



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**LOS METRIORRÍNQUIDOS (METRIORHYNCHIDAE, THALATTOSUCHIA) DE LA
FORMACIÓN SABINA (JURÁSICO SUPERIOR KIMMERIDGIANO) DE
TLAXIACO, OAXACA.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JAIR ISRAEL BARRIENTOS LARA

TUTOR PRINCIPAL: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ

INSTITUTO DE BIOLOGÍA UNAM.

DR. MANUEL FERÍA ORTIZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx. Marzo, 2016.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**LOS METRIORRÍNQUIDOS (METRIORHYNCHIDAE, THALATTOSUCHIA) DE LA
FORMACIÓN SABINA (JURÁSICO SUPERIOR KIMMERIDGIANO) DE
TLAXIACO, OAXACA.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JAIR ISRAEL BARRIENTOS LARA

TUTOR PRINCIPAL: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ

INSTITUTO DE BIOLOGÍA UNAM.

DR. MANUEL FERÍA ORTIZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx. Marzo, 2016.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 23 de noviembre de 2015, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **BARRIENTOS LARA JAIR ISRAEL**, con número de cuenta 409024278, con la tesis titulada "**LOS METRIORRINQUIDOS (METRIORHYNCHIDAE, TRIALATTOUSUCHIA) DE LA FORMACIÓN SABINA (JURÁSICO SUPERIOR, KIMMERIDGIANO) DE TLAXIACO, OAXACA**", realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA**.

Presidente: DR. GUSTAVO CASAS ANDREU
Vocal: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ
Secretario: DR. FAJSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ
Suplente: DR. MANUEL FERRA ORTIZ
Suplente: DRA. MARTA SUSANA FERNÁNDEZ

Si es difícil, me es grato andar a un costal vacío

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 03 de febrero de 2016.

DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por darme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado y por todo el apoyo que se me brindó durante mi estancia en este programa.

Agradezco también a todos los apoyos brindados, en primer lugar al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca que me otorgó para realizar la Maestría; al proyecto IN207314 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por la beca de elaboración de tesis brindada.

Agradezco a los miembros de mi Comité Tutor: a mí tutor principal Dr. Jesús Alvarado Ortega, por su paciencia, guía y valiosos consejos que me permitieron concluir este proyecto; al Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz y al Dr. Manuel Feria Ortiz, por sus valiosos consejos y por formar parte de este proyecto.



AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco a todas las personas que prestaron su tiempo para ayudar de algún modo a la realización de este proyecto, en principio a los miembros del jurado: Dr. Gustavo Casas Andreu, Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández, Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz, Dr. Manuel Feria Ortiz, Dra. Marta Susana Fernández y como agradecimiento especial a la Dra. Yanina Herrera ya que gracias a sus oportunos comentarios fue posible perfeccionar esta tesis.

Al personal del Instituto de Geología y en especial a Margarita Reyes, Gerardo Alvares y Juan Miguel Contreras, por ayudarme en los procesos de colecta, preparación y toma de fotografías de los materiales.

A todas las personas que trabajan en las distintas colecciones que visité durante este proyecto en el Museo del Desierto, Saltillo; en la Universidad Autónoma de Nuevo León; en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM; en el Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires; en la Universidad Nacional de La Plata; y en el Museo Profesor P. Olsocher.

Agradezco los apoyos económicos que se me otorgaron durante la realización de este proyecto que son: el PAEP y al que me otorgo el Instituto de Geología de la UNAM.

A todos mis compañeros de la Maestría y a mis amigos que he acumulado durante toda mi vida (Tu sabes quién eres) por todo su apoyo amistad y consejos; y por formar parte de este proceso en mi vida.

Y por último agradezco a mi familia: a mi Madre, mis Hermanos y Teresa por su apoyo incondicional, son a las personas a las que dedico todo este arduo trabajo.



Índice

LISTA DE FIGURAS.....	1
LISTA DE TABLAS.....	5
RESUMEN	6
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN.....	9
Justificación	17
Objetivo principal	18
Objetivos particulares.....	18
Hipótesis.....	19
Hipótesis de investigación	19
Hipótesis nula:	19
ÁREA DE ESTUDIO	19
Geología y ubicación del Llano Yosobé	19
MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
Métodos	23
Trabajos de Campo	23
Técnicas de Preparación	24
Análisis comparativo.....	26
Ejemplares comparados	26
Notas sobre la abreviatura asignada a los ejemplares	27
Nota sobre la nomenclatura específica asignada	28
RESULTADOS.....	29
Paleontología Sistemática.....	29
Geosaurinae indet.	29
Descripción	29
Análisis Comparativo	36
Geosaurini indet.	37
Descripción	37
Análisis comparativo	42
<i>Geosaurus</i> nueva especie	46
Descripción	47



Análisis comparativo	62
<i>Torvoneustes mexicanus</i>	69
Metriorhynchinae indet.....	70
Descripción	71
Análisis comparativo	75
<i>Cricosaurus</i> sp.....	78
Descripción	78
Análisis comparativo	114
<i>Maledictosuchus</i> especie nueva	118
Descripción	118
Análisis comparativo	129
DISCUSIÓN.....	133
Evolución y adaptación de los metriorrínquidos durante el Kimmeridgiano en el Corredor Hispánico.....	133
Aspectos evolutivos de <i>Cricosaurus</i>	134
Aspectos evolutivos de <i>Torvoneustes mexicanus</i>	135
Hábitos de depredación de los metriorrínquidos durante el Kimmeridgiano en el Corredor Hispánico. ..	136
La diversidad de metriorrínquidos del Llano Yosobé.....	137
Aspectos Biogeográficos del Corredor Hispánico.	141
CONCLUSIÓN.....	146
LITERATURA CITADA.....	148
APÉNDICE 1.....	162



LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Formas típicas de talatosuquios.	11
Figura 2. Distribución geográfica de Metriorhynchidae.	13
Figura 3. Relaciones filogenéticas y rango temporal de Metriorhynchidae.	15
Figura 4. Mapa del área de Tlaxiaco, Oaxaca, al sur de México.	21
Figura 5. Columna estratigráfica del Llano Yosobé.	22
Figura 6. Reconstrucción de JFC1 Geosaurinae indet.	30
Figura 7. Detalles y dibujos de JFC1, Geosaurinae indet.	32
Figura 8. Vista posterior y anterior de JFC1, Geosaurinae indet.	33
Figura 9. Detalles dentales de JFC1, Geosaurinae indet.	35
Figura 10. Detalles de JAO X, Geosaurini indet.	39
Figura 11. Detalles dentales de JAO X, Geosaurini indet.	40
Figura 12. Detalles de la carena dentale de JAO X, Geosaurini indet.	42
Figura 13. Comparación geosaurineos microzifodontes.	45
Figura 14. Reconstrucción de JBL 61, <i>Geosaurus</i> nueva especie.	48
Figura 15. Detalles y dibujos de JBL 61, <i>Geosaurus</i> nueva especie.	50



Figura 16. Detalles de la región media del rostro de JBL 61, <i>Geosaurus</i> nueva especie.	52
Figura 17. Vista ventral de JBL 61, <i>Geosaurus</i> nueva especie.	53
Figura 18. Detalles del basicraneo de JBL 61, <i>Geosaurus</i> nueva especie.	54
Figura 19. Detalles de la región posterior de JBL 61, <i>Geosaurus</i> nueva especie.	58
Figura 20. Dentición de JBL 61, <i>Geosaurus</i> nueva especie.	61
Figura 21. Detalles de la dentición de JBL 61, <i>Geosaurus</i> nueva especie.	63
Figura 22. Comparación del género <i>Geosaurus</i> .	67
Figura 23. Reconstrucción de JAO 83, Metriorhynchinae indet.	71
Figura 24. Detalles de JAO 83, Metriorhynchinae indet.	73
Figura 25. Detalles dentarios de JAO 83, Metriorhynchinae indet.	76
Figura 26. Reconstrucción de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	79
Figura 27. Detalles de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	80
Figura 28. Detalles del basicraneo de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	82
Figura 29. Reconstrucción del techo craneal de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	83
Figura 30. Bloque 1 de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	87



Figura 31. Detalles y dibujos de la rama mandíbula derecha de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	91
Figura 32. Detalles y dibujos de la rama mandíbula izquierda de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	92
Figura 33. Fragmento anterior de la mandíbula derecha de JAO 279 <i>Cricosaurus</i> sp.	95
Figura 34. Detalles del odontoide del atlas de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	97
Figura 35. Detalles de vértebras cervicales de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	98
Figura 36. Detalles de vértebras sacras de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	100
Figura 37. Detalles del bloque 6 de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	102
Figura 38. Detalles de vértebras caudales de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	103
Figura 39. Detalles del bloque 2 de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	104
Figura 40. Región anterior del Bloque 2 de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	106
Figura 41. Detalles del Bloque 3 de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	108
Figura 42. Detalles de los Bloques 4 y 5 de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	110
Figura 43. Detalles del fémur de JAO 279, <i>Cricosaurus</i> sp.	112



- Figura 44. Reconstrucción del cráneo de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. **119**
- Figura 45. Detalles y dibujos del rostro de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. **121**
- Figura 46. Detalles de la sección central del rostro de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. **122**
- Figura 47. Detalles y dibujos del rostro en vista ventral de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. **124**
- Figura 48. Detalles y dibujos del corte posterior del rostro de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. **126**
- Figura 49. Fila de dientes de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. **127**
- Figura 50. Detalles de los dientes de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. **129**
- Figura 51. Comparación de JAO 254 y *Maledictosuchus riclaensis*. **133**
- Figura 52. Distribución de la diversidad de Metriorhynchidae a nivel de subfamilia y tribus **138**
- Figura 53. Distribución de la diversidad de Metriorhynchidae a nivel genérico **139**
- Figura 54. Distribución de la diversidad de Metriorhynchidae a nivel específico **140**
- Figura 55. Distribución geográfica de los géneros: *Geosaurus*, *Torvoneustes*, *Cricosaurus* y *Maledictosuchus*. **143**



LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Morfología de las carenas de metriorrínquidos. **14**

Tabla 2. Comparación de las características de los géneros de la subfamilia Geosaurinae. **65**



RESUMEN

Durante el periodo Jurásico la familia Metriorhynchidae (Crocodyliformes) invadió el medio marino, adquiriendo una serie de adaptaciones que les permitieron desarrollar toda su vida en ambientes de mar abierto. El registro de metriorrínquidos es abundante en Europa (registrados en Alemania, España, Francia, Inglaterra e Italia entre otros) y Sudamérica en (Argentina y Chile), mientras que para la región central del continente americano el material es muy escaso, y está limitado a un par de especies descritas en el Norte y centro de México. Otros ejemplares de metriorrínquidos de afinidad incierta se han encontrado en Cuba. En un contexto biogeográfico el estudio del área central de América es importante debido a que durante el periodo Jurásico se abrió una conexión de mares poco profundos entre el Mar de Tetys (Europa) y el Paleo-Pacífico al que se le ha denominado “Corredor Hispánico”. En este trabajo se presentan un estudio taxonómico riguroso de los metriorrínquidos Jurásicos de la formación Sabinal (Kimmeridgiano). Seis nuevos ejemplares de metriorrínquidos son descritos y se redescibe el material tipo de *Plesiosaurus (Polypticon) mexicanus* (IGM 9026). Dos de estos nuevos ejemplares, se identificaron a nivel de sub-familia, el primero como un Geosaurinae indet y el segundo como Metriorhynchinae indet. Otro ejemplar se identificó como un representante indeterminado de la tribu Geosaurini, Otro ejemplar se identificó como un miembro indeterminado del género *Cricosaurus*. Otros dos ejemplares se identificaron como nuevas especies de los géneros, *Geosaurus* y *Maledictosuchus*, dadas sus características craneales y dentales. El ejemplar IGM 9026 es reconocido como una especie del género *Torvoneustes*, debido a características en la morfología dental del ejemplar. Por otro lado, dado que comparte características con ambas especies descritas para este género se



establece una nueva combinación *Torvoneustes mexicanus*. Este conjunto de metriorrínquidos representa una asociación peculiar que comparte elementos faunísticos característicos del Mar de Tetys.



ABSTRACT

During the Jurassic period, the family Metriorhynchidae (Crocodyliformes) invaded the marine environment, acquiring numerous adaptations that allowed develop all their lives in the open sea. The Metriorhynchids record is abundant in Europa (England, France, Germany, Italy and Spain, among others) and South America (Argentina and Chile), while in central area of America the material is very low and limited to two species described for the northern and central of Mexico. Other examples of metriorhynchids of uncertain affinity were described in Cuba. In a biogeographical context the study of the Central America area is important because during the Jurassic period is opened a connection between the Tethys Sea (Europe) and the Paleo-Pacifoc, to this opened is called “Hispanic Corridor”. This paper presents a rigorous study of the metriorhynchids of the Sabinal formation (Kimmeridgian). Six new examples of metriorhynchids are described and the holotype of *Plesiosaurus (Polypticodon) mexicanus* (IGM 9026) was redescribed. Two of these new specimens were identified to level of subfamily, first as a Geosaurinae indet. and the second as Metriorhynchinae indet. Another specimen was identified as an undetermined Geosaurini. Another example was identified as a member undetermined of the genus *Cricosaurus*. Two individuals more were identified as new species of the genus *Geosaurus* and *Maledictosuchus* respectively, given its cranial and dental features. The specimen IGM 9026 is recognized as specie of *Torvoneustes* due to dental morphology features of the specimen and given that show characteristics of both species described by this genre, is established a new combination “*Torvoneustes mexicanus*”. This set of metriorhynchids represents a unique partnership that share faunistic elements with the present in the Tethys Sea.



INTRODUCCIÓN

Durante la Era Mesozoica diferentes grupos de reptiles invadieron y dominaron los ambientes marinos. Entre estos, las tortugas, mosasaurios, sauropterigios (placodontos, plesiosaurios y grupos semejantes) ictiosaurios, talatosuquios (cocodrilos marinos) y talatosaurios, fueron los grupos más diversos. Estos grupos se adaptaron de manera independiente a la vida en ambientes costeros y de mar abierto (Motani, 2009). Algunos de ellos alcanzaron una total independencia de ambientes terrestres. Por lo que cada uno de estos grupos desarrolló distintas adaptaciones a la vida marina, por ejemplo formas de locomoción o hábitos alimenticios entre muchas otras adaptaciones (Massare, 1987; Motani, 2009). Estos reptiles fueron tan exitosos que alcanzaron una amplia diversidad y una amplia distribución geográfica y temporal, encontrándoseles en distintas localidades a lo largo de prácticamente todos los continentes (e.g. Andrews, 1910 y 1913; Carpenter, 1996; Barded, 2002; Gasparini et al., 2006; Gasparini y Fernández 2006; Kear, 2006; Buchy, 2007; Martin y Fernández, 2007; Knutsen et al., 2012; Barded et al., 2014).

Uno de estos grupos de reptiles marinos es comúnmente conocido como “cocodrilos marinos” (Infraorden Talathosuchia), pertenecientes al Orden Crocodylomorpha (Archosauria). Este Infraorden está dividido en dos familias: los Teleosauridae y los Metriorhynchidae. La primera de estas familias engloba a organismos con cuerpos poco adaptados a la vida marina muy similar a los cocodrilos modernos, con formas gráciles, extremidades cortas y placas dérmicas dorsales (Figura 1), los teleosáuridos son considerados depredadores de ambientes de lagunas costeras y salobres como los gaviales (Andrews, 1913; Buffetaut, 1982; Hua y Buffetaut, 1997; Young et al., 2014b). En cambio,



la familia Metriorhynchidae incluye a organismos totalmente adaptados a la vida marina, en donde las extremidades están modificadas en forma de aletas, poseen cola heterocerca, hipertrofia de glándulas de la sal, pérdida de osteodermos, aumento en el diámetro de las arterias carótidas y hábitos alimenticios de depredadores, desde piscívoros, teutofagos hasta hipercarnívoros (Figura 1) (e.g., Fraas, 1902; Arthaber, 1906; Andrews, 1913; Hua y Buffrenil, 1996; Fernández y Gasparini, 2000; Fernández y Gasparini, 2008; Wilkinson, 2008; Fernández y Herrera, 2009; Andrade et al., 2010; Young et al., 2010; Leardi, Pol y Fernández, 2012; Young et al., 2012; Herrera, Fernández y Gasparini, 2013b). La familia Metriorhynchidae representa uno de los únicos grupos de crocodylomorfos que lograron invadir de manera exitosa ambientes de mar abierto (Hua and Buffetaut, 1997; Wilberg 2015). El biocrón de la familia se extiende desde el Jurásico Medio (Bajociano) hasta el Cretácico Inferior (Aptiano) (Figura 2) (Gasparini et al., 2000; Young, 2006; Young et al., 2011; Young et al., 2013c; Chiarenza et al., 2015).



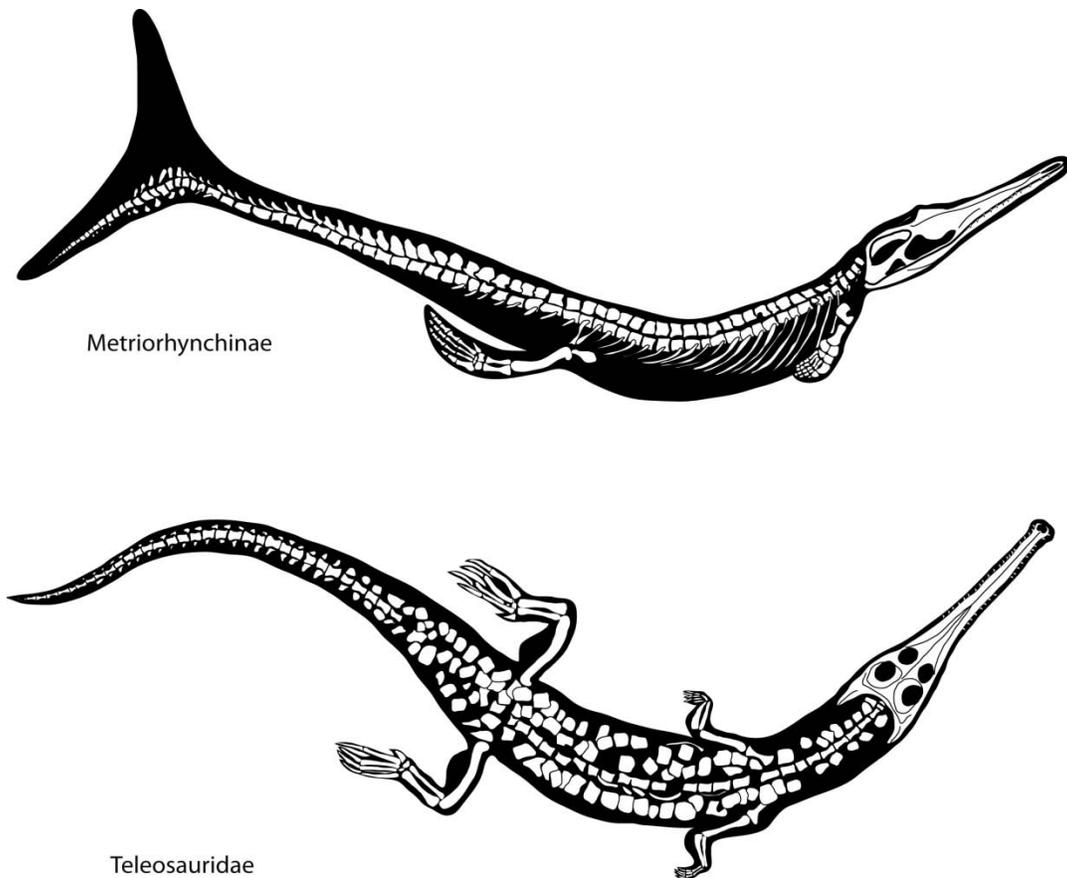


Figura 1. Morfología general de dos representantes del infraorden Talathosuchia. En esta imagen se distinguen algunas de las adaptaciones de los Metriorhynchidae a ambientes de mar abierto, tales como la modificación de las extremidades en aletas, pérdida de las placas dérmicas dorsales y la modificación de la cola en una aleta heterocerca.

La Familia Metriorhynchidae fue creada por Fitzinger en 1843. Durante el siglo XIX y principios del XX numerosas especies de esta familia comenzaron a ser descritas principalmente en Europa (Cuvier, 1824; Von Meyer, 1831; Von Quenstedt, 1856; Wagner, 1858; Fraas, 1901; Fraas, 1902; Ammon, 1905; Andrews, 1913; entre otros). El reconocimiento creciente de la diversidad taxonómica de metriorrínquidos ha generado confusión en la clasificación y definición de taxones supra específicos dentro de esta familia y en el reconocimiento de sus procesos evolutivos y biogeográficos a los que fueron



sometidos, que en estos últimos años se ha intentado clarificar (e.g. Vignaud, 1995; Young y Andrade, 2009; Young et al., 2010; Cau y Fanti, 2011, Herrera et al., 2015 entre otros). La Familia Metriorhynchidae actualmente se agrupa en 12 géneros y se divide en dos subgrupos actualmente reconocidos como dos subfamilias, los cuales a lo largo de su historia evolutiva alcanzaron un alto nivel de especialización en hábitos alimenticios distintos (Figura 2):

Por un lado la Subfamilia Metriorhynchinae, agrupa a organismos de hábitos picívoros teutofagos que comprende todas las especies de cuerpos gráciles; cráneo longirostrino y mesoestrino, un alto número de dientes en la boca y muy separados entre sí, dientes cónicos y pequeños con relación al tamaño del cráneo; en algunos casos, los dientes presentan bordes cortantes (carenas). Las especies de esta subfamilia están actualmente incluidas en los géneros *Cricosaurus*, *Maledictosuchus*, *Metriorhynchus*, *Rhacheasaurus* y *Gracilineustes*.

La Subfamilia Geosaurinae incluye a las especies adaptadas a hábitos alimenticios de hipercarnivoría (depredación de organismos de gran tamaño) y sus características principales son, cuerpos robustas; cráneos meso y brevirostrinos; bajo número de dientes; dientes orientados verticalmente y comprimidos lateralmente. Estas especies están agregadas en los géneros: *Dakosaurus*, *Geosaurus*, *Neptunidraco*, *Plesiosuchus*, *Purranisaurus*, *Torvoneustes* y *Tyrannoneustes*.



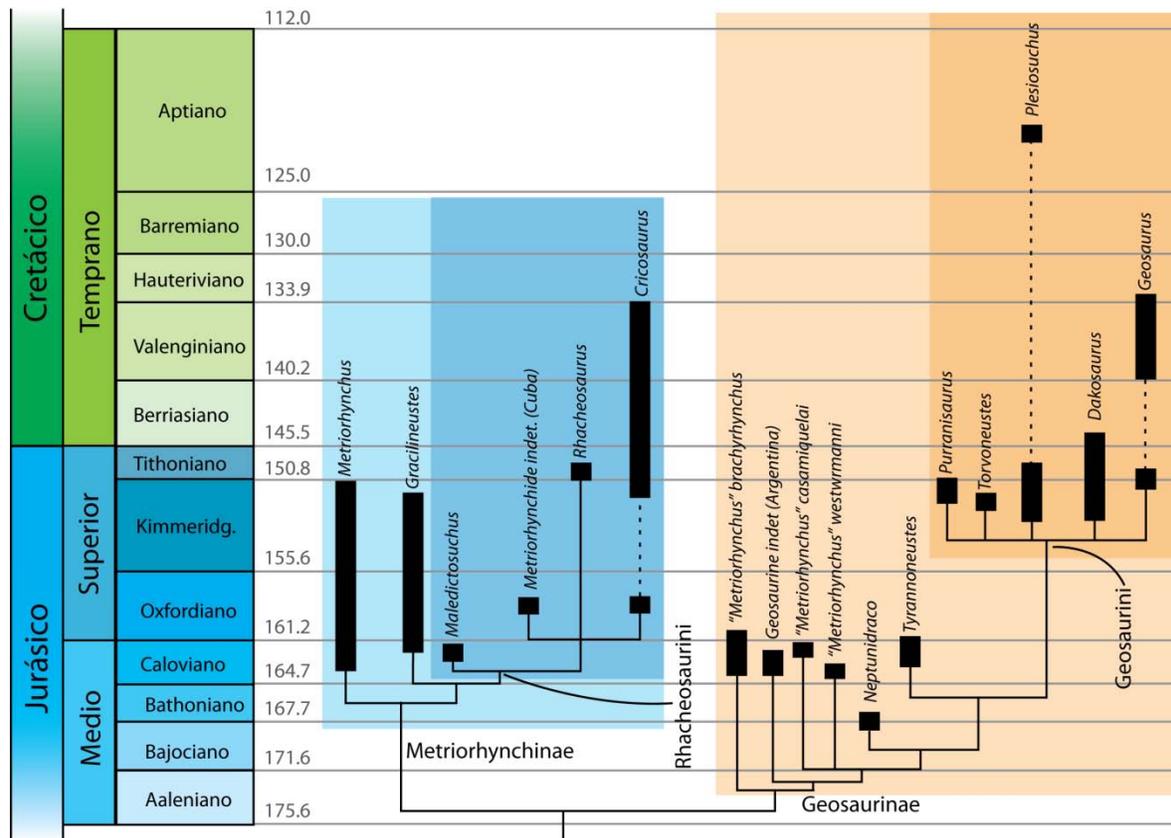


Figura 2. Reconstrucción filogenética de la Familia Metriorhynchidae calibrada con la escala de tiempo geológica. En azul está marcada la subfamilia Metriorhynchinae y la tribu Rhacheosaurini, en naranja la subfamilia Geosaurinae y la tribu Geosaurini (Modificado de Young et al. 2013c).

Dentro de Metriorhynchidae otra característica importante por su valor evolutivo y taxonómico es la morfología dental. Los dientes de los metriorrínquidos pueden presentar bordes cortantes denominados carenas, estas carenas se clasifican en 3 morfologías que van en función de la presencia y tamaño de denticulos sobre el borde de la carena (Tabla 1). La primera condición es no-zifodonte, la cual no presenta denticulos sobre la carena. Microzifodonte son carenas serradas con denticulos que no exceden los 300 μm de largo. Macrozifodonte, en esta condición los denticulos son de una dimensión que excede los 300 μm . Por otro lado pueden distinguirse dos patrones de distribución de los denticulos que es,



heterogéneo con denticulos dispuestos sobre la carena de forma espaciada y homogénea con denticulos distribuidos de forma continua sobre la carena (Andrade et al., 2010; Young et al., 2013b).

Tabla 1. Categorización de las serraciones conocidas para las carenas de metriorrínquidos. Modificado de Young et al. (2013a).

Morfología	Definición	Dimensiones denticulos	Ejemplos
No-zifodoncia	Carena ausente o presente, como una quilla suave sin serración.	--	<i>Metriorhynchus superciliosus</i> <i>Gracilineustes leedsi</i> <i>Cricosaurus Andinensis</i> <i>Cricosaurus lithographicus</i>
Microzifodoncia	Carena heterogénea/homogénea con repetidos isomorficos y verdaderos denticulos microscópicos.	>300 μm	<i>Geosaurus giganteus</i> <i>Geosaurus grandis</i> <i>Metriorhynchus</i> "brachyrhynchus" <i>Tyrannoneustes lythrodectikos</i> <i>Torvoneustes carpenteri</i>
Macrozifodoncia	Carena heterogénea anisomorfa, bien espaciados y verdaderos denticulos.	<300 μm	<i>Dakosaurus andiniensis</i> <i>Dakosaurus maximus</i>

La Familia Metriorinchidae es un grupo de amplia distribución geográfica a través de América y Europa (Figura 3). En Europa se los ha reportado en Inglaterra, Francia, Italia, y Alemania, con representantes de las subfamilias Geosaurinae y Metriorhynchinae (Wagner, 1858; Fraas, 1902; Andrews, 1913; Young, 1948; Cau y Fanti, 2011; Young et al., 2012, 2013b y c, 2014a, 2015; Parrilla-Bel et al., 2013; Chiarenza et al. 2015). En cambio, en el sur de América se tienen registros de *Metriorhynchus* en Chile (Gasparini et al., 1977; Gasparini et al., 2005; Gasparini y Fernández, 2006), así como *Dakosaurus*, *Cricosaurus* y *Purranisaurus*, en yacimientos de Neoquén Argentina (Gasparini and Dellapé, 1976; Vignaud y Gasparini, 1996; Pol y Gasparini, 2009; Herrera et al., 2013;



Herrera et al., 2015). En Centro América y el Caribe se han descrito especímenes de *Metriorinchidae* indet. y *Cricosaurus* sp. para el Oxfordiano de Cuba, así como miembros de los géneros *Cricosaurus* y *Dakosaurus* en en la región norte de México (Gasparini e Iturralde-Vinent, 2001; Frey et al., 2002 Gasparini e Iturralde-Vinet, 2006; Buchy et al., 2007).



Figura 3. Principales localidades donde se han hallado restos fósiles de la Familia Metriorhynchidae. 1, Alemania; 2, Inglaterra; 3, Francia; 4, España; 5, Italia; 6, Argentina; 7, Chile; 8, Cuba; 9, Norte de México, 10, Sur de México.

En México el registro de metriorrínquidos es acotado para algunas localidades del norte, centro y sur del territorio. En los estados de Coahuila y Nuevo León se reportan, dos especímenes (fragmentos del cráneo) del género *Dakosaurus* los cuales no pudieron ser identificados con mayor precisión. También se describieron dos ejemplares los cuales corresponden: uno a un fragmento del cráneo y el segundo a un cráneo casi completo los



cuales fueron asignados a la especie *Cricosaurus saltillensis*, todos estos fósiles provenientes de afloramientos de las Formaciones La Casita y la Cajita de edad Kimmeridgiano-Titoniano (Buchy, 2006, 2007, 2008a, 2013). En la parte central de México Frey et al. (2002) reportaron un ejemplar de metriorrínquido el cual identificaron como una nueva especie: *Geosaurus vignaudi*, mismo que fue reasignada al género *Cricosaurus* por Young y Andrade (2009). El material tipo de esta especie consiste en parte del cráneo y primeras vértebras cervicales. Este fósil fue colectado en la región norte de Puebla, muy cerca del poblado de Mazatepec en calizas de edad Titoniano Medio, pertenecientes a la Formación La Pimienta (Frey et al., 2002). Desafortunadamente el ejemplar tipo actualmente está perdido y sólo se cuentan con algunas réplicas (obs. Pers.).

Aunque el primer metriorrínquido conocido en México fue colectado hace más de un siglo en Oaxaca, su naturaleza y origen preciso son inexactos. Este está representado por el fragmento del rostro de un ejemplar longirostrino que Weiland (1910) describió como *Plesiosaurus (Polipticodon) mexicanus*, que recientemente fue identificado como un metriorrínquido indeterminado (Buchy, 2008), y *?Cricosaurus mexicanus* (Young, 2010; Buchy et al., 2013) Este ejemplar es analizado en este trabajo (apéndice 1).

También en la región de Oaxaca muy cerca del poblado de Papalutla en el municipio de Huahuapan de León, Ferrusquia-Villafranca y Comas (1988) reportaron el hallazgo de algunos restos de reptiles marinos de edad Neocomiana. Uno de estos consiste en una serie de vértebras identificadas como *Thalatosuchia* indet. Las cuales fueron depositadas en la colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Actualmente el material se encuentra perdido.

Recientemente, entre 2008 y 2012, durante los trabajos de campo emprendidos en el proyecto "estudios Paleoictiológicos de México", personal del Instituto de Geología de la



UNAM recolectó fósiles de reptiles marinos en el Llano Yosobé, una localidad donde afloran rocas sedimentarias marinas de la formación Sabinal (Jurásico Superior Kimmeridgiano-Titoniano) dentro de la región de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca (Alvarado et al., 2014). De manera general el Llano Yosobé representa una alternancia entre calizas margosas y lutitas bituminosas. Los fósiles de esta localidad se encuentran preservados generalmente en nódulos calcáreos incluidos en las capas de lutitas; sin embargo algunos ejemplares se han colectado directamente en las capas de lutitas. El material fósil de reptiles marinos colectados hasta el día de hoy consiste en alrededor de quince ejemplares (todos incompletos), los cuales son identificados como partes óseas de ictiosaurios, talatosuquios, tortugas y plesiosaurios. De estos fósiles, sólo los plesiosaurios formaron parte de un estudio taxonómico reportado en un par de tesis de Licenciatura (Gutierrez-Zamora, 2011; Barrientos-Lara, 2013), y por Barrientos-Lara et al. (2015).

Justificación

Metriorhynchidae cuenta con un amplio registro de miembros de esta familia en localidades del Jurásico Superior y el Cretácico inferior de Europa y Sudamérica; a pesar de que hoy en día se tienen estos registros, existen muchos huecos informativos tanto en su distribución temporal como espacial que nos impide explicar con precisión los patrones y procesos biogeográficos que les permitieron alcanzar tal distribución. Es por esto, que el estudio detallado de nuevos hallazgos como el del Llano Yosobé es importante, debido a que el reconocer la diversidad taxonómica en esta región, completa nuestro conocimiento del patrón de distribución temporal y espacial de estos crocodylomorfos y con esto se aportaran datos para entender sus patrones biogeográficos.



Objetivo principal

Este trabajo tiene por objetivo determinar la identidad taxonómica de los fósiles de metriorrínquidos de la formación Sabinal, colectados en el Llano Yosobé, Tlaxiaco, Oaxaca.

Objetivos particulares

- Describir detalladamente las estructuras anatómicas de los materiales fósiles de metriorrínquidos del Llano Yosobé.
- Comparar los elementos conservados de los ejemplares de metriorrínquidos del Llano Yosobé, con otros metriorrínquidos ya nominados.
- Precisar los rasgos distintivos de los metriorrínquidos del Llano Yosobé, para poder asignarlos a alguno de los taxones de metriorrínquidos ya nominados o como parte de un nuevo taxon.
- Discutir las implicaciones que los metriorrínquidos del Llano Yosobé tienen en las hipótesis filogenéticas y biogeográficas actuales de la Familia Metriorhynchidae.



Hipótesis

Hipótesis de investigación

- La asociación de metriorrínquidos del Llano Yosobé, constituye una asociación nueva con elementos taxonómicos tanto propios como provenientes del Este del mar de Tetis y del Paleo-pacífico.

Hipótesis nula:

- La asociación de metriorrínquidos del Llano Yosobé, constituye una asociación de elementos taxonómicos previamente registrada proveniente exclusivamente del Este del Mar de Tetis o del Paleo-pacífico.

ÁREA DE ESTUDIO

Geología y ubicación del Llano Yosobé

Los especímenes reportados en este escrito fueron colectados entre 2008 y 2014, durante distintos trabajos de campo en el Llano Yosobé. Esta localidad se ubica a 3.5 km al sur Este de la Heroica Ciudad de Tlaxiaco en el Municipio de Tlaxiaco del Estado de Oaxaca, sur de México (Figura 4). El llano Yosobé es un valle pequeño que se extiende entre las coordenadas N $19^{\circ}42'20.24''$ y W $97^{\circ}42'20.24''$. En este sitio se exponen sedimentos de la formación Sabinal, una unidad descrita informalmente para referirse a una secuencia de calizas y lutitas intercaladas cuya extensión alcanza aproximadamente 60 m de espesor. La base de la secuencia está formada por una capa de margas de 30 y 40 cm de espesor, y portadora de invertebrados como trigonias bivalvos y amonites (Capa M en la Figura 5A). Superponiéndose a esta capa se encuentran



estratos de calizas de color azul oscuro a gris, de diversos espesores de entre 30 y 50 cm (L1-L7 Figura 5A), intercaladas con lutitas bituminosas, fuertemente laminadas cuyo espesor varía entre 5 a 14 cm (Figura 5A). Dentro de las capas de lutitas se encuentran incluidos nódulos de entre 5 y 1.30 m de diámetro enriquecidos por carbonato de calcio, cuya forma es entre esférica y amorfa (Alvarado-Ortega et al 2014). En las capas de lutitas bituminosas es donde se encontraron preservados los especímenes de metriorrínquidos descritos aquí, la gran mayoría desarticulados e incluidos en los nódulos. Sólo un ejemplar se encontró totalmente dentro de la capa de lutita (Figura 5A y B).

Otros grupos de fósiles se han reportado para el Llano Yosobé, reptiles marinos miembros del clado Pliosauridae fueron recientemente reportados por Barrientos-Lara et al., (2015). Por otro lado se han identificado otros grupos de reptiles marinos como ictiosaurios, tortugas y diversos ejemplares de las Clases Chondrichthyes y Osteichthyes: como *Planohybodus* sp., *Gyrodus* sp. representantes del género *Scheenstia* y de la familia *Pleuropholidae*, ejemplares de invertebrados como amonites, bivalvos y trigonias. También se han colectado pequeños fragmentos de corales, ostrácodos y troncos carbonizados dentro de los nódulos calcáreos, esta asociación presente en el Llano Yosobé es típica de ambientes transicionales, con un fuerte dominio marino (Alvarado-Ortega et al. 2014).

La formación Sabinal tiene una distribución discontinua, debido a que sus depósitos están fuertemente afectados por plegamientos y fallas, o simplemente están cubiertos a lo largo de grandes extensiones. Afloramientos de esta unidad geológica se conocen en Tezoatlan, Huajuapán de León, Chalcatongo, Huamuxtitlán y Tlaxiaco. Esta formación forma parte de un depósito de sedimentos acumulados en la Cuenca Tlaxiaco, la cual fue un depocentro desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico inferior.



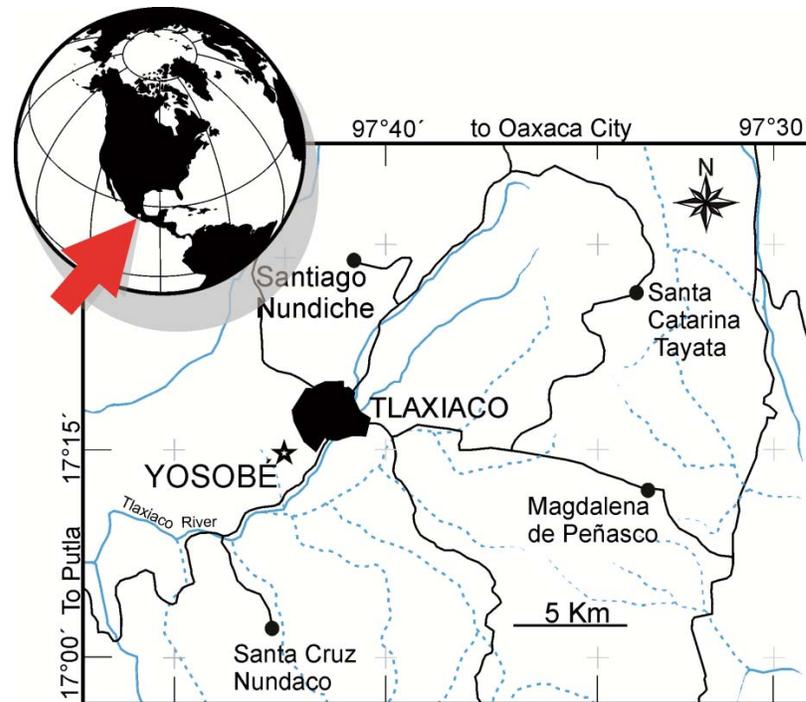


Figura 4. Mapa del área de Tlaxiaco, Oaxaca, al sur de México. La estrella negra marca la posición del Llano Yosobé (tomado de Barrientos-Lara et al., 2015).

La secuencia de la Cuenca Tlaxiaco inicia con el conglomerado Cuelac, una unidad como su nombre lo indica conformada principalmente por conglomerados enriquecidos principalmente por fragmentos de cuarzo y clastos de esquistos, esta unidad se depositó en el Jurásico Temprano (Pliensbachiano-Aleniano). Sobre esta unidad se encuentra el grupo Tecocoyunca, una alternancia de areniscas finas de color gris oscuro de edad Jurásico Medio (Bajociano-Calloviano). Sobre el grupo Tecocoyunca se depositó la unidad Caliza con Cidarís, que es un depósito calcáreo, de margas y calizas margosas. Esta unidad se ha referido a edades que van desde el Caloviano hasta el Kimmeridgiano. Sobre esta unidad se depositó la formación Sabinal de edad Kimmeridgiano-Titoniano. Por encima de la formación Sabinal se depositó la formación Tlaxiaco la cual está formada por brechas de calizas y dolomías, esta formación esta datado como Cretácico Inferior. Por último, se



encuentra depositada la formación San Juan Teita caracterizada por dolomías y calizas con intercalación de anhidritas y yesos, esta formación está datada para el Albiano (Buitrón, 1970; Ortega-González y Lambarria-Silva, 1991; Barrientos-lara 2013).

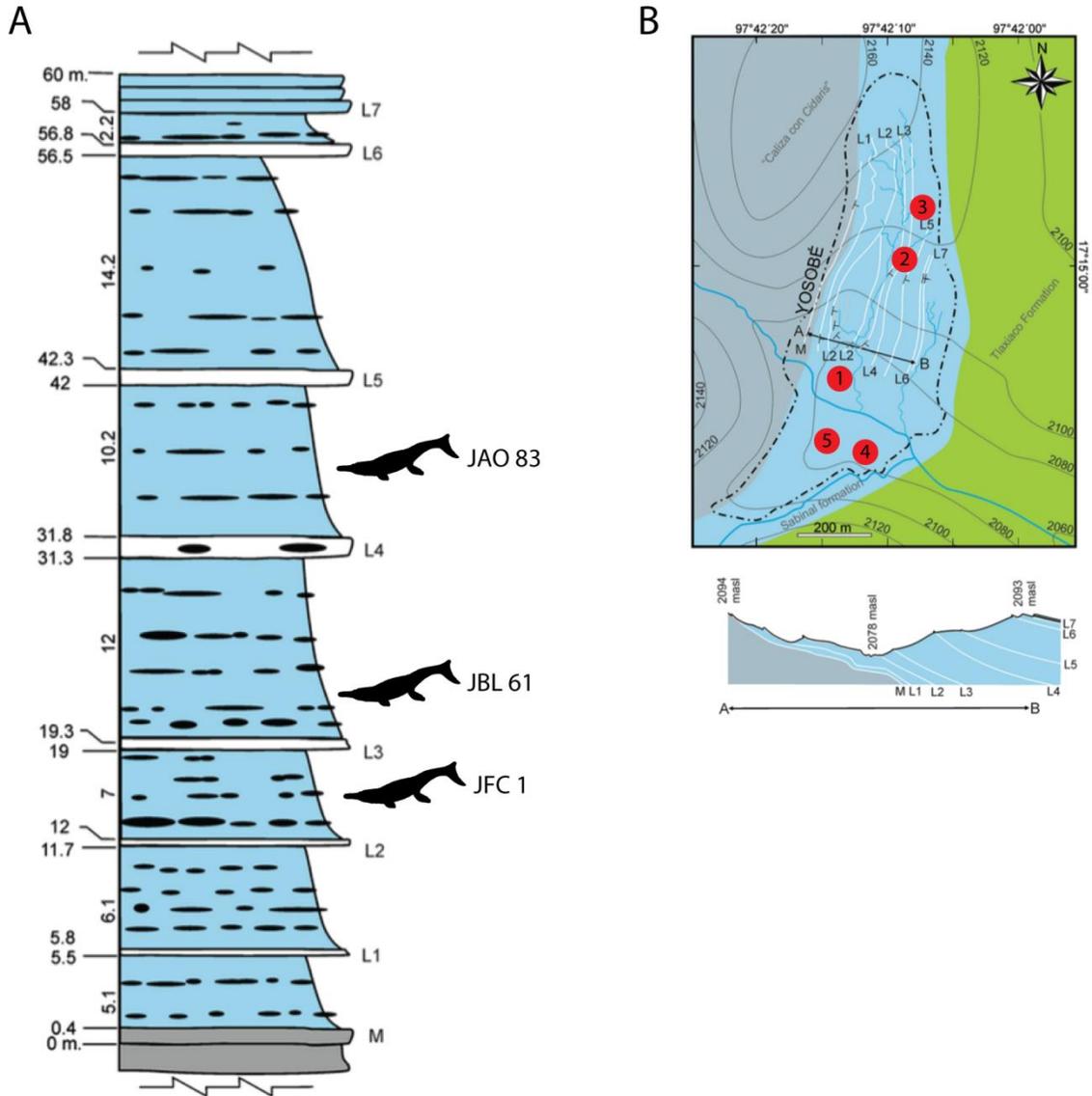


Figura 5. **A**, columna estratigráfica de la parte norte del Llano Yosobé (Tomado y modificado de Alvarado-Ortega et al., 2014 Fig. 4); **B**, Mapa Geológico del Llano Yosobé, los puntos rojos indican la posición de colecta de los ejemplares: **1**, JFC 1; **2** JBL 61; **3**, JAO 83; **4**, JBL 279; **5**, JBL 254 (Tomado y modificado de Alvarado-Ortega et al., 2014, Fig. 4).



Dada la posición de la formación Sabinal y al reporte de asociaciones de amonites López-Ticha en 1969 estima una edad Kimmeridgiano-Titoniano para la formación Sabinal; sin embargo, todos los yacimientos reportados de esta formación fueron escasamente referenciados hasta que Alvarado-Ortega et al. (2014) reportaron el hallazgo de vertebrados en el Llano Yosobé.

MATERIALES Y MÉTODOS

Métodos

El método para trabajar los fósiles de metriorrínquidos del Llano Yosobé desde su extracción hasta el estudio, se puede dividir en tres fases: trabajo de campo; trabajo de preparación y análisis comparativo de los ejemplares.

Trabajos de Campo

Prospección y Colecta.- En los trabajos de campo se utilizaron mapas geológicos: cartas geológicas de Oaxaca, E14-9; Tlaxiaco, E14-D34; (Servicio Geológico Mexicano, 2000a; 200b; 2009), para ubicar los yacimientos de la formación Sabinal sus accesos y extensiones.

La colecta consistió en la búsqueda sistemática y dirigida del material fósil, que pudo encontrarse directamente en estrato o incluido en nódulos. Cuando se encontró un nódulo positivo la búsqueda se intensificó en el área procurando ubicar el estrato portador se tomaron los datos de las coordenadas, número de colecta, fecha, localidad y una breve



descripción litológica, los ejemplares se marcaron con iniciales y número de colecta, se empacaron y se llevaron al laboratorio para su preparación.

Técnicas de Preparación

Para la preparación del material se emplearán técnicas paleontológicas clásicas las cuales se dividen en procedimientos mecánicos y químicos desarrollados por Barrientos-Lara en tesis de licenciatura (2013).

Preparación mecánica.- Para la preparación mecánica se emplearon herramientas conocidas como air-scribe todas de la marca Paleo-tools, estas herramientas cuentan con una punta tipo aguja compuesta de una aleación de tungsteno dicha punta se pone en movimiento horizontal (hacia arriba y abajo a una velocidad de ciclos por minuto cuando la herramienta es alimentada con una presión del aire de ar (Gutiérrez-Zamora 2011).

Para preparar los fósiles de este proyecto se utilizaron tres tipos de air-scribe; el Super-jack, el Paleo-Aro y el Micro-jack, que se diferencian en el grosor de la punta. La forma en que se utilizaron es la siguiente: para comenzar la preparación de los ejemplares se empleó el Super-jack, ya que la punta de este es más grande y genera fuertes vibraciones que permite eliminar la mayor cantidad de roca en un menor tiempo sin embargo debido a que las vibraciones son muy fuertes llega un punto en el que el material fósil se puede dañar en ese momento se cambió el instrumento por el aleo-ro debido a que esta herramienta genera una menor vibración que no daña el material fósil cuando se acerca la punta. Algunos elementos fósiles son muy delgados o muy frágiles como el esmalte de los dientes al ser preparados con el aleo-ro corren el riesgo de dañarse o perderse por completo para preparar este tipo de elementos se utilizó el Micro-jack; esta herramienta cuenta con



una punta muy fina que permite desprender la matriz rocosa sin alterar la superficie de los elementos antes mencionados. e ser necesario se somet a a un ba o de ácido para retirar restos de roca que no son posibles retirar con las herramientas mecánicas. Una vez expuesto el material f sil se aplic una capa de plexigum®.

Preparación química.-la efectividad del ácido ac tico en la preparaci n del material proveniente de la localidad de llano osob fue establecida y documentada por el trabajo de Guti rrez- amora (esto es debido a que los n dulos que contienen los f siles están formados por una matriz rocosa de lutita enriquecida con carbonatos de calcio. l sumergir las rocas portadoras en estos ácidos estas se disgregan exponiendo los restos fósiles. En este trabajo también se empleó en algunos ejemplares ácido sulfámico el cual actua igual que el ácido acético disragando la matriz rocosa que cubre al fósil. El procedimiento es el mismo con ambos ácidos y es el siguiente.

Se preparó una solución de ácido (ac tico o sulfámico entre el de volumen, en el caso del ácido acético la solución fue saturada con fosfato de calcio dibásico. os ejemplares fueron sumergidos totalmente en esta soluci n durante un periodo de minutos a hora despu s los f siles se sumergieron en agua por un periodo igual o mayor a la exposici n al ácido, esto con el fin de retirar remanentes de ácido por último el ejemplar se puso a secar al ambiente.

Una vez que los ejemplares se secaron fueron analizados para determinar qué partes fueron expuestas, las partes expuestas se cubrieron utilizando un pincel con una capa de un pol mero acrílico (isobutil metacrilato plexigum se dej secar por un momento y se colocó inmediatamente unan segunda capa. El plexigum® es un endurecedor que evita que el ejemplar se siga deteriorando permitiendo su preservaci n.



Análisis comparativo

En el análisis se hizo un ejercicio de anatomía comparada, utilizando material bibliográfico e información obtenida de visitas a colecciones.

Abreviaciones institucionales: IGM, Colección Nacional de Paleontología Instituto de Geología UNAM, México; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina; MDE CPC, Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, México; MJCM, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Juan Cornelio Moyano” Mendoza Argentina; M Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MOZ, Museo Profesor P. Olsocher, Zapala, Neuquén, Argentina; UANL FCT, Universidad Autónoma de Nuevo León, México, Facultad de Ciencias de la Tierra.

Nomenclatura anatómicas: En este trabajo se utilizó la nomenclatura así como las abreviaciones anatómicas castellanizadas de los siguientes autores: Andrew, 1913; Smith y Dodson, 2003; Young, 2013b; Fernández et al., 2011.

Ejemplares comparados

Cricosaurus araucanensis, (Gasparini y Dellapé, 1976): Holotipo: MLP 72-IV-7-1, cráneo completo, esqueleto poscraneal; MACN N 64, fragmento anterior del cráneo; MACN N 95, Cráneo completo y secuencia de vértebras cervicales y caudales; MLP 76-XI-19-1, relleno del cráneo; MLP 84-V-1-1, relleno del cráneo; MLP 92-III-6-1, fragmento del rostro, MLP 72-IV-7-2, fragmento posterior del cráneo; MLP 72-IV-7-4, fragmento posterior del cráneo; MLP 73-II-27-1 elementos apéndice anterior; MLP 72-IV-10, región media y posterior del cráneo y mandíbula.



Cricosaurus lithographicus, Herrera, Gasparini, Fernández, 2013a: Holotipo: MOZ-PV-5787, Cráneo completo, elementos apendiculares.

Cricosaurus saltillense (Buchy et al., 2006): Holotipo: MUDE CPC 218, fragmento posterior del cráneo, fragmento posterior de la mandíbula, primeras vértebras cervicales.

Cricosaurus vignaudi (Frey et al., 2002) Holotipo: UANL FCT-R1 (réplica), cráneo mandíbula y primeras vértebras cervicales.

Dakosaurus andinensis Vignaud y Gasparini, 1996: Holotipo: MOZ- 6146, cráneo y mandíbula; MOZ-PV-00026, fragmento cráneo y endocráneo.

Dakosaurus sp. (Buchy et al., 2008): MUDE CPC 201, fragmento del rostro.

Purranisaurus potens (Rusconi, 1948) Herrera, et al., 2015: Holotipo: MJCM PV 2060, parte posterior del cráneo y fragmento de mandíbula derecha.

Notas sobre la abreviatura asignada a los ejemplares

La abreviatura y numeración aplicada a los ejemplares referidos y descritos en este trabajo, corresponden a un consecutivo y al punto de colecta dentro del Llano Yosobé (Figura 5), registrados en las libretas de campo del Dr. Jesús Alvarado Ortega (JAO), Jair Barrientos Lara (JBL) y a ejemplares donados a este proyecto por el Sr. Jesús Flores Cisneros (JFC). La numeración y abreviatura de estos ejemplares es válida solo para este trabajo. Cuando estos fósiles sean descritos formalmente se les asignará un número de catálogo formal, que corresponda a la colección donde éstos serán finalmente depositados.



Nota sobre la nomenclatura específica asignada

De acuerdo con las normas establecidas en el artículo 7 del International code of Zoological Nomenclature (International Commission on Zoological Nomenclature 1999), donde se señala que la creación y establecimiento de nombres científicos de especies nuevas sólo es posible a través de su publicación formal en revistas, libros, series, actas o journales que faciliten y garanticen el acceso público permanente a dicha información. El presente trabajo no es una publicación científica de estas características y en consecuencia, los taxones aquí descritas representantes de nuevas especies, se nombran de manera informal.



RESULTADOS

Paleontología Sistemática

Superorden Crocodylomorpha Walker, 1970

Infraorder Thalattosuchia Fraas, 1901

Familia Metriorhynchidae, Fitzinger, 1843

Subfamilia Geosaurinae Lydekker, 1889

Geosaurinae indet.

(Figuras 6-9)

Material referido— JFC 1; fragmento del cráneo fuertemente fracturado, conteniendo partes de ambas ramas de la mandíbula, parte de la maxilar y esplenial (Figuras 6 y 7).

Localidad y horizonte— Llano Yosobé, Tlaxiaco, Oaxaca, México. Lutitas bituminosas entre estratos calizos L2 y L3 (Figura 5A, B) Kimmeridgiano, formación Sabinal.

Descripción

Conservación— Consiste en un fragmento del cráneo (porción rostral) en oclusión con la mandíbula (parte posterior de la sínfisis). El ejemplar presenta múltiples fracturas a lo largo de todo su superficie, la mayor de ellas se encuentra en la parte media donde los huesos están desplazados (Figura 7). El ejemplar está separado longitudinalmente en su porción posterior (Figura 7B). La mandíbula conserva la región anterior de los dentarios con la



mayoría de los dientes en sus respectivos alveolos. La mandíbula también presenta los espleniales que están desarticulados y rotados. En el rostro, se encuentran presentes los elementos maxilares y premaxilares, los maxilares están rotados ligeramente (Figura 7 A y B), Los premaxilar están desarticulados e inclinados anteriormente (Figura 7 C y D) La superficie de todos los huesos está muy erosionada y no conserva el tejido cortical.

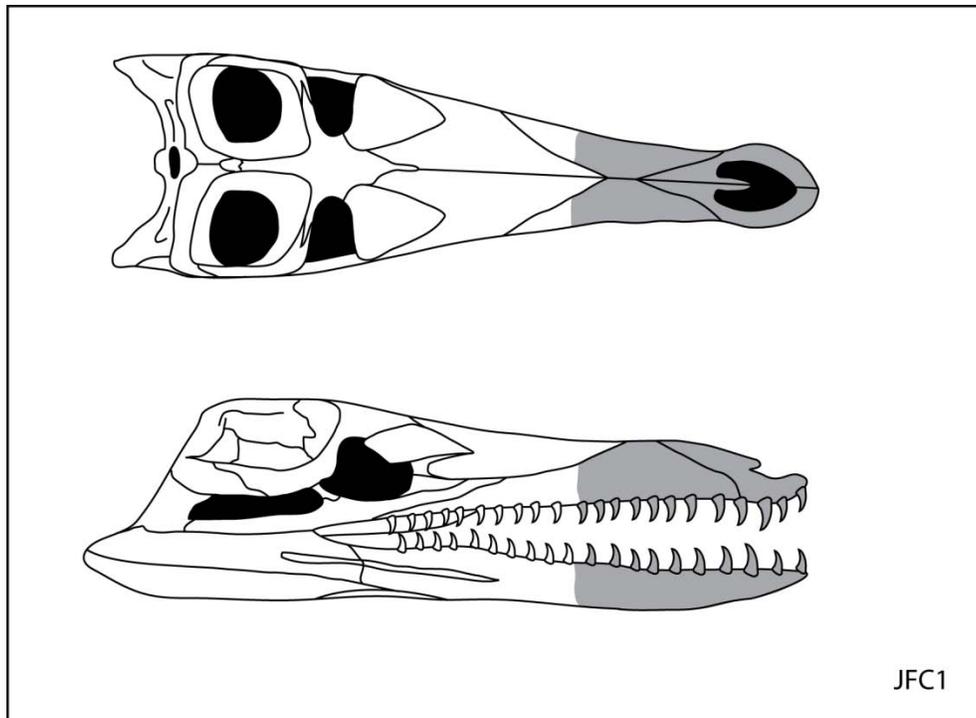


Figura 6. Reconstrucción del cráneo de JFC 1, en gris se marcan los elementos óseos conservados correspondientes a la región anterior del rostro.

Premaxilar—Ambos premaxilares se encuentran presentes en el ejemplar JFC 1, gran parte del premaxilar izquierdo no está conservado (Figura 7G y H). El premaxilar derecho está mejor conservado, incluso conserva parte del tejido óseo cortical. El premaxilar derecho en vista dorsal es delgado, con un proceso posterior de forma triangular (Figura 8B), en esta vista, el borde lateral del premaxilar es cóncavo y el borde interno es sigmoide en la mitad anterior y recto en la mitad posterior. En vista lateral, el proceso posterior del premaxilar



derecho se extiende por encima del maxilar, al colocarlo en su posición de vida el borde posterior se encuentra adyacente al corto diente maxilar (Figuras 7C, D y 8). El premaxilar derecho tanto en vista dorsal como en lateral sutura con el maxilar en su borde posterior. El borde posterior del premaxilar izquierdo se encuentra aproximadamente a 15 mm del espacio triangular dejado por los nasales. El premaxilar derecho en vista dorsal, forma con la mitad anterior de su borde interno (el borde anteriormente descrito como sigmoidea) el margen lateral de la narina externa. La superficie ventral el premaxilar derecho tiene tres alveolos con sólo el primero de éstos con un diente conservado y comparte el cuarto con el maxilar.

Maxila—Fragmentos de la parte anterior de ambos maxilares se encuentran preservados, en vista dorsal los maxilares son de forma rectangular y se ubican a los lados de esta vista (Figura 7 A y B). En vista lateral son de forma trapezoidal (Figura 7C y D). Los maxilares en vista dorsal suturan entre ellos en sus bordes interno, únicamente en la parte anteriores, después estos bordes se separan formando un espacio triangular (Figura 7A y B), en este espacio estarían los nasales de haberse conservado. La cara exterior del maxilar está fuertemente convexa, en tanto que su cara interna es cóncava, esta ultima cara, representa la superficie lateral de la cavidad nasal (Figura 7A). El maxilar derecho tiene sus dientes expuestos, mientras que la mayoría de los dientes del maxilar izquierdo están cubiertos por sedimento. El conteo dental del maxilar derecho alcanza los 9 dientes los cuales corresponden a los dientes del 5 al 12 del rostro y junto con el premaxilar comparte el cuarto (Figura 7 G y D).



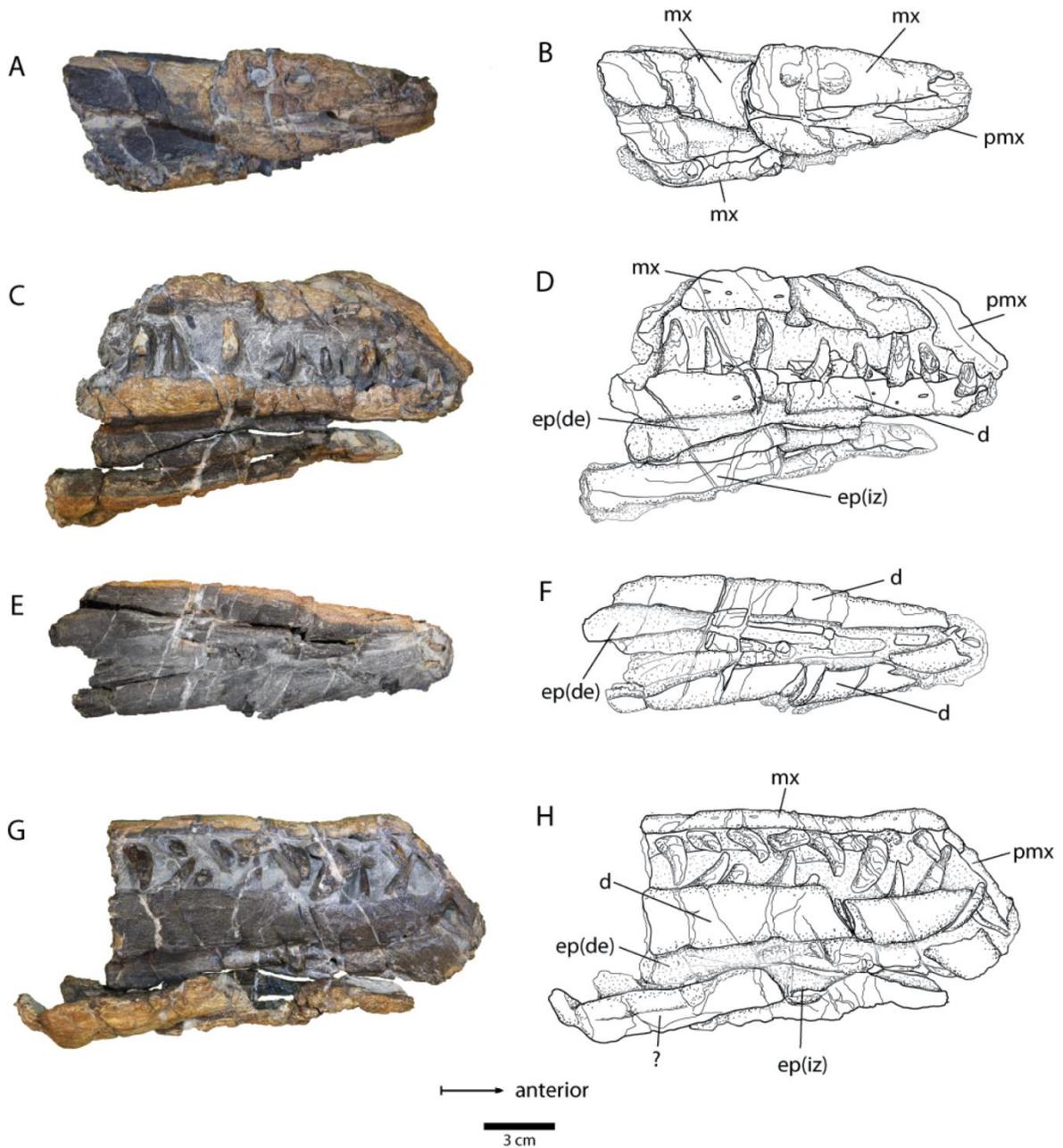


Figura 7. Detalles y dibujos del fragmento del rostro de JFC1, Geosaurinae indet. **A**, vista dorsal; **B**, dibujo de la vista dorsal; **C**, vista lateral derecha; **D**, dibujo de la vista lateral derecha; **E** vista ventral, sin parte del esplenial derecho para observar los dentarios; **F** dibujo vista ventral, sin parte del esplenial derecho para observar los dentarios; **G**, vista lateral izquierda; **H**, dibujo de vista lateral. Abreviaciones: **ep**, esplenial; **d**, dentario; **mx**, maxilar; **pmx**, premaxilar; **(de)**, derecho; **(iz)**, izquierdo. G y H están invertidas.



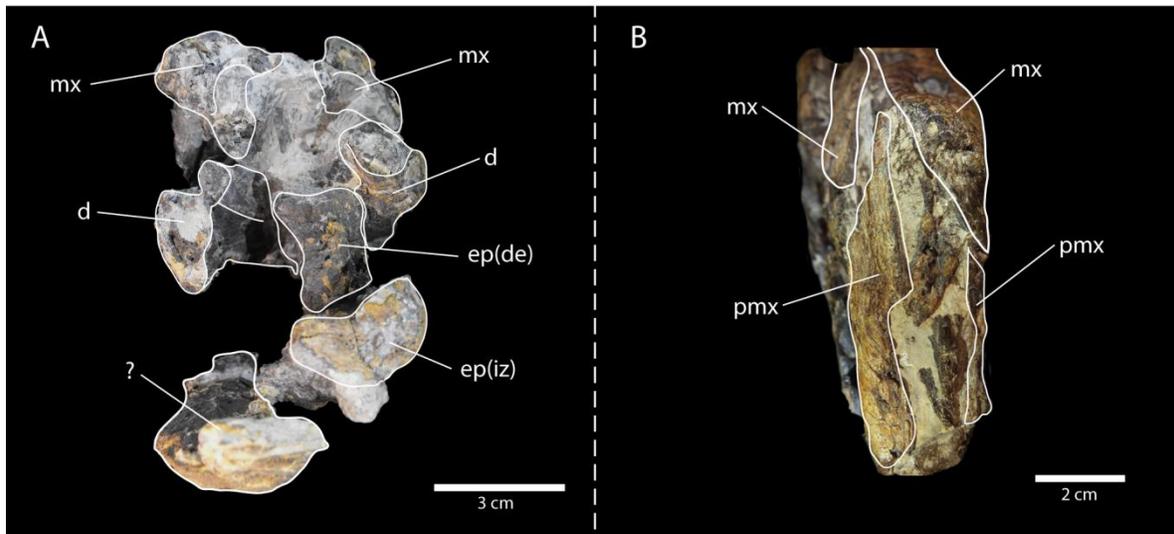


Figura 8. Detalles de la cara anterior y posterior de JFC1, Geosaurinae indet. **A** vista posterior; **B** vista anterior. Abreviaciones: **d**, dentario; **ep**, esplénico; **mx**, maxilar; **pmx**, premaxilar; **(de)** derecho; **(iz)** izquierdo.

Dentario— Los fragmentos anteriores de ambos dentarios se encuentran conservados en JFC 1 (Figuras 7). En vista ventral los dentarios son barras rectangulares que se encuentran en la parte lateral de esta cara. En vista lateral los dentarios son una estructura larga, uniformemente alta con los bordes ventral y dorsal rectos y paralelos (Figura 7 C, D, G y H). El dentario derecho forma una sutura recta con el esplénico (Figura 7 E y F) En vista dorsal los extremos anteriores de los dentarios están colocados más cerca entre sí que los posteriores, en vida estos huesos debieron estar separados de manera progresiva por los huesos esplénicos (Figura 7 E y F). Los dentarios presentan numerosos forámenes y surcos dispuestos muy cerca de sus bordes dorsales. El fragmento conservado del dentario izquierdo, tiene 8 dientes y el fragmento del dentario derecho 10 dientes.

Esplénicos— Ambos esplénicos están conservados en JFC 1, estos huesos están desarticulados muy erosionadas y oxidadas (Figuras 7 C, D, G, H y 8A). Los esplénicos



son barras dispuestas longitudinalmente en las partes interna de las ramas mandibulares y de la sínfisis mandibular. En vista ventral los espleniales son más anchos en su superficie posterior que en la anterior (Figura 7E y F). Los espleniales en corte trasversal tienen su superficie interna cóncava, mientras que su superficie externa es convexa (Figura 8A). La superficie interna de cada esplenial forma el margen lateral del canal meckeliano de su respectiva rama mandibular.

Dentición—El rostro del ejemplar JFC 1 conserva los doce primeros dientes del lado izquierdo (la mayoría de los dientes del lado derecho del rostro están cubiertos) y el fragmento de la mandíbula diez dientes del lado derecho y ocho del lado izquierdo. Los dientes están colocados en alveolos profundos de forma ovalada, en promedio los alveolos miden 10 mm de largo y 5 mm de ancho y la distancia interalveolar es en promedio de 6 mm. Los dientes se encuentran orientados de forma vertical intercalados uno a uno entre las piezas dentarias y maxilares. Los dientes 2 y 6 del dentario están erosionados en la superficie labial esto expuso el ápice del diente de remplazo, por lo que es evidente que comenzó a desplazar al diente funcional de abajo hacia arriba, condición típica de *Crocodylomorpha* (Buchy, 2008).



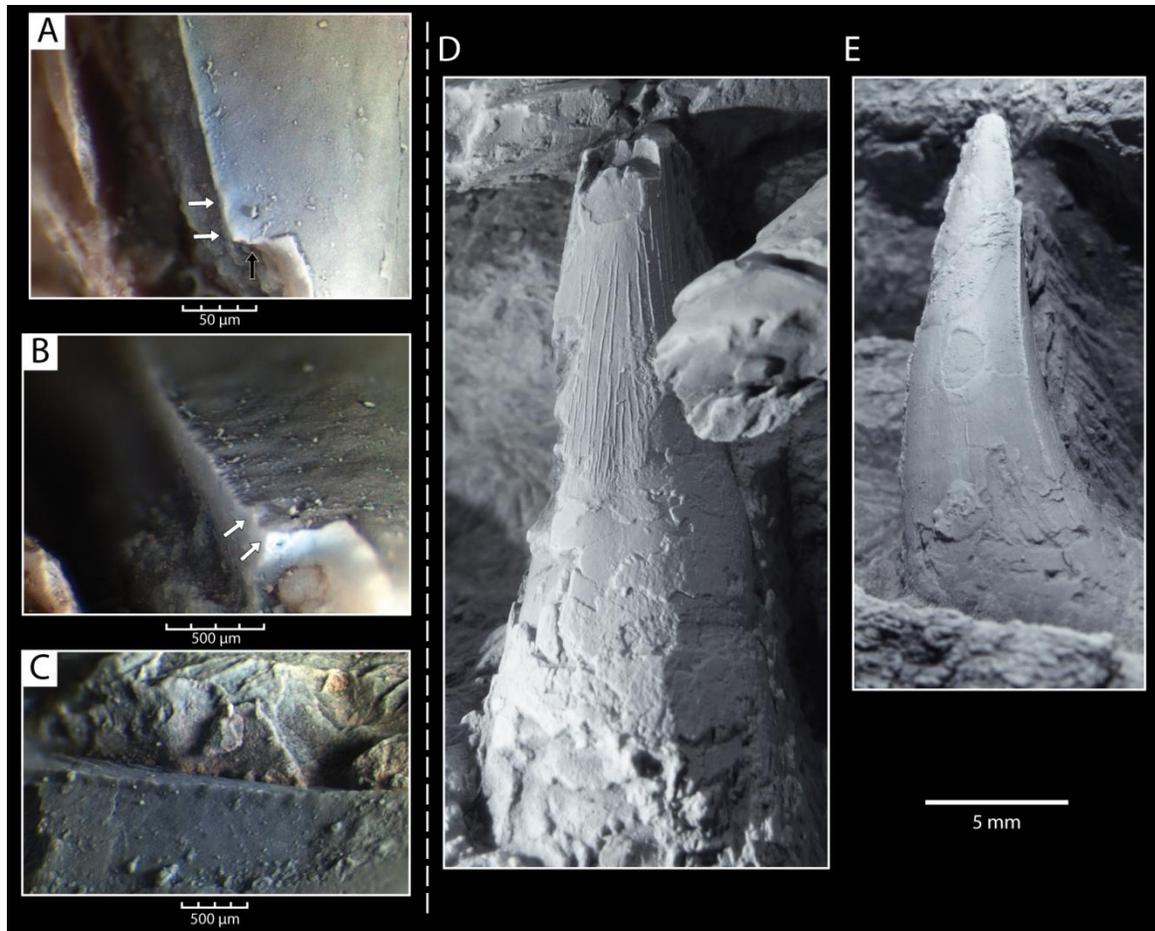


Figura 9. Detalles de los dientes de JFC1, Geosaurinae indet. **A**, Aspecto labial de la corona mesial cercana al ápice del diente dentario derecho 6; **B**, Acercamiento de **A** desde un ángulo mostrando por la flecha negra (en **A**); **C** acercamiento a la sección media de la carena distal del diente derecho 8; **D**, vista lingual del diente dentario izquierdo 4, **E**, vista labial del diente dentario izquierdo 5. Las flechas blancas señalan los dentículos.

Morfología dental— Los dientes del ejemplar JFC 1 son cónicos, curvados posteriormente (Figura 9E). Las bases de los dientes en corte transversal son circulares, en tanto que en la corona dental son ligeramente ovoides anteroposteriormente. La superficie labial es ligeramente cóncava mesiodistalmente con la parte central de esta superficie ligeramente plana, mientras que la superficie lingual es sustancialmente más cóncava mesiodistalmente



que la cara labial. Los dientes son bicarenados y se extienden a lo largo de la corona una en el borde distal-labial y la otra en posición mesial-lingual.

Ornamentación dental—La corona dental está ornamentada distintamente en sus superficies labial y lingual. En la cara lingual hay crestas apico-basales conspicuas discontinúas y dispuestas en paralelo. Las crestas son más cortas y con una distancia menor entre ellas en la base, mientras que en el resto del diente son más largas y separadas entre sí (Figura 9D). En la cara labial, las crestas son muy escasas y sólo se encuentran en la superficie basal de la corona (Figura 9E). La carena de los dientes se extiende de manera continua desde la base hasta el ápice de la corona (Figura 9E). La carena es heterogénea, en ella hay dentículos pequeños espaciado irregularmente (Figura 9A, B y C). Los dentículos alcanzan en promedio las 150 μm de longitud lo que se entiende como una serración de tipo microzifodonte (Figura 9C).

Análisis Comparativo

El ejemplar JFC 1 es identificado como un miembro de la Subfamilia Geosaurinae porque presenta la condición microzifodonta la cual es una característica de esta Subfamilia (Andrade et al. 2010; Young et al 2013b).

La tribu Geosaurini, está caracterizada por varias estructuras craneales, que no se encuentran conservadas en JFC 1, afortunadamente esta tribu también presenta características diagnosticas comparables con los de JCF1.

Estos caracteres son, la longitud interalveolar menor que la mitad de la longitud de los alveolos contiguos; la presencia de dentículos distribuidos homogéneamente a lo largo de



toda la carena, y los denticulos conspicuos (Young 2012b et al; Foffa y Young 2014). Estas características distan claramente con las del ejemplar JFC 1 en donde: la distancia interalveolar es aproximadamente el 60% de la longitud de los alveolos, la distribución de los denticulos es heterogénea, y dichos denticulos no son muy desarrollados. Estas observaciones permiten afirmar que JFC1 es un Geosaurinae no Geosaurini. La identidad taxonómica a nivel de género del ejemplar JCF1 no es discernible porque no presenta características comparables con los miembros basales de la Familia Geosaurinae.

Tribu Geosaurini Lydekker, 1889

Geosaurini indet.

(Figura 10-12)

Material referido— JAO X; fragmento óseo no determinado (maxilar o dentario) con 3 dientes con el esmalte de la corona bien conservado. (Figura 10).

Ocurrencia— Lutitas entre calizas del Llano Yosobé, Tlaxiaco, Oaxaca. Kimeridgiano, formación Sabinal.

Descripción

Conservación— El ejemplar es un fragmento de 68 mm de largo y 29 mm de alto, que consiste en un elemento óseo dentado, que por su pobre preservación no es posible definir como un elemento mandibular o rostral. Los dientes son curvados hacia atrás, (esto permite orientar los dientes de manera anterior posterior y labial lingual) (Figura 10A, B y D). La



superficie lateral de este hueso muestra parte del tejido cortical con una textura rugosa (Figura 10D). En vista medial el hueso se encuentra completamente destruido, en esta superficie, sólo es apreciable parte de un relleno, en forma de canal que se ensancha en las partes correspondientes con cada uno de los dientes conservados. En vista posterior, es posible observar el corte transversal del alvéolo del primer diente conservado en dirección posterior-anterior. En cambio, en vista anterior, el alveolo que se conservó en corte transversal corresponde a un diente que no se conservó en el ejemplar, en la parte central de este alvéolo se encuentra el ápice del diente de remplazo correspondiente a ese alvéolo (Figura 10A). En vista alveolar, tres alvéolos están preservados con sus respectivos dientes funcionales (Figura 10E). Los alvéolos se encuentran dentro de un canal alveolar, el cual, está formado por un borde delgado lateral y una proyección robusta del mismo hueso en el borde medio; los bordes tanto de esta proyección como del borde lateral presentan una ondulación (Figura 10 E). Los alveolos tienen una longitud de 12 mm y la distancia entre ellos es de 4 mm. En los espacios interalveolares es posible observar una proyección anterior casi en el borde del alveolo subsecuente y hacia el lado medial, muy cerca al borde de la proyección ósea, se observa la cavidad receptora de los dientes del elemento contrario superior/inferior cuando la mandíbula estaba en oclusión (Figura 11 D).

Morfología dental. Los dientes son largos y cónicos, (Figura 11A y B). Los dientes se proyectan verticalmente con respecto al plano alveolar, los dientes se curvan hacia atrás. Los dientes en la base son circulares en corte transversal, en cambio, en la corona cerca del ápice son ovalados más largos que anchos (Figura 11C). Estos dientes son ligeramente comprimidos lateralmente, y se hace más evidente en el ápice. Los dientes miden 20 mm de



alto, desde el alveolo hasta el ápice. Las coronas de los dientes sobresalen por encima del alveolo aproximadamente 5mm, y la altura total de las coronas es de 17.3 mm.

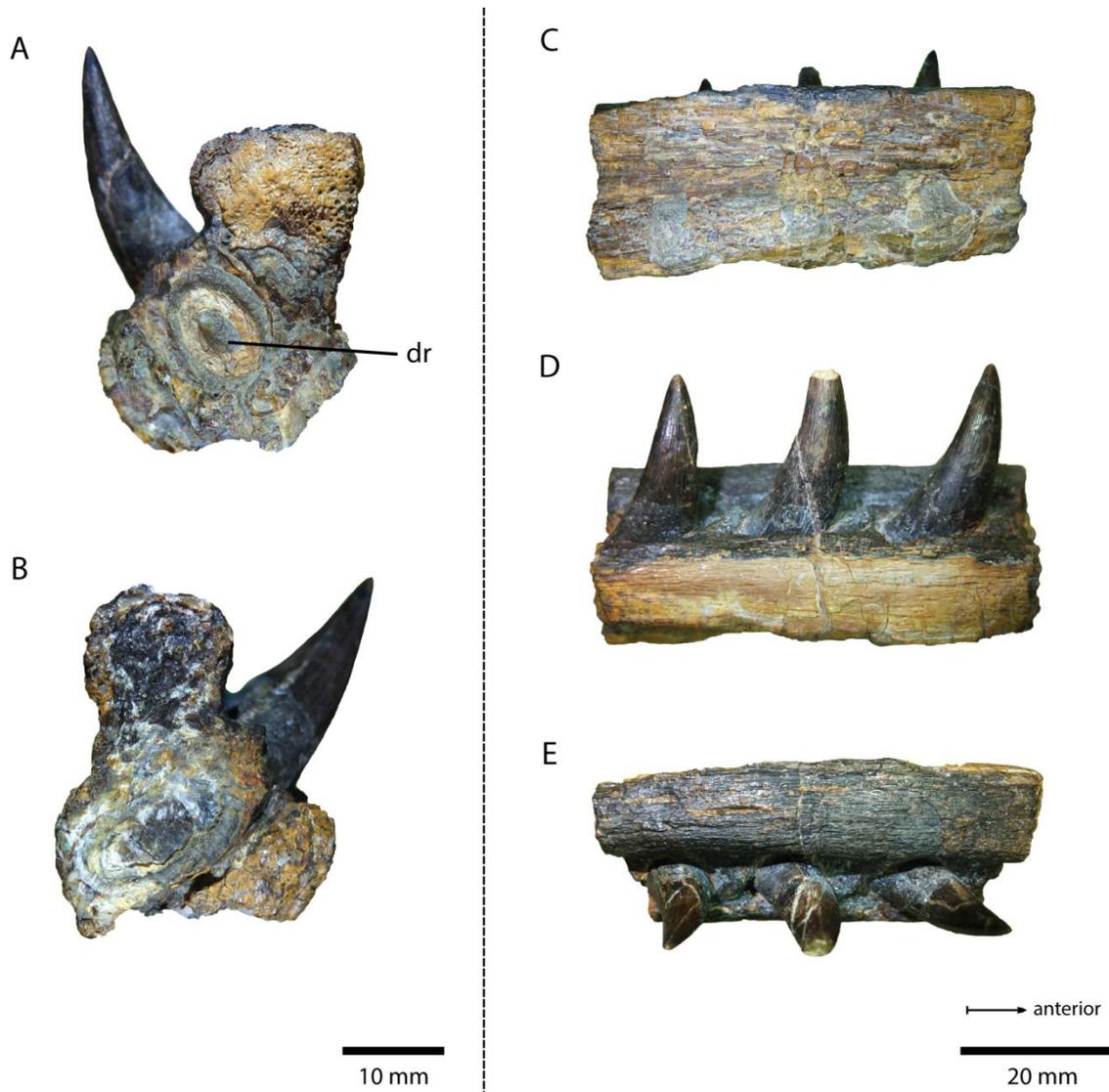


Figura 10. Detalles del fragmento dentado de JAO X, Geosaurini indet. **A**, sección trasversal anterior; **B**, sección trasversal posterior; **C**, sección media; **D**, vista lateral; **E**, vista dorsal. Abreviaciones: **dr**, diente de remplazo.



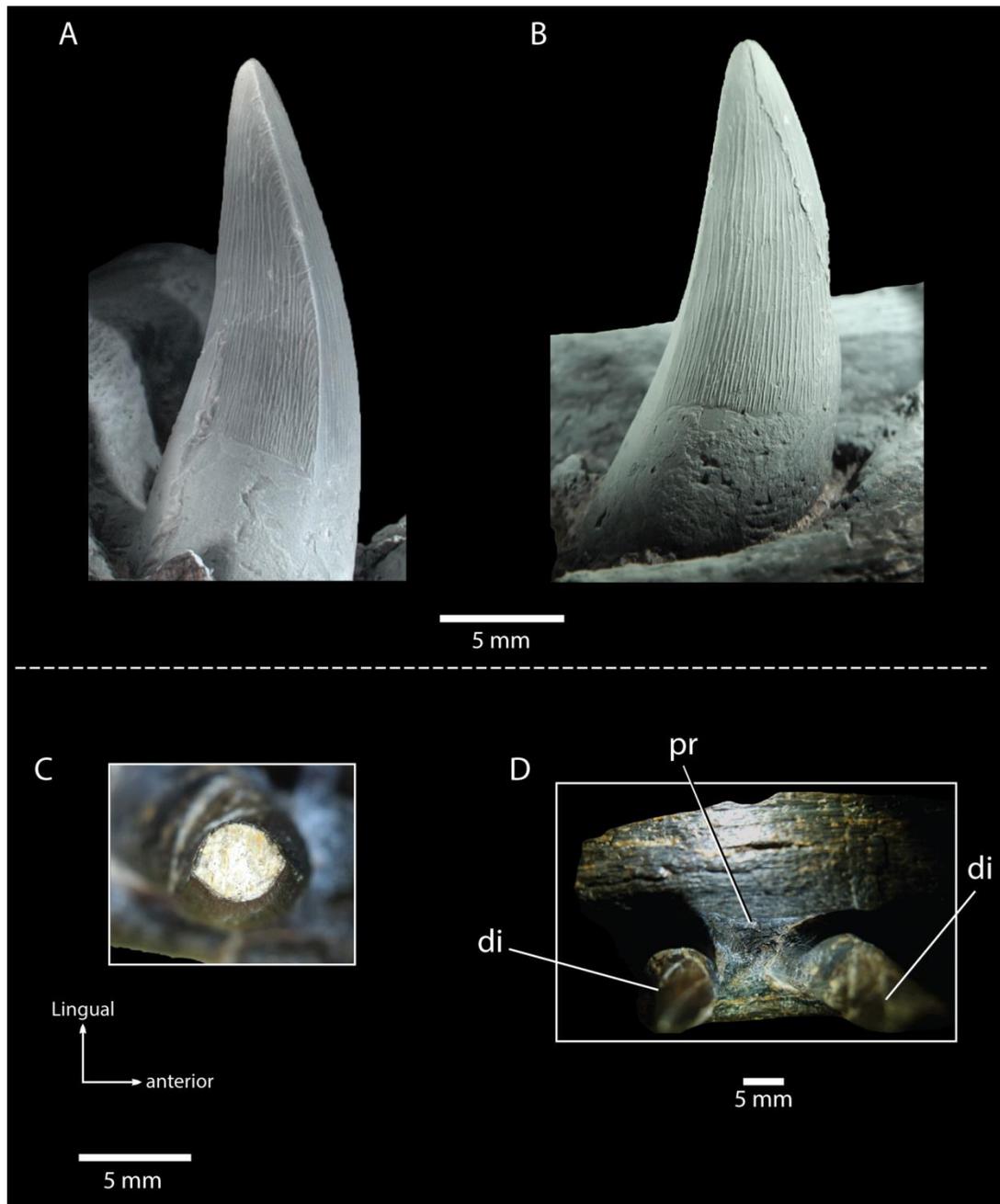


Figura 11. Fotografía de los dientes de JAO X, Geosaurini indet. **A**, vista lingual-distal; **B**, vista labial; **C**, corte transversal; **D** vista dorsal de espacio interalveolar. Abreviaciones: **di**, diente; **pr** foramen de recepción para los dientes del elemento contrario.



Ornamentación dental— Las coronas dentales están fuertemente ornamentadas: en la superficie labial, presentan crestas paralelas de distintas longitudes que se extienden desde la base hasta el ápice; siendo estas más abundantes y cortas en la base de la corona (Figura 11A). La superficie lingual presenta el mismo patrón que la superficie labial, salvo que, las crestas son más conspicuas y con un espacio entre ellas más reducidas. En ambas superficies (lingual y labial) las crestas son apreciables a simple vista y sin ayuda óptica (Figura 11B). Los dientes del ejemplar JAO X presentan dos carenas cortantes, una de ellas en posición distal-labial y la otra en posición mesial-lingual. Ambas carenas son serradas, los dentículos son grandes y distribuyen en la carena de forma homogénea (Figura 12 B, C y D). Cada dentículo mide aproximadamente 150 μm de longitud, por lo que, el espécimen es considerado como microfodonte, de acuerdo con Young et al., (2013c). Una característica particular de JAO X, es que algunas de las crestas longitudinales que se encuentran más próximas a las carenas, tanto de la superficie labial como lingual se curvan hacia un lado en su extremo apical teniendo contacto con la carena (Figura 12A).



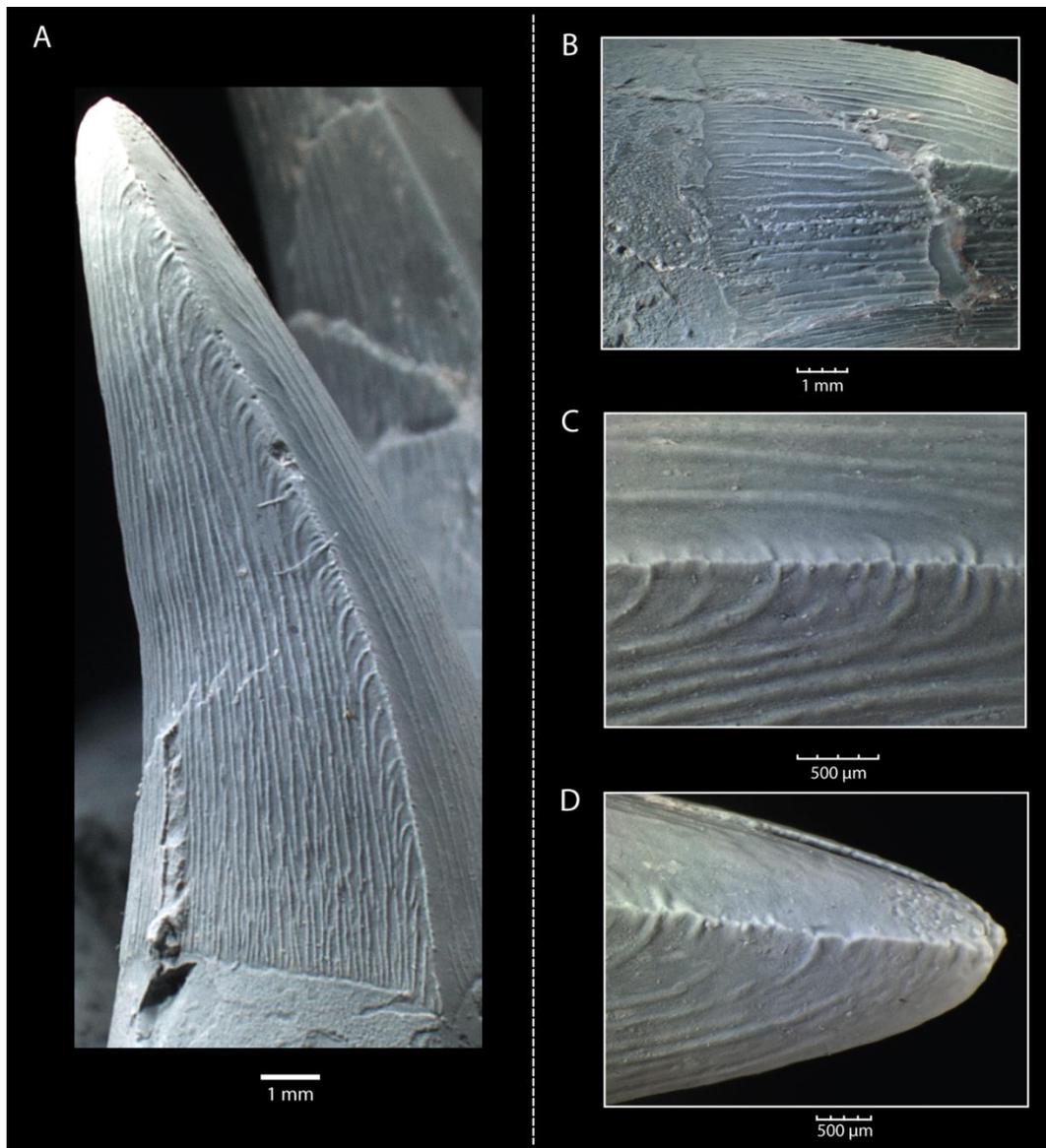


Figura 12. Detalles dentales del ejemplar JAO X, Geosaurini indet. **A**, vista distal; **B**, acercamiento a una carena mesial en su sección basal; **C**, acercamiento a una carena mesial en su sección media; **D**, acercamiento a una carena mesial en su sección apical.

Análisis comparativo

Los dientes en JAO X presentan carenas serradas con denticulos verdaderos de una longitud de 150 μm (microziphodontes). Esta condición es conocida únicamente en las



Familia Teleosauridae en los géneros *Machimosaurus* y *Steneosaurus* y en los metriorrínquidos de la Subfamilia Geosaurinae (Young et al., 2014; Young et al., 2013c; Andrade et al., 2010). Pero en el caso de *Machimosaurus* y *Steneosaurus* los dientes no presentan una compresión lateral y los dentículos son poco desarrollados y se encuentran distribuidos de forma heterogénea a lo largo de la carena, esto diferencia a JAO X de estos dos géneros debido a que JAO X presenta una compresión longitudinal y dentículos distribuidos homogéneamente, lo cual es observado en miembros de la Subfamilia Geosaurinae. Estas observaciones permiten reconocer a este ejemplar como miembro de esta Subfamilia.

El ejemplar JAO X es identificado como miembro de la clado Geosaurini por tres características las cuales son mencionadas en Andrade et al., (2010), Young et al., (2012a, b) y en Young et al., (2013c) para este grupo. Los dientes presentan coronas bicarenadas en posición mesial y distal, con dentículos continuos perfectamente desarrollados a lo largo de ambas carenas; los dientes se encuentran orientados en posición vertical; dientes en interlocución con los dientes del elemento contrario en el momento de la oclusión. Esta última característica es evidente a pesar de la falta del elemento contrario, ya que, el elemento conservado presenta las fosas de recepción para los dientes opuestos (Figura 11 D).

Dentro de la tribu Geosaurini sólo los géneros *Plesiosuchus*, *Geosaurus* *Torvoneustes* presentan la condición conocida como microfodonte. El ejemplar JAO X tiene una ornamentación que contrasta con *Geosaurus*, debido a que este último presenta ornamentación poco conspicua únicamente observable mediante técnicas de MEB y una superficie labial trifacetada (Figura 13D) (Young et al., 2013a, 2013c). Por otro lado, al



comparar JAO X con *Plesiosuchus manselii*, es notable que difieren porque, *P. manselii* presentan crestas apico-basales alineadas con muy poco relieve, muy difíciles de observar sin ayuda óptica (Figura 13 E) (Young et al. 2012a), característica que es contraria en el ejemplar JAO X ya que está fuertemente ornamentado con crestas longitudinales en la superficie labial y lingual las cuales son muy evidentes sin el uso de alguna ayuda óptica. Con este tipo de ornamentación, el ejemplar JAO X únicamente es comparable con *Plesiosuchina* indet. (espécimen JJCC 1, Young et al., 2014a) y con el género *Torvoneustes*, los cuales también presentan crestas longitudinales conspicuas que ornamentan las superficies labial y lingual de las coronas dentales; sin embargo, el ejemplar JAO X y *Torvoneustes* son mutuamente excluyentes ya que presentan características únicas, que a su vez no presenta *Plesiosuchina* indet. Primero, *Torvoneustes* presenta crestas longitudinales casi paralelas, conspicuas que se extienden en los primeros dos tercios de la corona dental, y en el último tercio las crestas se robustecen y se hacen mucho más cortas disponiéndose en un patrón anastomosado (Figura 13A) (Young et al., 2013b), mientras que, el ejemplar JAO X muestra crestas longitudinales que se extienden a lo largo de la corona en toda la superficie desde la base hasta el ápice. El extremo apical de las crestas longitudinales cercanas a la carena, se curvan hacia esta última (Figura 12 A). *Plesiosuchina* indet. no presenta las crestas laterales de las superficies labial y lingual curvadas hacia las carenas ni entran en contacto con éstas últimas (Figura 13C) (Young et al., 2014a). Así el patrón de ornamentación de los dientes en JAO X es único entre los miembros del clado Geosaurini, y JAO X no puede ser asignado con certeza a alguno de los miembros de la tribu. Por otro lado, dado lo fragmentario del material tampoco puede ser asignado como un nuevo taxón.



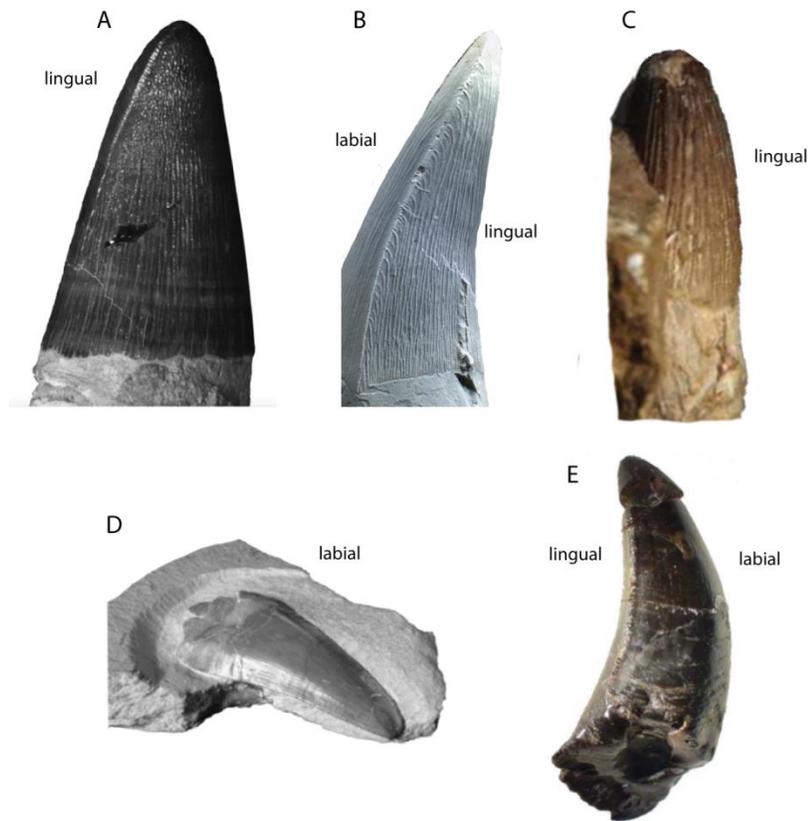


Figura 13. Comparación de las ornamentación dental de los Geosaurini microfósiles. **A**, *Torvoneustes carpenteri*, en vista lingual; **B**, JAO X en vista mesial; **C**, *Plesiosuchina* indet., en vista lingual; **D**, *Geosaurus* sp. en vista labial; **E**, *Plesiosuchus manselii*, en vista distal (A y C, tomado de Andrade et al., 2010 ;C, tomado de Young et al., 2014a; E, tomado de Young et al., 2012b).

Género *Geosaurus* Cuvier, 1824

Especie tipo— *Lacerta gigantea* von Sömmerring, 1816 (siguiendo la recomendación 67B del código de la ICZN). Ahora referido como *Geosaurus giganteus* (von Sömmerring, 1816) Cuvier, 1824. (*sensu* Young et al. 2013c).

Especies válidas— *Geosaurus giganteus* (von Sömmerring, 1816), *Geosaurus grandis* (Wagner, 1858), *Geosaurus lapparenti* (Debelmas y Strannoloubsky, 1957).



Ocurrencia—Kimmeridgiano Inferir al Valanginiano Superior, Reino Unido, Francia, Alemania Italia y Suiza.

Diagnosis— *Thalattosuchia metriorrínquido* que posee una combinación de caracteres: un hocico brevi a mesorostrino; coronas maxilares moderadamente alargadas; huesos del cráneo lisos o pobremente ornamentados; prefrontal con forma tetraédrica, con el punto de inflexión dirigido posteriormente, aproximadamente 70° al el eje anteroposterior del cráneo; ángulo agudo formado por los procesos laterales y mediales del frontal; fenestra preorbital presente y mucho más larga que alta; fosa lacrimal-prefrontal presente, con una cresta a lo largo de la sutura de contacto; dientes fuertemente comprimidos lateromedialmente, que podrían ser trifacetados o no; todos los dientes poseen carenas denticuladas con verdaderos denticulos microscópicos; coronas con un quilla continua en los bordes mesial y distal; superficie del esmalte con facetas labial/lingual carentes de ornamentación conspicua o crestas apico-basales (Andrade et al., 2010).

Geosaurus nueva especie

(Figuras14-21)

Material referido— JBL; fragmentos del cráneo; rostro con mandíbula en oclusión; fragmento del basicraneo con la pared occipital. (Figuras15 y 18).

Ocurrencia— Lutita bituminosa entre los niveles L3 y L4 del Llano Yosobé, Tlaxiaco, Oaxaca, México. Kimmeridgiano, formación Sabina (Figura 5A y B).



Diagnosis— Geosaurini con una combinación de caracteres que incluye, superficie labial de la corona dental con tres facetas apicobasales; dientes laminares (en corte trasversal dos veces más largo que ancho); ornamentación de la corona dental con crestas longitudinales, espaciadas y dispuestas en un patrón irregular (visible sin ayuda óptica), que se extienden principalmente en la base; corona dental con carenas dispuestas en los márgenes mesial y distal, con serraciones las cuales esta formados por verdaderos denticulos continuos a lo largo de toda la carena, con una medida aproximada de 140 μm de longitud (condición Microzifodonte); con al menos 14 dientes en el dentario; longitud de rostro de tipo mesorostrino.

Descripción

Conservación— El ejemplar esta conservado en dos fragmentos: que corresponden, uno a la sección media del rostro y mandíbula en oclusión, y el otro al basicráneo. El fragmento del rostro y mandíbula está muy fracturado. La parte posterior de este fragmento corresponde a la región orbital, la cual está colapsada dorsoventralmente, los huesos en esta región están desplazados a la derecha (Figura 15). La parte media del fragmento del rostro y mandíbula está mejor conservado en su superficie dorsal, mientras que su superficie ventral está muy erosionada y gran parte de la mandíbula está incompleta (Figura 15). En la parte anterior del fragmento del rostro y mandíbula, sólo la superficie dorsal se ha conservado y parte del conducto nasal (Figura 15). En general, en todo el fragmento del rostro y mandíbula los huesos conservan su tejido óseo cortical, por lo que es evidente que la superficie de los huesos está poco ornamentada con pequeñas crestas dispuestas de forma irregular.



El fragmento del basicráneo consiste prácticamente en la región central de la cara occipital (Figura 15). Este fragmento está mejor conservado en su superficie posterior, donde todos los huesos en esta superficie presentan su tejido óseo cortical. El resto de las superficies del fragmento occipital (ventral, dorsal y laterales) está erosionado y fracturado (Figura 15).

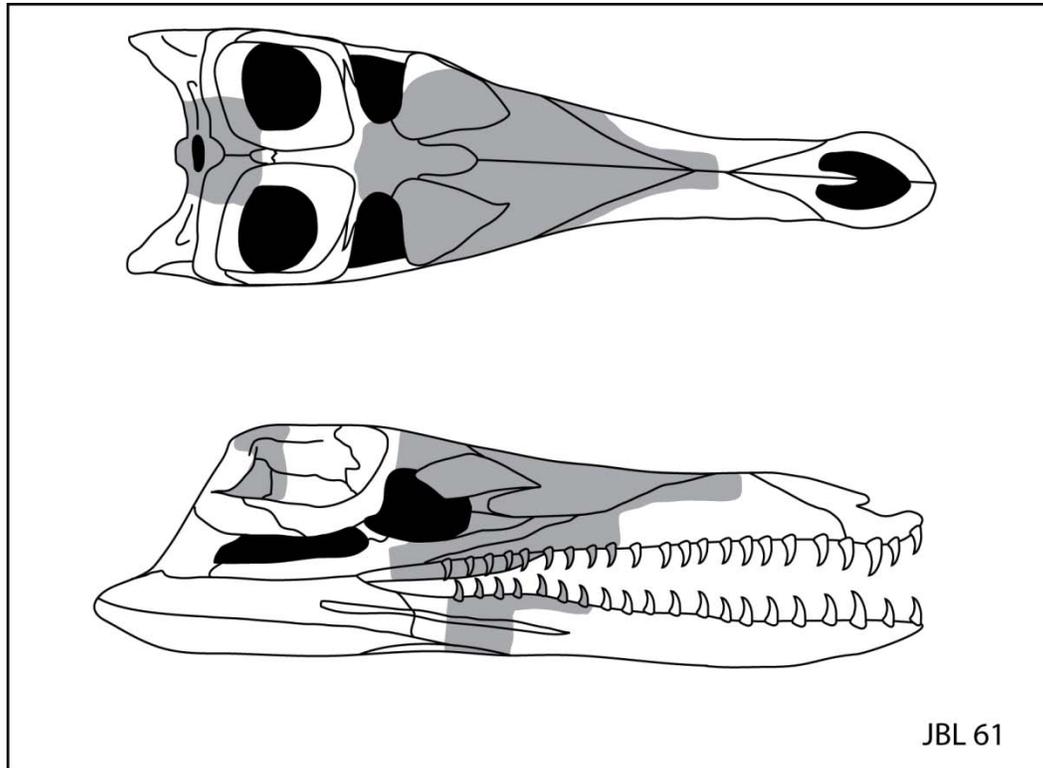


Figura 14. Reconstrucción del cráneo de JBL 61, en gris se marcan los elementos óseos conservados correspondientes a la región media del rostro y a la sección posterior del cráneo.

Maxilares— Los fragmentos posteriores de ambos maxilares se encuentran conservados en el ejemplar JBL 61. En vista dorsal, los maxilares son en su porción posterior barras delgadas, ubicados a los lados del ejemplar y en la porción anterior de aspecto laminar (Figura 15A y B). En vista lateral, estos huesos son de forma rectangular con su superficie cóncava (Figura 16C, D, G, H). En vista ventral, los maxilares están cubiertos por la



mandíbula, la porción de estos elementos que está expuesta muestra que son de forma laminar con dos proyecciones laterales dirigidas posteriormente (Figura 15 E y F). Los maxilares en su borde dorsal suturan de forma recta con los nasales y entre ellos mismos en el extremo anterior del ejemplar, condición típica en todos los representantes de la Familia Metriorhynchidae (Young et al., 2012b; Herrera et al., 2013) (Figura 15A, B, C, y D). Estos elementos en su borde posterior suturan con el yugal con dos proyecciones laterales que rodean este último (Figura 15C y D). Los maxilares ventralmente suturan con el palatino en la parte posterior y entre ellos en la parte anterior (Figura 15 E y F).

Nasales— Ambos nasales están conservados en el ejemplar JBL 61. Estos elementos están expuestos en vista dorsal y lateral del cráneo. En vista dorsal, son de forma triangular y corren por la línea media del cráneo con dos proyecciones posteriores llamados procesos posteromediales. Estos procesos son largos con un borde lateral interno cóncavo y un borde lateral externo convexo (Figura 15 A y B). En vista lateral, los nasales son triangulares, se ubican en la parte dorsal de la superficie lateral del cráneo el borde posterior de los nasales en esta vista tiene una proyección ventral conocido como proceso posterolateral. En vista dorsal, los nasales suturan entre ellos mismo a lo largo de la línea media (esta sutura forma una trinchera o hendidura longitudinal, típica de metriorhynchoideos (Vignaud, 1995; Young et al., 2012b). Los procesos posteromediales de estos huesos, suturan con el frontal en sus bordes mediales y con los prefrontales en sus bordes laterales. En vista lateral, los nasales suturan de forma recta con los maxilares, pero en la parte anterior de los nasales esta sutura sólo es evidente en vista dorsal (Figura 15 A, B, C, D).



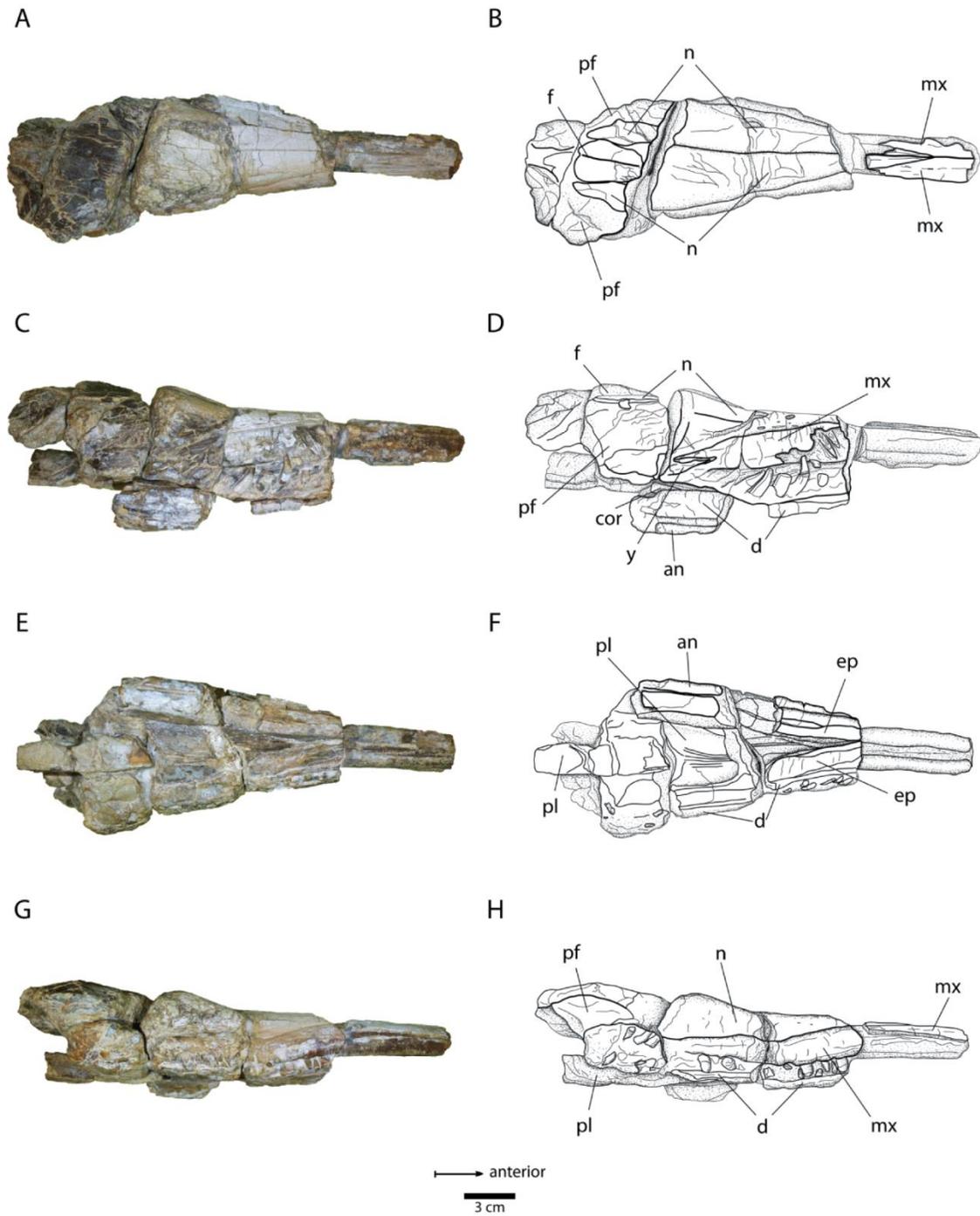


Figura 15. Detalles y dibujos de JBL 61, rostro de *Geosaurus* nueva especie. **A**, vista dorsal; **B**, dibujo de la vista dorsal; **C**, vista lateral derecha; **D**, dibujo de la vista lateral derecha; **E** vista ventral; **F**, Dibujo de la vista ventral; **G**, vista lateral izquierda; **H**, dibujo de la vista lateral izquierda. Abreviaciones: **an**, angular; **cor**, coracoides; **d**, dentario; **ep**, esplénial; **f**, frontal; **mx**, maxilar; **n**, nasal; **pf**, prefrontal; **pl**, palatino; **y**, yugal. C, D, E y F están invertidos.



Frontal— La porción anterior del frontal está conservada en JBL 61, pero gran parte de este elemento está muy fracturado, la única parte completa y bien diferenciada es su proceso anteromedial. Este proceso es laminar y de aspecto triangular. Se encuentra entre los dos procesos posteromediales de los nasales (Figura 15 A y B).

Prefrontal— Ambos prefrontales están presentes en JBL 61. Estos elementos están expuestos en vista dorsal y lateral, pero la superficie dorsal de ambos elementos está muy fracturada y colapsada dorsoventralmente. En vista dorsal, estos huesos son laminares y el prefrontal derecho tiene forma ovoide, parte del procesos lateral de este hueso está conservado (Figuras 15A, B y 16A). En vista lateral, los prefrontales son masivos y tiene forma columnar (Figura 16B). Los prefrontales en vista dorsal suturan con los nasales en su borde interno. En vista lateral estos elementos forma el borde anterior de la órbita (Figura 16 B).

Yugal— Sólo un fragmento del yugal izquierdo se encuentra preservado en el ejemplar JBL 61. Este elemento consiste en una proyección laminar de forma triangular ubicada en el parte ventral de la fosa preorbital formando el borde ventral de la misma. Este elemento está sobrepuesto sobre el maxilar (Figura 16A).



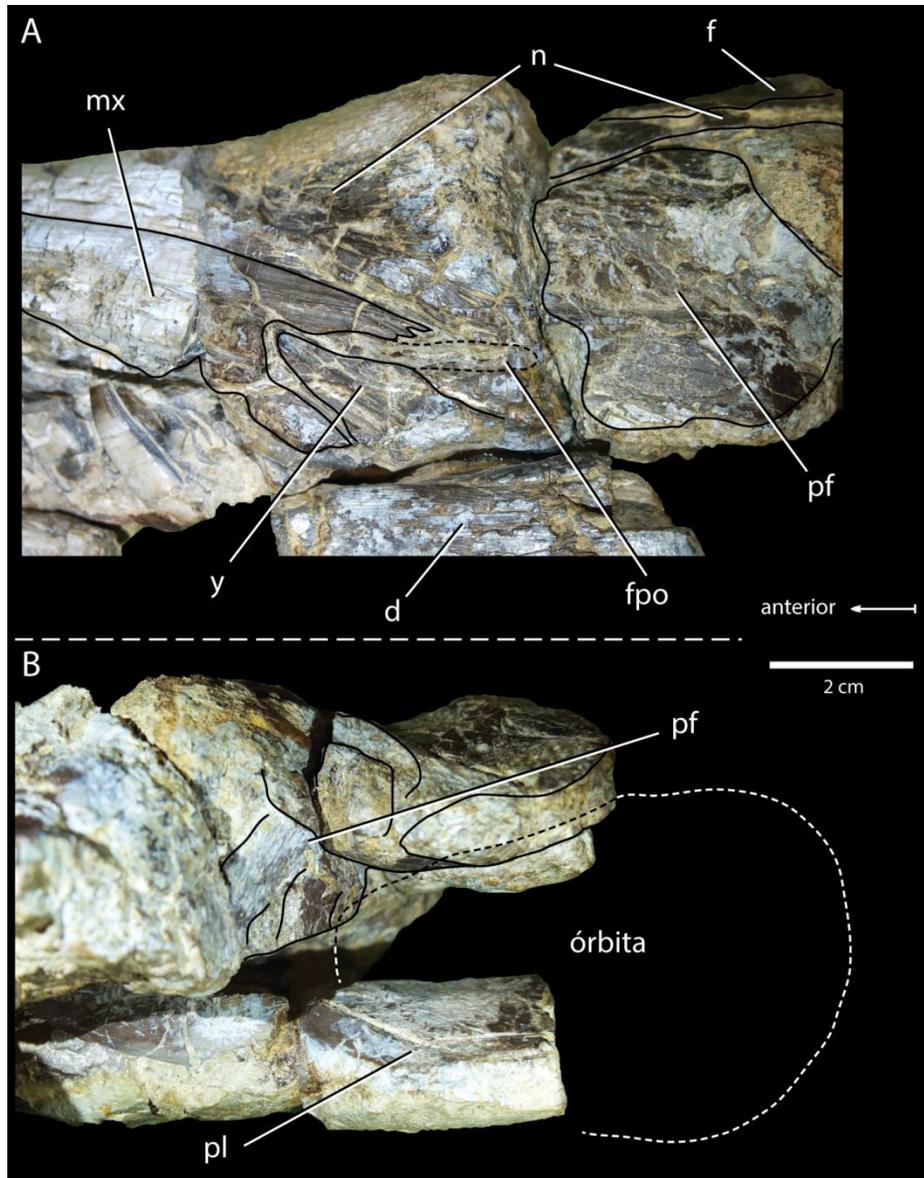


Figura 16. Detalles de la región media del rostro de JBL 61, *Geosaurus* nueva especie. **A** sección media izquierda del rostro en vista lateral; **B** sección de la órbita izquierda. Abreviaciones: **d**, dentario; **f**, frontal; **fpo**, fosa preorbital; **mx**, maxilar; **n**, nasal; **pl**, palatino; **pf**, prefrontal; **y**, yugal.

Palatinos— Estos huesos sólo están conservados en su región posterior. Estos elementos son laminares y en conjunto forman gran parte de la superficie posterior del ejemplar. En la parte anterior, estos huesos forman un proceso ancho y abultado. Los palatinos forman una



sutura recta longitudinal a lo largo de la línea media del ejemplar, adyacente a esta sutura los palatinos tienen dos surcos gruesos y profundos de forma ligeramente curva identificados como los surcos maxilo-palatinos descritos para otros talatósquidos (Figura 17) (e.p. *Geosaurus*, *Metriorhynchus*, *Pelagosaurus*, *Steneosaurus*, *Teleidosaurus*, Godefroit, 1994; Vignaud, 1995) Su borde posterior no está conservado y el borde anterior sutura con el maxilar esta sutura tiene forma de “U” (Figura .

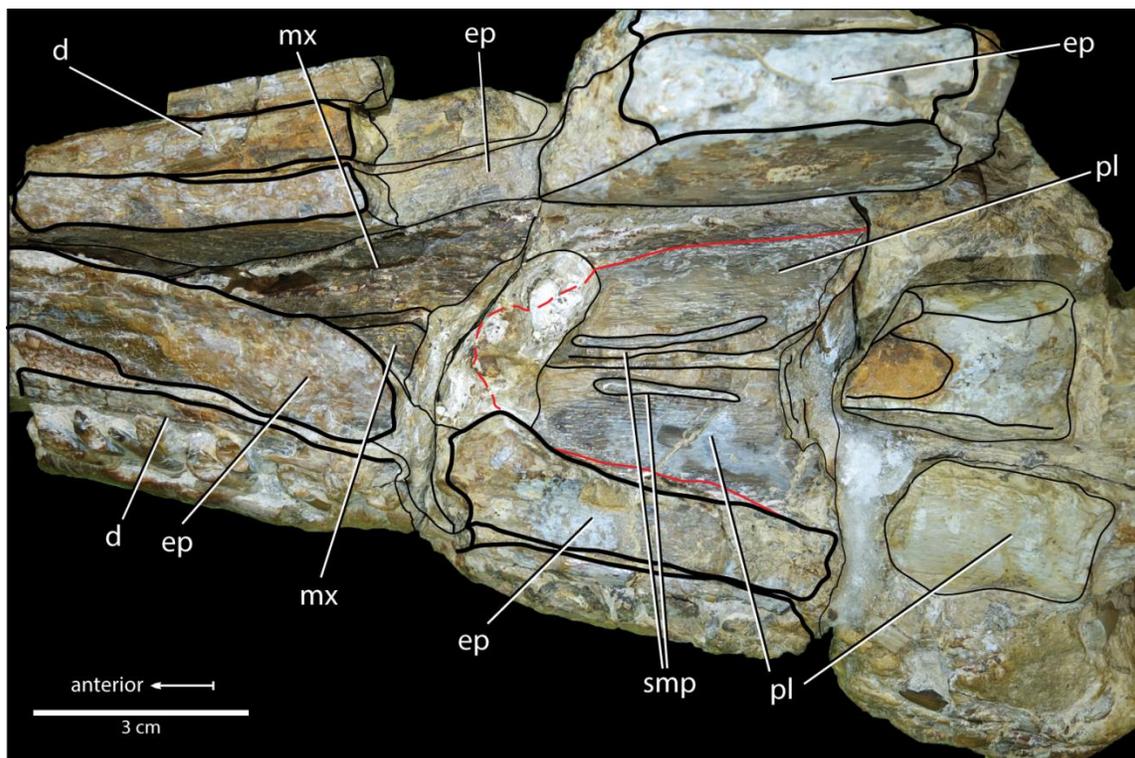


Figura 17. Vista ventral de JBL 61, *Geosaurus* nueva especie. Abreviaciones: **d**, dentario; **ep**, esplenial; **mx**, maxilar; **pl**, palatino; **smp**, surco maxilo-palatinos. Línea roja indica sutura palatino-maxilar.



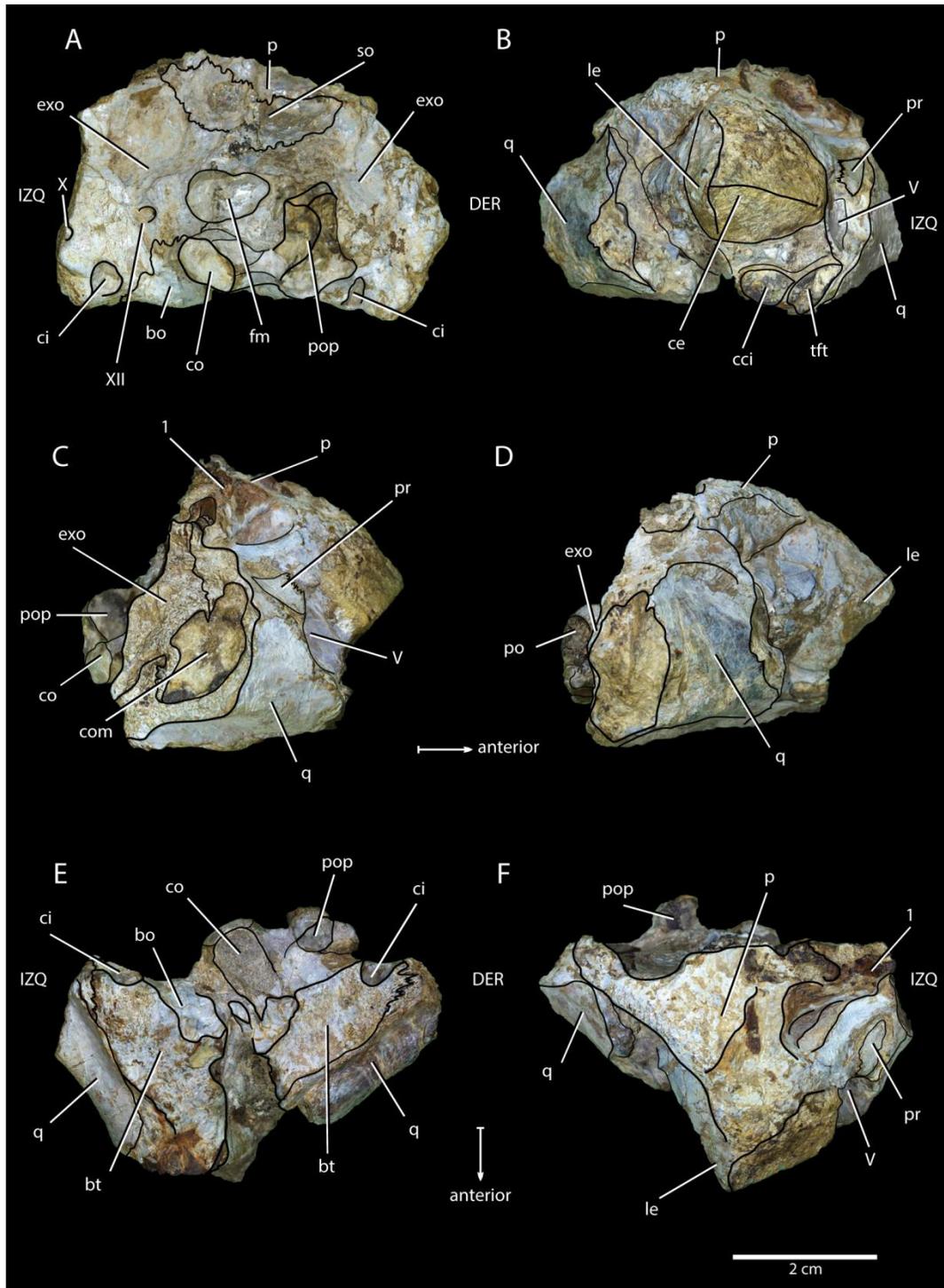


Figura 18. Detalles del basicraneo de JBL 61, *Geosaurus* nueva especie de sedimentos Kimmeridgianos de Yosobé, Tlaxiaca, Oaxaca, México. **A**, vista occipital; **B**, vista rostral; **C**, vista lateral izquierda; **D**, Vista lateral derecha, **E**, vista ventral; **F**, vista dorsal. Abreviaciones: **bt**, base de la tubera; **bo**, basioccipital; **cci**, canal interno de la carótida; **ce**, cavidad endocraneal; **ci**, carótida interna; **co**, cóndilo occipital; ➡



Parietal— Sólo la región posterior de este elemento está conservada en el ejemplar JBL 61. Dorsalmente este fragmento es triangular, dirigido anteriormente, conformando la parte posterior del proceso intertemporal (Figura 18F), posteriormente la superficie del parietal es completamente liso y su borde ventral forma una sutura irregular con el supraoccipital (Figura 18A). En vista lateral este hueso sutura con el proótico (Figura 18C).

Basioccipital— Este hueso se encuentra expuesto en la superficie posterior del cráneo, donde ocupa casi toda la superficie ventral. El elemento más notable de este hueso es el cóndilo occipital, mismo que es de forma ovalada en vista posterior. Una porción pequeña del cóndilo se encuentra erosionada. El cóndilo es tan ancho como el foramen magnum (12 mm), su altura es de apenas la mitad de su ancho (6 mm) siendo un cóndilo relativamente pequeño en comparación con otros metriorrínquidos (e.g. *Purranisaurus potens* MJCM PV 2060, *Dakosaurus andiniensis* MOZ 6146P, *Plesiosuchus manselii*; Pol y Gasparini 2009; Young et al., 2012b; Herrera et al., 2015) (Figura 18A).

➡ **com**, cavidad del oído medio; **exo**, exoccipital; **fm**, foramen magnum; **le**, lateroesfenoides; **p**, parietal; **pop**, proceso paroccipital; **pr**, proótico; **q**, cuadrado; **so**, supraoccipital; **tft**, tubo faringotimpanico; **V, X, XII**, forámenes de los canales para los nervios craneales; **1**, cavidad que comunica el pasaje craneocuatadro con el senos venosos longitudinal dorsal, **DER**, derecha; **IZQ** Izquierda. Imagen C está invertida.



Supraoccipital— Este hueso es expuesto en la superficie posterior de la superficie occipital; su forma es romboédrica, más ancha que alta. La posición de este elemento es totalmente vertical. El supraoccipital tiene bordes sinuosos, los cuales suturan con el parietal dorsalmente y con los exoccipitales ventralmente (Figura 18 A). Este elemento no forma parte del foramen magnum (Figura 18 A).

Exoccipitales— Ambos exoccipitales están conservados en el ejemplar JBL 61. Estos huesos forman gran parte de la superficie lateral de la cara occipital. La parte media de estos elementos se encuentra bien preservada, mientras que sus superficies lateral externa se ha perdido (Figura 11A, C y D). La región distal del proceso paraoccipital derecho está presente, pero se encuentra desarticulado y a un costado del cóndilo occipital orientado en dirección ventral (Figura 18). Los bordes dorsales de los exoccipitales suturan con el supraoccipital, mientras que sus bordes internos suturan entre ellos mismos y forman el foramen magnum. Los borde ventral de los exoccipitales suturan con el basioccipital (Figura 18 A). En vista lateral, los exoccipitales están rotos y suturan con el cuadrado y forman parte de la cavidad del oído medio (Figura 18 C). En vista posterior, la superficie de los exoccipitales conservan los forámenes para los nervios X, XII y para las carótidas internas, estas últimas ubicadas al nivel del borde ventral del cóndilo occipital y siendo dos veces más grandes que los forámenes para los nervios (Figura 18 A).

Cuadrado— Se conservan fragmentos de ambos cuadrados en el ejemplar JBL 61. Ambos elementos están expuestos ventrolateralmente. Los cuadrados son laminares, están dirigidos trasversalmente y su superficie es curva. En vista lateral, suturan con el proótico y forman parte del borde posterior de la fosa trigémina; internamente suturan con lo



exoccipitales y forman el canal que conecta la cavidad del oído medio con la fosa trigémina (Figura 18 C). En vista ventral, los cuadrados suturan de forma recta con las bases para las tuberas (basioccipital) (Figura 18 E).

Rellenos— Algunos rellenos del cráneo han quedado expuestos en los dos elementos conservados del ejemplar JBL 61, incluyendo la cavidad nasal, los ductos nasofaríngeos y las glándulas de la sal. La cavidad nasal está ubicada en la parte anterior del rostro, está rodeada por los maxilares y las porciones anteriores de los nasales.

El ducto nasofaríngeo izquierdo se encuentra expuesto en la cara posterior del rostro, en la parte ventral de esta superficie, el cual tiene un borde redondeado y dos bordes rectos en un ángulo de 90° (Figura 19 A). El borde recurvado y el recto horizontal interno están formados por el vómer, mientras que el borde recto ventral lo forma el palatino. Sólo parte del ducto derecho está conservado pero está muy erosionado (Figura 19 A).

Los rellenos de las glándulas de la sal se encuentran expuestos en la cara posterior del rostro del ejemplar; la glándula está rodeada en su superficie ventral por los nasales y prefrontal (Figura 19A y B). Los rellenos de las glándulas son de forma elipsoide y presentan una capa muy fina de óxido que recubre toda su superficie. La superficie del relleno de la glándula es sinuosa con pequeñas esferas como en otros metriorrínquidos (Fernández y Gasparini, 2000; Fernández y Gasparini, 2008; Herrera et al., 2013b).



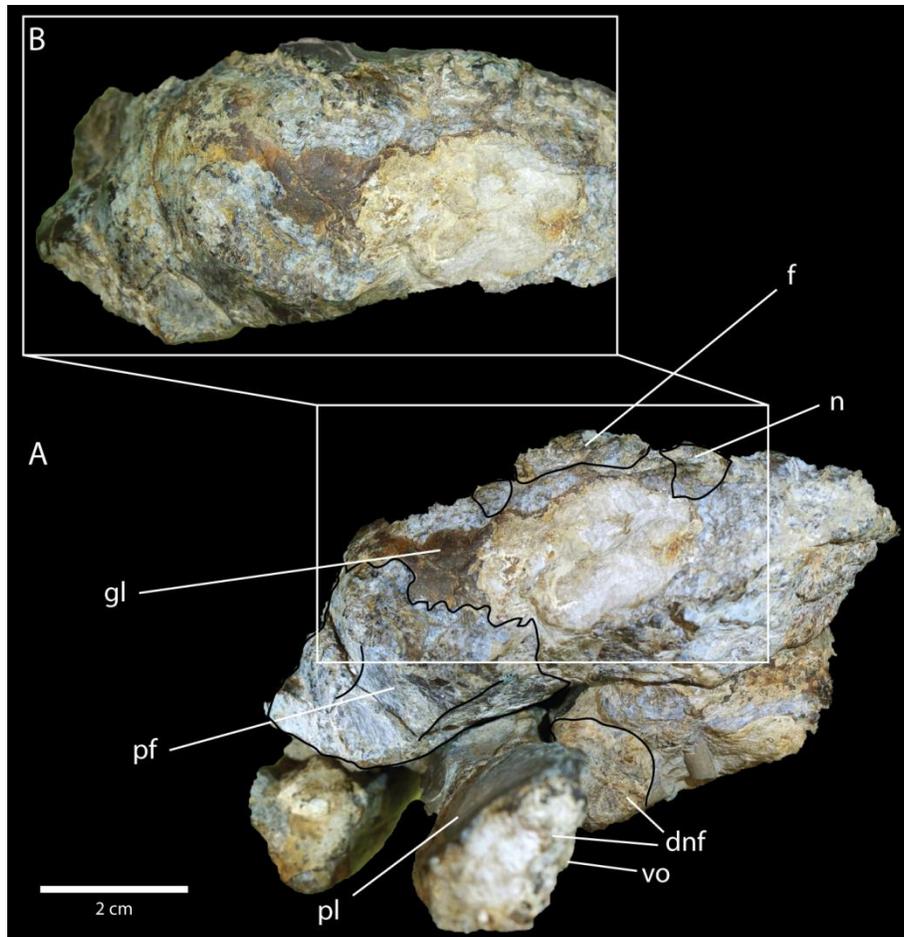


Figura 19. Sección posterior del rostro de JBL 61, *Geosaurus* nueva especie. **A**, Vista posterior; **B** acercamiento a los detalles de la glándula de la sal izquierda. Abreviaciones: **dnf**, ductos nasofaríngeos; **f**, frontal; **gl**, glándula de la sal; **n**, nasal, **pl**, palatino; **pf**, prefrontal **vo**, vómer.

Dentario— Fragmentos de ambos dentarios se conservaron en el ejemplar JBL 61; forman las caras laterales de las ramas mandibulares. Los dentarios son barras largas con sus bordes dorsales y ventrales paralelos. Los bordes ventral y dorsal del dentario en la región anterior suturan con el esplenial, y en la región posterior con el angular (ventral) y el coronoides (dorsal) (Figura 15 D y F). La superficie externa del dentario izquierdo conserva el surco surangulodentario, el cual es ancho y profundo (Figura 15 D).



Esplénial— Fragmentos de ambos espléniales están conservados en JBL 61; Estos huesos están asociados a las superficies laterales internas de las ramas mandibulares (Figura 17F). Las caras internas de los espléniales están mejor conservadas en la región anterior y es posible observar el punto en el que éstas se encuentran, formando el inicio de la sínfisis mandibular (Figura 15 F y 17). En corte trasversal, el esplénial forma la cara lateral interna y ventral del canal meckeliano, en este corte el esplénial es un hueso de forma sigmoidea, forma que se acentúa en la región adyacente a la sutura entre el palatino y el maxilar. La superficie del esplénial tiene algunos forámenes en la parte posterior. Ventralmente, los espléniales se unen con el angular, y dorsalmente con el dentario.

Angular— Sólo un fragmento del angular de la rama mandibular izquierda de este elemento se encuentra presente en JBL 61. Este hueso se ubica en la cara lateral exterior de la rama mandibular a la altura de la fosa preorbitaria, sobresaliendo de la superficie de la rama mandibular. El fragmento del angular es triangular y presenta dos contactos longitudinales con los huesos dentarios en su borde dorsal y con el esplénial en su borde ventral (Figura 15 D y F).

Coronoides— Este elemento está representado por un fragmento pequeño, ubicado en la rama mandibular izquierda. Este hueso es triangular y dirigido anteriormente y se encuentra en la superficie dorsal de dicha rama mandibular, entre los huesos esplénial y dentario cerca a la fosa preorbitaria (Figura 15 D y F).

Dentición— El ejemplar JBL61 conserva 8 dientes en el maxilar izquierdo y 6 en el dentario del mismo lado, el lado derecho muestra 8 dientes en el maxilar y sólo 3 en el



dentario (de estos últimos únicamente se ha conservado el ápice). Los dientes conservados son de la región posterior, están orientados verticalmente y en oclusión, alternados entre los dientes maxilares y dentarios. Ambas filas de dientes se encuentran alineadas en un mismo plano longitudinal (Figura 20 A y B). La región anterior del fragmento conservado del rostro y la mandíbula no conserva dientes, pero posiblemente tendría el mismo número de dientes que la región posterior, debido a que tiene la misma longitud, por lo que es posible que el fragmento conservado del rostro y de la mandíbula tuvieran 16 dientes en el maxilar y 12 en el dentario. Los dientes se encuentran dentro de alvéolos que son de 8 mm de largo; La distancia entre los alvéolos es de menos de la mitad del largo de los alvéolos, por lo que los dientes se encuentran muy cerca uno de otro dejando un espacio muy pequeño cuando estos se encuentran en oclusión (Figura 20 A).

Morfología dental— Los dientes del ejemplar JBL 61 se encuentran muy erosionados, pero algunos de ellos están bien conservados. En estos el esmalte de la corona está intacto, La altura de la corona en promedio es de 14 mm. En algunos dientes la corona sobresale del alvéolo aproximadamente 5 mm. Los dientes muestran una compresión longitudinal muy marcada y están curvados hacia atrás y lingualmente (Figura 21 B). En corte transversal, la corona de los dientes es casi ovalada, con el borde lingual convexo, y con el borde labial mostrando 3 facetas o superficies planas (Figura 21 C y D). Este rasgo es uniforme a lo largo del diente, en la parte media y apical del diente dichas facetas son más claras (Figura 21 C y E) Entre éstas la central o media es larga y se proyecta con el eje longitudinal de la corona; mientras que las dos facetas laterales son pequeñas y tangenciales (Figura 21 C)



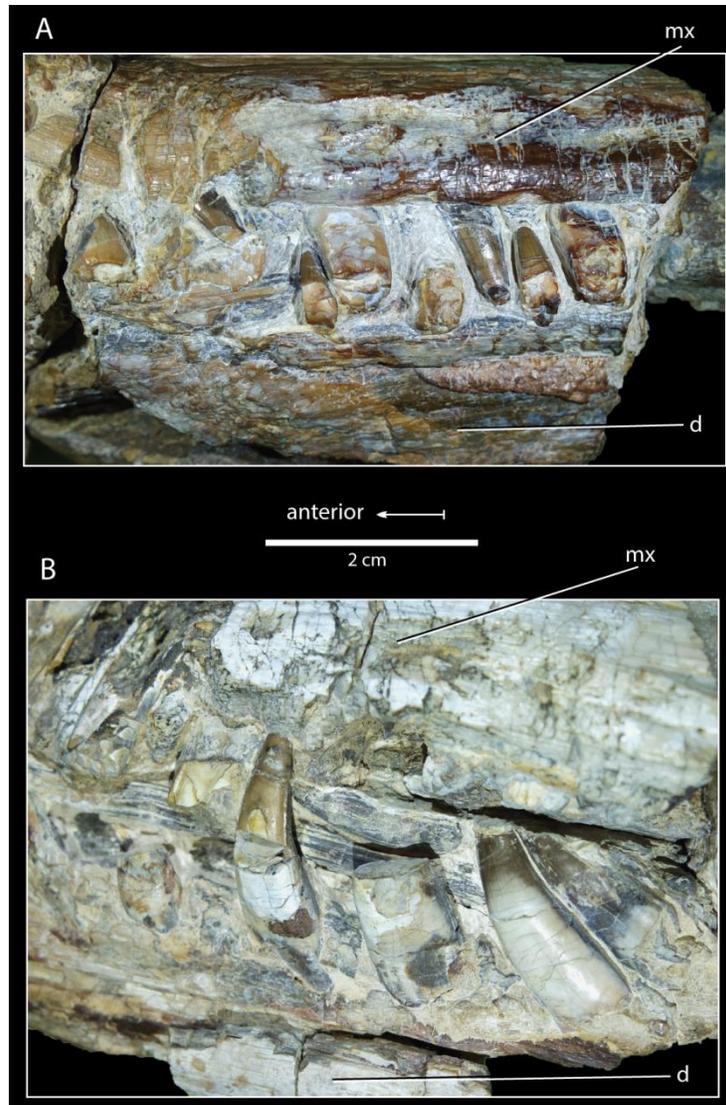


Figura 20. Dentición de JBL 61, *Geosaurus* nueva especie. **A**, vista lateral derecha del ejemplar mostrando la oclusión de los dientes; **B**, vista lateral izquierda del ejemplar mostrando la posición de los dientes dentarios.

Abreviaciones: **d**, dentario; **mx**, maxilar.

Ornamentación dental— El esmalte dental está ornamentado, en la base en ambas superficies, labial y lingual. Estos ornamentos son crestas longitudinales de distintos tamaños poco conspicuas que se disponen en un patrón irregular y están muy espaciadas unas de otras (Figura 21B y C). Dichas crestas no se extienden más allá de la mitad inferior



de la corona; por eso el ápice de la corona es completamente liso labial y lingualmente (Figura 21A). La corona es carenada, sus bordes mesial y distal presentan este borde cortante desde la base hasta el ápice. Imágenes de MEB muestran dentículos verdaderos a lo largo de todo el borde cortante de la carena (Figura 21 H). Los dentículos miden aproximadamente 100 μm de longitud, por lo cual los dientes son de tipo microzifodonte (Young et al., 2010). Los dentículos son de forma redonda y su tamaño es ligeramente variable, se encuentran extremadamente juntos. En la superficie de cada dentículo se distingue una quilla cortante que se une con la del dentículo siguiente, esto tiene como resultado una apariencia como de ondulación a lo largo de todo el borde de la carena (Figura 21 F, G).

Análisis comparativo

Dentro de la familia Metriorhynchidae, la presencia de dientes completamente carenados y ornamentados con dentículos verdaderos; las coronas dentales orientados verticalmente; los dientes dentarios y maxilares intercalados en la oclusión mandibular, con sus carena en contacto; la sutura entre el proceso anterior del palatino y el maxilar en forma de “U”, son características de la subfamilia Geosaurinae (Andrade et al. 2010; Young et al. 2012b). Estas características se encuentran presentes en el ejemplar JBL 61 lo cual permite la asignación de este ejemplar esta subfamilia.



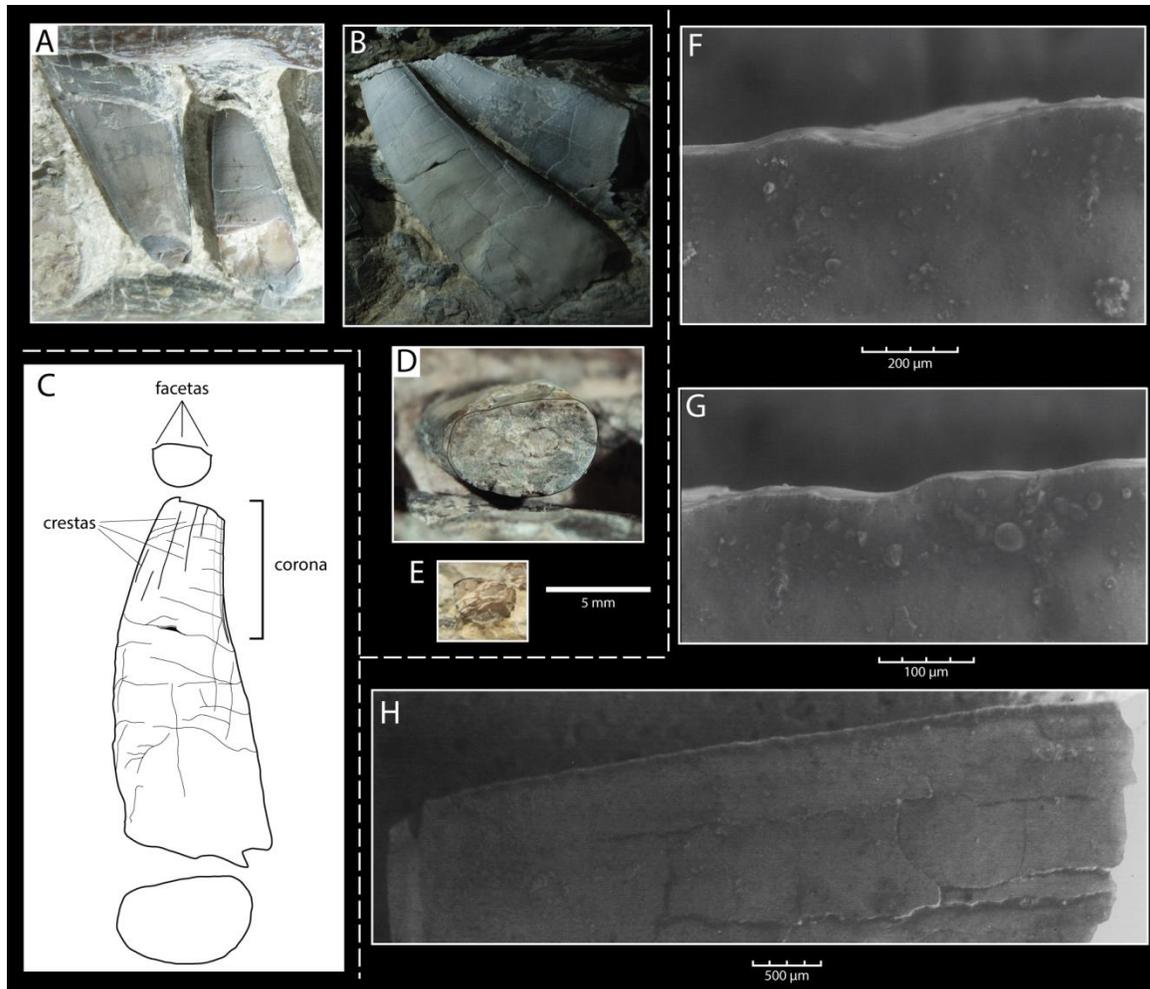


Figura 21. Detalles de los dientes de JBL 61, *Geosaurus* nueva especie. **A**, vista labial de los ápices; **B** vista labial de la base; **C**, dibujo de un diente en vista labial y de los cortes transversales del ápice y de la base; **D**, corte transversal de la base dental; **E**, corte transversal del ápice dental; **F**, **G**, **H**, imágenes tomadas con MEB de un diente aislado de JBL 61; **F**, **G**, denticulos de la carena en vista labial; **H**, carena mesial en vista labial.

Actualmente la subfamilia Geosaurinae incluye siete géneros, *Neptunidraco* y *Tyrannoneustes*, así como 5 géneros más agrupados en la tribu Geosaurini, *Purranisaurus*, *Plesiosuchus*, *Torvoneustes*, *Dakosaurus* y *Geosaurus*. JBL 61 comparte características con la tribu Geosaurini como son; dientes carenados con denticulos continuos en los márgenes mesial y distal (zifodoncia); orientación vertical de las coronas dentales, lo cual resulta en



una intercalación de los dientes (en un arreglo comúnmente denominado “de tijera” o “doble espada” y una distancia interalveolar dentaria muy pequeña que es menor a un cuarto de la longitud del alvéolo siguiente (Tabla 2) (Andrade et al. 2010; Young et al. 2012 a,b; Young 2013c). Además el ejemplar JBL 61 presenta algunas características que contrastan con los miembros no Geosaurini de la subfamilia Geosaurinae; tal como la presencia de denticulos en el margen de las carenas de manera continua (Tabla 2). Ningún Geosaurinae no-Geosaurini tiene coronas dentales notablemente comprimidas lateralmente, tampoco presentan facetas en la superficie labial (Tabla 2) (e.g. *Tyrannoneustes*, *Neptunidraco*, Young et al., 2012b; Foffa y Young, 2014; Cau y Fanti, 2011).

Dentro de la tribu Geosaurini, JBL 61 difiere con *Dakosaurus*; por su condición microzifodonte con denticulos que no superan las 300 μm de tamaño, bien desarrollados y alineados de forma continuos a lo largo de las carenas. En cambio, en *Dakosaurus* la serración es de tipo macrozifodonte (denticulos mayores a las 300 μm , que son visibles a simple vista o con ayuda óptica) como en *Dakosaurus andinensis* MOZ 6146 (Tabla 2) (Young et al. 2012a, b; Pol y Gasparini 2009).

El ejemplar JBL 61 presenta esmaltes dentales ornamentados con crestas longitudinales poco conspicuas dispuestas de manera irregular y muy espaciadas unas de otras; el cóndilo occipital notablemente más pequeño que el foramen magnum y la superficie del supraoccipital plana, que son condiciones contrarias en *Purranisaurus* (ejemplar MJCM PV 2060), ya que el esmalte dental está ornamentado con crestas longitudinales paralelas, poco espaciadas y continuas que al menos son evidente en la superficie lingual del diente (Tabla 2); el cóndilo occipital es más grande que el foramen



magnum; el hueso supraoccipital en vista occipital tiene una cresta bien desarrollada sobre su línea media que se extiende en dirección ventral-dorsal, por lo que el ejemplar JBL 61 no puede ser asignado al género *Purranisaurus*.

Tabla 2. Tabla comparativa de características de los géneros de la subfamilia Geosaurinae.

	Patrón de distribución de denticulos sobre la carena dental	Morfología dental	Orientación vertical de las coronas dentales	Distancia interalveolar pequeña	Patrón ornamental de la corona	Marcada compresión lateral	Facetas en la superficie labial
JBL 61	Homogéneo	Microzifodonte	si	si	Crestas discontinuas irregulares	si	si
<i>Geosaurus</i>	Homogéneo	Microzifodonte	si	si	Sin crestas	si	si
<i>Torvoneustes</i>	Homogéneo	Microzifodonte	si	si	Crestas continuas paralelas	no	no
<i>Purranisaurus</i>	--	--	si	si	Crestas continuas paralelas	no	no
<i>Plesiosuchus</i>	Homogéneo	Microzifodonte	si	si	Sin crestas	no	no
<i>Dakosaurus</i>	Homogéneo	Macrozifodonte	si	si	Sin crestas	no	no
<i>Neptunidracon</i>	--	--	no	no	Crestas continuas paralelas	no	no
<i>Tyrannoneustes</i>	Heterogénea	Microzifodonte	no	no	Sin crestas	no	no

El ejemplar JBL 61 presenta una diferencia con el género *Torvoneustes* ya que este último presenta un patrón ornamental en el esmalte de la corona dental único (Tabla 2) (crestas conspicuas, continuas y paralelas en dirección apicobasal en los primeros dos



tercios de la superficie lingual de la corona dental y crestas más cortas y de forma esférica dispuestas en un patrón anastomosado) (Young et al., 2013b). En cambio en el ejemplar JBL 61 la ornamentación de la corona dentaria es muy pobre y sólo se restringe a algunas crestas longitudinales poco conspicuas en la superficie labial de la corona dental.

Actualmente el género *Geosaurus* comprende a las especies *Geosaurus giganteus*, *Geosaurus grandis* y *Geosaurus laparenti*, que presentan una combinatoria de características que en conjunto los distinguen del resto de los miembros de la tribu Geosaurini (ver diagnosis), de las cuales una de éstas representa un característica exclusiva del género según los últimos análisis filogenéticos (Young et al., 2012a, b;), la cual consiste en la presencia de dientes laminares es decir, en corte trasversal la base de la corona presenta una forma elíptica con la longitud de su eje mesial-distal aproximadamente dos veces más grande que la de el eje labial-lingual (carácter 165₁ matriz filogenética Young et al., 2012a), esta característica está presente en el ejemplar JBL 61 lo que permite su inclusión a este género. Por otro lado, las facetas en la superficie labial de la corona de los dientes es un carácter presente únicamente en las especies *Geosaurus grandis* y *Geosaurus giganteus* (carácter 164₁ matriz de datos Young et al. 2012b; Young et al., 2013c) por lo que es posible distinguir que el ejemplar JBL 61 es un *Geosaurus* distinto a *G. laparenti* pertenece al sub grupo de *G. grandis* y *G. giganteus*.



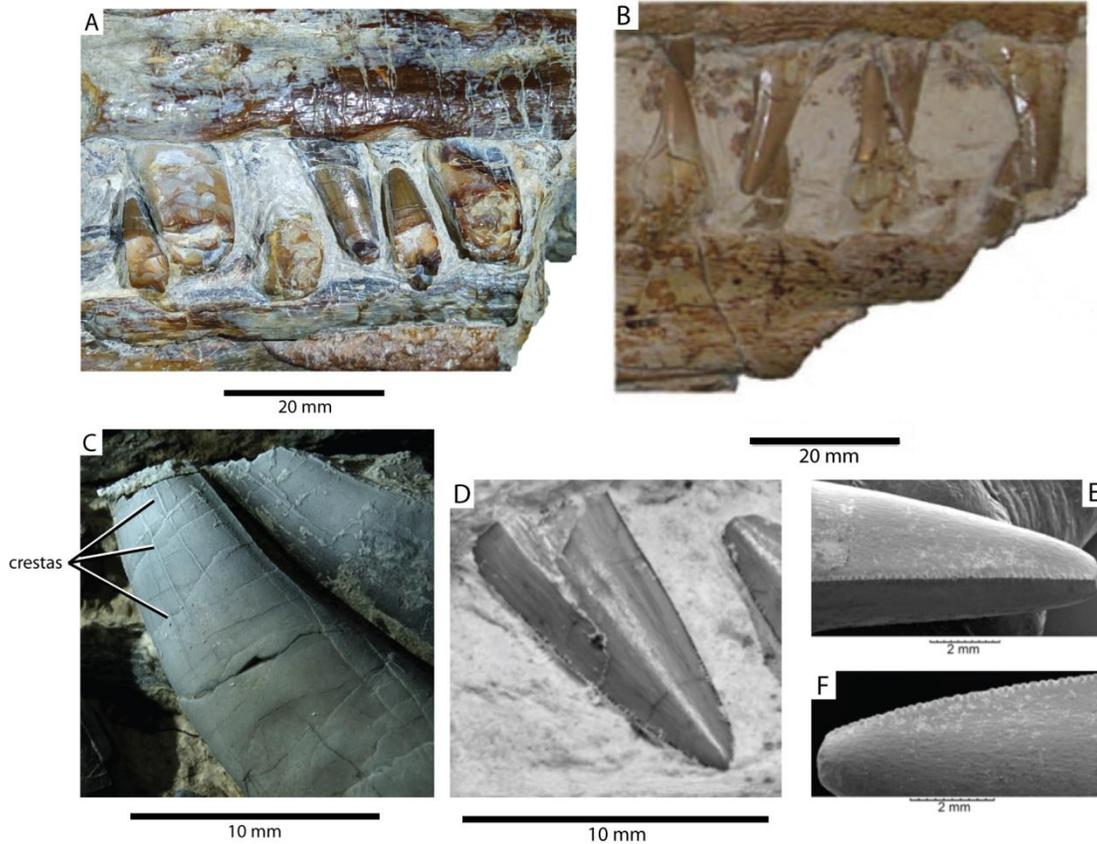


Figura 22. Comparación entre JBL 61 *Geosaurus* nueva especie y las especies *Geosaurus grandis* y *Geosaurus giganteus*. **A**, detalles de la filas de dientes de JBL 61; **B**, detalles de las filas de dientes de *Geosaurus giganteus*; **C**, ornamentación de un diente de JBL 61 (vista labial); **D**, ornamentación dental de *G. giganteus*, **E-F**, ornamentación dental de *G. grandis* (tomadas en MEB); **E**, vista mesial, **F**, vista lingual (B, tomado de Young y Andrade 2009, D, E y F tomados de Young et al., 2013c).

Al comparar el ejemplar JBL 61 con las especies *G. grandis* y *G. giganteus* se observan dos diferencias. En primer lugar, *G. grandis* y *G. giganteus*, tienen un tipo de oclusión mandibular donde la fila de dientes dentarios está ubicada medialmente, quedando por detrás de la fila de dientes maxilares (Figura 22 B) (carácter 173₁ matriz filogenética Young et al., 2012b) (Young y Andrade., 2009; Andrade et al., 2010). En contraste, en JBL 61 las filas de dientes maxilar y dentaria se encuentran sobre la misma línea o intercalados



(Figura 22A). En segundo lugar, *G. grandis* y *G. giganteus*, tienen el esmalte dental particularmente liso, sólo ornamentado con crestas longitudinales poco conspicuas que son visibles únicamente con la ayuda de técnicas de MEB (Figura 22 D-F) (Young y Andrade et al., 2009; Andrade et al 2010; Young et al., 2012b). En contraste, JBL 61, presenta crestas longitudinales dispuestas principalmente en la base de la corona, éstas son evidentes sin ayuda de técnicas ópticas o de MEB (Figura 22C). JBL 61 exhibe un número de dientes dentarios mayor a *G. giganteus*, ya que, este último tiene 14 dientes y JBL 61 se aproxima a los 12 dientes, sin considerar los faltantes de la porción anterior del dentario no conservado, con los cuales podría alcanzar 18 o 20 dientes, por lo que basado en estas observaciones se asigna a JBL 61 a una nueva especie del género *Geosaurus*.

Género *Torvoneustes* Andrade, Young, Desojo y Brusatte, 2010.

Especie Tipo—*Torvoneustes carpenteri* (Wilkinson et al., 2008)

Otras especies validas—*Torvoneustes coryphaeus* (Young et al., 2013b).

Ocurrencia — Formación Kimmeridgian Clay, edad Kimmeridgiano, Westbury, Wiltshire y Studley Grange landfill, Inglaterra, Reino Unido.

Diagnosis— Metriorrinquido crocodylomorfo con la siguiente y única combinación de caracteres (las autopomorfias están identificadas por un asterisco*): dientes que son cercanamente circulares en corte trasversal en sus bases; con una corona más corta en proporción al corte transversal basal de otros metriorrinquidos; ápice romo; carean formada por una quilla y verdaderos dentículos microscópicos (condición microzifodonte, la dimensión de los dentículos no excede las 300 μm); dentículos formando una hilera



continúa a lo largo de ambas carenas mesial y distal, típicamente estas son pobremente definidas y con la ornamentación de las superficies del esmalte en contacto con la carena, esto puede hacer que se dificulte la observación de los denticulos, incluso bajo un escaneo de MEB*; ornamentación del diente se encuentra en toda la superficie del esmalte, en el tercio basal de la corona la ornamentación se compone de crestas apicobasales alineadas, que se convierte en un patrón anastomosado en el tercio apical*; el punto de inflexión en el margen lateral del prefrontal (en vista dorsal) es dirigido posterolateralmente con un ángulo de 70° aproximadamente desde el eje anteroposterior del cráneo; ángulo agudo (cerca de 60°) entre los procesos posteromedial y lateral del frontal (modificado por Young et al., 2013c)

Torvoneustes mexicanus (Wieland, 1910) comb. nov

(Figuras 1-2 Apéndice 1)

Holotipo— IGM 9026; fragmento de cráneo que incluye parte del maxilar y dentario en oclusión con 12 dientes conservados, espleniales formando la sínfisis mandibular (figuras 16).

Ocurrencia— Wieland (1910) localizó un sitio inadecuadamente documentado; en el norte del camino a Putla de Guerrero, cerca de 6 km al sur suroeste de la ciudad de Tlaxiaco, Oaxaca, México. En contraste con la edad Neocomiana que Weiland describió en 1910, Buchy en 2008 propone que la edad más probable es Jurásica.



Diagnosis— Especie de *Torvoneustes* con la siguiente única serie de características; dientes robustos, con compresión mediolateral fuerte, curvatura lingual y corona cónica; esmalte del diente en los dos tercios de la corona fuertemente ornamentado con largas y delgadas crestas apicobasales uniformemente espaciadas una de otras; crestas en el tercio apical de la corona, cortas y delgadas; crestas cerca del ápice dispuestas en un patrón anastomosado y extendidas sobre la carena.

La descripción detallada de IGM 9026, su asignación taxonómica y una conclusión que lo sustentan, forman parte de un estudio sometido al *Journal of South American Earth Sciences* (JSES), con fecha 15 de Febrero del 2015, bajo la autoría de Jair Israel Barrientos-Lara, Yanina Herrera, Marta S. Fernández y Jesús Alvarado Ortega (ver apéndice 1).

Subfamilia Metriorhynchinae Fitzinger, 1843

Metriorhynchinae indet.

(Figura 23-25)

Material de referencia— JAO 83; mandíbula casi completa, con la porción de la sínfisis mandibular y porciones anteriores de la región pos-sinfisial de ambas ramas (Figura 24).

Ocurrencia— Nivel de lutita bituminosas entre los niveles L4 y L5 expuestos en el Llano Yosobé de la formación Sabinal Kimmeridgiano, Tlaxiaco, Oaxaca, México (Figura 5A y B).



Descripción

Preservación general— Salvo por las terminaciones posteriores no conservadas de ambas ramas mandibulares y una porción faltante de la región sinfisial, el ejemplar JAO 83 aparenta una mandíbula casi inalterada. En general, esta mandíbula tiene forma de “Y” en donde anteriormente la sínfisis es tan larga que comprende toda la región alveolar, y mientras que atrás, ambas ramas forman un ángulo agudo de 30°. Cada una de estas ramas mandibulares, es una estructura compacta y ligeramente curvada, tanto en vista dorsal como ventral y lateral. Por otro lado, en vista lateral, la mandíbula es sigmoidea, su parte sinfisial anterior está dirigida hacia abajo, su región media muestra un margen cóncavo, y el extremo post sinfisial está proyectado hacia arriba (Figura 24D y E). Cada una de las ramas mandibulares conservadas es una estructura compuesta por tres huesos estrechamente suturados entre sí, estos huesos son el esplenial, angular y dentario.

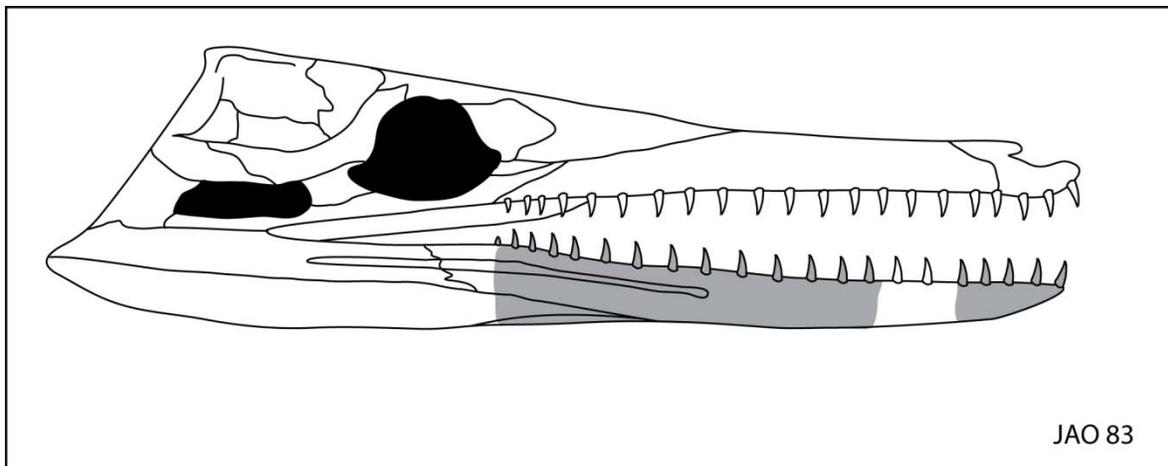


Figura 23. Reconstrucción del cráneo de JAO 83, En gris se marca los elementos óseos conservados correspondientes a la mandíbula.

Esplenial— Fragmentos anteriores de ambos espleniales están conservados en JAO 83, el esplenial participa en la mandíbula, formando gran parte de las superficies sinfisial y



ventral. En vista ventral y dorsal estos huesos tienen una forma triangular, muy larga. Los espleniales forman también parte de la superficie medial de cada una de las ramas de la mandíbula (Figura 24A, B, E, F). Ambos espleniales se unen entre sí a lo largo de una gran parte de la sínfisis hasta cerca del nivel del sexto alvéolo, en donde los dentarios finalmente forman una sínfisis, y ocupando toda la superficie ventral de la mandíbula (Figura 24E y F). En vista dorsal, los bordes laterales de los espleniales suturan con los dentarios (Figura 24A y B), mientras que en vista ventral, suturan en la región anterior, con los dentarios y en la región posterior con los angulares (Figura 24E y F). En corte transversal, los espleniales son triángulos altos en la parte anterior y hacia la región posterior de las ramas mandibulares son irregulares, en este punto forman la pared lateral y el piso del canal Meckeliano.

Angular— Los fragmentos anteriores de ambos angulares están conservados en JAO 83. Estos huesos están expuestos en vista ventral, son triangulares y alargados, ubicado entre el esplenial y el dentario. Los angulares están proyectados anteriormente hasta el límite posterior de la sínfisis (Figura 24E y F).

Dentario— Sin duda, el dentario es el hueso más grande en cada una de las ramas de la mandíbula (Figura 24B y F). Este hueso forma prácticamente toda la superficie lateral ventral y dorsal de la región anterior de la mandíbula. En vista dorsal, el dentario cubre una pequeña franja del borde lateral de la región postsinfisial. Los alvéolos, se abren sobre las superficies dorsales de ambos dentarios formando una hilera cercana a su borde lateral externo limitada a la región sinfisial. En vista dorsal y ventral, los bordes mediales de los dentarios sutura con el esplenial (Figura 24A, B, E y F).



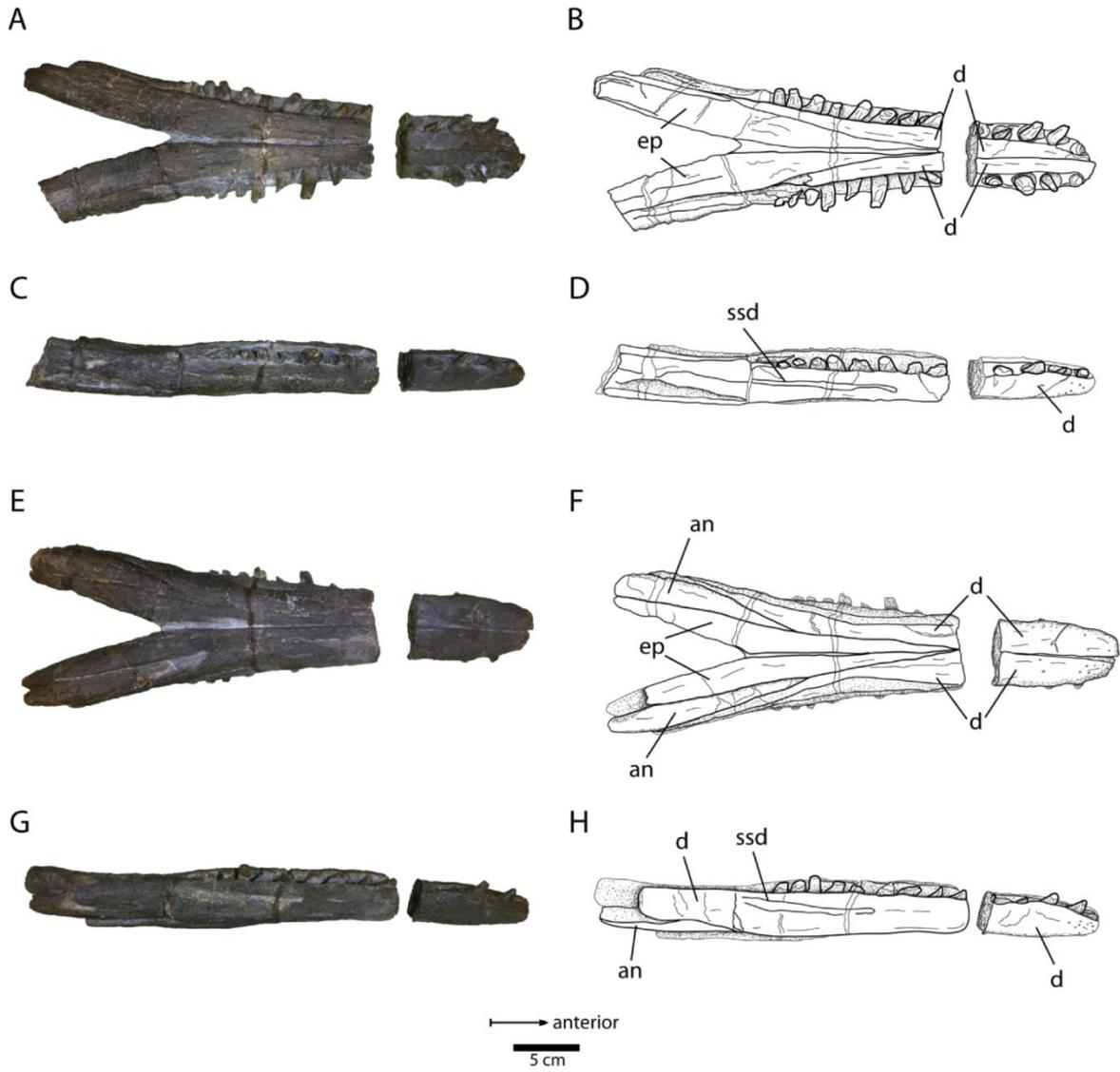


Figura 24. JAO 83, mandíbula casi completa de Metriorhynchinae indeterminado. **A**, vista lateral dorsal; **B**, dibujo de la vista dorsal; **C**, vista lateral derecha; **D**, dibujo de la vista lateral derecha. **E**, vista ventral; **F**, Dibujo de la vista ventral; **G**, vista lateral izquierda; **H**, dibujo de la vista lateral izquierda. Abreviaciones: **an**, angular; **ep**, esplenial; **d**, dentario; **ssd**, surco surangulodentario. Imágenes G y H están invertidas.

El surco surangulodentario, se extiende longitudinalmente en la parte central de la superficie lateral de ambas dentarios, es poco profundo y recto se proyecta desde el nivel



del séptimo alvéolo hasta el límite posterior de la región sinfisial, después de este punto, la parte posterior de este surco no está conservada. (Figura 24A y B).

Dentición— En JAO 83 la rama mandibular izquierda tiene 14 dientes y la derecha 13; sin embargo, este número puede ser mayor porque hay un fragmento faltante en la porción central de este ejemplar. Los alvéolos son amplios y profundos, los anteriores son más grandes y circulares que los de la sección media y posterior. La longitud de estas cavidades varía entre 20 a 10 mm. La distancia interalveolar es en promedio de 5 mm, lo que representa la tercera parte de la longitud promedio alveolar. En la rama izquierda de JAO 83, los dientes están ligeramente inclinados hacia afuera y adelante (Figura 24B y G), en la rama derecha de JAO 83, los dientes tienen una proyección totalmente horizontal (Figura 24B y D); sin embargo, se considera que esta rama se deformó durante el enterramiento y compresión del ejemplar.

Morfología dental— En JAO 83, la mayoría de los dientes están mal conservados; sin embargo, hay algunos que conservaron el esmalte y muestran detalles finos de su morfología y ornamentación. La corona de estos dientes es curva, sus bases se orientan hacia afuera y sus ápices están curvados hacia la parte interna de la mandíbula. En corte transversal, la base de los dientes es redonda y la corona dental muestra una forma ovalada. Los bordes mesial y distal de la corona son carenados. La superficie lingual es convexa desde su base hasta el ápice, en tanto que la superficie labial es sólo un poco convexa en la base y tiende a ser más plana hacia el ápice (Figura 25).



Ornamentación dental—Las carenas corren apicobasalmente por toda la corona (Figura 25 B), una de estas carenas se encuentra en el borde mesial-lingual y otra en el borde distal-labial. Las carenas son completamente lisas; es decir, que no presentan denticulos (Figura 25D y E) (condición no-ziphodonte, Andrade et al. 2010). La superficie lingual de la corona dental están ornamentada con crestas poco prominentes, numerosas, discontinuas, y de aspecto sinuosas proyectadas desde la base de la corona, sólo unas de ellas alcanzan el ápice; en cambio, la superficie labial es totalmente lisa (Figura 25A, B y C).

Análisis comparativo

El surco surangulodentario es característico de la clase Thalattosuchia (Young y Andrade 2009). Si bien el ejemplar JAO 83 no conserva el surangular, este surco es evidente en ambos dentarios, de esta manera, es posible afirmar que JAO 83 representa la clase Thalattosuchia.

JAO 83 puede ser señalado como miembro de la familia Metriorhynchidae, no por la presencia de algún rasgo distintivo, sino por exclusión. La clase Talatosuchia se compone de las familias Teleosauridae y Metriorhynchidae, un rasgo especial, diagnóstico y considerado sinapomórfico de la primera familia es el ensanchamiento anterior de la región sinfisial de la mandíbula. En JAO 83 esta condición está ausente, presenta bordes laterales, paralelos entre sí (condición recta) y es compartida por los miembros de la familia Metriorhynchidae.



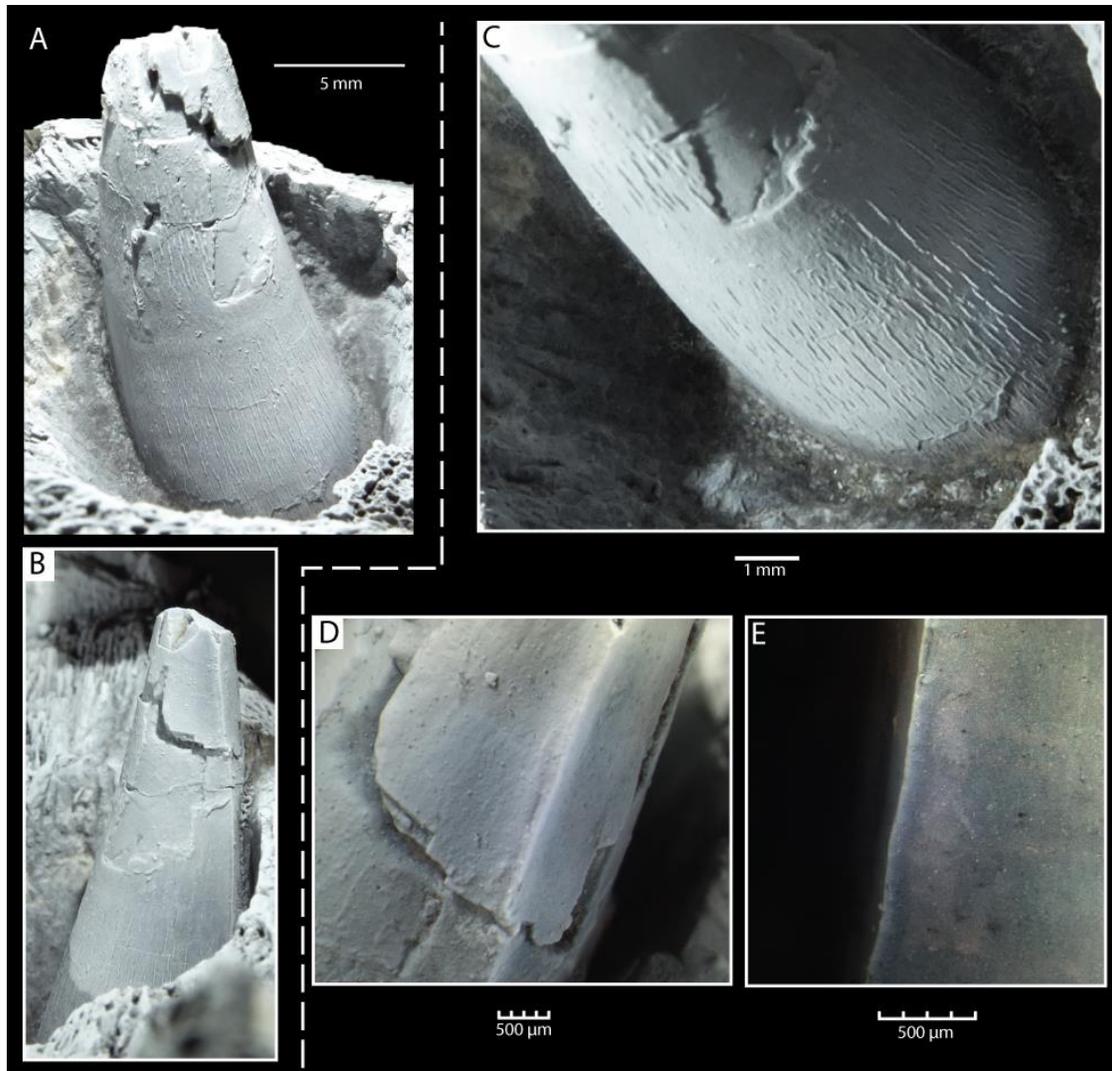


Figura 25. Detalles dentales de JAO 83, *Metriorhynchinae* indeterminado. **A**, vista lingual del diente derecho 2 dentario; **B**, vista distal del diente derecho 2 dentario; **C** acercamiento a la sección de la base del diente derecho 2 dentario; **D**, carean distal del diente derecho 2 dentario; **E**, carean distal del diente izquierdo 4 dentario.

JAO 83 puede ser fácilmente asignado a la subfamilia *Metriorhynchinae*, debido a la presenta de carenas en la corona dental sin ninguna ornamentación es decir sin verdaderos denticulos en el borde cortante (no-zifodonte) (Young y Andrade 2010; Young et al.,



2013a). Desafortunadamente, los rasgos dentales de JAO 83 son insuficientes para precisar su identidad taxonómica con mayor detalle.

Tribu Rhacheosaurini Young, Bell, y Brusatte 2011

Género *Cricosaurus* Wagner, 1858

Especie tipo— *Cricosaurus elegans* (Wagner, 1852) Wagner, 1858.

Especies Validas— *Cricosaurus macrospondylus* (Koken, 1883), *Cricosaurus elegans* (Wagner, 1852), *Cricosaurus gracilis* (Philips, 1871), *Cricosaurus suevicus* (Fraas, 1901), *Cricosaurus schroederi* (Kuhn, 1936), *Cricosaurus araucanensis* (Gasparini y Dellapé, 1976), *Cricosaurus vignaudi* (Frey et al., 2002), *Cricosaurus saltillensis* (Buchy, et al., 2006), *Cricosaurus litographicus* Herrera et al., 2013c.

Ocurrencia— Del Oxfordiano Medio (*Cricosaurus* sp.; Gasparini e Iturralde-Vinent, 2001) al Valenginiano Superior (*Cricosaurus macrospondylus* holotipo; Karl et al., 2006; Koken, 1883), Cosmopolita (Argentina, Alemania, Chile, Cuba, Francia, Mexico, Reino Unido, Rusia y Suiza).

Diagnosis— Metriorínquido talatosúquido con dientes con poca o ninguna compresión lateromedial; huesos del cráneo lisos, carente de ornamentación conspicua; ángulo agudo formado por el proceso posterolateral y posteromedial del frontal; órbita tan grande como la fenestra supratemporal, al menos en individuos maduros; surangular y angular bien desarrollados, extendidos más allá de la órbita; parte sinficial de la mandíbula escotada, sólo unos 15 mm de altura; margen lateral del prefrontal redondeado; narinas externa bifurcada por un tabique premaxilar, que termina en el final del segundo alvéolo maxilar;



cresta deltopectoral reducida o ausente; tuber calcaneum ausente o vestigial; extremo final del metatarsal I muy expandido (enmendado por Young y Andrade 2009).

Cricosaurus sp

(Figuras 26-41)

Material referido— JAO 279, ejemplar con elementos craneales y poscraneales, con la excepción de; la porción anterior del cráneo y de las ramas mandibulares; algunas vértebras y costillas; un coracoides; elementos de las extremidades anterior y posterior; un isquion; un ilion.

Ocurrencia— Lutita del Llano Yosobé, Tlaxiaco, Oaxaca, México. Kimmeridgiano, formación Sabinal (Figura 5B).

Descripción

Conservación—JAO 279 está preservada en capas de lutita de donde también son provenientes los nódulos del Llano Yosobé. Este ejemplar se encuentra en tres dimensiones; sus huesos están desarticulados, algunos fragmentados, pero la mayoría están completos, y conservan la capa cortical ósea. JAO 279 consiste en elementos aislados fuera de la matriz rocosa; como la parte posterior del cráneo, 2 ramas mandibulares y 38 vértebras. El resto del ejemplar se encuentra preservado en seis bloques grandes principales (Figura 27) (identificadas del 1 a la 6 desde la anterior a la posterior) y 14 fragmentos rocosos más pequeños, con restos de espinas dorsales, costillas y algunos otros fragmentos de hueso no identificados. El bloque 1 presenta fragmentos del cráneo como el cuadrado y



algunas costillas cervicales; el bloque 2 presenta elementos de la cintura escapular y de las extremidades anteriores, vértebras cervicales, dorsales y costillas. Todos estos elementos óseos están desarticulados, pero guardan una relación clara de cuál fue su posición de vida. El bloque 3 contiene parte de la cintura pélvica con el isquion, ilion y una porción proximal del pubis izquierdo. Los bloques 4 y 5 corresponden a parte y contraparte que contienen las extremidades posteriores; en el bloque 4 están el pubis derecho articulado con el correspondiente fémur derecho, mientras que el otro fémur está en el bloque 5 y se encuentra articulado a un fragmento de la correspondiente tibia, y ligeramente desplazado se encuentran articulado el astrágalo, el calcáneo y algunos tarsales. El bloque 6, presenta tres centros vertebrales caudales articulados con parte de su correspondiente espina neural.

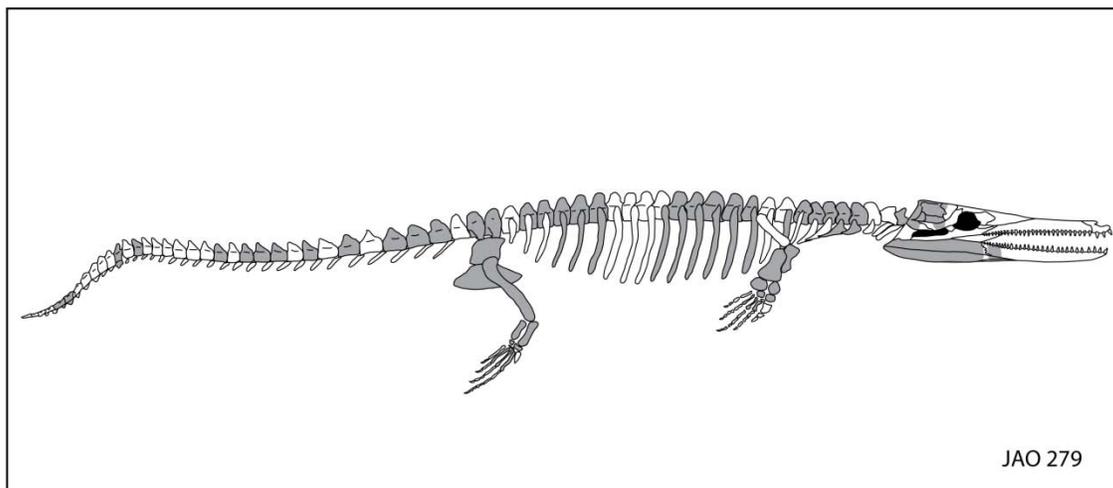


Figura 26. Reconstrucción de JAO 279, en gris se marcan los elementos óseos conservados correspondientes a partes del cráneo con mandíbula y elementos poscraneales.



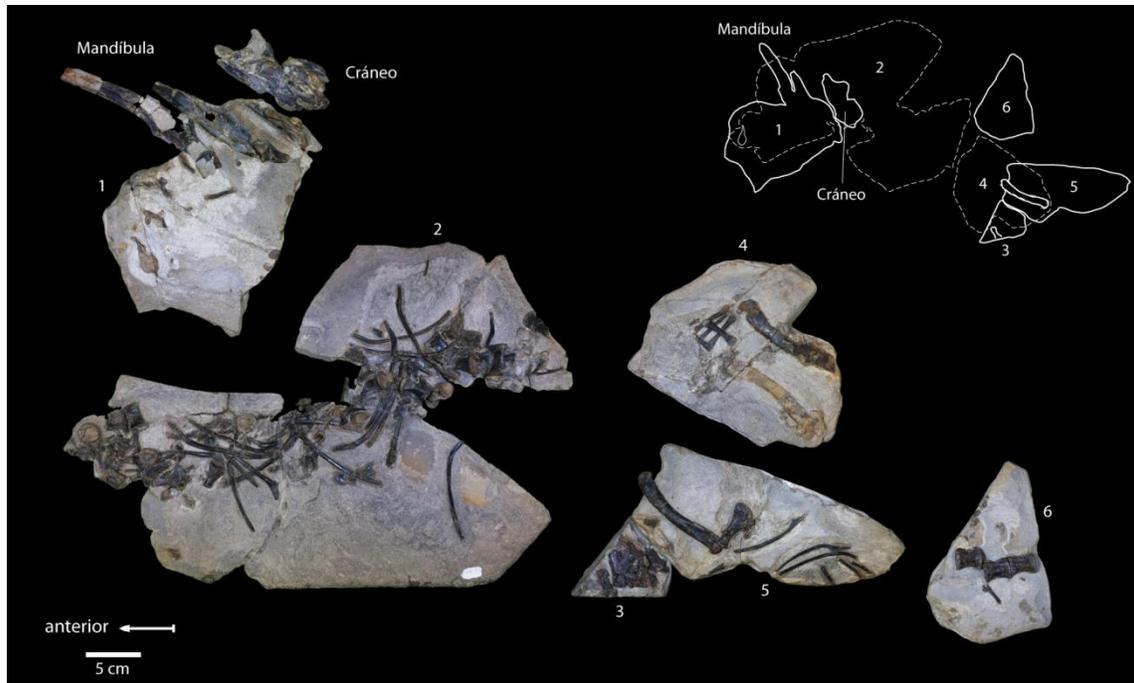


Figura 27. Ejemplar JAO 279, *Cricosaurus* sp. Los números indican los bloques de lutita sobre el que este ejemplar está conservado, los dibujos representan el contorno de cada bloque y su relación espacial entre ellos, las líneas continuas representan los bloques que están en la misma posición que las fotografías, las líneas punteadas representan los bloques que están invertidos.

Frontal—El frontal está representado únicamente por un fragmento del proceso medial, que forma la barra intertemporal junto con el parietal. El frontal forma el 60% de la barra intertemporal. El proceso medial es delgado, en vista dorsal, es de forma rectangular, con bordes laterales paralelos entre sí. La superficie del proceso medial es lisa, sólo presenta surcos pequeños longitudinales.

Lateral a la barra intertemporal y en su porción anterior, el frontal se extiende dentro las fosas supratemporal, lo que se conoce como el “piso intertemporal” (Yonug 2013b; Buchy 2008). El borde posterior del piso intertemporale se ubica poco antes de la sutura frontal-parietal (Figura 28A, C y D).



Parietal—El parietal forma la porción posterior media del cráneo (Figura 28A). En vista dorsal el parietal tiene dos procesos laterales, que forman los márgenes posteriores de las fosas supratemporales él derecho está completo pero se encuentra plegado y el izquierdo está conservado parcialmente (Figura 28E y 31); también presenta un proceso medio anterior que forma la barra interfenestral. Gran parte de la superficie posterior dorsal del parietal está erosionada, el procesos que forma la barra intertemporal presenta el tejido óseo cortical.

El borde anterior del parietal sutura con el frontal, esta sutura es irregular con un patrón interdigitado. En vista posterior, el parietal sutura con el supraoccipital de forma irregular (Figura 28E). En vista lateral, el parietal sutura de forma recta posteriormente con el proótico y anteriormente con el lateroesfenoides (Figura 28C y D). En vista lateral, en el lado derecho, el parietal forma el borde lateral de la cavidad que comunica el pasaje cráneocuadrado y los senos venosos longitudinal dorsal (Figura 28 D).

Posorbital—Dos fragmentos aislados y no articulados de ambos posorbitales se encuentran presentes en JAO 279. Estos fragmentos corresponden a los procesos frontales de los posorbitales. Estos huesos son delgados y en vista dorsal son de forma sigmoidea. Las superficies laterales interna y externa de estos fragmentos de posorbital son completamente lisas. En vista lateral son anchos en su porción posterior y hacia la región anterior se adelgazan (Figura 34). Los fragmentos de posorbital presentan parte de su contribución al piso intertemporal (Figura 29). Otro fragmento pequeño de forma triangular del posorbital derecho se encuentra conservado en lo que era la sutura de este elemento con el escamosal.



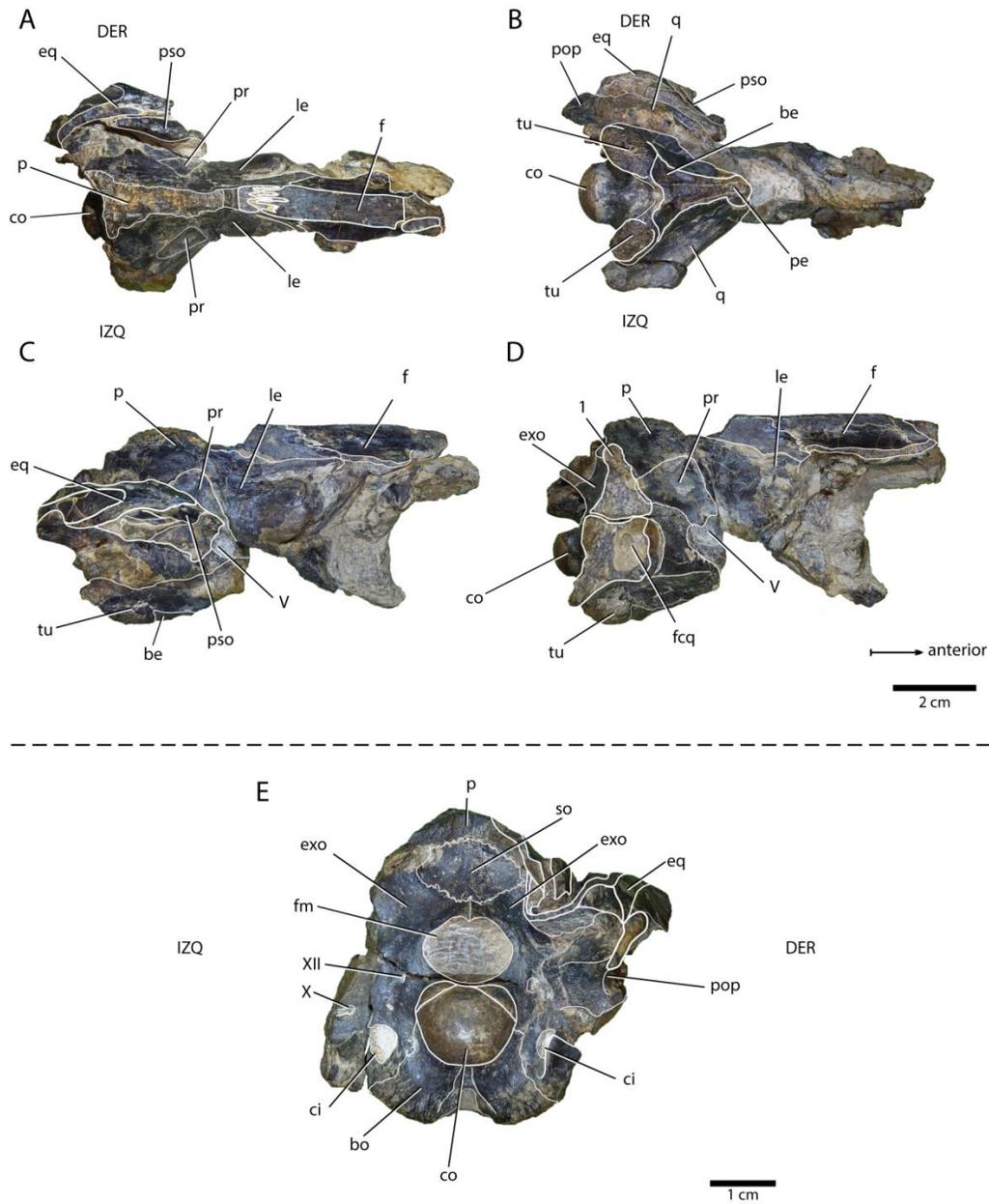


Figura 28. Basicraneo y techo craneal de JA0 279, *Crivosaurus* sp. **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral derecha; **D**, Vista lateral izquierda, **E**, vista occipital. Abreviaciones: **be**; basiesfenoide; **bt**, base de la tubera; **bo**, basioccipital; **ci**, carótida interna; **co**, cóndilo occipital; **eq**; escamoso; **exo**, exoccipital; **f**, frontal; **fcq**, foramen craneocuartado; **fm**, foramen magnum; **le**, lateroesfenoide; **p**, parietal; **pop**, proceso paroccipital; **pr**, proótico; **pso**, posorbital; **q**, cuadrado; **so**, supraoccipital; **tft**, tubo faringotimpanico; **tu**, tubera; **V**, **X**, **XII**, forámenes de los canales para los nervios craneales; **1**, cavidad que comunica el pasaje craneocuartado con el seno venoso longitudinal dorsal.



Escamosal— Sólo parte del escamosal derecho se conservó en JAO 279. Este fragmento forma parte del proceso medial y del proceso anterior del escamosal (Figura 28A, B C). El proceso medial del escamosal está completo, pero fracturado en tres porciones (Figura 8E). El escamosal en vista dorsal tiene forma de —” con un ángulo de y forma el extremo posterior-lateral de la fosa supratemporal (Figura 28). El escamosal forma el borde posterior de la fenestra supratemporal en vista dorsal. En vista dorsal, este hueso sutura de forma recta en su borde anterior con el posorbital y en su borde lateral con el parietal, en vista posterior, su borde posterior sutura con el exoccipital (Figura 28A).

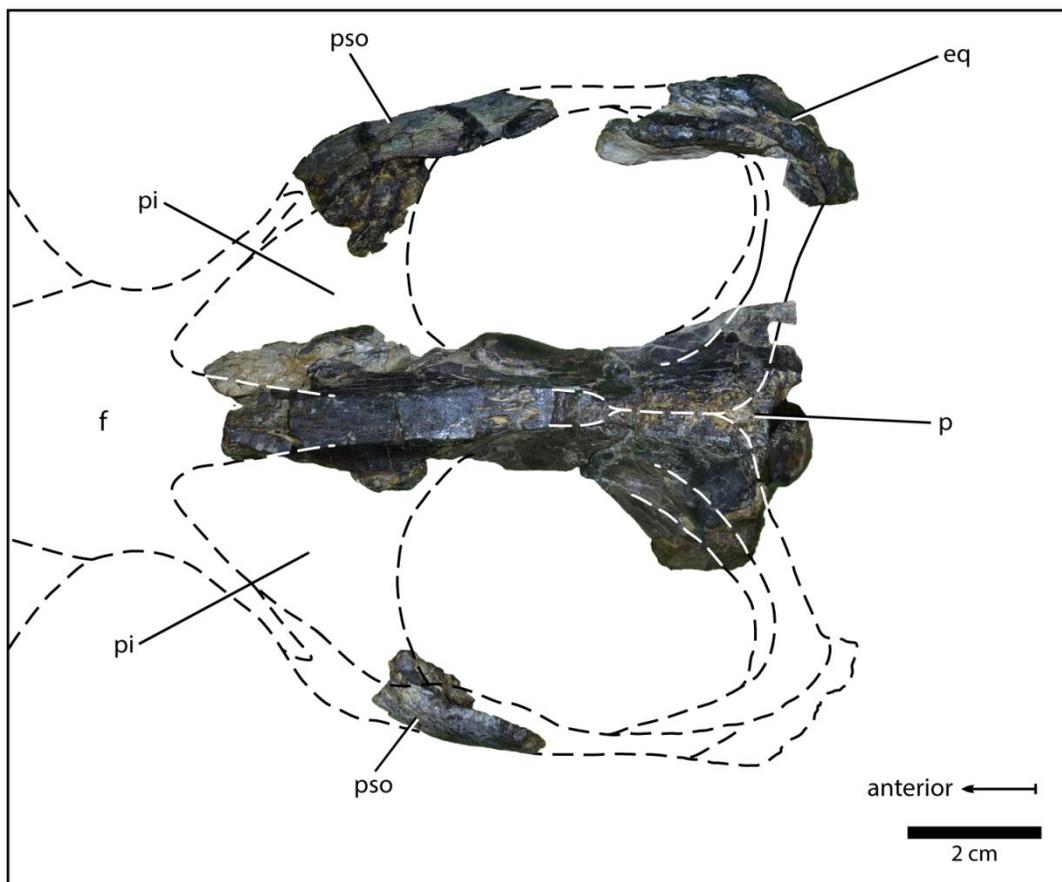


Figura 29. Reconstrucción de JAO 279, región temporal en vista dorsal de *Cricosaurus* sp. Abreviaciones: **eq**; escamosal; **f**, frontal; **p**, parietal; **pi**, pestaña intertemporal; **pso**, posorbital.



Lateroesfenoides—Ambos lateroesfenoides se encuentran presentes en JAO 279. Estos huesos son placas muy delgadas que en vista lateral son de forma trapezoidal y forman la pared interna de la fenestra supratemporal en su región anterior. Es también el elemento óseo que cubre lateralmente los lóbulos cerebrales, los cuales son semiesféricos y dispuestos en la parte lateral del cráneo (Figura 28C y D). Los lateroesfenoides dorsalmente, suturan de forma recta con el parietal. En el borde posterior estos huesos forman una sutura recta con el proótico. El borde ventral de estos elementos está completamente erosionado, sólo una parte de este borde está presente en la región posterior del cráneo, el cual forma una pequeña porción del margen dorsal de la fosa para el nervio Trigémino.

Proótico— Ambos proóticos en JAO 279 se encuentran conservados completos, pero fracturados y con algunas áreas sumidas dentro del cráneo. Se encuentran expuestos en vista lateral y forma la parte posterior-ventral de la pared de la fenestra supratemporal (Figura 28A, C y D). Los proóticos son elementos de forma triangular. Su borde dorsal es completamente recto y horizontal el cual forma una sutura con el parietal. El borde anterior de los proóticos es también recto y presenta un contacto con el lateroesfenoides. El borde posterior de los proóticos es cóncavo y está en contacto con el cuadrado hasta la región ventral donde forma casi la totalidad del margen dorsal del foramen para el nervio trigémino (Figura 28C, D).

Supraoccipital—Este elemento se encuentra bien conservado en JAO 279, se ubica en la cara posterior del cráneo, justo por encima del foramen magnum. El supraoccipital es de forma romboédrica, su superficie es lisa. En su parte central presenta un abultamiento de la



superficie en dirección sagital, esto a su vez forma dos concavidades a los lados de esta estructura. Los bordes del supraoccipital son irregulares, el borde dorsal, sutura con el parietal y el borde ventral sutura con los occipitales. En el caso del borde ventral, no forma parte del borde dorsal del foramen magnum (Figura 28 E).

Exoccipital— Ambos exoccipitales se encuentra en JAO 279, sólo se conservó la mitad media de estos elementos. El exoccipital derecho es el más completo, está deformado por el escamosal y el parietal, los cuales se plegaron en esta área, resultado de ésta deformación, el proceso paraoccipital se encuentra inclinado hacia la parte dorsal. Este proceso aunque inclinado se conservó completo y en buen estado, es corto y su superficie es completamente lisa (Figura 28E). En vida el proceso paraoccipital estaría inclinado 40° con respecto al eje lateral del ejemplar.

Los exoccipitales forman prácticamente todo el borde del foramen magnum, con la excepción de una porción ventral formada por el occipital (Figura 28E). Los exoccipitales suturan en su borde dorsal con el supraoccipital en la región media y con el parietal y escamosal en la región lateral. Los bordes ventrales de los exoccipitales suturan con el basioccipital alrededor del cóndilo occipital (Figura 28E). En vista lateral, los exoccipitales forman la pared anterior de la cavidad del oído interno, junto con el cuadrado. Sobre la superficie de los exoccipitales se encuentran los forámenes para los nervios craneales X, XI y XII (Figura 28E) y los forámenes para las arterias carótidas, que son los más grandes y se encuentran a los lados del cóndilo occipital.

Basioccipital— El basioccipital está completo y bien preservado en JAO 279, se ubica en la cara posterior y ventral del cráneo. En vista posterior forma el cóndilo occipital, con



excepción de las esquinas laterales superiores que están formadas por los exoccipitales (Figura 28E). El cóndilo occipital es tan alto y tan ancho como el foramen magnum. En vista ventral, el basioccipital forma las túberas, las cuales, son ovaladas y de superficie rugosa. Las túberas están dirigidas posterolateralmente con sus ejes centrales formando un ángulo de 50° tomando como centro el foramen de Eustaquio (Figura 28B). En la cara posterior, el basioccipital sutura lateralmente con los exoccipitales de forma irregular. En la cara ventral, el basioccipital sutura con el basiesfenoide en su borde anterior (Figura 28B). En vista ventral, el basioccipital forma el margen ventral del foramen de eustaquio. Este foramen es dos veces más largo que ancho, su borde dorsal es redondeado y el ventral es completamente recto.

Basiesfenoides— El basiesfenoides está conservado en la cara ventral del cráneo, gran parte de su superficie se encuentra erosionada, es de forma triangular. El borde lateral del basiesfenoide se encuentra en contacto con los cuadrados. El borde posterior rodea las túberas lateralmente y en la parte media es completamente recto y forma el borde posterior del foramen de eustaquio (Figura 28 B).

Cuadrado— Ambos cuadrados están conservados en JAO 279. El cuadrado izquierdo se encuentra bien conservado en su región proximal, en cambio, el cuadrado derecho se encuentra mal conservado en su región proximal, pero bien conservado en su región distal la cual se encuentra en el bloque 1 (Figuras 28B y 30). Los cuadrados son largos, su porción proximal es laminar y de aspecto tubular, mientras que su porción distal es masiva (Figuras 28B, C y 30). El cuadrado sutura con su borde medio el basiesfenoides, este borde es cóncavo. En vista lateral sutura con el proótico y forma el borde inferior del foramen



para el nervio trigémino. En la parte interna del cráneo, el cuadrado sutura con el exoccipital y forma con este último el foramen cráneocudrado. El cuadrado derecho conserva el proceso articular, es un proceso largo y comprimido dorsoventralmente. La superficie articular del proceso está formada por dos proyecciones, uno ubicado en el lado interno de forma redondeada y el otro, ubicado del lado externo de menor tamaño que el primero (Figura 30).

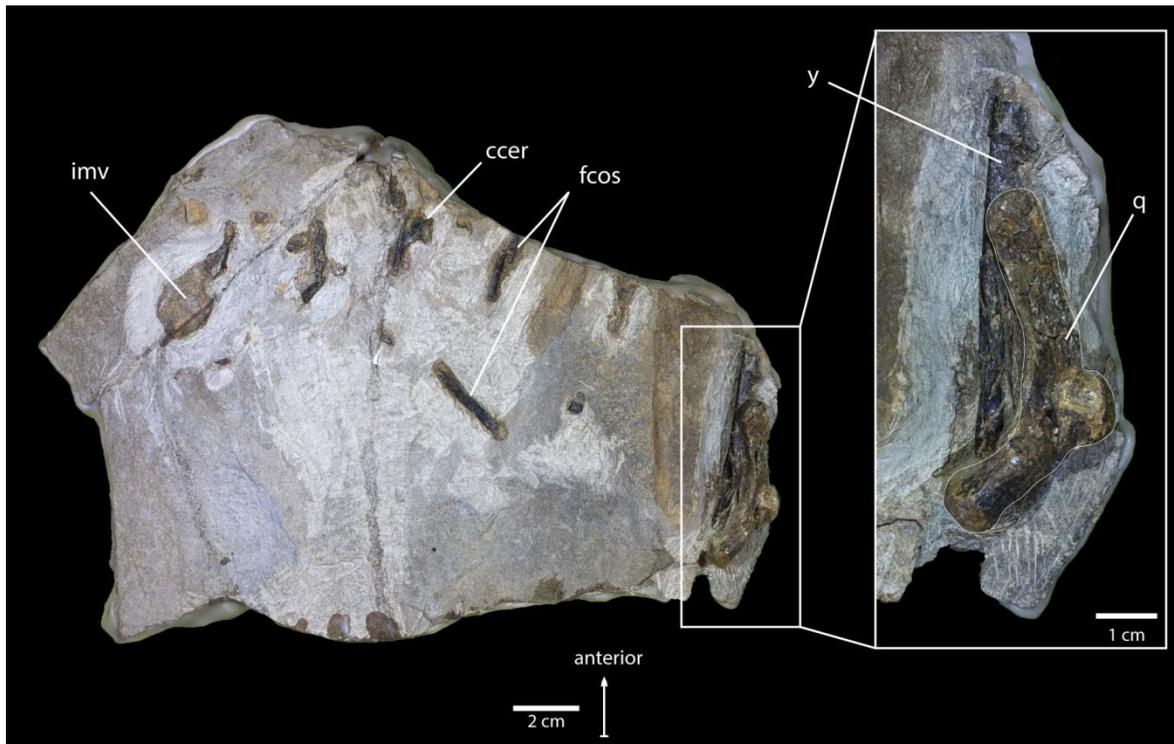


Figura 30. Bloque 1 con un acercamiento al cuadrado de JAO 279, *Cricosaurus* sp. de sedimentos Kimmeridgioanos de Yosobé, Tlaxiaca, Oaxaca, México. Abreviaciones: **ccer**, costilla cervical; **fcos**; fragmento de costilla; **imv**, impresión de vértebra; **q**, cuadrado; **y**, yugal.

Yugal— Sólo la porción posterior del yugal derecho está conservada en JAO 279. Se encuentra detrás de uno de los fragmentos del cuadrado derecho en el bloque 1 (Figura 30).



Este fragmento es una barra, comprimida lateralmente, en corte trasversal es de forma ovalada.

Fosa supratemporal— A pesar de que las fosas supratemporales no se encuentran preservadas porque los elementos que la componen se colapsaron lateralmente o no están; es posible estimar su forma y sus medidas, gracias a los fragmentos de los posorbitales y el escamosal derechos (que se encuentra plegado y a un costado del parietal). El borde posterior de la fosa supratemporal está completo, lo forman los huesos parietal y escamosal, pero se encuentra fracturado y plegado en tres partes (Figura 28E). Al medir cada fragmento de este borde, su longitud total alcanza 46 mm, desde el eje longitudinal del ejemplar, hasta el borde externo del escamosal (Figura 29). Este borde se inclina hacia atrás aproximadamente 105° con respecto al eje longitudinal del ejemplar (Figura 29). El fragmento del posorbital derecho puede ser alineado con el eje longitudinal del proceso anterior del escamosal derecho (Figura 29). A lo largo de la fenestra, el fragmento de posorbital es ubicado gracias a su fragmento del piso intertemporal, que coincide con el fragmento del piso intertemporal conservado en la barra intertemporal (Figura 29). Por último, el borde anterior de la fosa supratemporal, es de forma aguda y es estimado a menos de dos centímetros del borde anterior del frontal preservado; ya que es el punto donde se interceptan las rectas, proyectadas a partir del borde lateral del proceso intertemporal y el fragmento de posorbital ubicado en su posición de vida (Figura 29). Dadas estas interpretaciones, es posible resaltar que la forma de la fosa supratemporal es de lágrima, con el borde lateral y posterior formando un ángulo muy abierto, y el extremo anterior muy angosto (Figura 29). Las medidas de la fosa supratemporal son de 41 mm de ancho en su borde posterior y una longitud máxima aproximada de 102 mm siendo la fenestra 2.4 veces más larga que ancha.



Mandíbula—Únicamente los extremos posteriores de las ramas mandibulares se conservan en el ejemplar JAO 279. Los fragmentos de las ramas mandibulares conservados se encuentran sin ninguna deformación diagenética, salvo por algunas regiones faltantes y fracturas a lo largo de todas sus superficies, estos huesos tienen buena preservación (Figura 31 y 32). La rama derecha se encuentra más completa que la izquierda, pero ésta última presenta un fragmento aislado anterior de la rama, con un fragmento óseo laminar pequeño asociado, el cual corresponde al maxilar, esta porción de la mandíbula conserva algunos alveolos y fragmentos de dientes (Figura 33).

Dentario— Sólo un fragmento del dentario se conservó en JAO 279, se encuentra en el fragmento anterior de la rama derecha, y forma la superficie lateral externa de este fragmento. En este punto de la rama mandibular se ubican los últimos alvéolos, los cuales son evidentes por la curvatura que el dentario presenta en su borde dorsal (Figura 33C y D). El dentario sutura con el esplenial en el borde dorsal, y con el angular en el ventral. El dentario junto con el esplenial forman el canal meckeliano el cual es de forma ovoide (Figura 33A). La superficie externa del dentario es lisa, con dos surcos que se extienden longitudinalmente, el surco dorsal es el más profundo y corresponde al surco surangulodentario, el otro surco es menos profundo y más angosto (Figura 33C).

Esplenial— Ambos espleniales se encuentran conservados en JAO 279, corresponden a la región posterior y un fragmento anterior. En la región posterior de la mandíbula los espleniales son láminas que se vuelven más gruesas hacia la región anterior (Figura 31 A).



Posterior al proceso coronoide, estos hueso ocupa la totalidad de la cara interna de la rama (Figuras 31C y D; 32D), y en la región anterior de la rama mandibular, ocupan la cara ventral. En la región posterior de la rama, el esplenial sutura de forma recta con el coronoide en su borde dorsal, mientras que, su borde ventral sutura con el angular (Figura 31C y D). En el fragmento anterior de la mandíbula derecha, el esplenial sutura con el dentario en la superficie dorsal y en la superficie ventral con el angular (Figura 33B y D).

Angular— Ambos angulares se encuentran conservados en JAO 279, en la región posterior de las ramas mandibulares. En vista lateral, ocupan toda la superficie ventral de la rama mandibular (Figuras 31 B y 32 B), mientras que, en la superficie media el angular sólo ocupa la superficie inferior (Figuras 31D y 31 D). En vista lateral, el angular sutura de forma recta con el surangular con su borde dorsal. En vista media, el angular sutura de forma recta en su porción posterior con el articular, después con el prearticular, en su parte media con el surangular y por último en su parte anterior con el esplenial (Figuras 31D y 31 D). En el fragmento anterior conservado de la rama derecha, el angular sólo está representado por una barra delgada, ubicada en la cara ventral de la rama que sutura de forma recta con el dentario en su borde dorsal y con el esplenial en su borde ventral (Figura 31B y C).



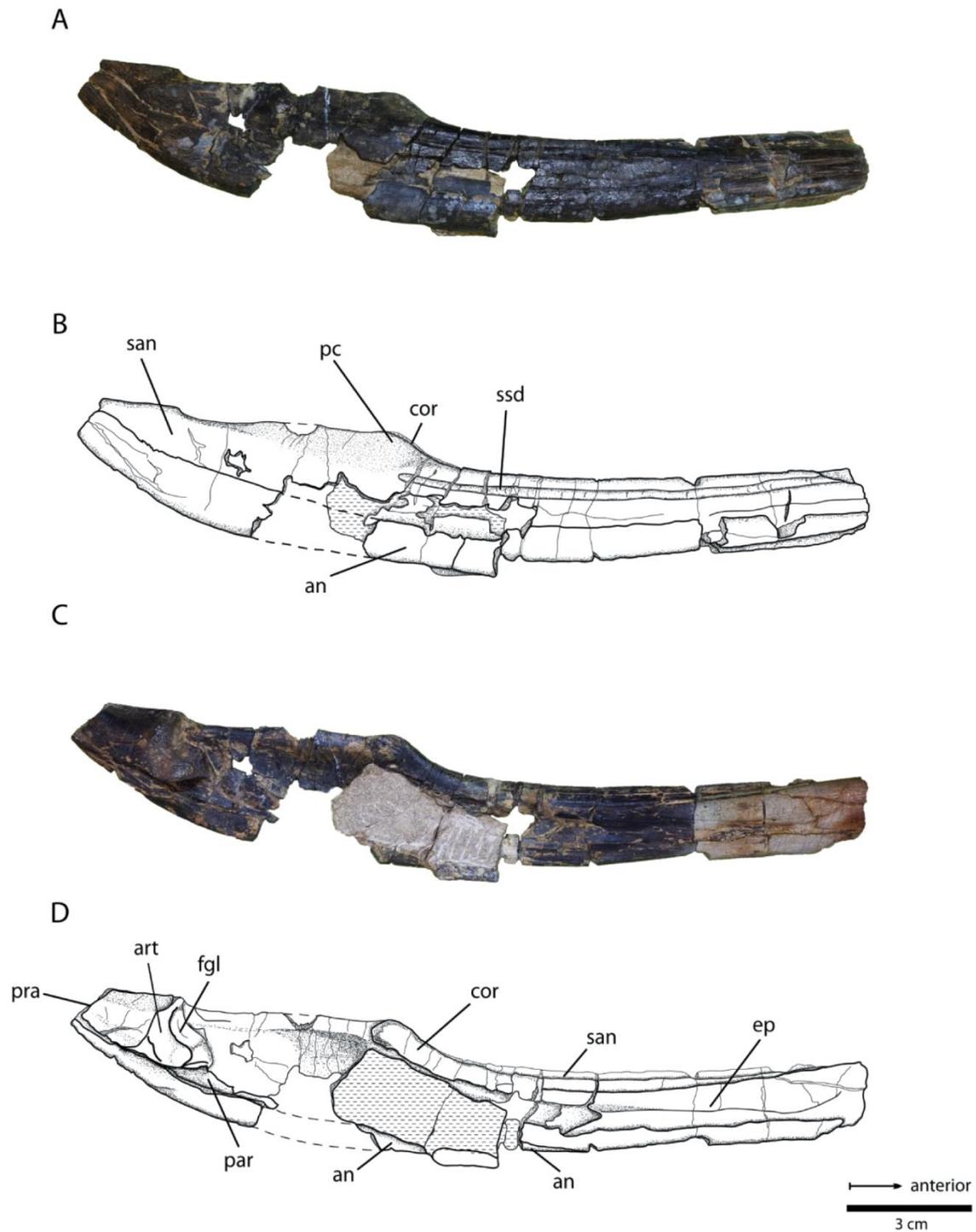


Figura 31. Mandíbula derecha de JA0 279, *Cricosaurus* sp. **A**, vista lateral; **B**, dibujo de A; **C**, vista medial; **D**, dibujo de B. Abreviaciones: **an**, angular, **art**, articular; **cor**, coronoides; **ep**, esplenial; **fgl**, fosa glenoidea; **pc**, proceso coronoide; **par**, prearticular; **pra**, proceso retroarticular; **san**, surangular; **ssd**, surangulodentadio.

Imágenes A y B están invertidas.



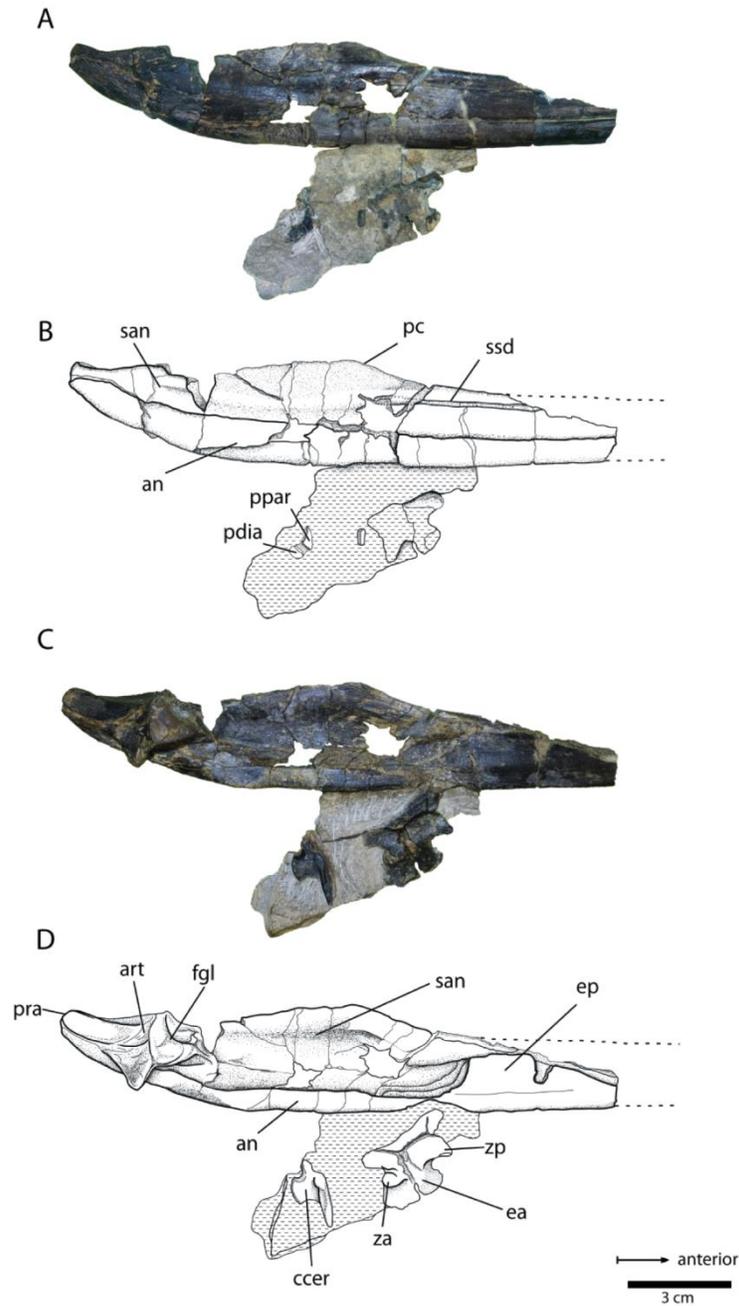


Figura 32. Mandíbula izquierda y elementos vertebrales de JAO 279, *Cricosaurus* sp. **A**, vista lateral (imagen invertida); **B**, dibujo de A; **C**, vista medial; **D**, dibujo de B. Abreviaciones: **an**, angular; **art**, articular; **ccer**, costilla cervical; **cor**, coronoides; **ea**, espina neural axis; **ep**, esplenial; **fgl**, fosa glenoidea; **pc**, procesos coronoide; **par**, prearticular; **pdia**, proceso diapoficial; **ppar**, proceso parapoficial; **pra**, proceso retroarticular; **sar**, surangular; **ssd**, surangulodentario; **za**, zigapófisis anterior; **zp**, zigapófisis posterior.

Imágenes C y D están invertidas.



Coronoides—Ambos coronoides están conservados en JAO 279. La región posterior del coronoides izquierdo está completa, mientras que la del derecho sólo está representada por un fragmento cilíndrico anterior al proceso coronóide (Figura 31C y D). El coronoides izquierdo en vista media, es una lámina extendida en la superficie dorsal que en su porción anterior se encuentra entre el esplenio y el surangular (Figura 31C y D). El coronoides sutura en su borde ventral al surangular y al esplenial de forma recta, mientras que su borde dorsal únicamente forma una sutura recta con el surangular (Figura 31C y D).

Surangular— Ambos surangulares están conservados en JAO 279. En vista lateral, los surangulares forman la superficie dorsal de la región posterior de la mandíbula, incluyendo la superficie del proceso coronóide. El proceso coronóide es poco conspicuo, ya que sobrepasa por muy poco con respecto a la altura del articular (Figuras 31B y 32 B), como en el caso de *Cricosaurus macrospondylus* (Hua et al., 2000), esto contrasta con *Cricosaurus araucanensis* y *Cricosaurus vignaudi*, donde el proceso coronóide está muy desarrollado (Gasparini y Dellapé 1976; Frey et al., 2002). En vista lateral, el surangular sostiene el surco surangulodentario, el cual es ancho y poco profundo y se distribuye desde la altura del proceso coronóide hasta la porción anterior del fragmento mandibular (Figuras 31B y 32 B). En vista lateral, el surangular sutura con el angular con su borde ventral en la región posterior de la rama mandibular. En vista medial, el surangular sutura con el esplenial en su borde anterior, y sutura con el coronoides en su borde ventral, con el articular y prearticular en su borde posterior y con el angular en su borde ventral (Figuras 31C, D, 32 C, D). El surangular junto con el angular se extiende en dirección anterior más allá de la región orbital.



Articular— Ambos articulares se encuentran presentes en JAO 279. En vista dorsal, el articular se divide en dos superficies, la superficie posterior es larga y triangular y corresponde al proceso retroarticular, la superficie anterior es una cavidad que corresponde a la fosa glenoidea y está dividida en dos concavidades (Figura 31D y 32 D). En vista media el articular tiene un proceso de forma triangular dirigido en dirección ventral. Este proceso es común en Metriorrínquidos [e.g. *Plesiosuchus menselii*, *Tyrannoneustes lythrodectikos*, *Purranisaurus poteri* y *Cricosaurus araucanensis*, (Gasparini y Dellapé 1976; Young et al., 2012b; Foffa et al., 2014; Herrera et al 2015)] (Figura 31D y 32 D). El articular en vista medial, sutura en su borde ventral con el angular y el resto de sus bordes con el articular.

Prearticular— Sólo el prearticular izquierdo está conservado en JAO 279, consiste en una pequeña lámina triangular con una de sus esquinas dispuesta anteriormente, otra posteriormente y otra en dirección dorsal (Figura 31D). El prearticular se encuentra justo por debajo del articular a la altura de la fosa glenoidea. El borde ventral del prearticular mantiene un contacto con el angular, mientras que, el borde anterior de este hueso sutura con el surangular y su borde posterior con el articular.

Dentición— Sólo el ápice de una corona dentaria y la base de otra corona están conservados en la rama mandibular derecha. Es difícil determinar los detalles de éstos, sin embargo, es posible observar que el ápice del diente presenta una carena en su margen distal y que al menos en la región apical, la carena es lisa (no serrada). Tampoco es posible determinar la forma o disposición de los alveolos de este ejemplar (Figura 33E y F).



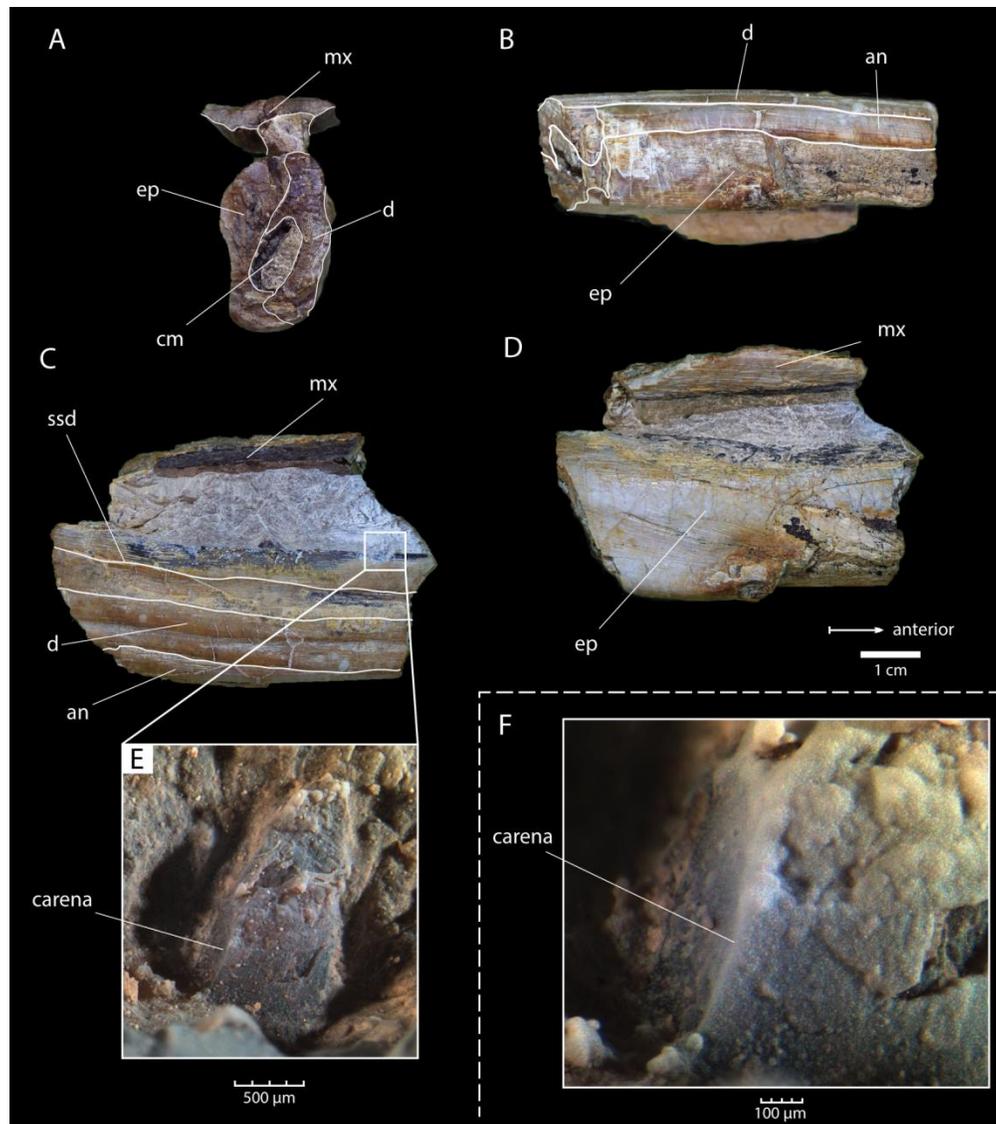


Figura 33. Fragmento más anterior conservado de la mandíbula derecha de JAO 279, *Cricosaurus* sp. **A**, vista posterior; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral; **D**, vista medial; **E**, acercamiento a la porción apical de un diente de remplazo; **F**, acercamiento a **E**, sección de carena distal del diente. Abreviaciones **an**, angular; **d**, dentario; **cm**, canal mekeliano; **ep**, esplénial; **ssd**, surco surangulodentadio. Imagen D está invertida.

Vértex cervicales—En JAO 279 están conservados 6 centros vertebrales cervicales; dos de ellos se encuentran desarticulados; los otros están sobre la superficie del bloque 2 (Figura 39) también se conserva una espina neural aislada que corresponde a la espina del axis (Figura 32).



Sólo el elemento central del atlas llamado odontoide está conservado. El odontoide está comprimido ateroposterirmente, en vista articular es de forma trapezoidal (Figura 34). Cada cara lateral del odontoide tiene una faceta de forma ovoide la cual articula con el *hypocentrum* (Figura 34C). En vista dorsal, este elemento presenta la superficie ventral del canal neural, el cual es de forma pentagonal y está delimitada por un borde afilado, en la parte central esta superficie presenta dos forámenes ovoides (Figura 34D). En la cara ventral el odontoide muestra claramente un surco que divide esta superficie en dos pequeñas protuberancias (Figura 34E). La superficie posterior del odontoide es convexa mientras que la anterior es cóncava, en esta última es donde se articula el cóndilo occipital (Figura 34B).

Sólo la espina neural del axis se encuentra conservada y se ubica dentro de la matriz rocosa asociada a la rama mandibular derecha (Figura 33C y D). Es una espina baja comparada con las de las demás vértebras del ejemplar. La espina neural del axis tiene dos procesos, el primero de ellos de forma cuadrangular y dispuesto en dirección anterior y el otro más grande de forma triangular y dirigido posteriormente (Figura 33 C y D).

En el ejemplar JAO 279 se conservan tres vértebras cervicales anteriores, estas vértebras son cilíndricas, casi tan altas (15 mm) como largas (17 mm). Las caras articulares de estas vértebras son de forma ovalada (Figura 35C y D). En vista ventral, presentan la hypoapófisis poco desarrollada que corre de manera longitudinal (Figura 35A). Las diapófisis de estas vértebras son apenas protuberancias que emergen de la parte ventral de la espina neural (Figura 35B, C, D y E), mientras que, las parapófisis son pequeñas protuberancias que emergen en la región lateral-ventral-anterior de los centros vertebrales (Figura 35E).



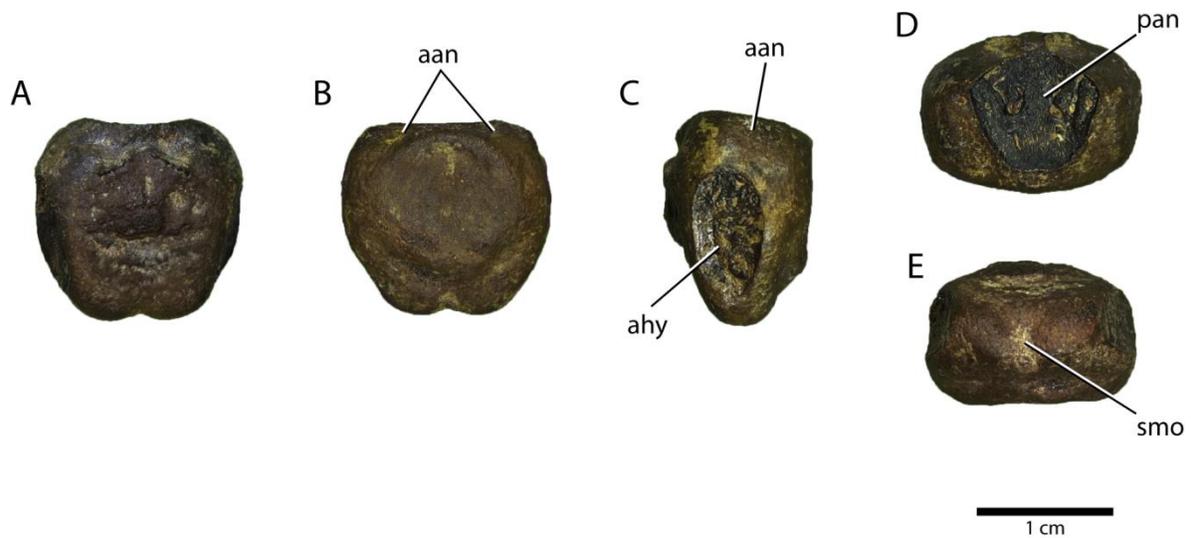


Figura 34. Odontoide del atlas de JAO 279, *Cricosaurus* sp. **A**, vista posterior; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral; **D**, vista ventral; **E**, vista ventral. Abreviaciones: **aan**, articulación para el arco neural; **ahy**; articulación *hypocentrum*; **smo**, surco medio del odontoide.

En el ejemplar JAO 279 se conservan dos vértebras cervicales posteriores, estas vértebras son cilíndricas, tan altas (18 mm) como largas (18 mm). La caras articulares de estas vértebras son de forma circular (Figura 35G y H). En vista ventral, estas vértebras tiene muy desarrollada la hypoapófisis (Figura 35 F). Las diapófisis en estas vértebras brotan de las partes inferior de los arcos neurales y son muy desarrolladas (Figura 35 G y H), mientras que las parapófisis son reducidas protuberancias que se encuentran en la superficie lateral en el borde anterior central del centro vertebral (Figura 35F, G e I). Las zigapófisis anteriores y posteriores en estas vértebras se encuentran en la misma altura (Figura 35G y H). Las espinas neurales de las vértebras cervicales posteriores son en promedio 1.2 veces más alta que larga, sus bordes anterior y posterior son convexos siendo el posterior más largo que el anterior. El borde dorsal de esta espina es convexo (Figura 39B).



A lo largo de la serie de vértebras cervicales el proceso parapofisial se desplaza hacia el borde anterior del centro vertebral, por lo que en las vértebras cervicales anteriores el proceso es más cercano al borde posterior de la vértebra (Figura 35E).

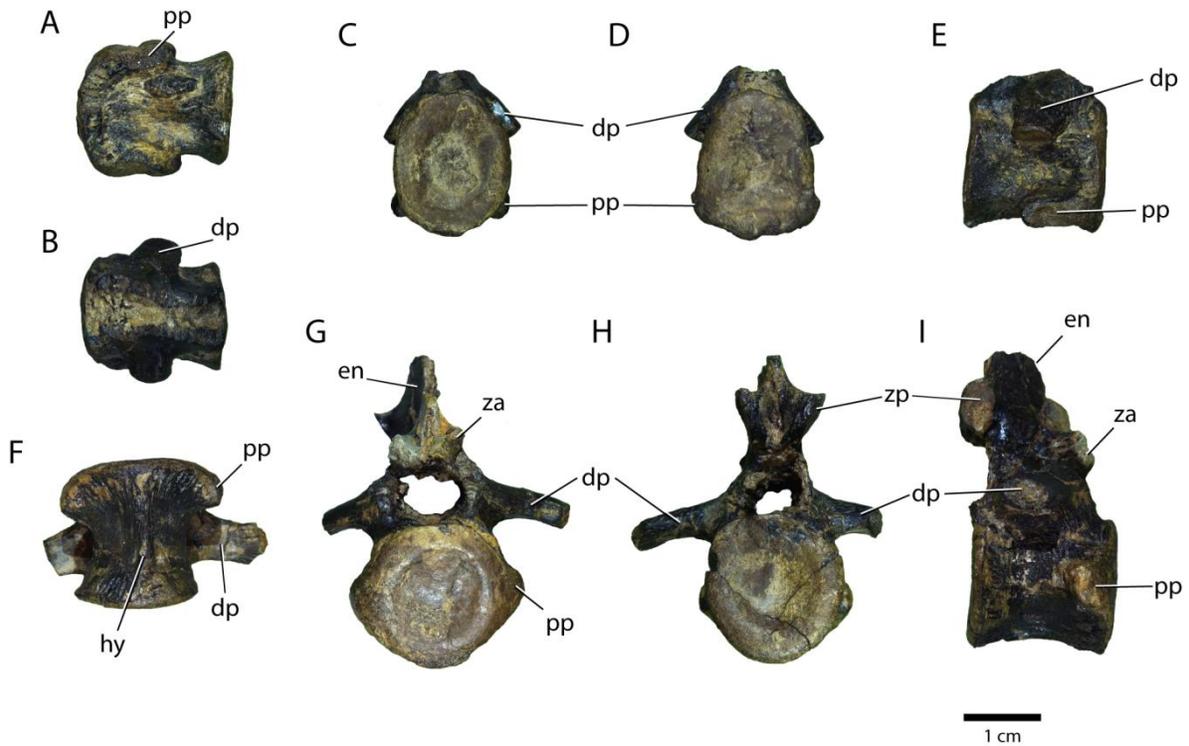


Figura 35. Vértices cervicales de JAO 279, *Cricosaurus* sp. **A, B, C, D, E**, vértebra anterior; **A**, vista ventral; **B**, vista dorsal; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior; **E**, vista lateral; **F, G, H, I**, vértebra posterior; **F**, vista ventral; **G**, vista anterior; **H**, vista posterior; **I**, vista lateral. Abreviaciones: **en**, espina neural; **dp**, diapófisis; **hy**, hypoapófisis; **pp**, parapófisis; **za**, zigapófisis anterior; **zp**, zigapófisis posterior.

Vértices dorsales— En JAO 279 están conservadas 14 vértebras dorsales; debido a la conservación del ejemplar, no es posible reconocer que vértebras son torácicas y cuales lumbares con precisión. Cuatro sólo cuentan con la mitad del centro vertebral. Las otras vértebras, las más completas y mejor conservadas están depositadas sobre el bloque 2 (Figura 39).



Las vértebras dorsales son 1.4 veces más largas que altas. Las caras articulares de estas vértebras son ovaladas. Ambas superficies articulares de los centros vertebrales son cóncavos. En vista lateral, la diapófisis y parapófisis se encuentran alineados uno delante de otro sobre el arco neural de la vértebra. Estos procesos son ovoides en la base y semi-triangular en su parte más distal. En vista ventral las diapófisis y parapófisis se encuentran parcialmente fusionados, la diapófisis es de la mitad del largo que la parapófisis. En vista ventral los centros vertebrales presentan la típica forma de reloj de arena común en *Thalatosuchia* con un estrechamiento en su parte central (e.g. Fraas 1902; Herrera 2013a; entre otros). En vista lateral, las espinas neurales de las vértebras dorsales son rectangulares, siendo 1.1 veces más largas que altas. Los bordes anterior y posterior de estas espinas son rectos mientras que el borde dorsal es ligeramente curvado (Figura 39B).

Vértebras sacras— En JAO 279 las vértebras sacras articuladas están conservadas. La primera vértebra, está conservada únicamente en su porción posterior, y la segunda está casi completa (Figura 36). El centro vertebral de la segunda vértebra sacra es 1.2 veces más largo que alto. Las caras articulares de las vértebras sacras son ovaladas y planas. La segunda vértebra sacra conserva parte de las costillas que se articula prácticamente en casi toda la superficie lateral del centro vertebral (Figura 36C y D). La costilla está dirigida ventrolateralmente (Figura 36 A y B).



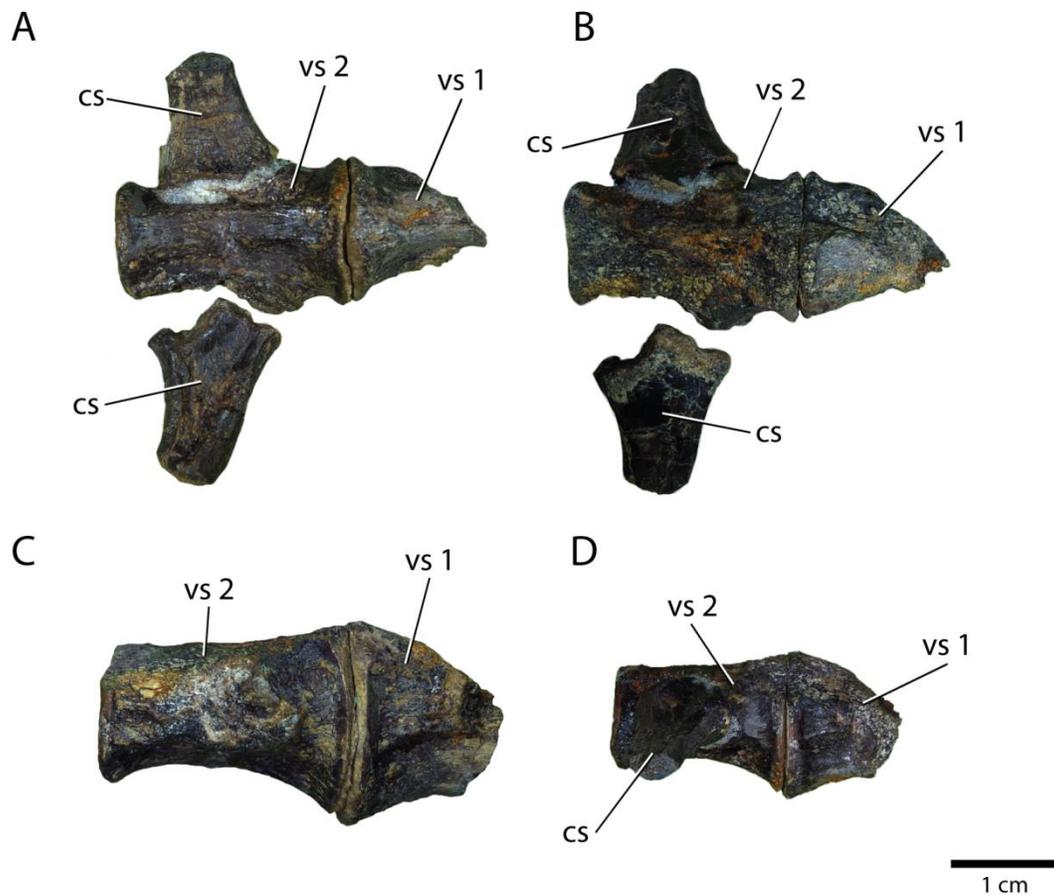


Figura 36. Vértebra sacras de JAO 279, *Cricosaurus* sp. **A**, vista ventral; **B**, vista dorsal; **C**, vista lateral izquierda; **D**, vista lateral derecha. Abreviaciones: **cs**; costillas sacras; **vs1-2**, vértebra sacra.

Vértebra caudales— En JAO 279 se conservan 17 vértebras caudales, tres vértebras anteriores articuladas están conservadas en el bloque 6 (Figura 31). El resto de las vértebras están desarticuladas y algunas de ellas incompletas. El ejemplar también conserva 11 espinas neurales aisladas.

Las vértebras caudales anteriores son cilíndricas, su proporción es 1.2 veces más largas que anchas. Las caras articulares de estas vértebras son de forma hexagonal (Figura 37). Algunas espinas neurales de las vértebras caudales anteriores están conservadas, Estas están formadas por dos procesos separados por una muesca muy marcada, el proceso



anterior es muy pequeño mientras que el proceso posterior forma gran parte de la espina neural. Esta característica es descrita por Herrera et al., (2013b) para *C. araucanensis*, estos mismos autores también refieren esta característica a *C. suevicus*. Por su parte Fraas (1902) refiere esta característica solo para *Rhacheosaurus gracilis*.

Las vértebras caudales posteriores son 1.4 veces más largas que anchas y están fuertemente comprimidas lateralmente (Figura 38 E-I). Las caras articulares de estas vértebras son ovoides. Las últimas vértebras caudales conservan su espina neural, la cual se encuentra fusionada al centro vertebral, esta condición es observable al menos hasta las vértebras que forman la curvatura de la cola, ya que una de ellas se encuentra conservada en JAO 279 (Figura 38G).

Costillas— Las costillas de JAO 279 están prácticamente desarticuladas y dispersas en torno al eje del cuerpo; una está conservada cerca de la mandíbula derecha (Figura 32) y el resto en los bloques 1, 2 y 5 (Figuras 30, 39 y 42 B).

Las costillas cervicales tiene forma de —” con sus procesos parapofisial y diapofisial dirigidos dorsalmente (Figura 30A y B), el proceso diapofisial es más ancho y alto que el parapofisial y la superficie articular de ambos procesos es ovoide (Figura 39A).

Las costillas dorsales son estructuras alargadas; curvas y ovoides en corte transversal. Las costillas dorsales más anteriores tienen un proceso parapofisial corto y ancho inclinado lateralmente mientras que el proceso diapofisial es más corto y paralelo al eje principal de la costilla (Figura 39). Las costillas dorsales posteriores tienen un proceso parapofisial largo y delgado (3 veces más largo que el proceso diapofisial) y es paralelo al eje central de la costilla. El proceso diapofisial de las costillas posteriores es corto y perpendicular al eje principal de la costilla (Figura 39).



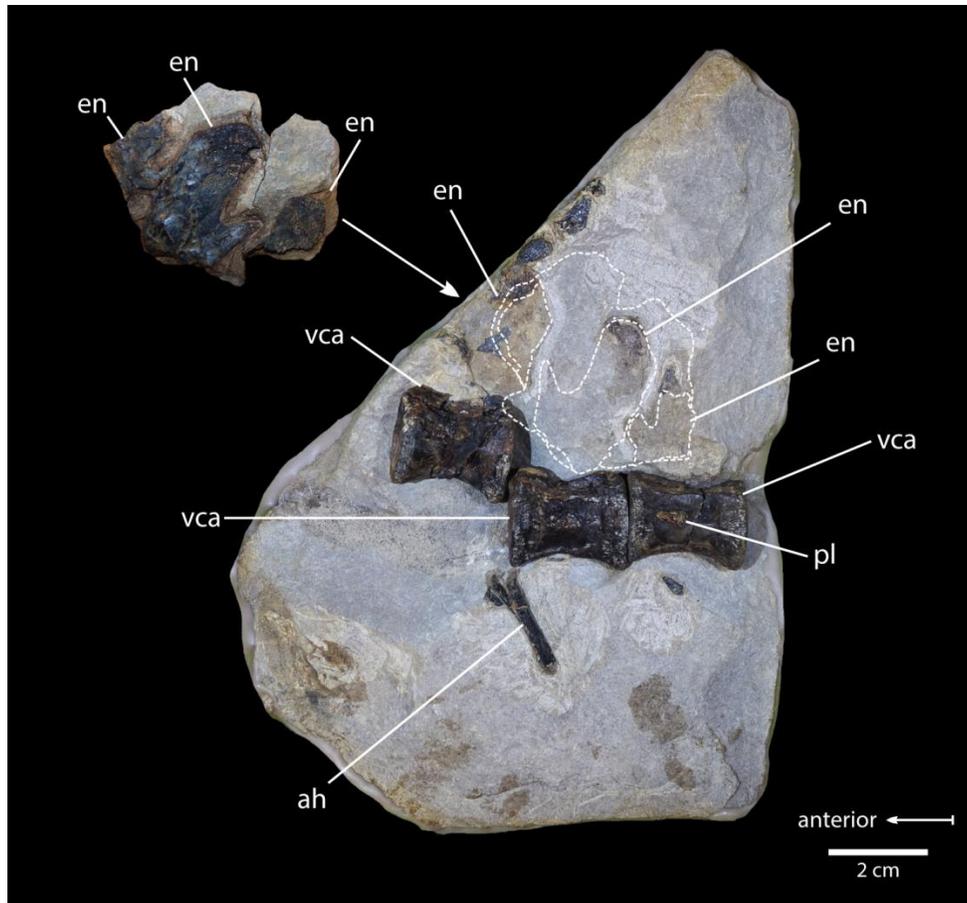


Figura 37. Bloque 6 con vértebras caudales anteriores de JAO 279, *Cricosaurus* sp. Abreviaciones: **ah**, arco hemal; **en**, espina neural; **pl**, procesos lateral; **vca**, vértebra caudal anterior.

Arcos hemales— En JAO 279, sólo se conservó un arco hemal en el bloque 6. En vista anterior-posterior este elemento tiene forma de “Y” con dos procesos articulares cortos ligeramente separados entre sí, estos son las superficies de articulación con el cuerpo vertebral correspondiente. Este arco hemal es lateralmente plano, y muestra un borde distal redondeado (Figura 37).



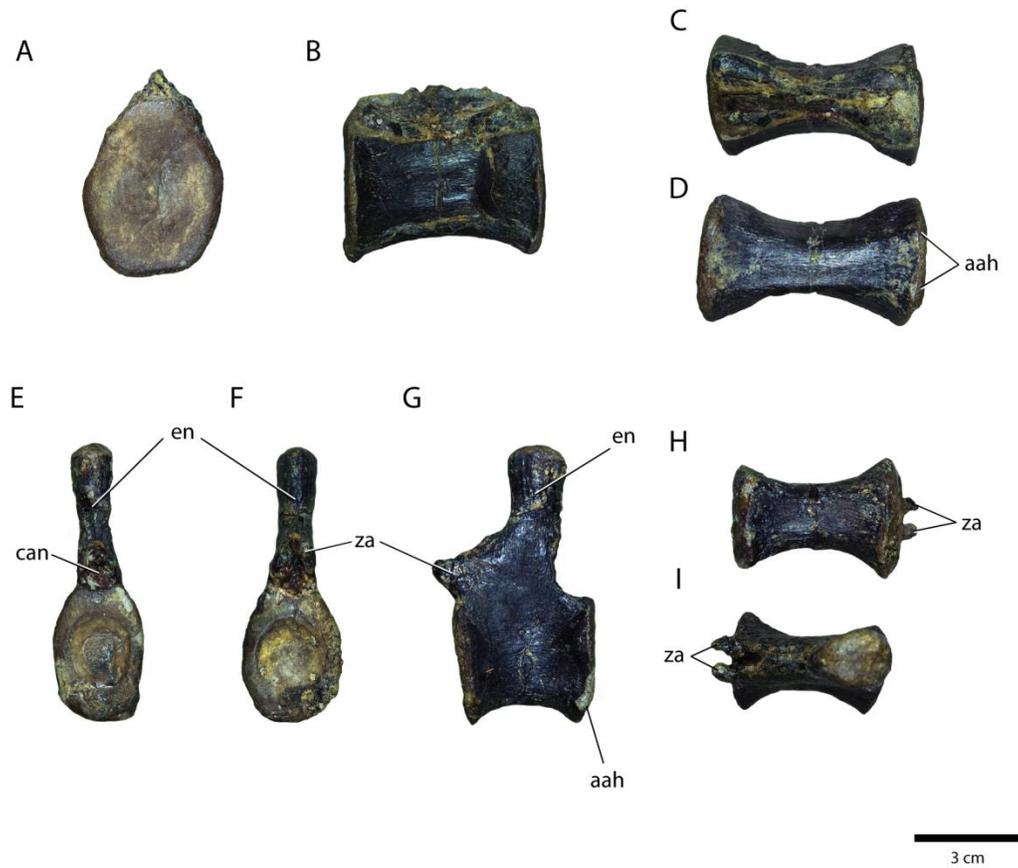


Figura 38. Vértabras caudales posteriores de JA0 279, *Cricosaurus* sp. **A, B, C, D**, vértebra caudal posterior; **A**, vista articular; **B**, vista lateral; **C**, vista dorsal; **D**, vista ventral; **E, F, G, H, I**, vértebra posterior de la región de la curvatura caudal de la columna vertebral; **E**, vista posterior; **F**, vista anterior; **G**, vista lateral; **H**, vista ventral; **I**, vista dorsal. Abreviaciones: **aah**, articulación para el arco hemal; **can**, canal neural; **en**, espina neural; **za**, zigapófisis anterior; **zp**, zigapófisis posterior.

Esqueleto apendicular— En JA0 279, se conservó de la cintura escapular sólo un coracoides; de las extremidades anteriores se conservaron los dos húmeros, dos radios, dos ulnas y tres metacarpos izquierdos y un metacarpo derecho; de la cintura pélvica se conservó el ilion, isquion, el pubis derecho y parte del pubis izquierdo; de las extremidades posteriores se conserva sólo el fémur derecho, y de la extremidad izquierda, el fémur, un fragmento de fibula, tibia, astrágalo, calcáneo, tres metatarsos y una falange.



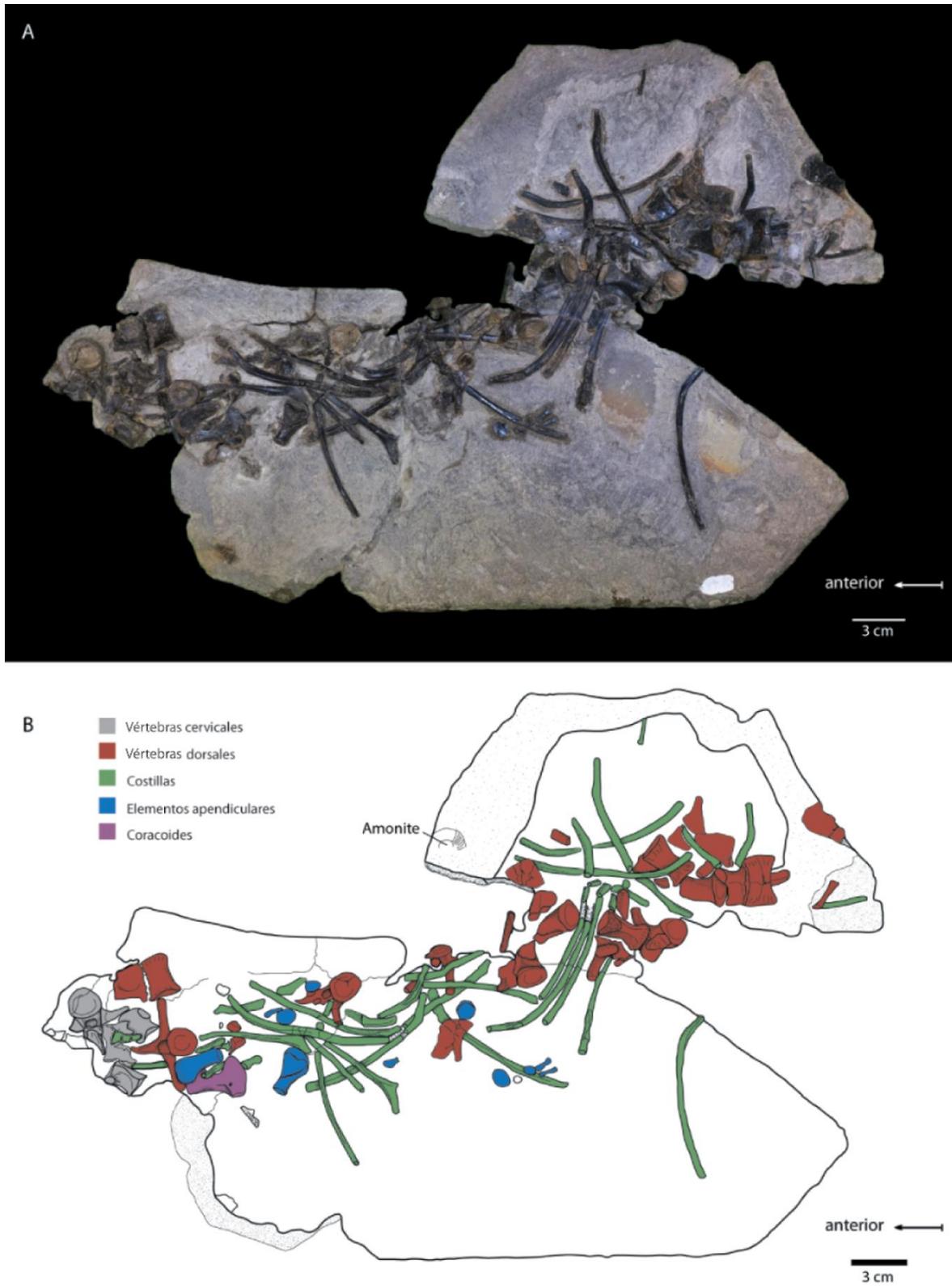


Figura 39. Bloque 2 con vértebras dorsales, costillas, y elementos apendiculares anteriores de JAO 279, *Cricosaurus* sp.



Coracoides— Sólo uno de los coracoides se conserva en JAO 279, el cual se encuentra en la bloque 2, desarticulado pero asociado con los demás elementos correspondientes a las extremidades anteriores. El coracoides es un elemento plano, comprimido dorsoventralmente, con una constricción central y dos expansiones laterales en forma de abanicos. En este hueso los márgenes anterior y posterior son cóncavos (formando la constricción), mientras que los márgenes distal y proximal son convexos (formando las expansiones). El extremo anterior del coracoides es menos extendido que el posterior (Figura 40). El coracoides mide 23.31 mm de alto y 33.46 mm de largo; en la constricción mide 10.21 mm de alto. La superficie del coracoides es lisa, la parte más cercana al borde ventral de la expansión distal tiene el foramen del coracoides el cual es de forma redonda. La superficie articular para la escápula se ubica en el margen posterior de la expansión distal, su forma es ovalada.

Húmero— Ambos húmeros se conservaron en JAO 279, en vista dorsal-ventral tienen forma de paleta, su extremo proximal es 1.5 veces más grande que el distal, su anchura en el extremo proximal es de 12 mm y en el extremo distal es de 8.5 mm, su largo es de 27 mm. El húmero está comprimido dorsoventralmente, excepto en el extremo proximal donde se engrosa en la parte central formando una proyección pequeña que se eleva en dirección ventral. El borde posterior del húmero es cóncavo y el anterior es convexo, este ultimo borde soporta la cresta deltopectoral, que es una proyección poco desarrollada dirigida anteriormente (Figura 40).



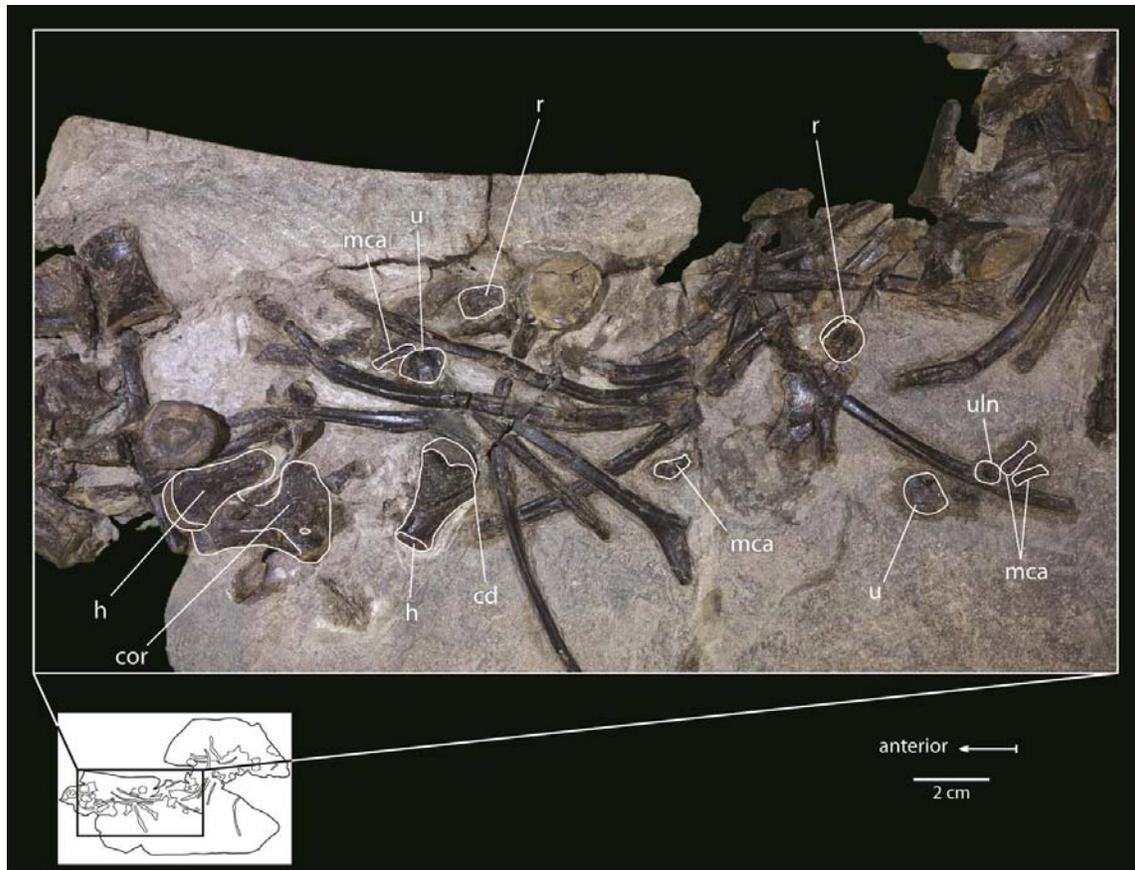


Figura 40. Acercamiento a la región anterior del bloque 2 de JAO 279, *Cricosaurus* sp. Abreviaciones: **car**, carpo; **cd**, cresta deltopectoral; **cor**, coracoides; **h**, húmero; **mca**, metacarpo; **r**, radio; **u**, ulna; **uln**, ulnar.

Radio— En JAO 279 ambos radios se encuentran conservados. Estos huesos son casi cuadrangulares, con bordes redondeados a excepción de dos borde rectos que forman un ángulo de 90° (Figura 40). Dorsoventralmente los radios son casi tan anchos como altos, miden 9 mm de alto y 8.5 mm de ancho, en este hueso la superficie ventral y dorsal son lisas. La esquina formada por los bordes rectos de los radios corresponde a la esquina distal del radio, las superficies correspondientes a estos bordes corresponden a las articulaciones para la ulna y el radial.



Ulna— En JAO 279 ambas ulnas se encuentran conservadas. En vista dorsal, este hueso es de forma ovoide o semi-rectangular, dorsoventralmente es más delgado que el radio. Entre los bordes posterior y distal forma un margen cóncavo; mientras que los bordes anterior y proximal forman un margen convexo (Figura 40). Cada ulna mide 10 mm de largo y 12 mm de ancho, sus superficies ventral y dorsal son lisas.

Ulnar—JAO 279 sólo conserva el ulnar derecho. Aunque su preservación no es muy buena, es posible distinguir algunas características. Su forma es casi trapezoidal y muy delgado dorsoventralmente. Su borde proximal es recto y este lado del ulnar es el que articula con los metacarpal (Figura 40). Sus medidas son de 6 mm de largo y 5 mm de ancho.

Metacarpo—En JAO 279 se conservan dos metacarpos completos. Están cerca del ulnar, están conservados juntos, casi en posición de vida, algunos otros elementos fragmentarios también han sido identificados como posibles metacarpales. Los metacarpales son de forma columnar, con una constricción en el centro. Son tan delgados dorsoventralmente como el ulnar; dada su forma y cercanía con éste, es posible que se traten de los metacarpales II y III (Figura 40). Como en *C. araucanensis* y en *C. suevicus* el ulnar articula con el II y III metacarpal (Fraas, 1902; Herrera et al, 2009; Herrera et al., 2013a).



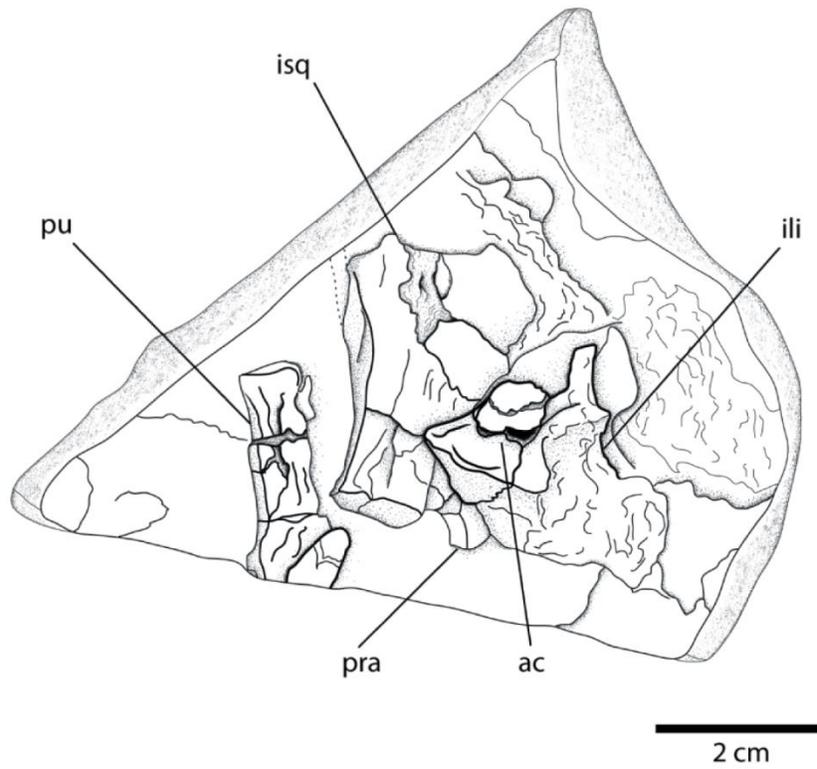
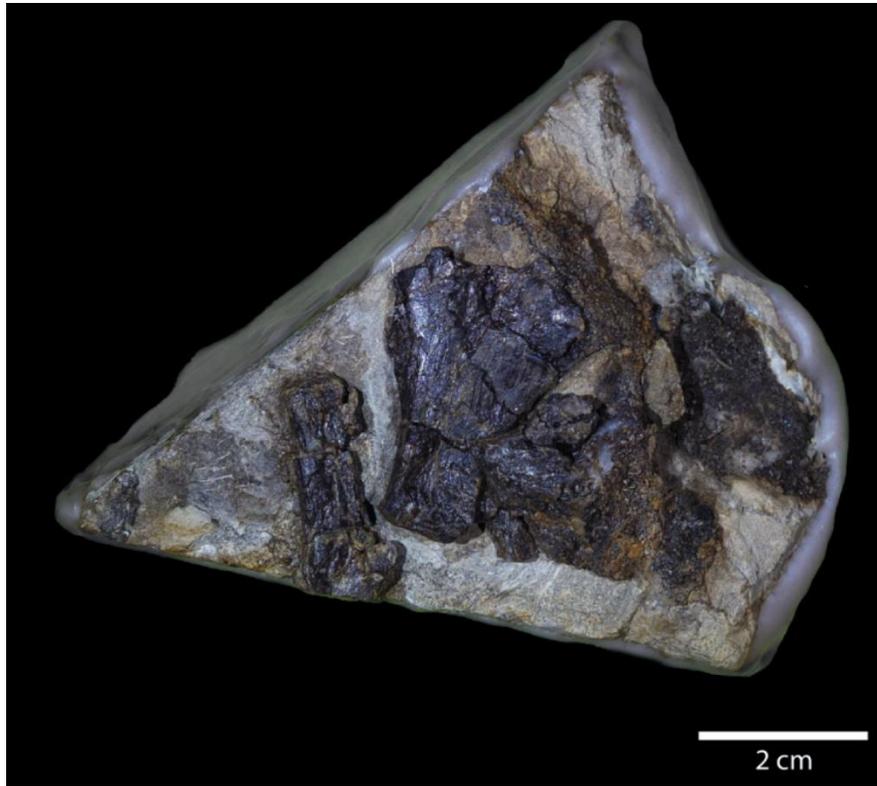


Figura 41. Bloque 3 con elementos de la cintura pélvica de JAO 279, *Cricosaurus* sp. Abreviaciones: **ac**, acetábulo; **ili**, ilion; **isq**, isquion; **pra**, proceso anterior del isquion; **pu**, pubis.



Ilion—Sólo el ilion izquierdo se ha conservado en el ejemplar JAO 279. Desafortunadamente este hueso se encuentra en tan mal estado de conservación, que gran parte de su superficie se encuentra destruida por la presencia de cristales de óxidos. El ilion está expuesto principalmente en vista lateral, exhibiendo una forma triangular (Figura 41). Este hueso es delgado dorsoventralmente, mide 25.5 mm de largo y 24.1 mm de alto. Parte de la superficie del acetábulo esta conservada (Figura 41), lamentablemente es una porción muy pequeña, por lo que no es posible establecer su forma y tamaño.

Isquion— Un fragmento del isquion izquierdo está conservado en JAO 279, sobre el bloque 3. Dicho fragmento corresponde a la región próxima del isquion, conocida como el cuello del isquion (Young et al 2013c; Andrews, 1903). La otra región conocida como lámina del isquion, esta preservada parcialmente, gran parte de esta lámina se oxido, pero su forma quedo parcialmente preservada como una impresión (Figura 41). La parte proximal del isquion está dividida, formando dos procesos separados por una muesca amplia y profunda. De estos procesos el proceso anterior es delgado y redondo en corte trasversal y su ápice es romo (Figura 41). El proceso posterior es más grande y robusto, su forma es rectangular en corte trasversal y su superficie articular es plana. En esta superficie no hay concavidades o relieves que delimiten las articulaciones para el fémur o para el ilion. Estos procesos son igual de largos y forman un ángulo de 60° entre ellos.



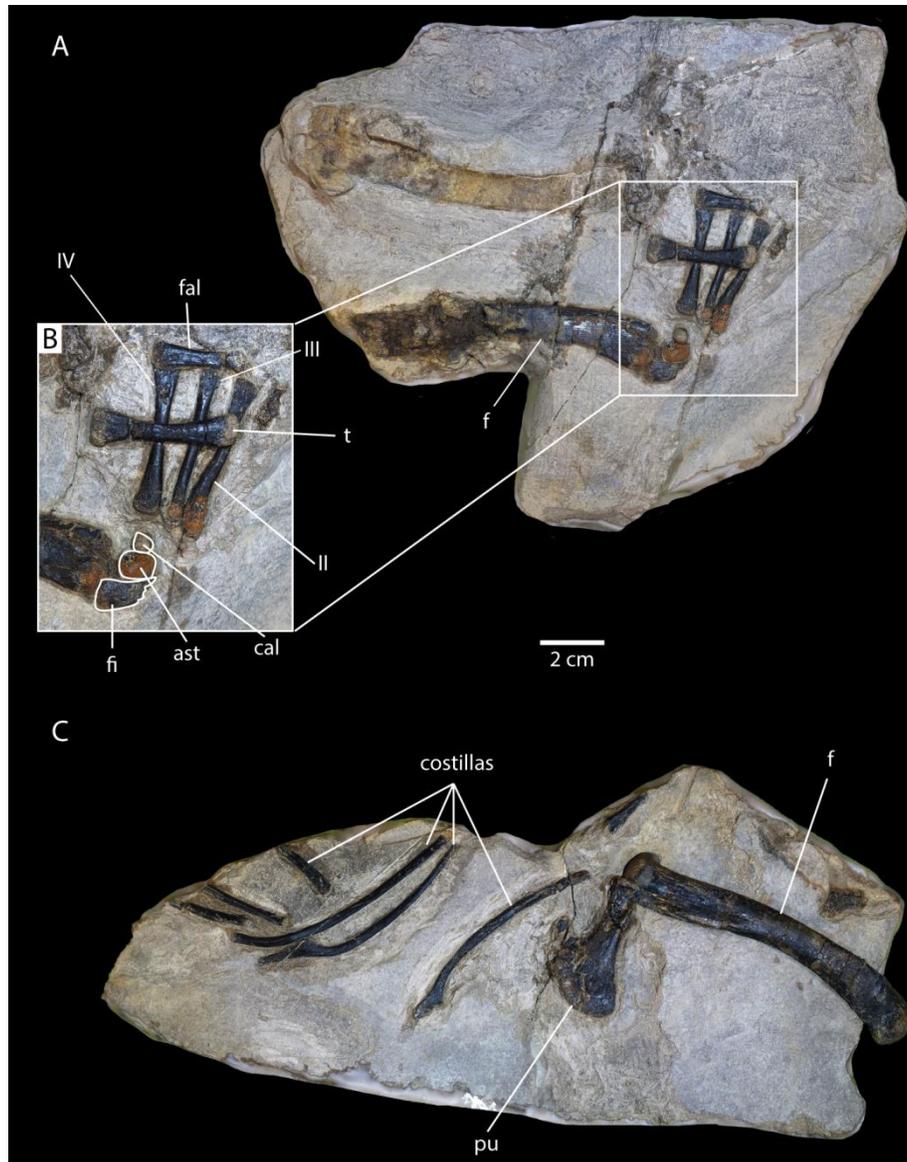


Figura 42. Bloques 4 y 5 con costillas, elementos de la cintura pélvica y elementos apendiculares posteriores de JAO 279, *Cricosaurus* sp. **A**, bloque 4; **B**, acercamiento de **A**; **C**, bloque 5. Abreviaciones: **ast**, astrágalo; **cal**, calcáneo; **fal**, falange; **fe**, fémur; **fi**, fibula; **pu**, pubis; **t**, tibia; **II**, **III**, **IV**, metatarso.

Pubis— Ambos pubis se encuentran conservados en JAO 279. El pubis izquierdo se encuentra en el bloque 3 (Figura 41), y el derecho está en el bloque 5 (Figura 42C). El pubis izquierdo sólo está representado por un fragmento proximal, mientras que el pubis derecho está prácticamente completo; su extremo proximal es aplanado con sus dos bordes



rectos y en corte trasversal es de forma ovoide, el borde distal está ensanchado (Figura 42 C). El pubis mide 42.5 mm de largo, 9.3 mm de ancho en su región proximal y 25 mm en su región distal. La superficie del pubis es lisa con pequeñas rugosidades a lo largo de todo el borde distal su articulación proximal es delgada dorsoventralmente.

Fémur— Ambos fémures están conservados en JAO 279. Son huesos con forma de barra, 6.6 veces más largo que ancho. En vista lateral, ese hueso es de forma sigmoidea, lo que representa una característica de todos los metriorrínquidos (Figura 42B) (; Fraas, 1902; Andrews, 1903; Herrera et al., 2013a, c; Young et al., 2013c). Este hueso mide 103.2 mm de largo y 15 mm de ancho en el extremo distal y 16.1 mm de ancho en el extremo proximal; su diáfisis esta comprimida dorsoventralmente, y en corte trasversal es de forma ovalada, los bordes anterior y posterior de la diáfisis son afilados. En la epífisis proximal de este hueso, la compresión disminuye notablemente, en corte trasversal es triangular, y sus bordes anterior y posterior son redondeados y más gruesos (Figura 43E y F). La articulación de la cabeza femoral es bulbosa, con una proyección dirigida hacia la parte anterior y otra hacia la parte ventral, ambas proyecciones terminan en una punta aguda (Figura 43E). La articulación distal del fémur tiene dos facetas articulares, un para la fibula y otra para el tibia, cada una forma un ángulo de 45° con respecto al eje principal del fémur, la primera de ellas tiene una superficie ovalada, es la mayor y se ubica en la porción anterior de esta región del fémur, y corresponde a la articulación para la fibula (Figura 43 F), la segunda es de menor área y de forma triangular y permite la articulación con la tibia (Figura 43 F). En vista anterior, el fémur en la región proximal tiene un área totalmente plana y angosta, delimitada por dos bordes rectos y agudos (Figura 43C). Esta superficie podría ser el punto de inserción para el músculo puboisquiofemoral interno 2, ya que se



encuentra en el mismo lugar y tiene la misma forma que la superficie para la inserción de este músculo descrita por Herrera et al. (2013a) para *Cricosaurus araucanensis*. En esta misma porción proximal-posterior en vista ventral, el fémur muestra una ligera concavidad de textura rugosa; dicha superficie corresponde al área de inserción del músculo caudofemoralis (Figura 43D), mismo que podría corresponder según Herrera et al. (2013a) a la reducción del cuarto trocánter.

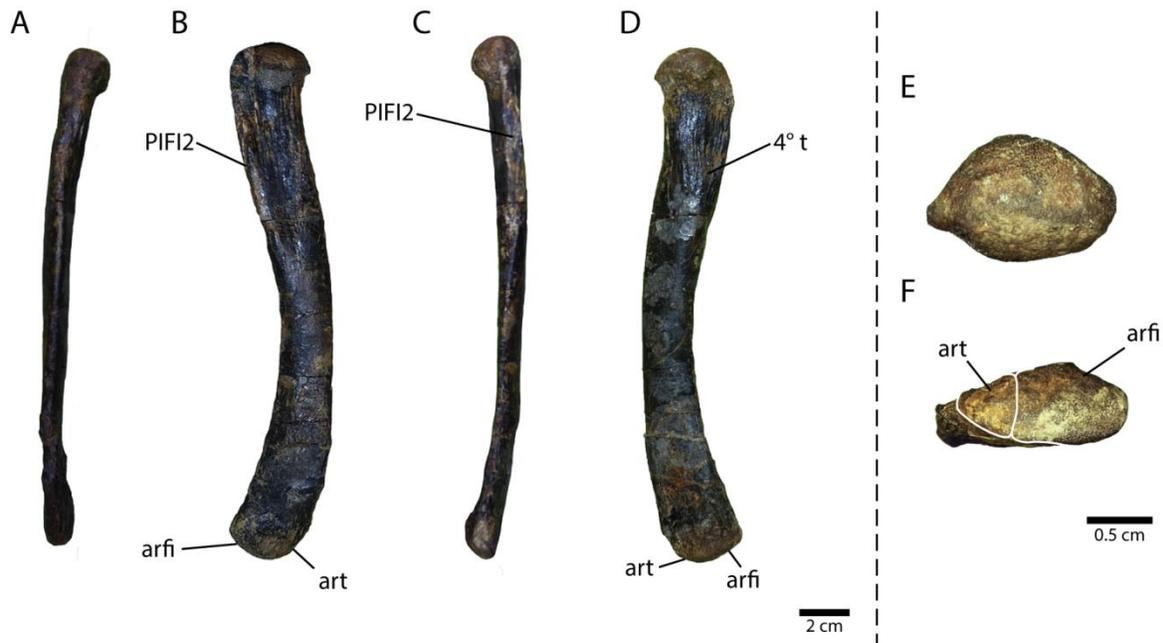


Figura 43. Fémur de JAO 279, *Cricosaurus* sp. **A**, vista anterior; **B**, vista media; **C**, vista posterior, **D**, vista lateral; **E**, vista proximal, **F**, vista distal. Abreviaciones: **arfi**, articulación fibula; **art**, articulación tibia; **PIFI2**, puboischiofemoralis internus 2; **4°t**, cuarto trocánter.

Tibia—En JAO 279 la tibia izquierda se encuentra completa y desarticulada. Está es una barra alargada, con los extremos ensanchados, con los bordes de su parte media desigualmente cóncavos, siendo el anterior el que tiene una mayor concavidad. La tibia es 32.5 mm de largo, 8 mm de ancho en su extremo proximal y 7.3 mm en su extremo distal.



En vista lateral, la articulación proximal de la tibia es recta con las esquinas ligeramente curvadas, y la articulación distal redondeada (Figura 42B).

Fíbula—Solo un fragmento de la fíbula izquierda está conservado en JAO 279. Este es una barra pequeña cuyo corte trasversal es ovoide con una terminación articular redondeado (Figura 42B).

Astrágalo— El Astrágalo izquierdo conservado en JAO 279 es rectangular, con 8 mm de largo y 4 mm de ancho, y un ángulos de 90° en sus esquinas. Las superficies articulares exhibidas son rugosas, mientras que su superficie dorsal es lisa (Figura 42B).

Calcáneo— El calcáneo izquierdo es esférico y no presenta el tubérculo calcáneo. Su disposición sobre el bloque 4 no permite observar sus superficies articulares (Figura 42B).

Metatarso— Tres metatarsales izquierdos están conservados en el ejemplar JAO 279. Estos corresponden a los metatarsales II, III, IV (Figura 42B). Todos son elementos alargados con los extremos proximal y distal ensanchados, con 35 mm de longitud.

El metatarso II mide 6 mm de ancho en su extremo proximal y 5.5 mm en su extremo distal. En vista dorsal, las articulaciones del metatarso II son rectas y con los extremos laterales ligeramente redondeados. La articulación proximal es más gruesa que la distal (Figura 42B).

El metatarso III, mide 3.2 mm de ancho en su extremo proximal (igual que su parte central) y 4.7 mm en su extremo distal. En vista dorsal, la articulación proximal del metatarso III es redondeada y la distal es recta (Figura 42B).



El metatarso IV mide 5.4 mm de ancho en su extremo proximal y distal. En vista dorsal, la articulación proximal es redondeada y más ancha que el centro del metatarso y la articulación distal es recta (Figura 42B).

Falange— Sólo la falange proximal uno del dedo II esta conservada en JAO 279. Este hueso es una barra delgada con los extremos ensanchados (Figura 42B). Mide 21 mm de largo, su extremo proximal mide 6.5 mm de ancho y su extremo distal 5 mm.

Estado ontogenético— Es notable que JAO 279 es un individuo juvenil. Esto es sugerido porque los arcos neurales y los centros vertebrales de las series cervicales, dorsales, sacras y gran parte de las caudales no se encuentran fusionados; las únicas vértebras fusionadas son las caudales que forman parte de la curvatura de la columna vertebral para formar el lóbulo inferior de la aleta caudal (Figura 38G). En cocodrilos, las suturas entre los arcos neurales y los centros vertebrales se cierran a lo largo de la vida del individuo, en una secuencia que va desde las vértebras caudales a las anteriores (Mook, 1933, Brochu, 1996).

Análisis comparativo

El ejemplar JAO 279 es referido a la Familia Metriorhynchidae, debido a una serie de características las cuales son: el tamaño de los forámenes para las arterias carótidas internas, los cuales tienen un diámetro mayor que los forámenes para los nervios IX y XI; un surco grande y profundo en el surangular y la región posterior del dentario; ausencia de la fenestra mandibular externa; procesos coronoide elevado sobre la fila de dientes y con una fuerte curvatura entre el proceso y la fila de dientes; fosa trigemina desarrollada en el



cuadrado y lateroesfenoides caudalmente en la fenestra supratemporal; forma del húmero expandido en forma de placa; costillas con dos cabezas articulares; morfología de las vértebras caudales, formando una cola de tipo hypocerca, (las últimas vértebras caudales forman el lóbulo ventral de la cola), estas características son apomorfias de la Familia Metriorhynchidae de acuerdo a trabajos como el de Pol y Gasparini, (2009) y Young et al (2012b,).

JAO 279 presenta algunas características que también permiten su inclusión en la Subfamilia Metriorhynchinae sensu Young y Andrade (2009), en donde el surangular se extiende posteriormente más allá de la órbita y además forma parte del margen dorsal mandibular; esta subfamilia también tiene la tibia más corta que el fémur en una proporción del 30%.

La Subfamilia Metriorhynchinae comprende a los géneros *Metriorhynchus*, *Gracilineustes* y a la tribu Rhacheosaurini. De éstos, la tribu Rhacheosaurini engloba a los géneros que presentan una serie de características exclusivas craneales y poscraneales. JAO 279 comparte con esta tribu algunos de esas características, lo que permite su asignación a esta tribu. La primera característica es considerada una autopomorfia de la tribu por Parrilla-Bel et al., (2013) y es la extensión del angular y surangular rostralmente más allá de la órbita, en este caso, aunque la órbita de JAO 279 no se encuentra conservada, es evidente que presenta esta condición, debido a que las estructuras que son adyacentes a la órbita permiten inferir su posición; el coronoides participa en la superficie lateral externa de la rama mandibular; cresta deltopectoral del húmero poco desarrollada; longitud de la tibia es notablemente más corta, ya que alcanza una longitud menor al 30% de la longitud total del fémur (Young y Andrade 2009, Young et al. 2012b; Herrera et al. 2013c; Parrilla-Bel et al., 2013).



La Tribu Rhacheosaurini actualmente incluye a los géneros *Cricosaurus*, *Maledictosuchus* y *Rhacheosaurus* (Parrilla-Bel et al., 2013). JAO 279 puede ser identificado como un *Cricosaurus* derivado, debido a la forma de lágrima de la fosa supratemporal, con el margen lateral y posterior de la fosa formando una curva continua (Figura 29), condición observada en *C. araucanensis*, *C. gracilos*, *C. lithograficus*, *C. schroederi*, y *C. vignaudi* (Young et al., 2012b, carácter 40₁). Mientras que, en *Maledictosuchus*, la forma de la fosa supratemporal es sub-cuadrada a sub-circular, con los ejes anteroposterior y lateromedial casi iguales en longitud (Parrilla-Bel et al., 2013; p 2, fig. 1 B), y en *Rhacheosaurus*, la fosa supratemporal es más ovoide, su borde anterior es angosto y redondeado (Young y Andrade, 2009; p 557, fig. 6 D;). Además, JAO 279 presenta la reducción del tubérculo calcáneo lo cual contrasta con el género *Rhacheosaurus* donde si está desarroyada esta estructura (Young y Andrade, 2009). Por el momento no hay evidencias que sustenten la asignación del ejemplar JAO 279 a alguna de las especies de este género, por lo que se asigna a este ejemplar como un *Cricosaurus* sp.

Género *Maledictosuchus* Parrilla-Bel, Young, Moreno-Azanza y Canuto, 2013

Especie tipo— *Maledictosuchus riclaensis* Parrilla-Bel, Young, Moreno-Azanza y Canuto, 2013

Especies válidas— *Maledictosuchus riclaensis*.

Ocurrencia— Caloviano Medio al Kimmeridgiano, España (Europa).

Diagnosis— Metriorrínquido crocodylomorfo con una combinación única de caracteres (las autopomorfias se indican con un asterisco), dentición heterodonta, en el cual los dientes



maxilares anteriores son moderada a fuertemente comprimidos mediolateralmente, y los dientes maxilares posteriores son subcirculares en corte trasversal; coronas sin carenas; superficie del esmalte dental ornamentado con crestas alineadas apicobasalmente; 30-33 dientes maxilares, con 18 anteriores al palatino; 20-21 dientes dentarios adyacentes a la sínfisis mandibular; fosas de recepción entre los alveolos maxilares, ubicados ligeramente al borde lateral en la región anterior de los maxilares y medialmente en la región posterior, estas fosas corresponden a las coronas dentarias y las fosas de recepción dentarios entre alveolos corresponden a las coronas maxilares*; cráneo angosto con una trompa mesorrostrina (la trompa contribuye en un 69% de la longitud basicranial); proceso lacrimal anterior delgado y en contacto con el maxilar, el yugal queda excluido de la fenestra preorbital*; diámetro de las orbitas más grande que las fenestra supratemporales*; fosa supratemporal sub-cuadrada/sub-circular, con el eje anteroposterior y lateromedial subigual; ángulo de aproximadamente 60 grados formado por los procesos lateral y medial del frontal, con el borde rostromedial de la fosa supratemporal (piso intratemporal) redondo; frontal ornamentado con surcos superficiales alineadas radialmente; en vista dorsal, ancho mínimo frontal entre orbitas subigual al ancho de una fosa supratemporal; palatino con tres procesos anteriores sobre la línea media, dos laterales y un proceso central*; margen anterior de la coana en forma de “W” con su base dirigida hacia adelante; basiesfenoide con crestas pareadas localizadas medialmente sobre la superficie ventral (Parrilla-Bel et al., 2013).



Maledictosuchus especie nueva

(Figuras 44-50)

Material referido— JAO 254, fragmento con la región rostral del cráneo portando dientes bien conservados.

Diagnosis—Metriorrínquido con la siguiente combinación de características; proceso lacrimal anterior delgado y en contacto con el maxilar, el yugal queda excluido de la fenestra preorbital; palatino con tres procesos anteriores sobre la línea media, dos laterales y un proceso central; proceso anterior del frontal ancho y extendido anteriormente, hasta el margen anterior del prefrontal; corona dental ornamentada en la superficie lingual con crestas longitudinales, espaciadas y dispuestas exclusivamente en el primer tercio basal de la corona; corona bicarenada (una carena, en posición mecial-lingual y la otra en posición distal-labial).

Ocurrencia—lutita del Llano Yosobé, Tlaxiaco, Oaxaca, México, formación Sabinal Kimmeridgiano (Figura 5B).

Descripción

Conservación—JAO 254 conserva la región media del cráneo (Figura 45), no presenta ninguna deformación por lo que todos los huesos se encuentran en su posición de vida, la mayoría de los huesos están bien conservados y todavía conservan su tejido óseo cortical, sólo algunas partes de los huesos se encuentran destruidos por cristales de óxido.



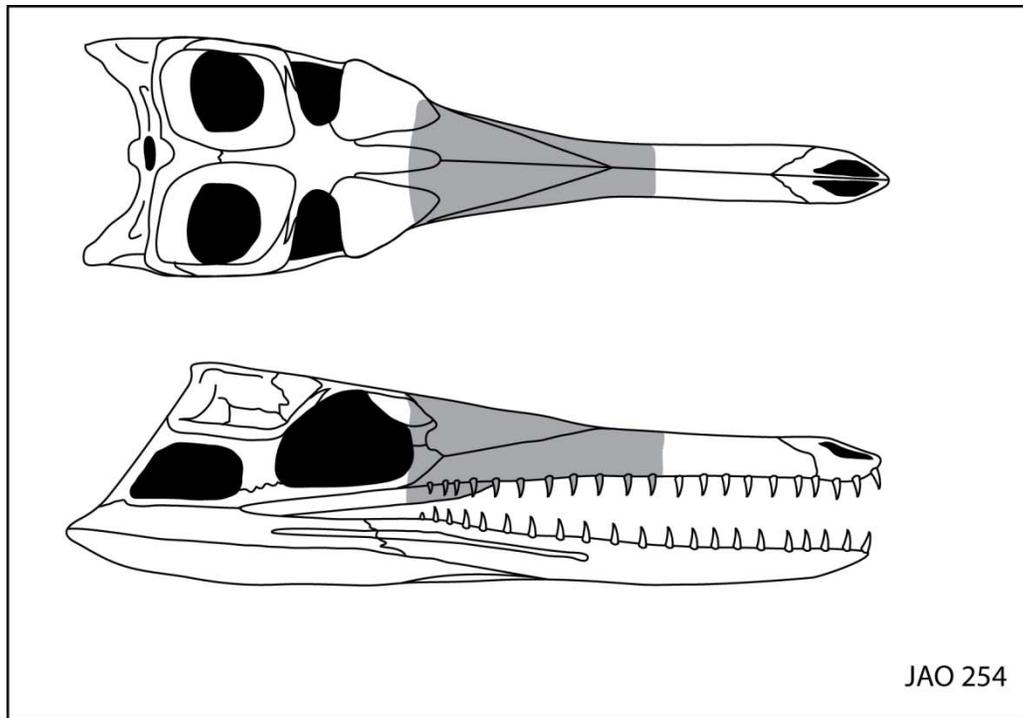


Figura 44. Reconstrucción de JAO 254, en gris se marcan los elementos óseos conservados correspondientes a la parte media del rostro.

Maxilar— Gran parte de los maxilares se conservaron en JAO 254. Los maxilares se extienden a lo largo del rostro en la superficie dorsal y lateral. En vista dorsal, estos huesos ocupan la región anterior y lateral del cráneo, en la parte anterior, forman una sutura recta entre ambos, mientras que en la región posterior están separados por los huesos nasales (Figura 45A y B). En vista lateral, los maxilares se ubican en toda la superficie ventral del cráneo (Figura 45D y H). En esta vista, los maxilares presentan una hilera de forámenes pequeños y alargados paralelo al borde ventral, que probablemente tuvieron función sensitiva, estos forámenes han sido reportados para otros metriorrínquidos (e. g. *Dakosaurus andinensis*, *Maledictosucus riclaensis*, Pol y Gasparini, 2009; Parrilla-Bel, et al., 2013). En vista ventral, los maxilares forman casi la totalidad de la superficie del cráneo, forman una sutura entre ellos sobre la línea media de esta cara y en los bordes



laterales tienen la hilera alveolar (Figura 45E y F). Los maxilares suturan con los nasales en su borde dorsal, en su borde posterior con el yugal y el lagrimal justo por debajo de la fosa preorbitaria (Figura 45C, D, G y H). En vista ventral, el maxilar sutura con los palatinos en su borde posterior (Figura 45 E y F).

Nasal— Ambos nasales se encuentran conservados en el ejemplar JAO 254. En vista dorsal los nasales son huesos grandes de forma triangular, cubren gran parte del rostro, se une entre sí formando una proyección aguda anteriormente que separa a los maxilares; posteriormente estos huesos se extienden desarrollando los procesos posteriomediales (Figura 45A y B). En vista lateral, los nasales tienen forma triangular, en la parte posterior se desarrolla el proceso posterolateral el cual es corto y robusto (Figura 45E y F). Los procesos posteriomediales suturan con el frontal en su borde medio y con el prefrontal de forma irregular y paralela al eje central del cráneo en su borde lateral. En vista lateral, el frontal forma el borde dorsal de la fosa preorbitaria y dentro de esta fosa sutura con el lagrimal y parte del maxilar (Figura 45C y D).

Frontal—En JAO 254 sólo se conserva el proceso anterior del frontal, expuesto en vista dorsal, sobre la línea media del ejemplar (Figura 45A y B). El proceso anterior del frontal es robusto y de forma triangular, los bordes laterales de este proceso son cóncavos y suturan con los procesos posteromediales de los nasales (Figura 45B). Este proceso se extiende anteriormente hasta la altura de los bordes de los procesos anteriores de los prefrontales (Figura 45A y B). La superficie del frontal está ornamentada con rugosidades poco conspicuas, que se dirigen anteroposteriormente y hacia la línea media del ejemplar.



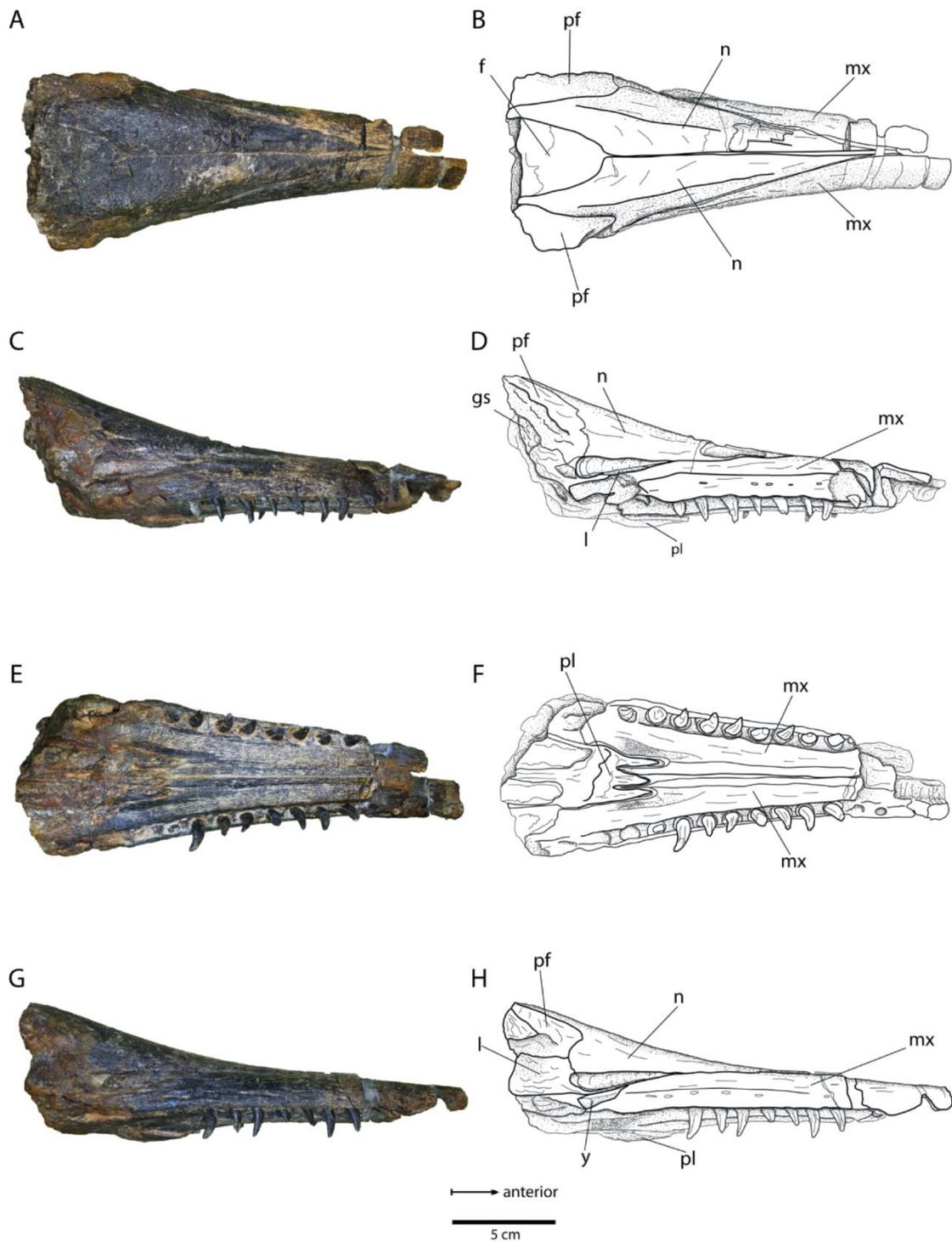


Figura 45. JAO 254, rostro de *Maledictosuchus* nueva especie. **A**, vista dorsal; **B**, dibujo de la vista dorsal; **C**, vista lateral izquierda; **D**, dibujo de la vista lateral izquierda; **E** vista ventral; **F**, Dibujo de la vista ventral; **G**, vista lateral derecha; **H**, dibujo de la vista lateral derecha. Abreviaciones: **f**, frontal; **I**, lacrimal; **mx**, maxilar; **n**, nasal; **pf**, prefrontal; **pl**, palatino; **y**, yugal. C, D, E y F están invertidas.



Prefrontal—JAO 254 conserva ambos prefrontales, de los cuales sólo se conserva su parte anterior. Estos fragmentos de hueso están expuestos en la superficie dorsal y lateral del ejemplar (Figura 45B, D y H). En vista dorsal, el borde medial del prefrontal es ligeramente cóncavo, paralelo al eje longitudinal del ejemplar y contacta con los procesos posteromediales de los nasales. En vista lateral, el borde anterior es convexo y forma una sutura con el nasal. El borde posterior es cóncavo, y representa el límite anterior de la órbita junto con el lacrimal. El prefrontal derecho conserva la base del proceso lateral de este hueso (Figura 45D y H).

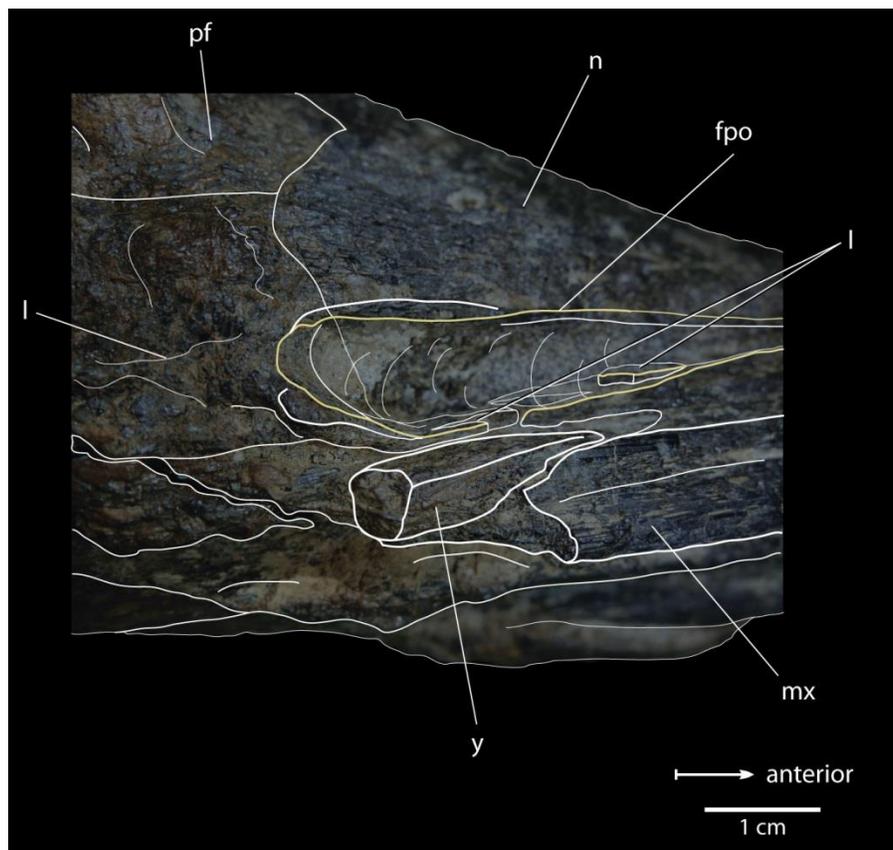


Figura 46. Detalles de la sección central del rostro en vista lateral izquierda de JAO 254, *Maedictosuchus* nueva especie. Abreviaciones: **fpo**, fosa preorbitaria; **l**, lacrimal; **mx**, maxilar; **n**, nasal; **pf**, prefrontal; **y**, yugal.



Yugal— En JAO 254 sólo el yugal derecho se encuentra conservado parcialmente. Consiste en el extremo anterior de este hueso, y está representado por una barra pequeña de forma rectangular, ubicada entre el borde posterior del maxilar y el borde ventral del lacrimal en dirección posterior-anterior, y orientado oblicuamente (Figura 45G y H). El yugal no participa en la formación de la fenestra preorbitaria ya que es excluido por el lacrimal (Figura 46).

Lacrimal—Sólo el lacrimal derecho está completo en el ejemplar JAO 254, el lacrimal izquierdo únicamente está representado por su proceso anterior, el cual es una lámina delgada que se encuentra entre el nasal y maxilar (Figura 46). El lacrimal se encuentra expuesto en vista lateral en la región posterior del rostro. La forma del lacrimal en la superficie lateral es casi rectangular, con una proyección delgada en su esquina ventral que se dirige anteriormente. Los bordes dorsal y ventral de este hueso son rectos y suturan con el prefrontal y el maxilar respectivamente. El borde posterior del lacrimal es recto con sus extremos redondeados (Figura 45B), este borde forma el margen anterior de la órbita junto con el prefrontal. Por último, el borde anterior del lacrimal es ligeramente convexo y forma una sutura con el nasal. Como se menciona arriba, el lacrimal presenta un proceso delgado que se extiende anteriormente dentro de la fosa preorbital, formando el piso y el borde ventral de esta última y el borde ventral de la fenestra preorbital; esta proyección en su borde dorsal se une al nasal, mientras que en su borde ventral se une con el maxilar (Figura 45B).

Palatino— En JAO 254 sólo los procesos anteriores de los palatinos están conservados. Este es visible en la superficie ventral del cráneo. El proceso palatino ocupa el área central



del último tercio de la superficie ventral del cráneo y está bordeado por los maxilares. En su borde anterior el palatino tiene dos procesos laterales y uno central (Figura 47). La parte conservada del palatino es robusta. Los conductos nasofaríngeos están expuestos porque la superficie del palatino está fuertemente intemperizada (Figura 47).

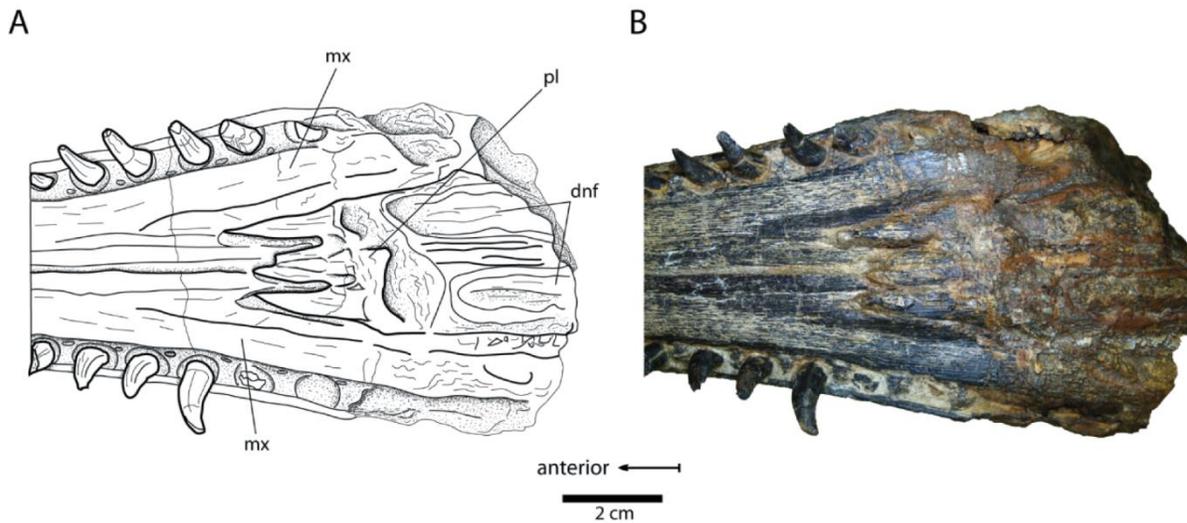


Figura 47. Detalles y dibujo del rostro en vista ventral de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. **A**, dibujo de sutura entre el maxilar y el palatino; **B**, sutura entre el maxilar y palatino. Abreviaciones: **dnf**, ductos nasofaríngeos; **mx**, maxilar; **pl**, palatino.

Vómer— El vómer sólo es apreciable en la fractura transversal posterior del ejemplar. A este nivel del rostro, el vómer presenta la forma como de “Y” con dos proyecciones superiores que entran en contacto con el palatino y forman el borde dorsal de los ductos nasofaríngeos. La proyección ventral es delgada en su sección media y más ancha en sus extremos ventral y dorsal; este proceso forma los bordes mediales de los ductos nasofaríngeos (Figura 48).

Fosa preorbital— La fosa preorbital se localiza en las superficies laterales del cráneo. La fosa derecha está mejor preservada; esta tiene forma de gota con su extremo agudo dirigido



hacia la parte anterior. Esta fosa está mayormente techada por el nasal y el resto de la cavidad por los huesos lacrimal y maxilar (Figuras 45B y 46). La fosa preorbital izquierda está muy erosionada en sus bordes: ventral y posterior, lo cual expuso el conducto que conecta esta fosa con la glándula de la sal (Figura 45B y C).

Rellenos—algunas cavidades internas han quedado expuestas en los extremos anterior y posterior del ejemplar.

La cavidad nasal se encuentra en la parte interna de toda la sección anterior del rostro. El relleno de esta cavidad se observa en corte trasversal en la cara anterior del ejemplar. La cavidad tiene forma de trapecio en corte trasversal. Esta cavidad está delimitada exclusivamente por los huesos maxilares y por los nasales.

Los ductos nasofaríngeos se encuentran expuestos en vista ventral en la región posterior y en corte trasversal en la cara posterior del ejemplar. Están delimitados por el palatino a los lados y en el borde ventral, por el vómer en el borde dorsal y medial (Figura 48B). En corte trasversal son de forma ovalada y corren a lo largo de todo el proceso anterior del palatino.



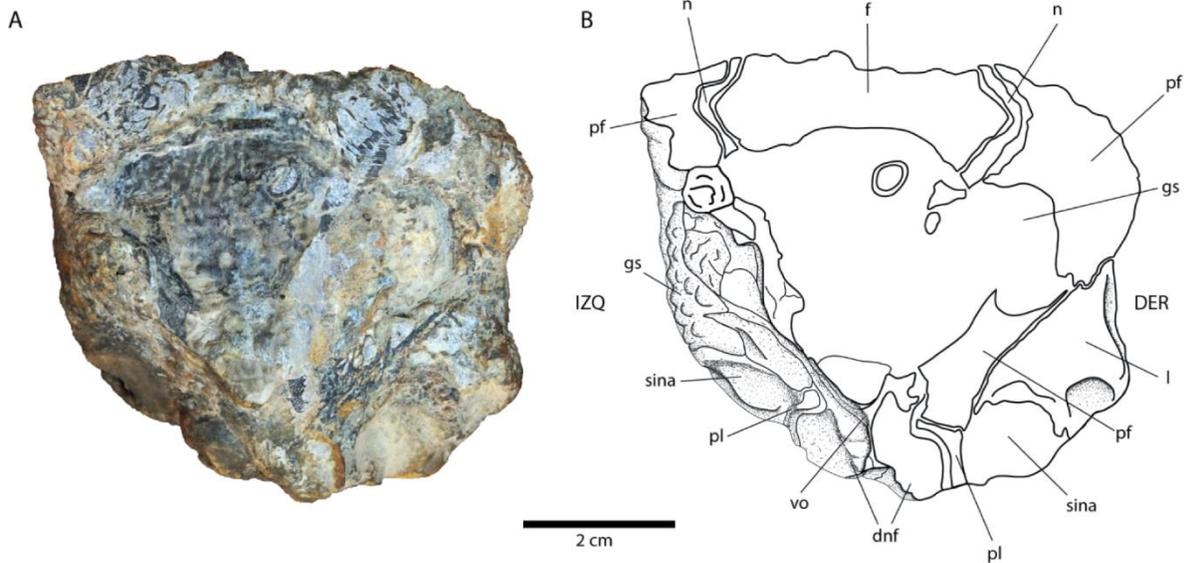


Figura 48. Detalles y dibujo del corte posterior del rostro de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. **A**, vista posterior del rostro; **B**, dibujo de A. Abreviaciones: **DER**, lado derecho; **dnf**, ductos nasofaríngeos; **f**, frontal; **gs**, glándula de la sal; **IZQ**, lado izquierdo; **I**, lacrimal; **n**, nasal; **pf**, prefrontal; **pl**, palatino; **sina**, sinuosidad antorbital; **vo**, vómer.

Las glándulas de la sal se ubican en la parte posterior de JAO 254, por debajo de las suturas entre los huesos nasales y prefrontales. La glándula izquierda está más expuesta en las caras lateral y posterior (Figura 45D y 48B). La glándula tiene forma de elipsoide, está cubierta por una capa muy delgada de hueso (remanentes del prefrontal y el lacrimal) pero es posible percibir al tacto la superficie lobulada característica de esta estructura (véase Fernández y Gasparini, 2000; 2008; Fernández y Herrera, 2009).

El seno antorbital se encuentran en la parte inferior del ejemplar. Los bordes ventrales de estas cavidades están formados principalmente por los huesos maxilar y palatino (Figura 48B). Los bordes laterales y dorsales están formados por los lacrimales y los borde mediales por los palatinos (Figura 48B).



Dentición—En el maxilar derecho JAO 254 conserva 13 alvéolos, de los cuales sólo siete tienen dientes, mientras que los nueve alvéolos conservados en el maxilar izquierdo están todos ocupados por dientes. Los alvéolos son redondos, su diámetro es más o menos uniforme y miden aproximadamente 8 mm de longitud (Figuras 49 y 51 E). La distancia interalveolar también es prácticamente uniforme, y es muy cercana a los 4 mm. La hilera alveolar se encuentra delimitada por un borde agudo en la parte externa y en la parte interna por una elevación del maxilar (Figuras 45 F y 49). Entre los espacios interalveolares cercanos al borde medio se encuentran las fosas de recepción para los dientes del dentario; estas fosas son ovaladas, su tamaño es de apenas la octava parte del tamaño de un alvéolo (Figura 49). Los dientes conservados en su mayoría se encuentran en posición vertical con respecto al plano general del ejemplar, con una ligera inclinación hacia afuera de la mandíbula.

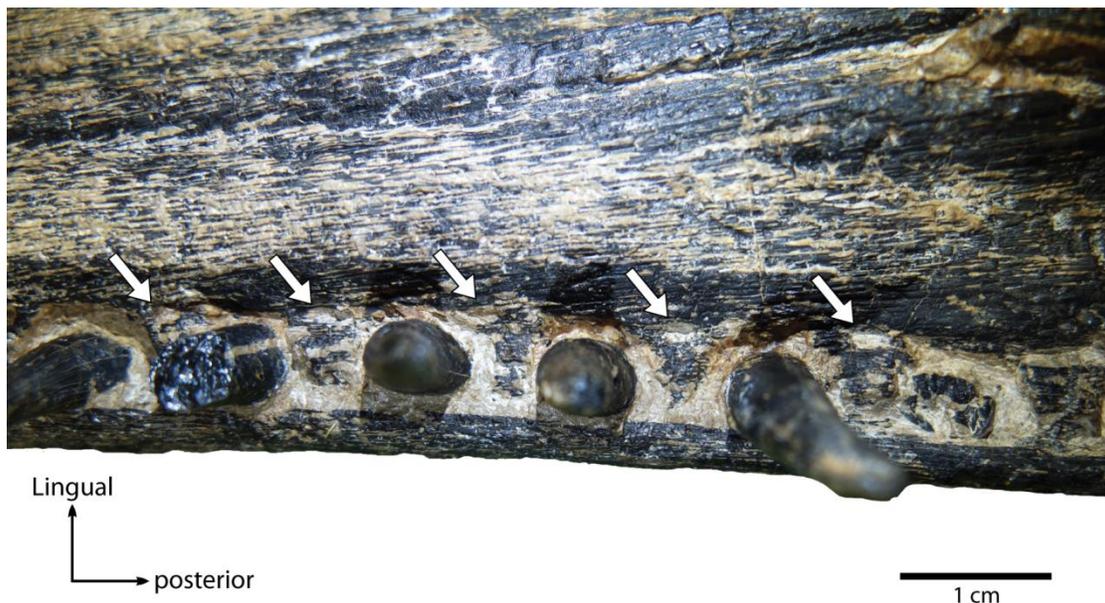


Figura 49. Acercamiento a la fila de dientes del maxilar derecho de JAO 254, *Maledictosuchus* nueva especie. Las flechas blancas indican las fosas de recepción para los dientes dentarios.



Morfología dental — En JAO 257, las coronas dentarias miden entre 15 y 20 mm de alto; su base es amplia esta dentro del rango de 4-5 mm de ancho. Los dientes son caniformes y están curvados posteriormente (Figura 50D, F y G). Con una base sub-ovoide en corte transversal, y un ápice ligeramente ovalado (Figura 50E). Los dientes son bicarenados, una carena se encuentra en posición mesial-labial, mientras que la otra carena se encuentra en la cara distal-lingual.

Ornamentación— La superficie dental está ornamentada; en la superficie lingual tiene crestas longitudinales y conspicuas, de tamaño irregular, que se distribuyen desde la base de la corona hasta las dos terceras partes del diente, las crestas son más abundantes en la superficie cercana a la carena distal que en la superficie mesial. El tercio más cercano al ápice es totalmente liso. (Figura 50A, D y F). La superficie de la cara labial de la corona es completamente lisa (Figura 50G). Las carenas son lisas y carecen de dentículos, incluso al observarla con técnicas de MEB (Figura 50B y C), por lo que son consideradas de tipo no-zifodontes de acuerdo con la clasificación de Andrade et al. (2010) y Young (2013c).





Figura 50. Detalles de los dientes maxilares de JAO 254, *Maedictosuchus* nueva especie. **A, B, C**, fotografías tomadas con MEB de un diente aislado; **D, G**, quinto diente maxilar derecho conservado; **A**, vista lingual; **B**, vista lingual de la carena mesial; **C**, detalles ornamentales de la superficie lingual; **D**, vista lingual; **E**, corte transversal de la base de un diente; **F**, vista lingual del tercer diente maxilar izquierdo conservado; **G**, vista labial.

Análisis comparativo

El ejemplar JAO 254 puede ser identificado como parte de la Superfamilia Metriorhynchoidea, ya que comparte dos características con los miembros de este grupo: la posición del prefrontal, la cual se encuentra anterior a la órbita y la orientación de la órbita



en posición posteromedial-anterolateralmente (Young et al., 2011), a pesar de que la órbita no se encuentra completa en JAO 254, está conservada parte de su margen anterior, lo que permite inferir su posición con total certeza. Dentro de esta Superfamilia JAO 254 es identificado como parte de la Familia Metriorhynchidae debido a dos características: la posición de la órbita (como se menciono anterior mente) totalmente en vista lateral y la ornamentación de la superficie externa de los huesos rostrales, los cuales no son conspicuas (Young et al., 2011).

La Familia Metriorhynchidae incluye las subfamilias Geosaurinae y Metriorhynchinae. JAO 254 comparte características dentales con la Subfamilia Metriorhynchinae las cuales son; el margen anterior de los palatinos con dos procesos anteriores laterales, esta característica representa una apomorfía de Metriorhynchinae (Young et al., 2012b 93₁); los alvéolos dentales están separados por una distancia alveolar grande; Los dientes no presentan compresión lateral, y en corte trasversal son de forma circular a sub-circular; las carenas de la corona dental presentan una condición no-zifidonta (Young et al., 2012b). Además, JAO 254 es fácilmente excluido de la Subfamilia Geosaurinae, ya que no presenta la forma típica de “ \cup ” en la sutura entre el proceso anterior del palatino y el maxilar (Young et al., 2011).

La Sufamilia Metriorhynchinae incluye a la Tribu Rhacheosaurini, de la cual JAO 254 no conserva las estructuras que son mencionadas como diagnósticas de este grupo (ver Parrilla Bel et al., 2013). Sin embargo, JAO 254 sí comparte características con miembros de los niveles inferiores de la tribu Rhacheosaurini.

Dentro de la tribu Rhacheosaurini se encuentran descritos hasta el momento tres géneros: *Rhacheosaurus*, *Cricosaurus* y *Maledictosuchus* de los cuales JAO 254 comparte tres autopomorfias con el género *Maledictosuchus*, de las cuatro descritos por Parilla Bel et



al., (2013), las cuales son: palatino con dos procesos anteriores laterales y un proceso anterior central en su borde anterior que sutura con el maxilar; el lacrimal con un proceso anterior delgado que mantiene contacto con el maxilar en el margen ventral de la fosa preorbitaria, excluyendo al yugal de participar en el borde inferior de esta fosa y en la fenestra preorbital; la presencia de fosas de recepción para los dientes del dentario, que en la región posterior del maxilar se ubican en el borde medial del espacio interalveolar y en la región anterior del maxilar se hacen más grandes y se disponen hacia el borde lateral de la mandíbula. En JAO 254 la sección anterior del maxilar no está conservada, por lo que no es posible comparar completamente este patrón observado en la especie tipo, sin embargo, en JAO 254 los espacios interalveolares más anteriores del maxilar conservado, se distingue que las fosas comienzan a hacerse más grande y se desplazan ligeramente hacia la parte externa del maxilar, lo cual indica que probablemente este ejemplar presentaba el patrón completo observado en el holotipo de *Maledictosuchus ricclaensis*. Por otro lado el ejemplar JAO 254 contrasta en dos características con *Rhacheosaurus gracilis* la única especie del género *Rhacheosaurus*. La primera es que en JAO 254 los dientes son bicarenados, mientras que *R. gracilis* son unicarinado (Young et al., 2013b). La segunda es que en JAO 254 los dientes están ornamentados en su superficie lingual con crestas apicobasales en la base, los cuales son observables sin ayuda óptica, mientras que en *R. gracilis* los dientes no presentan ornamentación aparente (Young et al., 2013b). El ejemplar JAO 254 contrasta con el género *Cricosaurus* ya que JAO 254 presenta un proceso central dirigido posteriormente en el borde posterior del palatino, el cual está ausente en los miembros del género, por ejemplo *Cricosaurus araucanensis* (MLP 72-IV-27-1).

El género *Maledictosuchus* actualmente se encuentra representado por una única especie *Maledictosuchus ricclaensis* el cual conserva muy pocos dientes y sólo el diente de



emplazo ocho del dentario presenta el esmalte bien conservado, el cual muestra una evidente ornamentación tanto en la superficie labial como en la linguae y no presenta carenas aparentes (Figura 51C y D) (Parrilla Bel, 2013, p 13) esto en el ejemplar JAO 254 contrasta, ya que en él, las crestas son menos pronunciadas y sólo se encuentran en la cara lingual del esmalte de la corona y los dientes está bicarenados (Figura 51A y B). Por otro lado el holotipo de *M. riclaensis* y JAO 254 difieren en el proceso anterior del frontal en vista dorsal, el cual en *M. riclaensis* es delgado y su terminación es anterior a los procesos anteriores de los prefrontales (Figura 51F) (Parrilla Bel, 2013). Mientras que en JAO 254 este proceso es más ancho y su borde anterior alcanza los bordes anteriores de los prefrontales (Figura 51E). Dadas estas diferencias es que se asigna JAO 254 a una nueva especie del género *Maledictosuchus*.



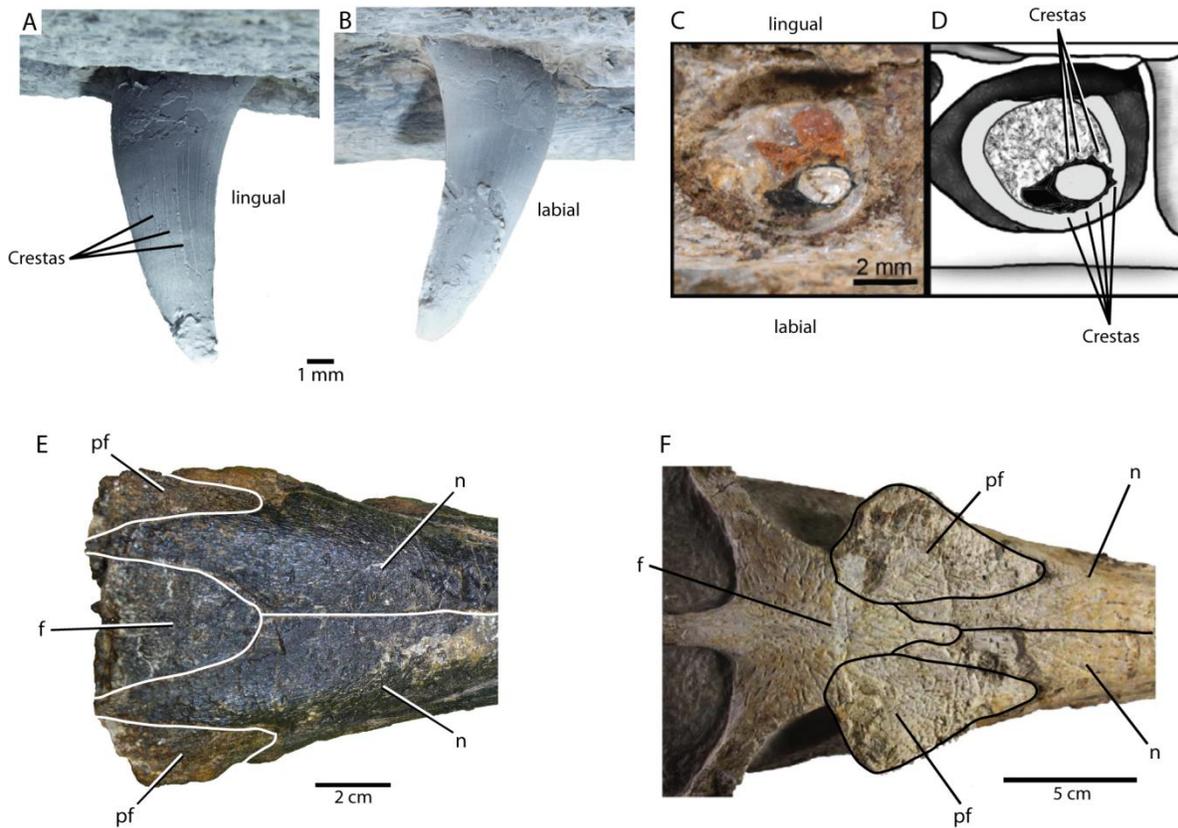


Figura 51. Comparación de los dientes y la superficie dorsal de los rostro de JAO 254 *Maledictosuchus* nueva especie y *Maledictosuchus riclaensis*. **A** y **B**, quinto diente maxilar derecho conservado de JAO 254; **A** vista lingual; **B**, vista labial; **C**, diente 8 de replazo de *Maledictosuchus riclaensis*; **D**, dibujo de **C**; **E**, superficie dorsal posterior del rostro de JAO 254; **F**, superficie dorsal posterior del rostro de *Maledictosuchus riclaensis*; Abreviaciones: **f**, frontal; **n**, nasal; **pf**, prefrontal (C, D y F tomados de Parilla-Bel et al., 2013).

DISCUSIÓN

Evolución y adaptación de los metriorrínquidos durante el Kimmeridgiano en el Corredor Hispánico.

Algunos de los metriorrínquidos del Llano Yosobé descritos en este manuscrito, presentan características potencialmente importantes dentro del marco filogenético de este



grupo de crocodylomorfos. La conjugación de estas observaciones podrían ayudar a entender la evolución y diversificación del grupo, sin embargo, es evidente la necesidad de estudios más rigurosos (como análisis filogenéticos) que corroboren la naturaleza de dichos características.

Los metriorrínquidos de la cuenca Tlaxiaco se encuentran en una posición interesante por dos razones principales: la primera de ellas es biogeográfica y se relaciona con la apertura del Corredor Hispánico, la cual es una de las más importantes rutas de migración para muchos de los reptiles marinos que funciono de manera intermitente desde el Jurásico Medio (Gasparini y Ituralde-Vinent, 2001, 2006). La segunda es temporal, ya que el Kimmeridgiano es considerado el periodo de tiempo en el que se dio lugar la evolución y radiación de muchos de los grupos de metriorrínquidos (e.g. Young et al 2013c). Por otro lado, el enriquecimiento de las colecciones mexicanas con más ejemplares mejor conservados reforzaran las conclusiones descritas a continuación y aumentaran el número de características con esta misma importancia evolutiva.

Aspectos evolutivos de *Cricosaurus*.

Una de las adaptaciones a la vida en ambientes marinos de los metriorrínquidos es la reducción de las extremidades anteriores (Wilkinson et al., 2008; Young et al. 210; Young et al., 2013a). Particularmente el húmero presenta una reducción que en la mayoría de los metriorrínquidos se presenta sin una variación significativa de su forma, sin embargo, en el caso de las formas más derivadas del género *Cricosaurus* el húmero es adicionalmente reducido en longitud y anchura (Wilberg, 2015). Un buen ejemplo es *Cricosaurus araucanensis* (Herrera et al., 2013a). JAO 279, identificado en este trabajo



como un miembro del género *Cricosaurus*, presenta húmeros reducidos, pero no tan ensanchados como en el caso de las formas más derivadas de *Cricosaurus*. Esto sugiere que los húmeros de JAO 279 puede representar un estado evolutivo intermedio entre las formas con humeros poco modificados y aquellos altamente especializados.

Aspectos evolutivos de *Torvoneustes mexicanus*.

Una de las características en el esmalte dental del género *Torvoneustes* es la presencia de crestas longitudinales y conspicuas, paralelas dispuestas en la base de la superficie del esmalte de la corona dental, que en el ápice se vuelve un patrón irregular con sinuosidades esféricas (patrón anastomosado) las cuales en el caso de *T. carpenteri* contactan con la carena del diente (Young et al., 2013b). Este patrón anastomosado junto a otras características como los dientes ligeramente curvados y comprimidos mediolateralmente con los ápices romos, han sido descritos como características típicas de organismos de hábitos alimenticios durofagos, mientras que el resto de los Geosaurini son de hábitos hipercarnívoros, con dientes fuertemente curvados y comprimidos mediolateralmente ápices de las coronas con puntas agudas y carenas serradas de forma homogénea. (Andrade et al., 2010; Young et al., 2013b; 2014b). En JAO X las crestas que ornamenta el esmalte dental son longitudinales, paralelas y se inclinan en su sección apical hacia las carenas; además los dientes están fuertemente curvados y comprimidos mediolateralmente y los ápices de las coronas terminan en una punta aguda. Esto podría suponer que JAO X representa un estado evolutivo intermedio entre el género *Torvoneustes* (durofago) y los demás Geosaurini hipercarnívoros, ya que JAO X presenta la morfología dental típica de los Geosaurini hipercarnívoros pero una ornamentación que asemeja más a



la de *Torvoneustes*. Posiblemente ocurrió una transición en la que los ancestros de estos organismos, en un primer momento presentaron la condición observada en JAO X; posteriormente las crestas longitudinales del esmalte dentales fragmentaron hasta convertirse en pequeñas crestas cada una más corta hasta llegar a convertirse en estructuras esféricas dispuestas de forma irregular (condición presente en *Torvoneustes*). Si bien, sustentar esta posibilidad, requiere de más evidencias, el hecho de encontrar una variación tan amplia, en cuanto a morfologías dentales para los metriorrínquidos de sedimentos Kimmeridgianos en México, nos indica que estos organismos sufrieron importantes procesos evolutivos en los mares que alguna vez bañaron este país.

Hábitos de depredación de los metriorrínquidos durante el Kimmeridgiano en el Corredor Hispánico.

El proceso de diversificación de los metriorrínquidos resultó en la ocupación de distintos roles en la cadena trófica. Algunos metriorrínquidos son conocidos por sus adaptaciones morfológicas en dientes y mandíbulas que los llevaron a ser súper depredadores, estas adaptaciones incluyen el desarrollo de cráneos cortos y robustos, espacio entre los dientes extremadamente reducido, dientes dispuestos en posición totalmente vertical, dientes comprimidos lateralmente, el desarrollo de doble carena y serración en ambas carenas (Massare, 1987; Andrade 2010; Young et al., 2010; Young et al., 2011). Por otro lado algunos de los metriorrínquidos, son considerados piscívoros/teutofagos los cuales presentaban cráneos más gráciles, dientes cónicos y circulares en corte transversa, separación entre los dientes de hasta dos veces el largo del alvéolo (Andrade 2010; Young et al., 2010; Young et al., 2011). En la Cuenca Tlaxiaco se



presentan metriorrínquidos de ambos grupos, súper-predadores: *Geosaurini* indet. (JAO X); *Torvoneustes mexicanus* (IGM 9026); *Geosaurus* nueva especie (JBL61) y piscívoros/teutofagos: *Maledictosuchus* nueva especie y *Cricosaurus* sp. La amplia diversidad de metriorrínquidos en Tlaxiaco sugiere que su depósito estuvo bajo el dominio de un ambiente rico y diverso, en donde también existió una amplia diversidad de posibles presas.

La diversidad de metriorrínquidos del Llano Yosobé.

El Llano Yosobé es importante en cuanto a diversidad, debido a que es una localidad con una alta diversidad de metriorrínquidos, al comparar ésta con otras localidades a nivel mundial, es evidente su alta riqueza genérica (con 4 géneros), por otro lado en México representa el 60 % de las especies descritas y el 80% de los géneros (Figura 53 y 54). También, al considerar al Llano Yosobé junto con las demás localidades de metriorrínquidos en México, toda esta región comparte algunos elementos a nivel de subfamilia, tribu y género con Europa Cuba y Sudamérica (Figuras 52 y 53), sin embargo, a nivel de especie esto ya no ocurre (Figura 54), ya que ninguna de estas áreas comparten especies, lo cual indica que posiblemente los metriorrínquidos sufrieron procesos de especiación en función de su distribución geográfica. Este conjunto de crocodylomorfos presentes en el Llano Yosobé son una expresión de la posible alta diversidad de metriorrínquidos de la formación Sabinal. Este patrón, con una alta diversidad en la región tropical del planeta, se puede explicar por un ambiente cálido y rico en alimento.

Otro punto destacable, es el esfuerzo relativamente pequeño que se ha realizado en la colecta de estos ejemplares en comparación con otras localidades del mundo, ya que,



desde 2008 y hasta el 2014 se han realizado ocho salidas al campo al Llano Yosobé, de las cuales no se ha colectado más de un ejemplar del mismo taxón, esto indica que la diversidad de metriorrínquidos del Llano Yosobé aún no ha alcanzado su tope máximo.

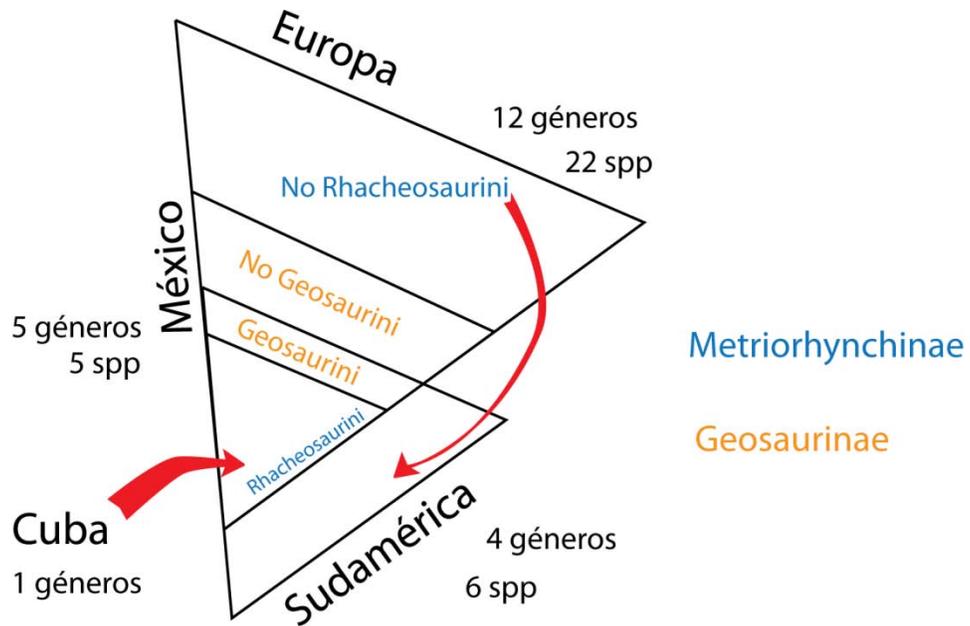


Figura 52. Gráfica que ilustra la distribución de la diversidad de Metriorhynchidae a nivel de Subfamilias y tribus en Europa, Cuba, México y Sudamérica. Hasta la conclusión de este trabajo, México cuenta con 5 especies en 5 géneros, tanto de la subfamilia Metriorhynchinae como de la Subfamilia Geosaurinae.



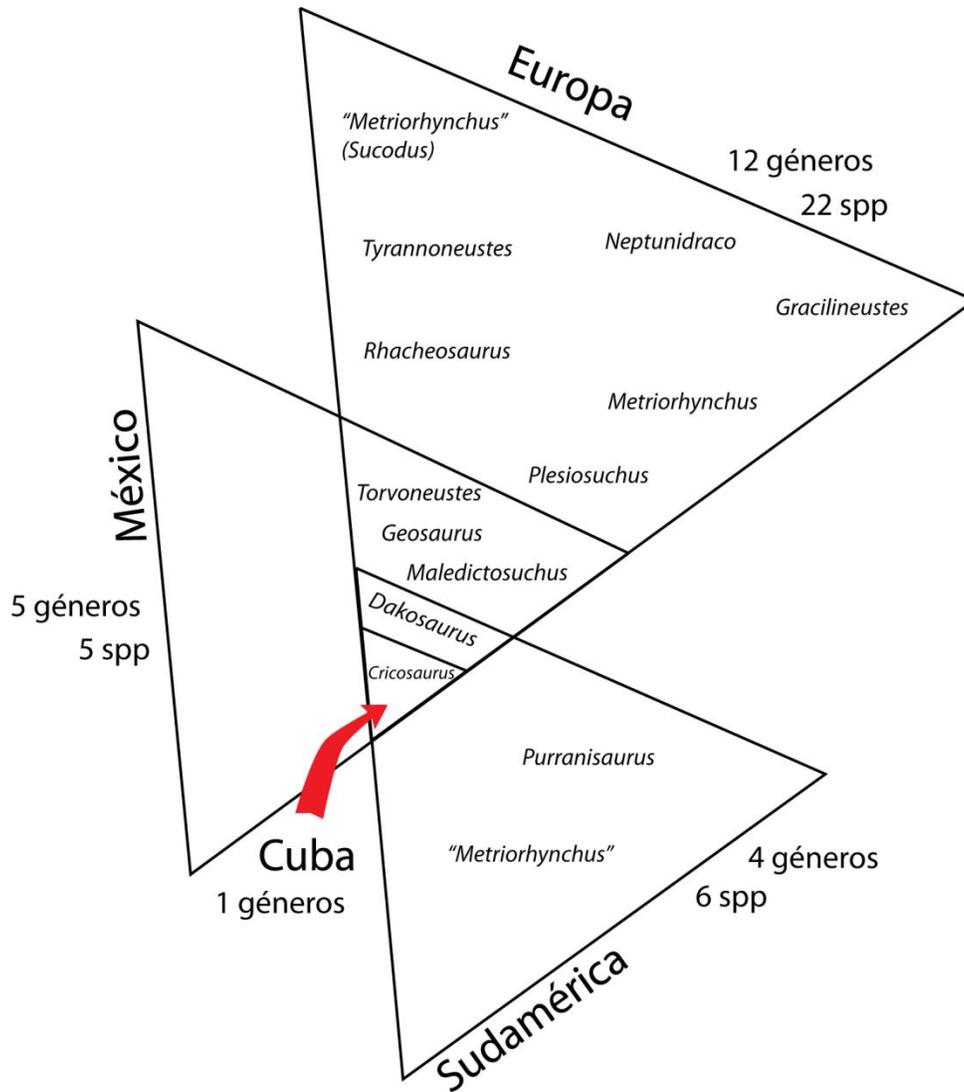


Figura 53. Gráfica que ilustra la distribución de la diversidad de Metriorhynchidae a nivel género en Europa, Cuba, México y Sudamérica. Hasta la conclusión de este trabajo, México cuenta con 5 especies en 5 géneros.



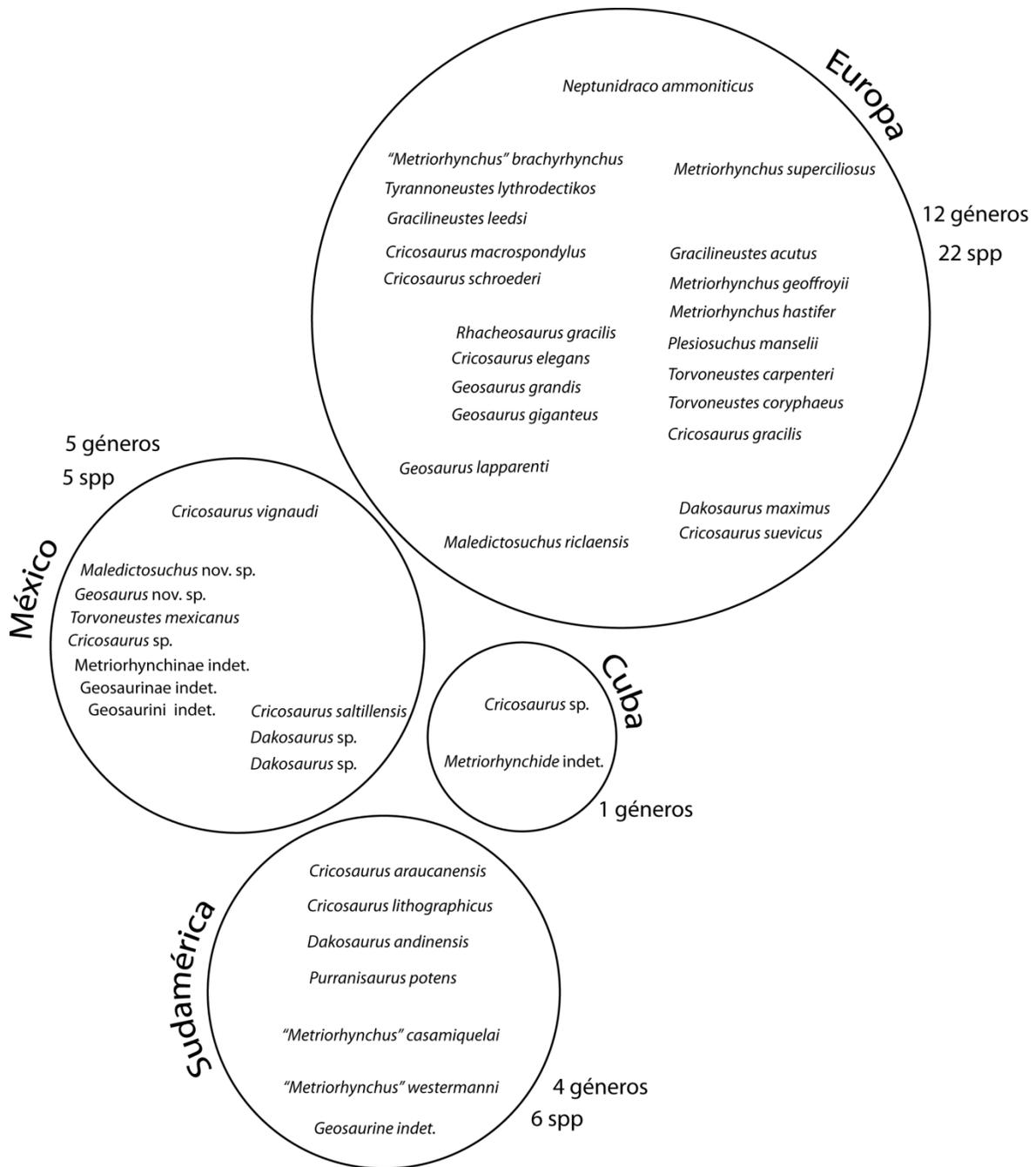


Figura 54. Gráfica que ilustra la distribución de la diversidad de Metriorhynchidae a nivel especie en Europa, Cuba, México y Sudamérica. Hasta la conclusión de este trabajo, México cuenta con 5 especies en 5 géneros. Ninguna de las especies se encuentra representada en más de una de estas áreas geográficas.



Aspectos Biogeográficos del Corredor Hispánico.

Durante finales del Pérmico e inicios del Triásico el súper continente Pangea comenzó a fragmentarse, en dirección Este-Oeste, formando dos grandes continentes Laurasia en el norte (Norte América y gran parte de Eurasia) y Gondwana en el sur (Sur de América, India, Australia, Africa y Antártida). Resultado de este evento durante el Triásico se formó un cuerpo de agua conocido como Paleotetis, entre Laurasia y Gondwana del Este (Arias, 2008). Durante finales del Triásico, una mega falla separó algunas porciones de tierra Gondwanicas conocidas como Cimerian las cuales colisionaron y se subdujeron en el borde sur de Laurasia, este desplazamiento desintegró el mar del Paleotetis (Hsü y Bernoulli, 1975). Mientras Cimerian se desplazaba hacia el norte, un nuevo Tetis o comúnmente llamado mar de Tetis se abría una vez más entre Laurasia y Gondwana, la separación de estos continentes ocurrió hacia el oeste durante el periodo Jurásico medio, evento conocido como “Sistema de ruptura intercontinental del oeste-central de Pangea” (Iturralde-Vinent 2003; Gasparini e Iturralde-Vinent, 2006). Posteriormente a finales del Jurásico medio la última porción de tierra que unía a Laurasia con Gondwana se fragmento, uniéndose por un pequeño mar epicontinental el Mar de Tetis con el Paleo-Pacífico. Este mar epicontinental se formó en todo lo que hoy conocemos como el centro de América, dándose un importante intercambio biótico entre ambos cuerpos de agua, a esta conexión se le conoce como “Corredor Hispánico”. Durante el Jurásico la Cuenca Tlaxiaco fue un depocentro para sedimentos marinos y terrestres. Al Este, esta cuenca mantuvo una conexión con el Golfo de México y con grandes mares epicontinentales, que constituyen los dominios Oeste del Mar del Thetys. Pero la Cuenca Tlaxiaco también recibió cierta influencia del Paleo-Pacífico, por lo que se considera un punto importante para entender los



eventos que se dieron lugar durante la apertura del Corredor Hispánico (Alvarado-Ortega et al., 2014). De igual manera los metriorrínquidos Kimmeridgianos de la Cuenca Tlaxiaco representan una importante expresión de la diversidad biótica y de los procesos biogeográficos atribuidos al Corredor Hispánico.

El descubrimiento de una nueva especie de *Geosaurus* (JBL 61) en México, confirma el rango estratigráfico de este género desde el Kimmeridgiano (Figura 55C) y su ocurrencia en los márgenes del suroeste del mar de Tetis (Figura 55C). Hasta antes de este registro, *Geosaurus* se encontraba representado por tres especies *G. lapparenti*, *G. grandis* y *G. giganteus*, mientras los dos últimos provienen de la misma localidad fosilífera en Daliting, Bayern, Alemania de edad Titoniano Inferior, *G. lapparenti* es una especie del área de La Martre en Francia, de edad Valenginiano Superior (Figura 55D y E) (Young y Andrade, 2009; Andrade et al., 2010). Por otro lado en trabajos recientes se reporta la presencia en yacimientos Kimmeridgianos de este género al sur de Dorset Inglaterra (Young et al., 2013c).

IGM 9026, ahora considerado como *Torvoneustes mexicanus*, fue colectado en una localidad mal documentada y sin un control estratigráfico adecuado; sin embargo, su preservación tridimensional, la composición limolítica y el color crema claro de la matriz son similares a la de otros especímenes mencionados en este trabajo los cuales corresponden con certeza a estratos de la formación Sabinal de edad Kimmeridgiana: De acuerdo con Wieland (1910) este ejemplar fue colectado en yacimientos expuestos en las cercanías de la vieja carretera Tlaxiaco-Putla cerca de donde hoy han sido mapeados los yacimientos de la formación Sabinal (Alvarado-Ortega et al., 2014). De esta manera es posible sugerir una edad Kimmeridgiana para *Torvoneustes mexicanus*, la cual corresponde con la edad reportada para las especies Europeas de *Torvoneustes*. Los registros temporales



del género *Torvoneustes* se acotan a dos especies *T. carpenteri* y *T. coryphaeus* los cuales son de edad Kimmeridgiana.

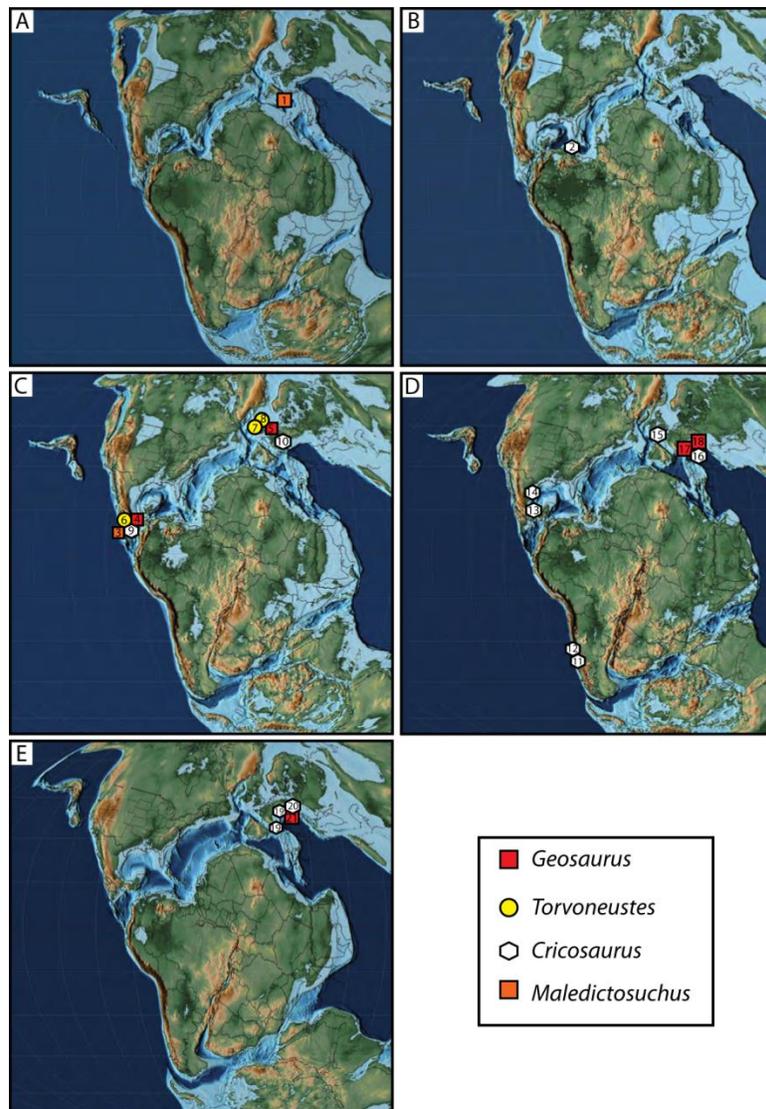


Figura 55. Mapas de distribución global de los géneros: *Geosaurus*, *Torvoneustes*, *Cricosaurus* y *Maledictosuchus* durante: **A**, Caloviano; **B**, Oxfordiano; **C**, Kimmeridgiano, **D**, Tithoniano, **E**, Valenginiano. **1**, *Maledictosuchus riclaensis*, Riela, Zaragoza, España; **2**, *Cricosaurus* sp., Sierra de Güasas, Valle viñales, Cuba; **3**, *Maledictosuchus* nueva especie, Tlaxiaco, Oaxaca, México; **4**, *Geosaurus* nueva especie, Tlaxiaco, Oaxaca, Mexico; **5**, *Geosaurus* sp., sur de Weymouth, Dorset, Inglaterra; **6**, *Torvoneustes mexicanus*, Tlaxiaco Oaxaca, México; **7**, *Torvoneustes carpenteri*, Westbury, Wiltshire, Inglaterra; **8**, *Torvoneustes coryphaeus*, Lydiard Tregoze, Wiltshire; **9**, *Cricosaurus* sp, Tlaxiaco, Oaxaca, México; ➡



Los especímenes de *Torvoneustes* fueron colectados en Inglaterra (Figura 55C) (Wilkinson, 2008; Andrade et al., 2010; Young et al., 2013b). Otro posible registro de este género es cf. *Torvoneustes* colectados en estratos del Oxfordiano, también de Inglaterra (Young, 2013). En este escenario el ejemplar IGM 9026 representa el registro más occidental y sureño de este género lo cual amplía su rango de distribución a los mares tropicales del Corredor Hispánico durante el Kimmeridgiano.

Por otro lado, JAO 254 representa el segundo registro del género *Maledictosuchus*, género que sólo está representado por una única especie (*M. riclaensis*) colectado en un afloramiento de la Formación Ágreda, en las cercanías del poblado de Ricla, Zaragoza, España (Figura 55A) (Parrilla-Bel, 2013). Así el hallazgo de este género en el Kimmeridgiano de la Cuenca Tlaxiaco amplía su distribución de manera significativa a través del Corredor Hispánico, desde España hasta México, pero para poder decir con certeza que esta especie migro desde España hasta México se requiere de un registro tanto temporal como espacial más completo, que abarque desde el Caloviano hasta el Kimmeridgiano y más puntos del área del Corredor Hispánico.

► **10**, *Cricosaurus suevicus*, Nusplingerg, Baden-Württemberg, Alemania; **11**, *Cricosaurus araucanensis*, Zapala, Neuquén, Argentina; **12**, *Cricosaurus lithographicus*, Zapala, Neuquén, Argentina; **13**, *Cricosaurus vignaudi*, Mazatepec, Puebla, México; **14**, *Cricosaurus saltillensis*, Gomez Farías, Coahuila, México; **15**, *Cricosaurus gracilis*, Shotover, Oxfordshire, Inglaterra; **16**, *Cricosaurus elegans*, Daiting, Bayern, Alemania; **17**, *Geosaurus giganteus*, Daiting, Bayern, Alemania; **18**, *Geosaurus grandis*, Daiting, Bayern, Alemania; **19**, *Cricosaurus macrospondilus*, Osterwald, Lower Saxony, Alemania y Barret-le-Bas, Hautes Alpes, Provence-Alpes-Côte d'Azur, Francia; **20**, *Cricosaururs schroederi*, Sachsenhagen, Lower, Saxony; **21**, *Geosaurus lapparenti*, La Martre, Var, Provence-Alpes-Côte d'Azur, Francia.



Cricosaurus es un género considerado cosmopolita (Young et al., 2012b; Herrera et al 2013c), y es conocido a través de un amplio rango estratigráfico que va desde el Oxfordiano (*Cricosaurus* sp.) en Cuba hasta el Valenginiano, (*Cricosaurus macrospondylus*) su distribución incluye en Europa: *Cricosaurus suevicus*, *Cricosaurus elegans*, *Cricosaurus macrospondylus* y *Cricosaurus schroederi* para Alemania; *Cricosaurus gracilis* para Inglaterra y un registro de *C. macrospondylus* para Francia. Mientras que en Sudamérica existen dos representantes de este género *Cricosaurus araucanensis* y *Cicosaurus lithographicus* para Argentina. En la parte del Corredor Hispánico se tiene un registro de *Cricosaurus* sp. en Cuba y dos especies en México, *Cricosaurus saltillensis* y *Cricosaurus vignaudi* (Figura 55). Por eso, el aporte de *Cricosaurus* de la Cuenca Tlaxiaco complementa la información conocida del género dentro del Corredor Hispánico, con el registro más sureño para México, así como también representa el segundo registro del género para el Kimmeridgiano junto con *C. suevicus*.

Este registro de metriorrínquidos para la Cuenca Tlaxiaco a pesar de lo fragmentario del material, es equiparable a los registrados en Europa y Sudamérica en cuanto a diversidad genérica. Es evidente que el registro de la Cuanca Tlaxiaco presenta un ensamble de metriorrínquidos típico del archipiélago Europeo (Este del mar de Tetis) (*Torvoneustes*, *Geosaurus*, *Maledictosuchus*) (Figura 55) esto indica que los metriorrínquidos europeos extendieron su rango de distribución hasta los márgenes occidentales del mar de Tetis dentro del Corredor Hispánico. Esto también sustenta aún más la hipótesis de que estos y otros grupos de reptiles marinos utilizaron el Corredor



Hispánico junto con otros series de sistemas (Canal de Mozambique, Corredor Vikingo) como una ruta para su dispersión (Bardet et al., 2014), sin embargo, algunos otros procesos biogeográficos como barreras físicas (corrientes marinas, temperatura etc.) o competencia con otros grupos de organismos marinos por recursos alimenticios también pudieron impedir el libre tránsito de estos organismos, lo cual pudo impedir que las faunas del archipiélago europeo del Tetis ampliaran su distribución geográfica más allá del Corredor Hispánico. Para poder realizar una interpretación más precisa de los procesos biogeográficos de esta región, es necesario tener un mayor registro de metriorrínquidos y coleccionar materiales más completos para así tener más elementos comparativos que permitan establecer sus relaciones filogenéticas, al sumar esta información con la distribución geográfica de estos taxones permita realizar estudios biogeográficos robustos que nos ayuden a comprender con más precisión los procesos que se llevaron a cabo y modificaron la distribución de estos organismos durante finales del Jurásico.

CONCLUSIÓN

Realizando la descripción y la identificación taxonómica de seis nuevos ejemplares de metriorrínquidos provenientes de sedimentos de la formación Sabinal (Kimmeridgiano) de la cuenca Tlaxiaco, Oaxaca Mexico, todos estos son identificados como taxones diferentes. Dos de estos ejemplares se identificados hasta el nivel de superfamilia, JFC1 como parte de la subfamilia Geosaurinae y JAO 83 como parte de la subfamilia Metriorhynchinae. El ejemplar JAO X se identifica como un miembro indeterminado de la tribu Geosaurini. El ejemplar JAO 279 se identifica como un *Cricosaurus* indeterminado.



Se identifican a los ejemplares JBL 61, y JAO 254 como representantes de nuevas especies, de los géneros *Geosaurus* y *Maledictosuchus* respectivamente. El ejemplar IGM 9026 descrito originalmente como un *Plesiosaurus (polypticodon) mexicanus* (Wieland, 1910), reasignado como un Metriorhynchinae indet. (Buchy, 2008) y posteriormente asignado tentativamente como un miembro de la familia *Cricosaurus* (?*Cricosaurus mexicanus*, Young et al., 2010; Buchy et al., 2013) se redescrbe y se reasigna en este trabajo como una nueva combinación *Torvoneustes mexicanus*. Con estos nuevos registros de ejemplares de metriorrínquidos de la Cuenca Tlaxiaco el rango geográfico de los géneros *Geosaurus*, *Maledictosuchus* y *Torvoneustes* se extiende hasta el margen suroeste del mar de Tetis, por otro lado se añade un nuevo registro geográfico del género *Cricosaurus* en el sur de México. Mientras que el rango estratigráfico del género *Maledictosuchus* se extiende hasta el Kimmeridgiano

Los ejemplares descritos aquí para el Llano Yosobé representan el 60% de la diversidad de especies de metriorrínquidos reportados para México y el Llano Yosobé es una de las localidades con mayor diversidad de especies. Esto hace al Llano Yosobé y la Cuenca Tlaxiaco un importante sitio que debe seguir siendo estudiado para entender la evolución de los metriorrínquidos. El conjunto de todos los metriorrínquidos reportados en este trabajo, provenientes de los depósitos Kimmeridgiano de la Cuenca Tlaxiaco, comparte varios de los elementos que lo componen con los reportados en el archipiélago europeo, al menos a un nivel taxonómico de género. Esto demuestra que el ensamble de metriorrínquidos del mar de Tetis se extendía hasta los límites orientales del Paleo-Pacífico abarcando todas las aguas del Corredor Hispánico.



LITERATURA CITADA

- Aberhan M, 2001. Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 165:375–394.
- Alvarado-Ortega J, Barrientos-Lara JI, Espinosa-Arrubarrena L, y Melgarejo-Damián MP, 2014. Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca State, southern Mexico. **Palaeontologia Electronica** 17.1.24A:1–25.
- Ammon L, 1868. Über Jurassische krokodile aus Bayern. **Geognostische Jahresheft**, 18: 55–71.
- Andrade MB, Young MT, Desojo JB, and Brusatte S, 2010. The evolution of extreme hypercarnivory in Metriorhynchidae (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) based on evidence from microscopic denticle morphology. **Journal of Vertebrate Paleontology** 30 (5):1451–1465.
- Andrews CW, 1910. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part I. **British Museum (Natural History)**, London UK, 205p.
- Andrews CW, 1913. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part II. **British Museum (Natural History)**, London UK, 206p.
- Arias C, 2008. Palaeoceanography and biogeography in the early Jurassic Panthalassa and Tethys oceans. **Gondwana Res** 14: 306-315
- Arthaber G, 1906. Beiträge zur Kenntnis der Organisation und der Anpassungserscheinung des Genus *Metriorhynchus*. **Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients** 19 (4): 287-320.



- Bardet N, 2002. Marine reptiles from the Late Cretaceous Phosphates of Jordan: palaeobiogeographical implications. **Geodiversitas**. 24 (4): 831-839.
- Bardet N, Falconnet J, Fischer V, Houssaye A, Jouve S, Pereda Suberbiola X, Pérez-García A, Vincent P, 2014. Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. **Gondwana Research**. 26: 869-887.
- Barrientos-Lara JI, 2013. Determinación taxonómica de los reptiles marinos de la Formación Sabinal (Jurásico Superior Kimmeridgiano-Tithoniano), Tlaxiaco, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México 92.
- Barrientos-Lara JI, Fernández MS, Alvarado-Ortega J,. 2015. Kimmeridgian pliosaurids (Sauropterygia, Plesiosauria) from Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas** 32(2): 293-304.
- Boomer I, Ballent S, 1996. Early-Middle Jurassic ostracod migration between the northern and southern hemispheres: further evidence for a proto Atlantic-Central America connection. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 121:53–64.
- Brochu CA, 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology** 16 (1):49–62.
- Buchy, M.-C. 2007. Mesozoic marine reptiles from northeast Mexico: description, systematics, assemblages and palaeobiogeography. Unpublished PhD Thesis, University of Karlsruhe, Germany. 98pp.
- Buchy M-C, 2008a. New occurrence of the genus *Dakosaurus* (Reptilia, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of north-eastern Mexico, with comments upon skull architecture of



- Dakosaurus* and *Geosaurus*. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, 249: 1–8.
- Buchy M-C, 2008b. Reevaluation of the holotype of *Plesiosaurus (Polyptychodon) mexicanus* Wieland, 1910 from the? Upper Jurassic of Mexico: a thalattosuchian, not a sauropterygian. **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas** 25 (3):517–522.
- Buchy, M-C, Young MT, Andrade M.B, 2013. A new specimen of *Cricosaurus saltillensis* (Crocodylomorpha: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Mexico: evidence for craniofacial convergence within Metriorhynchidae. **Oryctos**, 10:9–21.
- Buchy M.-C, Stinnesbeck W, Frey E, González AH, 2007. Première mention du genre *Dakosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia) dans le Jurassique supérieur du Mexique. **Bulletin Société Géologique de France** 178: 63–69.
- Buchy M-C, Vignaud P, Frey E, Stinnesbeck W, González A.H, 2006. A new thalattosuchian crocodyliform from the Tithonian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico. **Comptes Rendus Palevol**, 5: 785–794.
- Buffetaut E, 1982. Le crocodilien *Machimosaurus* Von Meyer (Mesosuchia, Teleosauridae) dans le Kimmeridgien de l'Ain. **Bulletin trimestriel de la Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre**. 69: 17-27.
- Buitrón BE, 1970. Equinoides del Jurásico superior y del Cretácico inferior de Tlaxiaco, Oaxaca, en Segura LR, Rodríguez-Torres R. (Eds), **Excursión México-Oaxaca, Libro-Guía**. Sociedad Geológica Mexicana, p. 154-163.
- Carpenter K, 1996. A review of the short-necked plesiosaurs from the Cretaceous of the Western Interior, North America. **Nues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, 201: 259–287.



- Cau A, Fanti F, 2011. The oldest known metriorhynchid crocodylian from the Middle Jurassic of North-eastern Italy: *Neptunidraco ammoniticus* gen. et sp. nov. **Gondwana Research** 19(2): 550–565.
- Chiarenza AA, Foffa D, Young MT, Insacco G, Cau A, Carnevale G, Catazariti R, 2015. The youngest record of metriorhynchid crocodylomorphs, with implications for the extinction of Thalattosuchia. **Cretaceous Research**, 56: 608-616.
- Cuvier G, 1824. Article IV Des os de deux espèces inconnues de Gavials; trouvés pêle-mêle près de Honfleur et du Hâvre. Sur les Ossements Fossiles. Nouvelle edition, Tome Cinquieme, Partie 2 Paris: **Dufour, & d'Occagne**, 143–160.
- Damborenea SE, 2000. Hispanic Corridor: its evolution and the biogeography of bivalve mollusks; pp. 369–380. En. Hall RL, Smith PL, (eds.), *Advances in Jurassic Research 2000. Proceeding of the 5th International Symposium on the Jurassic System*. GeoResearch Forum 6. Trech, Switzerland.
- Damborenea, S, Echevarría J, Ros S, 2013. Southern Hemisphere paleobiogeography of Triassic-Jurassic marine bivalves, Springer, Dordrecht, pp 141.
- Fernández M, Gasparini Z, 2000. Salt glands in Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. **Lethaia**, 33: 269-276.
- Fernández, M, Gasparini Z. 2008. Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. **Naturwissenschaften**, 95: 79–84.
- Fernández, MS, HerreraY, 2009. Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia: Crocodylomorpha). **Journal of Vertebrate Paleontology** 29(3): 702–714.



- Ferrusquía-Villafranca I, Comas O, 1988. Reptiles marinos Mesozoicos en el sureste de México y su significación geológica-paleontológica. **Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Revista**, 7(2): 168-181.
- Fitzinger LJFJ, 1843. *Systema Reptilium*. Braumüller et Seidel, Vienna, 106 pp.
- Fraas E, 1901. Die Meerkrokodile (Thalattosuchia n.g.), eine Sauriergruppe der Jura formation. **Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württembergs**, 57: 409–418.
- Fraas E, 1902. Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des Oberen Juraunter specieller Berücksichtigung von Dacosaurus und Geosaurus. **Palaentographica** 49: 1-79.
- Frey E, Buchy M-C, Stinnesbeck W, López-Oliva JG, 2002. *Geosaurus vignaudi* n.sp. (Crocodyliformes: Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central–east Mexico (State of Puebla). **Canadian Journal of Earth Sciences**, 39:1467–1483.
- Foffa D, Young MT, 2014. The cranial osteology of *Tyrannoneustes lythrodectikos* (Crocodylomirpha: Metriorhynchidae) from the Middle Jurassic of Europe. **PeerJ** 2: e608; DOI 10.7717/peerj.608.
- Gasparini Z, Dellapé D, 1976. Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Tithoniano) de la Provincia de Neuquén (Argentina). **Actas 1º Congreso Geológico Chileno, Santiago, Chile**: p.C1–C21.
- Gasparini Z, Chong-Díaz G, 1977. *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia) a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. **Nues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, 153:341–360.



- Gasparini ZB, Iturralde-Vinent M, 2001. Metriorhynchid crocodiles (Crocodyliformes) from the Oxfordian of Western Cuba. **Nues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte** 9: 534–542.
- Gasparini ZB, Iturralde-Vinent M, 2006. The Cuban Oxfordian herpetofauna in the Caribbean Seaway. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**, 240: 343–371
- Gasparini Z, Fernández M, 2006. Middle and late Jurassic marine reptile faunas of the southeastern Pacific, based on discoveries in Argentina and Chile. **Paludicola**. 5(4): 230-241.
- Gasparini Z, Cichowolski M, Lazo D, 2005. First record of Metriorhynchus (Reptilia: Crocodyliformes) in the Bathonian (Middle Jurassic) of the Eastern Pacific. **Journal of Paleontology**, 79: 805–809.
- Gasparini ZB, Vignaud P, Chong G, 2000. The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach. **Bulletin de la Société Géologique de France**, 171: 657–664.
- Gasparini Z, Carabajal AP, Chong-Díaz G, 2008. Un Nuevo espécimen de cocodrilo marino del Jurásico Medio del norte de Chile: revalidación de *Metriorhynchus westermanni* (Crocodyliformes: Metriorhynchidae). **Revista Geológica de Chile**, 35: 335–346.
- Geoffroy S-H 1808. Recherches sur de grands sauriens trouvés l'État fossile aux confins maritimes de la basse-Normandie attribués d'abord au crocodile puis déterminés sous les noms de *Teleosaurus* et *Steneosaurus*. **Mémoires de l'Académie des Sciences** 12: 1-138.



- Godefroit P, 1994. Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) belgoluxembourgeois. **Mém. Expl. Cartes Géol. Et minières de la Belgique**, 39: 1-98
- Gutiérrez-Zamora FT, 2011. Estudio sistemático de los vertebrados fósiles de la Cuenca Tlaxiaco, Oaxaca; México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Informe del Proyecto de Titulación por apoyo a la Investigación. México 40 p.
- Hay OP, 1930. Second Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America 2. Carnegie Institute Washington, Washington, D.C., 1074 pp.
- Herrera Y, Fernández MS, Varela JA, 2009. Morfología del miembro anterior de *Geosaurus araucanensis* Gasparini y Dellapé, 1976 (Crocodyliformes: Thalattosuchia). **Ameghiniana** 46: 657–667.
- Herrera Y, Fernández MS, Gasparini Z, 2013a. Postcranial skeleton of *Cricosaurus araucanensis* (Crocodyliformes: Thalattosuchia): morphology and palaeobiological insights. **Alcheringa**, 37: 285–298.
- Herrera Y, Fernández MS, Gasparini Z, 2013b. The snout of *Cricosaurus araucanensis*: a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids. **Lethaia**, 46: 331–340.
- Herrera Y, Gasparini Z, Fernández MS, 2013c. A new Patagonian species of *Cricosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia): first evidence of *Cricosaurus* in Middle–Upper Tithonian lithographic limestones from Gondwana. **Palaeontology**, 56: 663–678.
- Herrera Y, Gasparini Z, Fernández MS, 2015. *Purranisaurus potens* Rusconi, an enigmatic metriorhynchid from the Late Jurassic–Early Cretaceous of the Neuquén Basin. **Journal of Vertebrate Paleontology** 35 (2) art. No. e904790.



- Hsü, KJ, Bernoulli D, 1978. Genesis of the Tethys and the Mediterranean. **Initial Reports, DSDP**, 42: 943-949.
- Hua, S, y V. Buffrenil. 1996. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 703-717.
- Hua S, Buffetaut E, 1997. Crocodylia. En: Callaway JM, Nicholls EL, (eds) Ancient marine reptiles. **Academic press; San Diego** p. 357-374.
- Hua S, Vignaud P, Atrops F, Clement 2000. *Enaliosuchus macrospondylus* Koken, 1883 (Crocodylia, Metriorhynchidae) du Valanginien de Arret-le-as (Hautes Alpes France un cas unique de remontée des narines externes parmi les crocodiliens. **Geobios** 33: 467-474.
- Iturralde-Vinent MA, 2004. The Conflicting Paleontologic Versus Stratigraphic Record of the Formation of the Caribbean Seaway. En Bartolini, C, Buffler R, Blicke J, (eds.), The Cium-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon habitats, basin formation, and plate tectonics. **American Association Petrological Geology. Mem.** 79, p. 75-88.
- Karl HV, Gröning E, Brauckmann C, Knötsche N, 2006. Revision of the genus *Enaliosuchus* Koken, 1883 (Archosauromorpha: Metriorhynchidae) from the Early Cretaceous of Northwestern Germany. **Studia Geologica Salmanticensia**, 42: 49-59.
- Kear B, 2006. Marine Reptiles from the Lower Cretaceous of south Australia: Elements of a high-Latitude coldWater assemblage. **Paleontology**, 49 (4): 837-856.
- Knutsen EM, Druckenmiller PS, Hurum JH, 2012. Two new species of long-necked plesiosaurs (Reptilia: Sauropterygia) from the Upper Jurassic (Middle Volgian)



- Agardhfjellet Formation of central Spitsbergen. **Norwegian Journal of Geology**, 92, 187-212.
- Koken E, 1883. Die reptilian der norddeutschen unteren Kreide. **Zeitschrift Deutschen Geologischen Gesellschaft**, 35: 735–827.
- Leardi JM, Pol D, Fernández MS, 2012. The antorbital fenestra of Metriorhynchidae (Crocodyliformes, Thalattosuchia): testing its homology within a phylogenetic framework. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 32 (2) 490–494.
- López-Ticha D, 1969. Evaluación petrolífera de la Cuenca de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca. Seminario sobre exploración petrolera, mesa redonda #6. Problemas de exploración en áreas posiblemente petrolíferas de la República Mexicana. Instituto Mexicana del Petróleo, México.
- Lydekker R, 1889. On the remains and affinities of five genera of Mesozoic reptiles. **Quarterly Journal of the Geological Society**, 45: 41–59.
- Massare JA, 1987. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 7(2): 121-137.
- Martin JE, Fernández M, 2007. The synonymy of the Late Cretaceous mosasaur (Squamata) genus *Lakumasaurus* from Antarctica with *Taniwhasaurus* from New Zealand and its bearing upon faunal similarity within the Weddellian Province. **Geological Journal**, 42: 203-211.
- Martin JE, Vincent P, 2013. New remains of *Machimosaurus hugii* von Meyer, 1837 (Crocodylia, Thalattosuchia) from the Kimmeridgian of Germany. **Fossil Record**, 16: 179–196.
- Motani R, 2009. The Evolution of Marine Reptiles. **Evolution: Education and Outreach**, 2 (2): 224-235.



Mook CC, 1933. A crocodilian skeleton from Formation at Canyon City, Colorado:

American Museum Novitates, 671: 1-8.

Ortega-González JV, Lambarria-Silva C, 1991. Informe geológico del prospecto Hoja

Oaxaca, compilación geológica I.G.R.S. 1129. Petróleos Mexicanos (PEMEX),
Coordinación Divisional de Exploración, Geológica superficial y Geoquímica
(inédito).

Parrilla-Bel J, Young MT, Moreno-Azanza M, Canudo JI, 2013. The first metriorhynchid

crocodylomorph from the Middle Jurassic of Spain, with implications for evolution of
the subclade Rhacheosaurini. **PLoS ONE** 8 (1): e54275.

Pol D, Gasparini Z, 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia:

Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. **Journal of
Systematic Palaeontology**, 7: 163–197.

Rusconi C, 1948. Nuevo plesiosaurio, pez y langosta del mar jurásico de Mendoza. **Revista**

del Museo Historia Natural de Mendoza, 2: 3-12.

SGM (Servicio Geológico Mexicano), 2000a Carta geológico-Minera, Tlaxiaco E32-D34,

escala 1:50 000. Servicio Geológico Mexicano y Secretaría de Economía, México.

SGM (Servicio Geológico Mexicano) 2000b Carta geológico-Minera, Oaxaca E14-9, escala

1:250 000. Servicio Geológico Mexicano y Secretaría de Economía, México.

SGM (Servicio Geológico Mexicano) 2009 Carta geológico-Minera Estado de Oaxaca,

escala 1:1000 000. Servicio Geológico Mexicano y Secretaría de Economía, México.

Smith JB, Dodson P, 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation

and orientation in fossil vertebrate dentitions. **Journal of Vertebrate Paleontology**
23 (1): 1-12.



- Vignaud P, 1995. Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mesozoïque: systématique phylogénétique, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques. Ph.D. dissertation, Université de Poitiers, Poitiers, France, 265 pp.
- Vignaud P, Gasparini ZB, 1996. New Dakosaurus (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the Upper Jurassic of Argentina. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris 2**: 245–250.
- Von Meyer CEH, 1831. Neue fossile Reptilien aus der Ordnung der Saurier. **Nova Acta Academiae Leopoldino-Carolinae Curios**, 15: 173–184.
- Von Quenstedt FA, 1856. **Monatsschrift der Naturforschenden Vereins in Bonn**. Tbingen: Laupp.
- Von S m m erring ST 1816. Ueber die *Lacerta gigantea* der Vorwelt. **Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften und der Classe der Mathematik und Naturwissenschaften** 6: 37–59.
- Wagner A, 1858. Zur Kenntniss der Saurier aus den lithographischen Schiefen. **Abhandlungen der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften** 8: 415–528.
- Walker AD, 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, Series B, 257: 323–372.
- Wieland GR, 1910. *Plesiosaurus (Polyptychodon) mexicanus* Wieland. **Parergones del Instituto Geológico de México**, 3: 359–365.
- Wilberg EW, 2015. A new metriorhynchoid (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the Middle Jurassic of Oregon and the evolutionary timing of marine adaptations in



- thalattosuchian crocodylomorphs. **Journal of Vertebrate Paleontology**. 32 (2), e902846.
- Wilkinson LE, Young MT, Benton MJ, 2008. A new metriorhynchid crocodile (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Wiltshire, UK. **Palaeontology**, 51: 1307–1333.
- Young CC, 1948. Fossil crocodiles in China, with notes on dinosaurian remains associated with the Kansu crocodiles. **Bulletin of the Geological Society of China**, 28:225–288.
- Young MT, 2006. Evolution and taxonomic revision of the Mesozoic marine crocodyliforms Metriorhynchidae, a phylogenetic and morphometric approach. Unpublished MSc. Thesis, University of London Imperial College, London 75pp.
- Young MT, 2013. Filling the ‘_Corallian Gap’ re-description of a metriorhynchid crocodylomorph from the Oxfordian (Late Jurassic) of Headington, England, **Historical Biology**, 25 (1): 80-90.
- Young M.T, Andrade M.B, 2009. What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 157: 551–585.
- Young MT, Bell MA, Brusatte SL, 2011. Craniofacial form and function in Metriorhynchidae (Crocodylomorpha: Thalattosuchia): modelling phenotypic evolution with maximum-likelihood methods. **Biology letters**, 7: 913-916.
- Young MT, Steel L, Middleton H, 2013a. Evidence of the metriorhynchid crocodylomorph genus *Geosaurus* in the Lower Kimmeridge Clay Formation (Late Jurassic) of England. **Historical Biology**, 26 (5): 551-555.



- Young MT, Brusatte SL, Ruta M, Andrade MB, 2010. The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity and biomechanics. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 158: 801–859.
- Young MT, Andrade MB, Etches S, Beatty BL, 2013b. A new metriorhynchid crocodylomorph from the Lower Kimmeridge Clay Formation (Late Jurassic) of England, with implications for the evolution of dermatocranium ornamentation in Geosaurini. **Zoological Journal of the Linnean Society** 169: 820–848.
- Young MT, Brusatte SL, Beatty BL, Andrade MB, Desojo JB, 2012a. Tooth-on-tooth interlocking occlusion suggests macrophagy in the Mesozoic marine crocodylomorph *Dakosaurus*. **Anatomical Record**, 295: 1147 – 1158.
- Young MT, Andrade MB, Brusatte SL, Sakamoto M, Liston J, 2013c. The oldest known metriorhynchid super-predator: a new genus and species from the Middle Jurassic of England, with implications for serration and mandibular evolution in predacious clades, **Journal of Systematic Palaeontology** 11:4,475–513.
- Young MT, Andrade MB, Cornée J-J, Steel L, Foffa D, 2014a. Re-description of a putative Early Cretaceous “teleosaurid” from France with implications for the survival of metriorhynchids and teleosaurids across the Jurassic-Cretaceous Boundary. *Annales de Paléontologie*. 100: 165-174.
- Young MT, Steel L, Rigby MP, Howlett EA, Humphrey S, 2015. Largest known specimen of the genus *Dakosaurus* (Metriorhynchidae: Geosaurini) from the Kimmeridge Clay Formation (Late Jurassic) of England, and an overview of *Dakosaurus* specimens discovered from this formation (including reworked specimens from the Woburn



Sands Formation), *Historical Biology. An international journal of Paleobiology*. 27 (7): 947-953.

Young MT, Brusatte SL, Andrade MB, Desojo JB, Beatty BL, Steel L, Fernández MS, Sakamoto M, Ruiz-Omeñaca JI, Schoch R. R, 2012b. The cranial osteology and feeding ecology of the metriorhynchid crocodylomorph genera *Dakosaurus* and *Plesiosuchus* from the Late Jurassic of Europe. **PLoS ONE** 7 (9): e44985.

Young MT, Hua S, Steel L, Foffa D, Brusatte SL, Thüring S, Mateus O, Ruiz-Omeñaca JI, Havlik P, Lepage Y, Andrade MB, 2014b. Revision of the Late Jurassic teleosaurid genus *Machimosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia). **Royal Society open science**. 1: 140-222.



APÉNDICE 1

Descripción de *Torvoneustes mexicanus* (IGM 9026) como parte de un artículo sometido al Journal of South American Earth Sciences:

Occurrence of *Torvoneustes* (Crocodylomorpha, Metriorhynchidae) in the Hispanic Corridor, Oaxaca, Mexico

JAIR I. BARRIENTOS-LARA^{a,*}, YANINA HERRERA^b, MARTA S. FERNÁNDEZ^b and JESÚS ALVARADO-ORTEGA^c; ^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Distrito Federal, 04510 México, j4ir@me.com; ^b CONICET, División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n (W1900FWA) La Plata, Argentina, yaninah@fcnym.unlp.edu.ar, martafer@fcnym.unlp.edu.ar; ^c Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Distrito Federal, 04510 México, alvarado@geologia.unam.mx.

*Corresponding author

Abstrac

This paper provides the re-description of IGM 9026, a singular specimen collected at the beginning of the twentieth century in an unpoorly documented site within the Tlaxiaco Basin, of supposedly Early Cretaceous age, and located near to Tlaxiaco town, State of Oaxaca, southern Mexico. Once, this fossil was considered the holotype of *Plesiosaurus* (*Polypticodon*) *mexicanus*. Recently it was recognized as a possible Jurassic marine crocodylomorph representative of the family Metriorhynchidae and consequently renamed as *?Cricosaurus mexicanus*. The present review of this fossil including the use of white and UV lights led to the discovery of some peculiar dental characters that match with those expressed in the diagnosis of genus *Torvoneustes*. The characters discovered also support the erection of a new species, *Torvoneustes mexicanus*,



including IGM 9026 as the holotype and single specimen as far known. The similar preservation mode and lithological composition shared by IGM 9026 and Kimmeridgian fossils marine vertebrates, also recently discovered near Tlaxiaco, suggest that *Torvoneustes mexicanus* is also a Kimmeridgian marine vertebrate. Given that Tlaxiaco Basin was a depocenter within the Hispanic Corridor, a marine pathway between Tethys Sea and Pacific Ocean, this first occurrence of *Torvoneuste* in North America expands the geographical cific Ocean, this first occurrence of *Torvoneuste* in North America expands the geographical distribution of this genus all along the Thethys Sea, from the its Eastern/European area to its western domain boarded in this corridor.

Keywords: *Torvoneustes*, Hispanic Corridor, Mexico, Metriorhynchidae, Jurassic, Tlaxiaco Basin.

1. Introduction

Metriorhynchidae is a family of Middle Jurassic-Early Cretaceous marine crocodylomorphs. A number of peculiar adaptive features that allowed the successful permanent marine life support the naturalness of this group. Among these, the most remarkable features are the presence of paddle-like forelimbs, hypocercal tail, osteoporotic like bone tissue, as well as large and highly vascularised nasal salt glands draining toward the preorbital fossa, and the olfactory tract and bulbs reduced (see Young et al., 2010; Herrera et al., 2013). Fossils of these crocodylomorphs have been collected in Europe, Asia, Caribbean, as well as North and South America (e.g., Young, 1948; Gasparini and Chong Díaz, 1977; Gasparini and Iturralde-Vinent, 2006; Buchy et al., 2007; Wilkinson et al., 2008; Young et al., 2013a, 2013b; Herrera et al., 2015). Today, the taxonomical diversity of this family includes about 12 genera and 30-40 species separated in the subfamilies Metriorhynchinae and Geosaurinae, in which the tribes Rhacheosaurini and Geosaurini constitute the crown monophyletic taxa respectively (e.g., Young et al., 2013a, 2013b).

In North America, the metriorhynchids are scarce and restricted to Late Jurassic deposits of Mexico. Buchy (2007) provides a detailed overview of these fossils that includes *Cricosaurus vignaudi* (Frey, Buchy, Stinnesbeck, and López-Oliva, 2002), from the middle Tithonian strata of La Pimienta Formation near Mazatepec, Puebla; *Cricosaurus saltillensis* (Buchy, Vignaud, Frey, Stinnesbeck and González, 2006), from



Sierra de Buñuelas, near Gómez Farías, Coahuila; a fragmentary rostrum of *Dakosaurus* sp. from the Kimmeridgian section of La Casita Formation near San Juan de los Dolores, Coahuila (Buchy, 2008a); and other remains of indeterminate metriorhynchids of La Casita and La Caja formations in the States of Coahuila and Nuevo León.

Buchy (2008b) identified a Metriorhynchidae specimen based on the duplicate resin of an intriguing fossil thought to be lost, which actually is cataloged as IGM 9026 into the Colección Nacional de Paleontología at Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México (Figs. 1–2). Originally, Wieland (1910) collected this specimen in an improperly documented locality of presumable Neocomian age in the State of Oaxaca, which he described as a plesiosaur under the name of *Plesiosaurus (Polypticodon) mexicanus*. Afterward, Young et al. (2010) and Buchy et al. (2013) suspected that could represent a *Cricosaurus* genus and provisionally they referred IGM 9026 to *Cricosaurus mexicanus*.

Recently, marine crocodylomorphs have been collected in Kimmeridgian marine sediments near Tlaxiaco, Oaxaca (Alvarado-Ortega et al., 2014). During the comparative study of these new fossils, we review the IGM 9026, holotype and single specimen as far known of *Cricosaurus mexicanus*, under white and UV light. This procedure allows us to discover distinctive dental characters in IGM 9026, which support its taxonomical nomination under a new specific name. The aim of the present work is to re-describe the specimen IGM 9026, discuss its new taxonomical identity, and review the paleobiogeographical implications of this discovering.

2. Systematic Paleontology

METRIORHYNCHIDAE Fitzinger, 1843

GEOSAURINAE Lydekker, 1889

GEOSAURINI Lydekker, 1889

TORVONEUSTES Andrade, Young, Desojo, and Brusatte, 2010

TORVONEUSTES MEXICANUS (Wieland, 1910) comb. nov.

Holotype—IGM 9026; fragment of cranium including part of the the maxillae and dentaries in occlusal position, splenials forming the mandibular symphysis, and 12 teeth (Figs. 1–2).



Type locality and Horizon —Wieland's (1910) locality, an unsuitable documented site in the north of the way to Putla, about 6 km to south-southwest from Tlaxiaco, Oaxaca, Mexico. Against the Neocomian age of this locality described by Wieland (1910), Buchy (2008b) suggests that it is more likely to be Jurassic age.

Diagnosis —*Torvoneustes* species with the following unique combination of characters: robust, strong mediolaterally compressed, lingually curved, and conical crown; enamel in the basal two-thirds of the crown heavily ornamented with long thick apicobasal ridges uniformly spaced to each other; ridges in the apical third of the crown short and slim; ridges near to the crown apex anastomosed and extending onto the carinae.

Description —We agree with the general description of the bones preserved in IGM 9026 published by Buchy (2008b). The fragmented specimen is 84.94 mm height and 94.54 mm long. The apex of crown on maxillae and dentaries shows the anterior and posterior regions of these bones. Although, IGM 9026 is preserved in three dimensions and bones of both sides are present; the cortical surfaces of maxillae and dentaries are eroded and their superficial features are distinctly destroyed. In the left maxilla and dentary this erosion is so extensive that the large part of these bones and their teeth are not preserved (Fig. 1D).

In lateral view, the maxilla is a long rectangular bone of about 18.68 mm height. The cross sections of the bones are well exposed in its posterior surface; in this view the maxillae are C-shaped and enclose a large ovoid nasal cavity (Fig. 1C). A cross section of an empty dental alveolus is preserved in the right maxilla; it looks like a large, ovoid hole encased in bone suggesting that this cavity is inclined forward as it happens with the tooth crown preserved in this bone.

In lateral view, the dentary is also a long rectangular bone, about 29.59 mm height. The reaction of bones preserved in IGM 9026 to UV light clearly reveals the presence of the surangulodentary groove (Fig. 1B). In anterior view, the cross section of right dentary is V-shaped and has a deep tooth alveolus that is occupied by two teeth, a functional tooth badly preserved and emerging dorsally beyond the dorsal edge of this bone, as well as a replacement tooth still placed in the innermost part of the alveolus that displays very fine details on its crown (Fig. 1E).

The splenial bones are exhibited in the cross sections exposed in the anterior and posterior views of IGM 9026. These are flat high bones located medially to the dentaries, and sutured together along the midline to form part of the mandibular symphysis. Although in posterior cross section the right splenial is almost totally covered by recrystallized sediments, in the anterior surface both splenials are preserved. In the right view, a



small part of the left splenial is exposed (Fig. 1A; this corresponds to the “possible fragment of the left mandibular ramus” identified by Uchida (1988b fig. 1).

The anterior and posterior surfaces in IGM 9026 show the thecodont tooth implantation. A total of 12 teeth are preserved. Five and four functional teeth are laterally exposed in the right maxilla and dentary, respectively (Fig. 1B). In anterior and posterior views, the dentary shows the cross section of other two functional teeth and a well preserved replacement tooth (in the anterior view of these surfaces). The interlock of these teeth has a relation one to one; thus each of the interalveolar space along the alveolar border in the maxilla is occupied by a crown of a dentary tooth, and vice versa. Although the functional teeth of both bones are irregular in size; these are separated by small and uniform interalveolar spaces. The most robust functional tooth occupies almost all the respective interdental space (Fig. 1B).

Judging by two facts it is possible to define the conic and curve shape of these teeth. On one hand, the apices of all the exposed teeth are lingually bent and therefore covered by sediment or below the bones (Fig. 1B). In the other hand, this curvature is clearly exposed in the cross section of the functional tooth preserved on the posterior broken surface of right dentary (Fig. 1C–D). As occurs in other metriorhynchids (e.g., Andrade et al., 2010; Young et al., 2013a, 2013b; Herrera et al., 2015), this cross section tooth shows no constriction in the crown-root tooth area. Besides, the surfaces in the crowns of teeth laterally exposed are somewhat flat, their curvatures fail to be as pronounced as a circular structure, which suggests that these teeth are strong laterally compressed.

The crown is entirely covered with enamel. In both, functional and replacement teeth, the anterior and posterior crown edges have a continuous cutting carina running from the bottom to the blunt tip. At least the labial surface of the enamel shows ornaments, which form two sections in the crown teeth. In the basal two-thirds, the crown shows long and isolated apicobasal ridges aligned almost in parallel to each other. In contrast, in the apical third of the crown such ridges tend to be short, discontinuous, and flattened, displaying an anastomosed pattern that extends onto the carinae; hence, the crown apex seems to be covered with small spheres irregularly distributed (Fig. 2A–B).

Along the entire length of mesial and distal carinae there are true denticles (Fig. 2C). These denticles show regular shape, size, and distribution; the length of their bases ranges close to 142 μm and the denticles density



(= denticles/5 mm) is about 30. The features of these denticles allow identifying that IGM 9026 shows the microzipodont pattern described by Andrade et al. (2010) and Young et al. (2013a).

Remarks — Buchy (2008b:521) noted that “the architecture of the rostrum and constituting bones” and the “tooth replacement pattern” present in IGM 9026 corresponds to those of the crocodylomorphs. Despite the limited morphological data recovered from this fragmented Mexican specimen, the occurrence of contiguous denticles of microscopic size on the tooth carinae (Fig 2), the so named microzipodont condition, is a character widely recognized as diagnostic for the subfamily Geosaurinae (Andrade et al., 2010; among others); hence this specimen is identified as member of this subfamily. Additionally, the continuous position of denticles along the entire tooth carinae, also here documented in IGM 9026 (Fig. 2C), represents a dental feature previously unknown for this specimen that supports the inclusion of IGM 9026 into the tribe Geosaurini.

Among the members of the tribe Geosaurini, the genus *Torvoneustes* is peculiar due to the dental ornamentation. In this, the basal half-third of tooth crown shows conspicuous, long, and apicobasally aligned ridges whereas the remaining apical crown surface displays short, discontinuous, and flattened ridges that are stacked together displaying the “anastomosed pattern” described by Young et al. (2013); which represents a diagnostic character of *Torvoneustes*. The same enamel ornamentation is documented in IGM 9026 (Fig. 2A–B); consequently, this specimen is reassigned to *Torvoneustes* genus. In contrast, in other Geosaurini genera the enamel ornamentation is weak and the crowns do not show the anastomosed pattern (e.g., Young et al., 2013).

Today, the genus *Torvoneustes* is known by two Kimmeridgian species previously described from the Kimmeridge Clay Formation in Wiltshire, UK. These are the type species, *Torvoneustes carpenteri* (Wilkinson, Young, and Benton, 2008), and *Torvoneustes coryphaeus* Young, Andrade, Etches, and Beatty, 2013. Three dental characters are different in these species. In *T. carpenteri* the tooth crowns are slightly curved and laterally compressed (about straight and circular in cross section), and the anastomosed pattern of enamel ornaments in the crown apex extends onto the carinae (Young et al., 2013b). In comparison, in *T. coryphaeus* the tooth crowns are strongly curved and laterally compressed, and in the crown apex there is a smooth area between the carina and the anastomosed pattern of enamel (Young et al., 2013b). Teeth of IGM 9026 show a combination of these characters; being strongly curved and laterally compressed (as in



T. coryphaeus) and with an anastomosed pattern of enamel ornaments that reaches the carinae (as in *T. carpenteri*). Given that this specimen differs from these European species; here, we proposed a new combination *Torvoneustes mexicanus*.

3. Discussion and Conclusions

IGM 9026, holotype of *Torvoneustes mexicanus*, was collected in a bad documented locality with no stratigraphic control; however, its tridimensional preservation and colour cream-clay matrix are similar to those specimens recently collected in the Kimmeridgian strata of Tlaxiaco Basin that belongs to the Sabinal Formation at Yosobé, near Tlaxiaco town (Alvarado-Ortega et al., 2014), which are exposed close to the point along the ancient Tlaxiaco-Putla road where Wieland (1910) collected this specimen. Therefore, it is possible to suggest the Kimmeridgian age of *T. mexicanus*, which corresponds with the age of the European species of *Torvoneustes*.

The Hispanic Corridor is a marine pathway between the western Tethys Sea and Pacific Ocean created during the Jurassic breakup of the supercontinent Pangaea (Damborenea, 2000; Damborenea et al., 2013). The opening of this corridor is an important paleogeographic event that impacts on the composition and distribution of the Jurassic and Cretaceous marine faunas because this was an important migration route. Its effects on the biogeographical patterns of some benthonic invertebrates began in the Early Jurassic (e.g., Boomer and Ballent, 1996); however, its influence on the distribution of pelagic invertebrates is clear until Late Middle or even Late Jurassic (Damborenea, 2000; Aberhan, 2001). This corridor also was a dispersion route for different pelagic marine reptiles (plesiosaurs, ichthyosaurs, and marine crocodylomorphs) since the Oxfordian (Gasparini and Iturralde-Vinent, 2006).

During the Jurassic, the Tlaxiaco Basin was a depocenter for continental and marine sediments. To the east, it was connected to a wide Mexican epicontinental sea and to Gulf of Mexico, which then constituted the Western Domain of the Tethys Sea. Marine deposits in this basin also were fed from the west by the Pacific Ocean. Thus, the marine fossils of the Tlaxiaco Basin represent an important expression of biota diversity and biogeographic processes attributed to the Hispanic Corridor. The discovery of marine vertebrates in this basin and the review of those fossils previously collected here (as the specimen IGM 9026) open the opportunity to learn more about such patterns and processes (Alvarado-Ortega et al., 2014).



The metriorhynchids record in the Hispanic Corridor area includes the Oxfordian specimens of *Cricosaurus* sp. and indeterminate specimens from the Jagua Formation of Cuba (Gasparini and Iturralde-Vinent, 2006); the Mexican Kimmeridgian-Tithonian metriorhynchids mentioned above, and the possible Kimmeridgian record of *Torvoneustes mexicanus* described here. This last record is importante because it shows a common faunistic element at genus level along the Tethys Sea, from Europe to America. We now know that *Torvoneustes* lived within the Hispanic Corridor, from where this metriorhynchids could invade the Pacific or wherever it was impassable barrier that prevented its dispersion beyond the western Tethys.

Acknowledgments

We owe gratitude to Mr. Juan M. Contreras for the photos that illustrate this paper. Financial support of this project was on charge of the Universidad Nacional Autónoma de México through the IIT projects IN207314 and Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (Argentina) PICTs 2012-0748, 2013-0618. CONACyT provide additional support to JIBL through a Master's degree fellowship.

References

- Aberhan, M. 2001. Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165:375–394.
- Alvarado-Ortega, J., J. I. Barrientos-Lara, L. Espinosa-Arrubarrena, and M. P. Melgarejo-Damián. 2014. Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca State, southern Mexico: *Paleontologia Electronica* 17.1.24A:1–25.
- Andrade, M. B., M. T. Young, J. B. Desojo, and S. Brusatte. 2010. The evolution of extreme hypercarnivory in Metriorhynchidae (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) based on evidence from microscopic denticle morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1451–1465.
- Boomer, I., and S. Ballent. 1996. Early-Middle Jurassic ostracod migration between the northern and southern hemispheres: further evidence for a proto Atlantic-Central America connection. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 121:53–64.
- Buchy, M.-C. 2007. Mesozoic marine reptiles from northeast Mexico: description, systematics, assemblages and palaeobiogeography. Ph.D. dissertation, University of Karlsruhe, Germany, 87 pp.



- Buchy, M.-C. 2008a. New occurrence of the genus *Dakosaurus* (Reptilia, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of north-eastern Mexico, with comments upon skull architecture of *Dakosaurus* and *Geosaurus*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 249: 1–8.
- Buchy, M.-C. 2008b. Reevaluation of the holotype of *Plesiosaurus (Polyptychodon) mexicanus* Wieland, 1910 from the? Upper Jurassic of Mexico: a thalattosuchian, not a sauropterygian. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 25:517–522.
- Buchy, M.-C., W. Stinnesbeck, E. Frey, and A. H. González. 2007. Première mention du genre *Dakosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia) dans le Jurassique supérieur du Mexique. *Bulletin Société Géologique de France* 178:63–69.
- Buchy, M.-C., P. Vignaud, E. Frey, W. Stinnesbeck, and A. H. González. 2006. A new thalattosuchian crocodyliform from the Tithonian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico. *Comptes Rendus Palevol* 5:785–794.
- Buchy, M.-C., M. T. Young, and M. B. Andrade. 2013. A new specimen of *Cricosaurus saltillensis* (Crocodylomorpha: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Mexico: evidence for craniofacial convergence within Metriorhynchidae. *Oryctos* 10:9–21.
- Damborenea, S. E. 2000. Hispanic Corridor: its evolution and the biogeography of bivalve mollusks; pp. 369–380 in R. L. Hall, and P. L. Smith (eds.), *Advances in Jurassic Research 2000*. *GeoResearch Forum* 6.
- Damborenea, S., J. Echevarría, and S. Ros. 2013. Southern Hemisphere paleobiogeography of Triassic–Jurassic marine bivalves. Springer, Dordrecht, 141 pp.
- Fitzinger, L. J. F. J. 1843. *Systema Reptilium*. Wien: Braumüller et Seidel, 106 pp.
- Frey, E., M.-C. Buchy, W. Stinnesbeck, and J. G. López-Oliva. 2002. *Geosaurus vignaudi* n.sp. (Crocodyliformes: Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central–east Mexico (State of Puebla). *Canadian Journal of Earth Sciences* 39:1467–1483.
- Gasparini, Z., and G. Chong Díaz. 1977. *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia) a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 153:341–360.



- Gasparini, Z. B., and M. Iturralde-Vinent. 2006. The Cuban Oxfordian herpetofauna in the Caribbean Seaway. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 240: 343–371
- Herrera, Y., M. S. Fernández, and Z. Gasparini. 2013. The snout of *Cricosaurus araucanensis*: a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids. *Lethaia* 46:331–340.
- Herrera, Y., Z. Gasparini, and M. S. Fernández. 2015. *Purranisaurus potens* Rusconi, an enigmatic metriorhynchid from the Late Jurassic–Early Cretaceous of the Neuquén Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35.
- Lydekker, R. 1889. On the remains and affinities of five genera of Mesozoic reptiles. *Quarterly Journal of the Geological Society* 45:41–59.
- Wieland, G. R. 1910. *Plesiosaurus (Polyptychodon) mexicanus* Wieland: Parergones del Instituto Geológico de México 3:359–365.
- Wilkinson, L. E., M. T. Young, and M. J. Benton. 2008. A new metriorhynchid crocodile (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Wiltshire, UK. *Palaeontology* 51:1307–1333.
- Young, C. C. 1948. Fossil crocodiles in China, with notes on dinosaurian remains associated with the Kansu crocodiles. *Bulletin of the Geological Society of China* 28:225–288.
- Young, M. T., M. B. Andrade, S. L. Brusatte, M. Sakamoto, and J. Liston. 2013a. The oldest known metriorhynchid super-predator: a new genus and species from the Middle Jurassic of England, with implications for serration and mandibular evolution in predacious clades. *Journal of Systematic Palaeontology* 11:475–513.
- Young, M. T., M. B. Andrade, S. Etches, and B. L. Beatty. 2013b. A new metriorhynchid crocodylomorph from the Lower Kimmeridge Clay Formation (Late Jurassic) of England, with implications for the evolution of dermatocranium ornamentation in Geosaurini. *Zoological Journal of the Linnean Society* 169:820–848.
- Young, M. T., S. L. Brusatte, M. Ruta, and M. B. Andrade. 2010. The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity and biomechanics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 158:801–859.



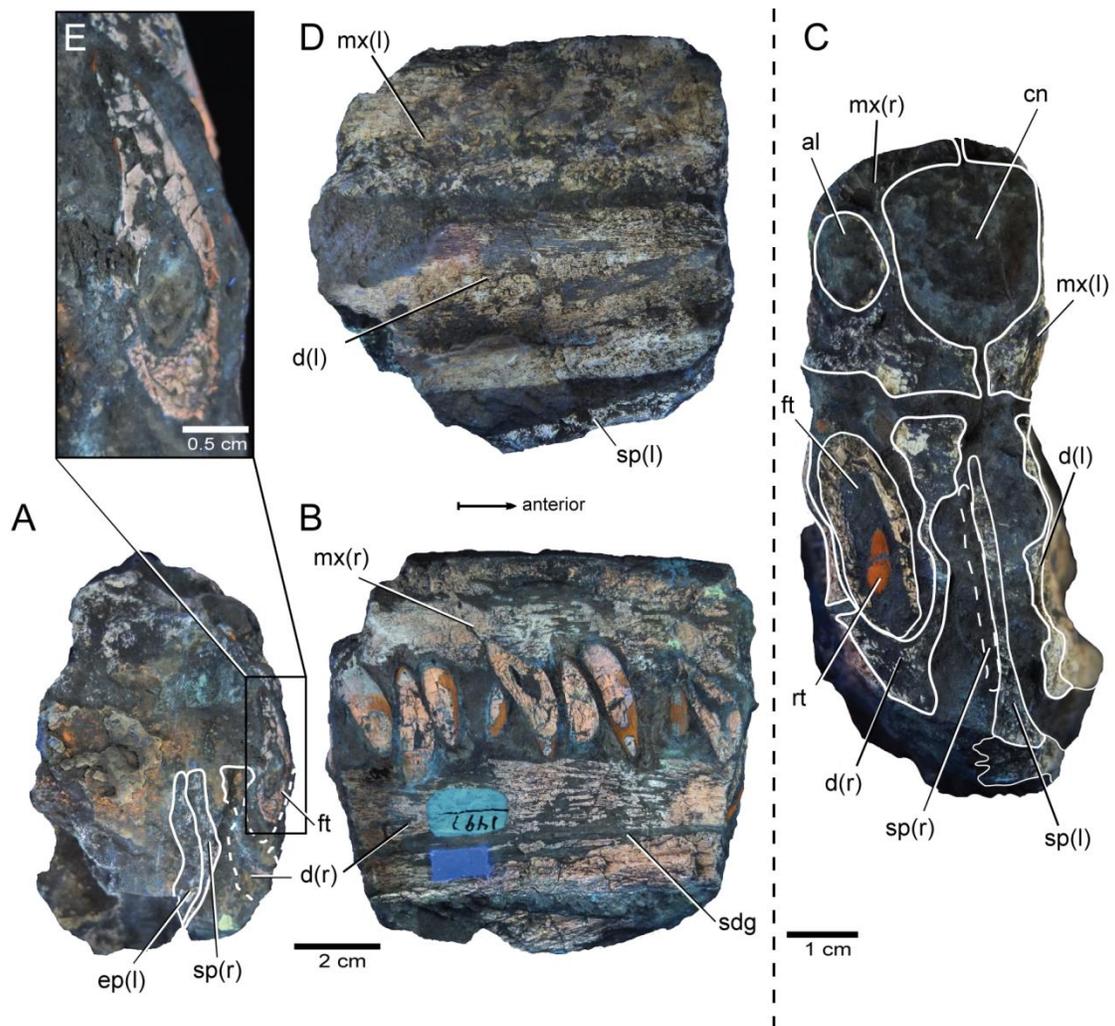


FIG. 1. *Torvoneustes mexicanus* (IGM 9026) under UV light. A, posterior view ; B, right view; C, anterior view; D, left view; E, close-up of the cross section of dentary tooth. Abbreviations: cn, nasal cavity; d, dentary; mx, maxilla; sdg, surangulodentary groove; rt, replacement tooth; sp, splenial; al, alveolus. Arrows show the anterior end of the specimen. [planned for page width]



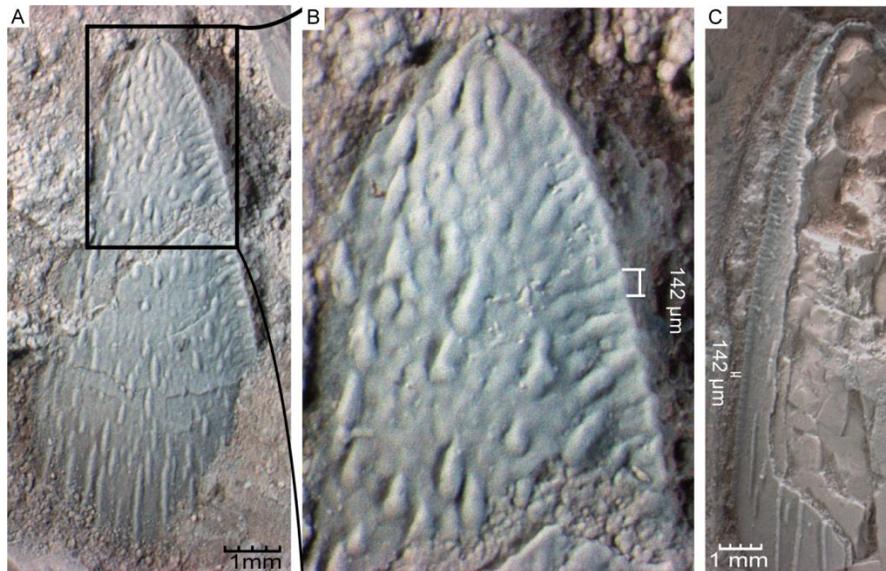


FIG. 2. Tooth details of *Torvoneustes mexicanus* (IGM 9026). A, replacement tooth of right dentary partially covered by sediments and contrasted with magnesium, showing both ornaments in the enamel crown, the long aligned ridges (in the base), and the anastomosed pattern (in the tip); B, close-up of A showing the ornaments of enamel crown reaching the carinae; C, maxillary tooth showing a complete carina. [planned for page width]

