	11210?11??	???????????	???0?0?11?	1??????0??

Taxón	10	20	30	40	50
<i>Hauffiosaurus tomistomimus</i>	??F0011101	0??10?1100	000000???1	???010011?	1??1011110
<i>Hauffiosaurus zanoni</i>	???0??????	??????????	?????????1?	??????????	??????1110
<i>Hydrorion brachypterygius</i>	3CN1110?00	0??0001011	1010110010	0?0011-11?	10011??010
<i>Hydrotherosaurus alexandae</i>	???0?10??2	0??2?1??0?	-??1???01?	0???????11?	??????????
<i>Kimmerosaurus langhami</i>	?????????0	??????????	?0?0??????	???111-11?	100???1???
<i>Kronosaurus queenslandicus</i>	???1?10102	0??11??011	-01?1020?1	???1101???	???????1??
<i>Leptocleidus capensis</i>	CCH1?10011	102001??00	?????01010	0?1?10?11?	101111?100
<i>Libonectes morgani</i>	BAB0?10002	102200?00?	-0??101010	?2?02-?110	???1?00010
<i>Liopleurodon ferox</i>	BLG1010102	0??1000111	-0101?1011	021110111?	1101011110
<i>Macroplata tenuiceps</i>	4LC101?11?	11100??011	???0??????	??????0???	???10??0??

Taxón	10	20	30	40	50
<i>Maresaurus coccai</i>	?GK1?1?00?	0???0??10?	???????????	????10?11? 11011??110	
<i>Microcleidus homalospondilus</i>	AD0?0?????	0???????11	?010?11010	021010011? 100111?0??	
<i>Muraenosaurus leedsii</i>	???0?10001	0??1001101	10?0100?10	0??11?0111 10010?1000	
<i>Nichollsaura borealis</i>	FC9011011?	102??10000	??????0010	0?1?1??10? 110101?010	
<i>Occitanosaurus tournemirensis</i>	ED71110000	0??0001001	0010110010	0210??011? 100110?010	
OUMNH_J.02247	???101?1??	???????????	????0??????	????10111? ???????1??	
OUMNH_J.10337	KG???100?1	???000?1??	0??0002010	020010011? ???????0??	
OUMNH_J.28585	???????????	???0???????	???????????	?????0011? ???????????	
<i>Palmulasaurus quadratus</i>	???0???????	???????????	???????????	???????????	????????0??
<i>Peloneustes philarchus</i>	5M81010102	0??1001101	-01000?011	021110111? 1101011110	

Taxón	10	20	30	40	50
<i>Plesiopleurodon wellsi</i>	5LH001?10?	112??????1	???????????	?2?????????	11010?????
<i>Plesiosaurus dolichodeir</i>	FGG0010001	???0001001	1000101010	021010011?	100111101?
<i>Plesiosaurus macrocephalus</i>	9F?1010???	??????????1	???????10?0	????1???11?	1?????????
<i>Pliosaurus andrewsi</i>	???1?1?102	???????????	-???????????	????101???	????????0??
<i>Pliosaurus brachydeirus</i>	???????????	???????????	???????????	???????????	???????????
<i>Pliosaurus brachyspondyl</i>	AKL1010102	0??1101111	-010001011	021110111?	110??110??
<i>Polycotylus latipinnis</i>	???????????	???????????	???????????	???????????	???????????
QMF_18041	7MR001?102	1120?????0	-?????10?0	?2?02-2110	110101????
<i>Rhomaleosaurus megacepha</i>	CGH101??11	1000?111?1	0010002010	020010011?	110111??10
<i>Rhomaleosaurus victor</i>	???1?1?01?	0??????????	??????????0	???????????	?????????10

Taxón	10	20	30	40	50
<i>Rhomaleosaurus zetlandic</i>	?GL1010012	0??00??1?1	-0?0?????0	????10211?	1101?11110
<i>Seeley. Guilelmiimperatoris</i>	MFK0?1000?	????00100?	1000101010	0?1011-11?	10011010??
<i>Simolestes vorax</i>	8LN1010102	0??1?0?101	-0?00010?0	?2?110111?	110101?110
<i>Simosaurus gaillardoti</i>	4CG0000000	0??1000001	10?00?2000	00000000-?	0-00100000
<i>Styxosaurus snowii</i>	8D??0100??	0??20?1??1	???0101010	?2?02??11?	1?010100??
<i>Thalassiodracon hawkinsi</i>	RH?0010?01	1021001?00	10?000?010	001010011?	110101?0?0
<i>Thalassomedon haningtoni</i>	?D???100?2	????00110?	?0?1?0?010	????2??110	1101??????
<i>Thililua longicollis</i>	EN?0?1?002	???00?100?	-???100?10	?2??2-?11?	1??10?????
<i>Tricleidus seeleyi</i>	?????1?0??	???0?0?10?	????-?-110	?1??11011?	1??1?01???
<i>Umoonasaurus demoscyllus</i>	?5C1?10?0?	1020?????0	???????????	????1??11?	110?0??100

Taxón	10	20	30	40	50
<i>Pistosaurus</i> (cráneo)	5HL1010000	0??00?100?	0100001010	000010010?	1001???000
<i>Pistosaurus</i> (postcráneo)	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>Yunguisaurus</i>	1GL0010000	0??00?0000	01?00????0	???011?11?	?????????00
<i>Bobosaurus</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>Terminonatator pontiexen</i>	GA?????002	102?01?00?	-???1???10	???2-?110	???10??0??
New_Sp._1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
New_Sp._2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>Mauisaurus haasti</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	1?????????
<i>Trinacromerum bentonianu</i>	DR??01?1??	112??1???0	?????????10	021?2?211?	11?10?1???
<i>Dolichorhynchops osborni</i>	HQE0010102	0??0011100	-01010?010	02202-?111	11010?1011

Taxón	10	20	30	40	50
<i>Manemergus anguirostris</i>	6L?0?1?102	0??2???10?	-0??10???0	?2?000211?	11?10?????
<i>Leptocleidus superstes</i>	??????????	10?????????	???????????	????1???11?	10111?????
<i>Sulcusuchus erraini</i>	????0???02	???0???0?	???????????	????11?????	????00?????

Taxón	60	70	80	90	100
<i>Archaeonectrus_rostratus</i>	??????????	??????????	??????????	??????1001	??????????
<i>Aristonectes parvidens</i>	?001???1?0-	-??????????	??????????0?	???????????	0??0??????
<i>Kaiwhekea katiki</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	????50????
<i>Attenborosaurus conybeari</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>Augustasaurus hagdorni</i>	0011?0000-	-101-000?0	????1?????0	?????100??	000???????
<i>Marmornectes candrewi</i>	??????????	??????????	??????????	?????110?1	10???01010
BMNH_49202	0010?12?11	0100000310	?010110?00	1????110?0	0201??????
BMNH_R2439	??????????	??????????	??????????0	?????1???1	??????????
<i>Brachauchenius lucasi</i>	?110?0?10-	-111-0011?	??????????	?????110??	?20?????10
<i>Brancaasaurus brancai</i>	0?11??2???	?????????010	???????0112	?0000?????	??????????

Taxón	60	70	80	90	100
<i>Callawayasaurus colombiensis</i>	0000????0-	-11001????	????010112	00???1???0	0?01C??1??
<i>Cymatosaurus</i>	001000000-	-0-010????	?0?0??????	??????????	??????????
<i>Cryptocliduseurymerus</i>	??????????	???????21?	0??0110?00	01??1???02	0??1L00110
<i>Edgarosaurusmuddi</i>	????????11	010011?01-	?012????12	01??011111	0101800110
<i>Elasmosaurus_platyurus</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	00????????
<i>Eopolycotylus rankini</i>	??????????	??????????	??????????	??????1011	00????????
<i>Eromangasaurus australis</i>	??????????	???????01?	??????????	??????????	????K0????
<i>Dolichorhynchops herschelensis</i>	???????2?11	11102?121-	??2?1?0?02	0?????11111	00?0?0?110
<i>Eurycleidus arcuatus</i>	??????????	??????????	??????????	???????100?	1½????????
FHSMVP321	??????????	??????????	??????????	??????????	???0J0??10
<i>Hauffiosaurus longirostris</i>	??????????	?1100???01	?????????12	?????11011	12?0??????

Taxón	60	70	80	90	100
<i>Hauffiosaurus tomistomimus</i>	0010?02?0-	-10000??01	?????????2	10???110??	?00030????
<i>Hauffiosaurus zanoni</i>	?010?0?10-	-1001????1	?????????2	???????????	??00N0????
<i>Hydrorion brachypterygiu</i>	0010001?0-	-11000?21-	???????????	???????????	???????????
<i>Hydrotherosaurus alexandrae</i>	???????????	???????????	???????????	???????????	00?????????
<i>Kimmerosaurus langhami</i>	???????????	??????????0	????????100	??00???????	?????0?100
<i>Kronosaurus queenslandic</i>	????00??0-	-111-0????	??1?????01	0?????10??	12?????????
<i>Leptocleidus capensis</i>	101?102110	-110?0100?	???2?000?2	????????0?1	??01A?01??
<i>Libonectes morgani</i>	?01000??0-	-1101100??	??1??00112	0000?00??0	0001K021??
<i>Liopleurodon ferox</i>	111010210-	-111-0001?	010200?101	1????11001	1?01Q01010
<i>Macroplata tenuiceps</i>	???????????	?11????31-	????????102	??10?1?0?0	1?00???????

Taxón	60	70	80	90	100
<i>Maresaurus coccai</i>	1010012?0-	-11011????	?????????0	1????01???	1201H0????
<i>Microcleidus homalospondilus</i>	?0???0?10-	-1?1-0001?	?102?01102	1101??00??	0???D0?100
<i>Muraenosaurus leedsii</i>	00110?1111	01000??21?	0?????0110	11001010?0	0?1?D101??
<i>Nichollsaura borealis</i>	01??102?10	-1?011101?	??12?00??2	?0000110?1	0?01C?01??
<i>Occitanosaurus tournemirensis</i>	0010??1???	?10???????	???????????	???????????	???????????
OUMNH_J.02247	???????????	???????????	???????????	?????1100?	10?1N10011
OUMNH_J.10337	000???2?0-	-10000?01-	???01???00	1101???????	?????0???00
OUMNH_J.28585	???????????	?????????0?	1??2?1??00	1???1?????	0???G0?100
<i>Palmulasaurus quadratus</i>	???????????	???????????	???????????	???????1?1?	0?????????
<i>Peloneustes philarchus</i>	001010210-	-111-00010	011?100101	1010011011	1001K01010

Taxón	60	70	80	90	100
<i>Plesiopleurodon wellsi</i>	??????????	??????????	??????????	?????11???	011170????
<i>Plesiosaurus dolichodeir</i>	00100?2?11	110??00??0	?????????00	11???0000?	0???H?????
<i>Plesiosaurus macrocephalus</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>Pliosaurus andrewsi</i>	??????????	?111-?0???	?????????01	?????11001	???0???011
<i>Pliosaurus brachydeirus</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>Pliosaurus brachyspondyl</i>	??????????	?111-0011?	?112?0??01	1?????????	???????0??
<i>Polycotylus latipinnis</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
QMF_18041	?????????0-	-1001110??	?1???????12	1????110??	0101??????
<i>Rhomaleosaurus megacepha</i>	001??02110	-11????31?	??1?100???	?0???010?1	12010?????
<i>Rhomaleosaurus victor</i>	1010?12010	-1101??0??	??????????	1????010?0	120?C?????

Taxón	60	70	80	90	100
<i>Rhomaleosaurus zetlandicus</i>	1?10??21??	?1100??0??	??1???????	?????0100?	1?01??0?1?
<i>Seeley. Guilelmiimperatoris</i>	??1?002?11	0100000?1?	1??????00	1?001?00??	0?01L02110
<i>Simolestes vorax</i>	101???2???	?111-0?0??	???2010?01	1?????1001	1201F01010
<i>Simosaurus gaillardoti</i>	001100100-	-0-000????	?0-???-00?	0?11?00000	0?01E0????0
<i>Styxosaurus snowii</i>	??????????	?????????1?	???????????	??????00??	??11501100
<i>Thalassiodracon hawkinsi</i>	0011??200?	?100000?00	01?010??00	1110111001	1000H01100
<i>Thalassomedon haningtoni</i>	?????????0?	?100???????	??1???????	?1?????????	??01???????
<i>Thililua longicollis</i>	???????????	???????????	???????????	???????1???	???????????
<i>Tricleidus seeleyi</i>	?????????11	010???121-	?0?2?10110	?????1?????	0??1R00110
<i>Umoonasaurus demoscyllus</i>	?????1?1?10	-11001?0??	?????00?12	1??????????	??01???????

Taxón	60	70	80	90	100
<i>Pistosaurus</i> (cráneo)	000000000?	?10100????	??0???????	?????1????	??00??????
<i>Pistosaurus</i> (poscráneo)	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>Yunguisaurus</i>	?0?0????0?	?1010??0??	??????????	?????110??	000???????
<i>Bobosaurus</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>Terminonatator pontiexen</i>	0?0???1???	??????????	??????????	??????00??	00??A0211?
New_Sp._1	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
New_Sp._2	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
<i>Mauisaurus haasti</i>	??????????	??????????	??????0?1?	1?????????	??????????
<i>Trinacromerum bentonianu</i>	???????011	01102??01-	???11???12	????1?1111	0?01J0?100
<i>Dolichorhynchops osborni</i>	0001112?11	111021101-	?0??????02	11???11111	0010900110

Taxón	60	70	80	90	100
<i>Manemergus anguirostris</i>	??????????	??????????	??????????	?????1????	???0??????
<i>Leptocleidus superstes</i>	??????????	?100101000	??????????2	0??????????	??????????
<i>Sulcusuchus erraini</i>	??????????	?1102??01-	?????1???1?	1?????11011	0??0??1???

Taxón	110	120	130	140	150
<i>Archaeonectrus_rostratus</i>	??????11??	?E?????A10	002??0??10	?100C10???	???????????
<i>Aristonectes parvidens</i>	????001114	R??0100?10	011220211?	??01???????	?????0?111
<i>Kaiwhekea katiki</i>	??????1103	L??????K10	01122?2?1?	?10??11???	???????????
<i>Attenborosaurus conybeari</i>	????111101	6??????F?2	0???1?????	????C11???	00??????02
<i>Augustasaurus hagdorni</i>	?1?1??-001	E70?0??G1?	?01?0?0?01	??00C11???	???????????
<i>Marmornectes candrewi</i>	0001010102	?K00000?12	0001101010	0001?11???	?????????0?
BMNH_49202	0???111100	040?????10	0021???1??0	???????????	???????????
BMNH_R2439	?0?????????	?G?0000?12	000110?01?	1?01?1?????	???????????
<i>Brachauchenius lucasi</i>	??????010?	????0??01?	?00?2?????	??01???????	???????????
<i>Brancaasaurus brancai</i>	????1111?2	C??00?0H12	0020201010	?10281?????	00?????????

Taxón	110	120	130	140	150
<i>Callawayasauruscolombie</i>	????001111	74?????N?1	10?22?2???1	111?G11?0?	100000011?
<i>Cymatosaurus</i>	????11???1	50???????0?	???2?????0?	?????000??	???????????
<i>Cryptoclidus eurymerus</i>	0101001112	B5?1111F10	0000201010	0102E1110?	1001101101
<i>Edgarosaurus muddi</i>	010011??02	FH00100C12	0020201010	?102???????	???????????
<i>Elasmosaurus platyurus</i>	??????1???	?4?????R11	11??2?2?1?	??1??11???	??011?????1
<i>Eopolycotylus rankini</i>	?????0?101	?M???????12	00??2?????0	?????11?1?	1?1????1101
<i>Eromangasaurus australis</i>	????00??10	5???100???	???????????	???????????	???????????
<i>Dolichorhynchops herschelensis</i>	?100001101	BQ1????512	0020?01010	1102E11?1?	101???11?1
<i>Eurycleidus arcuatus</i>	??????010?	?????????12	002000001?	??0??1??01	0100011100
FHSMVP321	?0??110101	A90????????	???????????	???????????	???????????
<i>Hauffiosaurus longirostris</i>	???11?1105	???????????	???????????	???????????	???????????

Taxón	110	120	130	140	150
<i>Hauffiosaurus tomistomimus</i>	?11111110?	5??0?00F12	0020111010	010?N11???	0?????????
<i>Hauffiosaurus zanoni</i>	????111103	F??????E10	00201110?0	?100???0??	??????1?02
<i>Hydrorion brachypterygiu</i>	????1111??	???????G11	103?????10	??1?012???	???????????
<i>Hydrotherosaurus alexandrae</i>	????11111?	300????P11	11??2?2111	10103111??	??0010?112
<i>Kimmerosaurus langhami</i>	?1????211?	????1???12	0010?01010	0??2???????	???????????
<i>Kronosaurus queenslandicus</i>	???1110100	?90????202	?00???????	???????????	???????????
<i>Leptocleidus capensis</i>	0?11110101	???????B12	00202?1010	??0??1?????	???????????
<i>Libonectes morgani</i>	1???011101	540?1??P11	11??2???1?	1?1?????0?	10011?011?
<i>Liopleurodon ferox</i>	0001110101	DA00??1912	0001101010	1?01?11???	?????1110?
<i>Macroplata tenuiceps</i>	??????1102	CD?0000C10	002??01???	?10?C1111?	0?10011100

Taxón	110	120	130	140	150
<i>Maresaurus coccai</i>	????110101	?9???????2	00???0????	??????????	??????????
<i>Microcleidus homalospond</i>	????11???1	740???G11	10?1???1?10	??00?12?0?	10011?110?
<i>Muraenosaurus leedsii</i>	0101111101	75?1111K11	100(1,2)202110	1112A11?1?	1101101101
<i>Nichollsaura borealis</i>	0???00110?	?5?010?A12	0020201010	??02L1????	?????1????
<i>Occitanosaurus tournemirensis</i>	????111101	3???????K?1	10021?2?10	?11?012?00	00??0?1101
OUMNH_J.02247	0001110102	?E?????712	0011101010	?100?1????1	0?????????
OUMNH_J.10337	0?01??1101	???010??12	0020101010	?1?0?11????	???????????
OUMNH_J.28585	?011??110?	?4????????	???????????	???????????	???????????
<i>Palmulasaurus quadratus</i>	????00???1	???????????	???????????	?????1????	???????????
<i>Peloneustes philarchus</i>	0001110102	JL00101A12	0011101010	?100G11???1	0?0???11102

Taxón	110	120	130	140	150
<i>Plesiopleurodon wellsi</i>	??????110?	?D??????12	0020??1111	?1????1???	??????????1
<i>Plesiosaurus dolichodeir</i>	????111101	94???0?K10	00?1101010	?100C1100?	001100110?
<i>Plesiosaurus macrocephalus</i>	??????1??1	???????C?0	001?111??0	??00A11???	???????????
<i>Pliosaurus andrewsi</i>	00?1??0102	???01016?2	0001101010	0200?11???	???????????
<i>Pliosaurus brachydeirus</i>	?????????2?	?H???????2	00?110????	???????????	???????????
<i>Pliosaurus brachyspondylus</i>	???111012?	E???????12	000110?010	??02?1????	???????????
<i>Polycotylus latipinnis</i>	???????????	???010??12	00?0?01010	0?00?11???	?????0????1
QMF_18041	????11??0?	HG0010?A?2	0020201?10	??0?A11???	???????1???
<i>Rhomaleosaurus megacepha</i>	????11??0?	B7?????C?0	002??01???	??0?311???	???????????
<i>Rhomaleosaurus victor</i>	??????010?	?5??0??B1?	?02???????	??00???00?	0?110?1100

Taxón	110	120	130	140	150
<i>Rhomaleosaurus zetlandic</i>	?00?????0?	???????B12	0020101???	??0?N?????	??????????0
<i>Seeley. Guilelmiimperatoris</i>	???1??111?	?4???1??H10	000?101010	?112812000	00010?110?
<i>Simolestes vorax</i>	0001110101	?7??0??712	0001101010	1?01???????	?????11102
<i>Simosaurus gaillardoti</i>	1?0?00-0?1	C40?????00	0021000000	?10?R00000	00000?-0-?
<i>Styxosaurus snowii</i>	?1???11111	540????P11	1??22?????	?0???11???	1?00?01112
<i>Thalassiodraconhawkinsi</i>	0??1011100	C400000E11	0021101010	0100E11?0?	0?10011100
<i>Thalassomedon haningtoni</i>	0????1????	?????0??11	11?22?201?	111?L???0?	100000???2
<i>Thililua longicollis</i>	??????1101	CM1???0E12	102?2?????	??0???????	???????????
<i>Tricleidus seeleyi</i>	?101111101	D?0?1???11	0020201110	0112?11?01	0101101101
<i>Umoonasaurus demoscyllus</i>	????111101	???????????	00?12?101?	??0??11???	?????1????

Taxón	110	120	130	140	150
<i>Pistosaurus</i> (cráneo)	????01??01	??0???????	???????????	???????????	???????????
<i>Pistosaurus</i> (postcráneo)	???????????	?????????11	0021000001	0100?10???	?????1?1??
<i>Yunguisaurus</i>	???1?????3	??0?????0?	???????????	???????????	???????????
<i>Bobosaurus</i>	???????????	???000??02	0021001?00	01?0012???	???????????
<i>Terminonatator pontiexen</i>	11??11??0?	42??????11	11??202110	1010?1????	???????????
New_Sp._1	???????????	?????????11	1112202110	1?10011???	???????????
New_Sp._2	???????????	?????10?N11	1112202110	1110311???	?????001?12
<i>Mauisaurus</i>	???????????	?????????11	1112202110	?111611???	???0?0??12
<i>Trinacromerum bentonianu</i>	????0?????	6J10101?12	0011201010	??01????1?	10110????1
<i>Dolichorhynchops osborni</i>	0100001101	ER1010?912	00????1?10	1102?11?1?	1010001101

Taxón	110	120	130	140	150
<i>Manemergus anguirostris</i>	?????1101	0E1????C12	000?20???0	?????1????	??????????
<i>Leptocleidus superstes</i>	??????????	?????????12	00?02?1010	??0??11?11	0010011101
<i>Sulcusuchus erraini</i>	?????0110?	???????????	???????????	???????????	???????????

Taxón	160	170	180	190	200	01
<i>Archaeonectrus rostratus</i>	??AC??00?0	0C0111?011	????7?A000	???????????	00?0?00?00	0
<i>Aristonectes parvidens</i>	00???1????	??11???????	???????1?0	1?000?000?	???????????	?
<i>Kaiwhekea katiki</i>	???????????	?????1????	????61?100	12?????????	?0?????????1	0
<i>Attenborosaurus conybear</i>	00FB??000?	?900?101?1	11B08?????	?0?????????	?0?????010	0
<i>Augustasaurus hagdorni</i>	0?9L?1000?	?L10???????	?????????00	01?00?1?0?	00?????????0	?
<i>Marmornectes candrewi</i>	004D?1000?	?5?1?10211	?????16100	?????11?11	010100?0?0	0
BMNH_49202	???????????	???????????	?????????00	01?0?????0?	???????????	?
BMNH_R2439	???????????	?4?????02??	?????171?0	???????0??1	1??100?0?0	0
<i>Brachauchenius lucasi</i>	???????????	???????????	?????????00	1???1?2?0?	1???????????	?
<i>Brancaasaurus brancai</i>	2?C9?1111?	???????1111	?16171??0?	01100?000?	000011?101	0

Taxón	160	170	180	190	200	01
<i>Callawayasaurus colombiensis</i>	?0L2?1111?	?61?11???1	1130214100	???????????	???????????	?
<i>Cymatosaurus</i>	???K??0?0?	?????????0	?0???0??0?	???????????	???????????	?
<i>Cryptoclidus eurymerus</i>	11F0211?1?	17?0111111	1161311100	00100?200?	0000111101	0
<i>Edgarosaurus muddi</i>	????0?????	?01?1110??	?????????00	0?1???000?	???????0??	0
<i>Elasmosaurus platyurus</i>	???????????	???????1?11	01?????????	???????????	?0???????1?	0
<i>Eopolycotylus rankini</i>	11C9?1101?	1???111011	?1M151310?	?????0?????	?0??11?011	0
<i>Eromangasaurus australis</i>	???????????	???????????	?????????00	???????????	???????????	?
<i>Dolichorhynchops herschelensis</i>	11?????????	???????1011	?1M1?????00	121?????0?	00?0??101?	0
<i>Eurycleidus arcuatus</i>	00H9?1100?	1D01???1?1	?1A071?????	?????????0?	?0??000?0?	?
FHSMVP321	???????????	???????????	?????????00	12?????????1	???????????	?
<i>Hauffiosaurus longirostris</i>	???????????	???????????	?????????11	?0?????????	???????????	?

Taxón	160	170	180	190	200	01
<i>Hauffiosaurus tomistomimus</i>	??HE?1001?	?C0??1???1	???0C1???11	10?01???101	?000?????00	?
<i>Hauffiosaurus zanoni</i>	00AF??0010	1C01110111	?100C?D0?1	????1?0?0?	0??0000000	0
<i>Hydrorion brachypterygiu</i>	??CJ3?0010	1E?011?1??	????G?D00?	0??00?????	????1?????	?
<i>Hydrotherosaurus alexande</i>	20G2??111?	?41?111???1	019021?1??	1???????0?	0000??0?11	0
<i>Kimmerosaurus langhami</i>	??????????	??????????	??????????	001?????00?	1?????????	?
<i>Kronosaurus queenslandic</i>	??09??????	??????????	????D?????	1?0???2???	??????????	?
<i>Leptocleidus capensis</i>	???????01?	??1????????	???????100	01?00???0?	??????????	?
<i>Libonectes morgani</i>	?????1??1?	??????????	???????00	1??00?????	??????????	?
<i>Liopleurodon ferox</i>	?0??C11010	??11?1?211	?1J0817100	12??101111	11???????1	?
<i>Macroplata tenuiceps</i>	00???100??	???????0?11	??D?91A00?	1?????1?00	?01???0010	?

Taxón	160	170	180	190	200	01
<i>Maresaurus coccai</i>	??????????	??????????	?????????00	???01?????	???????????	?
<i>Microcleidus homalospond</i>	?087L1001?	?90111??11	?1E0???000	00100?????	0000???00?	0
<i>Muraenosaurus leedsii</i>	10H7C11010	1701111111	?1A?512100	021????00?	00??1??1?1	0
<i>Nichollsaura borealis</i>	??B76?10?1	16??111?11	??D?517?00	01?00?00??	10001??1?1	0
<i>Occitanosaurus tournemir</i>	10CB?1001?	?D01??0111	019071D00?	00?0????0?	?0?010?000	0
OUMNH_J.02247	???7?1101?	?51111????	??????????0	?2???0??11	01?1??????	?
OUMNH_J.10337	??????????	??????01??	??????C00?	00000?0000	0??????0??	0
OUMNH_J.28585	??????????	??????1???	??????????0	000???????	??????00?	0
<i>Palmulasaurus quadratus</i>	??H7?11011	1411111111	??G?6151??	?????0????	??????011	0
<i>Peloneustes philarchus</i>	2068811010	0411110211	01J0915100	1201111?11	1101000011	1

Taxón	160	170	180	190	200	01
<i>Plesiopleurodon wellsi</i>	1????110??	??????????	?????????00	01???????0?	???????????	?
<i>Plesiosaurus dolichodeirus</i>	?0GAM10010	0G01111111	017071D000	00?0???????	000?????010	0
<i>Plesiosaurus macrocephalus</i>	??88H11000	0D0111????	?????7?E000	?0?????????	00?????????	?
<i>Pliosaurus andrewsi</i>	??27?1101?	??111102??	?????7171?0	???????1?11	11?1???0?1	1
<i>Pliosaurus brachydeirus</i>	???????????	???????????	????9?11?0	?????????1?	???????????	?
<i>Pliosaurus brachyspondylus</i>	???????????	???????????	?????????00	12?1?????1	21??1?????	?
<i>Polycotylus latipinnis</i>	1??8E1??1?	???????10?1	??R1???????	???????00?	11??10?011	0
QMF_18041	1?GAL11011	1511111011	0?6?815100	01???????0?	?00?????0?1	0
<i>Rhomaleosaurus megacepha</i>	??K6?1001?	??0???01??	????51D000	00??1???00	0010???0?0	0
<i>Rhomaleosaurus victor</i>	00EAK1000?	1B01110?11	01A09?B000	???01?????	0?????0000	0

Taxón	160	170	180	190	200	01
<i>Rhomaleosaurus zetlandicus</i>	??EA?1001?	?B01??0???	????8?A000	10??1????0?	??1?????0?0	0
<i>Seeley. Guilelmiimperatoris</i>	00F9G10010	1901110111	?10?71A0??	?0??????00	0000???001	0
<i>Simolestes vorax</i>	20A8?11010	?811110211	01K0619100	12???????1	1??110?011	1
<i>Simosaurus gaillardoti</i>	??RR?00?00	0R1000??00	-0??R0R00?	00000?????	0??001????	0
<i>Styxosaurus snowii</i>	20D2R11010	0411111?11	?19?01?100	12?????????	?0??10?01?	0
<i>Thalassiodracon hawkinsi</i>	00DB?10000	0B01110111	009091D000	10001?0000	0000000000	0
<i>Thalassomedon haningtoni</i>	??D3??1?1?	??1?11111?	??7141????	12?????0??	?00?????001	0
<i>Thililua longicollis</i>	??????????	??????????	?????????00	0?????????	??????????	?
<i>Tricleidus seeleyi</i>	10B6?11011	151111????	????6101?0	001???000?	00??101???	?
<i>Umoonasaurus demoscyllus</i>	??BB?1101?	??????1??1	????71??0?	1??0?????0?	??????????	?

Taxón	160	170	180	190	200	01
<i>Pistosaurus</i> (cráneo)	??????????	??????????	?????????00	01?00?????	???????????	?
<i>Pistosaurus</i> (postcráneo)	???K?0000?	?L00??0011	?0D????????	?????????0?	00??00?0??	0
<i>Yunguisaurus</i>	??0L??000?	?L00?1????	????D?H000	0??00?????	???????????	?
<i>Bobosaurus</i>	?????1000?	??????01?1	?000???????	??????1?0?	00?0???00?	0
<i>Terminonatator pontiexen</i>	??B4?1111?	11111111??	????212100	?2?????????	?????????1?	0
New_Sp._1	??L3?11111	??????11??1	0?????10???	?????????00	00?010?1?1	?
New_Sp._2	00G0??1?11	??????11111	1?9?210???	?????????00-	00001001?1	0
<i>Mauisaurus haasti</i>	00???11?10	???11110?1	0??0111???	?????????00	??????0??1	0
<i>Trinacromerum bentonianum</i>	???????????	???????????	??F?????00	??????2?0?	1???000?1?	?
<i>Dolichorhynchops osborni</i>	1198811011	1011111111	11H191?100	121000100?	000?000011	0

Taxón	160	170	180	190	200	01
<i>Manemergus anguirostris</i>	??????????	??????????	??????????	11????????	00????????	?
<i>Leptocleidus superstes</i>	?????1101?	??????????	??????????	?10????????	?0??110???	?
<i>Sulcusuchus erraini</i>	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	?

APÉNCIDE III. Matriz área / Taxón utilizada en el análisis del Capítulo 8.

	<i>A.</i> <i>parvidens</i>	<i>K.</i> <i>katiki</i>	<i>M.</i> <i>haasti</i>	<i>T.</i> <i>keyesi</i>	Nov. Gen. et sp. 1	Nov. Gen. et sp. 1	Clado nov. Gen et sp. 1; Clado nov. Gen et sp.2	Clado <i>A. Parvidens</i> ; <i>K.</i> <i>Katiki</i>
Área externa hipotítica	0	0	0	0	0	0	0	0
Nueva Zelanda	0	1	1	1	0	0	0	1
Centro de Chile	1	0	0	0	0	0	0	1
Norte de Patagonia	1	0	0	0	1	1	0	1
Península Antártica	1	0	0	0	0	0	1	1