



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

**ESTUDIO SISTEMÁTICO DE LOS OPHTHALMOSAURIDOS DE
MÉXICO Y SUS IMPLICACIONES FILOGENÉTICAS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

JAIR ISRAEL BARRIENTOS LARA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA UNAM.

DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH
INSTITUTO DE BIOLOGÍA UNAM.

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. MARZO 2022.



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

**ESTUDIO SISTEMÁTICO DE LOS OPHTHALMOSAURIDOS DE
MÉXICO Y SUS IMPLICACIONES FILOGENÉTICAS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

JAIR ISRAEL BARRIENTOS LARA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA UNAM.

DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH
INSTITUTO DE BIOLOGÍA UNAM.

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. MARZO 2022.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE GEOLOGÍA

OFICIO CPCB/128/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Evolutiva, Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **06 de septiembre de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **BARRIENTOS LARA JAIR ISRAEL** con número de cuenta **409024278** con la tesis titulada **“Estudio sistemático de los ophthalmosauridos de México y sus implicaciones filogenéticas”**, realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS
Vocal: DR. MANUEL FERIA ORTIZ
Vocal: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ
Vocal: DRA. LETICIA MARGARITA OCHOA OCHOA
Secretario: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 28 de enero de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pbiol.posgrado.unam.mx/>

Agradecimientos Institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por el apoyo que se me brindó para obtener el grado académico de Doctor en Ciencias Biológicas.

Al CONACyT por la beca de Doctorado con número de becarios 294502 que se me otorgó para realizar mis estudios.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM por el financiamiento de este programa por medio de los proyectos PAPIIT con números IN207314, IN209017 y IN110920.

A los miembros de comité tutor:

Quiero extender un enorme agradecimiento a los miembros de mi comité tutor la Dra. Helga Ochoterena Booth y el Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz por su guía, sugerencias y todo el tiempo que dedicaron para que este trabajo pudiera ser concluido. También quisiera expresar mi enorme gratitud al Dr. Jesús Alvarado Ortega por permitirme formar parte de su equipo de trabajo desde el comienzo de mi formación, sus valiosos consejos, su dirección y apoyo hicieron posible este proyecto.

Agradecimientos personales

Agradezco en primer lugar a los miembros del jurado que fue asignado para la revisión de este trabajo, a la Dra. Marisol Montellano Ballerestos, al Dr. Manuel Fera Ortiz, al Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández y a la Dra. Leticia Margarita Ochoa Ochoa por sus oportunas observaciones que permitieron mejorar sustancialmente este trabajo.

Quisiera agradecer en segundo lugar al personal del Instituto de Geología de la UNAM que trabajan en Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Museo Nacional de Paleontología y del Museo de Geología por su apoyo en la preparación y el acceso a los materiales estudiados en este trabajo.

Finalmente quisiera agradecer a mi familia y amigos por todo el apoyo recibido durante todos estos años, su apoyo y sus palabras de aliento fueron importantes para poder concluir esta etapa de mi vida.

Índice

Resumen	1
Abstract	3
Capitulo I. Introducción	5
La Familia Ophthalmosauridae.....	8
Los Ophthalmosauridos de México.....	16
Objetivos	19
Hipótesis de trabajo.....	20
Capitulo II. Materiales y Métodos	21
Fósiles estudiados en este trabajo.....	21
Ejemplare CPC 307.....	21
Ejemplare CPC 238.....	22
Ejemplare IGM 9519.....	23
Ejemplares JAO 83, JAO 91, JAO 159 e IGM 9325.....	23
Materiales de comparación	25
Métodos de preparación.....	25
Preparación mecánica.....	26
Preparación química.....	27
Métodos filogenéticos.....	28
Método biogeográfico	29
Capitulo III. Resultados	30
<i>Acuetzpallin carranzai</i> , el ictiosaurio de Cuencamé	31
<i>Parrasaurus yacahuitzli</i> , Ophthalmosaurido del Rancho El Sombrero	31
Ejemplares CPC 238, el <i>Ophthalmosaurus</i> de la Sierra El Jabalí	32
Descripción.....	33
Cráneo.....	33
Mandíbula.....	43

Esqueleto Axial.....	44
Esqueleto apendicular.....	46
Notas comparativas.....	48
Los ophthalmosauridos de Tlaxiaco, Oaxaca.....	53
Descripción.....	55
Notas comparativas.....	58
Resultados filogenéticos	60
Capitulo IV. Discusión	75
La diversidad de Ophthalmosauridos en México.....	75
Relaciones filogenéticas de la familia Ophthalmosauridae	78
Consideraciones sobre las relaciones biogeográficas de los Ophthalmosauridae....	82
Capitulo V. Conclusiones	86
Conclusiones generales del trabajo.....	86
Referencias.....	89
Anexo I	100
Anexo II	137
Anexo III	192

Resumen

La familia Ophthalmosauridae es un grupo extinto de reptiles marinos altamente especializado para la vida marina de manera permanente. Este es el grupo más derivado del orden Ichthyosauria, que al mismo tiempo es el clado de reptiles marinos más diverso, más perdurable y con la distribución geográfica más amplia. Los restos fósiles de estos reptiles comenzaron a ser colectados en Europa, hace cerca de siglo y medio. Actualmente, este registro incluye ejemplares recuperados en numerosos yacimientos distribuidas en prácticamente todos los continentes, con edades de entre el Jurásico Medio y el Cretácico Inferior, En particular, los ophthalmosauridos recuperados en Europa, al ser los mejor conservados y más estudiados, son elementos claves para entender la anatomía y evolución de este grupo. La diversidad taxonómica de los ophthalmosaurios se ha incrementado de manera significativa en el presente siglo debido a dos condiciones: 1) la revisión morfológica detallada y la reasignación taxonómica de ejemplares de museo, y 2) al descubrimiento de nuevos sitios paleontológicos portadores de restos de ophthalmosauridos en regiones previamente ignoradas o poco exploradas, como México, India y la región norte de América del Sur. Los primeros restos de ophthalmosauridos recuperados en México, entre las décadas de 1980 y 2020, tuvieron escasas implicaciones taxonómicas y filogenéticas principalmente por tres razones: 1) la ausencia de académicos especializados en la interpretación, colecta y preparación de este grupo de reptiles marinos, 2) las primeras identificaciones señalaban que estos fósiles eran representantes de taxa previamente descritos en Europa, y 3), la calidad de su conservación y falta de preparación adecuada no permitieron que en los primeros estudios se llegara a una identificación a nivel específico. En esta tesis se llevó a cabo una revisión exhaustiva de los fósiles de ophthalmosauridos hasta ahora encontrados en México, depositados en distintas colecciones científicas de este país, y se llevaron a cabo trabajos de prospección paleontológica en nuevas localidades con la intención de recuperar más ejemplares de este grupo; también, cuando fue posible, se articularon distintos procedimientos de preparación fina de estos fósiles en condiciones de laboratorio con la intención de descubrir la mayor cantidad posible de rasgos osteológicos; además, se llevó

acabo una revisión osteológica detallada de todos los fósiles referidos, lo cual permitió precisar su identidad taxonómica. Finalmente, en esta tesis se exploraron las implicaciones filogenéticas de los ophthalmosauridos en México a partir de un análisis filogenético que incluye todos los taxa de este grupo hasta ahora conocido. Los resultados obtenidos en esta tesis incluyen el reconocimiento de taxa nuevos de México pertenecientes a la familia Ophthalmosauridae. El ejemplar recuperado en la década de 1980 en los yacimientos del Kimmeridgiano de la Formación la Casita, cerca de Cuencamé, Durango, que previamente fue vagamente señalado como un ictiosaurio, aquí fue descrito y nombrado como *Acuetzpalin carranzai*. Otro ejemplar colectado en las cercanías de la ciudad de Saltillo y que previamente fue identificado como un miembro indeterminado de la familia Ophthalmosauridae, aquí fue identificado como el nuevo género y especie *Parrassaurus yacahuitzli*. El ejemplar inicialmente identificado como *Ophthalmosaurus* sp. cf. *O. icenicus* colectado en afloramientos de la formación La Casita en la sierra el Jabalí, en este trabajo, fue identificado como un nuevo género y especie. Además, durante este estudio fueron recuperados numerosos restos de ophthalmosauridos en los depósitos del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, expuestos en el sitio del Llano Yosobé, a las afueras de Tlaxiaco, Oaxaca; aunque la preparación de estos restos comenzó en este proyecto, tal labor y la determinación taxonómica infrafamiliar de estos fósiles son tareas que quedan pendientes. El análisis filogenético desarrollado en este trabajo corrobora la singularidad de las especies mexicanas de ophthalmosauridos señaladas y concluye que *A. carranzai* y *P. yacahuitzli* son miembros de la subfamilia Platypterygiinae mientras que el ejemplar identificado como *Ophthalmosaurus* sp. cf. *O. icenicus* es identificado como parte de la subfamilia Ophthalmosaurinae. Los ophthalmosauridos mexicanos representan una asociación fósil peculiar del Jurásico Tardío al Oeste del Mar de Tetis, cuyos parientes cercanos están en Europa que entonces representaba el extremo Este del Mar de Tetis. Este estudio sugiere que la distribución de los ophthalmosaurios de México pudiera estar asociada a distintos eventos de dispersión desde Europa hacia México que, de manera independiente, afectaron los diferentes linajes de esta familia.

Abstract

The family Ophthalmosauridae is an extinct group of marine reptiles highly specialized for permanent marine life. This is the most derived group from the order Ichthyosauria, which at the same time is the most diverse, most enduring clade of marine reptiles and with the widest geographic distribution. The fossil remains of these reptiles began to be collected in Europe, about more than a century ago. Currently, this record includes specimens recovered from numerous sites, with ages between the Middle Jurassic and the Lower Cretaceous, distributed in practically all the continents. In particular, the ophthalmosaurids recovered in Europe, being the best preserved and most studied, are key elements to understand the anatomy and evolution of this group. The taxonomic diversity of ophthalmosaurus has increased significantly in this century due to two conditions: 1) detailed morphological review and taxonomic reassignment of museum specimens, and 2) the discovery of new paleontological sites bearing ophthalmosaurid remains. in previously ignored or little explored regions, such as Mexico, India, and the northern region of South America. The first Ophthalmosaurid remains recovered in Mexico, between the 1980s and 2020s, had few taxonomic and phylogenetic implications, mainly for three reasons: 1) the absence of specialized in the interpretation, collection and preparation of this group of marine reptiles, 2) the first identifications indicated that these fossils were representatives of taxa previously described in Europe, and 3), the quality of their conservation and lack of adequate preparation did not allow that in the first studies of these fossils were identified at a specific level. In this thesis, an exhaustive review of the ophthalmosaurid fossils found so far in Mexico, deposited in different scientific collections in this country, was carried out, and paleontological prospecting work was carried out in new locations with the intention of recovering more than specimens. of this group, Also, when possible, different procedures for the fine preparation of these fossils under laboratory conditions were articulated with the intention of discovering the greatest possible number of osteological features. In addition, a detailed osteological review of all the referred fossils was carried out, which made it possible to specify their taxonomic identity. Finally, in this thesis the phylogenetic implications of ophthalmosaurids in Mexico were explored from a phylogenetic analysis that includes taxa from this group so far known. The results obtained in this thesis include the recognition of new taxa from

Mexico belonging to the Ophthalmosauridae family. The specimen recovered in the 1980s from the Kimmeridgian deposits of the La Casita Formation, near Cuencamé, Durango, which was previously vaguely identified as an ichthyosaur, was here described, and named as *Acuetzpalin carranzai*. Another specimen collected nearby to Saltillo city and previously identified as an indeterminate member of the Ophthalmosauridae family, here was identified as the new genus and species *Parrassaurus yacahuitzli*. The specimen initially identified as an *Ophthalmosaurus* sp. cf. *O. icenicus* and collected in outcrops of the La Casita formation in the Sierra el Jabalí in this work was identified as a new genus and species. In addition, during this study, numerous ophthalmosaurid remains were recovered from the Kimmeridgian deposits of the Sabinal Formation, exposed at the Llano Yosobé site, Tlaxiaco, Oaxaca; Although the preparation of these remains began in this project, such work and the infrafamily taxonomic determination of these fossils are pending tasks. The phylogenetic analysis developed in this work corroborates the uniqueness of the selected Mexican ophthalmosaurid species and concludes that *A. carranzai* and *P. yacahuitzli* are members of the Platypterygiinae subfamily while specimen identified as *Ophthalmosaurus* sp. cf. *O. icenicus* is identified as part of the Ophthalmosaurinae subfamily. The Mexican ophthalmosaurids represent a peculiar Late Jurassic fossil association west of the Sea of Tethys, whose close relatives are in Europe which then represented the eastern end of the Tethys. This study suggests that the distribution of ophthalmosaurs in Mexico could be associated with different dispersal events from Europe to Mexico that independently affected the different lineages of this family.

INTRODUCCIÓN

Los ictiosaurios son un clado exitoso de tetrápodos acuáticos mesozoicos (Motani 2005; Fischer et al., 2013; Bardet et al., 2014). Desde su origen en el Aniciano (Triásico Medio), estos reptiles depredadores con forma de pez mostraron rasgos altamente especializados que les permitieron constituirse en un grupo dominante en los mares de todo el planeta; así, estos amniotas acuáticos tuvieron una larga historia que se expandió casi 157 millones de años hasta el Cenomaniano (Cretácico Tardío) (Thorne et al., 2011; Bardet et al., 2014; Fischer et al., 2016). Desde su origen, estos reptiles se caracterizaron por rasgos altamente especializados para la vida pelágica permanente. Estos amniotas acuáticos comparten un plan corporal único; su cuerpo es claramente pisciforme, parecido al del atún y al delfín; sus extremidades modificadas en forma de remos; desarrollan una aleta caudal heterocerca que ventralmente es apoyada por las últimas vértebras que están inclinadas ventralmente (McGowan y Motani, 2003; Motani, 2005; Drukenmiller y Maxwell, 2014). Otro rasgo distintivo de los ictiosaurios más derivados, los Parvipelvia, es el desarrollo de una aleta dorsal sin soporte óseo (Motani, 2005). Actualmente, los rasgos diagnósticos reconocidos de los ictiosaurios incluyen la presencia de un rostro alargado formado en su mayor parte por el premaxilar, la posición lateral de las narinas o fosas nasales, la participación del supratemporal en el borde posterior de la fenestra supratemporal, la formación del margen dorsal de la orbital por los huesos prefrontal y postfrontal, así como, la presencia de costillas torácicas que sólo se articulan con los centros vertebrales respectivos (Drukenmiller y Maxwell, 2014).

La historia evolutiva de los ictiosaurios está enmarcada por importantes eventos biológicos y geológicos que impactaron en su diversidad y distribución geográfica (Fischer et al., 2016). El primero de estos eventos fue la extinción masiva del límite Triásico-Jurásico, cuyo afecto fue drástico en la diversidad de los ictiosaurios y al menos el 20% de organismos marinos (Smith, 2011); la fragmentación de Pangea, en la segunda mitad del Jurásico, no sólo modificó drásticamente la distribución y amplitud de los cuerpos oceánicos, también

permitió la aparición de amplios mares epicontinentales y de distintos corredores o pasajes marinos entre los territorios continentales recién separados que permitió que los ictiosaurios ampliaran su distribución por todo el planeta (Bardet et al., 2014); por otro lado, los drásticos cambios ambientales marinos ocurridos en el Cenomaniano (Cretácico Temprano) llevaron a la extinción de los ictiosaurios (Fischer et al., 2016).

Actualmente, el orden Ichthyosauria se compone de cerca de 95 especies nominales válidas, representantes de 55 géneros y cinco subgrupos monofiléticos bien caracterizados, Euichthyosauria, Hueneosauria, Cymbospondylidae, Mixosauridae, Shastasauridae, Toretocnemidae y Parvipelvia (Figura 1). Distintos autores (Motani 2005; Moon et al., 2007; Bardet et al., 2014; Cheng et al., 2015; Huang et al., 2019), han señalado que los ictiosaurios y sus parientes más primitivos, que en conjunto forman el grupo Ichthyosauriformes, experimentaron tres fases o pulsos de diversificación morfológica a lo largo de su historia (Figura 2). El primero de estos pulsos tuvo lugar en el Triásico temprano, con el origen repentino de los primeros Ichthyosauriformes, como *Utasaurus*, *Chaohusaurus* y *Grippia*, los cuales eran organismos acuáticos esbeltos menores a medio metro de longitud y que presentaban cabezas relativamente pequeñas y cortas más parecidas a las de las lagartijas; en donde las extremidades ya eran aletas pero sus elementos epipodiales aún parecían verdaderas falanges y poseían aletas caudales heterocercas pequeñas con el lóbulo dorsal pobremente desarrollado. En el pulso intermedio, observado en Ichthyosaurios primitivos del Triásico medio y Tardío, con Cymbospondylidae, Mixosauridae y Shastasauridae incluidos, estos organismos adquirieron un cuerpo más largo, en promedio mayor al metro de longitud, más robusto y semejante al de los peces; aparecen hocicos muy largos; y en las aletas los elementos epipodiales se multiplican, adquieren la forma de rectángulos-hexágonos, se aplanan y su distribución es notablemente más compacta. El último pulso afectó a los ictiosaurios más derivados agrupados en Toretocnemidae y Parvipelvia, en donde se agruparon algunas de las especies más grandes hasta ahora conocidas, algunas cercanas a los 5 m de longitud, en donde por primera vez aparece la aleta dorsal, la aleta caudal se compone de dos lóbulos de tamaño semejante y los elementos epipodiales de ambas aletas continúan multiplicándose en número y aparecen nuevos dígitos.

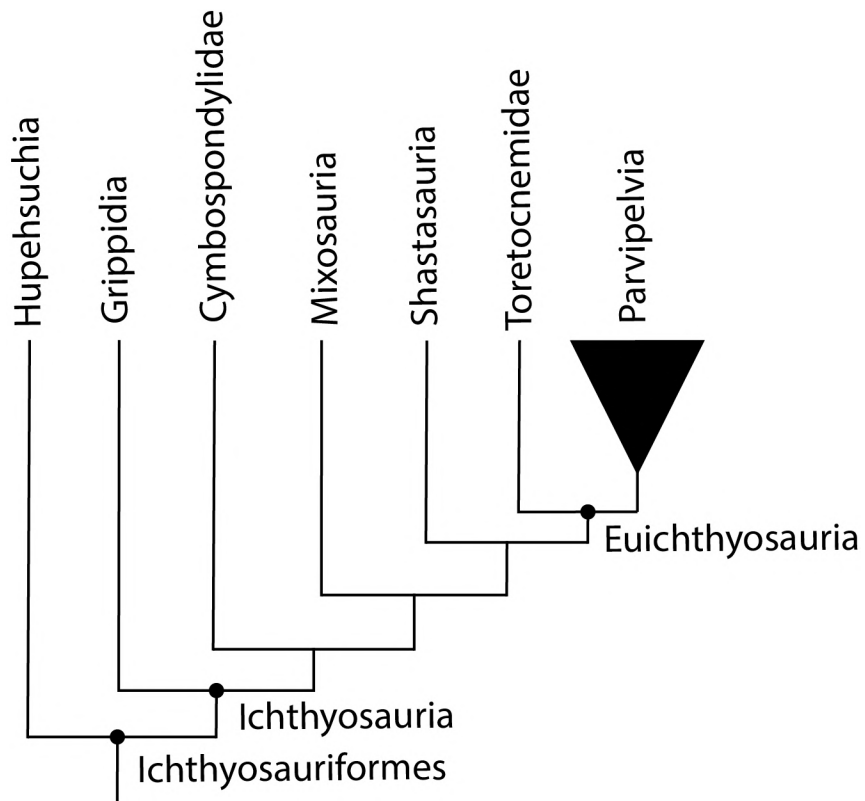


Figura 1. Relaciones filogenéticas de los principales clado de ichthyosauriformes (modificado de Huang et al., 2019).

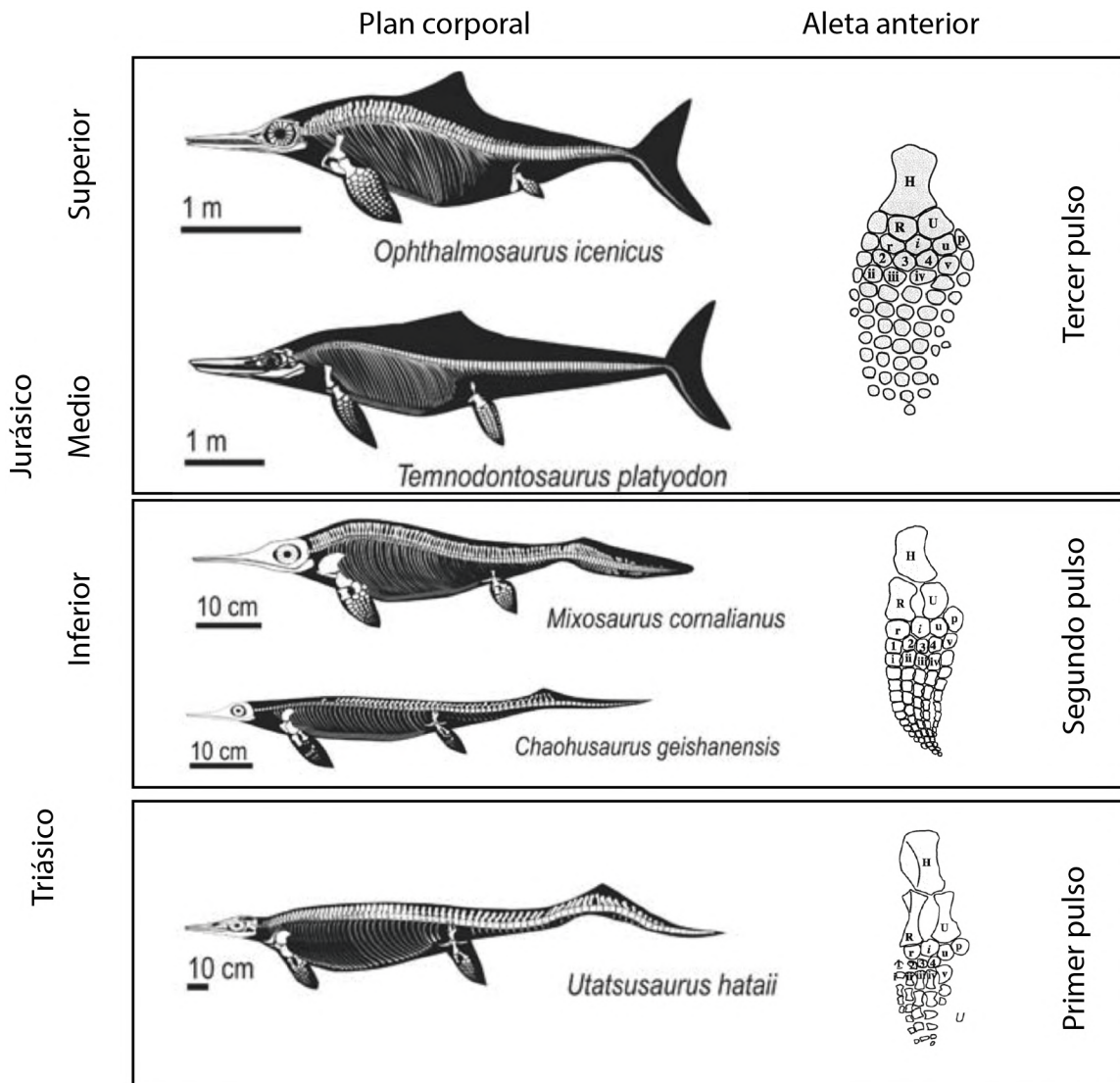


Figura 2. Representación de los planes corporales de Ichthyopterygia en un cronograma simplificado (tomado de Motani, 2005, Figure 2).

La Familia Ophthalmosauridae

Según Fischer et al. (2016), el clado Parvipelvia, surgido en el Triásico Tardío, incluye numerosas especies que de forma más incluyente han sido reconocidas como formas

primitivas de afinidad incierta, y el grupo Neoichthyosauria (Figura. 1). Este último también incluye formas primitivas de afinidad problemática como *Temnodontosaurus* Lydekker 1889, y *Leptonectes* McGowan 1996, y un grupo monofilético terminal llamado Thunnisauria. Entre los thunnisauria se incluyen especies del Jurásico temprano y el Cretácico Inferior, *Malawania* Fisher et al. 2013, *Ichthyosarus* Beche y Conybeare 1821, así como un clado monofilético terminal llamado Baracromia. Finalmente, los Baracromia incluyen a *Hauffiopteryx* von Huene 1931, *Stenopterygius* Jaekel 1934, y la familia Ophthalmosauridae como grupo terminal.

Ophthalmosauridae incluye ictiosaurios que vivieron entre el Bajociano (Jurásico Medio) y el Cenomaniano (Cretácico Tardío) y constituyen una familia sobresaliente por representar el clado más derivado dentro de Parvipelvia, el más diverso dentro de los ictiosaurios e incluir a las últimas especies sobrevivientes antes de la extinción de los ictiosaurios (Fischer et al., 2016). Esta familia incluye 45 especies nominales válidas agrupadas en 25 géneros (Tabla 1), mismas que representan cerca del 47% de las especies de ictiosaurios hasta ahora conocidas.

Tabla 1. Diversidad taxonómica de la familia Ophthalmosauridae, especies nominales válidas.

Especie	Edad y localidad
<i>Acamptonectes densus</i> Fischer, Maisch, Naish, Kosma, Liston, Joger, Küger, Pérez, Tainsh y Appleby, 2012.	Hauteriviano. Fm. Speeton Clay, área Speeton y Filey, Norte de Yorkshire, UK y área de Cremlinger lower Saxony, Alemania.
<i>Aegirosaurus leptospondylus</i> (Wagner 1853).	Tithoniano-Valanginiano, Fm. Solnhofen, cantera Schrandel, Bavaria Alemania y margas de Laux-Montaux Drôme, Francia.
<i>Arthropterygius volgensis</i> (Kasansky 1903).	Tithoniano. Fm. Promza, Novaya Racheik, Syzran, región de Samara, Rusia.
<i>Arthropterygius chrisorum</i> (Russell 1993).	Tithoniano-Barriasiano. Fm. Ringnes, Melville Island, Territorios del noroeste, Canadá y Fm. Hofer, Isla Berghaus, tierra de Franz Josef,

	y Fm. Promza, región de Volga Rusia.
<i>Arthropterygius thalassonotus</i> Campos, Fernández y Herrera 2020.	Tithoniano. Fm. Vaca Muerta, Yesera del Tromen- área del Pampa Tril, Neuquén, Argentina.
<i>Athabascasaurus bitumineus</i> Druckenmiller y Maxwell 2010.	Albiano. Fm. Clearwater, McMurray, Alberta, Canadá.
<i>Brachypterygius extremus</i> (Boulenger 1904).	Kimmeridgiano. Fm. Kimmeridge Clay y Fm. Portlan Stone, Bahía Kimmeridge, Weymouth, Dorset, Inglaterra.
<i>Caypullisaurus bonapartei</i> Fernández 1997a.	Tithoniano-Berriasiano. Fm. Vaca Muerta, Cerro Lotena Neuquén, Argentina.
<i>Cetarthrosaurus walkeri</i> (Seeley 1869).	Albiano. Fm. Gault, Cambridge Greensand, Inglaterra.
<i>Cryopterygius kristiansenae</i> (Druckenmiller, Hurum, Knitsen y Nakrem 2012).	Tithoniano. Fm. Agardhfjellet, Longyearbyen, Spitsbergen, Svalbard, Noruega.
<i>Gengasaurus nicosiai</i> Paparella, Maxwell, Cipriani, Roncacè y Caldwell 2016.	Kimmeridgiano-Tithoniano. Fm. Saccocoma, Ancona, Marche, Italia.
<i>“Grendelius” alekseevi</i> (Arkhangelsky 2001).	Tithoniano. Zona <i>Dorsoplanites panderi</i> , Ulyanovsk, región de Volga, Rusia.
<i>“Grendelius” pseudoscythicus</i> (Efimov 1998).	Tithoniano. Zona <i>Dorsoplanites panderi</i> , Ulyanovsk, región de Volga, Rusia.
<i>“Grendelius” zhuravlevi</i> (Arkhangelsky 1998a).	Tithoniano. Zona <i>Dorsoplanites panderi</i> , Saratov, Krasnopartizansky, Gornyisettlement, Rusia.
<i>Janussaurus lundi</i> (Roberts, Druckenmiller, Sæte y Hurum 2014).	Tithoniano. Fm. Agardhfjellet. Longyearbyen, Spitsbergen, Noruega.
<i>Keilhauia nui</i> Delsett, Roberts, Druckenmiller y Hurum 2017.	Berriasiano. Fm. Agardhfjellet, Longyearbyen, Spitsbergen, Svalbard, Noruega.

<i>Leninia stellans</i> Fischer, Arkhangelsky, Uspensky, Stenshin y Godefroit 2014b.	Aptiano. Zona <i>Deshayesites volgensis</i> , Kriushivillage, Sengiley, Ulyanovsk, Rusia.
<i>Maiaspondylus cantabrigiensis</i> (Lydekker 1888).	Albiano-Cenomaniano. Fm. Gault y estratos de Volga, Cambridge, Greensand, cambridgeshire, Inglaterra y regiones de Belgorod y Voronezh, Rusia.
<i>Maiaspondylus lindoei</i> Maxwell and Calwell 2006.	Albiano. Fm. Loon River Hay River, Río Hay, Territorio del Noroeste, Canadá.
<i>Mollesaurus periallus</i> Fernández 1999.	Bajociano. Fm. Molles, suroeste del pueblo de Zapala, Neuquén, Argentina.
<i>Muiscaosaurus catheti</i> Maxwell, Dick, Padilla y Parra 2015.	Barremiano-Aptiano. Fm. Paja, Vereda Llanito, Sáchica, Boyacá, Colombia.
<i>Nannopterygius borealis</i> Zverkov y Jacobs 2020.	Tithoniano. Fm. Agardhfjellet, Longyearbyen, Spitsbergen, Svalbard, Noruega.
<i>Nannopterygius enthekiodon</i> (Hulke 1871).	Kimmeridgiano. Fm. Kimmeridge Clay, sureste de Inglaterra.
<i>Nannopterygius saveljeviensis</i> (Arkhangelsky 1997).	Tithoniano. Fm. Promza y Undory, Región de Volga, Rusia. Rusia.
<i>Nannopterygius yasykovi</i> (Efimov 1999a).	Tithoniano. Fm. Promza y Undory, Región de Volga, Rusia. Rusia.
<i>Ophthalmosaurus icenicus</i> Seeley 1874.	Oxfordrdiano-Kimmeridgiano. Fm. Oxford Clay, Peterborough, Inglaterra.
<i>Ophthalmosaurus? natans</i> (Marsh 1879).	Oxfodiano. Fm. Sundance, Natrona Wyoming, USA.
<i>Palvencia hoybergeti</i> (Druckenmiller, Hurum, Knitsen y Nakrem 2012).	Tithoniano. Fm. Agardhfjellet, Longyearbyen, Spitsbergen, Noruega.

<i>“Pervushovisaurus bannovkensis</i> Arkhangelsky 1998b.	Cenomaniano. Fm. Melovatskaya, Nizhnaya Bannovka, Krasnormeisk, Sarotov, Rusia.
<i>“Pervushovisaurus campylodon</i> (Carter 1846).	Cenomaniano. Fm. West Melbury Marly Chalk, Area de Cambridge, Cambridgeshire, Inglaterra.
<i>“Platypterygius” americanus</i> (Nace 1939).	Albiano-Cenomaniano. Fm. Graneros, Crook County, Wyoming, USA, sur de Saskatchewan, C�nada.
<i>“Platypterygius” australis</i> (McCoy 1867).	Albiano. Fm. Wallumbilla, Fm. Darwin, Fm. Toolebuc, Fm. Alinga, numerosas localidades en Australia.
<i>“Platypterygius” hauthali</i> (von Huene 1927).	Barrimiano-Hauteriviano. Fm. R�o Belgrano, Cerro Belgrano, Santa Cruz, Argentina.
<i>“Platypterygius” hercynicus</i> Kuhn 1946.	Aptiano. Zona Callihoplites auratus, Salzgitter, Saxony, Alemania, Saint-Jouin-Bruneval, Seine-Maritime, Francia.
<i>“Platypterygius” platydactylus</i> (Broili 1907).	Aptiano. Zona <i>Deshayesites deshayesis</i> , Regions de Honnover y Salzgitter, Saxony, Alemania.
<i>“Platypterygius” sachicarum</i> P�ramo 1997.	Aptiano. Fm. Paja, Vereda Llanitos, S�chica y Loma La Catalina, Boyac�, Colombia.
<i>Plutoniosaurus bedengensis</i> Efimov 1997.	Hauteriviano. Zona <i>Speetonicerias versicolor</i> , Ulyanovsk, Rusia.
<i>Simbirskiasaurus birjukovi</i> Otschev y Efimov 1985.	Barremiano. Zona <i>Proeoxyteuthis pugio</i> , �rea de Ulyanovsk, Ulyanovsk, Rusia.
<i>Sisteronia seeleyi</i> Fischer, Bardet, Guiomar y Godefroit 2014a.	Albiano-Cenomaniano. Fm. Gault Cambridge Greensand, Inglaterra.
<i>Sveltonectes insolitus</i> Fischer, Masure, Arkhangelsky y Godefroit 2011.	Barremiano. Ulyanovsk, region de Ulyanovsk, Rusia.
<i>Thalassodraco etcheis</i> Jacobs y Martill 2020	Tithoniano. Fm. Kimmeridge Clay, bah�a Rope Lake, Dorset, Inglaterra.

<i>Undorosaurus gorodischensis</i> Efimov 1999b.	Tithoniano. Zona <i>Virgatites virgatus</i> a <i>Craspedites nodiger</i> , Gorodischi, Ulyanovsk, Región de Volga, Rusia.
<i>Undorosaurus nessovi</i> Efimov 1999b.	Tithoniano. Zona <i>Virgatites virgatus</i> , Slantsevy Rudnik, Ulyanovsk, Region de Volga, Rusia.
<i>Undorosaurus trautscholdi</i> Arkhangelsky y Zverkov 2014.	Tithoniano. Zona <i>Garniericeras catenulatum</i> , Mnevnik, Moscow, Rusia.
<i>Undorosaurus? kielanae</i> Tyborowski 2016.	Tithoniano. Fm. Kcynia, Cantera Owadów-Brzezinki, Nordkalk GmbH, Slawno, cerca de tomaszów Mazowiecki, Polonia.

En el ocaso del siglo XIX, la familia Baptonodontidae fue definida por Baur (1887) para incluir al género *Baptonodon* Marsh, 1880, y formas afines. Setenta años más tarde, Appleby (1956) modificó este nombre por el Ophthalmosauridae debido a la inclusión del género *Ophthalmosaurus* Seeley 1874, descrito seis años antes que *Baptonodon*. Actualmente, la naturaleza monofilética de los ophthalmosauridos está fundamentada en cinco sinapomorfias (Motani, 1999; Fischer et al., 2013, 2014c; Druckenmiller y Maxwell, 2014, Fernández y Talevi, 2014; Roberts et al., 2014; Bardet et al., 2014; Fernández y Campos, 2015). Entre las que se incluyen (Figura 2): 1) la presencia de un basioccipital reducido (dentro de una tendencia de reducción progresiva que, en los casos más extremos, este hueso es reducido a un cóndilo); 2) el angular está mayormente expuesto en la superficie labial de la mandíbula, alcanzando con anterioridad al surangular; 3) en las aletas anteriores y posteriores, la articulación entre la porción anterior del propodio (húmero y fémur) y los elementos mesopodiales correspondientes (intermedio, radio y ulna en la aleta anterior, así como la fibula y tibia en la aleta posterior) es notablemente ancha; 4) el basioccipital carece del peg para articularse al hueso basiesfenoide; y 5) La cara dorsal del húmero presenta una cresta trocánter dorsal prominente con forma de plato (en donde probablemente se fijan músculos como el *scapulohumeralis* anterior y posterior, *latissimus dorsi*, subcoracoscapularis y una inserción remanente del tricéps (Jhonson, 1979).

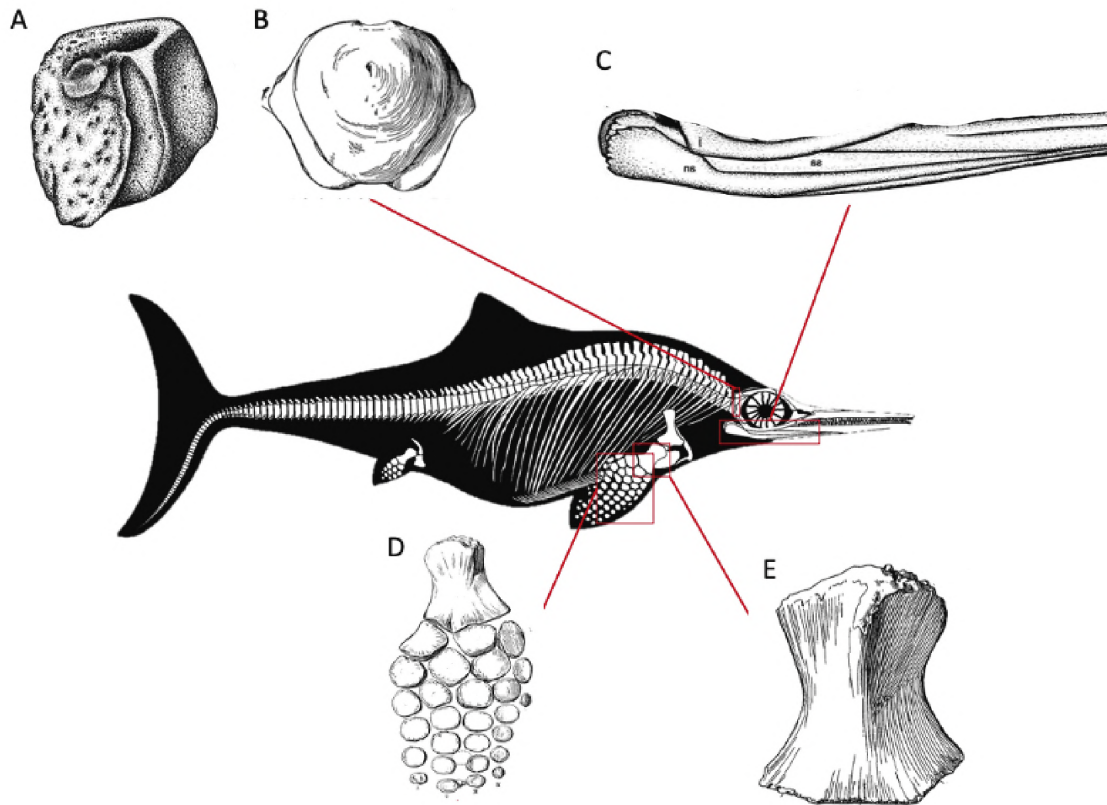


Figura 3. Sinapomorfias de la familia Ophthalmosauridae. A, basioccipital en vista lateral, mostrando la ausencia del peg. B, vista posterior del basioccipital reducido al cóndilo occipital. C, vista lateral de la porción posterior de la mandíbula con el angular mayormente expuesto. D, vista dorsal de la aleta anterior con las articulaciones de los elementos propodiales ensanchados. E, vista dorsal del húmero con una cresta trocánter prominente.

Los fósiles de Ophthalmosauridae son abundantes en localidades de Europa, América del Norte (Estados Unidos y Canadá), América del Sur y Australia; aunque sus restos también han sido encontrados en África y Asia, éstos más bien son raros (Figura 3). Particularmente, en diferentes localidades de Inglaterra, Alemania, Francia, Rusia, el archipiélago noruego de Svalbard, Italia, Polonia, Canadá, Estados Unidos, Argentina y Chile, han sido recuperados abundantes fósiles de ophthalmosauridos bien conservados. Además, en las últimas dos décadas su diversidad taxonómica se ha visto enriquecida de manera significativa y el número de especies nominales válidas de este grupo ha pasado de 28 a 45 tan sólo en estos últimos 20 años (Tabla 1). Este incremento en el número de especies obedece a la implementación

de estudios morfológicos detallados de numerosos ejemplares depositados en distintas colecciones que previamente habían sido ignorados o habían sido erróneamente determinados. También, en este periodo se ha logrado recuperar importantes restos fósiles en nuevos sitios paleontológicos.



Figura 3. Distribución de las localidades principales portadoras de restos fósiles de Ophthalmosauridae. 1, Isla Queen Elizabeth, Canadá; 2, Alberta, Canadá; 3, Wyoming, Estados Unidos; 4 Coahuila y Durango, Norte de México; 5 Oaxaca, Sur de México; 6, Viñales, Cuba; 7, Villa de Leyva, Colombia; 8, Neuquén y 9 Santa Cruz, Argentina; 10, Svalbard Noruega; 11, Tierra de Franz-Joseph, Rusia; 12, Timan-Pechora, Rusia; 13, Región de Volga, Rusia; 14, Tomaszów Mazowiecki, Polonia; 15, Babaria, Alemania; 16, Ancona, Marche, Italia; 17, Drôme, Francia; 18, Peterborough, Cambridge Oxford Stonesfield, Kimmeridge, Inglaterra, San-Jouin Bruneval, Francia; 19, Portlandian, Madagascar; 20, Gujarat, India; 21, Oeste de Australia; 22 Territorio del Norte, Australia, 23, Queensland, Australia.

Los Ophthalmosauridos de México

En México, desde finales del siglo XIX se han venido descubriendo restos fósiles de ictiosaurios en localidades del noreste, centro y sur de México (Buchy y López-Oliva, 2009; Buchy, 2010; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020) (Tabla 2); sin embargo, hasta ahora, las implicaciones que estos fósiles mexicanos han tenido en el entendimiento de la diversidad taxonómica, morfología e historia natural de los ophthalmosauridos han sido escasas por diferentes razones.

El primer ophthalmosaurido fósil de México, fue posiblemente un ejemplar casi completo descubierto alrededor de 1870 en rocas marinas del Jurásico expuestas en las cercanías de Petlalcingo, Oaxaca (hoy perteneciente a Puebla), que vagamente fue descrito como un “*Ichthyosaurus enaliosaurus*” (Morelos-Rodríguez, 2012). Este ejemplar fue enviado a la ciudad de México para ser depositado en la colección del Museo Nacional, y con la intención de ser estudiado y enlistado en el Catálogo Paleontológico de México que entonces estaba siendo escrito por el Ing. Antonio Álvarez del Castillo. Desafortunadamente, no existe evidencia de que ese primer ejemplar llegara a la Ciudad de México y el mencionado catálogo nunca fue publicado. Así, hoy no existe ninguna referencia adicional que permita identificar con mayor precisión este fósil (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020).

Más de un siglo después, entre 1979 y 1980, durante los trabajos de campo de la clase “Geología de Campo” de la Facultad de Ciencias de la UNAM se recuperaron fósiles de ictiosaurios en sedimentos marinos Kimmeridgianos de la Formación La Casita, cerca de Cuencamé, Durango. Entre los fósiles recuperados se incluye parte del cráneo y la parte anterior del tronco de un individuo y restos fragmentados de las aletas de otro individuo. Estos fósiles fueron depositados en la colección paleontológica del Instituto de Geología de la UNAM, hoy llamada Colección Nacional de Paleontología. El primero de estos fósiles fue entonces parcialmente preparado, pobremente estudiado y vagamente reportado como un ophthalmosaurido, debido en parte porque contaba con numerosas amonitas conservados en la misma roca, mismos que fueron estudiados para determinar la edad de los yacimientos de Cuencamé. Entre estas amonitas fueron identificados representantes de *Glochiceras*,

Taramalliceras y *Procraspedites* (Imlay, 1936; Villaseñor-Martínez y González-Arreola, 1988; Olmstead, 1999; Pessagno and Martin, 2003).

Más recientemente, y ya entrada la década de 2010, de manera independiente dos grupos de trabajo comenzaron a coleccionar y estudiar restos de reptiles marinos en México. Por un lado, la Dra. Marie-Céline Buchy encabezó al equipo del Museo del Desierto, Coahuila, en el estudio de reptiles marinos del Jurásico Tardío recuperados en la región norte del país, en afloramientos de las formaciones La Casita y La Caja, expuestos en Coahuila y Nuevo León. Aunque la mayoría de los fósiles estudiados por ese equipo de trabajo son fragmentarios, aislados y de difícil determinación taxonómica, en ellos se identificó la posible presencia del género *Brachypterygius* y la especie *Ophthalmosaurus* sp. cf. *O. icenicus* Seeley, 1874, respectivamente a partir del ejemplar CPC 307 coleccionado en rocas del Tithoniano de la Formación La Caja expuestas en el Rancho el Sombrero en la Sierra de Parras cerca de Saltillo, Coahuila, y del ejemplar CPC 238 coleccionado en los afloramientos del Kimmeridgiano pertenecientes a la Formación La Casita, en la Sierra El Jabalí, cerca de Gómez Farías, Coahuila (Buchy, 2007, 2010; Buchy y López-Oliva, 2009; Buchy et al., 2006; Reyna-Hernández et al., 2021). Buchy (2007) reportó la presencia de vértebras aisladas, series vertebrales articuladas incompletas, fragmentos de costillas y posibles elementos apendiculares procedentes de la Sierra El Jabalí identificados como *Euichthyopterygia* indeterminados. Esta autora también reportó restos de *Euichthyopterygia* indeterminados a partir de vértebras y costillas recuperadas en afloramientos de edad kimmeridgiana de las formaciones La Casita y La Caja expuestos en los sitios de San Lucas y La Angostura, Nuevo León, respectivamente. Finalmente, Reyna-Hernández et al. (2021), continuaron con el estudio de estos fósiles procedentes de la Formación La Caja recuperados en el Ejido Pablillo, en Galeana, Nuevo León; estos autores lograron identificar restos de un *Thunnosauria* indeterminado y de un *Ophthalmosauridae* indeterminado.

Por otro lado, en 2008, paleontólogos de la UNAM comenzaron un proyecto encaminado a prospectar, coleccionar y estudiar vertebrados fósiles marinos del Mesozoico en distintas localidades del país (Alvarado-Ortega et al., 2014); así, entre los resultados de este proyecto se cuenta con el descubrimiento de restos de distintos reptiles marinos, incluyendo ictiosaurios provenientes de las rocas marinas del Kimmeridgiano pertenecientes a la

Formación Sabinal expuestas en el Llano Yosobé, a afueras de Tlaxiaco, Oaxaca, al sur de México.

A pesar del incremento del número de ejemplares de ictiosaurios recuperados en México y del reconocimiento de nuevas localidades portadoras de estos restos en el país; las implicaciones que estos fósiles han tenido en el entendimiento de la diversidad e historia natural de los ictiosaurios jurásicos son escasas. Por un lado, en todas las investigaciones publicadas arriba referidas, la determinación taxonómica de los ictiosaurios estudiados es a nivel supragenérico excepto en el caso de *Ophthalmosaurus* sp. cf. *O. icenicus*, por lo cual el impacto de éstos sólo es regional. Por otro lado, el contexto académico de los últimos 30 años en México no contó con personal preparado para explotar de mejor manera estos recursos fósiles; aunque la Dra. Buchy es una paleoherpetóloga especialista en reptiles marinos, reconocida internacionalmente, su trabajo en este país se limitó a la segunda mitad de la década de 2010 y se extendió hasta 2013, periodo que fue insuficiente para dejar escuela en este país o extender sus estudios más allá de la región de Coahuila y Nuevo León; además, es necesario resaltar que los responsables de otros trabajos referidos son jóvenes paleontólogos en formación o especialistas en otras áreas de la paleontología, cuya visión y pericia en este tema son naturalmente más limitados. También, es necesario resaltar el hecho de que, la preparación de gran parte de los fósiles de ictiosaurios hasta ahora recuperados en México fue parcial o incompleta; tal situación entorpeció el reconocimiento de rasgos osteológicos importantes de los mencionados fósiles y, como se verá en esta tesis, esto es válido incluso en los ejemplares publicados por la Dra. Buchy y en aquél procedente de Cuencamé depositado en la CNP-UNAM.

Considerando el contexto descrito en el párrafo anterior, el desarrollo de la investigación que llevó a la elaboración de esta tesis tiene como metas resolver las situaciones descritas. Por un lado, esta tesis es el primer tratado sobre la determinación e importancia filogenética de los ophthalmosaurios de México, donde se incluye la revisión de todos los materiales fósiles, previamente estudiados o no, que se encuentren depositados en las colecciones científicas del país y aquéllos colectados más recientemente, y que en algunos casos fueron sometidos a procedimientos de preparación con la intención de exponer detalles osteológicos hasta ahora no observados. Dado lo anterior, esta tesis incluye los siguientes objetivos y metas:

Objetivos

- Caracterizar la diversidad de los ophthalmosaurios hasta ahora recuperados en México y con esto reforzar o reinterpretar las hipótesis evolutivas y biogeográficas del grupo y en general entender con más detalle los procesos que cambiaron las biotas a finales del Jurásico.

Objetivos particulares

1. Describir con detalle los rasgos anatómicos de estos fósiles.
2. Describir y nombrar las nuevas especies que potencialmente estén representadas por estos fósiles.
3. Establecer una hipótesis filogenética actualizada que incluya a los ophthalmosaurios de México que permita comprender de mejor manera las relaciones evolutivas de los ictiosaurios de finales del Jurásico.
4. Discutir las posibles implicaciones que los fósiles mexicanos tienen en la historia biogeográfica de los ophthalmosaurios. Términos.

Metas

1. Revisar, describir y contrastar los rasgos osteológicos de los ictiosaurios ophthalmosaurios descubiertos en México.
2. Llevar a cabo un estudio filogenético, integral y actualizado que permita obtener una hipótesis robusta sobre las relaciones filogenéticas de los ophthalmosaurios, en donde se incluyan los taxa mexicanos.
3. Con base en un cladograma de áreas, reconocer los posibles patrones de distribución geográfica de los ophthalmosaurios, incluyendo a los representantes de México.

Hipótesis de trabajo

Dado las interpretaciones previas sobre la identidad taxonómica de algunos de los ejemplares ya descritos como el ejemplar CPC 238 *Ophthalmosaurus* sp. cf. *O. icenicus* (Buchy 2010) o la posibilidad de que el ejemplar CPC 307 represente al género *Brachypterygius* (Buchy y López-Oliva, 2009). Los ophthalmosauridos de México representan una extensión del conjunto de ophthalmosaurios encontrados en el noreste del Mar de Tetis a finales del Jurásico (hoy localidades de Europa).

Los ophthalmosauridos de México para finales del Jurásico representan una asociación única, con taxa no reportadas en otras localidades jurásicas o cretácicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fósiles estudiados en este trabajo

En esta investigación se estudiaron todos los restos de Ophthalmosauridos fósiles de México, previamente estudiados o no, que se encuentran depositados en dos colecciones científicas: 1) la Colección Nacional de Paleontología (CNP), depositada en el Instituto de Geología de la UNAM, cuyos ejemplares depositados son etiquetados con el acrónimo de IGM y 2) la Colección Paleontológica de Coahuila depositada en el Museo del Desierto, cuyos ejemplares depositados son etiquetados con el acrónimo CPC. Además, se llevó a cabo una revisión exhaustiva de los textos científicos publicados que incluyen información sobre cualquier ejemplar fósil ophthalmosaurido de México. En esta revisión se reconocieron los ejemplares con suficientes rasgos anatómicos que potencialmente pudieran ofrecer elementos para su determinación taxonómico. A continuación, se presentan la información de cada ejemplar estudiado en este trabajo acompañado de los datos de la localidad donde fueron recolectados, así como de los elementos óseos que lo componen, el resumen de esta información se encuentra en la tabla 2.

Ejemplar CPC 307

Este ejemplar fue descubierto por los propietarios del “Rancho El Sombrero” cerca del poblado de Gómez Farías, en la Sierra de Parras, dentro del Municipio de Saltillo, Coahuila, en sedimentos marinos del Tithoniano pertenecientes a la Formación La Caja. Hasta el momento no se ha publicado una descripción detallada de la geología del sitio donde este ejemplar fue colectado. El señor Rodolfo Medellín González colecto una pequeña parte de este ejemplar, el cual donó al Museo del Desierto (MUDE). Así, en 2008 los paleontólogos de este museo revisaron el sitio del hallazgo y lograron recolectar más partes de este fósil. Este fósil fue recuperado en nódulos calcáreos que fue preparado mecánicamente en las

instalaciones del MUDE. Cuando este fósil aún no estaba completamente preparado, Buchy y López-Oliva (2009) determinaron que se trataba de un Ophthalmosauridae indeterminado.

Tabla 2. Ejemplares ophthalmosauridos de México estudiados en este trabajo.

Ejemplar	Localidad	Formación	Elementos preservados
IGM 9519 (Ictiosaurio de Cuencamé)	Sierra Palotes Cuencamé, Durango.	Formación La Casita (Kimmeridgiano)	Cráneo comprimido dorsoventralmente, columna vertebral parte de la cintura escapular y elementos apendiculares.
JAO 91, Ophthalmosauridae indet.			Elementos mandibulares y del cráneo, vértebras aisladas, y elementos apendiculares.
JAO 85, Ophthalmosauridae indet.	Yosobe, Tlaxiaco, Oaxaca.	Formación Sabinal (Kimmeridgiano)	Elementos del cráneo y la mandíbula
JAO 250, Ophthalmosauridae indet.			Cráneo desarticulado, algunas vértebras y elementos apendiculares desarticulados.
CPC 307, Ophthalmosauridae indet.	Rancho el Sombrero, Saltillo, Coahuila.	Formación La Caja (Tithoniano)	Cráneo, columna vertebral y parte de la aleta derecha (Buchy y López-Oliva, 2009).
CPC 238, <i>Ophthalmosaurus</i> sp. cf. <i>O. icenicus</i>	Sierra el Jabalí, Saltillo Coahuila.	Formación La Casita (Kimmeridgiano)	Cráneo, elementos de la cintura escapular y apendiculares (Buchy, 2010).

Ejemplar CPC 238

Este fósil fue colectado en una capa de coquina de una sección estratigráfica de la Formación La Casita depositada en la Sierra El Jabalí, cerca de Gómez Farías, Municipio de Saltillo, Coahuila (Buchy, 2010; Zell et al., 2014). Las coordenadas de este sitio son 24°56.320' N –100°57.310' O. Esta sección es una alternancia de arcillas, calizas, margas, lutitas arenosas/limosas y areniscas. La capa de coquina que contenía el ejemplar CPC 238 muestra un claro color rojizo distintivo y fue datada como Kimmeridgiano Tardío/Superior (Zell et al., 2014). Buchy (2010) describió a CPC 238 como *Ophthalmosaurus* cf. *O. icenicus*; sin embargo, años después Fischer et al., (2016); y Moon y Kirton, (2016) enmendaron la diagnosis de esta especie y hasta ahora, aún quedaba pendiente el verificar o modificar dicha determinación taxonómica.

Ejemplar IGM 9519

Este fósil fue recuperado entre 1979 y 1980 durante los trabajos de campo de un grupo de estudiantes de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) de la materia de Biología de Campo, bajo la supervisión de los profesores O. Carranza-Castañeda y René Hernández Rivera. De acuerdo con la hoja de ingreso a la CNP de IGM 9519, éste y los escasos restos de otro ejemplar ictiosaurio fueron colectados en los afloramientos del Kimmeridgiano Tardío de la Formación La Casita, expuestos en el Cerro Palotes, a 24 km al sureste del poblado de Cuencamé, Durango, en el centro de México, entre las coordenadas 24°43'36" N y 103°32'51" O. El sitio de colecta de estos fósiles se compone de calizas grises oscuras y limolitas rosas oscuras (Imlay, 1936). En el intento de estudiar las amonitas asociadas a IGM 9519, en la década de 1980, este ejemplar fue parcialmente preparado para ser exhibido en el Museo de Geología de la UNAM (Figura 5); sin embargo, en este trabajo se procedió con la preparación más fina y detallada, así como con la remoción y sustitución de materiales utilizados en la primera preparación.

Ejemplares JAO 83, JAO 91, JAO 159 e IGM 9325

Estos ejemplares fueron colectados entre 2008 y 2014 como parte del proyecto de prospección y colecta de fósiles de vertebrados marinos en la región sur del país, llevado a cabo por el Dr. Jesús Alvarado Ortega y otros investigadores y estudiantes del Instituto de Geología de la UNAM. Estos fósiles forman parte de una asociación rica y diversa de vertebrados e invertebrados marinos colectados en el Llano Yosobé, un pequeño afloramiento ubicado a unos 3.5 Km del centro de la ciudad de Tlaxiaco, Oaxaca, entre las coordenadas 17°15'17.53.3" N – 17°14' 45.71" y 97°42'4.33" O (Alvarado-Ortega et al., 2014). Las rocas fosilíferas de este sitio son calizas, margas y lutitas bituminosas portadoras de nódulos calcáreos que se encuentra en una intercalación y forman parte de la sección kimmeridgiana de la formación Sabinal. Esta formación fue definida por López-Ticha (1969), quien además estimó que su edad era kimmeridgiano-tithoniano. Los fósiles del Llano Yosobé hoy forman parte del acervo de la CNP. La preparación mecánica de los vertebrados de este sitio ha sido particularmente lenta debido en parte a la fragilidad de los

restos óseos, que en ocasiones son muy porosos y carbonizados; es por ello que el estudio detallado de éstos es una tarea pendiente.



Figura 5. Primera preparación del ejemplar IGM 9519 colectado en la Sierra Palotes cerca del poblado Cuencamé, Durango. En la imagen se observa al jefe de laboratorios Gerardo Álvarez Reyes quien comenzó con los trabajos de preparación mecánica del material en el Instituto de Geología de la UNAM.

Materiales de comparación

En este proyecto de investigación se revisaron ejemplares ophthalmosauridos pertenecientes a distintas especies nominales válidas que están depositados en distintas colecciones científicas, entre los que se incluyen el Museo de Historia Natural de Londres, Inglaterra (cuyo acrónimo es NHMUK); Museo Nacional de Historia Natural de París, Francia (conocido por el acrónimo MNHN); Museo Profesor Pedro Olsacher en Zapala, Neuquén, Argentina (identificado con el acrónimo MOZ); Museo Argentino de Ciencias Naturales Buenos Aires, Argentina (reconocido con el acrónimo MACN). Esta tarea permitió verificar y recabar datos morfológicos de estas especies que fueron incluidos con aquellos observados en los fósiles mexicanos dentro de distintos ejercicios de anatomía comparada, implementados para determinar la identidad taxonómica de los ophthalmosauridos de México. Los datos recabados en estas revisiones también fueron integrados en los análisis filogenéticos desarrollados en esta tesis. En orden alfabético, los materiales fósiles revisados en este proyecto pertenecen a las siguientes especies:

Arthropterygius thalassonotus: MOZ 6145 (holotipo). *Brachypterygius extremus*: NHMUK PV R3177 (holotipo). *Caypullisaurus bonapartei*: MACN-N-32 (holotipo). *Chacaicosaurus cayi* Fernández 1994: MOZ 5803 (holotipo). *Ichthyosaurus communis* De la Beche y Conybeare, 1821: NHMUK PV R1162 (neotipo), NHMUK PV OR36256, MNHN AC 9862 (ejemplar conferido a la especie mencionada). *Ichthyosaurus somersetensis* Lomax y Massare 2017: NHMUK PV R3372, NHMUK PV OR2013. *Mollesaurus periallus*: MOZ 2282 (holotipo). *Ophthalmosaurus icenicus*: NHMUK R2133 (holotipo), NHMUK PV R3702, NHMUK R2137. *Stenopterygius quadriscissus* Quenstedt, 1852: NHMUK R4086. *Temnodontosaurus eurycephalus* McGowan, 1974: NHMUK R1157. *Temnodontosaurus platyodon* Conybeare, 1822: NHMUK R1158, NHMUK 14564, NHMUK R43971.

Métodos de preparación

En este trabajo el autor implementó métodos mecánicos y químicos de preparación de fósiles que combinados o solos fueron aplicados para continuar la preparación del ejemplar IGM 9519 colectado en Cuencamé, Durango, así como para iniciar la preparación de aquéllos

colectados en el Llano Yosobé, temporalmente identificados con los números de colecta JAO 83, JAO 91 y JAO 159. Durante la preparación del ejemplar IGM 9519 se eliminaron las capas de resina y yeso que previamente habían sido utilizadas para restaurar y dar estabilidad mecánica a este fósil, dado que por varios años estuvo exhibido en el Museo de Geología del Igl-UNAM. Como se mencionó antes, los ejemplares del Museo del Desierto en Saltillo Coahuila, CPC 238 y CPC 307, sólo fueron parcialmente preparados antes de ser publicados por primera vez (Buchy y López-Oliva, 2009; Buchy, 2010); la preparación de estos fósiles fue concluida tiempo después en el MUDE, es así como la descripción de estos ejemplares incorporada en la presente tesis aporta la descripción de nuevos rasgos anatómicos de dichos materiales, los cuales soportan su re-determinación taxonómica.

Preparación mecánica

Para realizar la preparación mecánica de los ejemplares aquí referidos, los huesos fósiles fueron liberados de la matriz pétreo que los contenía a través del desgaste erosivo superficial de la roca. Mecánicamente, esto fue logrado al golpear de manera repetida y controlada la rocosa con las puntas de diferentes cinceles neumáticos o air-scribe de potencias y grosores varios. En particular se emplearon los air-scribe de las versiones *Superjack*, *Paleo-ar* y *Microjack 0* fabricados por la compañía Paleotools. Cuando el procedimiento anterior dejó pequeños restos rocosos unidos a la superficie de los huesos fosilizados, éstos fueron removidos cuidadosamente, a ojo o bajo el microscopio estereoscópico, con agujas de disección y puntas odontológicas.

Durante la preparación mecánica o manipulación de los ejemplares, no es raro que en los fósiles se provoque fracturas y/o desprendimientos de pedazos de hueso o de restos óseos aún contenidos en la matriz rocos. El procedimiento comúnmente seguido consiste en aplicar adhesivos o resinas para rellenar dichas fracturas o pegar los fragmentos desprendidos. En esta tesis las pequeñas fracturas y desprendimientos fueron tratados con cianocrilato que fue aplicado en pequeñas cantidades con ayuda de puntas de agujas de disección o a través de pequeños goteros. En particular se empleó el cianocrilato de la marca Kola-Loka®. Los huesos fósiles con detalles superficiales finos fueron endurecidos una solución en acetona del polímero acrílico Isobutil-Metacrilato, mejor conocido como Plexygunm PQ-611, aplicado

con ayuda de pequeños pinceles. Los fragmentos óseos grandes y con pocos detalles superficiales fueron endurecidos con una solución en acetona de Glyptol, misma que fue aplicada con pinceles o inmersión de las piezas.

En el caso del ejemplar IGM 9519 colectado en Cuencamé, la preparación mecánica reveló que muchos de sus huesos están pobremente articulados entre sí o totalmente aislados del resto del esqueleto. La destrucción de la matriz rocosa de este ejemplar provocó la fragilidad de éste; por eso, en este trabajo fue necesario hacer una cama de resina poliéster y fibra de vidrio, en parte y contraparte, que permite mover, transportar y observar dos lados de este fósil sin arriesgar su integridad física.

Preparación química

Cuando fue necesario eliminar fragmentos calcáreos pequeños y envolventes de detalles óseos delicados de los ophthalmosaurios fósiles preparados en este proyecto, en donde el uso de herramientas mecánicas resultaba peligroso, se recurrió a la aplicación modificada de la técnica de limpieza química con ácidos orgánicos débiles, descrita por Toombs and Rixon (1959). En estos casos se emplearon soluciones acuosas de ácido acético de 5-10% que, al momento de ser usadas fueron saturadas con fosfato di-básico en polvo. En casos, donde los huesos o fragmentos fósiles a ser tratados constituían piezas relativamente pequeñas, éstos fueron sumergidos totalmente en la solución ácida por no más de una hora. Más tarde e inmediatamente después del baño ácido, estas piezas fueron sometidas a un lavado por inmersión en agua limpia, durante al menos dos horas. Finalmente, las piezas se dejaron secar a la sombra y a temperatura ambiente. Después de estos pasos, las piezas fósiles fueron revisadas a ojo, bajo lupa y a través de un microscopio estereoscópico para evaluar los resultados de cada baño en ácido e identificar posibles fracturas o desprendimientos que de inmediato fueron reparadas como ya se describió arriba.

Métodos filogenéticos

Las hipótesis que definen las relaciones evolutivas de los ophthalmosaurios mexicanos aquí propuestas son el resultado de distintos análisis filogenéticos que fueron desarrollándose a lo largo de la ejecución de esta tesis. Estos análisis fueron ejecutados a partir de bases o matrices de datos construidas con caracteres considerados en estudios filogenéticos previos similares (Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2019), actualizados con la información morfológica de las especies de ophthalmosaurios publicadas recientemente y hasta 2019, así como enriquecidas con los datos recopilados directamente por el presente autor tras la observación de fósiles mexicanos y extranjeros. Las bases de datos resultantes (Anexos I, II y III), todas capturadas en el software Mesquite v3.31 (Maddison y Maddisson, 2018), contienen, en sus diferentes versiones, 108 caracteres X 35 taxa (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, anexo I), 144 caracteres X 43 taxa (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2021, anexo II) y 144 caracteres y 44 taxones (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, sometido, anexo III). Esta última base de datos es la actualizada y representa la última versión lograda en esta tesis. Los grupos externos considerados en cada uno de los tres análisis filogenéticos ejecutados en esta tesis son diferentes; así en el análisis que corresponde a Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, (2020) éste fue formado por *Temnodontosaurus*, *Ichthyosaurus communis*, *Hauffiopteryx typicus*, *Stenopterygius quadriscissus*, *Stenopterygius aaleniensis* y *Stenopterygius cayi* mientras que para los análisis que forman parte de Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega (2021) y el trabajo ya sometido en la revista “*Journal of South American Earth Sciences*” por el autor y que corresponde al análisis más actualizado e incluyente, el grupo externo incluye a *Chaicosaurus cayi*, *Hauffiopteryx typicus* von Huebner 1931, *Ichthyosaurus communis*, *Malawania anachronous* Fischer et al. 2013, *Stenopterygius aaleniensis* Maxwell, Fernández y Scoch 2012, *Stenopterygius quadriscissus* y *Temnodontosaurus* spp. Los árboles filogenéticos se calcularon y evaluaron bajo el enfoque de máxima parsimonia mediante el software TNT v1.5 (Goloboff y Catalano, 2016), partiendo de un árbol de Wagner y utilizando el método de búsqueda heurística Tree Bisection and Reconnection (TBR), con 1000 réplicas, conservando los 100 árboles más cortos por réplica. La consistencia de los

árboles resultantes se evaluó mediante el análisis Bootstrap (1000x; Felsenstein, 1985) y los valores de soporte de Bremer (Decay Index) (Bremer, 1998).

Método biogeográfico

Para determinar si el registro fósil jurásico-cretácico de los ictiosaurios refleja las rutas de dispersión propuestas previamente para ictiosaurios y otros grupos de reptiles marinos (Bardet et al., 2014), en este trabajo se obtuvo un cladograma de áreas, se definieron 5 áreas geográficas basado en los trabajos de Bardet et al., 2014 y Damborenea 2017: 1) Norte del Tetis (NT); 2) Sur del Tetis (ST); 3) Oeste del Tetis (OT); 4) Boreal (B); y 5) Sur Paleopacífico (SPP). Posteriormente, se asociaron cada una de estas áreas geográficas con las especies incluidas en el último análisis filogenético realizado en este trabajo.

RESULTADOS

En este capítulo se incluyen las referencias de los artículos científicos ya publicados por el autor y en los Apéndices I y II se encuentran los trabajos completos en el idioma en el que fueron publicados y en el mismo orden cronológico. En esta sección se incluyen los resultados del último trabajo que ya ha sido sometidos para su revisión en la revista “*Journal of South American Earth Sciences*” y en el Apéndice III se encuentra el material complementario de este último trabajo. Estos primeros trabajos representan parte de los resultados de esta tesis correspondiente a la descripción e identificación taxonómica de los diferentes ejemplares fósiles considerados en este trabajo, así como los diferentes análisis filogenéticos que exploran la relación evolutiva de los ophthalmosaurios y la posición de los taxones mexicanos. Al final del capítulo se incluyen otros resultados escritos en español, que hasta ahora fueron inéditos.

Dado que, la preparación de aquellos fósiles provenientes del Llano Yosobé, cerca de Tlaxiaco, Oaxaca, resultó ser más lenta y complicada de lo previsto su estudio todavía no ha concluido. Hasta hoy, los trabajos de preparación de estos fósiles aún no han concluido; a pesar de ello, al final de este capítulo se ofrece la descripción parcial hasta ahora posible de estos fósiles y se exponen las implicaciones taxonómicas que estos tienen. Es necesario notar, que estas consideraciones son parciales y preliminares.

***Acuetzpalin carranzai*, el ictiosaurio de Cuencamé**

Barrientos-Lara, J.I. y Alvarado-Ortega J., 2020. *Acuetzpalin crranzai* gen et sp. nov A new Ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico. Journal of South American Earth Sciences. 98, 102456.

Manuscrito completo y material complementario en Anexo I

***Parrasaurus yacahuitzli*, Ophtahlmosaurido del Rancho El Sombrero**

Barrientos-Lara, J.I. y Alvarado Ortega, J., 2020. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from Coahuila in northeastern Mexico. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology, DOI: 10.1080/03115518.2021.1922755

Manuscrito completo y material complementario en Anexo II

Ejemplar CPC 238, el *Ophthalmosaurus de la Sierra El Jabalí*

Sistemática Paleontológica

Ichthyosauria de Blainville, 185

Thunnosauria Montani, 1999

Ophthalmosauridae Baur, 1887

Ophthalmosaurinae Baur, 1887

CPC 238 Género y especie nueva

Sinonimia— *Ophthalmosaurus* sp. cf. *O. icenicus* Buchy, 2010, 149.155p., Figuras. 2-4
Ophthalmosaurus sp. cf. *O. icenicus* Frey and Stinnesbeck, 2014, 14-15p.,
Figuras 6.6.

Holotipo— Especimen CPC 238, cráneo fragmentado, cintura pectoral y aleta anterior derecha pertenecientes a un mismo individuo.

Localidad y horizonte— Sierra el Jabalí, cerca de Gómez Farías, Municipio de Saltillo, Coahuila, norte de México. Depósitos coquinosos o “coquinas lagerstätte” de Buchy (2010) y Zell et al. (2014) pertenecientes a la sección del Kimmeridgiano Superior de la Formación La Casita.

Diagnosis— Ichthyosaurio ophthalmosaurino caracterizado por la siguientes autapomorfias: huesos nasales y al prefrontal separados por el extremo posterior del lacrimal; contacto lacrimal-nasal largo; frontal con forma de L, con su región posterior lateralmente expandida y su región anterior alargada; y hueso postorbital con forma de luna creciente, más alto que ancho y cubriendo más de dos tercios de la región posterior del cráneo. Adicionalmente esta especie presenta una combinación única de caracteres no exclusivos: órbita grande cuyo diámetro representa 24% de la longitud del cráneo; región postorbital del cráneo relativamente amplia; rostro muy delgado con una relación de su altura (tomada en el bode anterior de la apertura narial externa)/longitud de la mandíbula cercana a 0.44; proceso narial del nasal pequeño; prefrontal excluido de la apertura narial externa; tres facetas articulares

en el extremo distal del húmero correspondientes al elemento accesorio anterior, el radio y la ulna; falanges exclusivamente de forma hexagonal.

Descripción

Comentarios de la ontogenia— Dado que CPC 238 presenta placas escleróticas numerosas y bien osificadas, un húmero con la diáfisis totalmente lisa y sin evidencias de la placa epifisiaria que señalen una fusión incompleta de éstas y el húmero, así como facetas articulares proximales del húmero bien osificadas, se estima que este ejemplar era un individuo adulto en el momento de su muerte. Por el contrario, en ophthalmosaurios juveniles, la osificación de estos huesos no ha concluido y sus superficies son porosas (McGowan, 1972; Johnson, 1977; Carden y Hayden, 2006; Kear y Zammit, 2014).

Cráneo

Aunque el cráneo de CPC 238 está fragmentado en tres áreas, éste es suficientemente completo para medir y calcular las proporciones de la cabeza. A pesar de que el extremo posterior de la mandíbula no está conservado, la posición que ésta alcanzó puede determinarse porque su articulación en el hueso cuadrado está bien conservada; la longitud estimada de la mandíbula es 750 mm. La longitud del cráneo es igual a la longitud de la mandíbula. El diámetro horizontal de la órbita es de 180 mm. La longitud de la región postorbital es de 81 mm. La longitud prenarial del rostro es de 411 mm. En vista dorsal, la longitud de la fenestra supratemporal es de 90 mm. La relación longitud orbital/longitud del cráneo es igual a 0.24. La relación altura del rostro (tomada en el bode anterior de la apertura narial externa) /longitud de la mandíbula es de 0.44.

Premaxilares— Aunque muy fracturados, ambos premaxilares están completos y permanecen articulados entre sí (Figuras 6, 7). Éstos son muy largos y constituyen la mayor parte de la región anterior del rostro. Cada uno de estos huesos es una estructura semitubular, con las superficies media y ventral planas y una superficie curva que se extiende lateral y dorsalmente. La sección transversal premaxilar debe ser una superficie similar de un cuarto de círculo, plana en los bordes medio y ventral y curvada entre sus extremos dorsal y lateral.

La mitad posterior premaxilar es uniformemente alta, mientras que la mitad anterior se estrecha gradualmente. Los premaxilares están firmemente suturados entre sí en el tercio

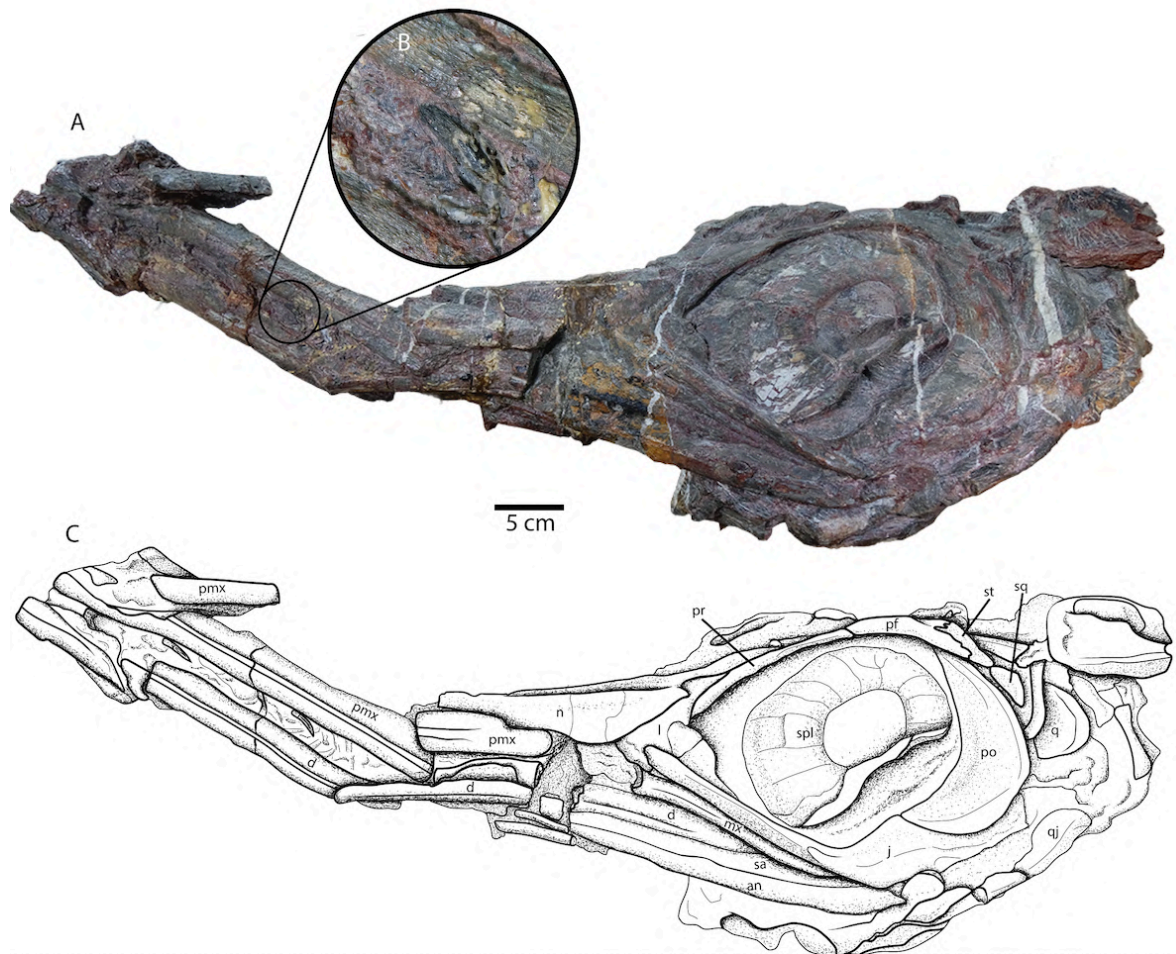


Figura 6. Ejemplar CPC 238 género y especie nueva. Colectado en la Formación La Casita, Sierra El Jabalí Gómez Farías, Coahuila, México: A, vista lateral izquierda del cráneo, fotografía tomada en luz blanca; B, acercamiento a un diente premaxilar; C, dibujo basado en la foto de la vista lateral del cráneo de CPC 238.

Abreviaturas: an, angular; d, dentario; j, jugal; l, lacrimal; mx, maxilar; n, nasal; pf, postfrontal; pmx, prefrontal; po, postorbital; pr, prefrontal; q, cuadrado; qj, cuadradojugal; sa, surangular; spl, placas escleróticas; sq, escamoso; st, supratemporal (todas las abreviaturas están en inglés debido a que las figuras fueron tomadas del artículo que está sometido).

anterior del rostro, formando una región semitubular que se adelgaza anteriormente y termina en una punta obtusa (Figuras 6, 7, 8). Las mitades posteriores de ambos premaxilares están separadas por una proyección aguda formada por ambos nasales (Figura 7A y D). En la mitad basal del borde posterior premaxilar se presenta un proceso subnarial conspicuo, redondeado

y extendido caudalmente, el cual dorsalmente forma cerca del tercio anterior del borde ventral de la apertura narial externa y posteriormente se superpone al extremo anterior del maxilar correspondiente. Cerca de dos tercios del borde alveolar del rostro está formado por el premaxilar y el resto por el maxilar. Cada canal alveolar del rostro se expone en la superficie ventral y cerca del borde ventrolateral del premaxilar correspondiente (Figura 6). La superficie lateral de cada premaxilar tiene un surco recto profundo que se extiende a lo largo y cerca de su borde ventral; este surco es intermitente en la mitad anterior del rostro y continuo en la mitad posterior.

Maxilar. El maxilar es relativamente corto y con forma de bumerán, en donde el borde ventral es cóncavo, el dorsal es convexo y los extremos anterior y posterior son alargados. Cerca de los dos tercios posteriores de la longitud del maxilar están expuestos debajo del yugal. La terminación anterior de este hueso, pobremente conservada en el lado derecho del cráneo de CPC 238, es obtuso y se extiende horizontalmente hasta alcanzar la base del proceso subnarial del premaxilar. En cambio, la terminación posterior del maxilar que es más larga, aguda y curvada ligeramente hacia abajo, se extiende hasta el nivel de la mitad de la órbita (Figuras 6 y 9A). La superficie ventral del maxilar es plana y rectangular y en ella se presenta un surco alveolar conspicuo cerca su borde labial.

Nasales. CPC 238 conserva ambos nasales. En conjunto, éstos ocupan la superficie dorsolateral de la mitad posterior del rostro y cerca de los dos tercios anteriores de la región del cráneo. Cada nasal muestra la forma de un triángulo alargado, casi 10 veces más largo que ancho (Figuras 6, 9B). En este hueso, el borde medial es recto; el extremo anterior es alargado y muy agudo; su borde dorsolateral es recto a lo largo de su unión con el premaxilar y sinuoso en su parte narial y ocular; y su borde posterior que se sobrepone un poco sobre el frontal es sinuoso, en donde hay una pequeña mella cercana a su extremo medial y una proyección lateral larga y ancha (Figuras 7, 9B). La punta formada entre los extremos lateral del borde posterior y posterior del borde lateral del nasal se sutura con el extremo dorsoanterior del prefrontal.

En vista lateral, el borde ventral del nasal puede ser dividido en cuatro regiones. Anteriormente, poco menos de un cuarto de este borde es recto y se sutura al premaxilar; detrás, poco menos del tercio siguiente de este borde es sinuoso y forma el margen dorsal de la apertura narial externa; y más atrás, el resto del borde ventral del nasal se proyecta hasta

el nivel de la mitad de la órbita, formando una suave concavidad que se inclina hacia arriba y en partes iguales, se sutura al lacrimal y prefrontal (Figuras 6, 9A). El nasal presenta un proceso narial triangular pequeño que se proyecta hacia abajo y divide parcialmente la apertura narial externa en dos partes iguales. El nasal presenta un ala o proyección laminar lateral angosta de forma triangular que se proyecta hacia afuera en plano vertical sobre la mitad posterior de la apertura narial externa (Figura 6A). La unión medial de ambos nasales forma una proyección anterior aguda que se extiende a lo largo de dos tercios del rostro y se interpone entre las mitades posterior de ambos premaxilares (Figura 7, 9B).

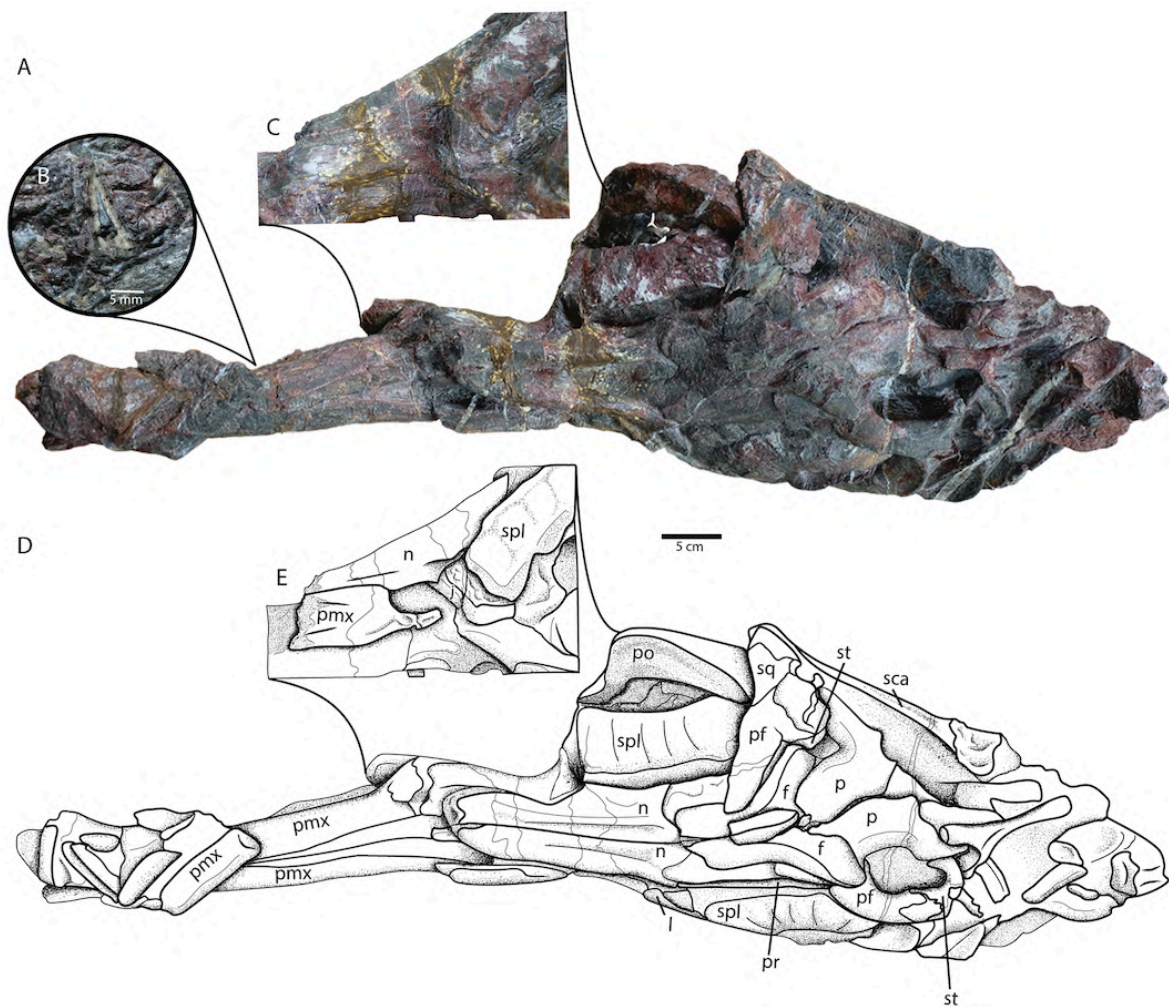


Figura 7. Ejemplar CPC 238 género y especie nueva: A, superficie dorsal de la cabeza, fotografía tomada bajo luz blanca; B diente dentario articulado expuesto en la superficie ventral de CPC 238; C, apertura narial externa, expuesta en la superficie ventrolateral derecha de CPC 238 (imagen invertida); D, dibujo basado en Ade la superficie dorsal del cráneo de CPC 238. Abreviaturas: f, frontal; j, yugal; l, lacrimal; n, nasal; p,

parietal; pf, postfrontal; pmx, premaxilar; po, postorbital; pr, prefrontal; sca, escápula; spl, placas escleróticas; sq, escamoso; st, supratemporal.

Lacrimal. Ambos lacrimales están parcialmente expuestos y anteriormente incompletos en CPC 238. El lacrimal es un hueso trapezoide y liso que, tal vez sea más alto que largo y cerca de tres veces más alto en su borde posterior que en el anterior. Anteriormente, este hueso forma el borde anterior cóncavo y poco elevado de la apertura narial externa y su borde anterior alto y cóncavo participa en la formación de la región anterior y ventroanterior de la órbita (Figuras 6, 9A). Este hueso muestra dos procesos posteriores, uno posterodorsal y otro posteroventral que son alargados, afilados y curvos; de los cuales, el posteroventral bordea la región orbital ventroanterior mientras que el proceso posterodorsal separa largamente los huesos nasal y prefrontal desde la apertura narial externa hasta la región orbital dorsoanterior. El contacto lacrimal nasal es ligeramente sinuoso y además es más largo que aquel observado en otros ophthalmosauridos. Aunque un tercer proceso lacrimal, el proceso ventroanterior lacrimal, no está conservado, como en otros ophthalmosaurios en CPC 238 este debió extenderse por debajo y formando el borde ventral de la apertura narial externa. El proceso posteroventral del lagrimal se une con el borde anterodorsal del hueso yugal.

Prefrontal. CPC 238 conserva ambos huesos prefrontales, pero solo el izquierdo está articulado (Figuras 6, 7). En vistas lateral y dorsal, el prefrontal es un hueso alargado, poco curvo y ligeramente engrosado anteriormente, en donde el extremo posterior está poco inclinado dorsalmente y el extremo anterior muy inclinado ventralmente. Todo el borde dorsal del prefrontal es ligeramente convexo; en su primer tercio éste se une al proceso posterodorsal del lacrimal, lo que impide que el prefrontal participe en la apertura narial externa. Los dos tercios posteriores del borde dorsal prefrontal se suturan firmemente al borde lateral del extremo orbital del nasal. El prefrontal es tan largo como la mitad de la órbita y su margen ventral forma todo el borde dorso anterior de la órbita (Figura 6A). El borde posterior del prefrontal es obtuso y forma un borde recto que se sutura con la extensión anterior del postfrontal.

Frontal. En CPC 238 ambos frontales están bien conservados, articulados y están expuestos en la región dorsal del cráneo por encima de la mitad anterior de la órbita (Figura 7). De manera aislada, cada frontal tiene forma de L, con su eje longitudinal cerca de 1.5 veces mayor que su eje transversal (Figuras 7 9B). Medialmente, los frontales están fuertemente

suturados entre sí formando una estructura similar a una Y, lisa, engrosada en su parte media, y con un borde posterior ensanchado y medialmente escotado (Figura 7B). La extensión anterior del nasal es delgada, termina en un borde curvo y se eleva por encima del nivel del nasal respectivo. La extensión lateroposterior del nasal es más expandida que su extensión anterior, se articula con el parietal posteriormente y con el postfrontal lateralmente mientras que su escotadura en el extremo medioposterior participa en el foramen pineal. (Figura 7B). En conjunto, los dos frontales y ambos parietales bordean el foramen pineal que está colocado en la parte más anterior de la escotadura interfrontal.

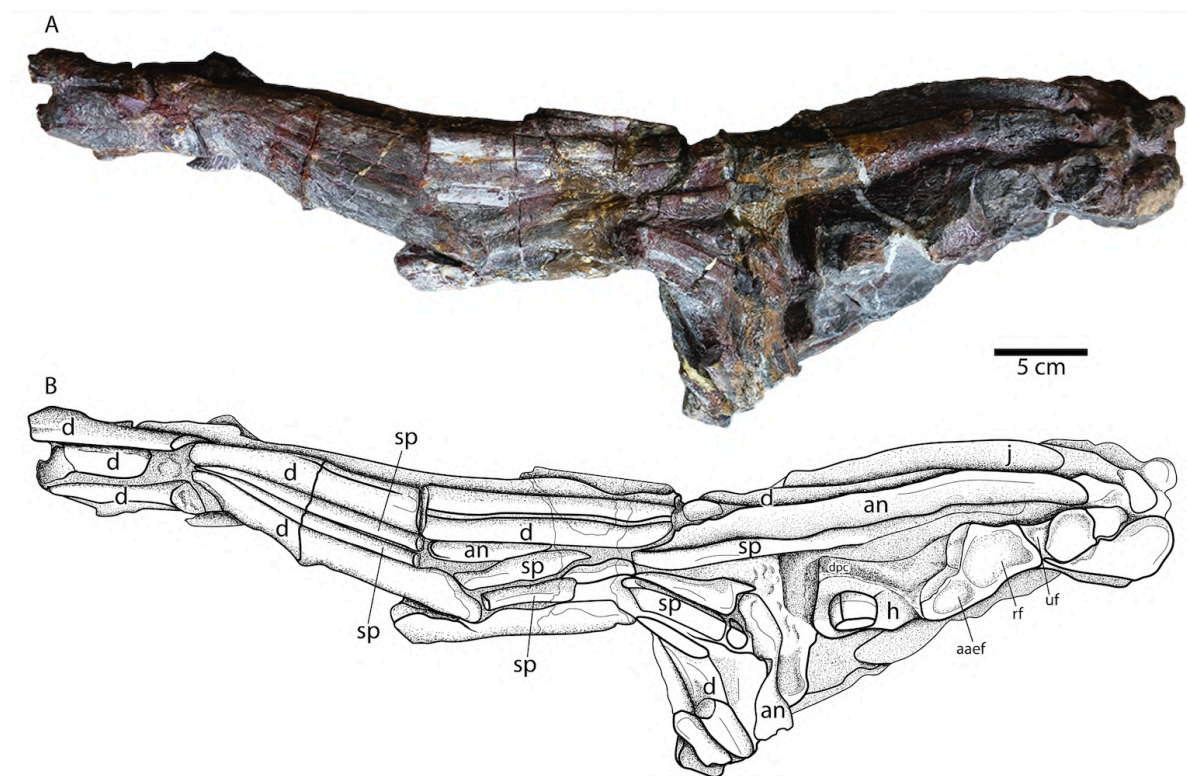


Figura 8. Ejemplar CPC 238 género y especie nueva: A, superficie ventral del cráneo, fotografía tomada bajo luz blanca; B, dibujo basado en A de la superficie ventral del cráneo de CPC 238. Abreviaturas: aaef, faceta para el elemento epipodial accesorio anterior (en el húmero); an, angular; d, dentario; h, húmero; j, yugal; rf, faceta para el radio (en el húmero); sp, esplenial; uf, faceta para la articulación de la ulna (en el húmero).

El hueso frontal no participa en la fenestra supratemporal. Sin embargo, junto con el hueso parietal, bordea el foramen pineal.

Parietal. Ambos parietales están conservados en CPC 238, cubriendo la superficie dorsomedial del cráneo, por encima de la mitad posterior de la órbita y la región postorbital

del cráneo (Figuras 7, 9B). Cada parietal es un hueso liso con forma una C muy abierta, aproximadamente 1.5 veces más larga que ancha y con la escotadura en su extremo lateral. Al lado de su borde medial, el parietal es plano; sin embargo, cerca de su borde medial éste se curva progresivamente hacia abajo, formando el borde medial y parte de la cara medial de la fenestra supratemporal (Figuras 7, 9B). Medialmente, ambos parietales están fuertemente suturados entre sí sólo por la mitad porque anteriormente éstos forman una pequeña escotadura que bordea el foramen pineal y posteriormente forman una escotadura mayor donde se articula el supraoccipital.

Los extremos anterior y posterior del parietal están extendidos lateralmente. De éstos, el extremo anterior, más corto y con una terminación aguda, se sutura con el borde posterior de los frontales y con el proceso medial del postfrontal que forma el borde anterior de la fenestra supratemporal. En contraste, el extremo posterior del parietal, más ancho, largo y con una terminación obtusa, lateralmente se sutura con el supratemporal y anteriormente forma la mitad posterior de la fenestra supratemporal. Los huesos de la región posterior de los parietales, que forman de la nuca y la región posterior del cráneo, no están expuestos en CPC 238.

Postfrontal. Ambos postfrontales están conservados en CPC 238, formando superficies que están expuestas dorsal y lateralmente, por encima de la mitad posterior de la región orbital del cráneo (Figuras 6, 7, 9).

En vista dorsal, cada postfrontal presenta una forma similar a una Y, con un eje robusto y ligeramente curvo dirigido lateroposteriormente y bifurcado anteromedialmente, formando dos ramas desiguales en su extremo. Aquí, la rama anterior del prefrontal es triangular y se sutura mayormente con el nasal y con la punta posterior del prefrontal. La punta del extremo posterolateral del frontal se sutura con la parte más profunda de la bifurcación anteromedial del postfrontal. La rama posteromedial del prefrontal, llamado proceso medial posterior, es delgada y se extiende medialmente formando el borde y la pared posterior de la fenestra supratemporal. El borde medial cóncavo de la apófisis o eje lateroposterior del prefrontal forma el borde y la mitad de la pared anteriores de la fenestra supratemporal. Posteriormente, la sutura del prefrontal y el extremo anterior del supratemporal es muy sinuosa.

En vista lateral, el postfrontal es un hueso poco profundo, alargado y curvo. El margen ventral de este hueso forma la mitad dorsoposterior de la órbita y se extiende hacia la región

postorbital del cráneo, donde éste se une con el borde recto terminal de la región dorsal del hueso postorbital. El extremo anterior del prefrontal se sutura al borde posterior del prefrontal mientras que su borde posterior se sutura el supratemporal (Figuras 6, 9A).

Supratemporal. En CPC 238, ambos supratemporales están mal conservados en la región dorsal lateroposterior del cráneo (Figuras 6, 7, 9). La superficie de cada uno de estos huesos es visible tanto en la vista dorsal como en la lateral.

En vista dorsal, el supratemporal tiene forma de C con una escotadura profunda que separa a dos ramas igualmente largas y proyectadas anteromedialmente; de éstas, la rama anterior se sutura con el extremo posterior del hueso postfrontal y la rama posterior hace lo propio con el parietal (Figuras 7, 9B). El borde de la escotadura del supratemporal constituye las mitades de los bordes lateroposterior y posterior de la fenestra supratemporal (Figuras 9B). Los márgenes lateral y posterior del supratemporal son uniformemente curvos y forman parte de límite lateroposterior del cráneo.

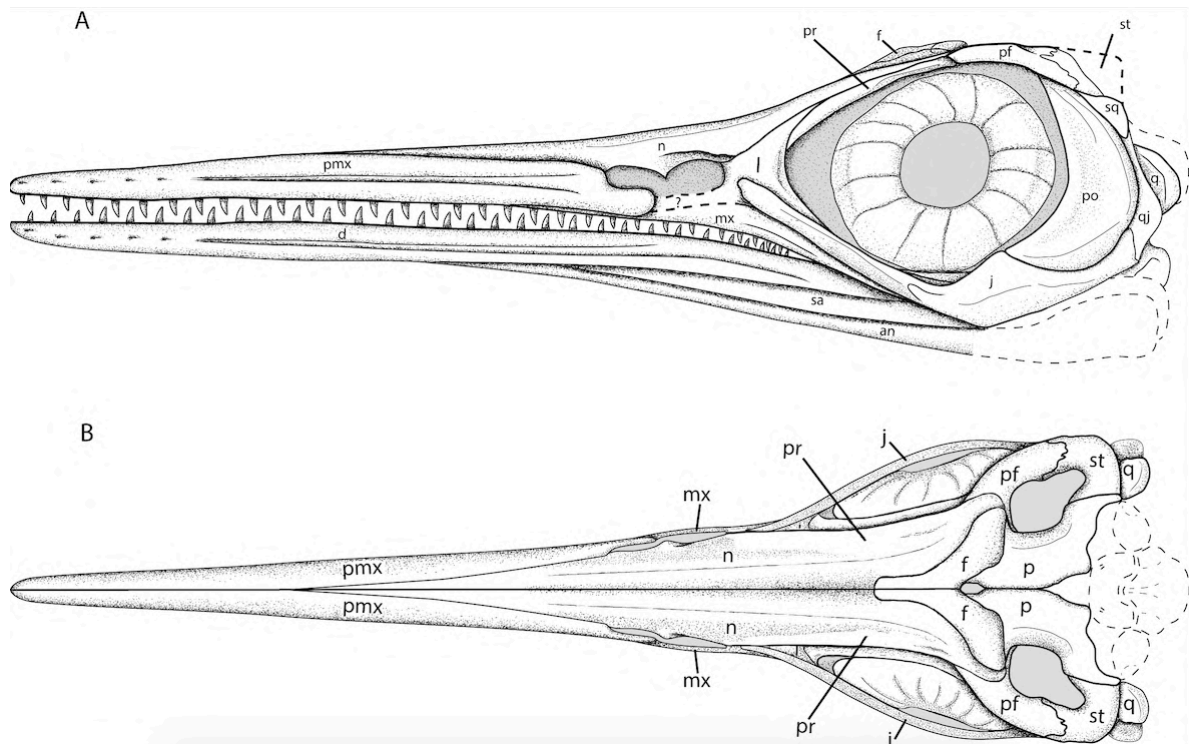


Figura 9. Reconstrucción del cráneo del ejemplar CPC 238, nuevo género y especie. A, vista lateral; B, vista dorsal. Abreviaturas: an, angular; d, dentario; j, jugal; l, lacrimal; mx, maxilla; n, nasal; pf, postfrontal; pmx, premaxila; po, postorbital; pr, prefrontal; q, cuadrado; qj, cuadradojugal; sa, surangular; spl, placa esclerótica; sq, escamoso; st, supratemporal.

En vista lateral, el supratemporal representa una pequeña estructura triangular en el extremo dorsoposterior del cráneo. El borde ventral de este hueso es irregular y presenta una inclinación posteroventral; la mitad anterior de este es notablemente sinuosa se sutura con el postfrontal, en tanto que, la mitad posterior de este borde es más recta y se sutura con el borde dorsal del escamoso respectivo (Figuras. 6, 9A).

Escamoso. Este es un hueso triangular, grueso y pequeño. Lateralmente, éste se expone en la región dorsoposterior de la superficie lateral del cráneo (Figuras. 6, 7). En vista dorsal, este hueso sobresale como una estructura redondeada, detrás del hueso supratemporal. Lateralmente, el escamoso tiene contacto con una pequeña parte del borde curvo dorsoposterior del postorbital; su extremo ventral se sutura al cuadratoyugal; y su borde dorsal se une al respectivo supratemporal (Figuras. 6A).

Postorbital— En CPC 238, ambos huesos postorbitales están conservados (Figuras 6, 9). Este es un hueso muy grande, liso, plano y con forma de luna creciente. Además, este es dos veces más alto que largo y posee un borde anterior cóncavo y uno posterior convexo. Su borde anterior, uniformemente curvo en toda su altura, forma el borde posterior de la órbita. Este hueso se une al yugal a todo lo largo de su extremo ventral; al cuadratoyugal a través de la mitad de su altura; y al escamoso y postfrontal con su extremo posterodorsal. El postorbital es tan grande que cubre más de dos tercios de la superficie lateral postorbital del cráneo, comprende una gran proporción de la superficie postorbital del cráneo (más de dos tercios), el doble de alto que ancho y con un borde anterior cóncavo que representa todo el borde posterior de la órbita (Figuras 6, 9A).

Quadratoyugal. Solo se conserva la superficie posterodorsal del cuadratoyugal izquierdo de CPC 238 (Figuras 6, 9). Este es un hueso curvo, corto y alto que cubre una pequeña superficie en la parte media de la región lateral posterior del cráneo. Al parecer, éste se une al yugal anteriormente, al borde ventral del escamoso dorsalmente y al borde terminal posterior del yugal (Figura 9A).

Yugal— CPC 238 sólo conserva el yugal izquierdo (Figuras 6, 9). Este es un hueso expuesto en la superficie lateral de la región ocular y postorbital del cráneo. En vista lateral, este hueso tiene forma de un gancho que está dividido en dos partes iguales, inclinadas entre sí y participando en la formación de los dos tercios anteriores del borde ventral de la órbita. En

éste, hay un eje anterior recto y robusto además de una sección posterior expandida; el eje anterior está inclinado dorsalmente y se interpone entre la órbita y el borde posterior del maxilar, antes de alcanzar la región media del lacrimal; por el contrario, la sección expandida, colocada por debajo de la mitad posterior de la órbita y la región postorbital del cráneo, presenta un borde dorsal cóncavo que se une al margen ventral del postorbital, un borde ventral recto e inclinado dorsalmente que forma el margen ventroposterior del cráneo, así como una terminación posterior obtusa, poco elevada y vertical que se sutura al borde anteroventral del cuadratojugal (Figura 9B). En vista dorsal, el yugal se ve como una franja ósea delgada que forma el borde de los dos tercios anteriores de la órbita y se extiende anteriormente hasta la región media del lacrimal (Figuras 6, 9A).

Placas escleróticas— Aunque las placas escleróticas conservadas en CPC 238 están superficialmente erosionadas y deformadas, es posible reconocer que la órbita fue ocupada por un anillo esclerótico completo y cerrado, compuesto por cerca de 12 placas escleróticas, trapezoidales, lisas y ligeramente convexas, con su porción media sobresaliendo lateralmente y sus extremos interno y externo un poco inclinados medialmente (Figuras 6, 7). En estas placas, los bordes interno y externo son armoniosamente curvos; sin embargo, los bordes inter-placa son intensamente sinuosos, lo que permite reconocer que las placas escleróticas estaban firmemente suturadas entre sí.

Cuadrado— En CPC 238, ambos huesos cuadrados están conservados (Figuras 6, 10). Cada uno de estos tiene una estructura robusta, lateromedialmente aplanada, constreñida en su parte media y con ambos extremos expandidos (Figura 6). Naturalmente, este hueso se dispone dentro del cráneo con su extremo anteroventral inclinado medialmente y su extremo posterodorsal echado hacia la superficie lateral del cráneo. En la Figura 10, se expone la superficie posteromedial del cuadrado derecho, donde se deja ver que su extremo anteromedial es similar a un abanico progresivamente más delgado y liso que en vida estaba expandido anteroventralmente; también se observa, su extremo lateroposterior que es similar a una bota, en donde se presenta el cóndilo articular como una estructura redondeada, grande y robusta que se proyecta posteroventralmente. En contraposición al cóndilo articular, el extremo lateroposterior del cuadrado presenta la faceta pterigoidea sobre una terminación redondeada e inconspicua. Entre los extremos descrito del cuadrado, se forma un borde ligeramente cóncavo en la región ventral que contrasta con el borde dorsal, donde hay una

muesca profunda, que forma un ángulo interno cercano a 90°, presente entre la lamela occipital del extremo proximal y el cóndilo articular.

Cerca de la terminación del extremo anteroventral de este hueso cuadrado, la superficie presenta una inclinación que forma un desnivel bien delimitado en esta superficie, el cual representa la faceta supratemporal del cuadrado.

Mandíbula

Dentario— En CPC 238, ambos dentarios están conservados y articulados entre sí (Figuras 6, 8). Cada uno de estos huesos es una estructura semitubular, larga, progresivamente estrecha en su extremo anterior y plana posteriormente. Los dentarios comprenden la pared lateral de la porción anterior de la mandíbula (Figuras 6, 8, 9A). Aproximadamente, un tercio de las superficies mediales de ambos dentarios son rectos y se proyectan longitudinalmente; estas superficies se suturan estrechamente para formar el 40 % anterior de la sínfisis dentaria. Los dos tercios posteriores de la superficie medial de cada dentario se inclinan lateralmente y son cubiertos en partes iguales por el esplenial y el angular respectivo.

En vista lateral, la mitad anterior del hueso dentario es recto, uniformemente alta y sus bordes dorsal y ventral son paralelos. En cambio, la mitad posterior de este hueso se curva un poco ventralmente, progresivamente es más agudo y su extremo posterior se extiende hasta cerca de la mitad de la región orbital del cráneo.

La superficie lateral del dentario muestra un surco dentario profundo que se extiende longitudinal y en medio de esta superficie; este surco es intermitente en la región anterior de la mandíbula, es continuo posteriormente y más atrás, por debajo de la apertura narial externa, éste se vuelve más ancho y menos profundo hasta desaparecer.

El borde ventral del dentario es ligeramente curvo e inclinado ventralmente en su región posterior, la cual se sutura con el hueso surangular. La superficie dorsal del dentario es angosta en su extremo anterior y progresivamente ensanchada posteriormente, muestra un surco alveolar moderadamente profundo y ancho cerca del borde lateral de esta superficie, el cual es intermitente en el tercio anterior del dentario y continuo en los dos tercios posteriores.

Esplenial— Los espleniales son huesos pareados rectangulares, alargados y lateromedialmente planos que se extienden a lo largo de la superficie medial de la mandíbula

(Figura 8). Sus extremos anteriores se unen entre sí y participan formando cerca del 60% posterior de la longitud de la sínfisis mandibular. En cambio, sus extremos posteriores cubren los huesos angulares y forman las superficies mediales de ambas ramas mandibulares.

Angular— En vista lateral el hueso angular muestra una superficie triangular y extremadamente larga que se extiende desde el final de la sínfisis mandibular hasta cerca del extremo posterior (Figuras 6, 8, 9A). La punta anterior del angular se extiende por delante de la terminación anterior del surangular. En vista ventral, el angular es un hueso alargado, colocado entre el esplenial y el dentario, con sus extremos redondeados, estrecho en su extremo anterior y un poco más ancho en el posterior.

Surangular— Casi toda la superficie lateral del surangular izquierdo está expuesta en CPC 23 (Figuras 6, 9A). Este es un hueso triangular, muy largo y superficialmente plano y liso que cubre parte de la región posterior de la mandíbula, entre el dentario y el angular.

Dentición— En CPC 23, los dientes están mal conservados y no conservan su esmalte (Figuras 6B, 7B). Al parecer, los dientes tienen una forma similar y estaban uniformemente espaciados a las mandíbulas. En estos, la corona dental es cónica, ligeramente curvada lingual y posteriormente, con la punta afilada y con una altura próxima a 5 mm. La raíz en estos dientes tiene aproximadamente 8 mm de altura, con bordes que son redondeados, delgadas y superficialmente irregular. Los dientes no presentan surcos apicobasales, lo que sugiere la ausencia de plecidentina.

Esqueleto Axial

Complejo Atlas-Axis— En CPC 238, el complejo atlas-axis está completamente fusionado, bien conservado y lateralmente expuesto (Figura 10). En éste, la superficie lateral es lisa, pero muestra una cresta dorsoventral en lo que fuera la sutura entre el atlas y el axis. Las parapófisis del atlas como del axis están en la región media del complejo, son pequeñas, aisladas y exhiben superficies articulares terminales circulares. Las diapófisis de estos centros están fusionadas, situadas en la región ventral del complejo y muestran una superficie articular terminal lisa y convexa.

Centro cervical— Se conservan seis centros cervicales anteriores de CPC 238 (Figura 10). De estos, los dos anteriores están articulados entre sí y con el complejo atlas-axis mientras

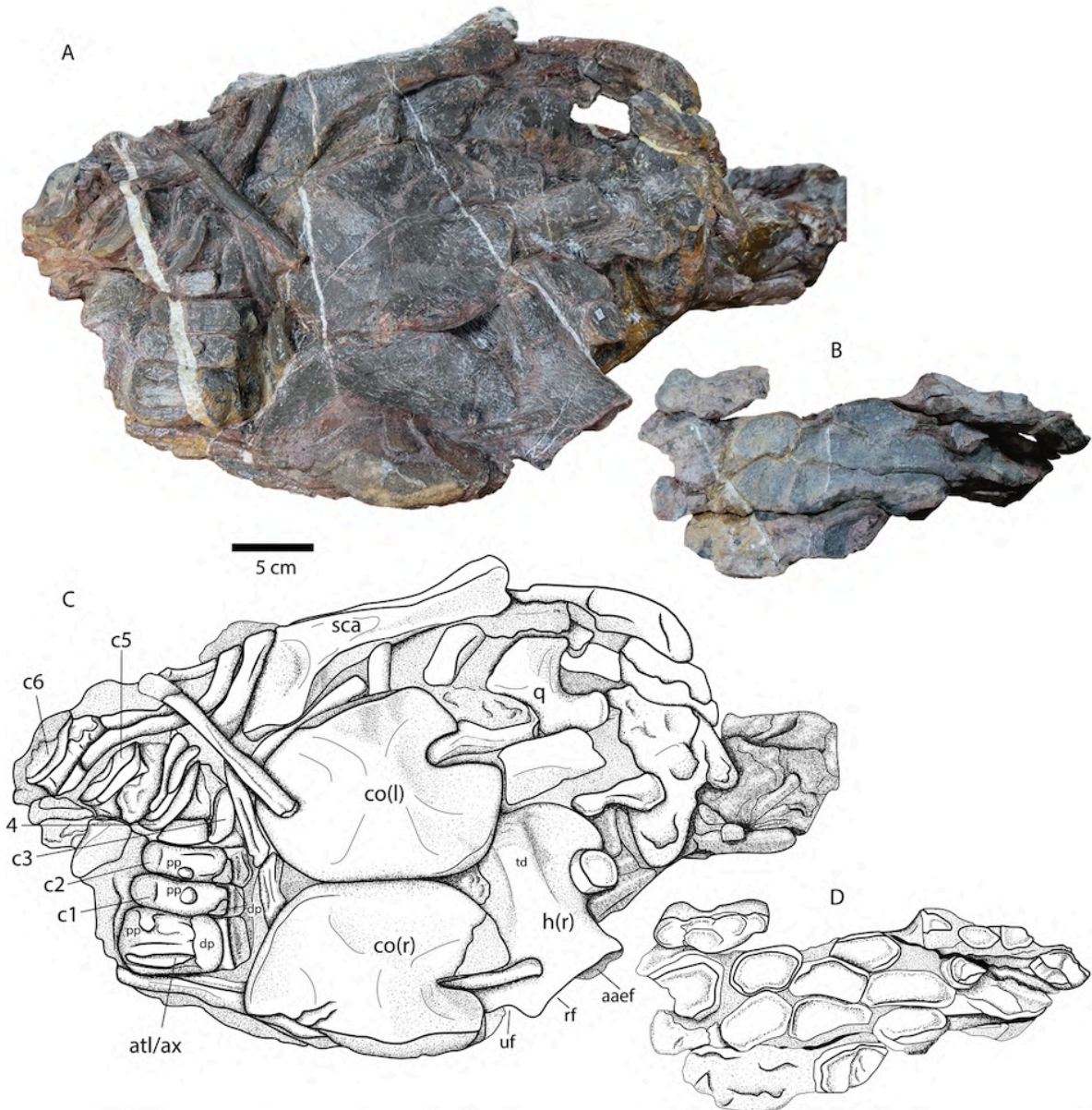


Figura 10. Ejemplar CPC 238 género y especie nueva: A, vista ventral de la cintura pectoral y huesos desarticulados del esqueleto axial y la aleta anterior, fotografía tomada bajo luz blanca; B, falanges articuladas conservadas en un bloque de roca independiente, fotografía tomada bajo luz blanca; C, dibujo basado en A de la cintura escapular, huesos desarticulados del esqueleto axial y la aleta anterior de CPC 238; D, dibujo basado en B del bloque de roca con las falanges articuladas del ejemplar CPC 238. Abreviaturas: atl/ax, complejo Atlas-axis; aaef, faceta para el elemento epipodial accesorio anterior (en húmero); c1, c3, c4, c5, c6, centro cervical 1-6; co, coracoide izquierdo (l) y derecho (r); dp, diapófisis; h (r), húmero derecho; pp, parapofisis; q, cuadrado; rf, faceta para el radio (en húmero); sca, escápula; td, trocánter dorsal; uf, faceta para la ulna (en húmero).

que los posteriores están articulados entre sí, pero separados de los primeros. Los centros cervicales son estructuras cilíndricas compactas, cortas, ligeramente constreñidas anteriormente y con una cresta delgada presente en todo su margen anterior y posterior. Posiblemente, estas vértebras sean más altas que anchas y presentan una relación altura/longitud cercana a 3.2. En estas vértebras anficélicas, las superficies intervertebrales son concavidades cónicas profundas. Las superficies lateral, ventral y dorsal de estas vértebras son lisas. En su superficie dorsal exhiben dos facetas poco profundas que suturan con el arco neural respectivo. En su superficie lateral, la diapófisis y parapófisis son estructuras pequeñas que sobresalen un poco; dorsoanteriormente, la diapófisis presenta una superficie articular terminal triangular y expandida mientras que un poco más atrás y abajo, en la región media, la parapófisis exhiben una pequeña superficie articular terminal ovoide.

Costillas— Solo fragmentos de costillas se conservan en CPC 238. Aquellos proximales son lisos y redondos en sección transversal. Los fragmentos distales y aquellos que corresponden a la parte media de las costillas tienen un surco ancho y profundo en una de sus superficies anterior y posterior mientras que la otra es curva; por eso, en sección transversal, estos fragmentos muestran una superficie semejante a la luna creciente (Figura 10).

Esqueleto apendicular

Coracoides— CPC 238 conserva ambos coracoides en vista ventral (Figura 10). Estos huesos son placas ovoides grandes, delgadas, casi planas, con bordes intercoracoides engrosados y con una muesca anterior angosta y profunda. En contraposición, las superficies lateral e intercoracoidea de estos huesos presentan superficies planas y rugosas formando las facetas glenoidea y coracoidea respectivamente; por eso, bordes lateral y medial de este hueso son rectos. En cambio, sus bordes anterior y posterior son armoniosamente convexos. En el borde anterior de este hueso, la muesca anterior coracoidea es profunda, se forma a partir del cuarto interno-lateral de la anchura de este borde y es flanqueada lateralmente por una proyección casi rectangular, cuyo borde anterior es recto y forma un ángulo obtuso con la faceta glenoidea.

Escápula— En CPC 238 la escápula izquierda está expuesta en vista lateral y su proceso acromial no está conservado (Figura 10). Este hueso con forma de gancho es superficialmente

plano y se compone por dos ramas desiguales formando un ángulo obtuso. La rama anterior es rectangular, corta y se expande ventromedialmente; en cambio, la rama posterior es rectangular, más delgada, cerca de 2.5 veces más larga que la rama anterior y se proyecta posterodorsalmente. La superficie del extremo medial de la rama anterior escapular da cabida a la faceta glenoidea y parte de la faceta para el coracoides (Figura 10).

Húmero— CPC 23 sólo se conserva el húmero derecho, desarticulado, exponiendo su superficie dorsal y parcialmente cubierta por las coracoides (Figura 10). Este es un hueso corto, robusto, constreñido en su región media y con los extremos proximal y distal expandidos. En el extremo proximal la parte anterior está expuesta y es ocupada por una cabeza humeral poco pronunciada, como una superficie articular ligeramente convexa y donde se articula la faceta glenoide formada por el coracoides y la escápula.

En el extremo distal de este hueso se presenta tres facetas cóncavas, donde se articulan los elementos epipodiales; en orden anteroposterior, la primera faceta corresponde al elemento epipodial accesorio anterior, la segunda a el radio y la tercera a la ulna. La faceta para el elemento epipodial accesorio anterior es triangular y relativamente pequeña; mientras que, aquellas para el radio y la ulna son subrectangulares, casi del mismo tamaño y mayores que la primera faceta descrita. La superficie de la faceta del radio es perpendicular al eje principal del húmero y las otras dos están inclinadas proximalmente.

La superficie dorsal del húmero presenta un el trocánter dorsal bien desarrollado formando una cresta robusta, prominente y expandida dorsalmente. Esta cresta se extiende en orden próximo distal desde la cabeza proximal del húmero y a lo largo de dos tercios de la longitud humeral total.

La Figura 10 muestra una parte de la superficie ventral del extremo proximal del húmero izquierdo conservado en CPC 238. Aquí se expone la cresta deltopectoral como una proyección triangular, robusta y corta que se eleva en el borde anterior de este hueso, como la continuación de la cabeza proximal.

Falanges— Las falanges de la extremidad anterior conservadas en CPC 238 están desarticuladas y dispersas; algunas reposan sobre la cintura pectoral y otras están incluidas en la matriz rocosa (Figuras 10). Todos estos huesos son hexagonales, casi 1.5 veces más largos que anchos, y poseen superficies articulares moderadamente cóncavas. El tamaño de las falanges disminuye en orden proximal-terminal.

Notas comparativas

Previo a este trabajo, los Ophthalmosauridae ya se reconocían por cinco características distintivas, reconocidas como sinapomorfias por diferentes autores (Motani, 1999; Moon, 2007; Fischer et al., 2012, 2013, 2016; Druckenmiller y Maxwell, 2014; Roberts et al., 2014; Barrientos-Lara y Alvarado- Ortega, 2020). Estos caracteres son:

- 1) El área extracondilar del basioccipital reducida.
- 2) El hueso basioccipital carece de “peg” (saliente articular).
- 3) El angular forma la superficie lateral del extremo posterior de la mandíbula y se une al extremo anterior del surangular.
- 4) El húmero presenta una cresta trocánter dorsal y forma una de placa amplia.
- 5) El elemento epipodial accesorio anterior (y su dedo correspondiente) se sitúan por adelante del al radio.

A pesar de estar incompleto, en el ejemplar se ha documentado el rasgo 4 (Figuras 8-10). Muy probablemente, este ejemplar también presente los rasgos 3 y 5; por un lado y aunque el extremo posterior del hueso angular no está conservado, el fragmento que sí lo está presenta una altura que permite reconocer que este hueso ya formaba la cara lateral de la mandíbula (Figura 6); por otro lado, a pesar de que elemento epipodial accesorio anterior y el radio no están conservados; la posición anterior del primero respecto al segundo puede reconocerse por la disposición que guardan las facetas correspondientes en el extremo distal del húmero (Figura 8). Estas observaciones apoyan la inclusión de CPC 238 dentro de la familia Ophthalmosauridae.

Adicionalmente, CPC 238 comparte una combinación única de rasgos no exclusivos previamente observados en otros ophthalmosauridos. Esta combinación permite reconocer que CPC 238 representa un nuevo miembro de esta familia. Continuando con la numeración anterior, estos rasgos son:

- 6) La órbita grande con una proporción órbita / longitud del cráneo igual a 0.24. Este radio es variable entre los ophthalmosauridos pero cuando éste valor es igual o supera el 0.2 se considera que las especies presentan orbitas grandes, como son *Gengasaurus* (0,21), *Nannopterygius enthekiodon* (0,22), *Ophthalmosaurus nathans* (0,24) y *O. icenicus* (0,28) (McGowan, 1976; Bardet y Fernández, 2000; Moon y Kirton, 2016, 2018). Los ophthalmosauridos con órbitas relativamente más pequeñas son *P. americanus* (0.11), *Brachypterygius* (0.18) y *Cryopterygius kristiansenae* (0,19) (McGowan, 1976; Druckenmiller et al., 2012; Moon y Kirton, 2018).
- 7) La región postorbital del cráneo es comparativamente amplia en relación con la longitud de la órbita, la relación diámetro orbital/ longitud de región postorbital del cráneo es 0.24. En todos los otro ophthalmosaurios, esta proporción alcanza números notablemente menores y dicha región del cráneo es más larga, como en *Cryopterygius kristiansenae*, *Platypterygius americanus* y *P. sachicarum* (McGowan, 1972; Druckenmiller et al., 2012; Maxwell et al., 2019). Por el contrario, en *Aegirosaurus*, *Janussaurus lundi*, *Brachypterygius*, *Leninia*, *Nannoptergius*, *Ophthalmosaurus icenicus*, *O. natans*, *P. australis* y *Sveltonectes*, esta proporción es mayor y consecuentemente el cráneo la región postorbital del cráneo es más corta (McGowan, 1972; Paramo, 1997; Bardet y Fernández, 2000; Kear, 2005; Fischer et al., 2011; Roberts et al., 2014; Fischer et al., 2014a; Moon y Kirton, 2016; Moon y Kirton, 2018; Zverkov y Jacobs, 2020).
- 8) El rostro es relativamente delgado y guarda una proporción altura del hocico/ longitud de la mandíbula de 0.44. Esta proporción de CPC 238 es intermedia a la observada en otros ophthalmosauridos considerados como poseedores de rostros largos, donde oscilan entre 0.3 y 0.5. Por ejemplo, en *Ophthalmosaurus icenicus* ésta es de 0.39, en *P. americanus* es de 0.43, en *O. natans* y *Sveltonectes* alcanza el 0.47, en tanto que en *P. sachicarum* es 0.49 (McGowan, 1976; Fischer et al., 2011; Moon y Kirton, 2016; Maxwell et al., 2019). En aquellos ophthalmosauridos caracterizados por presentar hocicos extremadamente delgados, esta proporción es menor, como en *Aegirosaurus* (0.23) y *Nannopterygius yasykovi* (0.25). En contraste, en *Brachypterygius*, reconocido por su rostro corto y robusto, esta proporción es de 0.9 (Bardet y Fernández, 2000; Moon y Kirton, 2018; Zverkov y Jacobs, 2020).

- 9) El hueso nasal posee un proceso narial que es una proyección ventral, triangular y pequeña que sólo divide parcialmente la apertura narial externa. En *Acamptonectes*, *Aegirosaurus* y *Ophthalmosaurus* el nasal presenta un proceso ventral similar (Bardet y Fernández, 2000; Fischer et al., 2012b; Moon y Kirton, 2016); sin embargo, en algunos ophthalmosauridos, como *Muiscasaurus* y *Sveltonectes*, el proceso narial es notablemente más grande y divide totalmente la apertura narial externa en dos partes (Fischer et al., 2011; Maxwell et al., 2015). En otros ophthalmosauridos, como en *Arthropterygius talassonotus*, *P. australis*, *P. sachicarum*, y *Simbirskiasaurus*, la apertura narial externa está dividida por dos procesos, el proceso narial del hueso nasal que se proyecta ventralmente para unirse con un proceso narial del maxilar que se proyecta dorsalmente (Páramo, 1997; Kear, 2005; Buchy y López Oliva, 2009; Fischer et al., 2014c; Campos et al., 2020).
- 10) El prefrontal no participa en la apertura narial externa. Esta característica también ha sido observada en *Leninia* y *Platypterygius* (McGowan, 1972; Paramo, 1997; Kear, 2005). Por el contrario, en otros ophthalmosauridos, como *Palvennia hoerbergeti*, *Janussaurus lundi*, *Mollesaurus*, *Nannopterygius*, *Ophthalmosaurus icenicus* y *Sveltonectes*, los prefrontales participan en el margen posterior de la apertura narial externa (Fernández, 1999; Fischer et al., 2011; Moon y Kirton, 2016; Zverkov y Prilepskay, 2019; Zverkov y Jacobs, 2020).
- 11) Los huesos espléniales son muy alargados y participan en más del 50% de la sínfisis mandibular. Mientras que huesos espléniales de longitud similar sólo han sido documentados en *Acamptonectes* y *Brachypterygius*, en otros ophthalmosauridos estos huesos son notablemente más corto y consecuentemente tienen menor participación en la sínfisis mandibular (Fischer, 2012; Moon y Kirton, 2018).
- 12) El extremo distal del húmero tiene tres facetas cóncavas que en orden anteroposterior se articulan con el elemento epipodial accesorio anterior, el radio y la ulna. Estas tres facetas distales del húmero previamente fueron documentadas en otros ophthalmosauridos, incluyendo *Acamptonectes*, *Arthropterygius crisorum*, *Palvennia hoybergeti*, *Janussaurus lundi*, *A. talassonotus*, *Caypulisaurus*, *Keilhauia*, *Nannopterygius*, *Ophthalmosaurus*, *P. australis*, *Sisteronia*, *Undorosaurus nessovi* y *U. gorodischensis* (Fernández, 1997; Maxwell, 2010; Zammit et al., 2010; Fischer et al.,

2012; Druckenmiller et al., 2012; Fischer et al., 2014b; Roberts et al., 2014; Moon y Kirton, 2016; Zverkov y Efimov, 2019; Campos et al., 2020; Zverkov y Jacobs, 2020). Como se ve, la presencia de tres facetas en el extremo distal del húmero es común entre los ophthalmosauridos; sin embargo, los huesos con los que éstas se articulan son variables dentro de la familia. En *P. americanus*, éstas se articulan anteroposteriormente con el radio, la ulna y pisiforme (Maxwell y Kear, 2010); por el contrario, en *Aegirosaurus*, *Brachypterygius* y *Parrassaurus yacahuitzli* descrito anteriormente en esta tesis, estas facetas se articulan con el radio, el intermedio y la ulna (Bardet y Fernández, 2000; Moon y Kirton, 2018). En cambio, en otros ophthalmosauridos como *Undorosaurus (Cryopterygius) kilanae*, *Cryopterygius kristiansenae* y *Sveltonectes* sólo existen dos de estas facetas distales que se articulan con el radio y la ulna (Fischer et al., 2011; Druckenmiller et al., 2012; Tyborowski, 2016). Por otro lado, el húmero de *P. hercynicus* y *Grendelius alekseevi* poseen cuatro facetas distales que, en el primer caso son correspondientes al elemento epipodial accesorio anterior, el radio, la ulna y el pisiforme mientras que en el segundo lo son para el elemento epipodial accesorio anterior, la ulna, el intermedio y el radio. Un caso extremo de este rasgo está presente en *Maiaspondylus lidoei* que es poseedor de cinco facetas distales en el húmero, las cuales articulan con el elemento epipodial accesorio anterior, el radio, la ulna y dos elementos accesorios posteriores (Zverkov y Grigoriev, 2020).

- 13) Todas las falanges de la extremidad anterior son dorsoventralmente hexagonales. Esta es una característica parcialmente compartida con varios ophthalmosauridos, en donde la forma de estas falanges es entre hexagonal y rectangular, como en *Brachypterygius*, *Caypulisaurus*, *Grendelius*, *Maiaspondylus*, *Platypterygius australis*, *P. hercynicus* y *P. platydactylus* (Broili, 1907; Kolb y Sander, 2009; Zammit et al., 2010; Moon y Kirton, 2016; y Zverkov y Grigoriev, 2020). Por el contrario, en otros ophthalmosauridos las falanges son ovaladas o circulares, como en *Acamptonectes*, *A. chrisorum*, *Palvennia hoybergeti*, *Janussaurus lundi*, *Nannopterygius* y *Ophthalmosaurus* (Druckenmiller et al., 2012; Fischer et al., 2012; Roberts et al., 2014; Zverkov y Jacobs, 2020).

Finalmente, el espécimen CPC 238 exhibe cuatro caracteres únicos, nunca documentados en ningún otro miembro de la familia Ophthalmosauridae. Esto confirma que CPC 238

representa un nuevo miembro de la familia, aquí sugerido como un nuevo género y especie dentro de la familia. Continuando con la numeración anterior, estos cuatro rasgos diagnósticos distintivos de CPC 238 son:

- 14) El extremo posterior del lacrimal se interpone y separa a los hueso nasal y prefrontal. En todos los demás ophthalmosauridos conocidos, la extensión dorsoposterior del lacrimal es más corta y no impide el contacto entre el prefrontal y nasal.
- 15) El largo contacto entre los huesos lacrimal y nasal. En los otros ophthalmosauridos hasta ahora descritos, el contacto entre estos huesos es notablemente más reducido o inexistente, como en *Aegirosaurus*, *Brachypterygius*, *Caypullisaurus*, *Leninia*, *Mollesaurus*, *N. yasykovi*, *P. australis*, *Sveltonectes* y *Cryopterygius kristiansenae* (Fernández, 1997; Fernández, 1999; Bardet y Fernández, 2000; Kea, 2005; Fischer et al., 2011; Druckenmiller et al., 2012; Fischer et al., 2014a; Moon y Kirton, 2018).
- 16) Los frontales con forma de L debido a la presencia de una expansión lateral posterior. Hasta ahora, la forma de L en este hueso no había sido observada en ningún ophthalmosaurido conocido, en donde el frontal presenta sus extremos anteriores y posteriores con una expansión más similar, como en *Ophthalmosaurus* y *Aegirasaurus*, cuyos frontales tiene formas más ovoide-rectangular (Bardet y Fernández, 2000; Moon y Kirton, 2016).
- 17) El postorbital tiene la forma de luna creciente tan grande que cubre más de dos tercios de la superficie lateral de la región postorbital del cráneo. En los otros ophthalmosauridos, el postorbitario es más pequeño y sólo cubre la mitad o menos de la mitad de la superficie mencionada.

Los ophthalmosauridos de Tlaxiaco, Oaxaca

Sistemática Paleontológica

Ichthyosauria de Blainville, 185

Thunnosauria Montani, 1999

Ophthalmosauridae Baur, 1887

Sinonimia—Ophthalmosauridae indeterminados (Alvarado-Ortega et al., 2014, p. 17-18, Figuras 10.4-10.6).

Material referido— JAO 85, ejemplar conservado dentro de numerosos nódulos calcáreos, de entre los cuales se han logrado recuperar huesos del rostro y la mandíbula (Figura 11). JAO 91, elementos desarticulados de la parte posterior del cráneo incluyendo la región occipital, orbital y mandibular, conservados en dos bloques rocosos (Figura 12). JAO 250, ejemplar colectado en una serie de nódulos calcáreos contiguos que contienen elementos del cráneo, la mandíbula, la cintura escapular y la aleta izquierda, de entre los cuales ya se han liberado el húmero izquierdo (Figura 13). IGM 9325, cuatro vértebras caudales parcialmente articuladas (Alvarado-Ortega et al., 2014, p. 17-18, Figuras 10.4-10.6).

Comentarios sobre la preparación— A pesar de que en esta tesis se planteó como tarea la preparación y descripción de los ictiosaurios del Llano Yosobé, Oaxaca, y en particular de los ejemplares referidos con los números de campo JAO, 85, JAO 91 y JAO 250; esta labor de preparación resultó ser problemática y lenta. Se han estado implementando distintos procedimientos mecánicos y químicos en estos ejemplares procurando siempre que la estructura y composición de estos fósiles no sean alterados. Esta labor ha llevado más tiempo de lo planeado originalmente. Los primeros huesos de ictiosaurio de Yosobé ya preparados fueron identificados como Ophthalmosauridae indeterminado y designados con el número de catálogo IGM 9325 por Alvarado-Ortega et al (2014). En esta sección se describen los huesos y rasgos óseos que han sido expuestos hasta ahora; se espera que, una vez terminada la preparación de estos fósiles, sea posible elaborar una descripción más detallada que incluya datos para determinar con mayor precisión la identidad taxonómica de estos fósiles,

Localidad y horizonte— Llano Yosobé, cerca de Tlaxiaco, Oaxaca. Estratos de Lutitas y calizas del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal (Alvarado-Ortega et al., 2014).

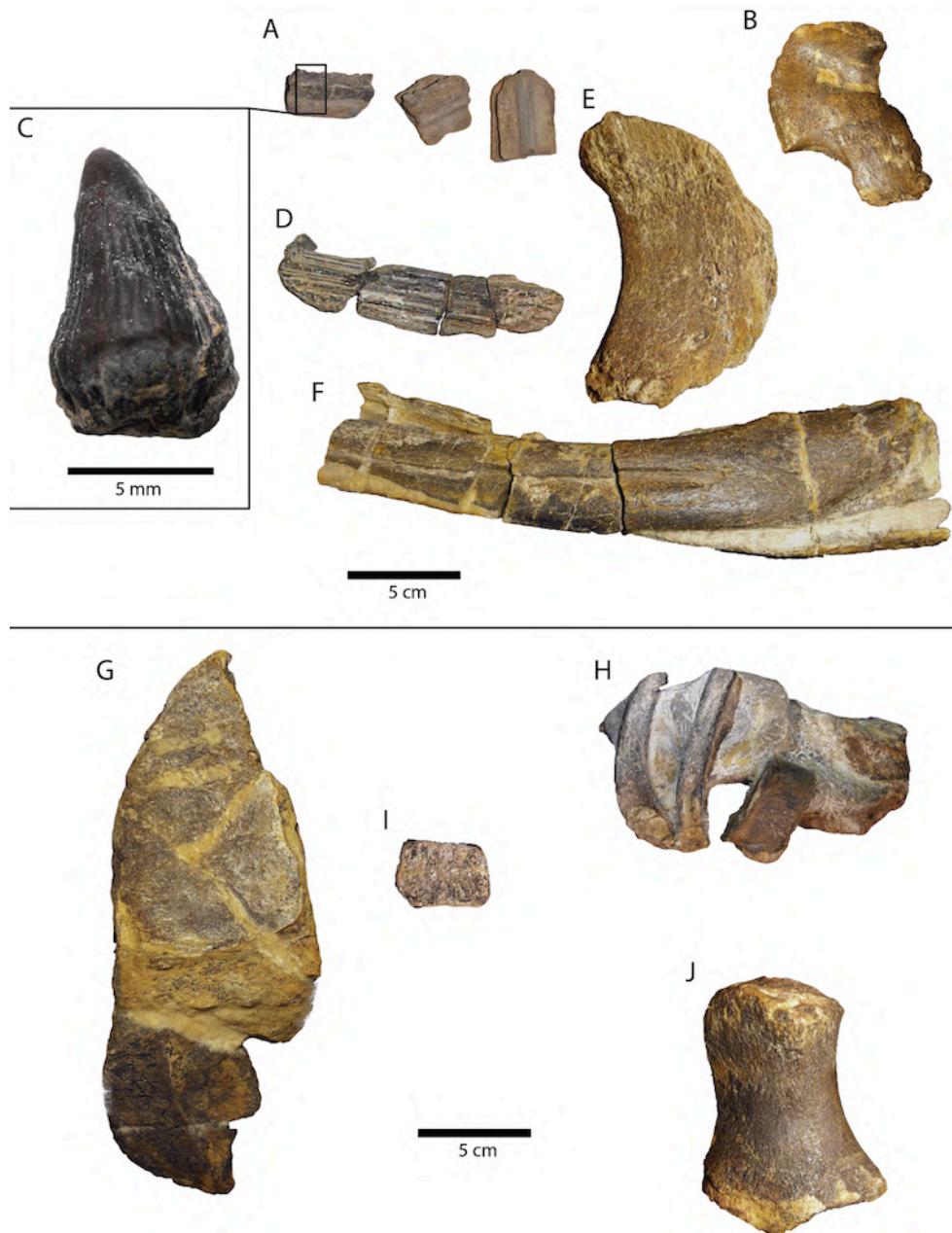


Figura 11. Ejemplar JAO 85, colectado en la Formación Sabinal, Llano Yosobé, Tlaxiaco, Oaxaca, México: A, elementos premaxilares; B, opistótico derecho; C, acercamiento a la corona de un diente premaxilar; D, fragmento de maxilar; E, postorbital izquierdo; F, fragmento posterior de la mandíbula izquierda; G, fragmento lateral del coracoides; H, fragmentos de costillas y centros vertebrales aislados; I, falange en vista ventral/dorsal; J, fémur en vista dorsal.

Descripción

Cráneo— Solo algunos rasgos del cráneo se encuentran expuestos en estado actual de preparación de los ejemplares de Tlaxiaco. En JAO 85 y JAO 250 se conserva parte del premaxilar; es un hueso largo, esbelto, con forma de barra alargada portadora de un surco premaxilar conspicuo y profundo (Figuras 11, 13). En JAO 85 hay un posible fragmento de la región media del maxilar; éste tiene aspecto rectangular, plano y delgado, cuya superficie medial presenta surcos rectos anteroposteriormente proyectados, profundos y anchos. En JAO 250, parte del hueso postfrontal izquierdo muestra una superficie lisa y un borde laterodorsal curvo que forma la región dorsal de la órbita. En JAO 85 y JAO 91, el postorbital está expuesto, exhibiendo una notable diferencia morfológica; en JAO 85 este hueso tiene forma de luna creciente con el borde anterior cóncavo y es tan larga como alta mientras que, en JAO 91 este hueso tiene forma de bumerán, es cerca de tres veces más alto que largo y forma todo el borde posterior de la órbita (Figuras 11, 12). En JAO 91, la parte anterior del yugal se expone como una barra larga, con terminación anterior aguda y la superficie lateral pronunciadamente cóncava y profunda. En este ejemplar, los elementos que forman el anillo esclerótico del ojo izquierdo están bien conservados y se exhiben como laminas trapezoidales bien osificadas y lisas que en conjunto forman un anillo cerrado, con cerca de 10-15 cm de diámetro.

En JAO 250, la mayor parte del hueso pterigoides se encuentra expuesto; en éste, la región rostral es plana y de aspecto laminar mientras que la región caudal es robusta y da origen a tres proyecciones cortas que se expanden caudal, dorsal y medialmente. Los procesos dorsal y medial del pterigoides se unen al cuadrado y el basiesfenoides. En este ejemplar, el cuadrado está parcialmente expuesto en su parte dorsal y permite reconocer que este hueso es robusto.

En JAO 91 y JAO 250, algunos huesos de la parte posterior del cráneo están parcialmente expuestos. Entre estos, el basiesfenoides se reconoce por presentar un proceso pterigoideo pequeño y triangular y porque su cara ventral tiene la apertura carótida parcialmente expuesta.

En JAO 85, el hueso opistótico derecho está totalmente liberado de la matriz rocosa. En vista caudal, este hueso es sinuoso, casi dos veces más alto que largo, en donde el borde

medioventral es cóncavo y el borde lateral es sinuoso. En este hueso la cabeza proximal es ovoide y grande mientras que la porción ventral es cuadrangular y menor (Figura 11).

Mandíbula— Todos ejemplares referidos excepto IGM 9325, cuentan con fragmentos de la mandíbula. En éstos se ha logrado identificar fragmentos articulados del dentario, angular y surangular, así como las superficies laterales, medial y sinfisial de esta estructura. A juzgar por la disposición de estos fragmentos óseos disponibles, es posible señalar que la región lateroventral de la parte posterior de la mandíbula está formada principalmente por el hueso angular (Figuras 11 y 12).

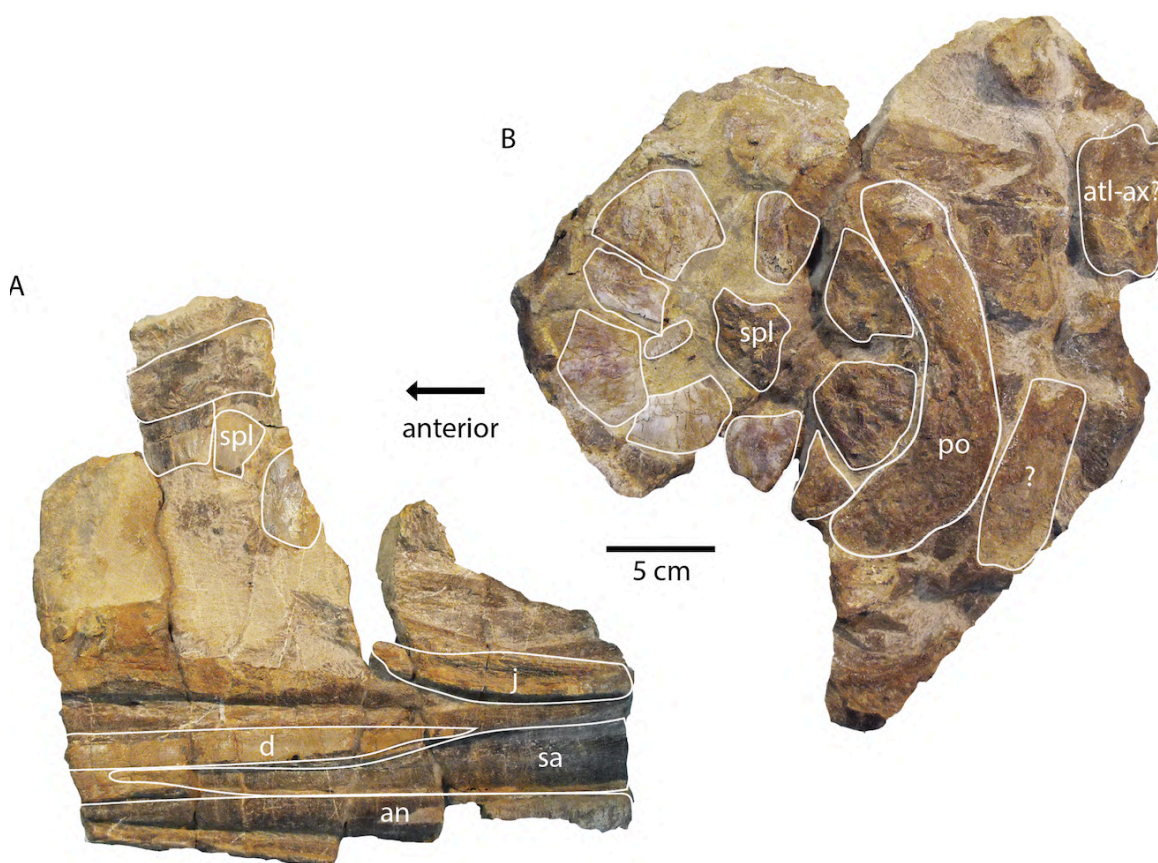


Figura 12. Ejemplar JAO 91, colectado en la Formación Sabinal, Llano Yosobé, Tlaxiaco, Oaxaca, México: A, bloque con elementos mandibulares; B, bloque con elementos craneales. Abreviaturas: an, angular; atl-ax?, posible complejo atlas-axis; d, dentario; j, yugal; po, postorbital; sa, surangular; spl, placa esclerótica.

Dentición— En JAO 85, JAO 91 y JAO 250 hay dientes conservados en los fragmentos disponibles del dentario y premaxilar. En JAO 85, estos dientes están conservados dentro de surcos alveolares muy profundos que se extienden de manera continua, a lo largo de toda la superficie alveolar y cerca del borde lateral de estos huesos. Los dientes son relativamente pequeños, enteramente cónicas y presentan crestas apicobasales, finas y continuas que se extiende en torno y en los dos tercios basales de la corona (Figura 11C). En promedio, las coronas dentales apenas rebasan un centímetro de altura.

Esqueleto axial— Todos los ejemplares referidos conservan centros vertebrales bien conservados. En general, éstos comparten la forma típica de los centros vertebrales observados en los ictiosaurios. Estos centros vertebrales son cilíndricos, con ambas superficies intervertebrales ovoides y cóncavas (anficélicas), son más altos que largos, y sus superficies laterales y ventrales son lisas. Los ejemplares referidos también incluyen restos de los extremos y la región media de las costillas; en corte transversal, estos huesos son ovalados y en algunos casos se observa un surco ancho surco y poco profundo que podría corresponder a la superficie anterior o posterior.

Cintura escapular— Los ejemplares JAO 85 y JAO 250 conservan fragmentos de los huesos coracoides. Al parecer, estos huesos son cuadrados en vista dorsoventral, más gruesos en cerca de su borde intercoracoideo, así como, en sus márgenes laterales, donde participan con la escapula en la formación de la fosa glenoidea. En cambio, los extremos posterior y anterior del coracoides son notoriamente más delgados (por el momento, no es posible definir la presencia y forma del proceso anteromedial y la muesca anterior de este hueso).

Elementos apendiculares— En JAO 85 y JAO 250 húmeros, fémures, falanges y posiblemente otros huesos apendiculares están preservados; sin embargo, estos huesos aún no han sido liberados de su matriz rocosa. Entre estos huesos, es posible reconocer el trocánter dorsal en los húmeros parcialmente expuestos de ambos ejemplares; en donde, ésta estructura es una cresta elevada y marcadamente aplanada en toda su longitud. Algunas falanges de JAO 85 ya liberadas son de rectangulares, anchas y planas ventral y dorsalmente. Finalmente, el fémur derecho completo del ejemplar JAO 85 ya ha sido liberado de su matriz rocos; éste es un hueso robusto, con una ligera constricción en su región media, con los extremos expandidos, en donde el extremo distal es notoriamente más grande que el

proximal. La superficie articular distal del fémur tiene las facetas articulares para la fibula y la tibia, cuya forma es triangular y poco profundas.

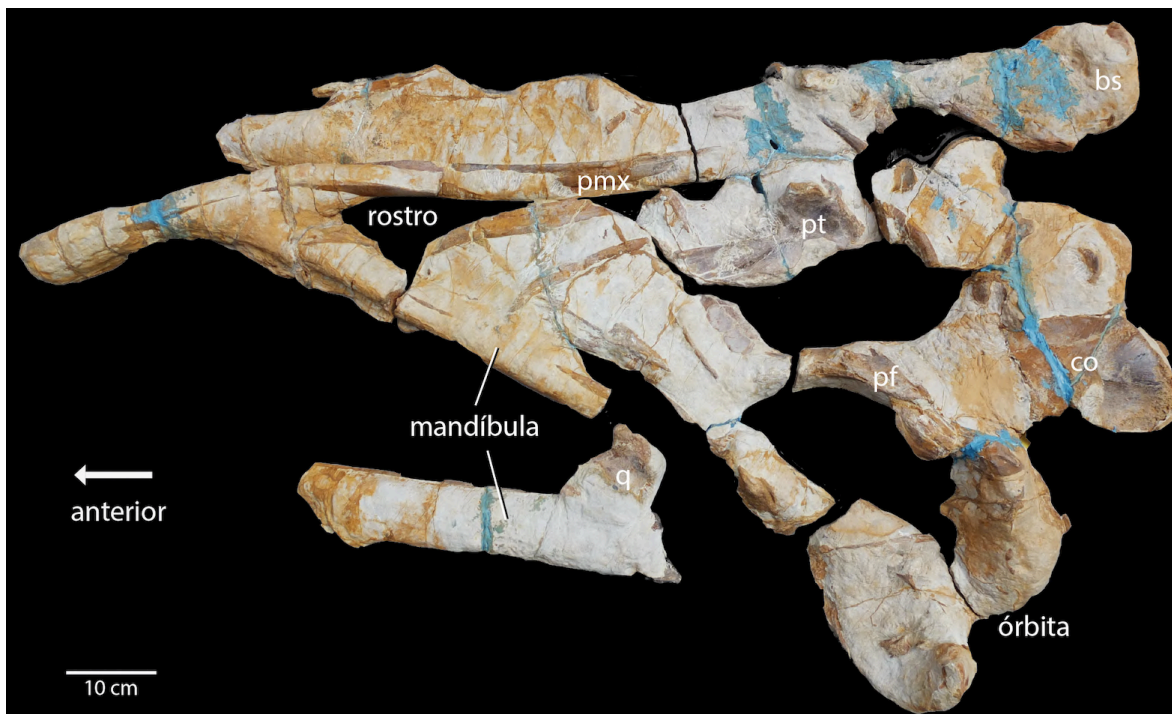


Figura 13. Ejemplar JAO 91, colectado en la Formación Sabinal, Llano Yosobé, Tlaxiaco, Oaxaca, México. Abreviaturas: bs, basisfenoides; co, coracoide; pf, postfrontal; pmx, premaxilar; pt, terigoides; q, cuadrado.

Notas comparativas

La presencia de un hueso angular posteriormente extendido y formando una superficie lateroventral amplia en la región posterior de la mandíbula, como se observó en JAO 85 y JAO 91, permite reconocer que estos ejemplares son representantes de la familia Ophthalmosauridae. En los húmeros de JAO 250 y JAO 85 hay un trocánter dorsal bien desarrollado y aplanado, cuya presencia confirma que estos dos ejemplares son parte de la misma familia. Ambos rasgos tienen valor diagnóstico y son sinapomorfias de la familia Ophthalmosauridae (Motani, 1999; Fischer et al., 2013; Drukenmiller y Maxwell, 2014;

Roberts et al., 2014). Las vértebras referidas como IGM 9325 son reconocidas como Ophthalmosauridae por su proporción siendo mayor a 3 veces más altas que anchas y por el hecho de que solo miembro de la familia Ophthalmosauridae presentaban este rasgo para finales de Jurásico (Alvarado-Ortega et al., 2014).

Por un lado, el hueso postorbital de JAO 85 y JAO 91 muestra una superficie lateral relativamente pequeña y notablemente menor a la observada en CPC 238; sin embargo, la extensión de este hueso es un rasgo ampliamente variable entre los ophthalmosauridos y por eso carece de valor diagnóstico (Druckenmiller et al., 2012; Moon y Kirton, 2016). En particular, el postorbital de JAO 85 y JAO 91 es semejante a las observadas en otros miembros de esta familia, como *Ophthalmosaurus icenicus*, *Cryopterygius kristiansenae* (Druckenmiller et al., 2012; Moon y Kirton 2016). La marcada diferencia en el tamaño del postorbital de JAO 85 y JAO 91 permite sugerir que estos son representantes de dos especies diferentes.

Por otro lado, las dos facetas articulares distales del húmero observadas en JAO 85 y JAO 250 permiten separarlas de *Parrasaurus yacahuitzli*, *Grendelius* y *Brachypterygius*, donde hay tres facetas articulares (Zverkov et al., 2015; Moon y Kirton, 2018). La presencia de dos facetas articulares es un rasgo homoplásico, común y ampliamente distribuido en los distintos subgrupos de la familia Ophthalmosauridae (McGowan y Motani, 2003; Moon y Kirton, 2016).

En JAO 85 y JAO 250, la apertura para la arteria carótida está expuesta en la superficie ventral del basiesfenoides. Esta condición es contraria a la observada en *Acuetzpalin carranzai* y *Arthropterygius* spp., donde esta apertura se encuentra en la superficie posterior de este hueso (Maxwell, 2010; Campos et al., 2020). En el resto de los ophthalmosauridos se observa que la apertura para la arteria carótida ocupa una posición ventral, como la observada en JAO 85 y JAO 250, y por ello representan un carácter homoplásico (Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020).

Las observaciones anteriores permiten concluir de manera preliminar que, los ictiosaurios de Tlaxiaco podrían representar taxones distintos a los recuperados en otros sitios Jurásicos del norte de México, aquí descritos y nominados como *Acuetzpalin carranzai*, *Parrasaurus yacahuitzli* y CPC 238. Así, la diversidad taxonómica de los ictiosaurios en México incluye entre cuatro y cinco especies; de las cuales, tres de ellas representantes de especies únicas.

Es deseable que, una vez terminada la preparación de los ejemplares ictiosaurios del Llano Yosobé, de inmediato se proceda a su descripción anatómica detallada.

Resultados filogenéticos

La ejecución del análisis de máxima parsimonia, descrito en la sección de materiales y métodos de este trabajo, generó cuatro árboles igualmente parsimoniosos y totalmente resueltos (sin politomias) (Figura 14), los cuales comparten los siguientes parámetros: longitud de 537 pasos, índice de consistencia de 0.32 e índice de retención de 0.56 (Figura 15). La hipótesis filogenética de Ophthalmosauridae resultante, defendida en este trabajo, es resultado de un análisis de consenso estricto en el programa TNT 1.5 (Golobof y Catalano, 2016) en el que se incluyeron dichos cuatro árboles igualmente parsimoniosos. El resultado obtenido muestra un árbol con 32 ramas (7 a 39 en Figura 15) colocando a los ictiosaurios mexicanos, referidos como CPC 238, *Parrassaurus yacahuitzli* y *Acuetzpalin carranzai*, como miembros de distintos clados de la familia Ophthalmosauridae. A continuación, se describen los rasgos e índice de soporte de los clados mayores y las ramas a las que pertenecen estos reptiles marinos mexicanos. En el Anexo III de este trabajo se presentan los elementos que describen esta hipótesis filogenética en su totalidad.

En el presente resultado, la familia Ophthalmosauridae es monofilética, cuenta con un índice de Bremer de 4 y un índice de Bootstrap de 70 %, siendo estos los mayores soportes obtenidos a lo largo de toda la topología obtenida. Esta familia incluye 20 géneros representados por 34 especies nominales. Las características que soportan este clado incluyen tres sinapomorfias diagnósticas (que el estado de carácter se transformó solo una vez) (Figura 15, nodo 7):

- 1) Hueso basioccipital carente de “Peg” [58: 1].
- 2) Hueso angular extensa y ampliamente expuesto en la superficie lateroposterior de la mandíbula [76: 1].
- 3) Trocánter dorsal bien desarrollado, en forma de plato, presente en la superficie dorsal del húmero [103: 1].

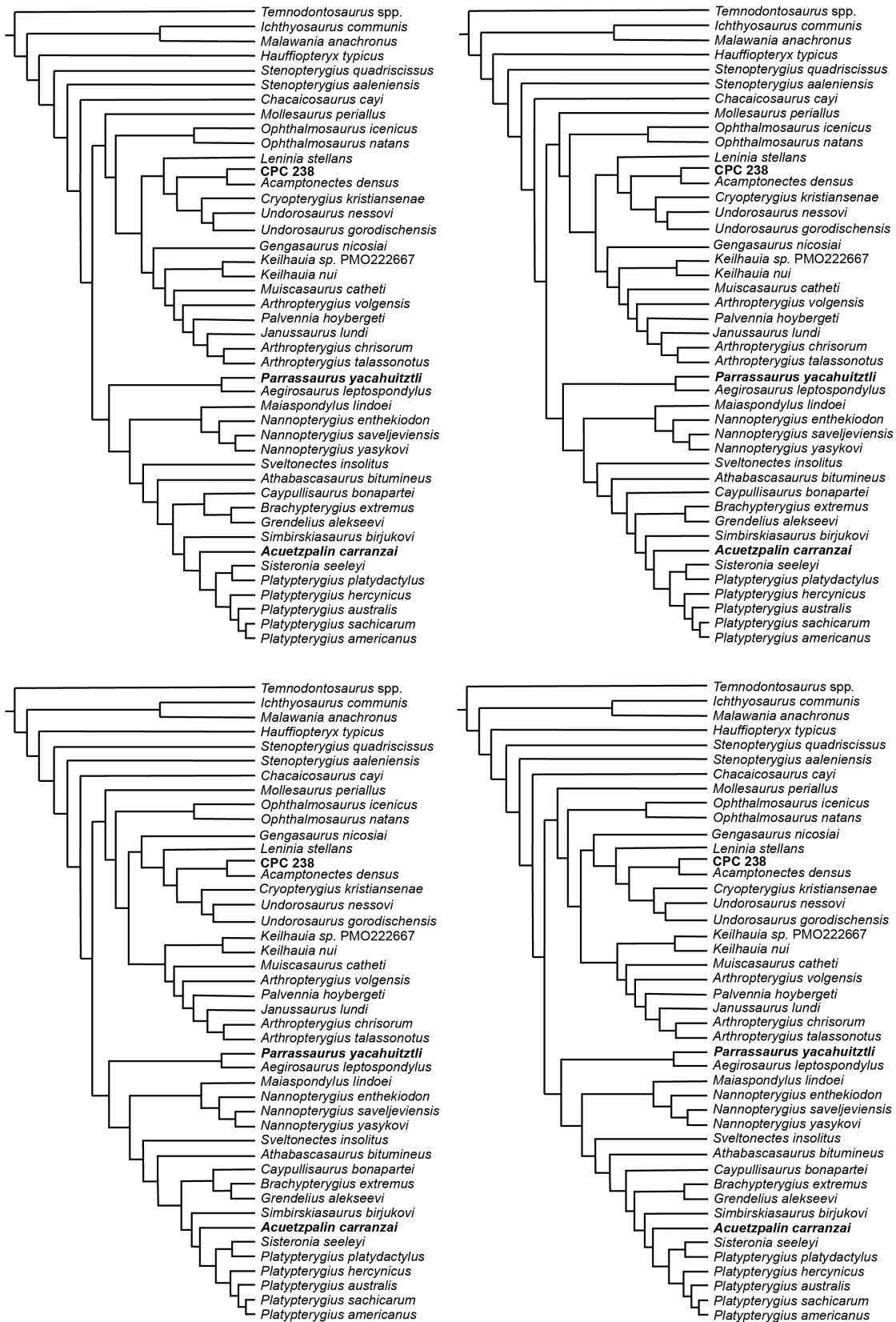


Figura 14. Árboles más parsimoniosos resultantes del análisis filogenético de este trabajo. (537 pasos).

Además, este resultado muestra que los miembros de la familia Ophthalmosauridae comparten las siguientes sinapomorfía no diagnosticas (que solo están soportando el clado por un estado de carácter (continuando con la numeración anterior):

- 4) Las áreas extracondilar ventral y lateral del hueso basioccipital son comparativamente reducidas [55: 1].
- 5) El hueso basioccipital forma parte del piso del foramen magnum [59: 1].
- 6) El elemento epipodial accesorio anterior y su correspondiente faceta en extremo distal del húmero están presentes [109: 2].
- 7) El elemento accesorio anterior en la aleta delantera tiene forma de luna [111: 1].
- 8) La superficie anterior de los elementos craneales de la extremidad anterior es recta o sin muesca [117: 1].
- 9) El miembro anterior incluye la presencia de un dedo accesorio preaxial [118: 1].
- 10) El fémur presenta un proceso ventral bien desarrollado con forma de placa y un proceso dorsal relativamente pequeño [138: 1].

De estas características de la familia Ophthalmosauridae, todos los ejemplares mexicanos presentan el carácter 3; CPC 238 y *P. yacahuitzli* presentan el carácter: 2; *P. yacahuitzli* presenta los caracteres: 7, 8 y 9; finalmente *A. carranzai* presenta los caracteres: 1, 4 y 5. Por otro lado, aunque no hayan sido incluidos en este análisis filogenético, los ictiosaurios del Llano Yosobé presentan los caracteres 2, y 3. Con base en esta observación, es posible concluir que todos los ictiosaurios Jurásicos de México aquí referidos pertenecen a esta familia.

La hipótesis filogenética resultante en este trabajo muestra que la familia Ophthalmosauridae está constituida por dos subfamilias, Ophthalmosaurinae y Platypteriiginae (Figura 15, nodos 8 y 23), las cuales fueron previamente identificadas por otros autores (Fischer et al., 2012; Roberts et al., 2014). En este estudio, la subfamilia Ophthalmosaurinae es monofilética, es soportada por un índice de Bremer de 1 y un índice de Bootstrap menor al 50%, se compone de 8 géneros que son representados por 18 especies (Figura 15, nodo 8). La naturalidad de esta subfamilia es sustentada en una única

sinapomorfía diagnósticas y una sinapomorfía no diagnóstica, las cuales, y continuando con la numeración anterior son:

- 11) El supratemporal y el estribo tienen contacto entre sí [45: 1] (sinapomorfía diagnóstica).
- 12) Los dientes presentan una capa de esmalte entre el límite de la corona y la región acelular [2: 1] (sinapomorfía no diagnóstica).

Entre los ictiosaurios mexicanos aquí referidos, sólo el ejemplar CPC 238 es representante de Ophthalmosaurinae desafortunadamente las características 11 y 12 no son observables en este ejemplar, pero comparte otras características que lo incluyen en un subgrupo de esta subfamilia. El resultado de este estudio muestra una topología basal en peine de esta familia (Figura 15, nodos 8-9), en donde se incluye a *Mollesaurus* como el miembro más basal y grupo hermano del resto de los ophthalmosaurinos, éste es seguido por *Ophthalmosaurus* (incluyendo sus dos especies), y el grupo politómico *Gengasaurus-Arthropterygius*. Aquí, *Mollesaurus* presenta tres apomorfías (continuando con la numeración anterior):

- 13) Porción postorbital del yugal anteroposteriormente ancho [29:1];
- 14) Base de la capa del esmalte poco definida, invisible [2:0];
- 15) Sección transversal de la costilla en la mitad del eje en forma de “L” (quilla prominente) [87:3].

De igual manera, el subgrupo Ophthalmosaurinae menos *Mollesaurus* (= *Ophthalmosaurus* + grupo *Gengasaurus-Arthropterygius*) es un grupo monofilético soportado con un índice de Bremer de 2 y un índice de Bootstrap menor a 50% (Figura 15, nodo 9). Este clado es definido por tres sinapomorfías no diagnósticas.

- 16) El pterigoideo posee el proceso pospalatino [11: 1].
- 14) El cóndilo basioccipital presenta un surco periférico lateral [56: 1].
- 15) El cóndilo basioccipital presenta anchura y altura similares [57: 0].

La naturalidad del género *Ophthalmosaurus* está débilmente soportada con índices de Bremer de 1 y de Bootstrap menor de 50% (Figura 15, nodo 10), y además sus especies comparten 5 sinapomorfías no diagnosticas (continuando con la numeración anterior):

- 16) Crestas apicobasales profundas en la corona dental [1: 0];
- 17) “Ala” lateral del nasal sobre el borde dorsal de la nariz [20:1];
- 18) Proceso anterolateral del supratemporal más largo que el proceso lateral, pero sin contacto parietal anterior [40:1];
- 19) Tamaño del proceso supratemporal del parietal corto [44:0];
- 20) Presencia del proceso descendente del húmero para el intermedio [112:1].

El subgrupo *Gengasaurus-Arthropterygius* está pobremente sustentado por índices de Bremer de 1 y de Bootstrap menor al 50% (Figura 15, nodo 11), y además incluye especies que comparten 4 sinapomorfías no diagnosticas (continuando con la numeración anterior):

- 21) El del proceso premaxilar en vista lateral es largo [13: 0].
- 22) Contacto entre el supratemporal y postorbital [37: 1].
- 23) La aleta anterior tiene un elemento accesorio axial posterior y sostiene un dedo completo [119: 0].
- 24) El ilion presenta una región proximal expandida [135: 0].

Dado lo incompleto y fragmentario del ejemplar CPC 238, en este sólo se pudo observar el rasgo 22 [37: 1]. No obstante, éste ejemplar también presenta rasgos que lo colocan como miembros de clados más derivados dentro del grupo *Gengasaurus-Arthropterygius* (Figura 15, nodo 11). También, por exclusión, se puede señalar que CPC 238 es miembro del grupo *Gengasaurus-Arthropterygius*, porque en éste, no presenta los rasgos que definen a *Mollesaurus* y *Ophthalmosaurus*.

Como ya se mencionó, el grupo *Gengasaurus-Arthropterygius* no es natural porque incluye una politomia formada por *Gengasaurus* y los subgrupos *Leninia-Undorosaurus* y *Keilahuia-Arthropterygius*. *Gengasaurus* se diferencia de los miembros basales de estos subgrupos por presentar una sinapomorfía no diagnosticas:

24) Presencia de un proceso supranarial en el maxilar [8:0].

El subgrupo ophthalmosaurino *Leninia-Undorosaurus* es un clado natural pobremente soportado, con índices de Bremer igual a 1 y de Bootstrap menor al 50% (Figura 15, nodo 12), en donde sus especies comparten sólo un sinapomorfía no diagnóstica (continuando con la numeración anterior):

25) El cóndilo basioccipital exhibe un surco periférico que se extiende tanto lateral como ventralmente [56: 2]

El subgrupo ophthalmosaurino *Keilahuia-Arthropterygius* también es un clado natural pobremente soportado, con índices de Bremer igual a 1 y de Bootstrap menor al 50% (Figura 15, nodo 17). Sus miembros comparten un sólo un sinapomorfía no diagnóstica (continuando con la numeración anterior):

26) Eje estapedial de adultos delgada y grácil en vista posterior [67:1].

Es necesario señalar que, en el ejemplar CPC 238 la condición de los caracteres 25 y 26 son desconocidas mientras que éste ejemplar muestra otro estado del carácter 24. A simple vista, esto excluye la posibilidad de que CPC 238 sea representante de *Gengasaurus* pero deja indefinida su inclusión dentro en *Leninia-Undorosaurus* o *Keilahuia-Arthropterygius*. En la hipótesis resultante en este trabajo, CPC 238 se incluye en el subgrupo ophthalmosaurino *Leninia-Undorosaurus*, el cual está formado por tres clados en un arreglo de peine, con el género *Leninia* en el base seguido por *Undorosaurus* y finalmente por el subgrupo CPC 238+*Acamptonectes*. Entre éstos, *Leninia* es un género monoespecífico que incluye a *Leninia stellans* y es definido por los siguientes 3 sinapomorfías no diagnósticas y 1 sinapomorfía diagnóstica (siguiendo con la numeración anterior):

27) Expansión dorsomedial prefrontal [22:1] (sinapomorfía no diagnóstica);

- 28) El proceso anterior del supratemporal más largo que el proceso lateral alcanzando el parietal anteriormente [40:2](sinapomorfía diagnóstica);
- 29) Cóndilo basioccipital mucho más ancho que alto [57:1] (sinapomorfía no diagnóstica);
- 30) Eje estapedial de adultos en vista posterior delgado y grácil [67:1] (sinapomorfía diagnóstica).

El subgrupo ophthalmosaurino *Undorosaurus* + CPC 238+*Acamptonectes* está apoyado con índices de Bremer igual a 1 y de Bootstrap menor de 50% (Figura 15, nodo 14). Este subgrupo es definido por los siguientes 3 sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

- 31) La región postorbital del cráneo amplia, relativa a la longitud de la órbita [35: 0].
- 32) Los huesos postorbitarios anchos [36: 0].
- 33) En vista lateral el contacto postfrontal-postorbitario es pequeño [38: 0].

Undorosaurus es un género compuesto por tres especies (Figura 15, nodo 15), cuya naturalidad es soportada con índices de Bremer de Bootstrap igual a 1 y menor al 50% respectivamente, y que, además, es definido por los siguientes 2 sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

- 34) Crestas apicobasales profundas en la corona dental [1:0];
- 35) Forma de la raíz cuadrangular en corte transversal en adultos [3:1].

El subgrupo ophthalmosaurino CPC 238+*Acamptonectes* es un clado monoespecífico soportado con índices de Bremer de 1 y de Bootstrap menor de 50% (Figura 15, nodo 13). Este binomio está definido por los siguientes 4 sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

- 36) Hueso nasal con “ala” lateral bien desarrollada, ubicada por encima de la región posterior de la apertura narial externa [20: 1].

- 37) El hocico es anteriormente redondeado [74: 1].
- 38) El hueso esplenial forma participa formando la mayor parte de la sínfisis mandibular [75: 0].
- 39) La sección transversal de la costilla redondeada [87: 0]

En el presente estudio resultó que *Acamptonectes* es un clado monoespecífico que solo incluye a *A. densus* (Figura 15) y es definido por una sinapomorfia no diagnóstica (siguiendo con la numeración anterior):

- 40) Quilla ventral del atlas-axis [78:1].

Finalmente, CPC 238 representa un ophthalosaurido diferente a los otros miembros de la familia por presentar tres sinapomorfias no diagnósticas (Figura 15). Estos son (siguiendo con la numeración anterior):

- 41) La lamela occipital del cuadrado está presente [50:0];
- 42) La línea fusión del atlas axis muestra una sutura prominente [79:0];
- 43) El eje de la escapula tiene forma de varilla [98:1].

De los caracteres anteriores CPC 238 pose los caracteres 31, 32 y 34 dentro del nodo 14, y los caracteres 36, 37, 38 y 39 dentro del nodo 13 que justifiquen su posición en el cladoterminal junto con *Acamptonectes*.

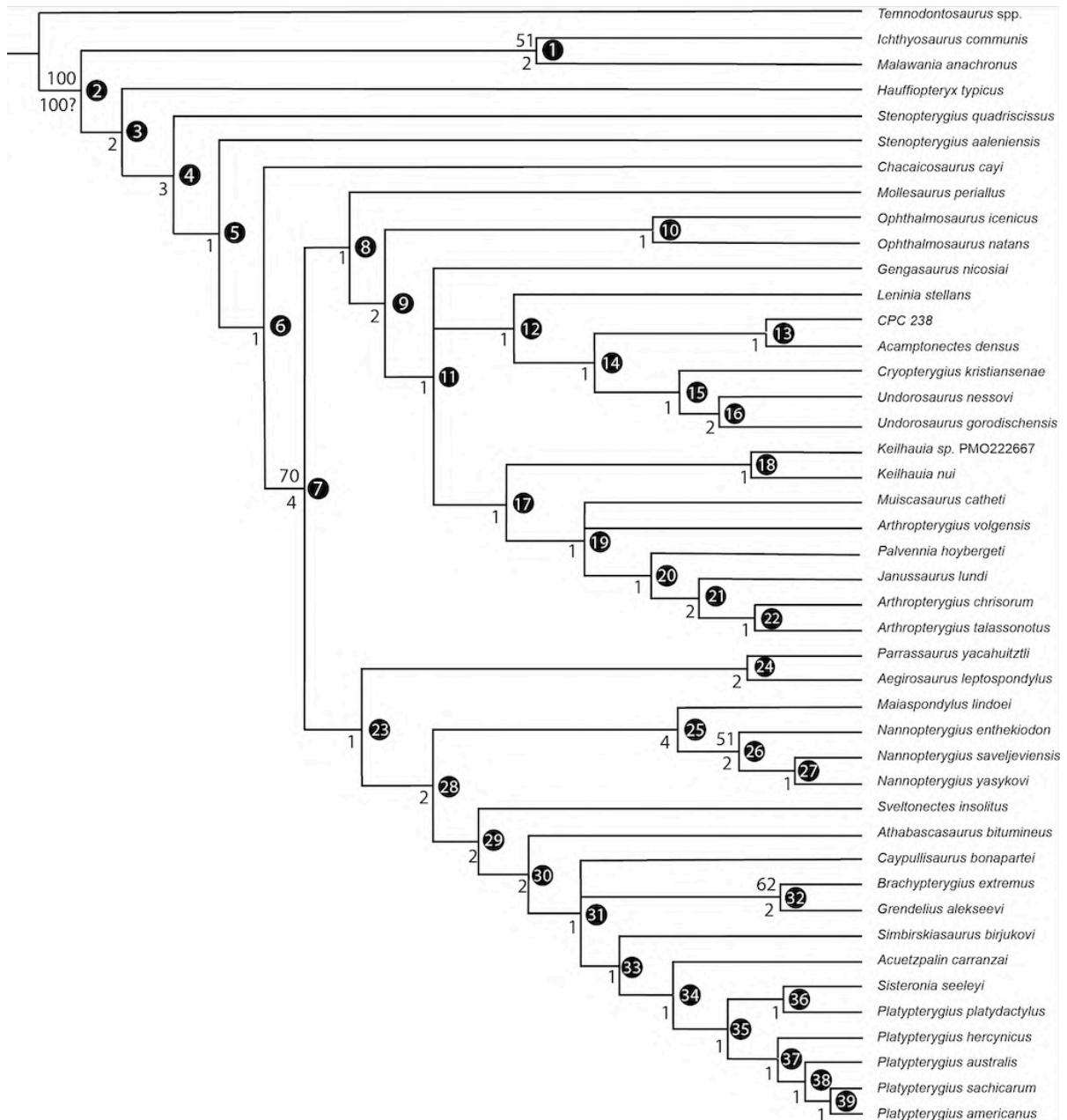


Figure. 15. Consenso estricto de los 4 árboles más parsimoniosos resultantes del análisis filogenético de este trabajo (537 pasos) CI= 0.32 and RI= 0.55. Los números dentro de los círculos negros indican los nodos, los números por encima de los nodos representan el valor de Bootstrap y los números por debajo de los nodos indican el valor de Bremer.

En la hipótesis resultante de este trabajo, la subfamilia Platypterygiinae es un grupo monofilético que incluye 13 género y 19 especies (Figura 15, nodo 23) y además es soportado

con índices de Bremer de 1 y de Bootstrap menor de 50%. La naturalidad de este clado está soportada en cuatro sinapomorfias no diagnosticas (siguiendo con la numeración anterior):

- 47) El borde proximal del intermedio es cóncavo o recto [123: 0]
- 48) El isquion y el pubis están fusionados y sin un agujero entre ellos [131: 2]
- 49) El isquiopubis tiene forma de varilla [132: 1].
- 50) El quinto dígito postaxial está bien desarrollado [145: 1].

La inclusión de *P. yacahuitzli* dentro de Platypterygiinae está justificada porque éste presenta el carácter 47. Por otro lado, Platypterygiinae está formado por dos grupos aquí referidos informalmente como *P. yacahuitzli-Aegirosaurus* y *Maiaspondylus-Platypterygius*. El primero de estos grupos está relativamente bien soportado con un índice de Bremer de 4, pero su índice de Bootstrap es menor al 50%, (Figura 15, nodo 24). Las siguientes cuatro sinapomorfias no diagnosticas son compartidas por los miembros de este grupo (siguiendo con la numeración anterior):

- 51) La presencia de crestas longitudinales conspicuas en el diente de la corona [1: 0].
- 52) La premaxila presenta un proceso supranarial [8: 0].
- 53) El elemento epipodial accesorio anterior situado delante del radio [109: 1].
- 54) El proceso descendente del húmero para el hueso intermedio tiene facetas separadas para articularse con el intermedio, el radio y la ulna [112: 2].

La inclusión de *P. yacahuitzli* dentro del clado *P. yacahuitzli+Aegirosaurus* está justificada porque este fósil de México presenta los cuatro caracteres 51, 52, 53, 54. *P. yacahuitzli* difiere de *Aegirosaurus* en la forma de la narina con dos aberturas [15:2], La presencia del proceso posterior de la superposición nasal postfrontal [34:1], la forma redondeada del dentario [74:1], la ulna es relativamente mayor que el intermedio [122:0]. El resto de Platypterygiinae o *Maiaspondylus-Platypterygius* forman un clado notablemente más diverso, con índices de soporte ligeramente más fuertes (índice de Bremer = 2, Bootstrap menor de 50 %) y definido por seis sinapomorfias no diagnosticas:

- 55) La forma cuadrangular de la raíz de los dientes en corte transversal [3:1].
- 56) La presencia de una expansión dorsomedial del prefrontal [22:1].
- 57) Ensanchamiento anteroposterior de la región pororbital del yugal [29:1].
- 58) Reducida contribución glenoidea de la escápula [96:1].
- 59) La barra transversal de la interclavícula es más larga que la barra central [101:1].
- 60) La extremidad distal del fémur es más pequeña que la proximal en vista dorsal [139:1].

El clado *Maiaspondylus-Platypterygius* está subdividido en dos grupos *Muiscasaurus-Nannopterygius* y *Sveltonectes-Platypterygius*. El primero de estos sólo incluye al género mono específico *Muiscasaurus* como grupo hermano de todas las especies de *Nannopterygius*, es pobremente soportado por índices de Bremer de 1 y Bootstrap menor al 50% (Figura 15, nodo 25) y está definido por cuatro sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

- 61) En los dientes, la base de la capa del esmalte está bien definida [2:1].
- 62) La posición de la faceta costal en el centro anterodorsal confluyente con la cara anterior en al menos un centro [84:0].
- 63) La ulna es mayor al intermedio [122:0].
- 64) La faceta distal del ulnar sólo sostiene un dedo [125:0].

El clado *Sveltonectes a Platypterygius* esta soportado con índices de Bremer igual a 2 y de Bootstrap del 50% (Figura 15, nodo 29); sus miembros comparten cinco sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

- 65) Presencia del proceso posterior de la superposición nasal postfrontal [34:1].
- 66) Foramen para la carótida interna en e tercio posterior de la superficie ventral del basiesfenoides [53:1].
- 67) Poca exposición lateral de la faceta opistóticas y estapedial [63:1].
- 68) Faceta medial coracoideas extremadamente engrosada dorsoventralmente [93:1].

69) Procesos dorsal y ventral del fémur ambos en forma de placa, delimitados desde la cabeza del fémur y extendiéndose hasta la diáfisis media [138:2].

Las relaciones de los miembros más basales del clado *Sveltonectes-Platypterygius* muestran un arreglo en peine; la exclusión de *Sveltonectes* limita el clado o *Athabascasaurus-Platypterygius* que está soportado con índices de Bremer y Bootstrap de a 2 y menor al 50%, respectivamente (Figura 15, nodo 30) y es definido por presentar cinco sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

70) Tamaño grande de la corona del diente en relación con el ancho del basioccipital [6:0].

71) Proceso del maxilar con relación a el premaxilar largos [13:0].

72) Forma de la narina externa alargada [15:0].

73) Ausencia del proceso narialis del prefrontal [21:0].

74) Sutura lagrimal-prefrontal en vista externa fuertemente crenulada [23:0].

La exclusión de *Sveltonectes* y *Athabascasaurus* del clado *Sveltonectes-Platypterygius* define el clado *Caypullisaurus-Platypterygius*, cuya naturalidad es soportada con índices de Bremer y Bootstrap de a 2 y menor al 50% (Figura 15, nodo 31) y por compartir siete sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

75) Las crestas apicobasales de la corona dental son conspicuas [1:0].

76) La base de la capa del esmalte dental está bien definida [2:1].

77) El proceso supranarial del premaxilar está desarrollado [8:0].

78) El proceso supratemporal del parietal es robusto [43:1].

79) El proceso supratemporal del parietal es corto [44:0].

80) La lamela occipital del cuadrado es reducida [50:1].

Las relaciones de los miembros basales del clado *Caypullisaurus-Platypterygius* no están resueltas y forman una politomía que incluye a tres grupos, el género *Caypullisaurus*, el binomio *Grendelius-Brachypterygius* y *Simbirsckiasaurus-Platypterygius*. De éstos, *Caypullisaurus* está definido por los siguientes caracteres (siete sinapomorfías no diagnósticas y 1 sinapomorfía diagnóstica):

- 81) La proyección posterior del maxilar es corto en vista lateral [14:0].
- 82) La ausencia del contacto nasal-postfrontal [19:0].
- 83) La proporción entre la longitud de la región postorbital y la orbita mayor a 1/3 [35:0].
- 84) Sutura pronunciada entre el atlas y el axis [79:0].
- 85) La faceta para el elemento epipodial accesorio anterior tan grande como la faceta para el radio [110:2].
- 86) Presencia de un elemento epipodial accesorio posterior a la ulna [116:1] (sinapomorfía).
- 87) Dos dígitos complementarios postaxiales [119:2].
- 88) Una faceta distal del ulnar [125:0].

El clado de *Grendelius* + *Brachypterygius* está soportado con índices de Bremer y Bootstrap de 2 y 62%, respectivamente (Figura 15, nodo 32). Estos géneros comparten cinco sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

- 89) El proceso descendente del nasal en el borde de las narinas no está desarrollado [17:0].
- 90) La expansión dorsomedial del prefrontal no está desarrollada [22:0].
- 91) El cóndilo basioccipital es mucho más ancho que alto [57:1].
- 92) La faceta epipodial accesorio anterior del húmero es pequeña o ausente [110:0].
- 93) Las facetas del húmero para la articulación con el intermedio, el radio y la ulna están completamente separadas [112:2].

El otro clado *Simbirskisaurus-Platypterygius* está débilmente soportado por índices de Bremer y Bootstrap de 1 y menor al 50% (Figura 15, nodo 33). Este grupo comparte la presencia de dos sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

- 94) El foramen de la narina externa es relativamente complejo porque presenta dos aberturas [15:2].
- 95) El proceso descendente del nasal es robusto y está formando por un pilar del proceso ascendente del maxilar [17:3].

La exclusión de *Simbirskisaurus* del clado *Simbirskisaurus-Platypterygius* define el grupo *Acuetzpalin-Platypterygius* que está soportado con índices de Bremer de 1 y de Bootstrap menor al 50% (Figura 15, nodo 34) comparte sólo una sinapomorfía no diagnóstica (siguiendo con la numeración anterior):

96) La faceta opistótica del basioccipital es elevada [62:1].

Acuetzpalin carranzai es incluido como un miembro de la subfamilia *Platypterygiinae*, y de los clados *Sveltonectes-Platypterygius*, *Athabascasaurus-Platypterygius*, *Caypullisaurus-Platypterygius*, *Simbirskisaurus-Platypterygius* y *Acuetzpalin-Platypterygius* (Figura 15, nodos 29, 30, 31, 33 y 34) por presentar los caracteres 62 y 61 del nodo 29; el 64 del nodo 30; los caracteres 69, 70, 72 y 73 del nodo 31; así como el carácter 83 del nodo 34. A su vez, *Acuetzpalin carranzai* está soportado por cuatro sinapomorfías no diagnósticas y dos autapomorfías que lo hacen único dentro de este clado (siguiendo con la numeración anterior):

97) El foramen parietal está totalmente rodeado por los parietales [30:2] (sinapomorfía).

98) El intermedio separa el radio y la ulna pero no tiene contacto con el húmero [112:1].
(sinapomorfía).

99) La capa del esmalte dental es poco definida [2:0].

100) El foramen para la carótida interna en el basisfenoides está expuesto en la superficie posterior [53:2].

101) La faceta media del coracoides es relativamente delgada [93:0].

102) La clavícula tiene forma de varilla [102:1].

El grupo hermano de *Acuetzpalin carranzai*, *Sisteronia-Platydyctylus* es un grupo bigenérico en el que *Platypterygius* representa un grupo no natural porque *P. platydyctylus* se alía a *Sisteronia seeleyi* mientras que las otras especies *Platypterygius* forman un grupo natural. El clado *Sisteronia-Platydyctylus* está soportado con índices de Bremer y Bootstrap de a 1 y menor al 50% (Figura 15, nodo 35) y comparte dos sinapomorfías no diagnósticas (siguiendo con la numeración anterior):

103) La proporción longitud mediolateral/altura dorsoventral del estribo es menor a 1.3 [68:1].

104) El complejo atlas-axis presenta una quilla ventral [78:1].

Acuetzpalin carranzai es excluido de este último clado porque presenta estados de carácter distintos y alternativos al 90 y 91. En este ictiosaurio mexicano, la proporción de la longitud lateral /altura de su estribo es mayor a 1.3 y el complejo atlas-axis carece de una quilla ventral.

Finalmente, el clado de *Platypterygius* está soportado con índices de Bremer y Bootstrap de a 1 y menor al 50% (Figura 15, nodo 37) y por compartir una sinapomorfía no diagnóstica (siguiendo con la numeración anterior):

105) Extensa contribución glenoidea de la escápula [96:0].

DISCUSIÓN

La diversidad de Ophthalmosauridos en México

La familia Ophthalmosauridae apareció en el Jurásico Medio, entre el límite Aleniano-Bajociano; posteriormente, su diversidad tuvo un aumento significativo durante al final del Jurásico Medio el (Calloviano) que fue seguido de varios eventos de radiación, principalmente al final del Jurásico Superior y principios de Cretácico Inferior (Fischer et al., 2012). Aunque las subfamilias Ophthalmosaurinae y Platypterygiinae debieron separarse en el Jurásico Medio, éstas se diversificaron de manera notable durante el Jurásico Tardío, derivando cada uno en tres grupos monofiléticos que sobrevivieron hasta el Cretácico temprano. En el Valanginiano, en la base del Cretácico Inferior, la diversidad de los platypterygiines se mantuvo mientras que los ophthalmosaurines llegó casi a cero, caída de la cual esta segunda subfamilia logró una leve recuperación antes de extinguirse definitivamente. En un segundo evento de radiación, ocurrido entre el Barremiano y el Aptiano, surgió y se diversificó el grupo más derivado de los platypterygiines, en donde se incluyen las especies de *Sisteronia* y *Platypterygius* (Fischer et al., 2016) (Figura 16).

Los nuevos taxones identificados aquí para el norte de México incrementan nuestro conocimiento sobre la diversidad de los ophthalmosauridos para finales del Jurásico, justo para el momento de mayor diversidad reconocido para la familia. Para el Kimmeridgiano se conocían 5 especies de ophthalmosauridos, tres de ellas ophthalmosaurines, *Ophthalmosaurus icenicus*, *Gengasaurus nicosiai*, y *Arthropterygius chrisorum*, y dos más platypterygiines, *Nannopterygius enthekiodon* y *Brachypterygius extremus* (Figura 16). Con este trabajo, el número de taxones para el Kimmeridgiano aumenta a 7, con *A. carranzai* y el nuevo género representado por el ejemplar CPC 238. Además, cuando se concluya el estudio de los materiales fósiles de el Llano Yosobé, posiblemente este valor incremente a dos taxones más. Mientras que, con *P. yacahuitztl*, la diversidad de ophthalmosauridos para el Tithoniano aumenta a 19 (Figura 16). Estas observaciones son totalmente congruentes con el

hecho de identificar un alto número de nuevos géneros para las localidades mexicanas y en general pico de diversidad que la familia Ophthalmosauridae tuvo para finales del Jurásico (Figura 6B). Esta abundancia de especies para finales del Jurásico puede estar asociada a condiciones ambientales estables y favorables y también a un continuo aumento en el nivel del mar (Jenkyms, 2010; Haq, 2014; Ferraro, 2017) (Figura 16).

El último registro de los ophthalmosauridos es del Cenomaniano (McGowan y Motani, 2003; Maxwell et al., 2016). La extinción de los ophthalmosaurios ha sido un tema controversial. Una hipótesis sugiere que esta extinción fue consecuencia de una dura competencia ecológica entre estos organismos y con otros reptiles marinos macrodepredadores, como los mosasaurios, plesiosaurios, e incluso algunos peces teleósteos de gran tamaño (Kear et al., 2003; Lingham-Soliar, 2003; Schumacher, 2011). Una segunda hipótesis propone que, la reducción de la abundancia y la eventual extinción de los ophthalmosauridos es debido a la ausencia de sus principales presas tales como cefalópodos debido a fases de cambios climáticos y transgresiones marinas globales (Bardet, 1992); sin embargo, posteriormente, Fischer et al. (2016) refutaron estas hipótesis debido a inconsistencias temporales y geográficas. Por un lado, Fischer et al. (2016) señalan que el hecho que otros grupos como mosasaurios aparecieron como formas semiacuáticas hasta el Turoniano medio, representando grupos ya con potencial competitivo mucho tiempo después de la desaparición de los ictiosaurios. Otro caso son los polycotilidos (Plesiosauria) que convivieron con los ictiosaurios desde el Albiano temprano sin representar un grupo competitivo en localidades de Australia. Además, estos últimos autores reinterpretaron la diversidad ecológica que los ophthalmosaurios tenían para el Cretácico, considerándola más alta de lo documentado anteriormente, con formas especializadas en presas de gran tamaño, presas blandas y grupos generalistas. El estudio de Fischer et al., (2016), también revela las bajas tasas evolutivas que los ictiosaurios tenían para este periodo las cuales, asociados a notables perturbaciones en el clima y océano como pérdida de los hielos en los polos, variaciones en los niveles del mar, fuerte eventos anóxicos y cambios drásticos de temperatura durante el límite Cenomaniano-Turoniano pudieron ser las causas de la extinción del grupo. Pero este proceso de extinción pudo haber comenzado antes, con la desaparición de los ophthalmosaurinos, que con los resultados filogenéticos de este trabajo y la calibración de sus rangos estratigráficos se puede situar su desaparición a finales del Aptiano.

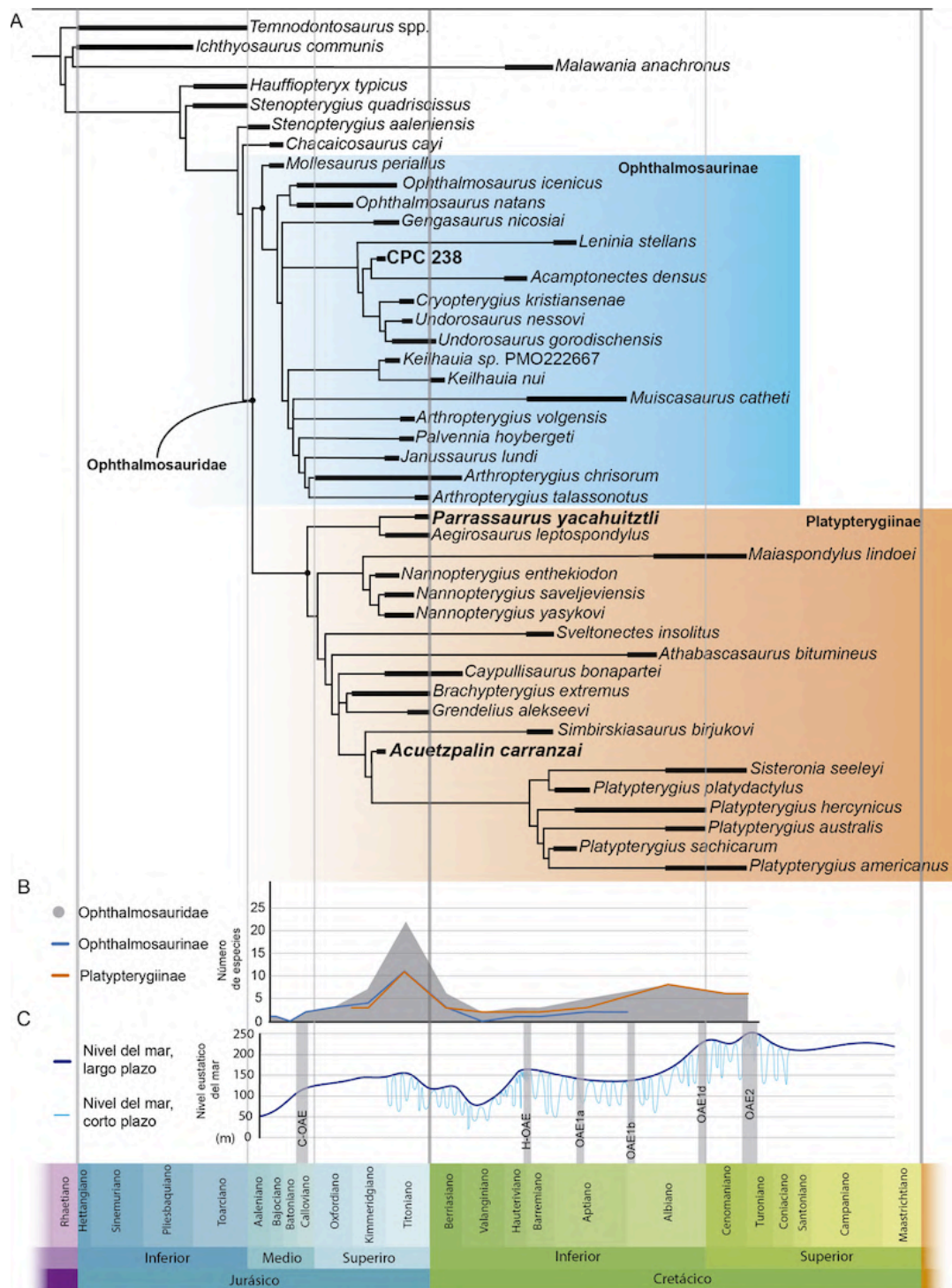


Figura 16. A. cladograma calibrado temporalmente con las relaciones filogenéticas de la Familia Ophthalmosauridae, basado en los resultados del capítulo III. B. Curva de diversidad de la Familia Ophthalmosauridae y de las Subfamilias Ophthalmosaurinae y Platypterygiinae. C. curva de nivel eustático del mar y ocurrencia de los principales eventos oceánicos de anoxia (OAE) (curva de nivel del mar y eventos anoxicos basados en Jenkyns, 2010 y Haq, 2014).

Relaciones filogenéticas de la familia Ophthalmosauridae

Desde 1999 se han publicado importantes contribuciones sobre la morfología y taxonomía de Ophthalmosauridae (Fernández, 1999, 2007, 2014; Maxwell, 2010; Maxwell et al., 2015, 2019; Fisher, 2011, 2012; Drukenmiller, 2014; Roberts, 2014; Paparella, 2016; Zverkov et al., 2015; Zverkov y Efimov, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Delsett et al., 2019, entre otros); sin embargo, las relaciones filogenéticas de esta familia aún son problemáticas. Solo en 2020, se publicaron seis hipótesis filogenéticas diferentes de la familia Ophthalmosauridae (Figura 17). Por un lado, Campos et al., (2020) retomó la matriz de datos previamente construida por Maxwell et al. (2015) y Delsett (2017) para evaluar las relaciones de la especie argentina, *Arthropterygius thalassonotus*. Por otro lado, los datos recogidos por Zverkov y Efimov (2019) fueron actualizados por Zverkov y Grigoriev (2020) y Zverkov y Jacobs (2020) para revisar las relaciones del género *Maiaspondylus* y *Nannopterygius* respectivamente; casi al mismo tiempo, Jacobs y Martill (2020) y Páramo et al., (2020) hicieron lo mismo con *Thalassodraco etchesi* y *Muiscasaurus catheti*, respectivamente. Finalmente, el mismo conjunto de datos de Zverkov y Efimov (2019), ligeramente modificado y enriquecido (para agregar nuevos caracteres y recodificar otros), se empleó en el primer análisis de este trabajo y evaluar la posición filogenética de *Acuetzpalin carranzai* (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020). A pesar de estos logros, la obtención de una filogenia integral de esta familia aún sigue representado un reto, que será resuelto tras la revisión de algunas contradicciones de fondo entre estas hipótesis de 2020. Algunas de las más importantes de estas contradicciones son:

- 1) Todas estas filogenias tienen soportes débiles (Tabla 3) (en el mejor de los casos el IC es 0.4 (Campos et al, 2020) y los valores de soporte de Bremer de las ramas de estas filogenias son comúnmente 1).
- 2) Ninguno de estos trabajos de 2020 incluye todas las especies de ophthalmosauridos nominales válidas, que son cerca de 45; en el mejor de los casos, sólo se consideran 39.

- 3) Hay especies poco documentadas porque sus especímenes son en extremo escasos o están mal conservados (por ejemplo, *Keihauia nui*, *Maiaspondylus lindoei*, *Sisteronia seelyi*, *Grandelius mordax*, *G. pseudoscythicus* y *G. zhuralevi*).
- 4) La determinación taxonómica de algunos fósiles ophthalmosauridos es controversial [por ejemplo, *Palvennia hoybergeti*, considerada como parte de *Arthropterygius* por Zverkovt y Prilepskaya (2019), es colocada en su propio género por Delsett et al (2019). *Cryptopterygius kristiansenae*, considerado sinónimo de *Undorosaurus gorodischensense* por Zverkovt y Efemov (2019), es reconocidos como una especie diferente por Delsett et al (2019). Aquellos huesos de la serie tipo de *Brachypterygius extremus*, reconocidos como *Grandelius mordax* por diferentes autores (Zverkov et al 2015, Zverkov y Grigoriev 2020, Zverkov y Jacobs 2020, y Jacobs y Martill 2020), son mantenidos dentro de la especie original basados en Moon y Kirton (2018)].
- 5) Aunque parte de estas hipótesis están basan en datos de Zverkov y Efimov (2019); algunos de sus caracteres han sido modificados y utilizados sólo parcialmente en tales hipótesis (p. ej., las características del proceso basipterigoideo del hueso basiesfenoides descritas como caracteres 38 y 39 por Zverkov y Grigoriev (2019), fueron incluidas en un solo Caracter (37) en Barrientos-Lara y Alvarado Ortega, 2020. En otro caso, Zverkov y Jacobs (2020) y Zverkov y Grigorev (2020) reconocieron dos estados en su Caracter 13, en el que definen las diferencias del proceso nasal ascendente; este rasgo es definido por tres estados por otros autores (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020; Campos et a., 2020).

La última reconstrucción filogenética descrita en esta tesis (Figura 15); representa un esfuerzo por resolver estos problemas, principalmente los señalados como 2 y el 5, al conciliar la información de las últimas matrices de datos publicadas y utilizar la mayor cantidad de taxones posibles. Los avances logrados en la reconstrucción filogenética presentada aquí se pueden enunciar de la siguiente manera: 1) además de considerar por primera vez en un análisis filogenético a ejemplares mexicanos, en comparación, se consideró un mayor número de taxones que en análisis previos como los de Campos et al., 2020 o Paramo et al., 2020; 2) en este trabajo se hizo una mejor reinterpretación de algunos caracteres que se están usando en las matrices de dato derivadas del trabajo de Zverkov y

Efimov (2019) (las reinterpretaciones fueron mencionadas en el punto 5 de la lista de problemas); 3) Por otro lado, en la matriz de datos presentada en esta tesis se proponen dos características nuevas, la proporción del alto del hocico (Carácter 7) y la presencia de un surco profundo en las costillas dorsales (carácter 8). Mientras que, en este trabajo también se modificaron algunos caracteres ya usados en otras matrices como son: en el carácter 6: los valores que definen sus estados de carácter respecto a la proporción entre los tamaños de los dientes y el largo del cráneo, se interpretaron en este trabajo como largos con un valor mayor a 2 y pequeño menor a 2, esto representa de mejor manera la variación de este rasgo entre los ophthalmosaurios; También el carácter 40, el cual describe el procesos medial del supratemporal, en este trabajo fue dividido en tres estados: el primero como corto con respecto al procesos lateral, el segundo como medio cuando representa el mismo tamaño con respecto al procesos lateral y finalmente un estado de carácter llamado largo cuando el procesos sobrepasa al procesos lateral; finalmente, el carácter 87 referente a la forma de las costillas en corte transversal en este trabajo se le adiciono un nuevo estado de carácter el cual consiste en forma de “L” considerando las observaciones de este patrón en *Mollesaurus perialus*. Los demás puntos respecto a los problemas con los análisis filogenéticos de los ophthalmosaurios requieren un mayor esfuerzo de colecta y la revisión minuciosa de materiales de colección, sobre todo de los taxa con identidad taxonómica conflictiva. Estas tareas van más allá del alcance de esta tesis y en medida de lo posible serán atendidas en el futuro por el autor de esta tesis.

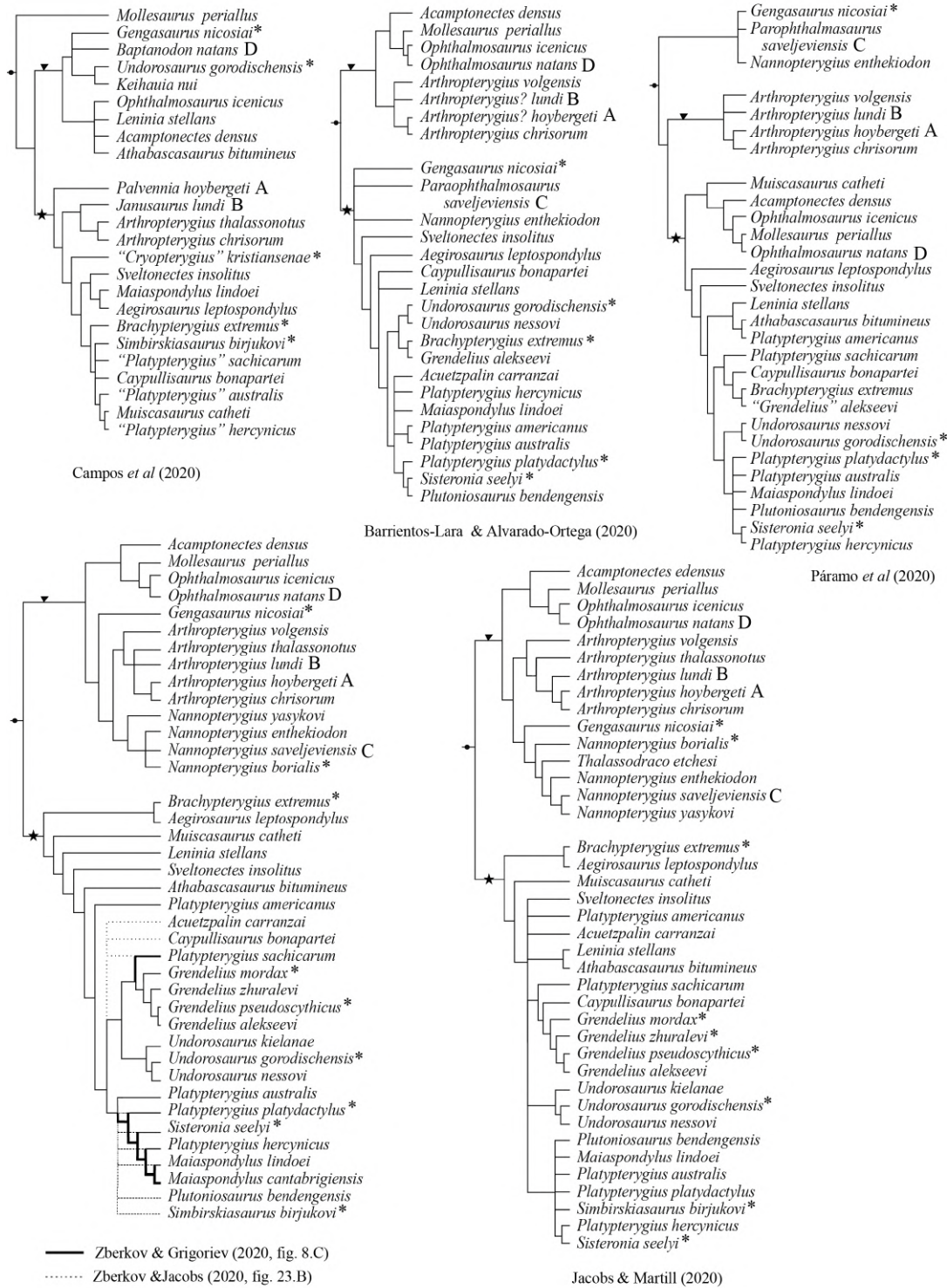


Figura 17. Resultados que presentan hipótesis de las relaciones filogenéticas de la familia Ophthalmosauridae de los trabajos más recientes. Con letras se señala los taxones con distintas interpretaciones taxonómicas. El * señala los taxones representados por un espécimen muy fragmentado.

Triangulo: Ophthalmosaurinae; estrella: Platypterygiinae.

Tabla 3. Comparación de los índices de consistencia y retención de los últimos trabajos incluido este.

Trabajo	IC	IR
Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020	0.39	0.66
Campos et al., 2020	0.39	0.65
Zverkov y Jacobs, 2020	0.40	0.58
Zverkov y Grigoriev, 2020	0.36	0.67
Páramo et al., 2020	0.39	0.64
Este trabajo	0.33	0.56

Consideraciones sobre las relaciones biogeográficas de los Ophthalmosauridae

La fragmentación del supercontinente Pangea durante el Triásico-Jurásico llevó a la formación de numerosos cuerpos de agua que ocuparon los espacios creados por la separación de las masas continentales; dando paso así, a nuevas interconexiones oceánicas. El más prominente de estos cuerpos de agua fue el Mar de Tetis, un antiguo mar ubicado en el extremo más occidental de Pangea que al iniciarse la separación latitudinal de este supercontinente, se abrió paso entre los subcontinentes de Laurasia al norte y Gondwana al sur. En su evolución el Mar de Tetis se expandió del Este (entre Europa y África) hacia el Oeste (entre Norteamérica y Sudamérica), hasta encontrarse con el Paleo-Pacífico. En la última etapa en la apertura del Mar de Tetis (Sinemuriano, Jurásico Temprano), tuvo origen el Mar del Caribe y el Golfo de México, el dominio del Mar de Tetis en América se conoce como el Corredor Hispano o Corredor Caribeño (Poyato-Ariza y Martín-Abad, 2016; Damborenea, 2017).

Durante el Sinemuriano, el Corredor Hispano dio paso a la convergencia entre el Mar de Tetis y el Paleo-Pacífico, permitiendo la dispersión de faunas bentónicas (principalmente bivalvos) entre los dominios a los extremos de este mar, entre Europa-Africa y América (Damborenea et al., 2013; Damborenea, 2017). Tras la colonización de estas primeras faunas bentónicas a lo largo del corredor hispánico, durante el Pliensbachiano-Toarciario (Jurásico Temprano) ocurrió la dispersión de faunas nectónicas y posteriormente, durante el Oxfordiano (Jurásico Tardío), estas faunas fueron seguidas por numerosas especies pelágicas

de peces, talattosuquios, plesiosaurios e ictiosaurios (Westermann, 1993; Poyato-Ariza y Martín-Abad, 2016; Damborenea, 2017).

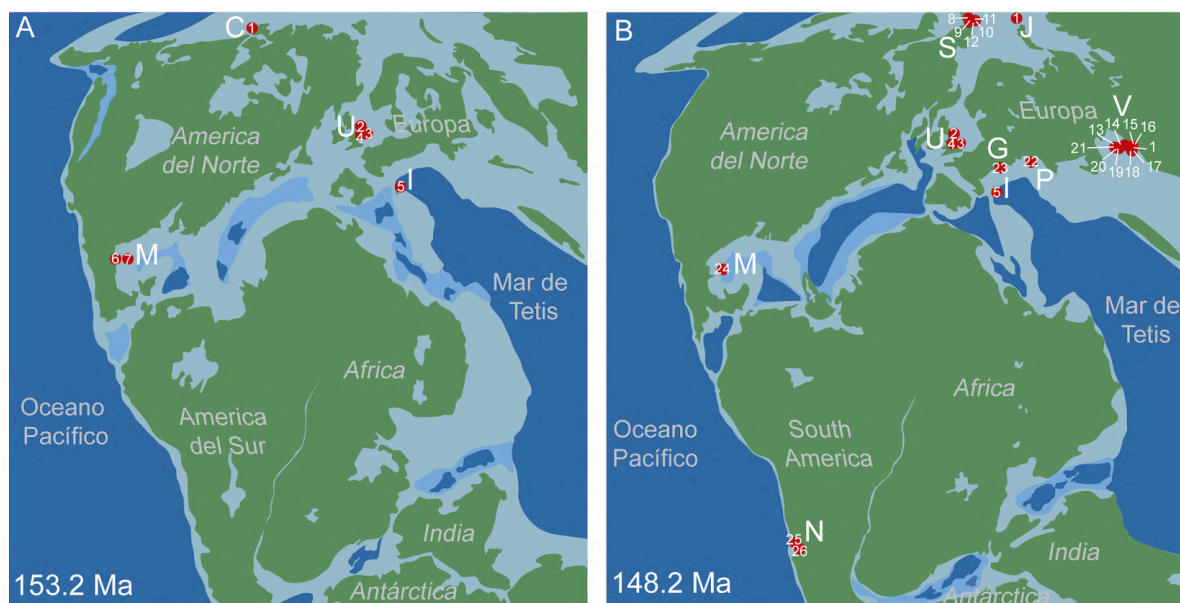


Figura 18. Distribución geográfica de los ophthalmosaurios en: A, Kimmeridgiano; y B, Thitoniano. Abreviaturas: C, Canadá, Melville Island, Northwest Territories, Fm. Ringnes 1, *Arthropterygius chisorum*; G, Alemania, Bavaria, Fm. Solnhofen 23 *Aegirosaurus leptospondylus*; I, Italia, Genga, Ancona, Marche, Fm. Calcarei a Saccocomma ed Aptici 5 *Gengasaurus nicosiai*; J, Franz-Joseph Land, Rusia, Fm. Hofer 1, *Arthropterygius chisorum*; M, México, Cuencamé, Durango, y Saltillo, Coahuila, Fm. La Casita 6, *Acuetzpalin carranzai*, 7, CPC 238, y Saltillo, Coahuila, Fm. La Caja 24 *Parrasaurus yacahutzli*; N, Cuenca Neuquén, Neuquén, Argentina, Fm. Vaca Muerta 25, *Caypullisaurus bonapartei*, 26, *Arthropterygius thalassonotus*; P, Polonia, Owadów-Brzezinki quarry, Fm. Kcynia 22, *Undorosaurus (cryopterygius) kielabea*; S, Svalbard, centro de Spitsbergen, Fm. Agardh Fjellet 8, *Cryopterygius kristiansenae*, 9, *Palvennia hoybergeti*, 10, *Janussaurus lundi*, 11, *Keilhauia* sp. 12, *Nannoptygius borealis*; Reino Unido, sureste de Inglaterra, fm. Kimmeridgian y Fm. Clay Portland Stone 2, *Ophthalmosaurus icenicus*, 3, *Brachypterygius extremus*, 4, *Nannoptygius enthekiodon*, V, Región de Volga, Fm. Promza 1, *Arthropterygius chisorum*, 13, *Arthropterygius volgensis*, 14, *Grendelius alekseevi*, 15, *Grendelius pseudoscythicus*, 16, *Grendelius zhuravlevi*, 17, *Nannoptygius saveljeviensis*, 18, *Nannoptygius yasykovi*, 19, *Undorosaurus gorodichensis*, 20, *Undorosaurus trautscholdi*, 21, *Undorosaurus nessovi*.

Otros dos corredores importantes para la dispersión de las faunas marinas jurásicas fueron el Canal de Mozambique y el Corredor Vikingo. Durante el Caloviano, el Canal de Mozambique se originó tras la separación de África y la Antártida, convirtiéndose en una conexión que bordeaba el margen Este de África y unía el extremo Este del Mar de Tetis y

el sur del Paleo-pacífico en la región más austral de Sudamérica (Heinza, 1996; Alberti et al., 2012; Damborenea, 2017). En cambio, durante el Pliensbachiano-Toarciense, el Corredor Vikingo se formó entre el archipiélago europeo y el margen este de Groenlandia y Norte de Canadá, lo que permitió que a través de esta ruta al norte del planeta se conectaran el extremo Este del Mar de Tetis, el mar Boreal, y el Océano Paleo-Pacífico (Westermann, 1993).

El cladograma de áreas aquí generado no muestra un patrón biogeográfico claro (Figura 15). Esta representación de la distribución geográfica de los ophthalmosauridos sugiere dos cosas; por un lado, puede interpretarse que estos organismos pelágicos y poderosos nadadores fueron capaces de moverse con libertad a través de los mares de todo el planeta; o bien; que el registro fósil de estos reptiles marinos es tan incompleto que aún no es posible obtener un patrón biogeográfico claro (Figuras 18, 19). La apertura de los corredores Hispano y Vikingo está claramente vinculada con el primer pulso de radiación de Ophthalmosauridae, lo que permite la dispersión de los grupos recién evolucionados de e norte del Tetis en sus áreas geográficas circundantes, y viceversa (Figura. 19).

La re-descripción del espécimen CPC 238 en este trabajo, como nuevo miembro de la familia Ophthalmosauridae y de los ejemplares que representa a *Acuetzpalin carranzai* y a *Parrasaurus yacahuitzli* para el Mar de Tetis occidental, norte de México (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2021) apunta a una marcada endemidad de las especies de ophthalmosauridos presente en esta región, apoyando una noción ya existente de endemismo fuerte en el norte de México reportado para otros taxones marinos jurásicos como amonitas y bivalvos (Figura 18). El endemismo manifiesto en esta región se ha atribuido a una inestabilidad en los atributos geológicos y ambientales de las cuencas oceánicas presentes en el norte de México a lo largo del Jurásico (i. e. la aparición de barreras geológicas submarinas, variaciones tanto en el nivel del mar como en la temperatura) que aisló sus aguas marinas y a la faunas asociadas (Olóriz, 1992; Oloriz et al., 1997; Villaseñor et al., 2000, 2012; Goldhammer y Johnston, 2001; Zell et al., 2014; López-Caballero et al., 2018). Para tener una visión más completa de la diversificación y los patrones biogeográficos de los ophthalmosauridos en el Mar de Tetis Occidental, aún se requiere contar con un registro más completo de esto organismos en zonas próximas, como el sur México, Colombia y Cuba, así como sitios del Jurásico Tardío en la región al norte.

CONCLUSIONES

Conclusiones generales del trabajo

Antes de este trabajo, la diversidad taxonómica de los ophthalmosaurios mexicanos era poco conocida. Aquí, se identificaron, describieron y nombraron tres géneros nuevos de ophthalmosaurios de este país y se prepararon parcialmente ejemplares de otros dos posibles taxa cuya descripción aún está pendiente.

1. *Acuetzpalin carranzai*, basado en el ejemplar IGM 9519, colectado en estratos de la Formación La Casita de edad Kimmeridgiana en las cercanías del poblado de Cuencamé, Durango, es un miembro derivado de la subfamilia Platypteriginae que se diferencia por poseer una combinación única de caracteres no exclusivos y una característica exclusiva dentro de la familia Ophthalmosauridae, su fosa pituitaria esta bordeada únicamente por los huesos parietales.
2. *Parrassaurus yacahuitzli*, nominado a partir del ejemplar CPC 307, previamente reconocido como Ophthalmosauridae indeterminado (Buchy y López-Oliva, 2009; Frey y Stinnesbeck, 2014) y que fue encontrado en una localidad de edad Tithoniana de la Formación La Caja en el Rancho el Sombrero en la Sierra de Parras, Coahuila. Este es un miembro basal de la subfamilia Platypteriginae que se caracteriza por poseer una apertura nasal subdividida únicamente por el proceso ascendente del maxilar, la elongación anteroposterior del lacrimal y la alargada sutura entre el lacrimal y el prefrontal permiten identificar a este ejemplar como un nuevo género y especie de la Familia Ophthalmosauridae.
3. La redescrición del ejemplar CPC 238, proveniente de depósitos del Kimmeridgiano de la Formación La Casita, en las cercanías de Saltillo Coahuila, que inicialmente fue identificado como un *Ophthalmosaurus* sp. cf. *O. icenicus* (Buchy, 2009) permite identificar rasgos únicos morfológica y filogenéticamente significativos que soportan su inclusión en un nuevo género y especie. Estos rasgos incluyen la porción posterior del lacrimal separa al nasal y al prefrontal, el contacto extensivo entre el lacrimal y el nasal,

el frontal en forma de “L” y la presencia de un hueso postorbital con forma de luna creciente y de tamaño inusualmente grande.

4. Finalmente, una revisión parcial de los ejemplares de ictiosaurios recuperados en los estratos del Kimeridgiano de la Formación Sabinal expuestos en el Llano Yosobe, cerca de Tlaxiaco, Oaxaca, permite confirmar su pertenecía a la familia Ophthalmosauridae y posiblemente representen nuevos taxones distintos a lo reconocidos en esta tesis para otras regiones de México.

Los estudios osteológicos y filogenéticos revelan que los ophthalmosaurios Jurásicos de México constituyen una asociación única que revela un endemismo aparente. Esta elevada diversidad mexicana de ophthalmosauridos del Jurásico Tardío es parte y confirma el evento de diversificación de esta familia observada a nivel global. Los ophthalmosaurios de México incrementa la diversidad global conocida de estos organismos para el Kimmeridgiano y Thitoniano, en el primer caso la diversidad suma 7 especies y en el segundo caso, se llega hasta 19 especies.

El último análisis filogenético presentado en este trabajo de tesis representa un avance en el estudio de los Ophthalmosauridos porque representa el estudio más completo, al integrar la mayor cantidad de datos publicados hasta inicios del 2020, los cuales están concentrados en una base de datos compuesta de 144 caracteres y 44 taxa. Además de, contribuir a la solución de algunas de las inconsistencias (principalmente taxonómicas) presentes entre los estudios previos (Figura 23). Los resultados filogenéticos obtenidos en esta tesis confirman la posición de *Acuetzpalin carranzai* y *Parrassaurus yacahuitzli* como miembros de la subfamilia platypterygiinae mientras que también soportan la inclusión del ejemplar CPC 238 como miembro de la subfamilia Ophthalmosaurinae.

El cladograma de áreas generado a partir de la hipótesis filogenética de los ophthalmosauridos obtenida en este trabajo (Figura 24), demuestra que, las subfamilias de este grupo se distribuyeron ampliamente sin seguir un patrón claro o segregación espacial de estos grupos a lo largo del Jurásico. Es necesario llevar a cabo estudios más detallados para establecer con mayor precisión los posibles escenarios biogeográficos que tuvieron los últimos linajes de ictiosaurios para el Jurásico-Cretácico. Los géneros y especies descritos en este trabajo sugieren la presencia de un marcado endemismo aparente de los

ophthalmosaurios en la región occidental del Mar de Tetis; sin embargo, esta observación podría ser artefacto del elevado sesgo del registro fósil de estos organismos que podrá ser resuelto toda vez que se lleven a cabo descubrimientos, colectas y estudios adicionales de este grupo en México y toda la región del Caribe involucrada con la apertura y evolución del Corredor Hispano.

Finalmente, es posible concluir que todos y cada uno de los objetivos planteados en esta tesis han sido resueltos satisfactoriamente. En estas páginas se contiene una descripción osteológica detallada de la mayor parte de los ophthalmosaurios hasta ahora conservados en las distintas colecciones científicas de México. Dicha información morfológica recopilada en este trabajo ha sido analizada bajo criterios taxonómicos modernos, ha sido objeto de un ejercicio comparativo de anatomía riguroso y a demás está incorporado en un análisis filogenético integral; los resultados de estos procedimientos coinciden y soportan la creación de nuevos géneros y especies para México. Los fósiles de Ophthalmosaurios del Jurásico en México forman una asociación única.

Referencias

- Alberti, M., Fürsich, F.T. y Pandey, D. 2012. The Oxfordian stable isotope record ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) of belemnites, brachiopods, and oysters from the Kachchh Basin (western India) and its potential for palaeoecologic, palaeoclimatic, and palaeogeographic reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 344–345: 49–68.
- Alvarado-Ortega, J., Barrientos-Lara, J.I., Espinosa-Arrubarrena, L., Melgarejo-Damilay, Ian, M.P., 2014, Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca State, southern Mexico: *Palaeontologia Electronica*, 17(2.24A), 1-25.
- Bardet, N., Falconnet J., Fischer V., Houssaye A., Jouve S., Pereda Suberbiola X., Pérez-García A., Rage J.-C., Vincent P., 2014. Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Research* 26, 869-887.
- Appleby, R. M. 1956. The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 126(3):403–448 DOI 10.1111/j.1096-3642.1956.tb00447.x.
- Appleby, R. M. 1979. The affinities of Liassic and later ichthyosaurs. *Palaeontology* 22:921-946.
- Arkhangelsky, M. S. 1997. On a new ichthyosaurian genus from the Lower Volgian substage of the Saratov, Volga Region. *Paleontological Journal*, 31, 87–90.
- Arkhangelsky MS. 1998a. On the ichthyosaurian fossils from the Volgian stage of the Saratov Region. *Paleontological Journal* 32:192–196.
- Arkhangelsky MS. 1998b. On the ichthyosaurian genus *Platypterygius*. *Paleontological Journal* 32: 611– 615.
- Arkhangelsky, M. S. 2001. On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian Stage of the Volga Region near Ulyanovsk. *Paleontological Journal*, 35, 629–634.
- Arkhangelsky, M.S., and Zverkov, N.G. 2014. On a new ichthyosaur of the genus *Undorosaurus*. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 318: 187-196.
- Arratia, G., R. A. Scasso, and W. Kiessling. 2004. Late Jurassic fishes from Longing Gap, Antarctic Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:41–55.

- Barrientos-Lara J.I., y Alvarado-Ortega, J., 2020. *Acuetzpalin carranzai* gen et sp. nov. A new ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico. *Journal of south American Earth Sciences*, 98102456.
- Barrientos-Lara J.I., y Alvarado-Ortega, J., 2021. A new Tithonian ophthalmosaurid ichthyosaur from Coahuila in northeastern Mexico. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, DOI: 10.1080/03115518.2021.1922755
- Boulenger, G.A. 1904. On new species of ichthyosaur from Bath. *Proceedings of the Zoological Society of London 1904-1*: 424– 426.
- Bardet, N., (1992). Stratigraphic evidence for the extinction of the ichthyosaurs. *Terran Nova* 4, 649–656
- 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.
- Blakey, R., 2008. Gondwana paleogeography from assembly to breakup — A 500 m.y. odyssey. In: Fielding, C.R., Frank, T.D., Isbell, J.L. (Eds.), *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space*. Geological Society of America Special Paper, 441, pp. 1–28.
- Broili F. 1907. Ein neuer Ichthyosaurus aus der norddeutschen Kreide. *Palaeontographica* 54: 139–162.
- Buchy, M.-C., Frey, E., Stinnesbeck, W., and López Oliva, J.G. 2006. An annotated catalogue of the Upper Jurassic (Kimmeridgian and Tithonian) marine reptiles in the collections of the Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias de la Tierra, Linares, Mexico: *Oryctos*, 6: 1-18
- Buchy, M.C., 2007. Mesozoic Marine Reptiles from North-East Mexico: Description, Systematics, Assemblages and Palaeobiogeography. (Tesis doctoral no publicada). University of Karlsruhe, Germany, pp. 98.
- Buchy, M.-C., 2010. First record of *Ophthalmosaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Tithonian (Upper Jurassic) of Mexico. *J. Paleontol.* 84, 149–155.
- Buchy, M.C., Lopez Oliva, J.G., 2009. Occurrence of a second ichthyosaur genus (Reptilia; Ichthyosauria) in the Late Jurassic Gulf of Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 61, 233–238.

- Callaway, J.M. 1989. Systematics, phylogeny, and ancestry of Triassic ichthyosaurs. Ph.D. dissertation, University of Rochester, Rochester, 204 pp.
- Carter J. 1846. Notice of the jaws of an Ichthyosaurus from the chalk in the neighbourhood of Cambridge. Reports of the British Association for the Advancement of Science 1845: 60.
- Campos, L., Fernández, M.S., and Herrera, Y., 2020. A new ichthyosaur from the Late Jurassic of north-west Patagonia (Argentina) and its significance for the evolution of the narial complex of the ophthalmosaurids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 188: 180–201.
- Cheng J., Da-Yong J., Motani R., Rieppel O., Wei- Cheng Hao, Zuo-Yu Sun 2016. Phylogeny of the Ichthyopterygia incorporating recent discoveries from South China, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36:1, e1025956.
- Damborenea, S.E., Echevarría, J. y Ros-Franch, S. 2013. Southern hemisphere palaeobiogeography of Triassic-Jurassic marine bivalves. *SpringerBriefs in Earth System Sciences* 8: 139 p
- Damborenea, S., 2017. Revisión de los biocoremas marinos globales del Jurásico según la distribución de los moluscos bivalvos. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 17 (2): 31-49.
- Delsett, L. L., Roberts, A. J., Druckenmiller, P. S. y Hurum, J. H. 2017. A new ophthalmosaurid (Ichthyosauria) from Svalbard, Norway, and evolution of the ichthyopterygian pelvic girdle. *PLoS ONE*, 12(1), e0169971. doi:10.1371/journal.pone.0169971
- Delsett, L. L., Roberts, A. J., Druckenmiller, P.S., and Hurum, J.H. 2019. Osteology and phylogeny of Late Jurassic ichthyosaurs from the Slottsmøya Member Lagerstätte (Spitsbergen, Svalbard). *Acta Palaeontologica Polonica*, 64: 717–743.
- Druckenmiller, P.S., and Maxwell, E.E. 2010. A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur genus from the Clearwater Formation, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 47: 1037–1053.
- Druckenmiller, P. S. Hurum, J.H. Knutsen, E.M. and Nakrem, H.A. 2012. Two new ophthalmosaurids (Reptilia: Ichthyosauria) from the Agardhfjellet Formation (Upper

- Jurassic: Volgian/Tithonian), Svalbard, Norway. *Norwegian Journal of Geology*, 92: 311–339.
- Druckenmiller, P.S., Maxwell, E.E. 2014. A Middle Jurassic (Bajocian) ophthalmosaurid (Reptilia, Ichthyosauria) from the Tuxedni Formation, Alaska and the early diversification of the clade. *Geological Magazine*. 151: 41–48.
- Efimov, V. M. 1997. A new genus of ichthyosaurs from the Late Cretaceous of the Ulyanovsk Volga Region. *Paleontological Journal*, 31, 422–426.
- Efimov VM. 1998. An ichthyosaur, *Otschevia pseudoscythica* gen. et sp. nov. from the Upper Jurassic strata of the Ulyanovsk region. *Paleontological Journal* 32(2):187–191.
- Efimov, V. M. 1999a. Ichthyosaurs of a new genus *Yasykovia* from the Upper Jurassic strata of European Russia. *Paleontological Journal*, 33, 92–100.
- Efimov, V. M. 1999b. A new family of ichthyosaurs, the *Undorosauridae* fam. nov. from the Volgian stage of the European part of Russia. *Paleontological Journal*, 33, 174–181.
- Fernández, M.S. 1997a. A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin (Argentina). *Journal of Paleontology* 71: 479–484.
- Fernández, M.S. 1997b. On the Paleogeographic distribution of Callovian and Late Jurassic Ichthyosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(4): 752-754.
- Fernández M. S., 2007. Redescription and phylogenetic position of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). *Journal of Paleontology*. 81, 2: 368-375.
- Fernández, M.S. 1999. A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (early Bajocian), Neuquén basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 73: 677–681.
- Fernández M.F. e Iturralde-Vinet. 2000. An Oxfordian Ichthyosauria (reptilia) from viñales, Western Cuba: Paleobiogeographic Significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 20(1): 191-193.
- Fernández, M.S., and Talevi, M. 2014. Ophthalmosaurian (Ichthyosauria) records from the Aalenian–Bajocian of Patagonia (Argentina): an overview. *Geological Magazine* 151: 49–59.

- Fernández, M. S., Campos L. 2015. Ophthalmosaurids (Ichthyosauria: Thunnosauria): alpha taxonomy, clades and names. Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*. 15: 20-30.
- Ferrero S. 2017. Oceanic Anoxic Event (OAE) 1b (late Aptian-early Albian): evolutionary, palaeocological, palaeoceanographic and palaeoclimatic implications. *Univesità Degli Studi Di Urbino Carlo Bo, Urbino Italia*. ppt. 144. (Tesis doctoral no publicada)
- Fischer V., 2016. Taxonomy of *Platypterygius campylodon* and the diversity of the last ichthyosaurs. *PeerJ*, 4:e2604; DOI 10.7717/peerj.2604.
- Fischer, V., Masure, E., Arkhangel'sky, M.S., and Godefroit, P. 2011. A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1010–1025.
- Fischer V., Maisch M.W., Naish D., Kosma R., Liston J., Joger U., Krüger F.J., Fritz J., Pardo Pérez J., Tainsh J. Appleby R. 2012. New Ophthalmosaurid Ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary. *PLoS ONE*, 71
- Fischer, V., Appleby, R.M., Naish, D., Liston, J., Riding, J.B., Brindley, S., Godefroit, P., 2013. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters* 9.
- Fischer, V. Bardet, N. Guimar, M. and Godefroit, P. 2014a. High diversity in Cretaceous ichthyosaurus from Europe prior to their extinction. *PLoS ONE*, 9: e84709.
- Fischer, V. Arkhangel'sky, M.S. Uspensky, G.N. Stenshin, I.M. and Godefroit, P. 2014b. A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae. *Geological Magazine*, 151, 1: 60–70.
- Fischer, V. Arkhangel'sky, M. S. Naish, D. Stenshin, I. M. Uspensky, G. N. and Godefroit, P. 2014c. *Simbirskiasaurus* and *Pervushovisaurus* reassessed: implications for the taxonomy and cranial osteology of Cretaceous platypterygiine ichthyosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171: 822-841.
- Fischer V., Bardet N., Benson R. B.J., Arkhangel'sky M. S., Friedman M., 2016. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nature communications*, 710825.

- Goldhammer, R.K., Johnson, C.A., 2001. Middle Jurassic–Upper Cretaceous paleogeographic evolution and sequence stratigraphic framework of the Northwest Gulf of Mexico Rim. In: Bartolini, C., Buffler, R.T., Cantú-Chapa, A. (Eds.), *The Western Gulf of Mexico Basin: Tectonics, Sedimentary Basins, and Petroleum Systems*, The American Association of Petroleum Geologists Memoir, 75(3), pp. 45–81.
- Goloboff F. y Catalano S., 2016. TNT, version 1.5, with a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32, 221–238.
- Haq, B.U., 2014. Cretaceous eustasy revisited. *Glob. Planet. Chang.* 113, 44–58.
- Heinze, M. 1996. Paläobiogeographie jurassischer Muschelfaunen: Beziehungen zwischen Süd- und Nordrand der Tethys. *Paläontologische Zeitschrift* 70: 97–128.
- Hallam, A. (2001). A review of the broad pattern of Jurassic sea-level changes and their possible causes in the light of current knowledge. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 167(1-2): 23–37.
- Huene F. von 1927. Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, B 1927: 22–29.
- Huene, F. von 1956. 1956. *Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden*: Gustav Fischer Verlag, Jena, 716 pp.
- Hulke, J.W. 1871. Note on an Ichthyosaurus (*I. enthekiodon*) from Kimmeridge Bay, Dorset. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 27, 440–441.
- Iturralde-Vinent, M. A. 2003. The conflicting paleontologic versus stratigraphic record of the formation of the Caribbean Seaway; pp. 75–88 in C. R. Bartolini, B. J. Buffler, and J. F. Blickwede (eds.), *The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon Habitats, Basin Formation, and Plate Tectonics*.
- Jenkyns, H. C., 2010. Geochemistry of oceanic anoxic events. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 11(3).
- Ji, C., D.-Y. Jiang, R. Motani, O. Rieppel, W.-C. Hao, and Z.-Y. Sun. 2016. Phylogeny of the Ichthyopterygia incorporating recent discoveries from South China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36:e1025956.
- Kasansky P. 1903. Ueber die Ichthyosaurus-Knochen aus dem Sysranischem Kreise des Gouvernement Simbirsk. *Trudy Obshchestva estestvoispytatelej pri Imperatorskom*

- Kazanskom Universitete [Proceedings of the Naturalists Society, Kazan Imperial University] 37(3):1–33. (In Russian).
- Kear, B. P., 2003. Cretaceous marine reptiles of Australia: a review of taxonomy and distribution. *Cretac. Res.* 24, 277–303.
- Kuhn, O. 1934. Ichthyosauria. in Quenstedt, W. (ed.), *Fossilium Catalogus. 1: Animalia. Pars 63.* Berlin, Junk, 75 pp.
- Kuhn O. 1946. Ein skelett von *Ichthyosaurus hercynicus* n. sp. aus dem Aptien von Gitter. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg* 29: 69–82.
- Lingham-Soliar, T. Extinction of ichthyosaurs: a catastrophic or evolutionary paradigm? *Neues Jahrb. für Geol. und Paläontologie, Abhandlungen* 228, 421–452 (2003).
- López-Caballero, G.I., 2009, *Bioestratigrafía y Tafonomía de la sección estratigráfica Puerto Piñones (Jurásico Superior) del área de Saltillo, Coahuila, México.* Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias de la Tierra, Tesis de Maestría, 168 p.
- Lydekker R. 1888. Note on the classification of the Ichthyopterygia with a notice of two new species. *Geological Magazine Third Series* 5:309–314.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R., 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3 31. <http://mesquiteproject.org>.
- Maisch, M. W. y Matzke, A. T. 2000. The Ichthyosauria. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 298, 1–159.
- Marsh, O.C. 1879. A new order of extinct reptiles (Sauranodonta) from the Jurassic Formation of the Rocky Mountains. *American Journal of Science, Series 3*, 17: 85–86.
- Maxwell E.E. 2010. Generic reassignment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30 2: 403–415.
- Maxwell, E.E., and Caldwell, M.W. 2006. A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology* 49: 1043–1052.
- Maxwell, E.E., Dick, D., Padilla, S., and Parra M. L. 2015. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the early cretaceous of Colombia. *Peper in Palaeontology*. 1-12.

- Mazin, J.-M. 1982. Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. *Geobios*, mémoire special, 6, 85–98.
- Maxwell, E. E., Cortés, D., Patarroyo, P., and Ruge, M. L. P. 2019. A new specimen of *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) from the Early Cretaceous of Colombia and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(1): e1577875.
- M'Coy, F. 1867. On the occurrence of *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus* in Australia. *Annals of natural history, or Magazine of zoology, botany, and geology*, third Series, 19, 355–356.
- McGowan, C. 1972. The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America. *Contributions to Geology*, University of Wyoming 11:9-29.
- McGowan, C. 1974a. A revision of the longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with descriptions of two new species (Reptilia: Ichthyosauria). *Life Science Contributions*, Royal Ontario Museum 97:1-37.
- McGowan, C. 1976. The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Canadian Journal of Earth Sciences* 13:668-683.
- McGowan, C. 1979. A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with descriptions of two new species. *Palaeontographica A* 166:93-135.
- Merriam, 1902. Triassic Ichthyopterygia from California and Nevada. University of California Publications, *Bulletin of the Department of Geology* 3:63-108.
- Moon, B. C. and A. M. Kirton. 2016. Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic. Part 1, *Ophthalmosaurus*. *Palaeontographical Society*, London, 84 pp.
- Moon, B.C. 2017. A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, 17:129-155.
- Morelos-Rodriguez, L. 2012. La geología mexicana del siglo XIX. Una revisión histórica de la obra de Antonio del Castillo, Santiago Ramirez y Mariano Barcena, vol. 356 *Secretaría de Cultura del Estado de Michoacán and Plaza y Valdes*, Mexico.
- Motani, R. 1999. Phylogeny of the Ichthyopterygia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 473–496.

- Motani, R., 2005. Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 33, 395–420.
- Nace, R. L. 1939. A new ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry Formation of Wyoming. *American Journal of Science*, 237, 673–686.
- Ochev, V. G., y Efimov V. M. 1985. A new genus of Ichthyosaur from the Ul'yanovsk area of the Povolzh'ye Region. *Paleontological Journal*, 4, 87–91.
- Olóriz, F., 1992, Northcentral and eastern Mexico, en Westermann, G.E.G. (ed.), *The Jurassic of the Circum Pacific*: New York, Cambridge University Press, 93–121.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., González-Arreola, C., 1997, Factors controlling upper Jurassic ammonite assemblages in north-central Mexico: *Lethaia*, 30, 337–351.
- Paparella I, Maxwell E.E., Cipriani A., Roncacè S., Caldwell M.W. 2016. The first ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic of the Umbrian–Marchean Apennines (Marche, Central Italy). *Geological Magazine*.1–22.
- Páramo, M.E. 1997. *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia. *Revista Ingeominas*, 6: 1–12.
- Pierce, S. E., Angielczyk, K. D. and Rayfield, E. J. (2009). Morphospace occupation in thalattosuchian crocodylomorphs: Skull shape variation, species delineation and temporal patterns. *Palaeontology* 52: 1057-1097.
- Poyato-Ariza, F. J., and H. Martín-Abad. 2016. The Cretaceous in the evolutionary history of the Actinopterygii; pp. 275–286 in A. Khosla and S. G. Lucas (eds.), *Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 71, Albuquerque, New Mexico.
- Prasad, G. V. R. Pandey, D.K., Alberti, M., Fürsich, F. T., Thakkar, M.G. and Chauhan, G.D., 2017. Discovery of the first ichthyosaur from the Jurassic of India: Implications for Gondwanan palaeobiogeography. *PLoS ONE*, 12,10: e0185851.
- Roberts AJ, Druckenmiller PS, Sætre G-P, Hurum JH 2014. A New Upper Jurassic Ophthalmosaurid Ichthyosaur from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation of Central Spitsbergen. *PLoS ONE* 9(8): e103152.

- Russell, D.A. 1993. Jurassic marine reptiles from Cape Grassy, Melville Island, Arctic Canada. *The Geology of Melville Island, Arctic Canada. Geological Survey of Canada Bulletin 450*: 195–201.
- Sander P.M. 2000. Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontologische Zeitschrift*, 74, 1–35.
- Schumacher, B. A. A ‘woollgari-zone mosasaur’ (Squamata; Mosasauridae) from the Carlile Shale (Lower Middle Turonian) of central Kansas and the stratigraphic overlap of early mosasaurs and pliosaurid plesiosaurs. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 114, 1–14 (2011).
- Seeley, H. G. 1874. On the pectoral arch and fore limb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 30, 696–707.
- Smith, T., 2011. Dark days of the Triassic: Lost world. *Nature*, 479(73737) 287-9
- Thorne, P.M., Ruta, M., Benton, M.J., 2011. Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic–Jurassic boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of American*.
- Toombs H. A., y Rixon A. E., 1959. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator*, 2, 4, 304-312.
- Tyborowski, D. 2016. A new Ophthalmosaurid Ichthyosaur from the Late Jurassic of Owadów-Brzezinki Quarry, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61: 791-803.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., González-Arreola, C., 2000, Recent Advances in Upper Jurassic (Kimmeridgian-Tithonian) Ammonite Biostratigraphy of North-Central Mexico Based on Recently Collected Ammonite Assemblages: *GeoResearch Forum*, 6, 249–262.
- Wagner, A. 1853. Die Characteristic einer neuen Art von Ichthyosaurus aus den lithographischen Schiefern und eines Zahnes von Polyptychodon aus dem Grünsandsteine von Kelheim. *Bulletin der königliche Akademie der Wissenschaft, Gelehrte Anzeigen* 3: 25–35.
- Westermann, G.E.G., 1993. Global bio-events in Mid-Jurassic ammonites controlled by seaways. In: House, M.R. (Ed.), *Ammonoidea: Environment, Ecology, and Evolutionary Change*. Oxford University Press, Oxford, pp. 187–226.

- Zell, P., Beckmann, S., Stinnesbeck, W., 2014, Age and depositional conditions of the marine vertebrate concentration Lagerstätte at Gomez Farías, southern Coahuila, Mexico: *Journal of South American Earth Sciences*, 56, 91–109.
- Zverkov, N.G. and Efimov, V.M. 2019. Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm. *Journal of systematic Palaeontology*, DOI: 10.1080/14772019.2018.1515793
- Zverkov, N.G. and Prilepskaya, N.E. 2019. A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic-earliest Cretaceous of the Boreal Realm. *PeerJ*, 7: e6799.
- Zverkov, N.G. and Jacobs, M.L. 2020. Revision of *Nannopterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae): reappraisal of the ‘inaccessible’ holotype resolves a taxonomic tangle and reveals an obscure ophthalmosaurid lineage with a wide distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, Advance online publication 2020, Doi:10.1093/zoolinnean/zlaa028.

ANEXO I

Acuetzpalin carranzai, el ictiosaurio de Cuencamé

Barrientos-Lara, J.I. y Alvarado-Ortega J., 2020. *Acuetzpalin crranzai* gen et sp. nov A new Ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico. Journal of South American Earth Sciences. 98, 102456.



Acuetzpalin carranzai gen et sp. nov. A new ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico

Jair Israel Barrientos-Lara^{a,*}, Jesús Alvarado-Ortega^b

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico

^b Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, Mexico



ARTICLE INFO

Keywords:

Acuetzpalin carranzai gen. et sp. nov.
Cuencamé
Ophthalmosauridae
La Casita formation
Kimmeridgian
Mexico

ABSTRACT

The family Ophthalmosauridae gathers the most derived ichthyosaurs from the Middle Jurassic - earliest Late Cretaceous marine deposits of North America, South America, Asia, Europe, and Australia. Although this group has a worldwide distribution, its records from the Caribbean realm, particularly from Mexico, are still comparatively scarce; therefore, the role of these fossils to understand the diversification of the family is negligible. Herein we describe *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp., based on an almost complete specimen from the Kimmeridgian deposits at the Sierra de Palotes, Durango, central Mexico, which belong to the La Casita Formation. This new taxon exhibits a unique combination of features supporting its taxonomical singularity; these include the presence of the parietal foramen entirely surrounded by the parietals, a robust and short supratemporal process on the parietal, a long middle parietal symphysis, the internal carotid foramen exposed on the posterior surface of the basisphenoid, stapedial shaft moderately slender, the opisthotic and stapedial facets of the basioccipital laterally exposed, the intermedium separates the radius from the ulna and has no contact with the humerus, and the nasal lacks the lateral "wing" over the dorsal border of the naris. This fossil, the second ophthalmosaurid species found in Mexico, complements the ichthyosaurs diversity in the western domain of the Tethys Sea, at the southern end of North America. A phylogenetic analysis reveals that *Acuetzpalin carranzai* is member of the subfamily Platypterygiinae and is located among the most-derived platypterygiines.

1. Introduction

Ichthyosaurs are Mesozoic marine predators that were highly diverse and widely distributed. They lived for about 157 million years, from Early Triassic to early Late Cretaceous (McGowan and Motani, 2003; Fischer et al., 2016). Ichthyosaurs are noticeable for the strong modification of their body plan that allowed them to have a permanent pelagic lifestyle, which include the compaction of the body, the fin-shaped limbs, and presence of a tail fin, among others (McGowan, 1991; Motani, 2005). Nowadays, there are currently recognized as valid about 110 species of ichthyosaur representing 55 genera and 8 families (Bardet et al., 2014; Moon, 2019).

Ophthalmosaurids are the most derived ichthyosaurs. Up to now, this group includes 38 valid species representing 24 genera (Table 1), which have an almost worldwide distribution. Fossil of this family have been recovered from marine deposits of Europe, Asia, Africa, Australia, as well as South and North America (Fernández, 1997; Bardet et al., 2014; Prasad et al., 2017; Druckenmiller and Maxwell, 2014). However,

their records from the Caribbean region and particularly from Mexico are still comparatively scarce (Fernández and Iturralde-Vinent, 2000; Buchy and Lopez Oliva, 2009; Buchy, 2010; Frey and Stinnesbeck, 20014). In Mexico, the first fossils of this group were discovered at the beginning of the 19th century, near Petalcingo, Oaxaca (today Puebla), in Kimmeridgian-Tithonian sediments that belong to the Mapache Formation (Pérez-Ibargüengoitia et al., 1965); however, the single specimen is lost (Morelos-Rodríguez, 2012). Recently, fossils of ophthalmosaurids were recovered in Upper Jurassic deposits belonging to the La Casita and La Caja Formations in Coahuila and Nuevo León States, northern Mexico, which include a specimen confer to *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley (1874) and indeterminate Ophthalmosaurid (Buchy, 2007, 2010; Buchy and López-Oliva, 2009) and isolated bones of ophthalmosaurid from the Kimmeridgian Sabinal Formation, Oaxaca, in the south of the country (Alvarado-Ortega et al., 2014).

During 1979, 1980, in field work by students from the Facultad de Ciencias of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) led by professors Oscar Carranza Castañeda and René Hernández

* Corresponding author.

E-mail address: j4ir@me.com (J.I. Barrientos-Lara).

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102456>

Received 25 April 2019; Received in revised form 4 December 2019; Accepted 5 December 2019

Available online 03 January 2020

0895-9811/ © 2020 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Table 1
Taxa that constitute the Ophthalmosauridae with the country of origin, age and author that erected each species.

Species	Age, distribution
<i>Acamptonectes densus</i> Fischer et al. (2012)	Hauterivian; Germany
<i>Aegrosaurus leptospondylus</i> (Wagner, 1853)	Tithonian, Germany
<i>Arthropterygius christorum</i> (Russell, 1993)	Tithonian-Barriassian; Canada and Russia
<i>Arthropterygius? hoybergeti</i> (Druckenmiller et al., 2012)	Tithonian; Spitsbergen
<i>Arthropterygius? lundii</i> (Roberts et al., 2014)	Tithonian; Spitsbergen
<i>Athabasaurus litmineus</i> Druckenmiller and Maxwell (2010)	Albian; Canada
<i>Brachypterygius extremus</i> (Boulenger, 1904)	Kimmeridgian; England
<i>Caypullisaurus bonapartei</i> Fernández, 1997	Tithonian-Berriassian; Argentina
<i>Cetartrosaurus walkeri</i> (Seeley, 1869)	Albian; UK
<i>Geggsaurus micolai</i> Paparella et al. (2016)	Kimmeridgian-Tithonian; Italy
<i>Grendelius olkaiensis</i> (Arkhangelsky, 2001)	Tithonian; Russia
<i>Grendelius pseudocymbicus</i> (Efimov, 1998)	Tithonian; Russia
<i>Grendelius zharaslevi</i> (Arkhangelsky, 1998b)	Tithonian; Russia
<i>Keilhaia nui</i> Delsset et al. (2017)	Berriassian; Spitsbergen
<i>Lemnia stellans</i> Fischer, Arkhangelsky, Uspensky, Stenshin, and Godefroit (2014b)	Aptian; Russia
<i>Mesoponyflus lindae</i> Maxwell and Caldwell, 2006	Albian; Canada
<i>Mollesaurus periallus</i> Fernández, 1999	Bajocian; Argentina
<i>Mutacansaurus catheti</i> Maxwell et al. (2015)	Barremian-Aptian; Colombia
<i>Nannopterygius emblekiodon</i> (Hulke, 1871)	Kimmeridgian; UK
<i>Ophthalmosaurus icenicus</i> Seeley (1874)	Oxfordian-Kimmeridgian; UK, Mexico
" <i>Ophthalmosaurus</i> " <i>natus</i> (Marsh, 1879)	Oxfordian; USA
<i>Paraphthalmosaurus savelievensis</i> Arkhangelsky, 1997	Tithonian; Russia
<i>Pervushovisaurus barnovkensis</i> Arkhangelsky, 1998a	Cenomanian; Russia
<i>Pervushovisaurus campylodon</i> (Carter, 1846)	Cenomanian; UK
<i>Platypterygius americanus</i> (Nace, 1939)	Albian-Cenomanian; USA
<i>Platypterygius australis</i> (M' Coy, 1867)	Albian; Australia
<i>Platypterygius harrisi</i> (von Huene, 1927)	Barremian-Hauterivian; Argentina, Chile
<i>Platypterygius hercynicus</i> Kuhn (1946)	Aptian; Germany
<i>Platypterygius schevi</i> Arkhangelsky, Averianov, Pervushov, Ratnikov, and Zazyrev, 2008	Albian-Cenomanian; Russia
<i>Platypterygius platyducyfus</i> (Broili, 1907)	Aptian; Germany
<i>Platypterygius zachvatkini</i> Plesano (1997)	Barremian-Aptian; Colombia
<i>Phantomsaurus bedegenensis</i> Efimov, 1997	Hauterivian; Russia
<i>Sibirskisaurus bryukovi</i> Otschev and Efimov (1985)	Barremian; Russia
<i>Sisteronia seelyi</i> Fischer, Bardet, Guiomar, and Godefroit (2014a)	Albian-Cenomanian; UK
<i>Sveltonectes isoelina</i> Fischer et al. (2011)	Barremian; Russia
<i>Undorosaurus gorodischenis</i> Efimov (1999a)	Tithonian; Russia
" <i>Undorosaurus</i> " <i>kielinae</i> Tyborowski (2016)	Tithonian; Poland
<i>Undorosaurus nesovi</i> Efimov (1999b)	Tithonian; Russia
<i>Undorosaurus ornaticholli</i> Arkhangelsky and Zverkov (2014)	Tithonian; Russia

Rivera, two ichthyosaur specimens were recovered from the Kimmeridgian strata of the La Casita Formation exposed in the Cerro de Palotes (Palotes Hill), near of Cuencamé town, Durango, central Mexico. The paleontological site of the Cerro de Palotes is located 24 km to the southwest of the Cuencamé, Durango, central Mexico (Fig. 1), coordinates 24° 43' 36" N and 103° 32' 51" W (Fig. 1). This site is in the middle of the Palotes Anticline where Jurassic dark grey limestones and dark pink siltstones belonging to the La Casita Formation are exposed (Imlay, 1936). This sedimentary unit is exposed in many regions of Chihuahua, Nuevo León, Durango, and Tamaulipas northern Mexico. Although Oxfordian to Tithonian deposits have been identified as part of the La Casita Formation (Pantoja-Alor, 1962); the presence of ammonites of the genus *Glochiceras* Hyatt, 1900, as well as *Tarameliceras* Del Campaña, 1905, and *Procraspedites* Spath, 1930, indicate the Kimmeridgian age of the layers in the locality of IGM 9519

(Imlay, 1936; Villaseñor-Martínez and González-Arreola, 1988; Olmstead, 1999; Pessagno and Martin, 2003). In 1980, one ichthyosaur specimens from the Cerro de Palotes was prepared to be included in the exhibition of the Museo de Geología of the UNAM; this was not properly studied then. The first look on this specimen by the present authors of this work revealed a peculiar combination of characters dose not seen in other ophthalmosaurids. Therefore, the aim of this work is to provide an accurate description of this specimen, to determine its phylogenetic affinities, and to discuss its significance for understanding of the diversity and evolutionary history of the still poorly known paleotropical ichthyosaurs.

2. Material and methods

Institutional abbreviations. CPC, Colección Paleontológica de Coahuila; IGM, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. MOZ, Museo Prof. Pedro Olsacher de Zapala, Argentina. MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales Buenos Aires, Argentina; MUDE, Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, Mexico. NHMUK, Natural History Museum, London UK.

Nomenclature and abbreviations. The nomenclature and abbreviations considered in the main text and figure captions of this work follow those of similar studies (i.g. McGowan and Motani, 2003; Fischer et al., 2012).

Comparative Materials Examined. The following specimens were studied for comparative purposes. *Arthropterygius* sp.: MOZ 6145. *Brachypterygius extremus*: NHMUK PV R3177 (holotype). *Caypullisaurus bonapartei*: MACN-N-32 (holotype). *Ichthyosaurus communis*: NHMUK 1162; NHMUK 36256 *Mollesaurus periallus*: MOZ 2282 (holotype). *Ophthalmosauridae* indet: CPC 307, MUDE (Buchy and López-Oliva, 2009). *Stenopterygius cayi*: MOZ 5803 (holotype). *Ophthalmosaurus cf. icenicus*: CPC 238 (Buchy, 2010). *Ophthalmosaurus icenicus*: NHMUK R2133 (holotype), NHMUK PV R3702, NHMUK R2137. *Stenopterygius quadriscissus*: NHMUK R4086. *Temnodontosaurus eurycephalus*: NHMUK R1157 (McGowan, 1974). *Temnodontosaurus platyodon*: NHMUK R1158, NHMUK 14564, NHMUK R43971.

Preparation techniques. The specimen described here was prepared in 1981 using mechanical and chemical techniques; epoxy resin and plaster were used to provide support in the fragile regions of the skeleton and reconstruct lost bone structures. Recently, the specimen was subjected to additional preparation with fine air-compressed microchisels, and inservible patches of resin and plaster were removed. Bones were hardened with a light solution of glyptol and acetone applied with fine brushes. High resolution photographs of the fossil structures were taken under white and UV light, with the specimen uncoated and coated with magnesium and ammonium chloride.

Phylogenetic analysis. To assess the relationships of *Acuetzpalin carranza* and other ophthalmosaurids three phylogenetic analyses were performed based on the same data matrix (Appendix A). This data matrix is based on that published by Zverkov and Prilepskaya (2019), which was updated with the inclusion of data of the species described in this manuscript and other changes explained in Appendix A. Data matrix was constructed using Mesquite v3.31 Program (Appendix B). Personal observations by the authors allow re-assignment of new values on characters of *Caypullisaurus bonapartei* and only consider the holotype MACN-N-32, as well as of *Mollesaurus periallus*. We follow Moon and Kirton (2018), who stated that all the specimens (CAMSM J 68,516, BRSMG Cc 16,696) recognized as *Grendelius mordax* by Zverkov and Prilepskaya (2019) are junior synonymous with *Brachypterygius extremus*. The inclusion of the specie *Keilhaia nui*, *Janusaurus lundii* and *Palvencia hoybergeti* within the genus *Arthropterygius*, firstly suggested by Zverkov and Prilepskaya (2019), was recently challenged by Delsset et al. (2019); therefore in the data matrix of the present work, the last two taxa are included as *Arthropterygius? lundii*, *Arthropterygius? hoybergeti*, respectively (the first species, *K. nui*, is not included in the

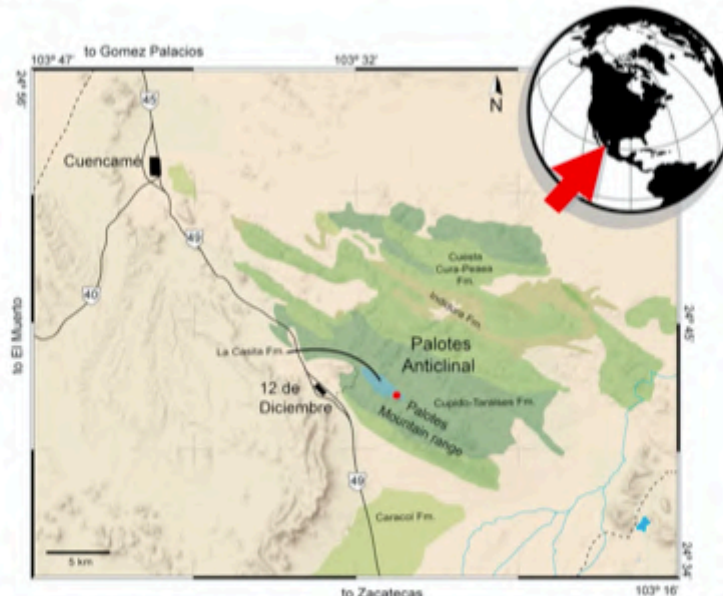


Fig. 1. Geologic map of the Sierra Palotes region, near Cuencamé, Durango, Mexico, showing the collecting point of specimen of IGL 9519, holotype of *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. described here.

present study). An accurate review of this taxonomical problem is now under preparation, as it was announced by the last authors (Delsett et al., 2019, p. 24). The resulting new matrix consists of 108 characters and 35 taxa. All characters were treated as unordered and equally weighted (Appendix A). As in the previous analyses *Temnodontosaurus* Lydekker, 1889, *Ichthyosaurus communis* De la Beche and Conybeare, 1821; *Hauffiopteryx typicus* (Von hueune, 1931); *Stenopterygius quadriscissus* (Jaekel, 1904) *Stenopterygius aalenensis* Maxwell et al. (2012) and *Stenopterygius cayi* (Fernández, 1994), are considered as outgroup. The phylogenetic analysis was performed using the maximum parsimony search implemented in TNT v1.5 (Goloboff and Catalano, 2016) under a heuristic search with 10,000 replicates of 1 Wagner trees, and Tree-bisection-reconnection (TBR) holding 100 trees per replicate. The species *Athabasca-saurus bituminus* is problematic taxon (Fernández and Campos, 2015; Moon and Kirton, 2018), which in different analyses is considered as member of Platypterygiinae (Fischer et al., 2012) and part of the so called borial clade (Roberts et al., 2014) while in other studies it is located out of such subfamily Platypterygiinae and is staggered as a basal member of the family Ophthalmosauridae (Drukenmiller and Maxwell, 2010). In the present study *Athabasca-saurus bituminus* is excluded. The resulting trees consistency is evaluated through Bootstrap analysis (Felsenstein, 1985) performed with 1000 repetitions as well as the Bremer Support/Decay Index (Bremer, 1994).

3. Results

3.1. Systematic palaeontology

Order Ichthyosauria Blainville, 1835.
 Infraorder Thunnosauria Motani, 1999.
 Family Ophthalmosauridae Baur, 1887.
 Subfamily Platypterygiinae Arkhangelsky, 2001 (sensu Fischer et al., 2012).
 Genus *Acuetzpalin* gen. nov.

Lsld: urn:lsid:zoobank.org:act:C2E3D529-2775-4699-A78C-4CD386FE6E7B.

Type species. *Acuetzpalin carranzai* sp. nov., see below.

Etymology. The name "*Acuetzpalin*" is derived from Nahuatl language and means "aquatic reptile".

Diagnosis. Ophthalmosaurid with the following unique combination of characters, (the autapomorphies are marked with "**"). Apicobasal ridges ornament the tooth crowns; the tooth root is quadrangular in cross-section near to the crown base; nasal lack lateral "wing" over the dorsal border of the naris; frontal contributes to the anterior medial border of the supratemporal; parietal foramen surrounded by the parietal*; robust and short supratemporal process of the parietal; anteroposteriorly elongated medial contact of parietal; absence of posterior medial notch between the parietal; long parietal medial symphysis; internal carotid foramen on the posterior surface of the basisphenoid; basiptyergoid processes of the basisphenoid expanded anterolaterally; stapedial shaft moderately slender; lateral exposure of the opisthotic and stapedial facets of the basioccipital; the posterior edge of coracoid straight; anteromedial process of coracoid poorly pronounced; coracoid medial facet relatively thin; angle between the articulated coracoids close to 180-160°; clavicle rod-like shape; intermedium separating the radius and ulna, but not absence of contact between the intermedium.

Acuetzpalin carranzai sp. nov.

Lsld: urn:lsid:zoobank.org:act:90130A25-6901-4DA6-84B8-D0680DF9BCAB.

Holotype. IGM 9519, skull and axial skeleton, preserving part of the right pectoral girdle and left forelimb (Figs. 2–7).

Locality and horizon. The specimen was collected in Upper Jurassic (Kimmeridgian) limestones from the La Casita Formation, exposed in the site the Cerro de Palotes, near of Cuencamé, Durango state, Northeast Mexico (Fig. 1).

Etymology. The specific name honors our colleague, Dr. Oscar Carranza Castañeda, who lead the team that recovered the ichthyosaurs from the Cerro de Palotes, as well as for his contribution to the Mexican



Fig. 2. IGL 9519, holotype and only specimen of *Acuetzpalin carranzae* gen. et sp. nov. from the Sierra Palotes, near Cuencamé, Durango, Mexico. A) General view partially coated with ammonium chloride and photograph under white light. B) Idealized line drawing of A.

Paleontology. The combination of the generic and specific epithets means "Dr. Carranza's aquatic reptile".

Diagnosis. As for the genus above.

3.2. Description

3.2.1. Preservation remarks

IGM 9519 is preserved in two parts; the anterior consists of the skull and the posterior part includes most of the vertebral column partial pectoral girdle and incomplete left forelimb (Fig. 2). Overall, in this specimen the bones are three-dimension preserved. The skull bones are collapsed and partially compressed during the diagenesis, which caused some of them to fracture and dorsoventral deformation. The jaw bones are completely disarticulated with their posterior ends missing. The vertebral centra preserved are articulated. Most of the ribs are missing.

Only the propodial, epipodial, and mesopodial elements are preserved in the right forelimb. The preserved length of the skull and the anterior part of the trunk preserved in this specimen is about 3.1 m, but this specimen was longer considering the missing parts as the anterior part of the snout and the tail.

The skull is almost complete with length 88 cm and well preserved; although the anterior tip of the snout is lost and the nasal and orbital regions are entirely collapsed due the dorsoventral compression (Figs. 3–5). Furthermore, some bones of the orbital region were probably lost or seriously damaged in the 1980's when the specimen was mechanically prepared shortly after its discovery. During the second mechanical preparation, recently undertaken to prepare this publication, unmistakable marks of powerful pneumatic drills were found on the surface of the rocky matrix and the bone fragments, which were covered with plaster and resin to stabilize the skull or hidden by a dark

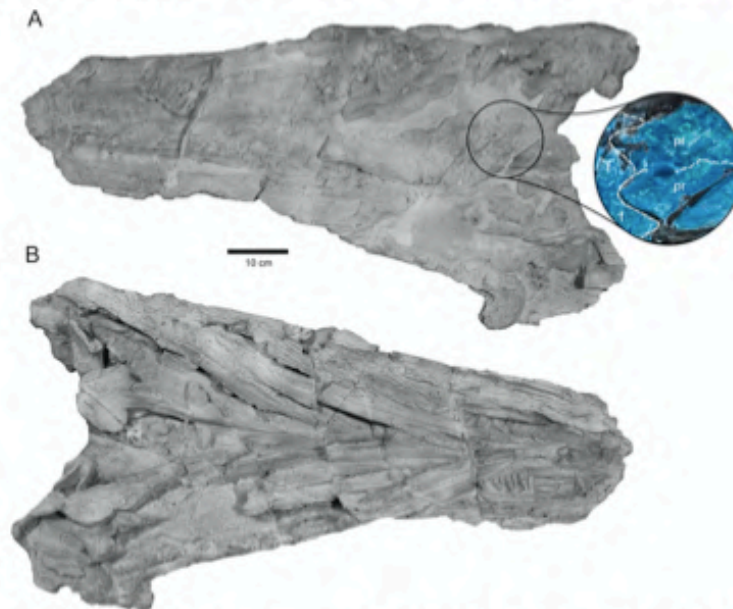


Fig. 3. Close ups of the skull in white light and close up (right) of parietal region in UV light of 9519, holotype and only specimen of *Acuetzpalin carranzae* gen. et sp. nov., coated with ammonium chloride and photograph under white light. A) Dorsal view. B) Ventral view. Abbreviations: f, frontal; pr, parietal.

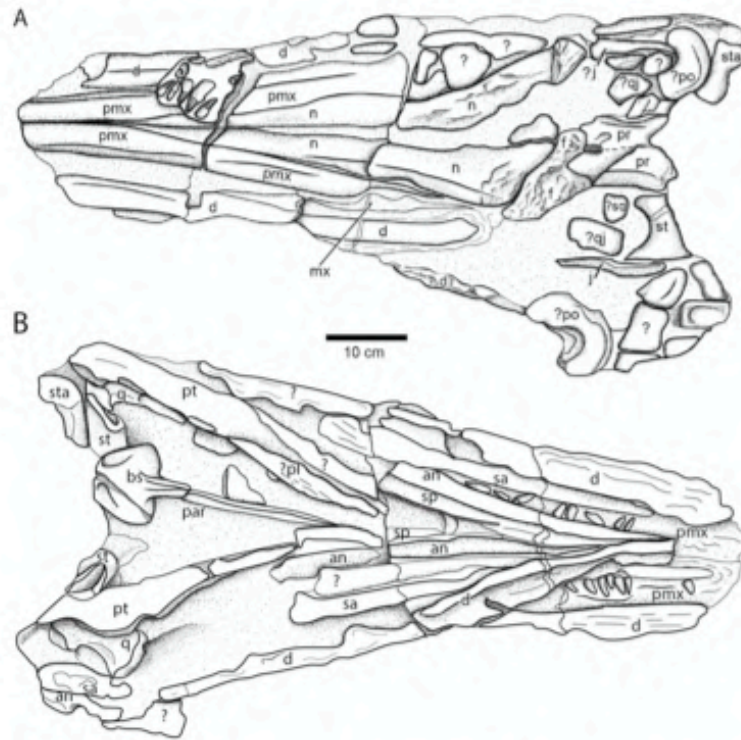


Fig. 4. Idealized line drawings of skull of 9519, holotype and only specimen of *Acuetzpalin carranza* gen. et sp. nov., based on Fig. 3. A) Dorsal view. B) Ventral view. Abbreviations: an, angular; bs, basi-sphenoid; d, dentary; f, frontal; j, jugal; mx, maxilla; n, nasal; par, parabasisphenoid; pl, palatino; pmx, premaxilla; ?po, posorbital; pr, parietal; pt, pterygoid; q, quadrate; ?qj, quadratojugal; sa, surangular; sp, splenial; ?sq, squamosal; st, supra-temporal; sta, stapes.

brown layer of paint produced from pitch that is commonly used in the Paleontology laboratory of the IGM-UNAM.

3.2.2. Skull

Although the premaxillae are incompletely preserved; it is possible to realize that these bones form much part of the rostrum, the dorsal, ventral, and lateral surfaces of its region. The premaxillae are elongated bones tightly sutured anteriorly forming a robust rostrum, whose cross section shows the profile of an A-shaped, lateroventrally pierced by

deep dental grooves, dorsolaterally rounded, and ventrally flat and a little expanded. In the dental grooves, the medial wall is a horizontal thin lamina while the thicker labial wall is dorsomedially tilted around 60° degrees. Although the specimen preserves some dislocated and scattered teeth; the left premaxilla shows six teeth still cemented (Figs. 3B and 4B).

The posterior ends of premaxillae are separated from each other by an acute projection of both nasal bones; hence, the premaxillae are displaced from the skull roof and become flat wings that probably were

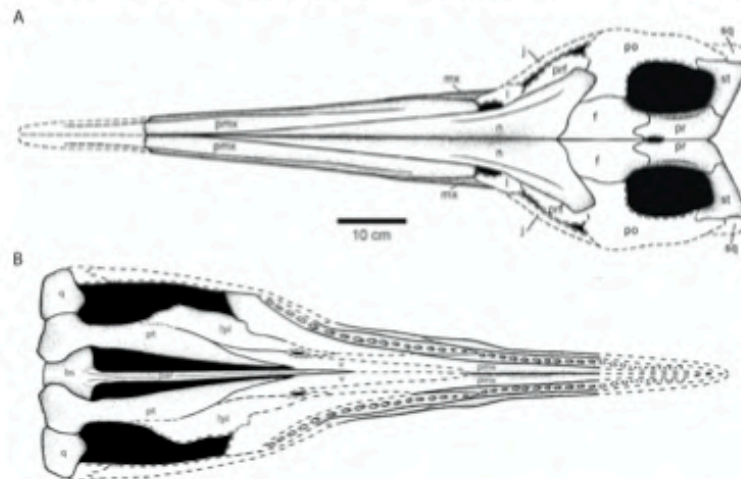


Fig. 5. Reconstruction of the skull of IGL 9519, holotype and only specimen of *Acuetzpalin carranza* gen. et sp. nov., based on Figs. 3 and 4. A) Dorsal view. B) Ventral view. Abbreviations: bs, basi-sphenoid; f, frontal; j, jugal; l, lachrymal; mx, maxilla; n, nasal; par, parabasisphenoid; pl, palatino; pmx, premaxilla; po, posorbital; pr, parietal; prf, pre-frontal; pt, pterygoid; q, quadrate; st, supratemporal; v vomer.

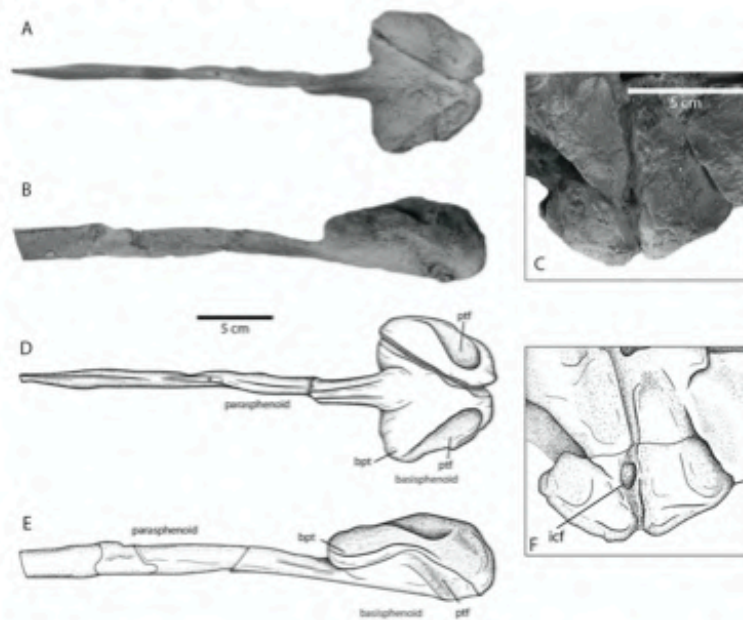


Fig. 6. Parasphenoid and basisphenoid bones of IGM 9519, holotype and only specimen of *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., photographed with white light and coated with ammonium chloride. A) Parasphenoid and basisphenoid bones in ventral view. B) Parasphenoid in lateral view. C) Basisphenoid in posterior view. D) Idealized line drawing of A. E) Idealized line drawing of B. F) Idealized line drawing of C. Abbreviations: bpt, basipterygoid process; ptf, facet for pterygoid.

exposed only laterally. Unfortunately, the posterior edges of the premaxillae are not preserved. In ventral view, the palatal surface of the skull is formed by the premaxillae, which subsequently had to be separated by the vomers (not identified in this specimen). In the labial surface of both premaxillae, near to the alveolar border, the fossa premaxillaris forms a continuous and straight longitudinal groove.

The maxilla bones are extremely poor preserved in IGM 9519. A 15 cm long laminar bone fragment, located near the nasal region of the skull, is identified here as the posterior process of the left maxilla (Fig. 4A). In life, the anterior region of this bone must be covered by the laminar and lateral posterior end of the respective premaxilla.

The nasals are triangular bones exposed in the middle of the dorsal

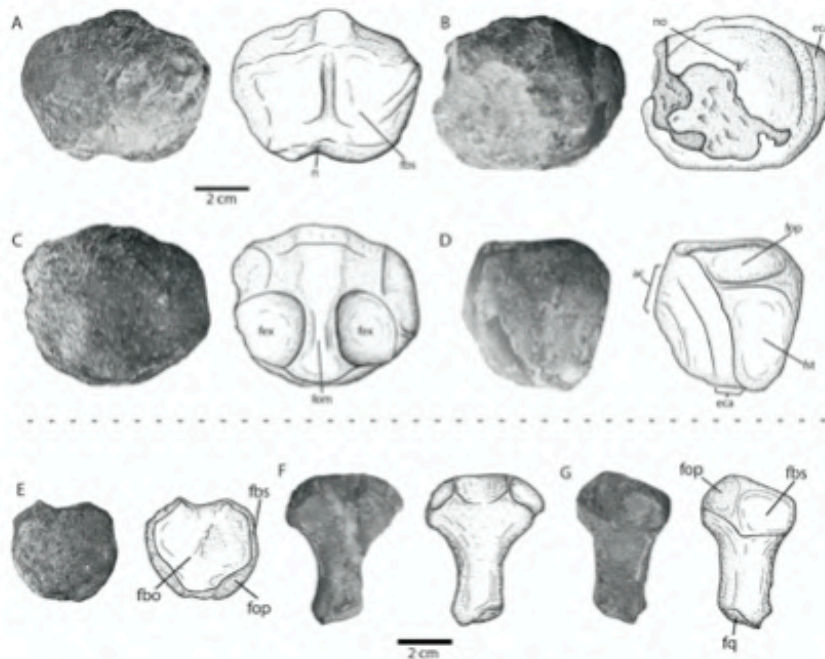


Fig. 7. Photographs and idealized line drawings of basioccipital and stape bones of IGM 9519, holotype and only specimen of *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., photographed under white light and non-coated. A-D) Basioccipital in anterior, posterior, dorsal, and lateral view respectively. E-G) Stape in proximal, dorsal, and lateral view respectively. Abbreviations: ac, condylar area; eca, extracondylar area; fbs, basisphenoid facet; fex, exoccipital facet; fop, opisthotic facet; fq, quadrate face; stf, stapedia facet.

region at the base of the rostrum (Figs. 3–5). The bones are three times longer than wide, anteriorly tapered forming an anterior acute process that separate the premaxillae and have a concave dorsal edge that join the frontal bones. Although in life, the posterolateral edge of each nasal must be sutured with the respective prefrontal and postfrontal; these bones are not preserved in IGM 9519. In this specimen, the nasals are disjointed; however, their medial edges are bent inward, mainly in the posterior quarter, revealing the presence of a noticeable internasal depression. The posterior third of the outer edges of nasals are progressively exposed laterally; a rounded notch in this part of the nasal edge forms the dorsal border of the external naris. The nasals lack the narinialis "wing".

Fragments of the frontal bones are exposed in dorsal view of IGM 9519 between the nasal and the postfrontal bones. The frontals seem to be rhombic bones, probably almost as wide as long (Figs. 3–5). Despite the frontal bones are fragmented, the posterolateral edge of the left frontal is well preserved and continues with the edge of the parietal forming the anterior border of the supratemporal fenestra (Fig. 4A).

The parietals, located posterior to the frontals, cover the posterior dorsal surface of the skull (Figs. 3–5). The parietals are rectangular, about 2.5 times longer than wide; their straight middle edges are sutured all along except near the anterior ends where the parietal foramen is present and completely enclosed by the parietals. The lateral edges of the parietals are slightly concave and forms the medial edge of the supratemporal fenestra (Figs. 4A and 5). The right side of the skull of IGM 9519 does not preserve the suture between the parietal and frontal bones. Contrary, the anterior edge of the left parietal is a sharp projection that penetrates the left frontal forming a tight attachment (Figs. 3 and 4); hence, the complete frontal-parietal suture in this specimen can be described as W shaped (Figs. 4A and 5). The posterior supratemporal process of the parietal is robust and shorter than the parietal anteroposterior length. The interparietal symphysis occupies nearly the whole length of these bones (Figs. 3A and 4A).

In IGM 9519, large parts of both supratemporals are preserved; however, the left one is the most complete and the only close to its natural position (Figs. 3 and 4). In dorsolateral view, this bone is somewhat trapezoidal and slightly wider than long. All the edges of the supratemporal are straight but for the anterior one that is concave and forms the posterior border of the supratemporal fenestra.

In dorsal view, the supratemporal bone is an inverted-L shaped bone, with a short anterodistal projection and a concave anterior edge forming the posterior rim of the supratemporal fenestra; proximally, the suture between this bone and the parietal is straight (Fig. 4A). In ventral view, the supratemporal bears a ventral process, which is a high folded laminar structure (Fig. 4B). Although the bones that enclose the supratemporal fenestra are not entirely preserved, its edges preserved in the supratemporal and parietal bones show that this fenestra is ovoid and about twice long that wide.

Although the bones around the orbit are also poorly preserved in IGM 9519 (Figs. 3–5), the postorbitals are represented by two large fragments of robust bones preserved on the lateral surface of the skull, which have concave edges that may correspond to the posterior edge of the orbit. The jugals are thin elongated bones, which show a dorsal edge somewhat concave bordering the orbit ventrally. No remains of the lachrymal, postfrontal, prefrontal, and sclerotic plates were identified in this specimen.

The left and right pterygoids of IGM 9519 are preserved both strongly fragmented in their posterior ends (Figs. 3 and 4). These thin bones located under the neurocranium are posteriorly expanded and consist of three projections or lamellae projected lateral, medial, and dorsally (Fig. 4B). The medial lamella is poorly preserved; however, its proximal edge joints with the basisphenoid. The lateral lamella is triangular and relatively short. Contrary, the dorsal lamella is high and expanded.

In IGM 9519, both quadrates are preserved but disarticulated (Figs. 3 and 4). Laterally exposed behind the orbit, each of them has a

high and robust condyle for the articulation with the lower jaw (Fig. 4B). The quadrate is a trapezoidal bone with constricted anterior and posterior borders and a wide and rounded articular condyle for the lower jaw. On the posterior surface the quadrate has the articulation surface for the stapes that is a small ovoid excavation. Possible remains of the quadratojugal are identified in the specimen (Figs. 3 and 4).

The basisphenoid is a massive bone exposed in the basal posterior region of the skull that is fused with the parasphenoid which is an elongated, thin, and blade-like bone, shallow near to the basisphenoid and higher in its anterior end (Figs. 4B and 6A). In ventral view, of the basisphenoid is trapezoidal, slightly wider than long, with the anterior edge 1.5 times wider than the posterior one, and lateral edges are medially inclined. The pair of pterygoid facets of the basisphenoid are oblique depressions, deepening posteriorly and converging medially. In posterior view, the surface of the basisphenoid is rounded, smooth, and protrudes dorsally and exhibits the carotid foramen near to the center surface. The posterior foramen for the internal carotid arteries is ovoid and twice high that width (Fig. 6C).

The basioccipital is a semi-spherical compact bone that mostly consists of the occipital condyle. The condyle is almost as long as high but is about 1.5 times wider (Fig. 7A–D). In anterior view, the trapezoidal shape of this bone shows irregular and flat surface that is divided with a vertical deep groove extended from a ventral notch to a flat dorsal ridge. This dorsal ridge of the basioccipital is the floor of the foramen magnum. Each of the resulting halves of the basioccipital anterior surface has a rounded broad and shallow depression that corresponds to the basisphenoid facet. In posterior view, the surfaces of the basioccipital protrudes backward forming a large articular condyle that is wider than high and reduces the extracondylar surface to a small strip around this condyle. The notochordal pit is located at the base of the upper third of the articular condyle middle line surface. In dorsal view, the basioccipital bone is ovoid, and anteroposteriorly divided by stout flat floor of the foramen magnum that protrudes up forming central ridge; in the dorsolateral part of each resulting surface halves facet for the exoccipital is developed as a shallow and ovoid depression. In lateral view, the basioccipital shows a trapezoidal outer surface, in which the top is two times wider than the base; this outer surface has two shallow depressions, the dorsal one is the facet for the opisthotic and the ventral one is the facet for the stapes.

The pair of stapedial bones are preserved IGM 9519. This bone exhibits the typical mushroom-shape in anterior view, with a massive proximal head and a thin occipital end (Fig. 7E–G). The occipital head of this bone shows three articulated facets; one exposed in occipital surface is the longest facet for the articulation with the basioccipital; the dorsomedial surface is for the articulation with the opisthotic; and the remaining and smallest facet, developed on the anterior surface is for the basisphenoid bone. The shaft of the stapes is moderately slender.

3.2.3. Mandible

In the IGM 9519, bones of both mandibular rami are disarticulated and partially preserved (Figs. 3B and 4B). The dentaries are elongated flat bones with a continuous deep fossa dentalis along the labial surface. The splenial is a rectangular bone elongated and flat with e L-shaped in cross section. Although the anterior end of the mandible is lost, it is clear that the anterior ends of these bones meet each other forming a part of a part an elongated mandibular symphysis. The angulars are thin elongated bones, which middle parts are U shaped in cross section; the anterior ends of these bones also have a little participation in mandibular symphysis while posteriorly these are in contact with the surangulars. The surangulars are disarticulate and are thin laminar bones that rest on the lateral side of the angulars.

3.2.4. Dentition

Most of the teeth in IGM 9519 are implanted to the maxillae, premaxillae, and dentaries; only some premaxillary teeth are in life position, implanted to this bone (Figs. 3 and 4). These implanted teeth are

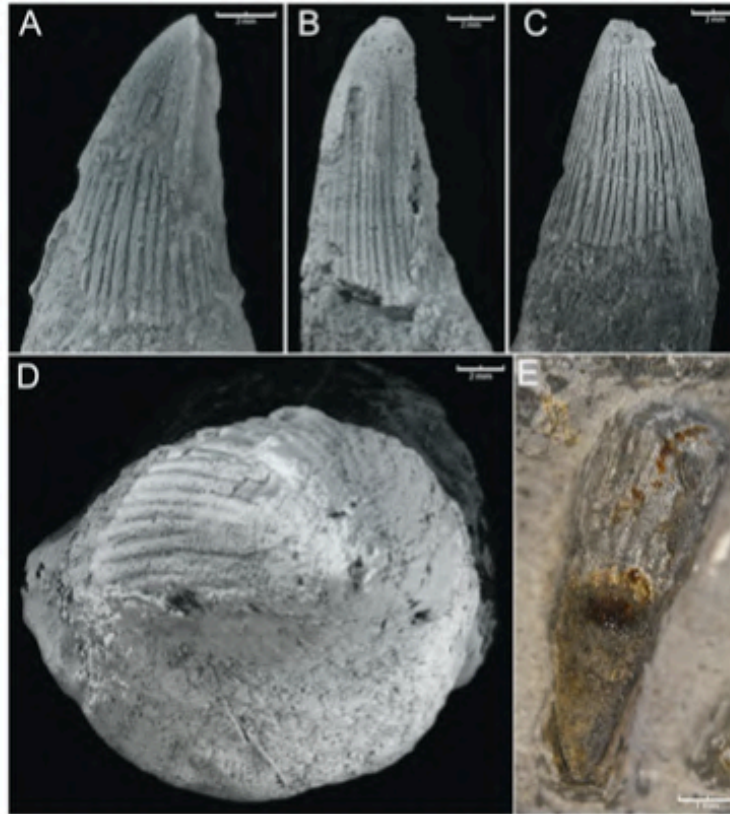


Fig. 8. Teeth of *Acuetzpalin curranzoi* gen. et sp. nov. A) Crown in anterior-posterior view, coated with magnesium. B) Crown in lingual view coated with magnesium. C) Crown in labial view coated with magnesium. D) Crown in apical view coated with magnesium. E) Crown and root in lingual view non coated and photographed under white natural light.

homogeneously separated by short interdental spaces, whose length ranges between 2 and 5 mm while the root length is 2–3 mm while the crown length is 1–2 mm. The teeth are large, robust, conical crowns slightly bent proximal and lingually (Fig. 8). These have long roots occupying the two basal thirds of the tooth length while the apical third represents the crown. In cross-section the tooth crown is circular while the tooth root is quadrangular near to the proximal portion of the root. The crown is ornamented with apicobasal ridges that do not reach the apex, which is smooth. The whole tooth root surface has apico-basal ridges, formed by cellular implanted.

3.2.5. Axial skeleton

The incompletely preserved vertebral column consists of at least 56 vertebrae (Fig. 2). The anterior most is a complex element that involves the atlas and axis centra, which are so tightly fused that their suture is not present. This atlas-axis complex is short, cylindrical, amphicoelous, and 1.8 times higher than wide. The atlas-axis is pentagonal in anterior and dorsal view; laterally it bears well-developed parapophyses. The atlas parapophysis is the largest, ovoid, and located near the anterior centrum edge while the axis parapophysis is the half the size of the anterior one, circular, and located near to the posterior centrum edge. On the atlas, the diapophysis, located just above parapophysis, is an irregular shaped and occupies all the anterior dorsal surface of the complex centrum. In ventral view, the surface of the atlas-

axis complex is rounded, wide, and lacks keel.

Fifty-five postaxial vertebral including presacral and most anterior caudal centra with their neural arches are relatively well preserved (Fig. 2). Overall, these centra are short, cylindrical, and amphicoelous; and remain firmly attached to the respective autogenous neural arches. Based on the relative location of the apophyses on the vertebral centra (McGowan and Motani, 2003; Fischer et al., 2011) after to atlas-axis complex there are 17 cervicals, 22 dorsals (from 19 to 40), and at least 15 caudals (from 41 to 55) are identified in the IGM 9519. As in other ichthyosaurs, the typical regionalization of the vertebral column is not present due the highly specialization of the centra and the not connected of both girdle (i.e. Fischer et al., 2011; Massare et al., 2006).

The high-length ratio of the centra preserved in IGM 9519 resemble that pattern previously observed in other ophthalmosaurids with poor regionalization (e. g. *Sveltonectes insolitus* and *Acamptonectes densus*; Fischer et al., 2011, Fig. 3; Fischer et al., 2012, Fig. 8) (Fig. 9), in which the values of this ratio are anteriorly low, subsequently show gradual increases, and finally show a progressively decrease. The high length ratio of anterior centra is approximately 2.6 and progressively less than 1.5 in the 27th centrum centra; caudally this ratio less than quickly up to 3.0 at the 44th centrum and subsequently increased to 2.0 at the 55th centrum (Table 2, Fig. 9).

Some neural arches and the respective spine are preserved in life position, attached to cervical and dorsal centra. In the cervical centra,

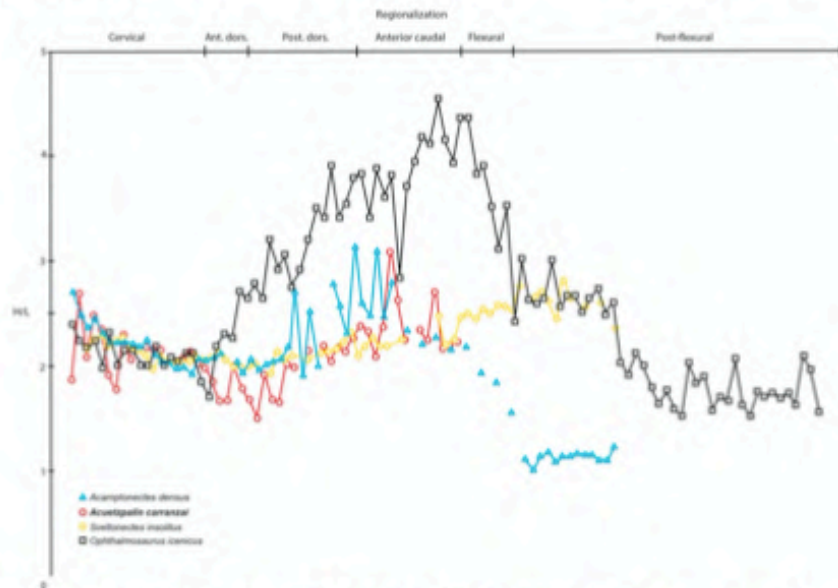


Fig. 9. Height/Length proportion of centra of different region of vertebral column of IGM 9519, holotype and only specimen of *Acuatpalin carranzai* gen. et sp. nov., and other nominal ophthalmosaurid species based on Table 2, Fischer et al. (2012 fig. 8), Fischer et al. (2011, fig. 3), and Moon and Kirton (2018, fig 20).

the height of the neural arches is less than that of the centrum while in dorsal centra this height equals that of the centrum.

3.2.6. Appendicular skeleton

The pectoral girdle preserved in IGM 9519 consist a fragmentary scapula, coracoid, clavicle, and interclavicle (Fig. 10).

The fragment of scapula is presented in IGM 9519 is a flat bone with the proximal and distal ends somewhat curved, which in dorsoventral view shows a sigmoid shape while in anteroposterior view is Y shaped (Fig. 10D and E). The proximal extension of this bone and the coracoid borders the glenoid fossa. The scapular surface that participates in the glenoid surface concave, ovoid, and four times larger than wide. The

Table 2
Measurements (expressed in mm), position, and proportions of vertebral centra of *Acuatpalin carranzai* gen. and sp. nov.

Position	Centra	Length	Height	H/L	Position	Centra	Length	Height	H/L
Atlas-axis	1/2	44.48	83.89	1.9	Dorsal	30	37.03	61.67	1.7
Cervical	3	21.36	57.66	2.7	Dorsal	31	32.04	65.05	2.0
Cervical	4	24.13	50.59	2.0	Dorsal	32	30.82	61.67	2.0
Cervical	5	23.27	58.14	2.5	Dorsal	33	32.2	-	-
Cervical	6	23.83	56.37	2.4	Dorsal	34	32.63	70.36	2.1
Cervical	7	28.25	54.58	1.9	Dorsal	35	32.96	-	-
Cervical	8	28.68	51.42	1.8	Dorsal	36	31.42	69.41	2.2
Cervical	9	25.5	58.97	2.3	Dorsal	37	33.96	69.94	2.0
Cervical	10	27.55	57.29	2.0	Dorsal	38	33.84	74.09	2.2
Cervical	11	25.75	-	-	Dorsal	39	34.16	73.57	2.1
Cervical	12	28.19	61.99	2.2	Dorsal	40	33.91	77.47	2.3
Cervical	13	28.27	61.55	2.2	Dorsal	41	31.03	74.5	2.4
Cervical	14	28.1	60.79	2.2	Caudal	42	30.29	70.99	2.3
Cervical	15	29.88	-	-	Caudal	43	32.9	69.31	2.1
Cervical	16	28.69	-	-	Caudal	44	30.92	73.89	2.4
Cervical	17	31.52	65.89	2.0	Caudal	45	25.28	78.41	3.1
Cervical	18	30.17	64.99	2.1	Caudal	46	30.07	79.36	2.6
Cervical	19	30.57	62.45	2.0	Caudal	47	34.05	77.07	2.3
Dorsal	20	31.21	62.39	2.0	Caudal	48	-	-	-
Dorsal	21	31.76	59.4	1.9	Caudal	49	32.33	76.36	2.4
Dorsal	22	33.25	55.93	1.7	Caudal	50	32.17	72.74	2.3
Dorsal	23	37.11	62.76	1.7	Caudal	51	28.5	77.6	2.7
Dorsal	24	31.08	62.62	2.0	Caudal	52	34.11	74.4	2.2
Dorsal	25	33.31	59.86	1.8	Caudal	53	32.66	72.14	2.2
Dorsal	26	32.84	55.68	1.7	Caudal	54	30.81	69.34	2.2
Dorsal	27	36.86	55.92	1.5	Caudal	55	33.38	-	-
Dorsal	28	32.13	62.31	1.9	Caudal	56	29.54	-	-
Dorsal	29	34.09	57.82	1.7					

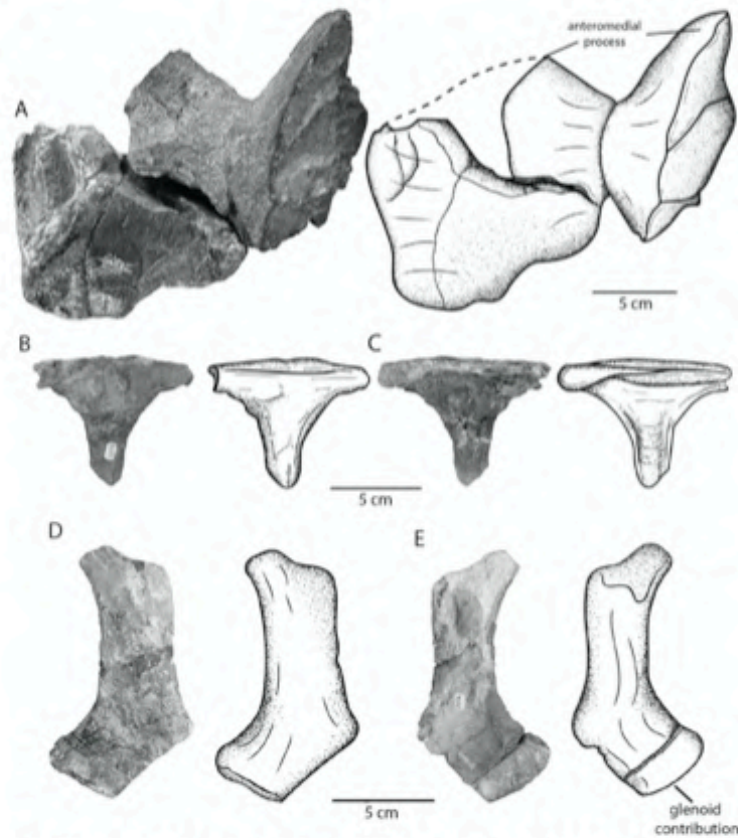


Fig. 10. Photographs and idealized line drawings of scapular girdle bones of IGM 9519, holotype and only specimen of *Acuetspalin carranzai* gen. et sp. nov., photographed under white light and non-coated. A) Coracoids in posterior view. B) Interclavicular in anterior view. C) Interclavicular in posterior view. D) Right scapula in external view. E). Right scapula in internal view.

scapula shaft is ovoid shape in cross-section.

Remains of both coracoids rest on the vertebral column (Fig. 2); the right one is partially preserved, and only small fragments are attributed to left one (Fig. 10A). They are thick, flat, and trapezoidal bones, whose anterior and posterior regions become thinner. The distal end of the left coracoid shows part of the glenoid fossa; this articular facet for the humerus forms a rugose, convex, and oval surface that is five times longer than wide. The entire medial surface of both coracoids forms the inter-coracoidal joint, which is a gable-roof structure rather than flat and displays 175 degrees of external inclination. Given their incomplete preservation, it is not possible to determinate the presence of the "anterior notch", but the impression of right coracoid in the sediment shows that the anterior coracoid notch is not present. Anteromedial process in IGM 9519 is poorly develop like in *Platypterygius hercynicus* or *Maispodylus lindaei* (Kolb and Sander, 2009; Maxwell and Caldwell, 2006) (Fig. 10A).

The proximal end of the right clavicle is preserved in IGM 9519; this is a thin bone as rod shape and somewhat curved. The interclavicle is a T shaped bone (Fig. 10B). The three projection are about equally long, the transverse bar anteriorly is the comparatively robust and U shaped in cross section, while the posteriorly directed medial stem are thin, and L shaped in cross section. The dorsal surface of this bone is flat and smooth and articulates with the clavicle.

3.2.7. Forefin

In IGM 9519, only the posterior half of the left humerus is preserved. In this fragment, the posterior edge is concave and both distal ends are expanded showing that the humerus could have the shape of an "T", narrow in the middle expanded at both ends (Fig. 11). In dorsal view, the humerus exhibits well developed trochanter near to its proximal end part, in which the anterior surface is rounded. In ventral view, this bone shows a triangular deltopectoral crest. The proximal articular facet of this bone is an expanded ovoid cavity with a rough surface that probably occupies the large part of the proximal surface; in the opposite position, the ulnar facet is a smaller triangular concavity exposed the distal surface.

In IGM 9519, fragments of the ulna, radius, and intermedium of the left forefin are preserved in life position and show the dorsal surface (Fig. 11F). The ulna seems to be pentagonal, with slightly concave borders, and shows a convex dorsal surface. The radius is a rhomboidal bone, slightly longer than high, with convex borders. In proximal view the surface of the radius articulates with the humerus; in opposition, in the distal view the surface of the radius articulates with the intermedium. Only the triangular proximal region of the intermedium is preserved forming an acute angle of 45°. Although the proximal surface of the intermedium is divided in two surfaces that articulates with radius anteriorly and the ulna posteriorly (Fig. 11F); this bone does not have contact with the humerus.

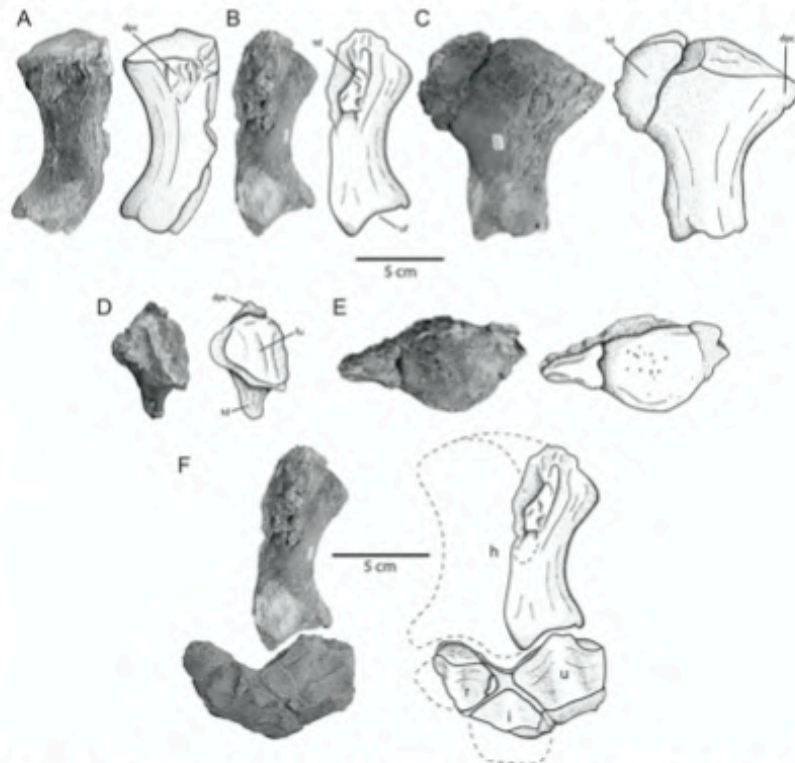


Fig. 11. Photographs and idealized line drawings of forefin bones of IGM 9519, holotype and only specimen of *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. A) Left humerus in ventral view. B) Left humerus in dorsal view. C) Left humerus in posterior view. D) Left humerus in ventral view. E) Left humerus in proximal view. F) Ventral view of the articulation between the left humerus, ulna, intermedium, and radius. Abbreviations: dpc, deltopectoral crest; fu, ulnar facet; h, humerus; i, intermedium; r, radius; td, trochanter dorsalis; u, ulna.

4. Discussion

4.1. Taxonomical remarks

The family Ophthalmosauridae is diagnosed based on at least the following three exclusive characters: the extracondylar area of the basioccipital is reduced; large part of the angular is laterally exposed reaching the anterior extension of the surangular; and the presence of an additional zeugopodial element is located in front of the radius and associated with at least one digit (Motani, 1999; McGowan and Motani, 2003). The inclusion of *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. as an unquestionable member of this family is based on the presence of first character (Fig. 7).

Among ophthalmosaurids, members of the subfamily Platypterygiinae (Fischer et al., 2012) share the possessing of the following characters: square tooth roots in cross-section; an extremely reduced extracondylar area of the basioccipital; prominent dorsal and ventral trochanters on humerus; ischiopubis lacking an obturator foramen. Here again, *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. is identified as part of Platypterygiinae because it possesses the first two characters mentioned before.

Furthermore, in *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. the parietal foramen is surrounded only by the parietals. In contrast, in other ophthalmosaurid the foramen is surrounded only by the frontals and parietals as in *Platypterygius hercynicus* and *Platypterygius australis* and *Athabascasaurus bitumineus* (Fischer, 2012, Fig. 2; Kear, 2005;

Druckenmiller and Maxwell, 2010, Fig. 5). In other ophthalmosaurids this foramen is enclosed by the frontals, as in *Arthropterygius chrisorum*, *Arthropterygius? hoybergeti*, *Ophthalmosaurus* and *Leninia stellans* (Zverkov and Prilepskaya, 2019, fig. 2; Druckenmiller et al., 2012, fig. 13; Fischer et al., 2013, Fig. 4).

While, *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. shows a unique combination of characters that are present in other ophthalmosaurids. This new species has tooth crowns strongly ornamented with apicobasal ridges, as it also occurs in *Aegirosaurus leptospondylus*, *Brachypterygius extremus*, *Ophthalmosaurus icenicus*, *Pervushovisaurus hannoykensis*, *Platypterygius australis*, *P. hercynicus*, *P. sachicaram*, *Simbriskiasaurus birjukovi* and *Undorosaurus gorodischensis* (Páramo, 1997; Bardet and Fernández, 2000; Kear, 2005; Fischer, 2012; Fischer et al., 2014c; Moon and Kirton, 2016; Zverkov and Efimov, 2019); other ophthalmosaurids have tooth crowns smooth or subtly ridged. The tooth root is quadrangular in cross section near to the crown base in *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., *Brachypterygius extremus*, *Grendelius alekseevi*, *Undorosaurus gorodischensis*, *Sveltonectes insolitus*, *Pervushovisaurus hannoykensis*, *Simbriskiasaurus birjukovi*, *Platypterygius hercynicus*, *Platypterygius sachicaram*, and *Platypterygius australis* (Fischer et al., 2014a, 2014b, 2014c; Kear, 2005) while in other ophthalmosaurids, as *Arthropterygius? lundii*, *Arthropterygius? hoybergeti*, *Mollesaurus periallus* and *Ophthalmosaurus icenicus*, this tooth section is rounded (Roberts et al., 2014; Zverkov and Prilepskaya, 2019; Moon and Kirton, 2018). The nasal bone lacks lateral "wing" in *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. (Fig. 4), *Platypterygius australis*, *Platypterygius americanus*, *Platypterygius*

hercynicus, *Athabascasaurus bitumineus*, *Brachypterygius extremus*, *Grendelius alekseevi* (Kear, 2005, Fig. 2; McGowan, 1972, plate 2, Fischer, 2012, Fig. 2; Druckenmiller and Maxwell, 2010, Fig. 5; Moon and Kirton, 2018, Fig. 37); contrary this nasal "wing" is present in *Acamptonectes densus*, *Pervushovisaurus bannovkensis*, *Ophthalmosaurus icenicus*, *Arthropterygius? lundii*, *Arthropterygius? hoybergeri*, and, *Arthropterygius chrisarum* (Fischer et al., 2012; Fischer et al., 2014a, 2014b, 2014c; Moon and Kirton, 2016, Fig. 4; Roberts et al., 2014; Zverkov and Prilepskaya, 2019 Fig. 2).

Moreover, *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., *Platypterygius australis*, *Paraophthalmosaurus savelleiensis*, *Undorosaurus gorodischensis* and *Caypullisaurus bonapartei* have parietals with a robust supra-temporal process (Kear, 2005; Zverkov and Efimov, 2019) while this process is slender in *Ophthalmosaurus icenicus*, *Mollesaurus periallus*, *Leninia*, *Arthropterygius? lundii*, *Arthropterygius? hoybergeri*, and, *Arthropterygius chrisarum* (Fischer et al., 2013; Roberts et al., 2014; Zverkov and Prilepskaya, 2019). The interparietal symphysis almost comprises the total length of the parietals in *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. (Fig. 4), *Platypterygius australis*, *Plutoniosaurus bedengensis*, *Platypterygius hercynicus*, and *Athabascasaurus densus* (Kear, 2005; Efimov, 1997; Fischer, 2012; Druckenmiller and Maxwell, 2010); in its place, the interparietal symphysis is shorter in *Arthropterygius? hoybergeri* and *Arthropterygius? lundii* (Zverkov and Prilepskaya, 2019). In *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., is absence of posterior medial notch between the parietal; as in *Platypterygius hercynicus*, *Leninia stellans* and *Ophthalmosaurus icenicus* (Fischer, 2012; Fischer et al., 2013; Moon and Kirton, 2018). While the posterior medial notch between the parietal is present in *Arthropterygius? hoybergeri*, and *Arthropterygius volgensis* (Zverkov and Prilepskaya, 2019). The carotid foramen is located on the posterior surface of the basisphenoid in *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. (Fig. 6), and, *Arthropterygius? hoybergeri*, *Arthropterygius volgensis*, and, *Arthropterygius chrisarum* (Maxwell, 2010; Fernández and Maxwell, 2012; Zverkov et al., 2015a, 2015b) while in other ophthalmosaurids this foramen is present on the basisphenoid ventral surface.

In *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. the basiptyergoid processes of basioccipital is anterolaterally expanded (Fig. 7), as it occurs in *Maiaspondylus lindoei*, *Platypterygius australis*, *Undorosaurus gorodischensis*, *Brachypterygius extremus*, *Grendelius alekseevi*, and *Acamptonectes densus* (Maxwell and Caldwell, 2006; Kear, 2005; Zverkov and Efimov, 2019; Moon and Kirton, 2018; Zverkov et al., 2015a, 2015b; Fischer et al., 2012); in other ophthalmosaurids the basiptyergoid processes is only anteriorly expanded, as in *Arthropterygius? hoybergeri*, *Arthropterygius volgensis*, *Arthropterygius chrisarum*, *Paraophthalmosaurus savelleiensis*, and *Plutoniosaurus bengensis* (Delsett et al., 2018; Zverkov and Prilepskaya, 2019; Arkhangelsky, 1997; Efimov, 1997), or it is only laterally expanded as in *Undorosaurus nessovi*, *Sisteronia seeleyi* and *Platypterygius platyductylus* (Zverkov and Efimov, 2019; Fischer et al., 2014a, 2014b, 2014c).

The stapedial shaft is moderate slender in *A. carranzai* gen. et sp. nov. (Fig. 8), *Athabascasaurus bitumineus*, *Ophthalmosaurus natans*, *Platypterygius hercynicus*, *Platypterygius platyductylus* and *Undorosaurus gorodischensis* (Druckenmiller and Maxwell, 2010; Moon and Kirton, 2018; Kear, 2005; Zverkov and Efimov, 2019), another condition that contrast with the stapedial shaft is extremely slender as *Arthropterygius? hoybergeri*, *Arthropterygius? lundii*, and *Acamptonectes densus* (Delsett et al., 2018; Roberts et al., 2014; Zverkov and Prilepskaya, 2019; Fischer et al., 2011); in other ophthalmosaurids this region is extremely thick as in *Sisteronia seeleyi* and *Grendelius alekseevi* (Fig. 12; Fischer, 2012).

Acuetzpalin carranzai gen. et sp. nov., *P. australis* and *P. hercynicus* share the presence of a straight posterior edge of coracoid (Zammit et al., 2010; Kolb and Sander, 2009), which contrast with the rounded posterior edge of this bone respectively observed in *Caypullisaurus bonapartei* (personal observations JIBL) *Arthropterygius? hoybergeri*, *Arthropterygius? lundii* (Delsett et al., 2018; Roberts et al., 2014), and

triangular in *Sveltonectes insolitus* (Fischer et al., 2011, Fig. 4). The anteromedial process of coracoid is small in *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. (Fig. 9), *P. australis* and *P. hercynicus*, and *Plutoniosaurus* (Zammit et al., 2010; Kolb and Sander, 2009; Efimov, 1997). In contrast, this process is prominent in *Ophthalmosaurus icenicus*, *Acamptonectes densus*, *Arthropterygius? hoybergeri*, *Arthropterygius? lundii*, *Arthropterygius chrisarum*, *Undorosaurus gorodischensis*, and *Caypullisaurus bonapartei* (Moon and Kirton, 2016; Fischer et al., 2012; Delsett et al., 2018; Roberts et al., 2014; Zverkov and Prilepskaya, 2019; Moon and Kirton, 2018; Zverkov and Efimov, 2019). The coracoid medial facet is elongated in *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., *Arthropterygius chrisarum*, *Ophthalmosaurus*, *Acamptonectes densus*, *Paraophthalmosaurus savelleiensis*, while this facet is thickened dorsoventrally in *Grendelius alekseevi*, *Caypullisaurus bonapartei*, *Undorosaurus gorodischensis*, *Sveltonectes insolitus*, and *Platypterygius australis* (Zverkov et al., 2015a, 2015b; Zverkov and Efimov, 2019; Fischer et al., 2011; Zammit et al., 2010).

Additionally, the joint between the coracoids forms a posterior flat angle of 180–160° in *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., *Platypterygius australis*, *Platypterygius hercynicus*, *Sveltonectes insolitus*, *Plutoniosaurus*, *Paraophthalmosaurus* (Kolb and Sander, 2009; Fischer et al., 2011; Arkhangelsky, 1997; Efimov, 1997). The articulate forms an obtuse angle of 150–130° in *Undorosaurus gorodischensis*, *Caypullisaurus bonapartei*, and *Grendelius alekseevi* (Zverkov and Efimov, 2019; Zverkov et al., 2015a, 2015b) and less than 130° in *Arthropterygius chrisarum*, *Arthropterygius? lundii* and *Arthropterygius volgensis* (Zverkov and Prilepskaya, 2019). Finally, ophthalmosaurids show three distribution patterns of epipodial bones. The first pattern includes the entire contact between the ulna and radius medial facets; the second pattern exhibits the total separation of these bones by the intermedium that has no contact with the humerus; and the third pattern also shows the complete separation of ulnar and radius by intermedium but this last bone joints the humerus. *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. (Fig. 11), as in *Arthropterygius chrisarum* or *Undorosaurus Kielanae* (Zverkov and Prilepskaya, 2019; Tyborowski, 2016 Fig. 7). Other ophthalmosaurids show the epipodial pattern one, as *Ophthalmosaurus icenicus* (Kirton, 1983, fig. 30; Moon and Kirton, 2016, fig. 33); contrary, *Aegirosaurus leptospondylus*, *Brachypterygius extremus*, *Grendelius alekseevi*, and *Ophthalmosauridae* indet: CPC 307, have the epipodial pattern three (see, Moon and Kirton, 2018, fig. 42; Zverkov et al., 2015a, 2015b; Buchy and López-Oliva, 2009).

4.2. Phylogenetic analysis

The phylogenetic tree selected in this work to describe the relationships of *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., results from the strict consensus analysis of the 18 most parsimonious trees (MPT). These MPT are 318 steps length, Consistency Index of 0.39, and Retention Index of 0.66 (Fig. 12, Fig. A3). The complete description of the phylogenetic analysis performed in this work is present in Appendix A. The present hypothesis recovers the monophyly of Ophthalmosauridae and Platypterygiinae, as well as the inclusion of *Acuetzpalin carranzai* as an unquestionable new member of Platypterygiinae.

In the present phylogeny (Node F in Fig. 12 and A.3), the family Ophthalmosauridae (sensu Zverkov and Prilepskaya, 2019) is supported by five synapomorphies: the absence of basioccipital peg; [42:1]; extensive angular lateral exposure [58:1]; plate like trochanter dorsalis [76:1]; one preaxial accessory digits on forefin [87:1]; and size of anterior accessory epipodial facet of the humerus, well pronounced but not as large as radial facet [108:1]. Additional, the members of these clade share eight homoplasies: processus narialis of the prefrontal [15:1]; extracondylar area of basioccipital reduced and nonexistent ventrally [40:2]; humerus distal and proximal ends in dorsal view nearly equal or proximal end slightly wider than distal end [78:1]; anterior accessory epipodial element anterior to radius with associated facet on humerus [79:2]; humerus with posterodistally deflected ulnar

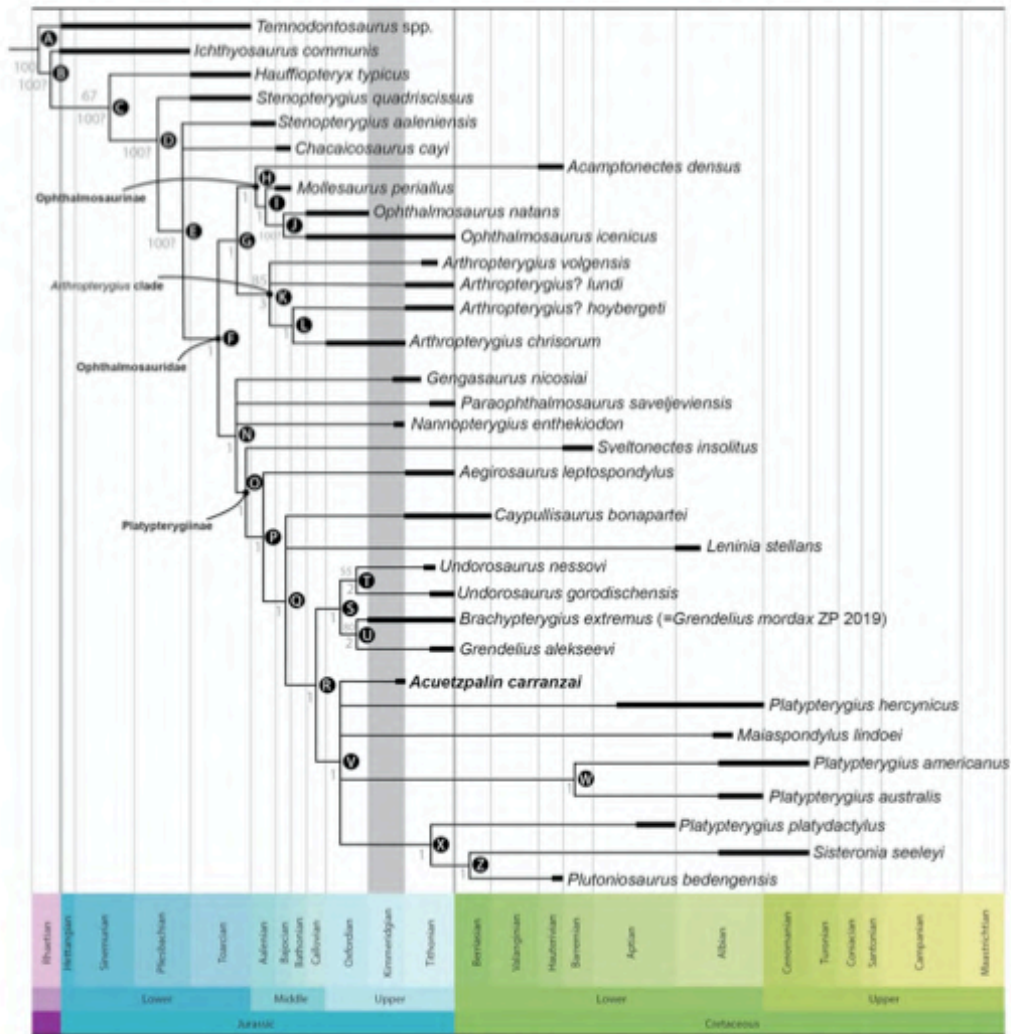


Fig. 12. Phylogenetic hypothesis of the family Ophthalmosauridae, including *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., and stratigraphically calibrated. Bremer (greater than 1) and bootstrap (greater than 50%) support values are shown above and below near each node (complete description of this hypothesis is available in Appendix A).

facet and distally facing radial facet [80:1]; lunate shape of anterior accessory epipodial element [82:1]; the absence of notching of anterior facet of leading edge elements of fore fin in adults [86:]; and posterior enlargement of forefin [88:1]. *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. shares the synapomorphy 42:1 and the homoplasy 40:2.

Our result shows that ophthalmosaurids form two large monophyletic unnamed groups. The first consists of the subfamily Ophthalmosaurinae phylogenetically defined by Fischer et al. (2012) plus the clade *Arthropterygius* defined by Zverkov and Prilepskaya (2019), and is supported on four characteristics; a single synapomorphy, the lateral wing of nasal well developed [14: 1]; and three homoplasies, the suture between the atlas-axis is not visible [61:1], the coracoid rounded [66:0], and the femur has a ventral process well developed and plate like while its dorsal process is poor developed [96:1] (Node G in Fig. 12 and A3). The second of these unnamed clades includes the subfamily

Platypterygiinae, named by Arkhangelsky (2001) and phylogenetically defined by Fischer et al. (2012), plus the somewhat problematic *Nannopterygius*-group that includes *N. enthekiodon*, *Gengasaurus nicosiai*, and *Paraophthalmosaurus savejjeviensis*. Members of this second clade have three synapomorphies and a single homoplasy, which respectively are: in adult individuals the teeth are quadrangular in cross section near to the crown base [3:1], the prefrontal has a dorsomedial expansion [16:1], the ischium or ischium-pubis is rod-like [95:1], and the acromion process of scapula is prominent [70:1] (Node N in Fig. 12 and A.3). *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. is part of the second unnamed group because it possesses the synapomorphy 3:1.

In the result of the analysis of this word the subfamily Platypterygiinae. (Node O in Fig. 12 and A.3), is supported by two synapomorphies, the presence of the processus temporalis in the frontal [25:1] and the medial facet of coracoid is extremely thickened

dorsoventrally [69:1], and well as on three homoplasies, the humerus has no posterodistally deflected ulnar facet and its distal end is not facing the radial facet [80:0], the ischium-pubis in adults is present but it lacks the obturator foramen [94:2], and the femur has a conspicuous plate-like ventral process while its dorsal process is comparatively small [96:1]. *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. is part of this clade because it shows the synapomorphy 25:1 and the homoplasy 80:0.

Our hypothesis shows an unnamed monophyletic clade including Platypterygiinae without *Sveltonectes* is supported by four homoplastic characters (Node P in Fig. 12 and A.3). In this group the crown tooth are strongly ornamented with prominent longitudinal ridges [1:0], teeth are relatively large (the tooth length is over 0.1 of the skull length)[6:0], the posterior edge of jugal articulates with the postorbital and quadratojugal [22:0], and the parietal medial symphysis is long [104:0]. *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. is part of the second unnamed group because it has the characters 1:0 and 104:0.

In the present hypothesis, an unnamed paraphyletic clade is defined by Node Q. This group, including Platypterygiinae less *Sveltonectes* and *Aegirosaurus*, the relationships of *Caypullisaurus*, *Leninia* plus an unnamed clade (defined in the node R) are unresolved (Fig. 12 and A.3). Members of this clade share a single synapomorphy, the lacrimal forms the posterior border of naris [18:1], and also have five homoplasies, including the presence of a maxillary processus narialis [11:0], the postorbital portion of jugal is anteroposteriorly wide [23:1], the forefin has two or more postaxial accessory digits [88:2]. Unfortunately, *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. does not have conserved these features.

In the present hypothesis, Node R represents a natural clade that involves two subgroups, the *Undurosaurus*-group (including the species of *Undurosaurus*, *Brachypterygius*, and *Grendelius*) and the *Platypterygius*-group (including *Acuetzpalin*, *Platypterygius*, *Maispondylus*, *Sisteronia*, and *Plutoniosaurus*). This node is well supported on a combination of six homoplastic characters: the parietal foramen is surrounded only by frontals [24:1], there is a broad post-frontal/postorbital contact (visible in lateral view) [28:1], the anterior end dentary is rounded [55:1], the suture between the atlas and axis is not visible [61:1], one digit is directly supported by the intermedium [89:0], and the carpals 2 and 3 are in contact with the intermedium [90:2]. *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. is identified as part of Node R because it shows the character 61:1.

Finally, *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. is nested Node V of the present phylogenetic tree (Fig. 12, A.3), which is supported in three synapomorphies: the peripheral portion of scleral plates are thick [59:1], the anteromedial process of coracoid is anteroposteriorly short [67:0], and the dorsal and ventral processes of femur are plate-like, demarked from the head of the femur and extending up to mid-shaft [96:2]. These node is also supported on five homoplasies: the posterior process of nasal dorsally overlaps the postfrontal [26:1], the basioccipital has a raised opisthotic facet [44:1], the atlas-axis has a ventral keel [60:1], the deltopectoral crest of humerus is very large [77:2], and there are two preaxial accessory digits on the forefin [87:2]. *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. is identified as part of this clade because it shows one synapomorphy, 67:0, and three homoplasies, 26:1, 44:1, and 77:2. Unfortunately, the relationships among taxa of Node V, including *Acuetzpalin carranzai*, are unclear.

5. Conclusions

The taxonomical diversity of Ophthalmosauridae from paleotropical regions is comparatively poorly known. In the case of Mexico, there are few reports of ophthalmosaurids from the Tithonian deposits of the La Casita Formation in northern state of Coahuila, which include a specimen described as *Ophthalmosaurus* cf. *icenicus* (CPC 238) a indeterminate Ophthalmosaurids (CPC 307) and numerous unidentified isolated bones (Buchy, 2007, 2010; Buchy and López-Oliva, 2009) and numerous specimens not studied yet from the Kimmeridgian deposits of

the Sabinal Formation at the Llano Yosobé site in southern state of Oaxaca (Alvarado-Ortega et al., 2014). Therefore, *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. is the first Kimmeridgian ophthalmosaurid species described in Mexico, the second species identified in this country, and the first platypterygiin for the Jurassic Caribbean region of North America. Into this framework, the accurate taxonomical identification of IGM 9519 has important implications because this fills a peculiar geographical and temporal hiatus in the fossil record of these marine reptiles. This finding also provides new clues about the morphological diversity of ophthalmosaurids, as the discovery of the internal carotid opening on the basisphenoid that previously considered an autapomorphic condition of *Arthropterygius* (Maxwell et al., 2016) and now revealed as a homoplastic condition independently developed in both ophthalmosaurid subfamilies, Ophthalmosaurinae and Platypterygiinae; and the peculiar occurrence of the parietal foramen only surrounded by the parietals.

The inclusion of *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. into a phylogenetic analysis results in a relatively well-resolved hypothesis, which in general recovers the same clades of previous studies. In this analysis, this new Mexican ophthalmosaurid is nested within the subfamily Platypterygiinae.

Whithin Ophthalmosauridae, *Brachypterygius*, *Grendelius*, *Maispondylus*, and *Aegirosaurus* have a distinctive feature in the forelimb, the articulate between the intermedium and humerus and the consequent separation of the radius from the ulna. In other members of this family, the radius and ulna join and separate the intermedium from the humerus (Fernández and Campos, 2015, Fig. 3). The forelimb condition observed in *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. and *Criopterygius kielanae* (Tyborowski, 2016) is peculiar because reveals an alternative distribution of the forelimb bones as far unknown in Platypterygiini, in which the proximal extension of the intermedium separates the radio from the ulna and does not have contact with the humerus. *Criopterygius kielanae* is excluded from the present study because the single specimen known is extremely incomplete and fragmentary (Tyborowski, 2016). Zverkov and Efimov (2019, p. 1187) claim that *C. kielanae* belongs to genus *Undurosaurus*; however, this proposition still requires an accurate review. *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. differs from the *Undurosaurus* species, probably including *Undurosaurus* (*Criopterygius*) *kielanae*, because the first has the opening of the intercarotid fossa is exposed on the posterior basisphenoid surface while in the lasts, this opening is present on the ventral basisphenoids surface (this opening is unknown in *U. kielanae*). This apparent convergent condition of the forelimb is also present in at least one Ophthalmosaurini, *Arthropterygius chrisorum*, as noted by Zverkov and Prilepskaya (2019).

In the Late Jurassic and Early Cretaceous, the Caribbean region was the western Tethys Sea. Therefore, the paleontological record of this region is pivotal to understand the distribution of marine organisms during and beyond such period of the history because this sea was a natural route around the planet and between both hemispheres. One of the most important episodes of the world biogeography involves the emergence of the Caribbean region, as a product of the breakdown of Pangea during the Jurassic, which gave rise to an intercontinental marine pathway that spread from East to West separating Laurasia from Gondwana, the Hispanic Corridor (Smith, 1983). This corridor worked since at Pliensbachian with events of intermittent events of opening during the Upper Jurassic and was an important dispersion route for marine reptiles as thalattosuchian metriorhynchids, plesiosaurs, turtles, as well as ichthyosaurs (Fernández and Iturralde-Vinent, 2000; Gasparini and Iturralde-Vinent, 2006; Barrientos-Lara et al., 2015; Barrientos-Lara et al., 2016; Barrientos-Lara et al., 2018; among others). Although comparatively low, the diversity of Late Jurassic (Kimmeridgian and Tithonian) ichthyosaurs in Mexico have an important element, *Acuetzpalin carranzai*, to be included in the efforts to understand biogeographical processes on the Caribbean region during the Mesozoic.

Declaration of competing interest

All authors declare that we have no financial and personal relationship with other persons or organizations that may improperly influence (skew) our work or state.

CRediT authorship contribution statement

Jair Israel Barrientos-Lara: Conceptualization, Formal analysis, Writing - original draft, Investigation. **Jesús Alvarado-Ortega:** Conceptualization, Writing - review & editing, Project administration, Funding acquisition.

Acknowledgements

We thank E. Maxwell, N.G. Zverkov and an anonymous reviewer for providing a thorough and helpful review of this manuscript. We are in debt with the institutions and people that made this research possible. Dr. Oscar Carranza Castañeda, Ms. in Sc. René Hernández Rivera, and Dr. Ana Bertha Villaseñor-Martínez kindly provide us with valuable historical information about the specimen described here. Mr. Quintos prepared this specimen. Mr. M. Contreras got part of the photographs that illustrate this work. We thank the kind help of S. Chapman during the review of specimens deposited in the NHM; Mis. V. Romero Mayen for the access and assistance in the CNP, UNAM; M. Reguero for your help and allow us the access in the MLP; A. Garrido kindly provided access to the collection of MOZ. This paper constitutes a partial fulfillment of the requirements of the Posgrado en Ciencias Biológicas of UNAM, as part of the PhD degree of Barrientos-Lara Jair Israel. UNAM provided the financial supported for this research throughout the DGAPA-PAPIIT subventions IN207314 and IN209017. JIBL was partially supported via a personal PhD grant from CONACyT.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102456>.

References

- Alvarado-Ortega, J., Barrientos-Lara, J.I., Espinosa-Arrubarrere, L., Melgarejo-Damián, M.P., 2014. Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca state, southern Mexico. *Paleoentol. Electron.* 17 (2,24A), 1–25. paleo-electronica.org/content/2014/773-tlaxiaco-jurassic-vertebrates.
- Arkhangelsky, M.S., 1997. On a new ichthyosaurian genus from the lower volgian substage of the saratov, volga region. *Paleontol. J.* 32, 87–90.
- Arkhangelsky, M.S., 1998. On the ichthyosaur genus *Platypterygius*. *Paleontol. J.* 32, 611–615.
- Arkhangelsky, M.S., 1998. On a new ichthyosaurian genus from the Lower Volgian substage of the Saratov, Volga region. *Paleontol. J.* 31 (1), 87–91.
- Arkhangelsky, M.S., 2001. On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian stage of the Volga region near Ulyanovsk. *Paleontol. J.* 35 (6), 629–634.
- Arkhangelsky, M.S., Averianov, A.O., Pevushov, E.M., Rataikov, V.Y., Zozzyrev, N.Y., 2008. On ichthyosaur remains from the Cretaceous of the Voronezh Region. *Paleontological J.* 43 (3), 287–291. <https://doi.org/10.1134/S0031030108030106>.
- Arkhangelsky, M.S., Zverkov, N.G., 2014. On a new ichthyosaur of the genus *Undorosaurus*. *Proceed. Zool. Inst. RAS* 318, 187–196.
- Barlet, N., Fernández, M., 2000. A new ichthyosaur from the upper Jurassic lithographic limestones of bavaria. *J. Paleontol.* 74 (3), 503–511.
- Barlet, N., Falconnet, J., Fischer, V., Housseye, A., Jouve, S., Pereda-Suberbiola, X., Pérez-García, A., Vincent, P., 2014. Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Res.* 26, 869–887.
- Barrientos-Lara, J.I., Fernández, M.S., Alvarado-Ortega, J., 2015. Kimmeridgian pliosauroids (sauropterygia, plesiosauria) from Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. *Rev. Mex. Ciencias Geol.* 32 (2), 293–304.
- Barrientos-Lara, J.I., Herrera, Y., Fernández, M.S., Alvarado-Ortega, J., 2016. Occurrence of *oxonoesus* (crocodylomorpha, metrioichthyidae) in marine Jurassic deposits of Oaxaca, Mexico. *Rev. Bras. Paleontol.* 19, 415–424.
- Barrientos-Lara, J.I., Alvarado-Ortega, J., Fernández, M.S., 2018. The marine crocodile *maleficotouchus* (thalatsochua, metrioichthyidae) from the kimmeridgian deposits of Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. *J. Vertebr. Paleontol.* <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1478419>.
- Baur, G., 1887. On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. *Am. Nat.* 21, 837–840.
- Blainville, H. M. de, 1835. Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédé de l'analyse d'un système général d'erpé tologie et d'amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, Paris 4, 233–296.
- Boulenger, G.A., 1904. Exhibition of, and remarks upon, a paddle of a new species of ichthyosaur. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1, 424–426.
- Bremer, K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10, 295–304.
- Brull, F., 1907. Ein neuer Ichthyosaurus aus der norddeutschen Kreide. *Palaestographica* 54, 139–152.
- Buchy, M.C., 2007. Mesozoic Marine Reptiles from North-East Mexico: Description, Systematics, Assemblages and Palaeobiogeography. Unpublished PhD thesis) University of Karlsruhe, Germany, pp. 98.
- Buchy, M.C., 2010. First record of *Ophthalmosaurus* (reptilia: ichthyosauria) from the titonian (upper Jurassic) of Mexico. *J. Paleontol.* 84, 149–155.
- Buchy, M.C., López-Oliva, J.G., 2009. Occurrence of a second ichthyosaur genus (reptilia: ichthyosauria) in the late Jurassic gulf of Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 61, 233–238.
- Carter, A.M., 1846. Notice of the jaws of an ichthyosaur from the chalk in the neighbourhood of cambridge. *Rep. Br. Assoc. Adv. Sci.* 15, 60.
- De la Beche, H.T., Conybeare, W.D., 1821. Notice of the discovery of a new Fossil Animal, forming a link between the Ichthyosaurus and Crocodile, together with general remarks on the Osteology of the Ichthyosaurus. *Trans. Geol. Soc. Lond.* 5, 559–594.
- Del Campana, D., 1905. Fossili del Giura superiore dei Sette Comuni in provincia di Vicenza, vol. 23. Instituto di studi superiori, sezione, pp. 137 scienze fisiche e naturali, firenze.
- Deleert, L.L., Druckenmiller, P.S., Roberts, A.J., Hurum, J.H., 2018. A new specimen of *Palvénia hoybergi*: implications for cranial and pectoral girdle anatomy in ophthalmosaurid ichthyosaurs. *PeerJ* 6, e5776. <https://doi.org/10.7717/peerj.5776>.
- Deleert, L.L., Roberts, A.J., Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., 2017. A new ophthalmosaurid (ichthyosauria) from svalbard, Norway, and evolution of the ichthyopterygian pelvic girdle. *PLoS One* 12, e0169971.
- Deleert, L.L., Roberts, A.J., Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., 2019. Osteology and phylogeny of late Jurassic ichthyosaurs from the slottmøya member lagerstätte (spitsbergen, svalbard). *Acta Paleontol. Pol.* 64 (X) (xxx-xxx).
- Druckenmiller, P.S., Maxwell, E.E., 2010. A new lower cretaceous (lower albian) ichthyosaur from the clearwater formation, alberta, Canada. *Can. J. Earth Sci.* 47, 1037–1053.
- Druckenmiller, P.S., Maxwell, E.E., 2014. A middle Jurassic (bajocian) ophthalmosaurid (reptilia, ichthyosauria) from the tuxedni formation, Alaska and the early diversification of the clade. *Geol. Mag.* 151, 41–48.
- Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., Kruttsen, E.M., Nakrem, H.A., 2012. Two new ophthalmosaurids (reptilia: ichthyosauria) from the agardhfjellet formation (upper Jurassic: volgian/tithonian), svalbard, Norway. *Norw. J. Geol.* 92, 311–339.
- Efimov, V.M., 1997. A new genus of ichthyosaur from the late cretaceous of the ulyanovsk volga region. *Paleontol. J.* 31, 422–426.
- Efimov, V.M., 1998. An ichthyosaur, *Otschevia Pseudoscythica* gen. et sp. nov. from the Upper Jurassic strata of the Ulyanovsk region. *Paleontol. J.* 32 (2), 187–191.
- Efimov, V.M., 1999a. Ichthyosaurs of a new genus *zuykovia* from the upper Jurassic strata of European Russia. *Paleontologicheskii Zhurnal* 1999, 91–98.
- Efimov, V.M., 1999b. A new family of ichthyosaurs, the *Undorosauridae* fam. nov. from the Volgian stage of the European part of Russia. *Paleontol. J.* 33 (2), 174–181.
- Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39 (4), 783–791.
- Fernández, M.S., 1994. A new long-snouted ichthyosaur from the early bajocian of neuquén basin (Argentina). *Ameghiniana* 31, 291–297.
- Fernández, M.S., Campos, L., 2015. Ophthalmosaurids (ichthyosauria: Thunnosauria): alpha taxonomy, clades and names. *Volúmen en Homenaje a Zulma Gasparini*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15, 20–30.
- Fernández, M., Iruelalde-Vinent, M., 2000. An Oxfordian ichthyosauria (Reptilia) from Viñales, western Cuba: paleobiogeographic significance. *J. Vertebr. Paleontol.* 20 (1), 191–193.
- Fernández, M.S., 1997. A new ichthyosaur from the titonian (late Jurassic) of the Neuquén basin (Argentina). *J. Paleontol.* 71, 479–484.
- Fernández, M.S., 1999. A new ichthyosaur from the los molles formation (early bajocian), neuquén basin, Argentina. *J. Paleontol.* 73 (4), 677–681.
- Fernández, M.S., Maxwell, E.E., 2012. The genus *Arthropterygius* Maxwell (ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the late Jurassic of the Neuquén basin, Argentina. *Geobios* 45, 535–540.
- Fischer, V., 2012. New data on the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* and its implications for the validity of the genus. *Acta Paleontologica Polonica* 57 (1), 123–134.
- Fischer, V., Masure, E., Arkhangelsky, M.S., Godefroit, P., 2011. A new Baramian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia. *J. Vertebr. Paleontol.* 31 (5), 1010–1025.
- Fischer, V., Maisch, M.W., Naish, D., Kosma, R., Liston, J., Joger, U., Krüger, F.J., Fritz, J., Pardo Pérez, J., Tainsh, J., Appleby, R., 2012. New Ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic-Cretaceous boundary. *PLoS One* 7, e29234.
- Fischer, V., Appleby, R.M., Naish, D., Liston, J., Riding, J.B., Brindley, S., Godefroit, P., 2013. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biol. Lett.* 9.
- Fischer, V., Barlet, N., Guimar, M., Godefroit, P., 2014a. High diversity in Cretaceous ichthyosaurs from Europe prior to their extinction. *PLoS One* 9, e84709.
- Fischer, V., Arkhangelsky, M.S., Uspensky, G.N., Sten-shin, I.M., Godefroit, P., 2014b. A New Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae. *Geol. Mag.* 151 (1), 60–70.
- Fischer, V., Arkhangelsky, M.S., Naish, D., Stenshin, I.M., Uspensky, G.N., Godefroit, P., 2014c. *Sibirskisaurus* and *Pervashovisaurus* reassessed: implications for the taxonomy and cranial osteology of Cretaceous platypterygine ichthyosaurs. *Zool. J.*

- Linn. Soc. 171, 822–841.
- Fischer, V., Bardet, N., Benson, R.B.J., Arkhangelsky, M.S., Friedman, M., 2016. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nat. Commun.* 10825. <https://doi.org/10.1038/ncomms10825>.
- Gasparini, Z., Iturralde-Vinent, M., 2006. The Cuban oxfordian herpetofauna in the caribbean seaway. *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol. Abh.* 240, 343–371.
- Goloboff, P.A., Catalano, S.P., 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 34, 221–238.
- Huene, F. von, 1927. Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, pp. 22–29 B 1927.
- Hulke, J.W., 1871. Note on an ichthyosaurus (*I. enteloides*) from kimmeridge bay, doest. *Quarterly Journal of the Geological Society* 27, 440–441.
- Hyatt, A., 1900. Cephalopoda. *Text book of Palaeontology*, Zittel, KA, pp. 502–592.
- Imjay, R.W., 1936. Evolution of the Coahuila peninsula, Mexico; Part IV; geology of the western part of the Sierra de Parras. *Geol. Am. Bull.* 47, 1091–1152.
- Jaekel, O., 1904. Eine neue darstellung von ichthyosaurus. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* 26–34.
- Kear, B.P., 2005. Cranial morphology of *Platypterygius longmani* wade, 1990 (reptilia: ichthyosauria) from the lower cretaceous of Australia. *Zool. J. Linn. Soc.* 145, 583–622.
- Kirton, A.M., 1983. A Review of British Upper Jurassic Ichthyosaurs. Ph.D. thesis. University of Newcastle-upon-Tyne, pp. 239 (The British Library Document Supply Centre, Boston Spa, Yorkshire, thesis number D 47227).
- Koib, C., Sander, P.M., 2009. Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (kuhn 1946) from the lower cretaceous of salzgitter (lower saxony, Germany). *Palaeontographica. Abteilung A (Paläozoologie, Stratigraphie)* 288, 151–192.
- Kuhn, O., 1946. Ein Skelett von *Ichthyosaurus (Platypterygius) Hercynicus* n. sp. aus dem Aptium von Gitter. *Ber. - Naturforschende Ges. Bamb.* 29, 69–82.
- Lydekker, R., 1889. *Palaeozoology: vertebrata*; p. in: In: Nicholson, H.A., Lydekker, R. (Eds.), *A Manual of Palaeontology for the Use of Students with a General Introduction on the Principles of Palaeontology*, vol. 2. W. Blackwood, Edinburgh, pp. 11.
- Marsh, O.C., 1879. A new order of extinct reptiles (*Sauranodontia*) from the jurassic formation of the rocky mountains. *Am. J. Sci. Series 3*, 175–176.
- Marsate, J.A., Buchholz, E.A., Kenney, J.M., Chomst, A.-M., 2006. Vertebral morphology of *Ophthalmosaurus natans* (reptilia: ichthyosauria) from the jurassic sundance formation of Wyoming. *PALUDICOLA* 5, 242–254.
- Maxwell, E.E., 2010. Generic reassignment of an ichthyosaur from the queen elizabeth islands, northwest territories, Canada. *J. Vertebr. Paleontol.* 30 (2), 403–415.
- Maxwell, E.E., Caldwell, M.W., 2006. A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology* 49, 1043–1052.
- Maxwell, E.E., Fernández, M.S., Schoch, R.R., 2012. First diagnostic marine reptile remains from the Aalenian (Middle Jurassic): a new ichthyosaur from south western Germany. *PLoS One* 7 (8), e41692.
- Maxwell, E.E., Dick, D., Padilla, S., Parra, M.L., 2015. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the early cretaceous of Colombia. *Peper in Palaeontol.* 1–12.
- Maxwell, E.E., Dick, D., Padilla, S., Parra, L., M., 2016. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia. *Papers in Palaeontol.* 2, 59–70.
- McGowan, C., 1972. The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America. *Contributions to Geology, University of Wyoming* 11 (1), 9–29.
- McGowan, C., 1974. A revision of the longipinnate ichthyosaurus of the Lower Jurassic of England, with descriptions of two new species (Reptilia: ichthyosauria). *Life Sci. Contribut. Royal Ontario Museum* 97, 1–37.
- McGowan, C., 1991. *Dinosaurs, Spiffies, and Sea Dragons*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 365.
- McGowan, C., Motani, R., 2003. *Ichthyopterygia* (Part 8). In: SUES, H.D. (Ed.), *Handbook of Paleoberpetology*. Verlag Dr Friedrich Pfeil, Munich, pp. 1–175.
- Moon, B.C., 2019. A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia: diapsida). *J. Syst. Palaeontol.* 17 (2), 129–135. <https://doi.org/10.1080/14772019.2017.1394922>.
- Moon, B.C., Kirton, A.M., 2016. Ichthyosaurs of the British middle and upper jurassic Part 1, *Ophthalmosaurus*. *Monogr. Palaeontogr. Soc.* 170 (647), 1–84. <https://doi.org/10.1080/02693445.2016.11963958>.
- Moon, B.C., Kirton, A.M., 2018. Ichthyosaurs of the British middle and upper jurassic Part 2. *Brachypterygius, Nampterygius, macropterygius and taxa invalida*. *Monogr. Palaeontogr. Soc.* 172 (650), 85–197. <https://doi.org/10.1080/02693445.2018.1468139>.
- Morelos-Rodríguez, L., 2012. La geología mexicana del siglo XIX. Una revisión histórica de la obra de Antonio del Castillo, Santiago Ramírez y Mariano Bárcena, vol. 356 Secretaría de Cultura del Estado de Michoacán & Plaza y Valdés, México.
- Motani, R., 1999. On the evolution and homologies of ichthyosaurian forefins. *J. Vertebr. Paleontol.* 19, 28–41.
- Motani, R., 2005. Evolution of fish-shaped reptiles (reptilia: ichthyopterygia) in their physical environments and constraints. *Annu. Rev. Earth Planet Sci.* 33, 395–420.
- M Coy, F., 1867. On the occurrence of ichthyosaurus and plesiosaurus in Australia. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 19, 1–3.
- Nace, R.L., 1939. A new ichthyosaur from the upper cretaceous mowry formation of Wyoming. *Am. J. Sci.* 237, 673–686.
- Olmstead, G., 1999. Dinosaurian cyst biostratigraphy of the La Casita Formation (upper jurassic), Cerro los panales, Chihuahua, Mexico. In: In: Bartolini, C., Wilson, J.L., Lawton, T.F. (Eds.), *Mesozoic Sedimentary and Tectonic History of North-Central Mexico: Boulder, Colorado*, vol. 340. Geological Society of America Special Paper, pp. 111–134.
- Otschev, V.G., Efmov, V.M., 1985. A new genus of ichthyosaurs from the Ulyanovsk Volga Region. *Paleontologicheskii Zhurnal* 1985, 76–80.
- Pantoja-Alor, J., 1962. Resumen de la Geología de la hoja San Pedro del Gallo 13R-k (3) escala 1:100 000, México, D.F. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Carta Geológica de México Serie de 1:100 000, 1 mapa con texto.
- Paparella, I., Maxwell, E.E., Cipriani, A., Roncacci, S., Caldwell, M.W., 2016. The first ophthalmosaurid ichthyosaur from the upper jurassic of the umbrian-marchean apennines (marche, Central Italy). *Geol. Mag.* 1–22.
- Páramo, M.E., 1997. *Platypterygius sachicaram* (Reptilia, Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia. *Revista Ingeominas* 6, 1–12.
- Pérez-Ibarbengoitia, J.M., Hokuto-Castillo, A., de Cereza, Z., 1965. Estratigrafía y Paleontología del Jurásico Superior de la parte centro meridional del estado de Puebla. Reconocimiento geológico del área de Petalcingo-Santa Cruz, Municipio de Acatlán, estado de Puebla. *Palaeontol. Mex.* 21, 1–2.
- Pessagno Jr., E.A., Martin, Ch., 2003. Tectonostratigraphic evidence for the origin of the Gulf of Mexico. In: In: Bartolini, C., Buffer, R.T., Blickwede, J. (Eds.), *The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon Habits, Basin Formation, and Plate Tectonics*, vol. 79. American Association of Petroleum Geologists Memoir, pp. 46–74.
- Prasad, G.V.R., Pandey, D.K., Alberti, M., Fürsich, F.T., Thakkar, M.G., Chauhan, G.D., 2017. Discovery of the first ichthyosaur from the Jurassic of India: Implications for Gondwanan palaeobiogeography. *PLoS One* 12, e0185851.
- Roberts, A.J., Druckenmiller, P.S., Sete, G.-P., Hurum, J.H., 2014. A new upper jurassic ophthalmosaurid ichthyosaur from the slottsmøya member, agardhjellet formation or central spitsbergen. *PLoS One* 9, e103152.
- Russell, D., 1993. Jurassic marine reptiles from cape grassy, melville island, arctic circle. 195–201 In: In: Christie, R.L., McMillan, N.J. (Eds.), *The Geology of Melville Island, Arctic Canada*. Bulletin of the Geological Survey of Canada, vol. 450, pp. 195–201.
- Seeley, H.G., 1869. In: Deighton, B.C. (Ed.), *Index of the Fossil Remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia, from the Secondary System of Strata Arranged in the Woodward Museum of the University of Cambridge*, (Cambridge).
- Seeley, H.G., 1874. On the pectoral arch and forelimb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay. *Q. J. Geol. Soc. Lond.* 30, 696–707.
- Smith, P.L., 1983. The plienbachian ammonite *Duzytes duzytesoides* and early jurassic paleogeography. *Can. J. Earth Sci.* 20, 86–91.
- Spath, L.F., 1930. XLVI—on some ammonoids from the lower greensand. *J. Nat. Hist.* 5 (29), 417–464.
- Tyberowski, D., 2016. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the late jurassic of owadów-brzezinski quarry, Poland. *Acta Palaeontol. Pol.* 61, 791–803.
- Villaseñor-Martínez, A.B., González-Arreola, C., 1988. In: Fauna de Amonitas y Presencia de *Lamelliptychus mucrocostatus* trouth del Jurásico Superior de la sierra de Palotes, Durango, vol. 7. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología Revista, pp. 71–77 1.
- Wagner, A., 1853. Die Characteristic einer neuen Art von Ichthyosaurus aus dem lithographischen Schiefer und eines Zahnes von *Polyptychodon* aus dem Grünsandstein von Kelheim. *Bulletin der königliche Akademie der Wissenschaft, Gelehrte Anzeigen* 3, 25–53.
- Zammit, M., Noeri, s R.M., Kear, B.P., 2010. The Australian Cretaceous ichthyosaur *Platypterygius australis*: a description and review of postcranial remains. *J. Vertebr. Paleontol.* 30, 1726–1735.
- Zverkov, N.G., Efmov, V.M., 2019. Revision of *Underosaurus*, a mysterious late jurassic ichthyosaur of the boreal realm. *J. Syst. Palaeontol.* 17, 1183–1213. <https://doi.org/10.1080/14772019.2018.1515793>.
- Zverkov, N.G., Prilepskaya, N.E., 2019. A prevalence of *Arthropterygius* (ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the late jurassic-earliest cretaceous of the boreal real. *PeerJ* 7, e6799. <https://doi.org/10.7717/peerj.6799>.
- Zverkov, N.G., Arkhangelsky, M.S., Stenshina, I.M., 2015a. A review of Russian Upper Jurassic ichthyosaurs with an intermedium/humeral contact. *Resessing Grensfelds McGowan*, 1979. *Proceedings of Zoological Institute RAS* 319 (4), 558–588.
- Zverkov, N.G., Arkhangelsky, M.S., Pardo-Pérez, J.M., Beznosov, F.A., 2015b. On the upper jurassic ichthyosaur remains from the Russian North. *Proceed. Zool. Inst. RAS* 319 (1), 81–97.

MATERIAL COMPLEMENTARIO

Acuetzpalin carranzai, el ictiosaurio de Cuencamé

Barrientos-Lara, J.I. y Alvarado-Ortega J., 2020. *Acuetzpalin crranzai* gen et sp. nov A new Ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico. Journal of South American Earth Sciences. 98, 102456.

APPENDIX A

Acuetzpalin carranzai gen et sp. nov. a new Platypterygiinae (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico

JAIR ISRAEL BARRIENTOS-LARA ^{1*}, JESÚS ALVARADO-ORTEGA².

PHYLOGENETIC STUDY

The present analyses were performed to assess the relationships of *Acuetzpalin carranzai* gen and sp. described in the main text of this appendix.

List of characters

Characters used in the phylogenetic analysis of *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov., within Ophthalmosauridae. The list of characters is based in Zverkov and Prilepskaya 2019. “*” Character statements and/or coding modified from their original definitions or added. Varnish and hardener covering the holotypes of *Mollesaurus periallus* and *Caypullisaurus bonapartei* have been removed so some coding could be completed and/or changed.

Caypullisaurus bonapartei

8: ?→0, 11: 1→0, 12: 1→?; 15:0→1, 19:1→?, 20:0/1→0, 21: ?→0, 24: ?→0, 29: ?→0, 31: ?→1, 52: ?→1, 55:1→0, 61:1→0, 72:0→?, 73:0→?, 74:0→?, 75: ?→0, 79:1→2, 81:0→?, 83:1→0, 85:1→0, 87:1/2→1, 88:1→2, 89:0→1, 90:1→0, 94:2→?, 95:1→?, 104: ?→0, 107: ?→1, 108:0→2.

Mollesaurus periallus.

2: ?→1, 3: ?→0, 5: ?→0, 6:1→?, 7: ?→1, 8: ?→0, 9: ?→0, 10: ?→1, 12: ?→0, 13: ?→0, 15:0→1, 19:1→0, 21: ?→0, 23:0→1, 25: ?→0, 28: ?→0, 29: ?→0, 30: ?→0, 31: ?→0, 35: ?→0, 41: ?→0, 47: ?→0, 61:0→1, 103: ?→0, 104: ?→0.

The abbreviations of the references used into the list of characters presented below are the following. Arkhangelsky and Zverkov, 2014: AZ 2014; Callaway, 1989: C1989; Druckenmiller and Maxwell 2010: DM 2010; Fernández 2007: F 2007; Fischer et al., 2011: F 2011; Fischer et al., 2012: F 2012; Fischer et al., 2013: F 2013; Fischer et al., 2016: F 2016; Godefroit, 1993: G1993; Maisch and Matzke, 2000: MM 2000; Maxwell, 2010: M2010; Maxwell et al., 2012: M 2012; Maxwell, et al., 2016: M 2016; Mazin, 1982: M1982; Moon, 2017: M 2017; Motani, 1999: M 1999; Roberts et al., 2014: R 2014; Sander, 2000: S 2000; Zverkov and Efimov, 2019 ZE, 2019; Zverkov and Prilepskaya, 2019 ZP 2019; Zverkov et al., 2015b Z 2015.

Some characters of the data set of Zverkov and Prilepskaya (2019) were modified for the analyses presented here. The states of the character 12, the descending process of the nasal on the dorsal border of the nares, were modified following Fischer et al., (2014, character 6) as: with absent (0), present and slender (1) and present and stout dividing completely (29). The states of character 52, the lateral margins of the foramen magnum, were modified as follow: the supraoccipital has minor contribution to the foramen magnum (0), the supraoccipital and exoccipitals show similar contribution in the foramen magnum (1). The character 85 of the present analysis, pisiform element, includes data from characters 64 and 67 proposed by Fischer et al. (2016) and used by of Zverkov and Prilepskaya (2019); the new states of this character are: absent (0), present between the ulna and ulnar or posterior to the ulmare (1), pisiforme contact de humerus (=humerus with a facet for the pisiform (2). The new character 33, squamosal shape, includes data of characters 33 and 34 proposed by Zverkov and Prilepskaya (2019); the respective states of both characters are: squared (0), triangular (1), and squamosal absent (2). Our character 37, shape of basioterygoid processes, includes data from characters 38 and 39 proposed by Zverkov and Prilepskaya (2019); the new states of characters are: short and anteriorly directed, giving basisphenoid a square outline in dorsal view (0), markedly expanded anterolaterally, being wing-like, giving basisphenoid a marked pentagonal shape in dorsal view (1), laterally directed with a posterolateral expansion (2). The character 89, longipinnate (= the intermedium supports one digit) or latipinnate (= the intermedium supports two digits) forefin, follow Fischer et al. (2011, character 40). The character 51, the stapedial curvature, suggested by Zverkov and Prilepskaya (2019) was deleted

because its definition is ambiguous. The characters 24 and 83 were complemented with observation reported in this work.

The phylogenetic analysis performed in this work that excludes *Athabascasaurus* generated 18 most parsimonious trees of 318 steps, Consistency Index of 0.39, and Retention Index of 0.66.

1. Crown striations: presence of deep longitudinal ridges (0); crown enamel subtly ridged or smooth (1). [ZP 2019, char. 1; DM 2010, char. 24].
2. Base of enamel layer: poorly defined, invisible (0); well defined, precise (1). [ZP 2019, char. 2; F. 2011, char. 2].
3. Shape of the tooth root in cross-section in adults: rounded (0); quadrangular (1). [ZP 2019 char. 3; F 2011, char. 3].
4. Plicidentine. Vertical grooves present basal to the crown and apical to the root osteocementum (0); this region of the tooth appears smooth (1). [ZP 2019 char. 4; M 2016, char. 4].
5. Plicidentine. Deep apicobasal grooves in root: present (0), absent (1). [ZP 2019, char. 5; F 2016, char. 4].
6. Tooth size relative to the skull length - (0) normal (over 0.1); (1) small (below 0.05). [ZP 2019, character 6; M 1999, char. 39; F 2011, char. 5].
7. Processus supranarialis of the premaxilla: present (0); absent (1). [ZP 2019, char. 7; MM 2000, char. 10].
8. Processus subnarialis ends anteriorly to posterior end of naris (0), reaches posterior end of naris (1). [ZP 2019, char 8; F 2016, char. 7].
9. Processus postpalatinis pterygoidei: absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 9; MM 2000, char. 38].

10. Maxilla – length of the premaxillary process in external view: (0) long, extends approximately 1.5 or more narial lengths anterior to the external naris (1) short, extends approximately one or less narial lengths anterior to the external naris [ZP 2019, char. 10; M 2012, char. 2, inversed modified by ZE 2019].
11. Processus narialis of the maxilla in external view: present (0); absent (1). [ZP 2019, 11; F 2011, char. 9, modified by F 2013].
12. *Descending process of the nasal on the dorsal border of the nares: absent (0), present and slender (1), present and stout dividing completely the nare (2). [ZP 2019, char. 12; F 2016 char. 14].
13. Naso-maxillary pillar dividing the naris in two (regardless of the reduction of the anterior portion): absent (0), present (1). [ZP. 2019, char. 13; F 2016, char. 13].
14. Lateral ‘wing’ of the nasal over the dorsal boarder of the naris. Absent or poorly developed (0); well pronounced (1) [ZP 2019 char.14; Z 2019 char. 14].
15. Processus narialis of prefrontal: absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 15; F 2011, char. 11].
16. Prefrontal dorsomedial expansion absent (0); present (1) [ZP 2019 char.16; Z 2019 char. 16].
17. Lacrimal-prefrontal suture in external view: straight (0), strongly crenulated (1). [ZP 2019, char. 17; F 2016, char. 16].
18. Lacrimal contribution to posterior border of the naris: Presen (0); form deep notch (1); not contacts the naris (2); [ZP 2019, char. 18; S 2000, char. 10, modified by Z 2015b, char. 13; modified by ZE 2019, char. 18].
19. Shape of the anterior margin of the jugal: tapering, running between lacrimal and maxilla (0); broad and fan-like, covering large area of maxilla ventrolaterally (1). [ZP 2019, char. 19; DM 2010, char. 6].

20. Termination of the anterior margin of the jugal: posterior to anterior end of lacrimal (0), reaches or surpasses anterior end of lacrimal (1). [ZP 2019, char. 20; R 2014, char. 11].
21. Jugal/premaxilla contact absent (0); present (1) [ZP 2019, char. 21; ZE 2019, char. 21].
22. Posterior margin of the jugal articulates with the postorbital and quadratojugal (0); excluded from the quadratojugal by the postorbital (1). [ZP 2019, char. 22; R 2014, char. 12].
23. Postorbital portion of the jugal: gracile (0); anteroposteriorly wide (1) [ZP 2019, char. 23; ZE 2019, char. 23].
24. *Parietal foramen surrounded by the parietal and frontal (0); surrounded only by frontals (1) completely surrounded by parietal (2). [ZP 2019, char. 24; like characters describing more basal conditions: M 1982, char. 2; C 1989, char. 2; M 1999, char 19; modified by ZE 2019, char. 24].
25. Processus temporalis of the frontal: absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 25; F 2011, char. 14].
26. Posterior process of the nasal overlapping postfrontal dorsally absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 26; F 2016, char. 21; re-defined by ZE 2019, char. 26].
27. Supratemporal-postorbital contact: absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 27; S 2000, char. 27, inverted by F 2016, char. 22].
28. Broad postfrontal/postorbital contact in lateral view absent (0), present (1). [ZP 2019, char. 28; R 2014, char. 16].
29. Anterolateral supratemporal process that contacts parietal: absent (0), present (1). [F 2016, char. 24].
30. Sagittal eminence: present (0); absent (1). [ZP 2019, char. 30; F 2007, char. 5, inverted by F 2016, char. 25]

31. Supratemporal process of the parietal: relatively slender¹ (0), robust² (1).
¹its width (a) in dorsal view constitute less than 0.65 of mediolateral width (b) of the main part of the element ² (a) to (b) ratio is 0.7 or more. [ZP 2019, char. 31; ZE 2019 char. 31].
32. Supratemporal–stapes contact: absent, the posteroventral process of the supratemporal does not extend up to the shaft of the stapes (0), present (1). [ZP 2019, char. 32; F 2016, char. 26].
33. *Squamosal shape: squared (0); triangular (1) squamosal absent (2). [ZP 2019 char. 33 and 34; F 2011, char. 16, modified by M 2017, char. 70].
34. Quadratojugal lateral exposure: extensive (0); small, largely covered by squamosal and postorbital (1); extremely reduced nearly unseen laterally (2). [ZP 2019, char. 35; MM 2000, char. 30; recently modified by F 2016, char. 29, and further modified herein by adding state 2 re-defined by ZE 2019 char. 35].
35. Occipital lamella of the quadrate: present, giving the lateral surface of the quadrate a U-shape in posterior view (0), reduced, the dorsal part of the quadrate is a simple transversely-compressed lamella (1). [ZP 2019, char 36; F 2016, char. 31].
36. Quadrate supratemporal groove absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 37; ZE 2019, char. 37].
37. *Basipterygoid processes: short and anteriorly directed, giving basisphenoid a square outline in dorsal view (0); markedly expanded anterolaterally, being wing-like, giving basisphenoid a marked pentagonal shape in dorsal view (1); completely directed laterally or posterolateral (2). [ZP 2019, char. 38 and 39; F 2011, char. 18; ZE 2019, char. 38 and 39].
38. Basisphenoid, ventral view: internal carotid foramen located around the anteroposterior midpoint of the basisphenoid (0); internal carotid foramen located in the posterior third of the basisphenoid (1); internal carotid foramen posteriorly (2). [ZP 2019, char. 40; M 2016, char. 22].

39. Basisphenoid, dorsal view: dorsal plateau appears equal or wider than basioccipital facet, i.e. basioccipital facet oriented mostly posteriorly (0); basioccipital facet appears equal to or wider than dorsal plateau (1). [ZP 2019, char. 41; M 2016, char. 20].
40. Extracondylar area of basioccipital: wide (0); reduced but still present ventrally and laterally (1); extremely reduced, being nonexistent at least ventrally (2). [ZP 2019, char. 42; F 2007, char. 10, modified by F 2011, char. 19].
41. Basioccipital condyle: width and height approximately equal (0); much wider than high (1). [ZP 2019, char. 43; M 2016, char. 24].
42. Basioccipital peg: present (0); absent (1). [ZP 2019, char. 44; M 1999, char. 29, modified by F 2011, character 20].
43. Ventral notch or ventral crest in the extracondylar area of the basioccipital: present (0); absent (1). [ZP 2019, char. 45; F 2012, char. 19].
44. Raised opisthotic facet of the basioccipital absent (0) (i.e. they are nearly equal in height to stapedial facets in lateral view); present (1) practically unseen in lateral view. [ZP 2019, char. 46 F 2016, char. 37, modified by ZE 2019 char. 46].
45. Opisthotic and stapedial facets lateral exposure: well seen (0); poorly seen, shifted anteriorly (1) [ZP 2019, char. 47; ZE 2019, char. 47].
46. Exoccipital: columnar (0); squat (1) [ZP 2019, char. 48; ZE 2019, char. 48].
47. Prootic, osseous labyrinth shape: impression of the anterior vertical semicircular canal (avsc) to the sacculus (sac)-utricle (ut) much longer than the width of the ut + sac, i.e., “T”-shaped (1); impression of the avsc to sac-ut distance equal or shorter than width of the ut+sac, i.e., “V”-shaped (0). [ZP 2019, char. 49; M 2016, char. 29].
48. Shape of the paroccipital process of the opisthotic: short and robust (0); elongated and slender (1). [ZP 2019, char. 50; F 2012, char. 20].

49. Stapedial shaft of adults in posterior view: moderately thick (0), slender and gracile, shaft dorsoventral minimal diameter consist 0,3 or less of the height of stapedial head (1), extremely thickened, shaft dorsoventral minimal diameter consist 0,45 or more of the height of stapedial head (2). [ZP 2019, char. 52; R 2014, char. 25; modified by ZE 2019 char. 52].
50. Stapes proportions: mediolateral length to dorsoventral height: more than 1.3 (0), less than 1.3 (1) [ZP 2019, char. 53; ZE 2019, char. 53].
51. Stapes proximal head: slender, much smaller than opisthotic proximal head (0); massive, as large or larger than opisthotic (1). [ZP 2019, char. 54; F 2011, char. 21].
52. *Lateral margins of the foramen magnun: supraoccipital make up a minor contribution to the foramen magnun (0), supraoccipital contribution almost equal to that of exoccipitals (1). [ZP 2019, char. 55; M 2012, char. 19; ZE 2019, char. 55].
53. Supraoccipital otic portions: moderate or slender (0); relatively massive (1). [ZP 2019, char. 56; ZE 2019, char. 56].
54. Articular shape in medial view 0 trapezoid or quadrate (0); parallelogram-like (1) [ZP 2019, char. 57; ZE 2019, char. 57].
55. Anterior tip of dentary: sharply pointed (0); rounded (1). [ZP 2019, char. 58; M 2016, char. 33].
56. Mandibular symphysis: splenial playing a more extensive role in the mandibular symphysis than the dentary (0), splenial participating in the mandibular symphysis but restricted to the posterior half (1). [ZP 2019, char. 59; M 2012, char. 34].
57. Mandibular symphysis: angulars and splenials subequally exposed immediately anterior to the posteriormost symphysis (0); angulars much less prominent (1). [ZP 2019, char. 60; M 2016, char. 35].
58. Angular lateral exposure: much smaller than surangular exposure (0); extensive (1). [ZP 2019, char. 61; M 1999, char. 32, inverted by F 2011].

59. Orbital (peripheral) portion of scleral plate flattened (0); thickened (1) [ZP 2019, char. 62; ZE 2019 char. 62].
60. Atlas-axis ventral keel absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 63; Z 2015b, char. 27].
61. Atlas-axis fusion: with pronounced suture (0); no visible suture (1) [ZP 2019 char. 64; ZE 2019, char. 64].
62. Posterior dorsal/anterior caudal centra: 3.5 times or less as high as long (0); four times or more as high as long (1). [ZP 2019, char. 65; M 2010, char. 16; inverted by F 2011].
63. Tail fin centra: strongly laterally compressed (0); as wide as high (1). [ZP 2019, char. 66; M 2010, char. 16].
64. Neural spines of atlas-axis: completely overlapping, may be fused (0); functionally separate, never fused (1). [ZP 2019, char. 67; DM 2010, char. 26].
65. Chevrons in apical region: present (0); lost (1). [ZP 2019, char. 68; S 2000, char. 72].
66. Coracoid shape in adults: rounded (length to width ratio less than 1.3 and often close to 1) (0), anteroposteriorly elongated (length to width ratio greater or equal to 1.5) (1). [ZP 2019, char. 69; AZ 2014, char. 53, modified by F 2016, char. 52].
67. Anteromedial process of coracoid poorly pronounced, anteroposteriorly short (0); protruding anteriorly (1). [ZP 2019, char. 70; F 2016, char. 53; modified by ZE 2019, char. 70].
68. Anterior notch of the coracoid present and prominent (0); extremely reduced or absent (1). [ZP 2019, char. 71; F 2011, char. 31; modified by ZE 2019 char. 71].
69. Coracoid medial facet relatively thin (0); extremely thickened dorsoventrally (1) [ZP 2019, char. 72; ZE 2019, char. 72].
70. Glenoid contribution of the scapula: extensive, being at least as large as the coracoid facet (0); reduced, being markedly smaller than the coracoid facet (1). [ZP 2019, char. 73; F 2012, char. 27].

71. Prominent acromion process of scapula: absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 74; F 2011, char. 31].
72. Scapular shaft strap-like (0); rod-like (1) [ZP 2019, char. 75; ZE 2019, char. 75].
73. Interclavicle p.m.s. shape strap-like or rod-like but relatively slender (0); markedly expanded (1) [ZP 2019, char. 76; ZE 2019, char. 76].
74. Interclavicle ventral knob: no (0); present (1) [ZP 2019, char. 77; ZE 2019, char. 77].
75. Clavicle plate like 'standard' (0); plate like and very high medially², (1); rod-like (2).
¹medial dorsoventral height to anteroposterior length ratio = 0,2 or less ² medial dorsoventral height to anteroposterior length greater than 0,2 [ZP 2019, char. 78; MM 2000, char. 68, modified by ZE 2019, char. 78].
76. Plate-like trochanter dorsalis: absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 79; M 1999, char. 56].
77. Protruding triangular deltopectoral crest on humerus: absent (0); present (1); present and very large, matching in height the trochanter dorsalis, and bordered by concave areas (2). [ZP 2019, char. 80; F 2011, char. 31, modified by F 2012].
78. Humerus distal and proximal ends in dorsal view (thus regardless of the size of the dorsal and ventral processes): distal end wider than proximal end (0); nearly equal or proximal end slightly wider than distal end (1). [ZP 2019, char. 81; M 1999, char. 55, modified by F 2011, char. 32].
79. Anterior accessory epipodial element anterior to radius: absent (0), present (1); present with associated facet on humerus (2) [ZP 2019, char. 82; G 1993, char. 10, modified by F 2012, 2016 (char. 60)].
80. Humerus with posterodistally deflected ulnar facet and distally facing radial facet: no (0); yes (1). [ZP 2019, char. 83; F 2011, char. 34, modified by F 2012].
81. Ulnar/radial facet width ratio nearly equal (0); less than 0.83 (1) [ZP 2019, char. 84; ZE 2019, char. 84].

82. Shape of aae if present: absent (0); lunate (1); rounded (2) [ZP 2019, char. 85; ZE 2019, char. 85].
83. *Humerus descending process for the intermedium: absent (0); short, and the intermedium separate the radius and ulna but it is not in contact with the humerus (1); present and bears a facet for the articulation with the intermedium, and radius and ulna completely separated (2). [ZP 2019, char. 86; F 2007, char. 15].
84. Shape of the posterior surface of the ulna: rounded or straight and nearly as thick as the rest of the element (0); concave and edgy (1). [ZP 2019, char. 88; F 2012, char. 36].
85. *Manual pisiform: absent (0), present between the ulna and ulnar or posterior to the ulnar (= pisiform touches the ulna and ulnare (1), pisiforme contact de humerus (=humerus with a facet for the pisiform (2) [ZP 2019, char. 87 and 89; modified from M 1999, char. 67, and F 2016 char. 64 and 67].
86. Notching of anterior facet of leading-edge elements of forefin in adults: present (0); absent (1). [Motani 1999, characters 59 and 65, modified by Fischer et al. 2011, character 37]
87. Preaxial accessory digits on forefin: absent (0), one (1); two or more (2) [ZP, 2019, char. 91; MM 2000, char. 91; modified by F 2016, char. 69].
88. Posterior enlargement of forefin: number of postaxial accessory ‘complete’ digits: none (0); one (1), two or more (2). [ZP 2019, char. 92; MM 2000, char. 89; modified by F 2011, char. 38].
89. *Longipinnate or latipinnate forefine construction, digits directly supported by the intermedium: one (0); two (1). [ZP 2019, char. 93; F 2011, char. 40].
90. Intermedium/dc contact, 3,4 – (0); 3 – (1); 3,2 – (2). [ZP 2019, char. 94; S 2000, char. 93; modified by Z 2015b, char. 50].
91. Zeugo- to autopodial elements flattened and platelike (0); strongly thickened (1). [ZP 2019, char. 95; MM 2000, char. 94].

92. Tightly packed rectangular phalanges: absent, phalanges are mostly rounded (0); present (1). [PZ 2019, char. 96; MM 2000, char. 102; modified by F 2011, char. 42].
93. Digital bifurcation: absent (0); frequently occurs in digit IV (1). [ZP 2019, char. 97; F 2011, char. 43].
94. Ischium-pubis fusion in adults: absent or present only proximally (0); present with an obturator foramen (1); present with no obturator foramen (2). [ZP 2019, char. 98; M 1982 char. 13; modified by F 2011, char. 44].
95. Ischium or ischiopubis shape: plate-like, flattened (0); rod-like (1). [ZP 2019, char. 99; M 1999 char. 87, modified by F 2011, char. 45].
96. Dorsal and ventral processes on femur: poorly pronounced (0); ventral process is pronounced, plate-like, while dorsal is still not prominent (1); both processes plate-like, demarked from the head of the femur and extending up to mid-shaft (2). [ZP 2019, char. 100; modification of F 2011, char. 46; and R 2014, char. 52; modified by ZE 2019, char. 100].
97. Wide distal femoral blade present (0), absent, the distal extremity of the femur being smaller than the proximal one in dorsal view (1). [ZP 2019, char. 101; F 2013, char. 61].
98. Intermedium/femoral contact: absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 102; M 2010, char. 33].
99. Femur anterodistal facet for accessory zeugopodial element anterior to tibia: absent (0); present (1). [ZP 2019, char. 103; F 2011, char. 48].
100. Femur posterodistal facet for accessory zeugopodial element posterior to fibula: absent (0); present (1) [ZP 2019, char. 104; ZE 2019, char. 104].
101. Hind fin leading edge element in adults: notched (0); straight (1). [ZP 2019, char. 105; M 1999 char. 92; modified by F 2013].

102. Postaxial 5th digit: absent of poorly ossified (0); present and well developed (1). [ZP 2019, char. 106; F 2011, char. 50; modified by ZE 2019, char. 106].
103. Supratemporal anteromedial tongue covering postfrontal dorsally: absent (0); present (1) [ZP 2019, char. 107].
104. Parietal medial symphysis anteroposteriorly long (0); short (1) [ZP 2019, 104].
105. Quadrate angular process present (0); extremely reduced (1) [ZP 2019, char. 109].
106. Quadrate condyle massive. strongly expanded (0); weak. mediolaterally compressed* (1). *not exceeding 230 percent of quadrate mediolateral thickness in its midheight [ZP 2019, char.110].
107. Angle between the articulated coracoids: 180-160° (0). 150-130° (1). <130° (2). [ZP 2019, char.111].
108. Size of anterior accessory epipodial facet of the humerus: very small or even absent (0); well pronounced but not as large as radial facet (1); as large as radial facet or even larger (2) [ZP 2019, char.112].

Phylogenetics analyses

Analysis using the maximum parsimony criterion as heuristic search with 10000 replicates of 1 Wagner trees, and Tree-bisection-reconnection (TBR) holding 100 trees per replicate. The strict consensus of the 18 most parsimonious trees of 318 steps with a consistent index of 0.39 and retention index of 0.66.

**Autapomorphies common to 18 trees and consensus without *Athabascasaurus bitumineus*.
(Node letter refer to nodes in consensus figure A3)**

- C**— 1: 0→1; 6: 0→1; 51: 0→1*;
D— 66: 0→1*; 71: 0→1*; 85: 0→1*; 94: 0→1.
E— 2: 0→1*; 7: 0→1*; 19: 0→1*; 22: 0→1*; 30: 0→1; 91: 0→1*; 104: 0→1*.
F— 15: 0→1; 40: 0→2; 42: 0→1*; 58: 0→1*; 76: 0→1*; 78: 0→1; 79: 0→2; 80: 0→1; 82: 0→1; 86: 0→1;
 87: 0→1*; 88: 0→1; 108: 0→1*.
G— 14: 0→1*; 61: 0→1; 66: 1→0; 96: 0→1.
H— 37: 0→1; 40: 2→1; 46: 0→1; 63: 1→0; 84: 0→1.
I— 35: 1→0; 38: 1→0; 43: 1→0.
J— 28: 0→1.
K— 38: 1→2; 39: 0→1; 44: 0→1; 45: 0→1*; 75: 0→1; 81: 0→1; 94: 1→2; 106: 0→1.
L— 1: 1→0; 35: 1→0.
M— 105: 0→1; 108: 1→2.
N— 3: 0→1*; 16: 0→1*; 70: 0→1; 95: 0→1*.
O— 25: 0→1*; 69: 0→1*; 80: 1→0; 94: 1→2; 96: 0→1.
P— 1: 1→0; 6: 1→0; 22: 1→0; 104: 1→0.
Q— 10: 1→0; 11: 1→0; 18: 0→1*; 23: 0→1; 79: 1→2; 88: 1→2.
R— 24: 0→1; 28: 0→1; 55: 0→1; 61: 0→1; 89: 1→0; 90: 0→2.
S— 16: 1→0; 41: 1→0; 73: 0→1*; 74: 0→1; 88: 2→0.
T— 36: 0→1; 80: 0→1; 82: 1→2.
U— 7: 1→0; 11: 0→1; 17: 0→1; 46: 0→1; 79: 2→1; 83: 0→2; 90: 2→1.
V— 26: 0→1; 44: 0→1; 59: 0→1*; 60: 0→1; 67: 1→0*; 77: 1→2; 87: 1→2; 96: 1→2*.
W— 7: 1→0; 18: 1→2; 33: 0→1*²; 34: 1→0.
X— 37: 1→2; 68: 0→1.
Z— 49: 0→2.
Acamptonectes densus— 52: 1→0; 53: 1→0; 54: 0→1; 55: 0→1; 60: 0→1.
Acuetzpalin carranzai— 2: 1→0; 6: 0→1; 24: 1→2*²; 38: 1→2; 60: 1→0; 68: 0→1; 69: 1→0; 72: 1→0; 74:
 0→1; 75: 0→2; 83: 0→1*.
Aegirosaurus leptospondylus— 3: 1→0; 16: 1→0; 83: 0→2.
Arthropterygius lundi— 10: 1→0.
Brachypterygius extremus— 89: 0→1.
Caypullisaurus bonapartei— 7: 1→0; 17: 0→1; 34: 1→0; 85: 1→0.
Grendelius alekseevi— 87: 1→2; 91: 1→0; 92: 1→0; 93: 0→1.
Hauffiopteryx typicus— 11: 1→0; 105: 0→1; 106: 0→1.
Ichthyosaurus communis— 24: 0→1; 78: 0→1; 86: 0→1; 88: 0→1; 89: 0→1; 92: 0→1; 93: 0→1. *Leninia
 stellans*— 25: 1→0; 29: 0→1*; 32: 0→1; 40: 2→1; 43: 1→0; 103: 0→1.
Maiaspondylus lindoei— 80: 0→1; 82: 2→1; 83: 0→2; 108: 1→2.
Mollesaurus periallus— 5: 1→0; 19: 1→0; 23: 0→1; 30: 1→0; 44: 0→1.
Nannopterygius enthekiodon— 79: 2→1.
Ophthalmosaurus icenicus— 1: 1→0; 62: 0→1.
Ophthalmosaurus natans— 2: 1→0; 15: 1→0; 64: 1→0; 70: 0→1.
Parophthalmosaurus saveljeviensis— 7: 1→0; 20: 0→1; 21: 0→1; 24: 0→1; 31: 0→1; 34: 1→2*²; 39: 0→1;
 77: 1→2; 82: 1→2; 90: 0→2.
Platypterygius americanus— 1: 0→1; 55: 1→0; 56: 0→1; 79: 2→1; 100: 0→1*; 108: 1→0.
Platypterygius australis— 99: 0→1.
Platypterygius hercynicus— 88: 2→1; 90: 2→1.
Platypterygius platydactylus— 70: 0→1.
Plutoniosaurus bedengensis— 36: 0→1; 37: 2→0; 40: 2→1; 44: 1→0.
Sisteronia seelevi— 81: 0→1; 41: 0→1.
Stenopterygius aaleniensis— 11: 1→0; 28: 0→1.
Stenopterygius quadriscissus— 62: 0→1; 70: 0→1; 93: 0→1.
Sveltonectes insolitus— 26: 0→1; 28: 0→1; 63: 1→0; 77: 1→2; 82: 1→2.
Undorosaurus gorodischensis— 55: 1→0.
Undorosaurus nessovi— 37: 1→2; 54: 0→1.

References

- Arkhangelsky, M. S. Zverkov, N. G., 2014. On a New Ichthyosaur of the Genus *Undorosaurus*. Proceedings of the Zoological Institute RAS, 318, 187-196.
- Callaway, J. M., 1989. Systematics, phylogeny, and ancestry of Triassic ichthyosaurs. Ph.D. dissertation, University of Rochester, Rochester, 204 pp.
- Druckenmiller, P. S., Maxwell, E. E., 2010. A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur from the Clearwater Formation, Alberta, Canada. Canadian Journal of Earth Sciences 47, 1037–1053.
- Fernández, M., 2007. Redescription and phylogenetic position of Caypullisaurus (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). Journal of Paleontology, 81, 368–375.
- Fischer, V., Masure, E., Arkhangelsky, M. S., Godefroit, P., 2011. A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from Western Russia. Journal of Vertebrate Paleontology, 31, 1010–1025.
- Fischer, V., Maisch, M. W., Naish, D., Kosma, R., Liston, J., Joger, U., Krüger, F.J., Pardo Pérez, J., Tainsh, J., Appleby, R. M., 2012. New ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary. PLOS ONE, 7(1), e29234. doi:10.1371/journal.pone.0029234
- Fischer, V., Appleby R.M., Naish D., Liston J., Riding J.B., Brindley S., Godefroit P., 2013. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. Biology Letters, 9, 1–6.
- Fischer, V., Bardet, N., Benson, R. B. J., Arkhangelsky, M. S., Friedman, M., 2016. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. Nature Communications, 7, 1–11.
- Godefroit, P., 1993. Les grands ichthyosaures sinémuriens d’Arlon. Bulletin de l’Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique Sciences de la Terre, 63, 25–71.
- Maisch, M. W., Matzke, A. T., 2000. The Ichthyosauria. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B (Geologie und Paläontologie), 298, 1–159.
- Maxwell, E., 2010. Generic reassessment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, northwest territories, Canada. Journal of Vertebrate Paleontology, 30, 403–415.

- Maxwell, E., Fernandez, M. S., Schoch, R. R., 2012. First diagnostic marine reptile remains from the Aalenian (Middle Jurassic): a new ichthyosaur from southwestern Germany. PLoS ONE, 7(8), e41692.
- Maxwell, E. E., Dick, D., Padilla, S., Parra, M. L., 2016. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia. Papers in Palaeontology, 2, 59–70.
- Mazin, J.-M. 1982. Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. Geobios, mémoire special, 6, 85–98.
- Moon B., C., 2017. A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia: Diapsida). Journal of systematic Palaeontology, 17, 2, 129-155.
- Motani, R., 1999. Phylogeny of the Ichthyopterygia. Journal of Vertebrate Paleontology, 19, 473–496.
- Roberts, A. J., Druckenmiller, P. S., Sætre, G. P., Hurum, J. H., 2014. A new upper Jurassic ophthalmosaurid ichthyosaur from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation of Central Spitsbergen. PLoS ONE, 9(8), e103152.
- Sander P.M., 2000. Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. Paläontologische Zeitschrift, 74, 1–35.
- Zverkov, N., G., Efimov, V., M., 2019. Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm. DOI: 10.1080/14772019.2018.1515793
- Zverkov, N., G., Prilepskaya, N., E., 2019. A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic-earliest Cretaceous of the boreal Real. PeerJ 7:e6799 DOI 10.7717/peerj.6799.
- Zverkov, N. G., Arkhangelsky, M. S., Stenshin, I. M., 2015. A review of Russian Upper Jurassic ichthyosaurs with an intermedium/humeral contact: Reassessing Grendelius McGowan, 1976. Proceedings of the Zoological Institute RAS, 319, 558–588.

Appendix B

```
xread
108 35
Temnodontosaurus_spp.
0000000000100000000000100?01001010100000100100?000000?1010?00000001000000?00000000
0000000000000000000000000000
Ichthyosaurus_communis 000000[0 1]001100000?000000100100000[1
2]1100100100000000000000011000000000100[0 1]00000011000000[0 1]101100110000000000000000
```


Nannopterygius_enthekiodon
1???11?????0??????0????????????????????????????????1??0??110?110?0111?0?0?1???
?????010101?????0?
Parophthalmosaurus_saveljeviensis 1111100?111001100?1110100[0
1]0011?1210011211100??00011100??100001??1100110010121210201111?021[0 1]011010101?010001
Gengasaurus_nicosiai
????????????????????????????????100??2??000000?1100??100?????????10?10?1121?101111??
?????????????????00?1
Sveltonectes_insolitus
1011111??1110?110?10010?11?1010??1?0102111000??1?0??1??00?1110111000012110020??
1111?110211100011?10000
Plutoniosaurus_bedengensis
0??11011?10?0??11?0?111?000??110101010000?0211??1?011?11??00110110001112002001
12202110?????????00001
Maiaspondylus_lindoei
??1??10?1??????100????????????1????????????????????????00??????1?1210120112202
110??21100??????2
Platypterygius_australis
0111100000021001021100111101001020101102011?0010011110101111101110001011?0?12120020
0112202110212101011000001
Platypterygius_hercynicus 011110?????2?00??1??011110?01??[0
1]110??21?11?0?00?11101?1?111?1?1000?011?0?121200200112101110??211001??00001
Platypterygius_americanus
1??1?000?001100102?1001??01??20?????????????????01111101?1??011?0?1211002001??
?0211??21001??0??0
Sisteronia_seeleyi
01111????????????????????????10210211?1??021110??????0??????11??[1
2]?201?0?????????????????00?1
Platypterygius_platydactylus
?????????????????0?1?????????1021020?1?0??011?01?1?1101??001?111??[1
2]1200?00112202110?????????00?[0 1]
Athabascasaurus_bitumineus
10?11110?00?10?0021?0?10101?100001??1??000?00?1?1??10?10?1?????0?0?????????
?????212?????10???
Acuetzpalin_carranzai
001111?????0??????211??11??012?211110??011??????010??00101?001212??0??10?1?
??1?????????0?0?;

ANEXO II

***Parrasaurus yacahuitzli*, Ophtalmosaurido del Rancho El Sombrero**

Barrientos-Lara, J.I. y Alvarado Ortega, J., 2020. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from Coahuila in northeastern Mexico. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, DOI: 10.1080/03115518.2021.1922755



A new Tithonian ophthalmosaurid ichthyosaur from Coahuila in northeastern Mexico

Jair Israel Barrientos-Lara and Jesús Alvarado-Ortega

ABSTRACT

Historically, Mexican Jurassic ichthyosaurs have been referred to European representatives of the cosmopolitan family-level clade Ophthalmosauridae. Here, we describe one of the most skeletally complete Mexican ichthyosaur fossils discovered to date. This specimen was recovered from Late Jurassic (Tithonian) deposits of the La Caja Formation exposed near Gómez Farias in the Saltillo municipality of Coahuila, northern Mexico. The unique morphology of the external nasal opening, which is sub-divided by the dorsal process of the maxilla, an anteroposteriorly elongate lacrimal, and the presence of an elongate linear contact between the lacrimal and prefrontal identify these remains as a new genus and species—*Parrassaurus yacahuitztl* gen. et sp. nov. Other diagnostic character states include an extremely elongate prenasal rostrum, a proportionately large subnasal versus supranasal process on the premaxilla, anterior bordering of the supratemporal fenestra by the frontal, and an articular contact between the humerus and intermedium that separates the ulna and radius. *Parrassaurus yacahuitztl* represents the second platypterygiine taxon recorded from Mexico to date, and thus demonstrates a greater diversity of North American ophthalmosaurids than has been previously suspected.

ARTICLE HISTORY

Received 1 August 2020
Revised 22 April 2021
Accepted 23 April 2021

KEYWORDS

Parrassaurus; Late Jurassic;
Ophthalmosauridae;
Platypterygiinae;
Hispanic Corridor

Jair Israel Barrientos-Lara* [j4ir@me.com] and Jesús Alvarado-Ortega [alvarado@geologia.unam.mx], Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510 México.

THE FAMILY Ophthalmosauridae is a Middle Jurassic–Late Cretaceous ichthyosaurian clade that includes 24 named genera and some 43 species recovered from strata in Europe, North and South America, India, and Australia (e.g., Páramo 1997, Kear 2003, Zammit 2010, Bardet *et al.* 2014, Maxwell *et al.* 2016, Fischer *et al.* 2016, Prasad *et al.* 2017, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020). In Mexico, ichthyosaur fossils have hitherto been rare and incompletely documented (e.g., Buchy 2007, Buchy *et al.* 2006). However, since 2007 two independent research groups at the Museo del Desierto (MUDE) and Instituto de Geología at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) have made many important new discoveries and re-evaluated existing collections to increase the knowledge of ichthyosaur remains from this southernmost region of North America.

Between 1979 and 1980, two ophthalmosaurid skeletons were recovered from Kimmeridgian deposits of the La Casita Formation at the Palotes Hill locality near Cuencamé, in Durango, northern Mexico. The most complete of these fossils was named *Acuetzpalin carranzai* Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega, 2020, while the other is fragmentary and unprepared. Other ophthalmosaurid remains are also known from Kimmeridgian sediments of the Sabinal Formation, which crop out at the Llano Yosobé locality near Tlaxiaco in Oaxaca, southwestern Mexico (Alvarado-Ortega *et al.* 2014), as well as the La Casita, and Tithonian La Caja Formations on Coahuila and Nuevo León, northeastern Mexico (Buchy *et al.* 2006, Buchy 2007, 2010, Buchy & López-Oliva 2009).

These specimens have been interpreted as indeterminate eueichthyopterygians, although a skull and some appendicular elements are referred to *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874, and another almost complete skeleton of an ophthalmosaurid has been accessioned into the Colección Paleontológica de Coahuila (CPC) at MUDE.

This MUDE specimen, CPC 307, was discovered by Don Rodolfo Medellín González, who owns the ‘Rancho el sombrero’, near Gómez Farias in the Saltillo municipality of Coahuila. The rock strata at ‘Rancho el sombrero’ form part of the La Caja Formation exposed in the Sierra de Parras (Fig. 1). Some bones of CPC 307 were initially donated to MUDE by Don González, but in 2008 a MUDE research team was sent to collect the remaining material. Preliminary preparation led to identification of CPC 307 as an indeterminate ophthalmosaurid by Buchy & López-Oliva (2009); however, subsequent excavation of the cranium, dentition, and postcranial elements has now revised this classification as a new genus and species, which we describe herein and provide an assessment of its phylogenetic relationships.

Materials and methods

Specimens examined

Acuetzpalin carranzai, IGM 9519 (holotype); *Arthropterygius thalassonotus* Campos, Fernández & Herrera, 2019, MOZ 6145 (holotype); *Brachypterygius extremus* (Boulenger, 1904) NHMUK PV R3177 (holotype); *Caypullisaurus bonapartei* Fernández, 1997, MACN-N-32 (holotype); *Chacaicosaurus cayi* Fernández, 1994, MOZ 5803 (holotype), NHMUK PV

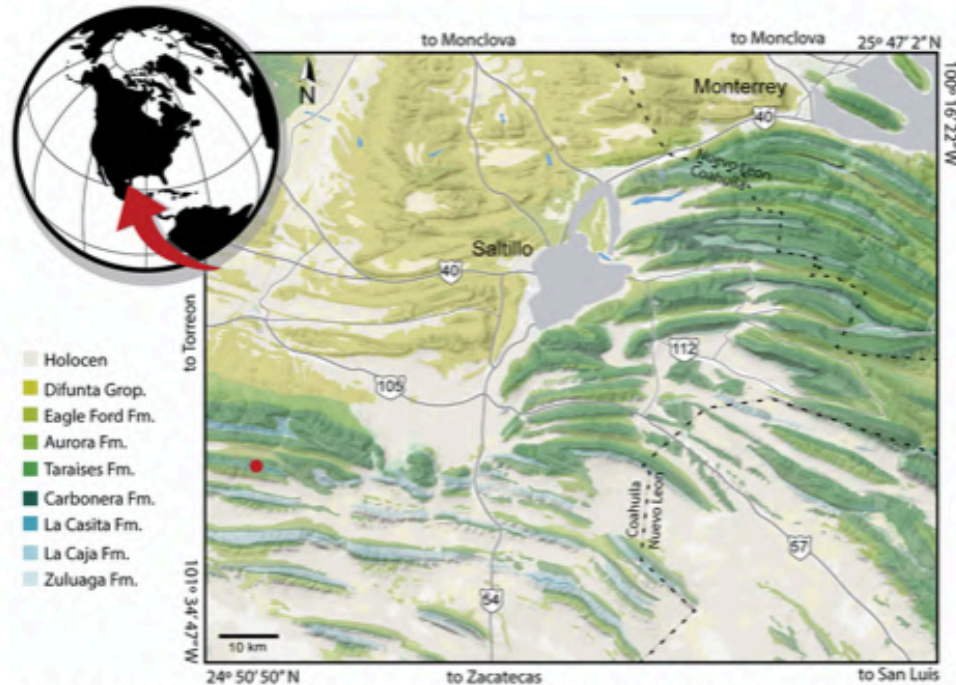


Fig. 1. Geological map of the Saltillo region in Coahuila, Mexico (modified from Servicio Geológico de México, 2008). Type locality for *Parrassaurus yacahuitztlí* (CPC 307) is indicated.

R1162 (neotype); *Ichthyosaurus communis* De La Beche & Conybeare, 1821, NHMUK PV OR36256, NHMUK PV R3372; *Ichthyosaurus somersetensis* Lomax & Massare, 2017, NHMUK PV OR2013; *Mollesaurus periallus* Fernández, 1999, MOZ 2282 (holotype); *Ophthalmosaurus* cf. *icenicus*, CPC 238; *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874, NHMUK R2133 (holotype), NHMUK PV R3702, NHMUK R2137; *Stenopterygius quadricissus* (Quenstedt, 1852), NHMUK R4086; *Temnodontosaurus eurycephalus* McGowan, 1974, NHMUK R1157; *Temnodontosaurus platyodon* (Conybeare, 1822), NHMUK R1158, NHMUK 14564, NHMUK R43971.

Institutional abbreviations

CPC, Colección Paleontológica de Coahuila, Mexico; IGM, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales Buenos Aires, Argentina; MOZ, Museo Prof. Pedro Olsacher de Zapala, Argentina; MUDE, Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, Mexico; NHMUK, Natural History Museum, London, UK.

Systematic palaeontology

ICHTHYOSAURIA Blainville, 1835

THUNNOSAURIA Motani, 1999

OPHTHALMOSAURIDAE Baur, 1887

PLATYPTERYGIINAE Arkhangelsky, 2001

Parrassaurus gen. nov.

LSID. urn:lsid:zoobank.org:pub:3C6D6D2B-6F30-4DF3-AEB4-FD2BC61B3CF7

Diagnosis. As for the type and only known species.

Etymology. From Parras, referring to the Sierra de Parras locality; and *saurus*, Greek for reptile.

Type species. *Parrassaurus yacahuitztlí* sp. nov.

Parrassaurus yacahuitztlí sp. nov.

(Figs 2–6)

LSID. urn:lsid:zoobank.org:act:EACD70CD-6B63-4485-9C27-23EFDC64D165

2009 *Ophthalmosauridae* indet. Buchy & López-Oliva, p. 233–238, figs 2, 3

2014 *Ophthalmosauridae* indet. Frey & Stinnesbeck, p. 106–108, fig. 6.7

Diagnosis. *Ophthalmosaurid* distinguished by the autapomorphic external bony nasal opening subdivided by the ascending process of the maxilla but lacking a ventral descending process from the nasal; an anteroposteriorly elongate lacrimal extending from the external bony nasal opening posteriorly to the orbital mid-length; lacrimal-prefrontal contact straight and extending posteriorly from the external bony nasal opening to the anterior third of the orbit. An additional unique character state combination includes: an elongate prenasal rostrum equating to ~61% of



Fig. 2. Type specimen (CPC 307) of *Parrasaurus yacahuitzli*. A, Photograph and B, interpretive line drawing.

maximum mandible length; subnarial process of the premaxilla being substantially longer than the supranarial process; prefrontal forming the posterior border of external bony nasal opening; frontal contributing to the anterior border of supratemporal fenestra; a slender shaft on the stapes; dentaries forming most of the mandibular symphysis; tooth enamel with prominent non-branching apicobasal ridges; coracoid with a large and deep anterior notch; humerus articulating with the intermedium thus separating the ulna

and radius; intermedium with a rectangular dorsoventral profile; and ulnare contacting metacarpals five and four.

Etymology. From *yacahuitzli* (English)jak-a-hwis(ə)lɛ̃) for the Nahuatl deity of the night; approximately translated as 'prickly' or 'long nose'.

Holotype. CPC 307, incomplete skeleton (~5.8 m in estimated maximum length) incorporating articulated cranial and mandibular elements, 63 precaudal vertebrae, pectoral girdle, and right forelimb.

Type locality, unit and age. 'Rancho el sombrero' (25°08'19" N 101°28'58" W) in the Sierra de Parras, Saltillo Municipality of Coahuila in northeastern Mexico. The type stratum is within the La Caja Formation and includes occurrences of the calpionellid *Crassicolaria massutiniana*, which suggests a late Tithonian age (Buchy & López-Oliva 2009).

Description

Skull and mandible

The skull bones from the left side of CPC 307 are preserved in articulation except in the orbital region, where the elements are eroded and disarticulated (Fig. 2). The right side of the skull is otherwise badly weathered. The prenarial rostrum is 1.21 m in maximum length, which equates to about 80% of the 1.5 m maximum skull length, or 61% of the maximum mandibular length. The estimated orbital diameter is ~200 mm, which is twice the length of the postorbital section of the skull at ~150 mm.

Premaxilla. The dorsolateral surface of the left, and a small part of the dorsal surface of the right premaxilla are exposed. The anterior ends of premaxillae taper to form a rounded tip to the rostrum (Fig. 3). The premaxilla has a straight dorsal suture with the nasal, and overlaps the anterodorsal process of the maxilla. A deep longitudinal groove extends along the lateral surface of each premaxilla, but shallows and terminates in a series of intermittent foramina posteriorly.

Posteriorly, the premaxilla expands into prominent supranarial and subnarial processes that enclose the anterodorsal and anteroventral margins of the external bony nasal opening, respectively. The supranarial process is triangular in profile and smaller than the subnarial process, which is more rectangular and contacts a small anterior projection from the maxilla (Fig. 4).

Maxilla. The posteroventral edge of the maxilla exposes part of the alveolar groove. The dorsal ramus underlies the premaxilla and lacrimal, and is excluded from participation in the border of the external bony nasal opening. The posterior surface of the maxilla is inset by a facet for contact with the jugal, which seems to have not reached the posterior edge of the premaxilla. The ascending process of the maxilla

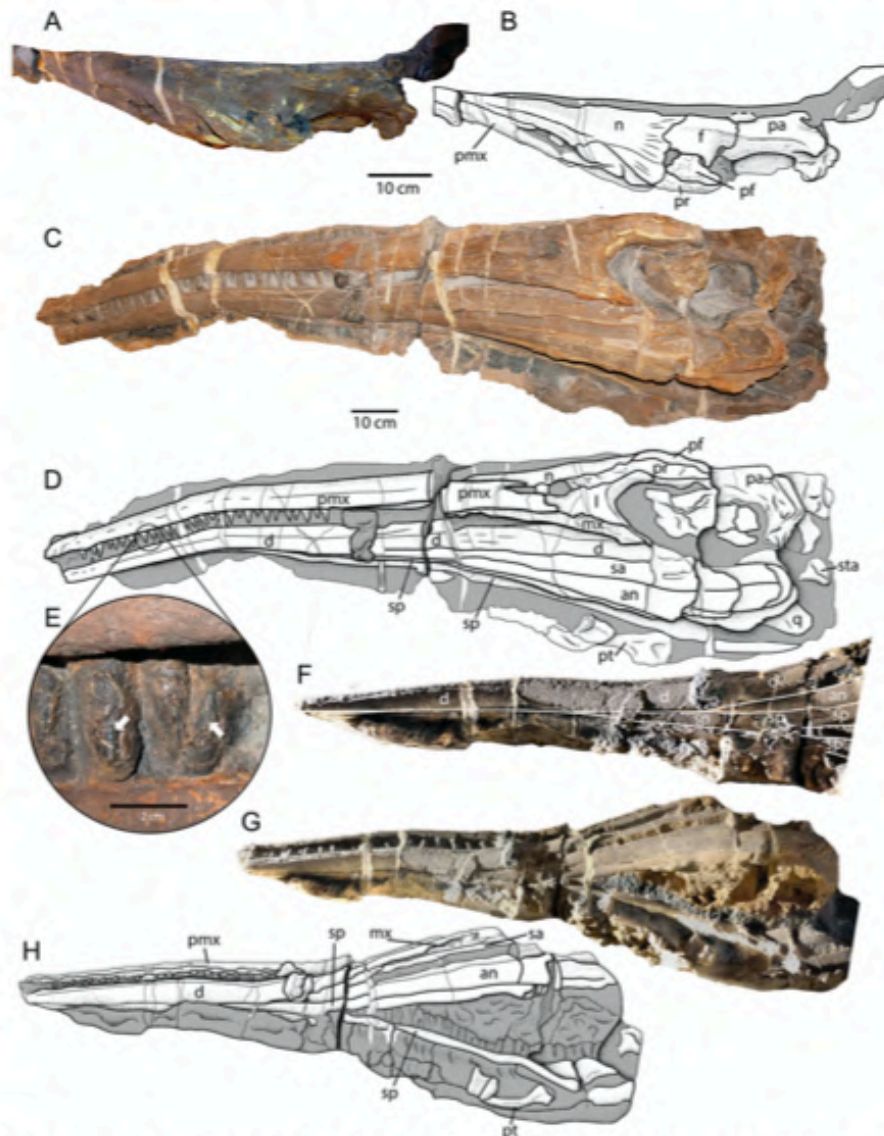


Fig. 3. Type specimen (CPC 307) of *Parrasaurus yacohuitztlí*. Skeleton in **A**, dorsal view with **B**, interpretive line drawing; **C**, lateral view with **D**, interpretive line drawing; **E**, enlargement of the premaxillary teeth showing apicobasal enamel ridges (white arrows); **F**, enlargement of the mandibular symphysis; **G**, ventral view with **H**, interpretive line drawing. Abbreviations: an, angular; d, dentary; f, frontal; l, lacrimal; mx, maxilla; n, nasal; pa, parietal; pf, postfrontal; pmx, premaxilla; pr, prefrontal; pt, pterygoid; q, quadrate; sa, surangular; sp, splenial; sta, stapes.

contacts the ventral edge of the nasal *via* the dorsal septum that subdivides the external bony nasal opening (Fig. 4).

Nasal. The nasals are elongate and medially sutured to form the anterodorsal skull roof (Fig. 3). Posteriorly the nasals are overlain by the frontals, as well as by the prefrontals posterolaterally. The anterior projections of the nasals separate the premaxillae along the skull midline, and extend along at least the posterior third of the rostrum. The nasal borders

form the dorsal edge of the external bony nasal opening, and sutures with the anterior extremity of the prefrontal. The nasal does not bear a ventral process that usually divides the external bony nasal opening in other ophthalmosaurids (see Kear 2005, Fischer *et al.* 2014c, Campos *et al.* 2019). The bony surface of the nasals are smooth; however, shallow grooves radiate away from a shallow, wide medial internasal depression. It is uncertain whether an internasal foramen separated the nasals and frontals.

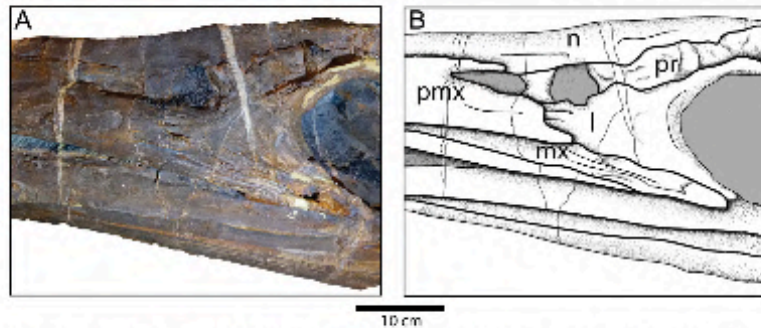


Fig. 4. Type specimen (CPC 307) of *Parrasaurus yacahuitztl*. Narial region in A, lateral view with B, interpretive line drawing. Abbreviations: mx, maxilla; n, nasal; l, lacrimal; pmx, premaxilla; pr, prefrontal.

Lacrimal. The lacrimal is triangular in outline and forms most of the lateral skull surface between the external bony nasal opening and the orbit (Fig. 3). The tapered anterior extremity of the lacrimal overlies the maxilla where it borders the external bony nasal opening. Posterodorsally, it contacts the prefrontal and the posterior margin is deeply concave where forms the anterior rim of the orbit.

Prefrontal. The prefrontal forms the dorsolateral rim of the orbit, and contacts the nasal and lacrimal anteriorly where it roofs the posterior edge of the external bony nasal opening (Fig. 4). The prefrontal-lacrimal contact is straight and extends between the external bony nasal opening and the anterior third of the orbit. Posteriorly, the prefrontal contacts the postfrontal, as well as the frontal and nasal dorsally.

Frontal. The frontal roofs the skull above the orbit, and is trapezoidal in outline being longer than wide with interdigitating anterior and posterior sutures (Fig. 3). The posterodorsal surface floors a wide, shallow section of the internasal depression. Anteriorly, the nasals project posteriorly to separate the anterior contact between the frontals. The medial interfrontal suture is straight, and the lateral edge of the bone contacts the postfrontal. The frontal contributes to the anteromedial edge of the supratemporal fenestra, and encloses the anterior part of pineal foramen posteromedially.

Postfrontal. Only a small section of the left postfrontal is preserved (Fig. 3), but its anterior edge clearly contacts the frontal, prefrontal, and nasal. Posteriorly, the medial edge of postfrontal forms the anterolateral edge of the supratemporal fenestra.

Parietal. The parietals are elongate bones that form the posterior skull roof and border the medial edges of the supratemporal fenestrae (Fig. 3); the lateral surfaces of the parietals are declined where they enclose the endocranial cavity. The interparietal suture is elevated into a low sagittal ridge. Anteriorly, the parietal maintains an overlapping interdigitated suture with the frontal, as well as with the anterolateral process of the postfrontal and anteromedially

encloses the posterior part of pineal foramen. Posteriorly, the parietal is expanded and developed into a posterolateral process that would have articulated with the supratemporal and enclosed the supratemporal fenestra.

Quadrate. Only the robust articular heads of both quadrates are exposed in the posterior section of the skull (Fig. 5). These reveal deep medial cavities for the stapedial facet.

Pterygoid. A posterior section of the pterygoid exposes the lateral and medial rami in ventral view (Fig. 3).

Stapes. The left stapes has a slender cylindrical shaft and massive proximal head (Fig. 5). This would have articulated with the basioccipital and basisphenoid, whereas the distal extremity would have contacted the opisthotic.

Mandible. The dentary is the largest bone in the mandible (Fig. 3). In lateral view, it forms the anterior half of the mandibular ramus and terminates elongated posterior processes. The posterior-most extremity of the dentary is sutured to the surangular and angular. The dorsolateral flange borders a deep alveolar groove. The lateral external surface of the dentary is incised by a longitudinal groove that extends from the anterior-most tip of the mandible, widening posteriorly to a point level with the external bony nasal opening. The mandibular symphysis occupies 520 mm in maximum length, and equates to approximately 62% of the entire length of the lower jaw; posteriorly, the dentaries are separated along the midline by the splenials.

The splenials are sutured along their anterior third with their symphyseal contribution extending over 325 mm, or about 38% of the maximum length of the mandible (Fig. 3). The splenials form the medial surfaces of the mandibular rami.

The surangular forms the lateral external surface of the mandible above the angular (Fig. 3). The surangular and angular contribute to the posterodorsal half of the mandible, with the surangular bordering the anterior edge of the glenoid articulation via a medially protruding triangular process.

The angular extends along the ventrolateral length of the jaw (Fig. 3). The posterior end of the bone is poorly preserved, but its tapered anterior tip contributes to the splenial symphysis

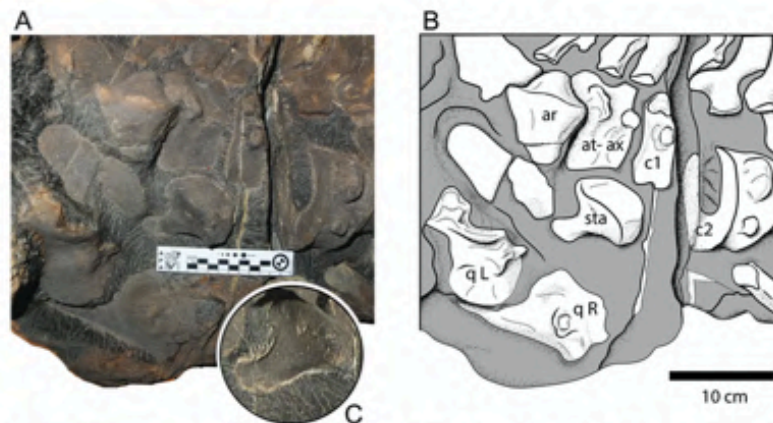


Fig. 5. Type specimen (CPC 307) of *Parrasaurus yacahuitztlí*. Posterior region of skull in A, lateral view with B, interpretive line drawing; C, enlargement of the stapes. Abbreviations: ar, articular; at-ax, atlas-axis complex; c1, c2, cervical centra; qL, qR, left and right quadrates; sta, stape.

and reaches the anterior tip of the surangular. Posteriorly, the angular expands dorsoventrally and walls the lateral surface of mandibular ramus. The angular sutures to the surangular along its dorsal edge and also contacts the dentary.

The left articular is small and oval in shape with a concave articular surface (Fig. 5).

Dentition. The preserved premaxillary tooth row includes a single row of 26 *in situ* teeth, while the dentary retains seven teeth (Fig. 3). Each crown is stout and conical and opposes an empty alveolus in the opposing tooth row. The enamel is ornamented by numerous fine apicobasal ridges that cover the entire labial surface of the crowns. The tooth roots are not visible.

Axial skeleton

The preserved vertebral column of CPC 307 includes 69 centra subdivided into the atlas-axis complex, 21 cervicals, 22 dorsals, and 24 caudals extending up to the first preflexural centra based on relative positioning of the apophyses (McGowan & Motani 2003, Fischer *et al* 2011).

The atlas-axis complex is exposed in lateral view at the posterior base of the skull. The fused atlas-axis suture can be traced as a thin dorsoventral midline ridge. The diapophyses are small, circular and situated and near the posterior articular surface (Fig. 5). The parapophyses are larger than the diapophyses and oval in shape being flush with the lateral surface of the centrum.

The post-axial centra are shorter than high or wide with amphicoelous oval-shaped articular surfaces. Proportionately (Fig. 6), they resemble the vertebral centra of other ophthalmosaurids (e.g., *Sveltonectes insolitus* Fischer, Masure, Arkhangelsky & Godefroit, 2011 and *Acuetzpalin carranzai*: Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020).

The neural arches are all disarticulated and scattered around the vertebral column. Each neural arch has a tall neural spine that forms an inverted Y-shape in anteroposterior view. The shape of the neural canal is uncertain, but the

pedicles are anteroposteriorly expanded and have convex ventral facets. The prezygapophyses are short, triangular and situated at the base of the neural spine; the postzygapophyses are comparatively small. The neural spine is rectangular, ~2.5 times higher than long, and posteriorly inclined.

Fragments of associated ribs include at least two proximal rib heads. The capitulum is larger than the tuberculum and protrudes medially; the tuberculum thinner and inclined. The rib shafts are stout and curved. Their medial and lateral surfaces are gently convex; the anterior and posterior surfaces are flat and incised by a deep groove, imparting a figure-eight shaped cross-section.

Pectoral girdle

The interclavicle is T-shaped, but its posterior process is broken off. In cross-section, the posterior process is semicircular with a flat medial surface. The lateral processes are thin and project laterally from along the anterior edge (Fig. 6).

The right coracoid fragment (Fig. 7) is flat with a deeply excavated anterior notch bordered by a quadrangular anteromedial process and narrower anterolateral process that terminates in a convex scapular facet. The glenoid facet is flat, and part of a concave intercoracoid facet is preserved on the medial edge.

Buchy & López-Oliva (2009) identified part of the left coracoid, but we interpret this bone as an anterior section of the right scapula (Fig. 7). The acromial process is present as a convex projection that is separated from the shallow coracoid facet and the triangular glenoid facet. The coracoid facet edge is straight and oriented perpendicular to the longitudinal axis.

Forelimb. The forelimb of CPC 307 was described by Buchy & López-Oliva (2009), but we add new information gleaned from further preparation.

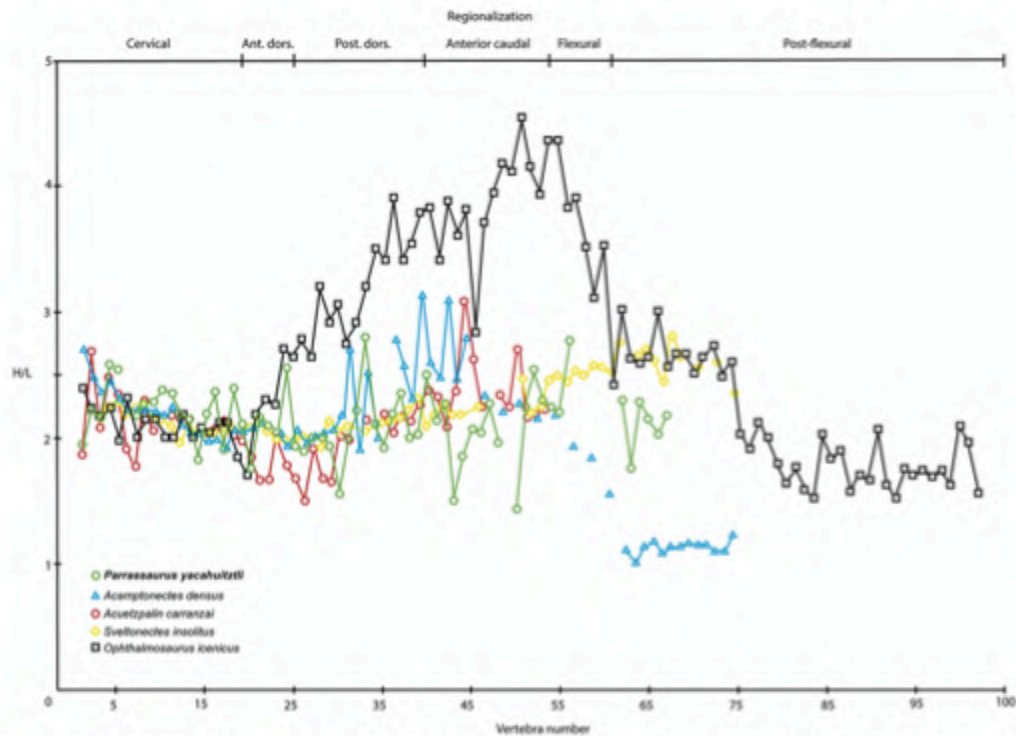


Fig. 6. Type specimen (CPC 307) of *Parrasaurus yacahuitztlil*. Height/length proportions of each vertebral centrum compared with selected ophthalmosaurids (data from Fischer *et al.* 2011, Moon & Kirton 2016, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020).

Part of the proximal end of the left humerus is missing, although it appears to have been narrower than the distal end (Fig. 7). The distal facet for the intermedium has a squared profile and projects beyond the sub-equally sized radial and ulnar facets, which are inclined at about 20° . The prominent plate-like dorsal trochanter extends approximately two-thirds along the length of the shaft, and opposes a weakly developed deltopectoral crest offset towards the anteroventral surface of the humerus.

The zeugopodial and proximal autopodial elements are disarticulated and displaced. The ulna, intermedium, and radius are broader than long or high. The dorsal and ventral articular surfaces are rugose and shallowly concave. The radius is the smallest bone in the epipodial series and is trapezoidal in outline; the intermedium and ulna are otherwise more rectangular. The proximal and distal articular surfaces of the radius and ulna are triangular, while those of the intermedium are rectangular. The anterior and posterior facets of the intermedium are trapezoidal and distally narrowed.

The proximal autopodial elements include the radiale, distal carpals 3 and 4, and ulnare, together with a preaxial accessory bone and a pisiform. The radiale is trapezoidal and resembles the radius in shape but is smaller. The radiale is longer than wide with an anterodistal facet for the preaxial accessory. Distal carpals 3 and 4 are square, unlike the

ulnare which is rectangular in profile, and contact the intermedium. The pisiform is also rectangular and articulates with the ulnare, metacarpal V, and probably also the ulna posteriorly.

The phalanges of four digits are articulated with the distal carpal and metacarpals. The anterior accessory digit consists of at least six preaxial bones with rectangular or hexagonal shapes; these are larger than the accompanying phalanges. Digit two consists of a series of at least four rectangular phalanges that contact carpal 2 and metacarpal II. Distal carpal 2 articulates with the radiale posteriorly, and distal carpal 3 anteriorly. Five hexagonal phalanges of digit three terminate with metacarpal III, which distal carpal 3 posteriorly, and distal 4 anteriorly. Digit four consists of at least four hexagonal phalanges with a rectangular metacarpal IV that contacts distal carpal 4 posteriorly and the ulnare anteriorly. Digit five include three rectangular phalanges with metacarpal five that contacts the posterior edge of distal carpal 5. Two square postaxial bones represent a posterior accessory digit; these articulate with the pisiform.

Phylogenetic analysis

Our phylogenetic dataset (Supplementary Material) was based on published ophthalmosaurid phylogenies by Fischer *et al.* (2014c, 2016), Maxwell *et al.* (2016), Delsett *et al.*

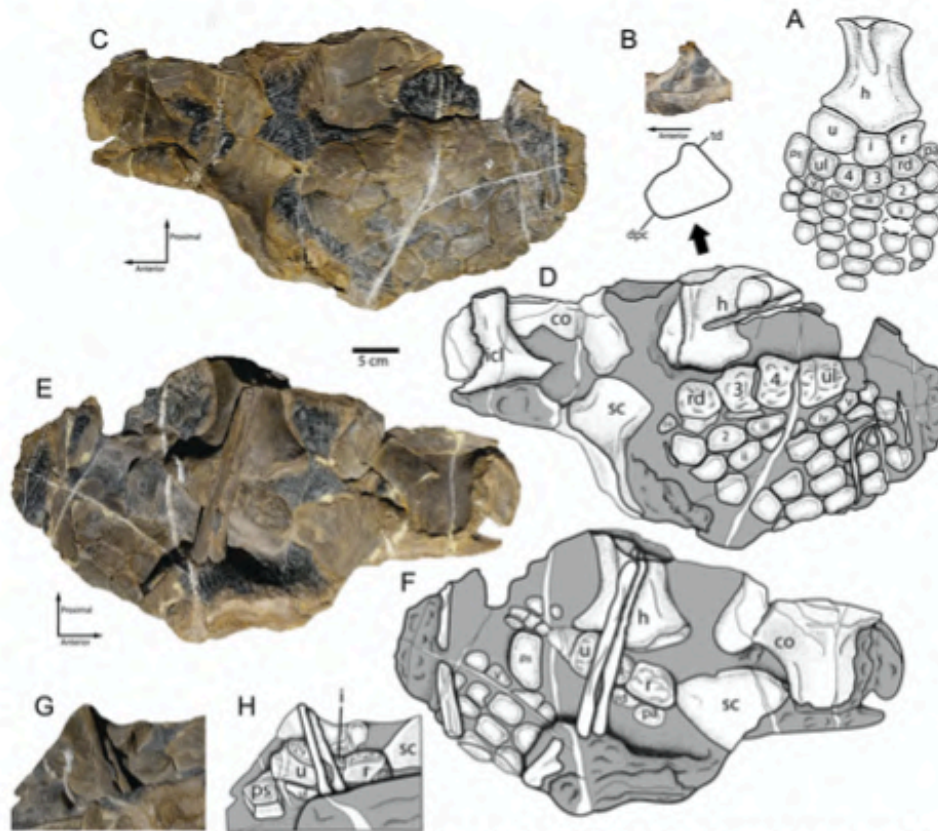


Fig. 7. Type specimen (CPC 307) of *Parrassaurus yacahuitztlí*. A, Reconstruction of right forelimb in dorsal view; B, humerus in proximal view; C, D, pectoral girdle bones and forelimb in ventral view with interpretive drawing; E, F, pectoral girdle bones and forelimb in dorsal view with interpretive drawing; G, H, zeugopodial and autopodial elements in dorsal view with interpretive drawing. Abbreviations: co, coracoid; dpc, deltopectoral crest; h, humerus; icl, interclavicle; i, intermedium; pa, pre-axial accessory element; ps, pisiform; r, radius; rd, radiale; sc, scapula; td, trochanter dorsalis; u, ulna; ul, ulnare; 2–4, distal carpals; i–v, metacarpals.

(2017), Moon (2017), and Maxwell *et al.* (2019). The matrix includes 145 characters and 43 taxa, and was compiled using *Mesquite* 3.31 (Maddison & Maddison 2018). *Temnodontosaurus* spp., *Ichthyosaurus communis*, *Malawania anachronus* Fischer, Appleby, Naish, Liston, Riding, Brindley & Godefroit, 2013, *Hauffiopteryx typicus* (von Huene, 1931), *Stenopterygius quadricissus*, *Stenopterygius aaleniensis* Maxwell, Fernández & Schoch, 2012, and *Chacaicosaurus cayi* were scored as outgroups. Our analysis was performed in TNT 1.5 (Goloboff & Catalano 2016) with a heuristic search of 1000 replicates, 1 Wagner tree, and tree-bisection-reconnection (TBR) holding 100 trees per replicate with 999,999 maxtrees. Tree support was evaluated using 1000 bootstrap replicates (Felsenstein 1985) and Bremer decay index values (Bremer 1994).

A strict consensus (Fig. 8) of 20 most parsimonious trees (tree length = 527 steps; consistency index = 0.33; retention index = 0.56) resolves Ophthalmosauridae, Ophthalmosaurinae, and Platypterygiinae as monophyletic clades (*sensu* Fischer *et al.* 2012). Ophthalmosauridae is

united by the absence of a basioccipital peg (58[1]), extensive lateral exposure of the angular (76[1]), and a plate-like dorsal trochanter (103[1]). Other features are shared with non-ophthalmosaurid taxa: reduction of the basioccipital (55[1]); contribution of the basioccipital to the foramen magnum (59[1]); anterior accessory element in contact with the humerus (109[2]); lunate anterior accessory element (111[1]); leading-edge elements of the forefin lacking an anterior notch (117[1]); a single preaxial digit in the forefin (118[1]); femur with plate-like ventral process and reduced dorsal process (138[1]). *Parrassaurus yacahuitztlí* is placed within Ophthalmosauridae on the basis of (76[1]), (103[1]), (111[1]), (117[1]), (118[1]).

Ophthalmosaurinae uniquely shares a contact between the supratorpical and stapes (45[1]), as well as the presence of a smooth basal enamel layer above the acellular cementum (2[1]), and an anterolateral expanded basipterygoid process (52[1]). Within Ophthalmosaurinae, *Mollesaurus periallus* is sister to remaining ophthalmosaurin taxa grouped into a polytomy.

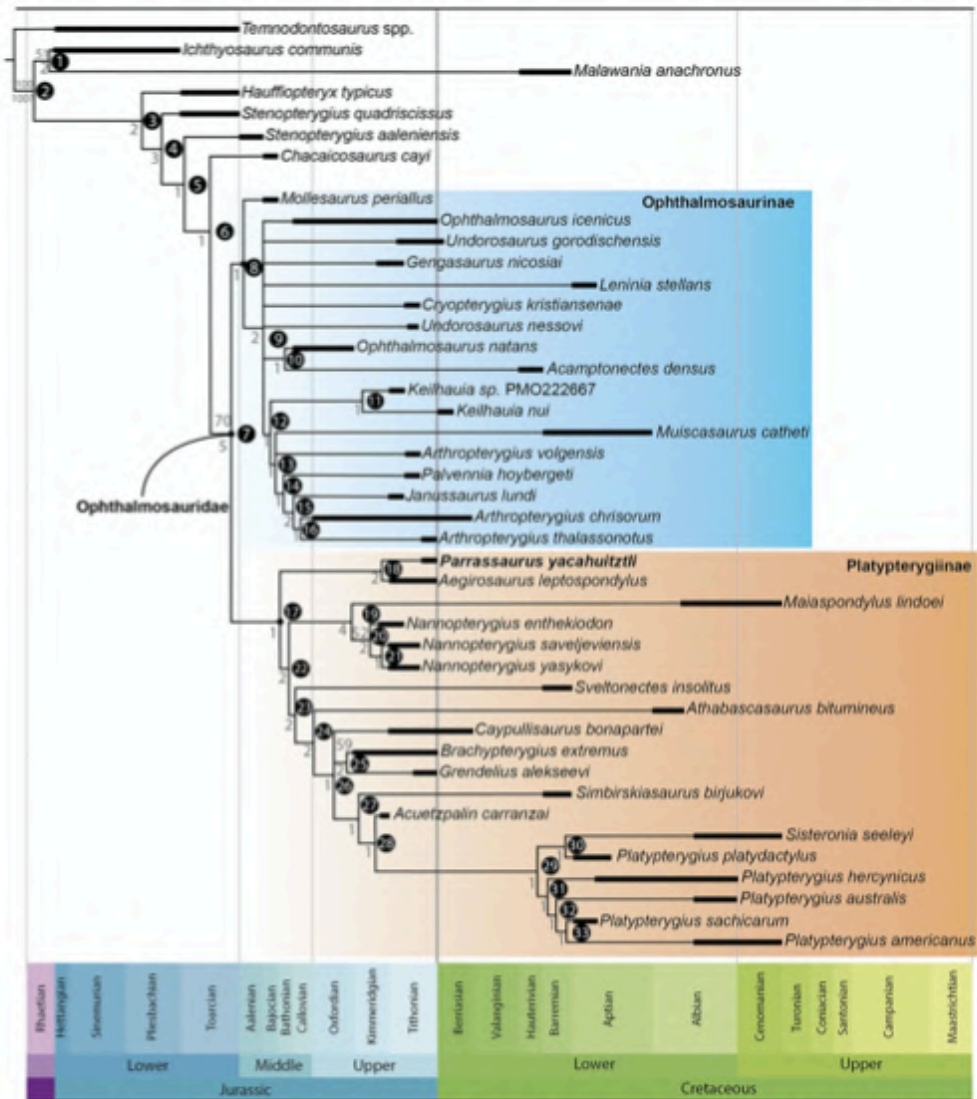


Fig. 8. Time-calibrated phylogeny of Ophthalmosauridae including *Parrasaurus yacahuitztl*. Strict consensus tree with Bremer (>1) and bootstrap (>50%) support values shown above and below each node (node numbers are described in the Supplementary Data).

Platypterygiinae is united by the presence of a concave or straight proximal edge on the intermedium (123[0]), lack of an obturator foramen (131[2]), a rod-like ischiopubis (132[1]), and a well-developed fifth postaxial digit (145[1]). *Parrasaurus yacahuitztl* and *Aegirosaurus leptospondylus* Wagner, 1853 are basally branching sisters of Platypterygiinae that share prominent longitudinal enamel ridging on the teeth (1[0]), a supranarial process on the premaxilla (8[0]), an anterior accessory element in the epipodial row (109[1]), and three distal facets on the humerus for the intermedium, radius, and ulna

(112[2]). Platypterygiinae includes *Malaspondylus lindoei* Maxwell & Caldwell, 2006 + *Nannopterygius* spp. (Hulke, 1871) as basal sisters of *Sveltonectes insolitus* + *Athabascasaurus bitumineus* Druckenmiller & Maxwell, 2010 and a clade comprising *Caypullisaurus bonapartei* + *Brachypterygius extremus* + *Grendelius mordax* McGowan, 1976 with *Simbirskiasaurus birjukovi* Ochev & Efimov, 1985 and *Acuetzpalin carranzai*, and terminal clade of *Sisteronia seeleyi* Fischer, Bardet, Guiomar & Godefroit, 2014a + *Platypterygius* spp. Huene, 1922.

Discussion

Parrassaurus yacahuitztl is identified as a member of Ophthalmosauridae because it possesses family-level diagnostic synapomorphies (sensu Motani 1999, McGowan & Motani 2003) including an extrazeugopodial element anterior to radius, the angular forming a substantial component of the posterolateral surface of the mandible, and the humerus having a plate-like dorsal trochanter.

Parrassaurus yacahuitztl is further differentiated from other ophthalmosaurids by its unusual external bony nasal opening, which is subdivided by an ascending process from the maxilla, rather than both dorsal and ventral processes from the maxilla and nasal (Fig. 3). In *Mollesaurus periallus*, *Athabascasaurus bitumineus*, *Palvennia hoybergeti* Druckenmiller Hurum Knutsen & Nakrem, 2012 (= *Arthropterygius hoybergeti*: sensu Zverkov & Prilepskaya 2019) and *Grendelius mordax* the external bony nasal opening lacks maxillary and nasal processes (Fernández 1999, Druckenmiller & Maxwell 2010, Druckenmiller et al. 2012, Zverkov et al. 2015); this differs from *Ophthalmosaurus icenicus*, *Acamptonectes densus* Fischer, Maisch, Naish, Kosma, Liston, Joger, Küger, Pardo Pérez, Tainsh & Appleby, 2012, *Janussaurus lund* Roberts, Druckenmiller, Saete & Hurum, 2014 (= *Arthropterygius lund*: sensu Zverkov & Prilepskaya 2019), *Cryopterygius kristiansenae* Drucke nmler, Hurum, Knutsen & Nakrem, 2012 (= *Undorosaurus gorodischensis* Efimov, 1999 or *Undorosaurus? kristiansenae*: Delsset et al. 2019, Zverkov & Efimov 2019), and *Aegirosaurus leptospondylus*, in which the external bony nasal opening is intersected by a short descending process from the nasal only (Bardet & Fernández 2000, Druckenmiller et al. 2012, Fischer et al. 2012, Roberts et al. 2014, Moon & Kirton 2016). *Muscasaurus catheti* Maxwell, Dick, Padilla & Parra, 2016 and *Sveltonectes insolitus* have a spur-like projection on the nasal that almost completely divides the external bony nasal opening (see Fischer et al. 2011, Maxwell et al. 2016). Finally, in *Arthropterygius thalassonotus*, *Maiaspondylus lindoei*, *Simbrikisaurus birjukovi*, *Platypterygius sachicarum* Páramo, 1997, and *Platypterygius australis* (McCoy, 1867) the nasal and maxillary processes suture in the mid-section of the nasal cavity (Páramo 1997, Kear 2005, Fischer et al. 2014c, Kear & Zammit 2014, Campos et al. 2019, Zverkov & Grigoriev 2020).

The lacrimal of *P. yacahuitztl* is elongate, extending almost half the length of the orbit. In *Aegirosaurus leptospondylus*, *Brachypterygius extremus*, *Caypullisaurus bonapartei*, *M. periallus*, *M. catheti*, *O. icenicus*, *P. australis*, *S. insolitus* and *C. kristiansenae* the lacrimal is considerably shorter (McGowan 1976, Páramo 1997, Bardet & Fernández 2000, Kear 2005, Fischer et al. 2011, Druckenmiller et al. 2012, Maxwell et al. 2016, Moon & Kirton 2016, 2018). The lacrimal-prefrontal suture is also straight in *P. yacahuitztl* and projects to beneath the anterior third of the orbit as in *A. leptospondylus* and *O. icenicus* (see Bardet & Fernández 2000, Moon & Kirton 2016), but unlike *P. australis*, *C. kristiansenae* and *Leninia stellans* Fischer, Arkhangelsky, Uspensky, Stenshin & Godefroit, 2014b in which the dorsal process of the maxilla contacts the lacrimal immediately posterior to the external bony nasal opening (Kear 2005, Druckenmiller et al. 2012, Fischer et al. 2014b).

Parrassaurus yacahuitztl additionally displays a unique combination of character states that distinguish it among ophthalmosaurids.

1. The premaxillary subnarial process is about twice the length of the supranarial process. This state is shared with *O. icenicus*, *M. periallus*, *C. kristiansenae* and *S. birjukovi*, but differs from *A. leptospondylus*, *B. extremus*, *Grendelius alekseevi* (Arkhangelsky, 2001) and *P. australis* in which the supranarial process is as long or longer than the subnarial process (Kirton 1983, Bardet & Fernández 2000, Druckenmiller et al. 2012, Fernández & Talevi 2013, Fischer et al. 2014c, Kear & Zammit 2014, Zverkov et al. 2015, Paparella et al. 2017, Moon & Kirton 2016, 2018).
2. In *P. yacahuitztl*, the length ratio measuring the pre-narial section of the skull versus the mandible is 0.61, in comparison to *A. leptospondylus* (0.51–0.68), *Platypterygius americanus* (Nace, 1939) (0.64), *B. extremus* (0.57), *S. insolitus* (0.58), *P. sachicarum* (0.57), and *C. kristiansenae* (0.56). Shorter-skulled ophthalmosaurids include *C. bonapartei* (0.52), *Nannopterygius* spp. (~0.5), *P. hoybergeti* (0.46), *P. australis* (0.48–0.55), and *O. icenicus* (0.54) (Nace 1939, McGowan 1976, Páramo 1997, Bardet & Fernández 2000, Fernández 1999, Kear 2005, Fischer et al. 2011, Druckenmiller et al. 2012, Moon & Kirton 2016, 2018, Maxwell et al. 2019, Zverkov & Jacobs 2021).
3. The prefrontal participates in the posterior margin of the external bony nasal opening. This condition is present in *O. icenicus*, *M. periallus*, *J. lund*, *P. hoybergeti*, *C. bonapartei*, *A. leptospondylus* and *Nannopterygius* spp. (Kirton 1983, Bardet & Fernández 2000, Druckenmiller et al. 2012, Roberts et al. 2014, Moon & Kirton 2016, Zverkov & Jacobs 2021). The maxilla or the lacrimal otherwise posteriorly borders the external bony nasal opening in other ophthalmosaurids (McGowan 1972, Páramo 1997, Kear 2005, Druckenmiller et al. 2012, Fischer 2012, Fischer et al. 2014b, 2014c, Zverkov et al. 2015, Moon & Kirton 2016, 2018).
4. The frontal forms the anterior border of the supratemporal fenestra in *A. leptospondylus*, *C. bonapartei*, *S. insolitus*, *P. sachicarum*, *P. australis* and *Acuetzpalin carranzai* (Páramo 1997, Bardet & Fernández 2000, Kear 2005, Fischer et al. 2011, 2012, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020). Conversely, this contact is absent in *Athabascasaurus bitumineus*, *L. stellans*, *Nannopterygius* spp., *O. icenicus* and *P. hoybergeti* (Druckenmiller & Maxwell 2010, Druckenmiller et al. 2012, Moon & Kirton 2016).
5. The stapedial shaft is slender in *A. densus*, *J. lund*, *P. hoybergeti*, and specimens of *Keilhauia nui* Delsset, Roberts, Druckenmiller & Hurum, 2017 (= *Arthropterygius chrisorum* [Russell, 1993]: sensu Zverkov & Prilepskaya 2019) (Druckenmiller et al. 2012, Fischer 2012, Roberts et al. 2014, Delsset et al.

- 2019). The stapedial shaft is otherwise thickened in *Gengasaurus nicosiai* Paparella, Maxwell, Cipriani, Rocacé & Caldwell, 2017, *M. periallus*, *Nannopterygius* spp., *L. stellans*, *O. icenicus* and *Undorosaurus* spp. Efimov 1999 (Fischer et al. 2014b, Moon & Kirton 2016, Paparella et al. 2017, Zverkov & Efimov 2019, Zverkov & Jacobs 2021), or extremely robust in *Grendelius* spp. and *S. insolitus* (Fischer et al. 2014a, Zverkov et al. 2015).
6. The dentary extends over half the length of the mandibular symphysis in *M. catheti*, *Nannopterygius* spp., *O. icenicus*, *Platypterygius* spp., *P. hoybergeti* and *C. kristiansenae* (McGowan 1972, Kirton 1983, Páramo 1997, Kear 2005, Druckenmiller et al. 2012, Fischer et al. 2012, Maxwell et al. 2016, Moon & Kirton 2016, Zverkov & Jacobs 2021). The mandibular symphysis is otherwise formed largely by the splenial in *A. densus* and *B. extremus* (Fischer et al. 2012, Moon & Kirton, 2018), and CPC 238 (Buchy 2010).
 7. Conspicuous apicobasal enamel ridges ornament the tooth crowns of *A. carranzai*, *A. leptospondylus*, *B. extremus*, *Grendelius* spp., *O. icenicus*, *Pervushovisaurus* spp., *Undorosaurus* spp., *Platypterygius hercynicus* (Kuhn 1946) and *P. australis* (Bardet & Fernández 2000, Kear 2005, Kolb & Sander 2009, Zverkov et al. 2015, Fischer 2016, Moon & Kirton 2016, 2018, Zverkov & Efimov 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020). Alternatively, the enamel surfaces are smooth or ornamented with weak ridges in *A. densus*, *A. bitumineus*, *J. lundí*, *K. nui*, *M. lindoei*, *M. catheti*, *Nannopterygius* spp., *S. insolitus* and *P. americanus* (McGowan 1976, Maxwell & Caldwell, 2006, Druckenmiller & Maxwell, 2010, Fischer et al. 2011, 2013, Roberts et al. 2014, Maxwell et al. 2016, Delsett et al. 2019, Zverkov & Jacobs 2021).
 8. The intermedium articulates with the humerus and separates the ulna and radius in *Grendelius* spp., *B. extremus* and *A. leptospondylus* (Bardet & Fernández 2000, Zverkov et al. 2015). By contrast, the intermedium does not contact the humerus in *Arthropterygius* spp., *C. bonapartei*, *O. icenicus*, *Platypterygius* spp., *Undorosaurus* spp., and *M. lindoei* (McGowan 1972, Bardet & Fernández 2000, Kolb & Sander 2009, Maxwell & Kear 2010, Zammit et al. 2010, Fischer et al. 2011, Moon & Kirton 2016, Maxwell et al. 2019, Zverkov & Efimov 2019, Zverkov & Grigoriev 2020); both the radius and ulna, and the intermedium and humerus are separated in *A. carranzai* and *C. kristiansenae* (Tyborowski 2016, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020).
 9. The intermedium is typically rectangular in *A. leptospondylus* (see Bardet & Fernández 2000), versus other ophthalmosaurids in which the intermedium is usually hexagonal (e.g., *A. leptospondylus*, *B. extremus*, *Grendelius* spp., *O. icenicus* and *Platypterygius hauthali* von Huene 1927; Bardet & Fernández 2000, Fernández & Aguirre-Urreta 2005, Zverkov et al. 2015, Moon & Kirton 2016), or pentagonal to triangular (e.g., *Arthropterygius* spp., other *Platypterygius* spp., and *S. insolitus*; McGowan 1972, Maxwell 2010, Maxwell & Kear 2010, Zammit et al. 2010, Fischer et al. 2011, Maxwell et al. 2019, Campos et al. 2019).
 10. The ulnae supports two digits in *A. leptospondylus*, *B. extremus*, *Grendelius* spp., *O. icenicus*, *Platypterygius platydactylus* (Broili 1907), *P. hercynicus*, *P. hauthali*, *S. insolitus*, *C. kristiansenae* and *Undorosaurus nessovi* Efimov 1999 (McGowan 1972, Bardet & Fernández 2000, Fernández & Aguirre-Urreta 2005, Kolb & Sander 2009, Fischer et al. 2011, Druckenmiller et al. 2012, Zverkov et al. 2015, Moon & Kirton 2016, Zverkov & Efimov 2019). The ulnae supports only a single digit in *C. bonapartei*, *Undorosaurus gorodischensis* Efimov 1999, *Nannopterygius* spp., *M. lindoei*, *P. australis* and *P. sachicarium* (Maxwell & Caldwell 2006, Zammit et al. 2010, Maxwell et al. 2019, Zverkov & Efimov 2019, Zverkov & Jacobs 2021).
- Buchy & López-Oliva (2009) originally attributed CPC 307 to the genus *Brachypterygius* because of its reduced orbit and contact between the intermedium and humerus. However, the orbit is also characteristically reduced in at least osteologically mature individuals of *P. australis* and *P. sachicarium* (Kear & Zammit 2014, Maxwell et al. 2019), and an intermedium-humerus contact is present in *A. leptospondylus* and some specimens attributed to *Grendelius* (Bardet & Fernández 2000, Zverkov et al. 2015). *Parrassaurus yacahuitzli* also specifically differs from *Brachypterygius* in its extensive contribution of the dentary to the mandibular symphysis, the prolonged maxillary subnasal process, which exceeds the supranarial process in length, and the elongate prefrontal-lacrimal contact. Lastly, although the jugal is not preserved in CPC 307, its contact surface on the maxilla clearly shows that this element did not articulate with the premaxilla, which is identified as an autapomorphy of *B. extremus* (Moon & Kirton 2018).

Conclusions

- Here, we redescribe an ophthalmosaurid ichthyosaur skeleton (CPC 307) from the late Tithonian La Caja Formation at the 'Rancho el sombrero' locality in the Sierra de Parras of Coahuila in northeastern Mexico. CPC 307 was initially attributed to the English Jurassic ichthyosaur genus *Brachypterygius* by Buchy & López-Oliva (2009), but is now recognized as new genus and species, *Parrassaurus yacahuitzli*.
- Our phylogenetic analysis places *P. yacahuitzli* as a sister taxon of *Aegirosaurus leptospondylus* and within a basal clade of *Platypterygiinae*. *Parrassaurus yacahuitzli* is unique in its external bony nasal opening being subdivided by only a dorsal process from the maxilla. The forefin also shows a well-developed contact between the intermedium and humerus.
- Together with *Acuetzpalin carranzai*, *P. yacahuitzli* is the second platypterygiine ichthyosaur taxon to be

documented from Mexico, and thus increases the diversity of ophthalmosaurids from the North American Hispanic Corridor (Smith 1983). This was an important dispersal route for marine reptiles during the Late Jurassic (Fernández & Iturralde-Vinent 2000, Gasparini & Iturralde-Vinent 2006, Buchy 2007, 2010, Buchy & López-Oliva 2009, Barrientos-Lara *et al.* 2015, Barrientos-Lara *et al.* 2017, Barrientos-Lara *et al.* 2018).

Acknowledgements

We thank Victor Manuel Escalante-Hernández and José Manuel Padilla Gutiérrez (MUDE) for access to specimens. The Chief Editor of *Alcheringa*, Benjamin Kear, and three anonymous reviewers provided constructive comments and editing of our manuscript.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

Funding

Financial support was provided by grants from the Universidad Nacional Autónoma de México [IN207314 and IN110920]. JBL also acknowledges a scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Mexico.

Supplemental material

Supplemental research materials for this article can be accessed at <https://doi.org/10.1080/03115518.2021.1922755>.

ORCID

Jair Israel Barrientos-Lara  <http://orcid.org/0000-0002-9323-8063>
 Jesús Alvarado-Ortega  <http://orcid.org/0000-0001-8458-7205>

References

- ALVARADO-ORTEGA, J., BARRIENTOS-LARA, J.I., ESPINOSA-ARRUBARRENA, L. & MELGAREJO-DAMÍN, M.P., 2014. Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca State, southern Mexico. *Palaeontologia Electronica* 17, 1–25. palaeo-electronica.org/content/2014/773-tlaxiaco-jurassic-vertebrates.
- ARKHANGELSKY, M.S., 2001. On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian stage of the Volga region near Ulyanovsk. *Paleontological Journal* 35, 629–634.
- BARDET, N., FALCONNET, J., FISCHER, V., HOUSAYE, A., JOUVE, S., PEREDA SUBERBIOLA, X., PÉREZ-GARCÍA, A., RAGE, J.-C. & VINCENT, P., 2014. Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Research* 26, 869–887.
- BARDET, N. & FERNÁNDEZ, M., 2000. A new Ichthyosaur from the Upper Jurassic Lithographic Limestones of Bavaria. *Journal of Paleontology* 74, 503–511.
- BARRIENTOS-LARA, J.I. & ALVARADO-ORTEGA, J., 2020. *Acuetzpalin carranzai* gen et sp. nov. A new ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 98, 102456.
- BARRIENTOS-LARA, J.I., ALVARADO-ORTEGA, J. & FERNÁNDEZ, M.S., 2018. The marine crocodile *Maledictosuchus* (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) from the Kimmeridgian Deposits of Tlaxiaco, Oaxaca, Southern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 38, 1–14.
- BARRIENTOS-LARA, J.I., FERNÁNDEZ, M.S., & ALVARADO-ORTEGA, J., 2015. Kimmeridgian pliosaurids (Sauropterygia, Plesiosauria) from Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 32, 293–304.
- BARRIENTOS-LARA, J.I., HERRERA, Y., FERNÁNDEZ, M.S. & ALVARADO-ORTEGA, J., 2017. Occurrence of Torvoneustes (Crocodylomorpha, Metriorhynchidae) in marine Jurassic deposits of Oaxaca, Mexico. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19, 415–424.
- BAUR, G., 1887. On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. *American Naturalist* 21, 837–840.
- BOULENGER, G.A., 1904. Exhibition of, and remarks upon, a paddle of a new species of ichthyosaur. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1904, 424–426.
- BREMER, K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10, 295–304.
- BROUÏ, F., 1907. Ein neuer Ichthyosaurus aus der norddeutschen Kreide. *Palaeontographica* 54, 139–162.
- BUCHY, M.C., 2007. *Mesozoic Marine Reptiles from North-East Mexico: Description, Systematics, Assemblages and Palaeobiogeography*. PhD thesis, University of Karlsruhe, Germany, 98 pp. (unpublished)
- BUCHY, M.C., 2010. First record of *Ophthalmosaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Tithonian (Upper Jurassic) of Mexico. *Journal of Paleontology* 84, 149–155.
- BUCHY, M.C., FREY, E., STINNESBECK, W. & LÓPEZ-OLIVA, J.G., 2006. An annotated catalogue of the Upper Jurassic (Kimmeridgian and Tithonian) marine reptiles in the collections of the Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias de la Tierra, Linares, Mexico. *Oryctos* 6, 1–18.
- BUCHY, M.C. & LÓPEZ-OLIVA, J.G., 2009. Occurrence of a second ichthyosaur genus (Reptilia: Ichthyosauria) in the Late Jurassic Gulf of Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 61, 233–238.
- CAMPOS, L., FERNÁNDEZ, M.S. & HERRERA, Y., 2019. A new ichthyosaur from the Late Jurassic of north-west Patagonia (Argentina) and its significance for the evolution of the narial complex of the ophthalmosaurids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 188, 180–201.
- CONYBEARE, W.D., 1822. Additional notices on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London* 2-1, 103–123.
- DE BLAINVILLE, H.D., 1835. Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'erpétologie et d'amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum D'Histoire Naturelle de Paris* 4, 233–296.
- DE LA BECHE, H.T. & CONYBEARE, W.D., 1821. Notice of the discovery of a new Fossil Animal, forming a link between the *Ichthyosaurus* and Crocodile, together with general remarks on the Osteology of the *Ichthyosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London* 1-5, 559–594.
- DELSETT, L.L., ROBERTS, A.J., DRUCKENMILLER, P.S. & HURUM, J.H., 2017. A new ophthalmosaurid (Ichthyosauria) from Svalbard, Norway, and evolution of the ichthyopterygian pelvic girdle. *PLoS ONE* 12, e0169971.
- DELSETT, L.L., ROBERTS, A.J., DRUCKENMILLER, P.S. & HURUM, J.H., 2019. Osteology and phylogeny of Late Jurassic ichthyosaurs from the Slottsmøya Member Lagerstätte (Spitsbergen, Svalbard). *Acta Palaeontologica Polonica* 64, 717–743.
- DRUCKENMILLER, P.S., HURUM, J.H., KNUITSEN, E.M. & NAKREM, H.A., 2012. Two new ophthalmosaurids (Reptilia: Ichthyosauria) from the Agardhfjellet Formation (Upper Jurassic: Volgian/Tithonian), Svalbard, Norway. *Norwegian Journal of Geology* 92, 311–339.
- DRUCKENMILLER, P.S. & MAXWELL, E.E., 2010. A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur from the Clearwater Formation, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 47, 1037–1053.
- EFIMOV, V.M., 1999. A new family of ichthyosaurs, the *Undorosauridae* fam. nov. from the Volgian stage of the European part of Russia. *Paleontological Journal* 33, 174–181.
- FELSENSTEIN, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783–791.
- FERNÁNDEZ, M.S., 1994. A new long-snouted ichthyosaur from the Early Bajocian of Neuquén Basin (Argentina). *Ameghiniana* 31, 291–297.

- FERNÁNDEZ, M.S., 1997. A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin (Argentina). *Journal of Paleontology* 71, 479–484.
- FERNÁNDEZ, M.S., 1999. A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquén Basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 73, 677–681.
- FERNÁNDEZ, M.S. & AGIRRE-URBETA, M.B., 2005. Revision of *Platypterygius hauthali* von Huene, 1927 (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) from the Early Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25, 583–587.
- FERNÁNDEZ, M. & ITURRALDE-VINENT, M., 2000. An Oxfordian ichthyosauria (Reptilia) from Viñales, western Cuba: paleobiogeographic significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20, 191–193.
- FERNÁNDEZ, M.S. & TALEVI, M., 2014. Ophthalmosaurian (Ichthyosauria) records from the Aalenian-Bajocian of Patagonia (Argentina): an overview. *Geological Magazine* 151, 49–11.
- FISCHER, V., 2012. New data on the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* and its implications for the validity of the genus. *Acta Palaeontologica Polonica* 57, 123–134.
- FISCHER, V., APLEBY, R.M., NAISH, D., LISTON, J., RIDING, J.B., BRINDLEY, S. & GODEFROT, P., 2013. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters* 9, 20130021.
- FISCHER, V., BARDET, N., GUIOMAR, M. & GODEFROT, P., 2014a. High diversity in Cretaceous ichthyosaurs from Europe prior to their extinction. *PLoS One* 9, e84709.
- FISCHER, V., ARKHANGELSKY, M.S., USPENSKY, G.N., STEN-SHEN, I.M. & GODEFROT, P., 2014b. A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae. *Geological Magazine* 151, 60–70.
- FISCHER, V., ARKHANGELSKY, M.S., NAISH, D., STENSHEN, I.M., USPENSKY, G.N. & GODEFROT, P., 2014c. *Sibirskiasaurus* and *Pervushoviasaurus* reassessed: implications for the taxonomy and cranial osteology of Cretaceous platypterygiine ichthyosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171, 822–841.
- FISCHER, V., BARDET, N., BENSON, R.B.J., ARKHANGELSKY, M.S. & FRIEDMAN, M., 2016. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nature Communications* 7, 10825.
- FISCHER, V., MAISCH, M.W., NAISH, D., KOSMA, R., LISTON, J., JOGER, U., KRÜGER, F.J., FRITZ, J., PABLO PÉREZ, J., TAENSH, J. & APPELEY, R., 2012. New Ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary. *PLoS One* 7, e29234.
- FISCHER, V., MASURÉ, E., ARKHANGELSKY, M.S. & GODEFROT, P., 2011. A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31, 1010–1025.
- FREY, E. & STRINNESBECK, W., 2014. Mexican Ichthyosaurs. In *Dinosaurs and Other Reptiles from the Mesozoic*. RIVERA-SILVA, H.E. & CARPENTER, K. FREY, E., eds, Indiana University Press, Indianapolis, 99–109.
- GASPARI, Z. & ITURRALDE-VINENT, M., 2006. The Cuban Oxfordian herpetofauna in the Caribbean Seaway. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* 240, 343–371.
- GOLOBOFF, F. & CATALANO, S., 2016. TNT, version 1.5, with a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32, 221–238.
- HUENE, F.V., 1922. Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. *Monographien zur Geologie und Paläontologie* 1, 1–114.
- HUENE, F.V., 1927. Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* B 22–29.
- HULKE, J.W., 1871. Note on an Ichthyosaurus (*I. enthekiodon*) from Kimmeridge Bay, Dorset. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 27, 440–441.
- KEAR, B.P., 2003. Cretaceous marine reptiles of Australia: a review of taxonomy and distribution. *Cretaceous Research* 24, 277–303.
- KEAR, B.P., 2005. Cranial morphology of *Platypterygius longmani* Wade, 1990 (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Cretaceous of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145, 583–622.
- KEAR, B.P. & ZAMMIT, M., 2014. In utero foetal remains of the Cretaceous ichthyosaurian *Platypterygius*: ontogenetic implications for character state efficacy. *Geological Magazine* 151, 71–86.
- KIRTON, A.M., 1983. *A Review of British Upper Jurassic Ichthyosaurs*. PhD thesis, University of Newcastle-upon-Tyne, 239 pp. (Unpublished)
- KOLB, C. & SANDER, P.M., 2009. Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (Kuhn 1946) from the Lower Cretaceous of Salzgitter (Lower Saxony, Germany). *Palaeontographica Abteilung A* 288, 151–192.
- KUHN, O., 1946. Ein Skelett von *Ichthyosaurus (Platypterygius) hercynicus* n. sp. aus dem Aptium von Gitter. *Berichte Der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg* 29, 69–82.
- LOMAX, D.R. & MASSARE, J.A., 2017. Two new species of ichthyosaurus from the lowermost Jurassic (Hettangian) of Somerset, England. *Papers in Palaeontology* 3, 1–20.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R., 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31. <http://mesquiteproject.org>.
- MAXWELL, E.E., 2010. Generic reassignment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 403–415.
- MAXWELL, E.E. & CALDWELL, M.W., 2006. A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology* 49, 1043–1052.
- MAXWELL, E.E. & CORTÉS, D., 2020. A revision of the Early Jurassic ichthyosaur *Hauffiopteryx* (Reptilia: Ichthyosauria), and description of a new species from southwestern Germany. *Palaeontologia Electronica* 23, a31.
- MAXWELL, E.E., CORTÉS, D., PATARROYO, P. & PARRA-RUGE, M.L., 2019. A new specimen of *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) from the Early Cretaceous of Colombia and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 39, e1577875.
- MAXWELL, E.E., DECK, D., PADILLA, S. & PARRA M.L., 2016. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia. *Papers in Palaeontology* 2, 59–12.
- MAXWELL, E.E., FERNÁNDEZ, M.S. & SCHOCH, R.R., 2012. First diagnostic marine reptile remains from the Aalenian (Middle Jurassic): a new ichthyosaur from south western Germany. *PLoS One* 7, e41692.
- MAXWELL, E.E. & KEAR, B.P., 2010. Postcranial anatomy of *Platypterygius americanus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Cretaceous of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 1059–1068.
- MCCOY, F., 1867. On the occurrence of *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus* in Australia. *Annals and Magazine of Natural History* 19, 355–356.
- MCGOWAN, C., 1972. The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America. *Contributions to Geology, University of Wyoming* 11, 9–29.
- MCGOWAN, C., 1974. A revision of the longipinnate ichthyosaurus of the Lower Jurassic of England, with descriptions of two new species (Reptilia: Ichthyosauria). *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum* 97, 1–37.
- MCGOWAN, C., 1976. The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Canadian Journal of Earth Sciences* 13, 668–683.
- MCGOWAN, C. & MOTANI, R., 2003. *Ichthyopterygia*. *Handbook of Paleoheteroptology Part 8*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 175 pp.
- MOON, B.C., 2017. A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia: Diapsida). *Journal of Systematic Paleontology* 17, 129–155.
- MOON, B.C. & KIRTON, A.M., 2016. Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic Part 1. *Ophthalmosaurus*. *Monographs of the Palaeontographical Society* 170, 1–84.
- MOON, B.C. & KIRTON, A.M., 2018. Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic Part 2. *Brachypterygius, nannopterygius, macropterygius* and taxa invalida. *Monographs of the Palaeontographical Society* 172, 85–197.
- MOTANI, R., 1999. On the evolution and homologies of ichthyosaurian forefins. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19, 28–41.
- NACE, R.L., 1939. A new ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry Formation of Wyoming. *American Journal of Science* 237, 673–686.

- OCHEV, V.G. & EFIMOV, V.M., 1985. A new genus of Ichthyosaur from the Ulyanovsk area of the Povolzh'ye Region. *Paleontological Journal* 4, 87–91.
- PAPARELLA, I., MAXWELL, E.E., CIPRIANI, A., RONGCACE, S. & CALDWELL, M.W., 2017. The first ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic of the Umbrian-Marchean Apennines (Marche, Central Italy). *Geological Magazine* 154, 837–822.
- PÁRAMO, M.E., 1997. *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia. *Revista Ingeominas* 6, 1–12.
- PRASAD, G.V.R., PANDEY, D.K., ALBERTI, M., FÜRSICH, F.T., THAKKAR, M.G. & CHAUHAN, G.D., 2017. Discovery of the first ichthyosaur from the Jurassic of India: implications for Gondwanan palaeobiogeography. *PLoS ONE* 12, e0185851.
- QUENSTEDT, F.A., 1852. *Handbuch der Petrefaktenkunde. H. Laupp, Tübingen* IV, 792 pp.
- ROBERTS, A.J., DRUCKENMILLER, P.S., SARTRE, G.-P. & HURUM, J.H., 2014. A new Upper Jurassic ophthalmosaurid ichthyosaur from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation or Central Spitsbergen. *PLoS One* 9, e103152.
- RUSSELL, D.A., 1993. Jurassic marine reptiles from Cape Grassy, Melville Island, Arctic Canada. The Geology of Melville Island, Arctic Canada. *Geological Survey of Canada Bulletin* 450, 195–201.
- SEBLEY, H.G., 1874. On the pectoral arch and forelimb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay. *Quarterly Journal of the Geological Society* 30, 696–707.
- SERVICIO GEOLÓGICO MEXICANO, 2008. *Carta Geológica-Minera, Monterrey G14-7, Nuevo León y Coahuila 1: 250000*. 2da ed. Secretaría de Economía, México.
- SMITH, P.L., 1983. The Pliensbachian ammonite *Dayiceras dayiceroides* and Early Jurassic paleogeography. *Canadian Journal of Earth Sciences* 20, 86–91.
- TYBOROWSKI, D., 2016. A new Ophthalmosaurid Ichthyosaur from the Late Jurassic of Owadów-Brzezinki Quarry, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 61, 791–803.
- WAGNER, A., 1853. Die Characteristic einer neuen Art von *Ichthyosaurus* aus den lithographischen Schiefen und eines Zahnes von *Polyptychodon* aus dem Grünsandsteine von Kelheim. *Bulletin der Königliche Akademie der Wissenschaft, Gelehrte Anzeigen* 3, 25–35.
- ZAMMIT, M., 2010. A review of Australasian ichthyosaurs. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 34, 281–292.
- ZAMMIT, M., NORRIS, S.R.M. & KEAR, B.P., 2010. The Australian Cretaceous ichthyosaur *Platypterygius australis*: a description and review of postcranial remains. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 1726–1735.
- ZVERKOV, N.G., ARKHANGELSKY, M.S., PARDO-PÉREZ, J.M. & BEZOSOV P, A., 2015. On the Upper Jurassic Ichthyosaur remains from the Russian North. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 319, 81–97.
- ZVERKOV, N.G. & EFIMOV, V.M., 2019. Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm. *Journal of Systematic Palaeontology* 17, 1183–1213.
- ZVERKOV, N.G. & GREGORIEV, D.V., 2020. An unrevealed lineage of platypterygiines (Ichthyosauria) with peculiar forefin structure and semiglobal distribution in the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian). *Cretaceous Research* 115, 104550–104517.
- ZVERKOV, N.G. & JACOBS, M.L., 2021. Revision of *Nannopterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae): reappraisal of the 'inaccessible' holotype resolves a taxonomic tangle and reveals an obscure ophthalmosaurid lineage with a wide distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 191, 228–274.
- ZVERKOV, N.G. & PRILEFSKAYA, N.E., 2019. A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic-earliest Cretaceous of the Boreal Realm. *PeerJ* 7, e6799.

MATERIAL COMPLEMENTARIO

***Parrasaurus yacahuitzli*, Ophtalmosaurido del Rancho El Sombrero**

Barrientos-Lara, J.I. y Alvarado Ortega, J., 2020. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from Coahuila in northeastern Mexico. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, DOI: 10.1080/03115518.2021.1922755

A new Tithonian ophthalmosaurid ichthyosaur from Coahuila in northeastern Mexico

JAIR ISRAEL BARRIENTOS-LARA, and JESÚS ALVARADO-ORTEGA

*Jair Israel Barrientos-Lara [j4ir@me.com] and Jesús Alvarado-Ortega [alvarado@geologia.unam.mx],
Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad
Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510 México.*

Phylogenetic study

The aim of this analysis was to assess the evolutionary relationships of *Parrassaurus yacahuitzli* gen. et sp. nov., within Ophthalmosauridae. In this analysis we made a matrix considering the characters and taxa used of most recent studies that had the goals of reconstructing the phylogenetic relationships of the ophthalmosaurids. The original data set (Moon 2017; Maxwell *et al.* 2019; Fischer *et al.*, 2014, 2016; Maxwell *et al.* 2015; and Delsett *et al.* 2017) were consider for this analysis through of the last modification of the follow contribution: Delsett *et al.* 2019; Maxwell *et al.* 2019; Zverkov and Prilepskay 2019; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020; Campos *et al.* 2020. The selection result in 71 skull characters, 5 mandibular character, 10 axial skeleton characters, 14 scapular girdle character, 28 forefin characters, 7 pelvic girdle character, and 8 hindfin character. With a total of 145 character including two new characters. The selection taxa result in 42 terminals, including the most recent described taxa until mid 2020.

Characters considered

Modified characters:

Character 6: this character was retaken from Fischer *et al.*, 2011. The character states of ratio between tooth size and basioccipital were reinterpreted from: large (≥ 3) (0); small (≤ 1.5) (1), to large (≥ 2); small (≤ 2).

These new character states represent the variation observed in the ophthalmosaurids previously known.

Character 40: The character was reinterpreted with three states that describe in more detail the variation of supratemporal process.

Character 87: a new state character was added considered the shape of the ribs of the *Mollesaurus perialus*, which has a steep keel that gives a “L” shape in cross-section.

New characters:

Character 7: take the proportion of the snout depth proposed by McGowan in 1979, we readjusted the interval according to the variation observed in the ophthalmosaurids hitherto known.

Character 86: we proposed the character based in the diversity observed of the grooves in the mid-shaft of the rib.

List of character:

1. Crown striations: presence of deep longitudinal ridges (0); crown enamel subtly ridged or smooth (1). [Druckenmiller & Maxwell 2010, cha. 24; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 1; Deltett *et al.* 2019, cha. 1; Campos *et al.* 2020, cha. 1; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 1].
2. Base of enamel layer: poorly defined, invisible (0); well defined, precise (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 2; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 2; Deltett *et al.* 2019, cha. 2; Maxwell *et al.* 2019, cha. 147; Campos *et al.* 2020, cha. 2; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 2].
3. Shape of the root in cross-section in adults: rounded (0); quadrangular (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 3; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha 3; Maxwell *et al.* 2019, cha. 144; Campos *et al.* 2020, cha. 3; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 3].
4. Plicidentine: vertical grooves present basal to the crown and apical to the root osteocementum (0); this region of the tooth appears smooth (1). [Maxwell *et al.* 2016, cha. 4; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 4; Campos *et al.* 2020, cha. 4; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 4].
5. Deep apicobasal grooves in root: present (0), absent (1). [Fischer *et al.* 2016, cha. 4; Zverkov & Prilepskaya 2019, ch. 5; Deltett *et al.* 2019, cha. 4; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 5].
6. Tooth crown size relative to basioccipital width: large ($n \geq 2$) (0); small ($n \leq 2$) (1). [modified from Fischer *et al.* 2011, cha. 5].

7. Relative snout depth: very short ($n < 0.3$) (0); short (0.3 to 0.6) (1); high (0.6) (2). Measure at midpoint of the rostrum X10 to jaw length. [modified from McGowan 1976].
8. Process supranarial of the premaxilla: present (0); absent or reduced (1). [Maisch & Matzke 2000, cha. 10; Campos *et al.* 2020, cha. 9].
9. Premaxilla size of supranarial process: large, extending $> \frac{1}{3}$ of the external narial length (0); small, extending $< \frac{1}{3}$ of the external narial length (1). [M 2019, cha. 3].
10. Processus subnarial of premaxilla: ends anteriorly to posterior end of naris (0); reaches posterior end of naris (1). [Fischer *et al.* 2016, cha. 7; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 8; Delsett *et al.* 2019, cha. 7; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 8].
11. Processus postpalatinis pterygoidei: absent (0); present (1). [Maisch & Matzke 2000, cha.38; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 9; Delsett *et al.* 2019, cha. 8; Campos *et al.* 2020, cha. 5; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 9].
12. Forked posterior process on the pterygoid: absent (0); present (1). [Campos *et al.* 2020, cha. 68].
13. Maxilla length of the premaxillary process in external view: long, extends approximately 1.5 or more narial lengths anterior to the external naris (0); short, extends approximately one or less narial lengths anterior to the external naris (1). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 10; Campos *et al.* 2020, cha. 6; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 10].
14. Maxilla size of the jugal process: long, extending as far under the orbit as the lachrymal in lateral view (0); short, hidden in lateral view by the jugal (1). [Maxwell *et al.* 2012, cha. 3; Maxwell *et al.* 2019, cha. 13].
15. External nares shape: elongate (0); elongate and complexly lobate (1); complex with two openings (2). [Sander 2000, cha. 8; Maxwell *et al.* 2019, cha. 26].
16. Processus narial of the maxilla in external view: present (0); absent (1). [Fischer *et al.* 2013, cha 9; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 11; Delsett *et al.* 2019, cha. 11; Maxwell *et al.* 2019, cha. 15; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 11].
17. Descending process of the nasal on the dorsal border of the nares: absent (0); spur-like and short (1); spur-like and long, almost dividing completely the naris (2); stout descending process of the nasal forming a pillar with the ascending process of the maxilla (3). [Campos *et al.* 2020, cha. 7].

18. Nasal anteroposterior extent of dorsal exposure in the prenarial rostrum: substantial, over 40% (0); reduced, less than 40% (1) [Maxwell *et al.* 2012, cha, 4; Maxwell *et al.* 2019, cha.16].
19. Nasal-postfrontal contact: absent (0); present (1). [Maxwell *et al.* 2019, cha. 21].
20. Lateral 'wing' of the nasal over the dorsal boarder of the naris. Absent or poorly developed (0); well pronounced (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 14; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 14].
21. Processus narialis of prefrontal: absent (0); present (1). [Fischer *et al.* 2011, cha.1 Campos *et al.* 2020, cha. 10; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 15].
22. Prefrontal dorsomedial expansion: absent (0); present (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 16; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 16].
23. Lacrimal-prefrontal suture in external view: straight (0), strongly crenulated (1). [Fischer *et al.* 2016, cha. 16; Delsett *et al.* 2019, ch. 16; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 17; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 17].
24. Lacrimal anterior extent: reaches external naris (0); is excluded from the external naris by the dorsal process of the maxilla and/or the ventral process of the nasal (1); [Sander 2000, cha. 10; Maxwell *et al.* 2019, cha. 24].
25. Shape of the anterior margin of the jugal: tapering, running between lacrimal and maxilla (0); broad and fan-like, covering large area of maxilla ventrolaterally (1). [Druckenmiller & Maxwell 2010, cha. 6; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 19; Delsett *et al.* 2019, cha. 17; Maxwell *et al.* 2019, cha. 29; Campos *et al.* 2020, cha. 11; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 19].
26. Termination of the anterior margin of the jugal: posterior to anterior end of lacrimal (0), reaches or surpasses anterior end of lacrimal (1). [Roberts *et al.* 2014, cha. 11; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 20; Delsett *et al.* 2019, cha. 18; Maxwell *et al.* 2019, cha. 30; Campos *et al.* 2020, cha. 12; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 20].
27. Jugal/premaxilla contact: absent (0); present (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 21; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 21].

28. Posterior margin of the jugal: articulates with the postorbital and quadratojugal (0); excluded from the quadratojugal by the postorbital (1). [Roberts *et al.* 2014, cha. 12; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 22; Campos *et al.*, 2020, cha. 13; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 22].
29. Postorbital portion of the jugal: gracile (0); anteroposteriorly wide (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 23; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 23].
30. Parietal foramen surrounding: parietal and frontal (0); completely surrounded by frontals in dorsal view (1); completely surrounded by parietal in dorsal view (2). [Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 24].
31. Greatly enlarged parietal foramen: Absent (0), present (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 89].
32. Processus temporalis of the frontal: absent (0); present (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 14; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 25; Delsett *et al.* 2019, cha. 20; Maxwell *et al.* 2019, cha. 42; Campos *et al.* 2020, cha. 15; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 25].
33. Frontals dorsal view: strongly convex at the anterior edge of the parietal foramen (0); flat to concave, overlapped by surrounding elements (1). [Maxwell *et al.* 2012, cha. 13; Maxwell *et al.* 2019, cha. 39].
34. Posterior process of the nasal overlapping postfrontal dorsally: absent (0); present (1). [Fischer *et al.*, 2016, cha. 21; re-defined by Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 26; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 26].
35. Postorbital skull length compared to orbital diameter: $n > \frac{1}{3}$ (0); $n < \frac{1}{3}$ (1). [Maxwell *et al.* 2019, cha. 84].
36. Postorbital size: broad (0); narrow (1). [Fernández 2007, cha. 7; Maxwell *et al.* 2019, cha. 59].
37. Supratemporal-postorbital contact: absent (0); present (1). [Fischer *et al.* 2016, cha. 22; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 27; Delsett *et al.* 2019, cha. 22; Campos *et al.* 2020, cha. 16; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, 27].
38. Broad postfrontal/postorbital contact in lateral view: absent (0), present (1). [Roberts *et al.* 2014, cha. 16; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 28; Delsett *et al.* 2019, cha. 23; Maxwell *et al.*, 2019, cha. 56; Campos *et al.* 2020, cha. 17; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 28].

39. Supratemporal anteromedial tongue covering postfrontal dorsally: absent (0); present (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 107; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 103].
40. Anterolateral supratemporal process: absent or medial process equal that lateral process (0); present longer than lateral process but without the anterior parietal contact (1); present longer than lateral process and anterior parietal contacts (2). [modified from Fischer *et al.* 2016, cha. 24; and Campos *et al.* 2020, cha. 66].
41. Parietal medial symphysis anteroposteriorly long (0); short (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 104; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 104].
42. Sagittal eminence: present (0); absent (1). [Fischer *et al.* 2016, cha. 25; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 30; Delsett *et al.* 2019, cha. 25; Maxwell *et al.* 2019, cha. 66; Campos *et al.* 2020, cha.14; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 30].
43. Supratemporal process of the parietal: relatively slender¹ (0); robust² (1).
¹: its width (a) in dorsal view constitute less than 0.65 of mediolateral width (b) of the main part of the element ² (a) to (b) ratio is 0.7 or more. [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 31; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 31].
44. Parietal size of the supratemporal process: short (0); long (1). [Maxwell *et al.* 2019, cha. 53].
45. Supratemporal stapes contact: absent, the posteroventral process of the supratemporal does not extend up to the shaft of the stapes (0); present (1). [Fischer *et al.* 2016, cha. 26; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 32; Delsett *et al.* 2019, cha. 26; Maxwell *et al.*, 2019, cha. 65; Campos *et al.* 2020, cha. 65; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 32].
46. Supratemporal fenestra reduction: absent, the supratemporal fenestra in large, elongated and its anterior margin is set at the level of the parietal foramen or more anteriorly (0); reduced, the supratemporal fenestra is small, rounded, and its anterior margin is set posterior to the parietal foramen (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 27; Maxwell *et al.* 2019, cha. 54].
47. Squamosal shape: squared (0); triangular (1); squamosal absent (2). [Fischer *et al.*, 2011, cha, 16; Delsett *et al.* 2019, cha. 28; Campos *et al.* 2020, cha. 18; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 33].

48. Quadratojugal lateral exposure: extensive (0); small, largely covered by squamosal and postorbital (1); extremely reduced nearly unseen laterally (2). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 35; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 34].
49. Quadrate angular process present (0); extremely reduced (1). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 109; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 105].
50. Occipital lamella of the quadrate: present, giving the lateral surface of the quadrate a U-shape in posterior view (0); reduced, the dorsal part of the quadrate is a simple transversely- compressed lamella (1). [Fischer *et al.* 2016, cha. 31; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 36; Delsett *et al.* 2019, cha. 31; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 35].
51. Quadrate supratemporal groove absent (0); present (1). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 37; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 36].
52. Basispterygoid processes: short and anteriorly directed, giving basisphenoid a square outline in dorsal view (0); markedly expanded anterolaterally, being wing-like, giving basisphenoid a marked pentagonal shape in dorsal view (1); completely directed laterally or posterolateral (2). [Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 37].
53. Basisphenoid, ventral view: internal carotid foramen located around the anteroposterior midpoint of the basisphenoid (0); internal carotid foramen located in the posterior third of the basisphenoid (1); internal carotid foramen posterior surface (2). [Zverkov & Prilepskaya, 2019, cha. 40; M 2019 Maxwell *et al.* 2019, cha. 107; Campos *et al.* 2020, cha. 22; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 38].
54. Basisphenoid, dorsal view: dorsal plateau appears equal or wider than basioccipital facet, i.e. basioccipital facet oriented mostly posteriorly (0); basioccipital facet appears equal to or wider than dorsal plateau (1). [Maxwell *et al.* 2016, cha. 20; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 41; Delsett *et al.* 2019, cha. 93; Campos *et al.* 2020, cha. 21; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 39].
55. Extracondylar area of basioccipital: wide (0); reduced but still present ventrally and laterally (1); extremely reduced, being nonexistent at least ventrally (2). [Fischer *et al.* 2011, cha. 19; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 42; Delsett *et al.* 2019, cha. 33; Campos *et al.* 2020, cha. 23; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 40].

56. Basioccipital condyle peripheral groove: absent (0); present laterally (1); present laterally and ventrally (2). [Delsett *et al.* 2019, cha. 34].
57. Basioccipital condyle: width and height approximately equal (0); much wider than high (1). [Maxwell *et al.* 2016, cha. 24; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 43; Delsett *et al.* 2019, cha. 92; Campos *et al.* 2020, cha. 24; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 41].
58. Basioccipital peg: present (0); absent (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 20; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 44; Delsett *et al.* 2019, cha. 35; Maxwell *et al.* 2019, cha. 97; Campos *et al.* 2020, cha. 25; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 42].
59. Basioccipital contribution to the floor of the foramen magnum: absent, excluded by the exoccipitals (0); present, the portion contributing being flat, or concave, and covered in finished bone (1). [Moon, 2017, cha. 101; Delsett *et al.* 2019, cha. 91; Maxwell *et al.* 2019, cha. 101].
60. Ventral notch or ventral crest in the extracondylar area of the basioccipital: present (0); absent (1). [Fischer *et al.* 2012, cha. 19; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 45; Delsett *et al.* 2019, cha. 36; Campos *et al.* 2020, cha. 26; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 43].
61. Notochordal pit on the condylar surface of the basioccipital: absent (0); present (1). [Moon 2017, cha. 95; Delsett *et al.* 2019, cha. 90; Maxwell *et al.* 2019, cha. 95].
62. Raised opisthotic facet of the basioccipital: absent (0) (i.e. they are nearly equal in height to stapedial facets in lateral view); present (1) (practically unseen in lateral view). [Fischer *et al.* 2016, cha. 37; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 46; Delsett 2019, cha. 37; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 44].
63. Opisthotic and stapedial facets lateral exposure: well seen (0); poorly seen, shifted anteriorly (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 47; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 45].
64. Exoccipital: columnar (0); squat (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 48; Campos *et al.* 2020, cha. 67; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 46].
65. Prootic, osseous labyrinth shape: impression of the anterior vertical semicircular canal (avsc) to the sacculus (sac)-utricle (ut) much longer than the width of the ut + sac, i.e., “T”-shaped (1); impression of the avsc to sac-ut distance equal or shorter than width of the ut+sac, i.e., “V”-shaped

- (0). [Maxwell *et al.* 2016, cha. 29; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 49; Campos *et al.* 2020, cha. 70; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 47].
66. Shape of the paroccipital process of the opisthotic: short and robust (0); elongated and slender (1). [Fischer *et al.* 2012, cha. 20; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 50; Delsett *et al.* 2019, cha. 38; Campos *et al.* 2020, cha. 27; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 49].
67. Stapedial shaft of adults in posterior view: moderately thick (0); slender and gracile, shaft dorsoventral minimal diameter consist 0,3 or less of the height of stapedial head (1); extremely thickened, shaft dorsoventral minimal diameter consist 0,45 or more of the height of stapedial head (2). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 52; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 49].
68. Stapes proportions: mediolateral length to dorsoventral height: more than 1.3 (0), less than 1.3 (1). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 53; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 50].
69. Stapes proximal head: slender, much smaller than opisthotic proximal head (0); massive, as large or larger than opisthotic (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 21; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 54; Campos *et al.* 2020, cha. 28; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 51].
70. Lateral margins of the foramen magnun: supraoccipital make up a minor contribution to the foramen magnun (0); supraoccipital contribution almost equal to that of exoccipitals (1). [Campos *et al.* 2020, cha. 31; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 52].
71. Supraoccipital otic portions: moderate or slender (0); relatively massive (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 56; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 53].
72. Lower jaw ventral margin in lateral view: straight, or nearly so (0); markedly concave approximately ventral to the external nares (1). [Maxwell *et al.* 2019, cha. 116].
73. Articular shape in medial view: trapezoid or quadrate (0); parallelogram-like (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 57; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 54].
74. Anterior dentaries: sharply pointed at anterior tip (0); rounded (1). [Maxwell *et al.* 2016, cha. 33; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 58; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 55].
75. Mandibular symphysis: splenial playing a more extensive role in the mandibular symphysis than the dentary (0); splenial participating in the mandibular symphysis but restricted to the posterior half

- (1). [Maxwell *et al.* 2012, cha. 34; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 59; Maxwell *et al.* 2019, cha. 122; Campos *et al.* 2020, cha. 32; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 56].
76. Angular lateral exposure: much smaller than surangular exposure (0); extensive (1). [Motani, 1999, cha. 32, inverted by Fischer *et al.* 2011, cha. 22; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 61; Delsett *et al.* 2019, cha. 42; Maxwell *et al.* 2019, cha. 120; Campos *et al.* 2020, cha. 33; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 58].
77. Orbital (peripheral) portion of scleral: plate flattened (0); thickened (1). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 62; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 59].
78. Atlas-axis ventral keel: absent (0); present (1). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 27; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 63; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 60].
79. Atlas-axis fusion: with pronounced suture (0); no visible suture (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 64; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 61].
80. Posterior dorsal/anterior caudal centra: 3.5 times or less as high as long (0); four times or more as high as long (1). [Maxwell 2010, cha. 16; Fischer *et al.* 2011, cha. 24; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 65; Delsett *et al.* 2019, cha. 43; M 2019, cha. 164; Campos *et al.* 2020, cha. 34; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, 62].
81. Presacral vertebrae number: $n < 30$ (0); $30 \leq n < 55$ (1); $55 \leq n$ (2). [Moon 2017, cha. 153; Delsett *et al.* 2019, cha. 96].
82. Tail fin centra: strongly laterally compressed (0); as wide as high (1). [Maxwell 2010, cha. 16; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 66; Delsett *et al.* 2019, cha. 44; Maxwell *et al.* 2019, cha. 175; Campos *et al.* 2020, cha. 35; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 63].
83. Neural spines of atlas-axis: completely overlapping, may be fused (0); functionally separate, never fused (1). [Druckenmiller & Maxwell 2010, cha. 26; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 67; Delsett *et al.* 2019, cha. 45; Maxwell *et al.* 2019, cha. 152; Campos *et al.* 2020, cha. 36; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 64].
84. Rib facet position in anterodorsal centra: confluent with anterior face in at least some centra (0), not confluent in any (1). [Moon 2017, cha. 162; Delsett *et al.* 2019, cha. 97; Maxwell *et al.* 2019, cha. 162].

85. Chevrons in apical region: present (0); lost (1). [Sander 2000, cha. 72; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 68; Delsett *et al.* 2019, cha. 46; Maxwell *et al.* 2019, cha. 177; Campos *et al.* 2020, cha. 37; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega, 2020, cha. 65].
86. Deep grooves in the mid-shaft of the rib: absent (0); one (1); two (2).
87. Rib cross-section at mid-shaft: rounded (oval or circular) (0); '8'-shaped (1), T -shape (2); L-shape (prominent keel) (3). [modified from Delsett *et al.* 2019, cha. 48; Maxwell *et al.* 2019, cha. 178].
88. Gastralria: present (0) absent (1). [Moon 2017, cha. 179; Delsett *et al.* 2019, cha. 98; Maxwell *et al.* 2019, cha. 179].
89. Coracoid shape in adults: rounded (length to width ratio less than 1.3 and often close to 1) (0); anteroposteriorly elongated (length to width ratio greater or equal to 1.5) (1). [Fischer *et al.* 2016, cha. 52; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 69; Delsett *et al.* 2019, cha. 52; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 66].
90. Coracoid anteromedial process: anterior margin in ventral or dorsal view is straight or concave (0); angled (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 101].
91. Anteromedial process of coracoid: poorly pronounced, anteroposteriorly short (0); protruding anteriorly (1). [Fischer *et al.* 2016, cha. 53; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 70; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 67].
92. Anterior notch of the coracoid present and prominent (0); extremely reduced or absent (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 31; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 71; Delsett *et al.* 2019, cha. 54; Maxwell *et al.* 2019, cha. 185; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 68].
93. Coracoid medial facet relatively thin (0); extremely thickened dorsoventrally (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 72; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 69].
94. Coracoid medial facet for the scapula: absent (0); present (1). [Moon 2017, cha. 190; Delsett *et al.* 2019, cha. 100].
95. Angle between the articulated coracoids: 180-160° (0); 150-130° (1); $n < 130^\circ$ (2). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 111; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 107].
96. Glenoid contribution of the scapula: extensive, being at least as large as the coracoid facet (0); reduced, being markedly smaller than the coracoid facet (1). [Fischer *et al.* 2012, cha. 27; Zverkov

- & Prilepskaya 2019, cha. 73; Delsett *et al.* 2019, cha. 55; Maxwell *et al.* 2019, cha. 194; Campos *et al.* 2020, cha. 38; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 70].
97. Prominent acromion process of scapula: small dorsolateral flange (0); large (1). [Fischer *et al.*, 2011, cha. 31; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 74; Delsett *et al.* 2019, cha. 56; Maxwell *et al.* 2019, cha. 192; Campos *et al.* 2020, cha. 39; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 71].
98. Scapular shaft strap-like (0); rod-like (1) [ZP 2019, cha. 75; BA 2020, cha. 72].
99. Interclavicle p.m.s. shape strap-like or rod-like but relatively slender (0); markedly expanded (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 76; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 73].
100. Interclavicle ventral knob: absent (0); present (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 77; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 74].
101. Interclavicle: median stem is equal to or longer than the transverse bar (0); Transverse bar is longer than median stem (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 102].
102. Clavicle: plate like 'standard' (0); rod-like, (1). [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 78; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 75].
103. Plate-like trochanter dorsalis: absent (0); present (1). [Motani 1999, cha. 56; ZP 2019, cha. 79; Delsett *et al.* 2019, cha. 57; Maxwell *et al.* 2019, cha. 207; Campos *et al.* 2020, cha. 41; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 76].
104. Protruding triangular deltopectoral crest on humerus: absent (0); present (1); present and very large, matching in height the trochanter dorsalis, and bordered by concave areas (2). [Fischer *et al.* 2012, cha 31; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 80; Delsett *et al.* 2019, cha. 58; Campos *et al.* 2020, cha. 42; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 77].
105. Humerus distal and proximal ends in dorsal view (thus regardless of the size of the dorsal and ventral processes): distal end wider than proximal end (0); nearly equal or proximal end slightly wider than distal end (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 32; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 81; Delsett *et al.* 2019, cha. 59; Maxwell *et al.* 2019, cha. 206; Campos *et al.* 2020, cha. 43; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 78].
106. Posterior third of the humeral shaft: not compressed, posterior edge of the shaft strongly concave (0); compressed, and posterior edge of the gently concave (1). [Campos *et al.* 2020, cha. 69].

107. Humerus with posterodistally deflected ulnar facet and distally facing radial facet: absent (0); present (1). [Fischer *et al.*, 2012, cha. 34; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 83; Deltett *et al.* 2019, cha. 61; Maxwell *et al.* 2019, cha. 211; Campos *et al.* 2020, cha. 45; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 80].
108. Ulnar/radial facet: radial ulnar facets approximately equal size (0); radial facet is larger than the ulnar facet (1). [inverted from Deltett *et al.* 2019, cha. 103; Maxwell *et al.* 2019, cha. 209].
109. Anterior accessory epipodial element anterior to radius: absent (0); present (1); present with associated facet on humerus (2). [Fischer *et al.* 2016, cha. 60; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 82; Deltett *et al.* 2019, cha. 60; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 79].
110. Size of anterior accessory epipodial facet of the humerus: very small or even absent (0); well pronounced but not as large as radial facet (1); as large as radial facet or even larger (2) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 112; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 108].
111. Shape of aae if present: absent (0); lunate (1); rounded (2) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 85; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 82].
112. Humerus descending process for the intermedium: absent (0); short, and the intermedium separate the radius and ulna but it is not in contact with the humerus (1); present and bears a facet for the articulation with the intermedium, and radius and ulna completely separated (2). [Fischer *et al.* 2012, cha. 35 modified by Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 83].
113. Shape of the posterior surface of the ulna: rounded or straight and nearly as thick as the rest of the element (0); concave with a thin, blade-like margin (1). [Fischer *et al.* 2012, cha. 36; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 88; Deltett *et al.* 2019, cha. 65; Maxwell *et al.* 2019, cha. 225; Campos *et al.* 2020, cha. 47; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 84].
114. Ulna anteroposterior width: proximal end narrower than distal (0); about equal widths (1). [Moon 2017, cha. 224; Deltett *et al.* 2019, cha. 106; Maxwell *et al.* 2019, cha. 224].
115. Manual pisiform: absent (0); present between the ulna and ulnar or posterior to the ulnar (pisiform touches the ulna and ulnare) (1); pisiform contact de humerus (humerus with a facet for the pisiform) (2). [modified from Motani 1999, cha 67; and Fischer *et al.*, 2011, cha. 36; by Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 85].

116. Posterior accessory epipodial element posterior to ulna: absent (0); present (1); present with associated facet on humerus (2). [Fischer *et al.* 2016, cha. 64; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 87; Campos *et al.* 2020, cha. 48].
117. Notching of anterior facet of leading-edge elements of forefin in adults: present (0); absent (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 37; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 90; Delsett *et al.* 2019, cha. 68; Maxwell *et al.* 2019, cha. 217; Campos *et al.* 2020, cha. 50; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 86].
118. Preaxial accessory digits on forefin: absent (0); one (1); two or more (2). [Fischer *et al.* 2016, cha. 69; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 91; Delsett *et al.* 2019, cha. 69; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 87].
119. Posterior enlargement of forefin: number of postaxial accessory ‘complete’ digits: none (0); one (1); two or more (2). [Fischer *et al.* 2011, cha. 38; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 92; Delsett *et al.* 2019, cha. 70; Maxwell *et al.* 2019, cha. 219; Campos *et al.* 2020, cha. 51; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 88].
120. Longipinnate or latipinnate forefine construction: one (0); two (1) digits directly supported by the intermedium. [Fischer *et al.* 2011, cha. 40; Campos *et al.* 2020, cha. 53; Delsett *et al.* 2019, cha. 71; Maxwell *et al.* 2019, cha. 234; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 89].
121. Intermedium/dc contact, 3,4 – (0); 3 – (1); 3,2 – (2). [Sander 2000, cha. 93 modified by Zverkov *et al.* 2015, cha. 50; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 94; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 90].
122. Intermedium-ulnare relative size: ulnare larger than intermedium (0); ulnare smaller than intermedium (1). [Motani 1999: cha. 66 modified by Maxwell *et al.* 2019, cha. 229].
123. Intermedium proximal edge shape: straight or notched (0); pointed (1). [Maxwell *et al.* 2019, cha. 232].
124. Intermedium distal edge shape: angular (0); flattened (1). [Maxwell 2010, cha. 27; Maxwell *et al.* 2019, cha. 233].

125. Ulnare number of distal facets: primarily supporting a single digit (0); a posteriorly oriented facet for articulation with metacarpal V at least half the length of the facet for dc4 (1). [Maxwell *et al.* 2012, cha. 44; Maxwell *et al.* 2019, cha. 236].
126. Zeugo- to autopodial elements flattened and platelike (0); strongly thickened (1). [Maisch & Matzke 2000, cha. 94; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 95; Delsett *et al.* 2019, cha. 72; Maxwell *et al.* 2019, cha. 216; Campos *et al.* 2020, cha. 54; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 91].
127. Compact and tightly packed epi- and mesopodial rows: absent, elements are loosely connected (0); present (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 73].
128. Tightly packed rectangular phalanges: absent, phalanges are mostly rounded (0); present (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 42; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 96; Delsett *et al.* 2019, cha. 74; Maxwell *et al.* 2019, cha. 251; Campos *et al.* 2020, cha. 55; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 92].
129. Digital bifurcation: absent (0); frequently occurs in digit IV (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 43; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 97; Delsett *et al.* 2019, cha. 75; Campos *et al.* 2020, cha. 56; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 93].
130. Manual digit V: lost or reduced to small floating elements (0); present (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 76; Maxwell *et al.* 2019, cha. 243].
131. Ischium-pubis fusion in adults: absent or present only proximally (0); present with an obturator foramen (1); present with no obturator foramen (2). [Fischer *et al.* 2011, cha. 44; Delsett *et al.* 2019, cha. 78; Campos *et al.* 2020, cha. 57].
132. Ischium or ischiopubis shape: plate-like, flattened (0); rod-like (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 45; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 99; Delsett *et al.* 2019, cha. 79; Campos *et al.* 2020, cha. 58; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 95].
133. Ilium ischiopubis length ratio: Ischiopubis (ischium) length <2 times ilium length (0); ischiopubis two times or more the length of the ilium (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 107].
134. Iliac anteromedial prominence: absent (0); present (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 80].

135. Ilium proximal region: expanded (0); narrow proximally and distally, rib-like (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 81].
136. Ischiopubis femur length ratio: Ischiopubis (ischium) longer than femur (0); equal to or shorter than femur (1). [Delsett *et al.* 2019, cha. 108].
137. Ischium and pubis relative size: pubis larger than ischium (0); similar size or ischium larger (1). [Moon 2017, cha. 259; Delsett *et al.* 2019, cha. 109].
138. Dorsal and ventral processes on femur: poorly pronounced (0); ventral process is pronounced, plate-like, while dorsal is still not prominent (1); both processes plate-like, demarked from the head of the femur and extending up to mid-shaft (2). [Fischer *et al.* 2011, cha. 46; Roberts *et al.* 2014, cha. 52 modified in Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 100; Maxwell *et al.* 2019, cha. 267; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 96].
139. Wide distal femoral blade: present (0); absent, the distal extremity of the femur being smaller than the proximal one in dorsal view (1). [Fischer *et al.* 2013, cha. 61; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 101; Delsett *et al.* 2019, cha. 83; Maxwell *et al.* 2019, cha. 269; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 97].
140. Intermedium/femoral contact: absent (0); present (1). [Maxwell 2010, cha. 33; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 102; Maxwell *et al.* 2019, cha. 280; Delsett *et al.* 2019, cha. 84; Campos *et al.* 2020, cha. 61; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 98].
141. Femur, tibial facet size relative to fibular facet: larger (0); subequal (1). [Maisch & Matzke 2000, cha. 112; Maxwell *et al.* 2019, cha. 271].
142. Femur anterodistal facet for accessory zeugopodial element anterior to tibia: absent (0); present (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 48; Maxwell *et al.* 2019, cha. 270; Delsett *et al.* 2019, cha. 85; Campos *et al.* 2020, cha. 62].
143. Femur posterodistal facet for accessory zeugopodial element posterior to fibula: absent (0); present (1) [Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 104; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 100].
144. Hind fin leading edge element in adults: notched (0); straight (1). [Fischer *et al.* 2013, cha. 65; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 105; Delsett *et al.* 2019, cha. 87; Maxwell *et al.* 2019, cha. 283; Campos *et al.* 2020, cha. 63; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 101].

145. Postaxial 5th digit: absent of poorly ossified (0); present and well developed (1). [Fischer *et al.* 2011, cha. 50; Zverkov & Prilepskaya 2019, cha. 106; Delsett *et al.* 2019, cha. 88; Campos *et al.* 2020, cha. 64; Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, cha. 102].

Taxa for phylogenetic analysis

<i>Temnodontosaurus spp.</i>	Personal examination; Fischer <i>et al.</i> 2016, Zverkov and Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Malawania anachronus</i>	Fischer <i>et al.</i> 2013, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020.
<i>Ichthyosaurus communis</i>	Personal examination; Fischer <i>et al.</i> 2016, Massare & Lomax 2018, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Hauffiopteryx typicus</i>	Maisch 2008, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, Maxwell & Cortés 2020.
<i>Stenopterygius aaleniensis</i>	Maxwell <i>et la.</i> 2012, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Stenopterygius quadriscissus</i>	Maisch 2008, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, Fischer <i>et al.</i> 2016, Delsett <i>et al.</i> 2019, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019.
<i>Chacaicosaurus cayi</i>	Personal examination; Fernández 1994.

<i>Ophthalmosaurus icenicus</i>	Personal examination; Kirton 1983, Fischer <i>et al.</i> , 2016, Moon and Kirton 2016, Maxwell <i>et al.</i> , 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> , 2019, Campos <i>et al.</i> , 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Ophthalmosaurus natans</i>	Gilmore 1905, Gilmore 1906, Gilmore 1907, Massare <i>et al.</i> 2006, Fischer <i>et al.</i> 2016, Zverkov & Prilepskay 2019, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Acamptonectes densus</i>	Fischer <i>et al.</i> 2012, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019; Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Mollesaurus periallus</i>	Personal examination; Fernández 1999, Campos <i>et al.</i> 2020.
<i>Leninia stellans</i>	Fischer <i>et al.</i> 2014a, Fischer <i>et al.</i> 2016, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, Delsett <i>et al.</i> 2019, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019.
<i>Arthropterygius chrisorum</i>	Maxwell 2010, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Campos <i>et al.</i> 2020.
<i>Janussaurus lundi</i>	Roberts <i>et al.</i> 2014, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, and Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020.
<i>Palvennia hoybergeti</i>	Druckenmiller <i>et al.</i> 2012, Fischer <i>et al.</i> 2016, Delsett <i>et al.</i> , 2018, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov and Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020.
<i>Arthropterygius volgensis</i>	Zverkov & Prilepskay 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Arthropterygius thalassonotus</i>	Personal examination, Campos <i>et al.</i> 2020.

<i>Grendelius alekseevi</i>	Arkhangelsky 2001, Zverkov <i>et al.</i> 2015, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Brachypterygius extremus</i>	Personal examination; Fischer <i>et al.</i> 2016, Moon & Kirton 2018, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020.
<i>Caypullisaurus bonapartei</i>	Personal examination, Fernández 1997.
<i>Aegirosaurus leptospondylus</i>	Bardet and Fernández 2000, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov and Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Undorosaurus gorodischensis</i>	Zverkov & Efimov 2019, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Undorosaurus nessovi</i>	Zverkov & Efimov 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Cryptopterygius kristiansenae</i>	Druckenmiller <i>et al.</i> 2012, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Nannopterygius enthekiodon</i>	Moon and Kirton 2018, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, Zverkov & Jacobs 2020.
<i>Nannopterygius yasykovi</i>	Efimov 1999, Zverkov & Jacobs 2020.
<i>Nannopterygius saveljeviensis</i>	Zverkov & Jacobs 2020.
<i>Gengasaurus nicosiai</i>	Paparella <i>et al.</i> 2017, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega, 2020.

<i>Sveltonectes insolitus</i>	Fischer <i>et al.</i> 2011, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Maiaspondylus lindoei</i>	Maxwell & Caldwell 2006, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Zverkov & Grigoriev 2020.
<i>Platypterygius australis</i>	Kear 2005, Zammit <i>et al.</i> 2010, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Platypterygius hercynicus</i>	Kolb & Sander 2009, Fischer 2012, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Platypterygius americanus</i>	McGowan 1972, Maxwell & Kear 2010, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Platypterygius platydactylus</i>	Broili 1907, McGowan 1972, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Platypterygius sachicarum</i>	Paramo 1997, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019.
<i>Sisteronia seeleyi</i>	Fischer <i>et al.</i> 2014b, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Athabascasaurus bitumineus</i>	Druckenmiller & Maxwell 2010, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Zverkov & Prilepskay 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020, Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020.
<i>Acuetzpalin carranzai</i>	Personal examination.
<i>Muiscasaurus catheti</i>	Maxwell <i>et al.</i> 2015, Campos <i>et al.</i> 2020, Delsett <i>et al.</i> 2019, Maxwell <i>et al.</i> 2019.

<i>Simbirskiasaurus birjukovi</i>	Fischer <i>et al.</i> 2014c, Fischer <i>et al.</i> 2016, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, Campos <i>et al.</i> 2020.
<i>Keilhauia nui</i>	Delsett <i>et al.</i> 2017, Maxwell <i>et al.</i> 2019, Delsett <i>et al.</i> 2019, and Campos <i>et al.</i> 2020.
<i>Keilhauia ps.</i> (PMO222667)	Delsett <i>et al.</i> 2019.
<i>Parrasaurus yacahuitzli</i> gen. et sp. nov.	Personal examination.

Selected codification

To scoring the selected taxa, we contrasted all the data sets on which we based referenced previously, the conflicts between the score of these data were resolved by following the data set which coincides with the described of the taxa in the refence articles of the table above and with direct observations of the specimens.

The following shows the score and the author chosen for each character in conflict:

Temnodontosaurus spp.

14:1, 15:1, 18:1, 47:1 (Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020, Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 37:1 (Delsett *et al.* 2019). 38:0 (Campos *et al.* 2020).

Malawania anachronus

88:0 (Delsett *et al.*, 2019); 96:0; 113:0; 126: ? 128: 0 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020).

Ichthyosaurus communis

5:0 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019,). 13:1; 28:0; 53:1; 64:0; 65:0; 69:0; 70:0;71:0 (Zverkov & Prilepskaya 2019; Campos *et al.* 2020). 32:0 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 16: 1; 89:0; (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 54:1(Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 59:1; 61:1; 87:1; 88:0; (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.* 2019). 131:0 (Campos *et al.* 2020).

45:0; 46:0; 50:0; 81:1; 84; 0; 130:1; 139:0; (Delsett *et al.* 2019). 37:1; 51:0; 52:0; 99:0 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 47:1/2 (Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega, 2020). 67:0; 75: ? (Personal examination).

Hauffiopteryx typicus

25:0; 126:?: 128:0; (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 50:?: 69:1; 120:0; (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 28:0; 37:1; 53:1; 54:0; 64:0 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 76:0; 82:0; 83:0 (Maxwell *et al.* 2019). 84: 0; 130:1 (Delsett *et al.* 2019). 57:1 *Stenopterygius aaleniensis*

37:1; 38:1; 113:0; (Zverkov & Prilepskaya, 2019). 2:0; 119:?: 126:0 (Maxwell *et al.* 2019). 120:0 (Maisch, 2008).

Stenopterygius quadriscissus

16:1; 47:1; 60:0/1; 82:1; 83:1; 89:1;104:1; 128:0/1 (Delsett *et al.* 2019; Zverkov & Prilepskaya 2019) 38:0 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya, 2019) 53:0 (Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020) 58:0; 80:1; 126:0; 129:1; 144:0 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya, 2019, Campos *et al.* 2020) 67:0; 97:1;105:0 (Zverkov & Prilepskaya, 2019, Campos *et al.* 2020) 87:1(Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.*, 2019). 119:0/1; 112:0 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 37:0 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 64:1 (Campos *et al.* 2020). 50:0; 84:0; 88:0;130:1 (Delsett *et al.* 2019) 28:1; 59:?: 108:0 (Maisch 2008).

Ophthalmosaurus icenicus

3:0; 80:1; 96:0; 128:0: 144:1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 21:1; 132:0 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 47:1; 50:0; 104:1; 139:0 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 66:1 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 105:0/1 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 5:1; 37:0; 64:1 (Zverkov & Prilepskaya, 2019). 84:1; 88:0; 130:1 (Delsett *et al.* 2019). 70:0 (Campos *et al.* 2020). 46:1 (Moon & Kirton 2016).

Ophthalmosaurus natans

1:1; 2:0; 16:1; 21:0; 47:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Delsett *et al.* 2019). 25:0 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 38:1; 82:?: 96:1; 126:?: 128:0 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020) 53:?: (Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 113:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019) 66:1; 119:?: (Delsett *et al.* 2019; Campos *et al.* 2020). 103:1;105:0 (Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 37:0 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 84:1; 88:0; 130:1 (Delsett *et al.* 2019). 120:0/1 (Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega, 2020; Campos *et al.*, 2020). 14:0; 64:1 (Gilmore 1905, Gilmore 1906, Gilmore 1907).

Acamptonectes densus

2:?: (Delsett *et al.* 2019; Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 3:?: 76: 1; 82:0; 117:?: 126:?: 128:0; (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 53:0; (Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 69:1; 70:0; 75:0; 96:0; 97:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 104: 1/2 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 114:0; (Maxwell *et al.* 2019, Delsett *et al.* 2019). 50:1; 64:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 84:?: 87: 0; (Delsett *et al.* 2019). 88:?: (Maxwell *et al.* 2019). 118:?: (Fischer *et al.* 2012).

Leninia stellans

16:?: (Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 47: 0/1; 66:?: (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 6:1; 84:?: (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 26:?: 38:1; 46:1(Maxwell *et al.* 2019). 10:0; 50: 1;69:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019).

Arthropterygius chrisorum

28:?: (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 53:2 (Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 54:1; 57:0; 113:0 117:1; 128:0; 140:0 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 58:1; (Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 59:1 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 76:?: 80:1;119:?: 132:?: (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 89:?: 105:0; (Maxwell *et al.*, 2019, Campos *et al.*, 2020). 120:0; 142:0 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 138:1 (Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya, 2019) 139:1 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.*

2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 69:?: 104:0; (Campos *et al.* 2020). 84:1; 118:?: (Delsett *et al.* 2019). 20:?: 22:?: 39:?: 40:?: 49:?: 78:?: 79:?: 95:?: 98:?: 99:?: 102:?: 108:1;112:0 115:?: (Maxwell 2010, Zverkov & Prilepskaya 2019).

Janussaurus lundi

2:1; 55:2; 84:?: 103:1; 117:1; 128:0;140:0 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya, 2019, Campos *et al.* 2020). 3:?: 25:0; 26:0;38:1; 45:?: 53:?: 54:?: 66:?: 80:?: 96:?: 97:?: (Delsett *et al.* 2019; Campos *et al.* 2020, Maxwell *et al.* 2019). 28:1; 60:1; 132:0 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 47:2; 104:1; 109:2; 118:1 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov & Prilepskaya 2019). 57:1; 69:?: 119:?: 120:1; 129:0; 131:2; 142:0 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 87:1; 114:1 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 92:0; 139:1(Delsett *et al.* 2019; Maxwell *et al.* 2019, Delsett *et al.* 2019). 105:0 (Campos *et al.* 2020, Maxwell *et al.* 2019). 4:1; 89:0 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 108:0; (Maxwell *et al.*, 2019). 5:?: 23:1; 37:1; 46:?: 59:1; 61:1; 88:0; 144:1 (Delsett *et al.* 2019). 10:1; 20:?: 29:1; 34:?: 40:1; 41:?: 42:?: 52:?: 62:?: 63:?: 67:1; 74:?: 79:0; 101:1; 102:0; 115: 0; 138:2 (Roberts *et al.* 2014).

Palvennia hoybergeti

1:1; 3:1; 47:2; 66:0; 83:0; 96:1; 97:1; 104:0; 107:0; 113:1; 119:0; 120:1; 129:0 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 2:1; 25:?: 26:?: 55:2; 103:1; 117:1; 126:1; 128:0 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 21:1; 50:0; 118:1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 38:1; 54:?: 57:0 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 53:2; 69:1; 70:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019; Campos *et al.* 2020). 75:1 (Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 4:1; 28:1; 64:0; (Zverkov & Prilepskaya 2019). 10:1; 16:?: 23:?: 37:1; 45:1; 59:1; 84:0; 87:1/2; 88:0; 89:0; 92:0; 114:1; 130:0 (Delsett *et al.*, 2019). 65:1; 105:0; (Campos *et al.* 2020). 46:1; (Maxwell *et al.* 2019). 13:0; 15:0; 17:0; 31:1; 48:?: 49:1; 52:?: 63:0; 67:1; 91:1; 93:0; 99:1; 102:0; 108:0 116:0 (Druckenmiller *et al.* 2012, Delsett *et al.*, 2018).

Grendelius alekseevi

2:1; 53:1; 64:1 76:?: 96:0; 128:0; (Zverkov & Prilepskaya 2019). 112:2 (Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020). 8:0; 9:0; 15:0; 17:0; 56:0; 66:?: 67:2; 81:1; 101:1;108:0 124:1; 127:1 (Arkhangelsky 2001, Zverkov *et al.* 2015).

Brachypterygius extremus

32:?: 38:1 84:?: (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 53:1:75; (Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 97:1 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 103:1 (Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 37:?: 89:?: 130:1 (Delsett *et al.* 2019). 10:0; 21:0; 23:1 64:1; 70:?: 104:1; 109:1 (Zverkov & Prilepskaya, 2019). 92:?: (Maxwell *et al.* 2019). 120:0/1 (Campos *et al.* 2020). 112:2 (Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020) 128:0/1 (Moon & Kirton 2018).

Aegirosaurus leptospondylus

2:0: 2:0: 119:1; 126:?: 144:1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 21:1; 142:0 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 47:1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 87:1(Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 103:1 105:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 109:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 138:1(Maxwell *et al.* 2019). 23:0; 84:0; 88:0; 130:1; 139:0 (Delsett *et al.* 2019). 112:2 (Barrientos-Lara & Alvarado-Ortega 2020). 108:0 (Bardet and Fernández 2000).

Undorosaurus gorodischensis

26:?: 36:?: 37:?: (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 96:1; 97:1; 113:0; 119:0 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 144:1(Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 21:?: 47:?: (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 53:1(Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 54:0 58:1; 60:0/1; 66:0; 76:1; 104:1; 139:0; 145:1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 10:?: 16:?: 23:?: 25:?: 59:1; 61:1; 84:0; 87:?: 130:1; 142:0/1 (D). 64:0; 70:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 28:?: 75:?: (Campos *et al.* 2020). 128:1 (Maxwell *et al.* 2019). 13:?: 20:?: 29:?: 39:?: 41:?: 42:?: 43:?: 48:?: 90:0; 102:1; 125:0 (Zverkov & Efimov 2019).

Cryopterygius kristiansenae

2:1; 3:1; 96:0; 107:0; 144:1 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 10:?: 25:1; 84:?: 88:0 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 1:0; 16:0; 21:0; 47:1.; 54:0; 55:1; 57:0; 59:1; 60:0; 61:1; 65:0; 97:0; 104; 119:0; 130:1 139:0 (Delsett *et al.* 2019). 38:0; 108:0; 131:0 (Maxwell *et al.* 2019). 132:0 (Campos *et al.* 2020). 23:0; 26:1 138:2 (Druckenmiller *et al.* 2012).

Nannopterygius enthekiodon

2:1 (Maxwell *et al.* 2019). 3:?: 76:1; 96:1; 103:1; 117:1; 140:0 144:1 (Zverkov & Prilepskaya, 2019). 29:1; 72:1; 86:1; 87:0; 107:1; 103:1; 138:?: (Zverkov & Jacobs 2020).

Gengasaurus nicosiai

55:1; 66:1; 104:?: 113:0; 128:0 (Delsett *et al.* 2019; Campos *et al.* 2020). 58:1; 76:?: 80:0; 83:1; 117:1 (Delsett *et al.* 2019; Maxwell *et al.* 2019; Campos *et al.* 2020). 75:?: 107:1; 126:?: (Zverkov & Prilepskaya 2019, Maxwell *et al.* 2019). 82:?: (Delsett *et al.* 2019 Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 97:1 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 105:0 (Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 114:1(Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 132:?: (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 50:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 54:0; 87:1 131:?: (Delsett *et al.* 2019).

Sveltonectes insolitus

26:0; 82:0; 96:1; 144:1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 54:0 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 104:2 1; 118:1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 46:?: 88:?: (Maxwell *et al.* 2019). 64:0; 89:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 50:0; 84?: 130:1 (Delsett *et al.* 2019). 65:1 (Campos *et al.* 2020). 138:2 (Fischer *et al.* 2011).

Maiaspondylus lindoei

3:1; 80:0; 89:?: 107:0; 120:0 (Maxwell *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 126:1 (Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 128:1 140:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 1:1 (Campos *et al.* 2020). 109:2: 117:1 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 2:1; 53:0; 119:2 (Maxwell *et al.* 2019). 15:2; 16:0; 24:1;

52:0; 54:0; 65:0; 65:0; 84:0; 91:?: 102:0; 104:1; 111:2; 112:0; 121:1; 141:1; 142:1; 143:? (Maxwell & Caldwell 2006, Zverkov & Grigoriev 2020).

Platypterygius australis

104:2; 132:1 (Delsett *et al.* 2019; Zverkov & Prilepskaya 2019). 119:2 120:0 (Delsett *et al.* 2019; Maxwell *et al.* 2019; Campos *et al.* 2020). 140:0; 144: 1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 131:2 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 37:0; 50:1; 138:2 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 75:1 (Maxwell *et al.* 2019). 84:1 (Delsett *et al.* 2019).

Platypterygius hercynicus

16:? (Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 45:?: 58:? (Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Delsett *et al.* 2019). 47:0/2; 104:2 (Zverkov & Prilepskaya 2019, Delsett *et al.* 2019). 80:?: 82:1; 85:1; 96:1; 140:1; 144:1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019, Campos *et al.* 2020). 120:0 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 4:1 28:0; 64:0; 138:2 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 83:1 119:1 (Maxwell *et al.* 2019). 87:1; 88:0; 92:1; 130:1 (Delsett *et al.* 2019). 37:? (Fischer 2012).

Platypterygius americanus

16:1; 119:?: 120:0 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 58:?: 76:1 (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 2:0; 3:1; 38:? (Maxwell *et al.* 2019). 84:1; 87:1; 109:0 (Delsett *et al.* 2019). 26:1; 37:0; 138:2 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 25:1 (McGowan 1972).

Platypterygius platydactylus

58:?: 76:1 82:1; 92:1; 96:1; 103:? (Delsett *et al.* 2019, Zverkov & Prilepskaya 2019). 120:0 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 53:1; 57:0; 118:2 (Zverkov & Prilepskaya 2019). 66:?: 84:1 87:1; 109:0 (Delsett *et al.* 2019). 119:1 (Broili 1907, McGowan 1972).

Sisteronia seeleyi

96:? (Delsett *et al.* 2019). 4:1; 49:0; 50:1 52:2 (Fischer *et al.* 2014b).

Athabascasaurus bitumineus

2:0 3:? (Delsett *et al.* 2019; Campos *et al.* 2020). 45:0 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 26:1 (Maxwell *et al.* 2019). 47:0 66:0 84:? 87:? 132:1; 139:0 (Delsett *et al.* 2019). 138:2 (Druckenmiller & Maxwell 2010).

Muiscasaurus catheti

3:1 (Delsett *et al.* 2019, Maxwell *et al.* 2019). 25:1 (Campos *et al.* 2020). 75:1; 1:1 (Delsett *et al.* 2019). 10:0; 13:0; 24:0; 46:? 72:? (Maxwell *et al.* 2015).

Simbirskiasaurus birjukovi

55:2; 58:1 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 2:1 46:? (Maxwell *et al.* 2019). 57:1 (Delsett *et al.* 2019). 15:2; 16:0; 34:1; 54:? (Fischer *et al.* 2014c).

Keilhauia nui

82:1; 96:0; 97:0 117:1 (Delsett *et al.* 2019, Campos *et al.* 2020). 3:?: 80;0/1; 84:0; 87:1; 88:0; 108:1; 144:1 (Delsett *et al.* 2019). 105:0; 138:0 (Delsett *et al.* 2017).

Result of phylogenetic analysis

Analysis using the maximum parsimony criterion as heuristic search with 1000 replicates of 1 Wagner tree, and Tree-Bisection-reconnection (TBB) holding 100 trees pre replicate. The strict consensus of the 20 most parsimonious trees of 527 steps with a consistent index of 0.33. and retention index of 0.56.

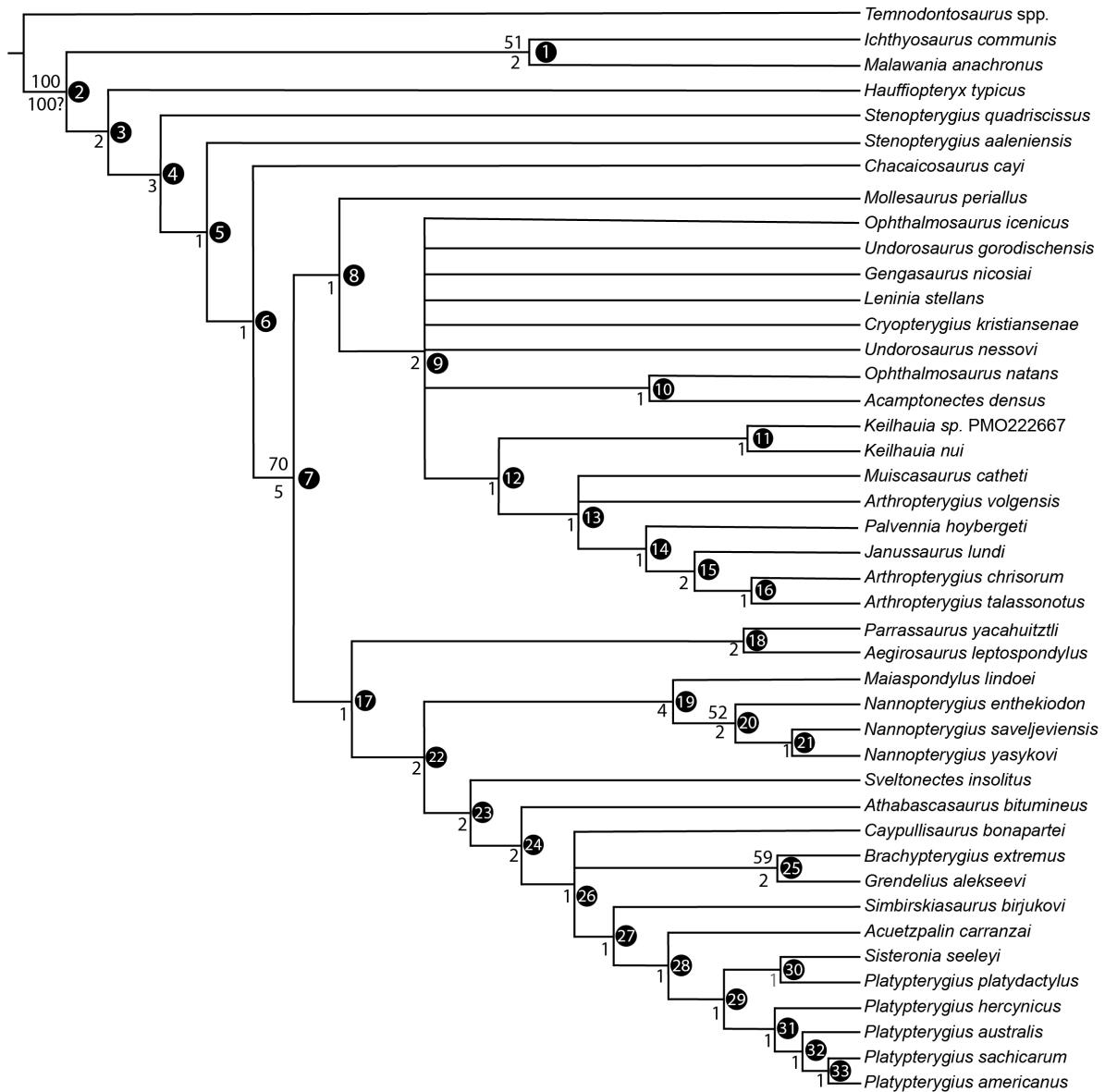


Figure. S1. Strict consensus resulting from the phylogenetic analysis, the tree of the 20 most parsimonious trees (512 steps) CI= 0.3 and RI= 0.56.

Autopomorphies common to 20 trees and consensus (Node number refer to nodes in consensus Figure S1).

- 1— 105: 0→1; 120: 0→1.
- 3— 1: 0→1; 35: 0→1; 36: 0→1; 69: 0→1.
- 4— 83: 0→1; 89: 0→1; 97: 0→1; 115: 0→1; 131: 0→1.
- 5— 8: 0→1; 25: 0→1; 42: 0→1; 84: 0→1.
- 6— 126: 0→1.
- 7— 55: 0→1; 58: 0→1; 59: 0→1; 76: 0→1; 103: 0→1; 109: 0→2; 111: 0→1; 117: 0→1; 118: 0→1; 138: 0→1.
- 8— 2: 0→1; 45: 0→1; 52: 0→1.

9— 11: 0→1; 56: 0→1,2; 57: 1→0.
10— 87: 1→0.
11— 97: 1→0.
12— 1: 0→1; 52: 1→0; 53: 0→2; 60: 0→1; 62: 0→1; 67: 0→1; 104: 1→0; 105: 1→0; 131: 1→2;
 135: 1→0; 139: 0→1.
13— 54: 0→1; 55: 1→2.
14— 10: 0→1; 15: 1→0; 28: 0→1; 49: 0→1.
15— 12: 0→1; 79: 1→0; 90: 0→1; 106: 0→1.
17— 123: 1→0; 131: 1→2; 132: 0→1; 145: 0→1.
18— 1: 1→0. 8: 1→0; 109: 2→1; 112: 0→2.
19— 2: 0→1; 84: 1→0; 121: 0→1; 122: 1→0; 125: 1→0.
20— 107: 0→1; 113: 0→1.
21— 110: 0→1.
22— 3: 0→1; 22: 0→1; 29: 0→1; 96: 0→1; 139: 0→1.
23— 33: 0→1; 53: 0→1; 65: 0→1; 93: 0→1; 138: 1→2.
24— 6: 1→0; 13: 1→0; 23: 0→1.
25— 22: 1→0; 109: 2→1; 112: 0→2.
26— 43: 0→1; 44: 1→0; 69: 0→1.
27— 15: 0→2; 17: 0→3.
28— 62: 0→1.
29— 68: 0→1; 78: 0→1.
30— 52: 1→2.
31— 96: 1→0.
32— 47: 0→2; 125: 1→0.

Acamptonectes densus— 60: 0→1; 71: 1→0; 73: 0→1; 75: 1→0; 78: 0→1; 90: 0→1; 113: 1→0.

Acuetzpalin carranzai— 2: 1→0; 53: 1→2; 93: 1→0; 102: 0→1; 112: 0→1.

Aegirosaurus leptospondylus—7: 1→0; 17: 0→1; 72: 0→1; 84: 1→0; 114: 1→0.

Arthropterygius chrisorum— 56: 2→0; 108: 0→110; 1: 0→2.

Athabascasaurus bitumineus—22: 1→0; 24: 0→1; 39: 0→1; 56: 0→2; 139: 1→0.

Brachypterygius extremus—124: 1→0.

Caypullisaurus bonapartei— 14: 1→0; 19: 1→0; 35: 1→0; 79: 1→0; 110: 0→2; 116: 0→1; 119: 1→2; 125: 1→0.

Chacaicosaurus cayi— 57: 1→0.

Cryopterygius kristiansenae— 97: 1→0; 107: 1→0; 109: 2→0; 110: 1→0; 123: 1→0; 124: 1→0; 138: 1→2.

Gengasaurus nicosiai— 8: 1→0.

Grendelius alekseevi— 6: 0→1; 106: 0→1; 116: 0→2; 119: 1→0; 121: 0→1; 126: 1→0; 128: 0→1.

Hauffiopteryx typicus— 7: 1→0; 16: 1→0; 19: 1→0; 49: 0→1; 57: 1→0.

Ichthyosaurus communis— 117: 0→1; 119: 0→1; 122: 1→0; 124: 1→0; 128: 0→1; 129: 0→1.

Janussaurus lundi— 57: 0→1; 104: 0→1; 110: 1→2.

Keilhauia nui— 108: 0→1.

Keilhauia ps. (PMO222667) — 87: 1→2; 1: 0→1; 110: 1→2.

Leninia stellans— 68: 0→1.

Maiaspondylus lindoei— 15: 0,1→2; 16: 1→0; 17: 0→1; 108: 0→1; 110: 0→2; 139: 0→1.

Malawania anachronus — 125: 1→0.

Mollesaurus periallus— 29: 0→1; 42: 1→0; 87: 1→3.

Nannopterygius enthekiodon— 109: 2→1; 122: 0→1.

Nannopterygius saveljeviensis— 17: 0→1; 56: 0→1.

Nannopterygius yasykovi— 9: 1→0; 124: 1→0; 128: 1→0.

Ophthalmosaurus icenicus— 80: 0→1; 122: 1→0; 124: 1→0.
Ophthalmosaurus natans— 72: 0→1; 96: 0→1; 108: 0→1.
Platypterygius americanus— 1: 0→1; 2: 1→0; 14: 1→0.
Platypterygius australis— 42: 1→0; 57: 1→0; 141: 1→0.
Platypterygius hercynicus— 48: 0→1; 61: 1→0; 115: 1→2; 121: 1→0; 122: 1→0; 140: 0→1.
Platypterygius platydactylus— 57: 1→0; 109: 2→0.
Platypterygius sachicarum— 6: 0→1; 8: 0→1; 37: 0→1; 104: 2→1; 105: 1→0; 121: 1→0.
Palvennia hoybergeti— 30: 0→1; 99: 0→1; 107: 1→0; 113: 0→1; 127: 1→0.
Parrassaurus yacahuitzli— 12: 1→0; 34: 0→1; 74: 0→1; 110: 0→1; 122: 1→0.
Sibirskiasaurus birjukovi— 10: 0→1.
Sisteronia seeleyi— 59: 1→0; 66: 0→2; 108: 0→1.
Stenopterygius aaleniensis— 16: 1→0; 41: 0→1; 94: 0→1; 139: 0→1.
Stenopterygius quadriscissus— 11: 0→1; 13: 1→0; 44: 1→0; 80: 0→1; 96: 0→1; 124: 1→0; 129: 0→1; 137: 1→0.
Sveltonectes insolitus— 12: 0→1; 17: 0→2; 28: 0→1; 62: 0→1; 109: 2→1; 124: 1→0;
Undorosaurus gorodischensis— 125: 1→0.
Undorosaurus nessovi— 51: 0→1; 52: 1→2; 53: 0→1; 73: 0→1; 74: 0→1; 90: 0→1; 96: 0→1; 111: 1→2; 121: 0→2.

References

- ARKHANGELSKY M.S., 2001. On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian stage of the Volga region near Ulyanovsk. *Paleontological Journal* 35, 629–634.
- BARDET, N. & FERNÁNDEZ, M., 2000. A new Ichthyosaur from the Upper Jurassic Lithographic Limestones of Bavaria. *Journal of Paleontology* 74, 503–511.
- BARRIENTOS-LARA, J.I. & ALVARDO-ORTEGA, J., 2020. *Acuetzpalin carranzai* gen et sp. nov. A new ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 98, Doi:10.1016/j.jsames.2019.102456.
- CAMPOS, L., FERNÁNDEZ, M.S. & HERRERA, Y., 2020. A new ichthyosaur from the Late Jurassic of north-west Patagonia (Argentina) and its significance for the evolution of the narial complex of the ophthalmosaurids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 188, 180–201.
- DELSETT, L.L., ROBERTS, A.J., DRUCKENMILLER, P.S. & HURUM, J.H., 2017. A new ophthalmosaurid (Ichthyosauria) from Svalbard, Norway, and evolution of the ichthyopterygian pelvic girdle. *PLoS ONE* 12, e0169971.

- DELSETT, L.L., ROBERTS, A.J., DRUCKENMILLER, P.S. & HURUM, J.H., 2019. Osteology and phylogeny of Late Jurassic ichthyosaurs from the Slottsmøya Member Lagerstätte (Spitsbergen, Svalbard). *Acta Palaeontologica Polonica* 64, 717–743.
- DRUCKENMILLER, P.S. & MAXWELL, E.E., 2010. A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur from the Clearwater Formation, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 47, 1037–1053.
- DRUCKENMILLER, P.S., HURUM, J.H., KNUTSEN, E.M. & NAKREM, H.A., 2012. Two new ophthalmosaurids (Reptilia: Ichthyosauria) from the Agardhfjellet Formation (Upper Jurassic: Volgian/Tithonian), Svalbard, Norway. *Norwegian Journal of Geology* 92, 311–339.
- EFIMOV, V.M., 1999. Ichthyosaurs of new genus *Yasykovia* from the Upper Jurassic strata of European Russia. *Paleontological Journal* 33, 92-100.
- FERNÁNDEZ, M.S., 1994. A new long-snouted ichthyosaur from the Early Bajocian of Neuquén Basin (Argentina). *Ameghiniana* 31, 291-297.
- FERNÁNDEZ, M.S., 1997. A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin (Argentina). *Journal of Paleontology* 71, 479–484.
- FERNÁNDEZ, M.S., 1999. A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquen Basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 73, 677-681.
- FISCHER, V., 2012. New data on the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* and its implications for the validity of the genus. *Acta Palaeontologica Polonica* 57, 123-134.
- FISCHER, V. MASURE, E. ARKHANGELSKY, M.S. & GODEFROIT, P., 2011. A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31, 1010–1025.
- FISCHER, V., MAISCH, M.W., NAISH, D., KOSMA, R., LISTON, J., JOGER, U., KRÜGER, F.J., FRITZ, J., PARDO PÉREZ, J., TAINSH, J. & APPLEBY R., 2012. New Ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary. *PLoS ONE* 71, e29234.
- FISCHER, V., APPLEBY, R.M., NAISH, D., LISTON, J., RIDING, J.B., BRINDLEY, S. & GODEFROIT, P., 2013. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters* 9.

- FISCHER, V. BARDET, N. GUIMAR, M. & GODEFROIT, P., 2014a. High diversity in Cretaceous ichthyosaurus from Europe prior to their extinction. *PLoS ONE* 9, e84709.
- FISCHER, V., ARKHANGELSKY, M.S., USPENSKY, G.N., STEN-SHIN, I.M. & GODEFROIT, P., 2014b. A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae. *Geological Magazine* 151, 60–70.
- FISCHER, V., ARKHANGELSKY, M.S., NAISH, D., STENSHIN, I.M., USPENSKY, G.N. & GODEFROIT, P., 2014c. *Simbirskiasaurus* and *Pervushovisaurus* reassessed: implications for the taxonomy and cranial osteology of Cretaceous platypterygiine ichthyosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171, 822-841.
- FISCHER, V., BARDET, N., BENSON, R.B.J., ARKHANGELSKY, M.S. & FRIEDMAN, M., 2016. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nature Communications* 10825. DOI: 10.1038/ncomms10825.
- GILMORE, C.W., 1905. Osteology of *Baptanodon* (Marsh). *Memoirs of the Carnegie Museum II*, 77–129.
- GILMORE, C.W., 1906. Notes on osteology of *Baptanodon*. *Memoirs of the Carnegie Museum II*, 325–337.
- GILMORE, C. W. 1907. New species of *Baptanodon*. *American Journal of Science, Fourth Series* 23, 193–198.
- KEAR, B.P., 2005. Cranial morphology of *Platypterygius longmani* Wade, 1990 (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Cretaceous of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145, 583–622.
- KIRTON, A.M., 1983. *A Review of British Upper Jurassic Ichthyosaurs*. PhD thesis, University of Newcastle-upon-Tyne, pp. 239. (Unpublished)
- KOLB, C. & SANDER, P.M., 2009. Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (Kuhn 1946) from the Lower Cretaceous of Salzgitter (Lower Saxony, Germany). *Palaeontographica Abteilung A* 288, 151–192.
- MAISCH, M.W., 2008. Revision der Gattung *Stenopterygius* Jaekel, 1904 emend. von Huene, 1922 (Reptilia: Ichthyosauria) aus dem unteren Jura Westeuropas. *Palaeodiversity* 1, 227–271.
- MASSARE J.A., & LOMAX D.R., 2018. A taxonomic reassessment of *Ichthyosaurus communis* and *I. intermedius* and a revised diagnosis for the genus. *Journal of Systematic Palaeontology* 16, 263-277, DOI: 10.1080/14772019.2017.1291116.

- MAXWELL, E.E., 2010. Generic reassessment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 403–415.
- MAXWELL, E.E. & CALDWELL, M.W., 2006. A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology* 49, 1043–1052.
- MAXWELL, E.E., FERNÁNDEZ, M.S. & SCHOCH, R.R., 2012. First diagnostic marine reptile remains from the Aalenian (Middle Jurassic): a new ichthyosaur from south western Germany. *PLoS One* 7, e41692.
- MAXWELL, E.E. & CORTÉS D., 2020. A revision of the Early Jurassic ichthyosaur *Hauffiopteryx* (Reptilia: Ichthyosauria), and description of a new species from southwestern Germany. *Palaeontologia Electronica* 23, a31, <https://doi.org/10.26879/937> palaeo-electronica.org/content/2020/3078-revision-of-hauffiopteryx.
- MAXWELL, E.E., DICK, D., PADILLA, S. & PARRA M. L., 2015. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the early cretaceous of Colombia. *Paper in Palaeontology*, 1-12.
- MAXWELL, E.E., CORTÉS, D., PATARROYO, P. & PARRA-RUGE, M.L., 2019. A new specimen of *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) from the Early Cretaceous of Colombia and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 39, e1577875.
- MCGOWAN C., 1976. The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Canadian Journal of Earth Sciences* 13, 668–683.
- MOON, B.C. & KIRTON, A.M., 2016. Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic Part 1, *Ophthalmosaurus*. *Monographs of the Palaeontographical Society* 170, 1-84. Doi: 10.1080/02693445.2016.11963958.
- MOON, B.C. Kirton, A.M., 2018. Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic Part 2. *Brachypterygius, Nannopterygius, Macropterygius* and Taxa invalida. *Monographs of the Palaeontographical Society* 172, 650, 85-197. Doi: 10.1080/02693445.2018.1468139.
- MOTANI, R., 1999. On the evolution and homologies of ichthyosaurian forefins. *Journal of Vertebral Paleontology* 19, 28–41.

- PAPARELLA, I., MAXWELL, E.E., CIPRIANI, A., RONCACÈ, S. & CALDWELL, M.W., 2016. The first ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic of the Umbrian–Marchean Apennines (Marche, Central Italy). *Geological Magazine*, 1–22.
- PÁRAMO, M.E., 1997. *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia. *Revista Ingeominas* 6, 1–12.
- ROBERTS, A.J., DRUCKENMILLER, P.S., SÆTE, G.-P. & HURUM, J.H., 2014. A new Upper Jurassic ophthalmosaurid ichthyosaur from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation or Central Spitsbergen. *PLoS ONE* 9, e103152.
- SANDER P.M., 2000. Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontologische Zeitschrift* 74, 1–35.
- ZAMMIT, M., NORRI, S.R.M. & KEAR, B.P., 2010. The Australian Cretaceous ichthyosaur *Platypterygius australis*: a description and review of postcranial remains. *Journal of Vertebral Paleontology* 30, 1726–1735.
- ZVERKOV, N.G. & EFIMOV, V.M., 2019. Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm. *Journal of systematic Palaeontology*, DOI: 10.1080/14772019.2018.1515793.
- ZVERKOV, N.G. & PRILEPSKAYA, N.E. 2019., A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic-earliest Cretaceous of the Boreal Realm. *PeerJ* 7, e6799.
- ZVERKOV, N.G. & JACOBS, M.L., 2020. Revision of *Nannoptygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae): reappraisal of the ‘inaccessible’ holotype resolves a taxonomic tangle and reveals an obscure ophthalmosaurid lineage with a wide distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 191, 228–274. Doi:10.1093/zoolinnean/zlaa028.
- ZVERKOV, N.G. & GRIGORIEV, D. V., 2020. An unrevealed lineage of platypterygiines (Ichthyosauria) with peculiar forefin structure and semiglobal distribution in the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian). *Cretaceous Research* 115, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104550>.
- ZVERKOV, N.G., ARKHANGELSKY, M. S., PARDO-PÉREZ, J.M. & BEZNOSOV P.A., 2015. On the Upper Jurassic Ichthyosaur remains from the Russian North. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 319, 81–97.

Supplementary Material S2

xread

145 43

Temnodontosaurus_spp.

00000020100?010101100000000010000?001000001100100100000010001100?0000000?10
0?0001000021100100000000?00000000000010000000111101000000010100010000

Malawania_anachronus

??00?????
?210??????000?????11?01000001?00001?1110?1001??????????????

*Ichthyosaurus_communis*00000?1[0 1]00001001011000?00000010010001000000100[1

2]10000110010101000000000000?00000100002100010000[0 1]000010011001000001[0

1]010110010101111000010100010000

Hauffiopteryx_typicus

1?0???0010??11000100?000?000000000111000000100111??000?000??0??010?0?0100
?001000?210001000?0000??0?000100000100000001111?1001000??0100010000

Stenopterygius_aaleniensis

10?11??110??11000?10000010010000001111001101?011?????????????????????????0??00??
010?1?21?1?1001001000000?000100000?1000?00111101??1?????????1??????

Stenopterygius_quadricissus

10011110101?10010110000000010000101100000000??110000000010?[0

1]1001000010000010000111101210101000011000000100000000011000[0 1]00110101[0

1]1110001[0 1]000010000

Chacaicosaurus_cayi

??????11??0????0??000001100?????????0?0?0???
????????????????????01??0000001100010011111110?????????0??????

Ophthalmosaurus_icensis 0101111110101111111101010000000101101010001111000[0

1]00110110100101001010001100[0 1]1101112100010001010000011[0

1]0102110111011110010111001100010120010010

Ophthalmosaurus_natans

00?11111??1?10111011000000000000101101010?001011?0??110?1010?1?11011110?11

0010??01?000001000111000?0110011211011?011?[0 1]01111?1001????1??0??????

Acamptonectes_densus

1??11111??????1?1??1????????????????????????????????1?????1101001201111001011010001101?11

010??110?0110001010????1[1 2]1?1021?0101????????????10?????????????1????

Mollesaurus_periallus

1101?1?1100011010?1?101010001??0??110?0000011?11?0?10?101110110100001??00????

010??1?23??

Leninia_stellans ?????????0??0??10010?00010?01011?112010?11[0

1]1?1????121??0100??011??0??10??
????????????

Arthropterygius_chrisorum

??0021200111111?????????0??001?1

?11????11000????????100111221001??1??0??11?110?????????110100??

Janusaurus_lundi

11?1?????1?10001??1?101000111?0??1111?1??00??21??????2?1111?????10??00??1000

??????2100110002??000101101102110010?11?10?11?1?00?20110012101001?

Palvennia_hoybergeti
 11111111?110000?001110?0???1001010111111100112?100?2?2201111100101011100011
 001???00?2[1 2]0001000?1101?001000002110111011010?11?10000?????????????
 Arthropterygius_volgensis
 ??01101????010021?????????????0?????0?????0?1
 ??????0010002?1000??110?00??
 Arthropterygius_thalassonotus
 ??????00??1?203?????????????????????1??????????????11?021220?1111110????11??????????
 ??????????????????????10011021??01?0??0??11?110????????????????????
 Grendelius_alekseevi
 011111?000?0?010?000101?????????????????????????????0101102001111001??201????1?1?01
 01????21?001010101111101111001012011212001101101011????????????????
 Brachypterygius_extremus 01111020[0
 1]0??01010010001011101?????11?1?????????????01102001111001????1??0?1010????????????????
 ???1?????11100010120110111[0 1]0100111[0 1]01????????????????
 Caypullisaurus_bonapartei
 ??????1??0??0001?1001110?00010011?011??0?10?000?????????????????????????1?0?0?1??00
 1??1?211011010111?????011100?22100111120010101110121?????11100??11
 Aegirosaurus_leptospondylus 00011?0010??1?1111101000100000011011[0
 1]00?0?0??11?????????????????????????1?0?10??1??0?210????????????00001?1?001012001011110
 1011?1101210?10110010?11
 Undorosaurus_gorodischensis
 011111?????0??1?1?????????????????????????????????????01111012011[0
 1]1000?000110?00?1?000?1?0??0010101110111111010212001101100211101110100??0?1100
 1[0 1]011
 Undorosaurus_nessovi
 011?1???011210?????????????001???11?1?0?0?1
 ??????0110??110????11101021200?101100211111110????????????????????
 Cryptopterygius_kristiansenae
 011???111??00101?10000111001?0??00?00?00??11??100120?10100?000??0?0110?
 1?1????210001000?0001?11111000002?01??1101010011110100000012001001?
 Nannopterygius_enthekiodon
 11?1?????????????????1?00????1????11????????????1????????????1?????????1?011??01?
 ???10?1010?10110??011101010?011??1??011?????????????????101?01?
 Nannopterygius_yasykovi
 ??????0000??01010?111100111?1??01011??01??01?0?????000201111101000?????1?0?1?0
 0??????[1 2]??10100101100?101110102120111?1????000?110????????????????????
 Nannopterygius_saveljeviensis
 ??????010??0?1?1111?????1??0101100011101?01??????21111?010000010110??1?0
 00??0?[1 2]??1010010110011011101021?0111?1??010010111??21??01110010??
 Gengasaurus_nicosiai
 ??????0???0101?011?1??1010100?11000?00?01
 ?1??21?????????10?1?0??0?102110011?11?????????0????????????????
 Sveltonectes_insolitus
 10111111??11111211?110010011??1?111?1?0?101?????0?010201111?1001??1??00??1??
 ?010??121?111010011000?01210001020?????1111?100111101210??0121011011
 Maiaspondylus_lindoei
 1111??110??1?203?????01000?????????????????????????000?????????00?????????????0?
 ??0?????????????????0??01110012220011?12201001011101?????????111??

ANEXO III

Estudio filogenético

El objetivo de este análisis fue evaluar las relaciones evolutivas de los nuevos ictiosaurios mexicanos dentro de Ophthalmosauridae. En este análisis realizamos una matriz considerando los caracteres y taxones utilizados en los estudios más recientes que tenían como objetivo reconstruir las relaciones filogenéticas de los ophthalmosauridos. Los principales conjuntos de datos considerados fueron; Deltset et al., 2019; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020; Campos et al., 2020. La selección resultó en 71 caracteres del cráneo, 5 caracteres mandibulares, 10 caracteres del esqueleto axial, 14 caracteres de la cintura escapular, 28 caracteres de la aleta delantera, 7 caracteres de la cintura pélvica y 8 caracteres de la aleta trasera. Con un total de 145 caracteres incluidos dos nuevos presentados aquí. La selección de taxones da como resultado 42 terminales, incluidos los terminales descritos en este trabajo.

Caracteres modificados:

Caracter 6: este caracter fue retomado de Fischer et al., 2011. Los estados de caracter de la relación entre el tamaño del diente y el basioccipital se reinterpretraron de: grande (≥ 3) (0); pequeño ($\leq 1,5$) (1), a grande (≥ 2); pequeño (≤ 2). Estos nuevos estados de caracter representan la variación observada en los ophthalmosauridos conocidos hasta ahora.

Caracter 40: El caracter fue reinterpretado con tres estados que describen con más detalle la variación del proceso supratemporal.

Caracter 87: se agregó un nuevo estado de carácter considerado la forma de las costillas del *Mollesaurus perialus*, que tiene una quilla prominente que le da forma de “L” en sección transversal.

Nuevos caracteres:

Caracter 7: tomando la proporción de la altura del hocico propuesta por McGowan en 1979, reajustamos el intervalo según la variación observada en los ophthalmosauridos hasta ahora conocidos.

Caracter 86: se propone el caracter con base a la diversidad observada de los surcos en el eje medio de la costilla.

Lista de Caracteres

1. Estrías en la corona [Druckenmiller y Maxwell, 2010, cha. 24; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 1; Delsett et al., 2019, cha. 1; Campos et al., 2020, cha. 1; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 1]:
 - 0— Con crestas apicobasales profundas.
 - 1— Esmalte de corona sutilmente estriado o liso.

2. Base de la capa de esmalte [Fischer et al., 2011, cha. 2; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 2; Delsett et al., 2019, cha. 2; Maxwell et al., 2019, cha. 147; Campos et al., 2020, cha. 2; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 2]:
 - 0— Poco definida, invisible.
 - 1— Bien definida, clara.

3. Forma de la raíz en corte transversal en adultos [Fischer et al., 2011, cha. 3; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 3; Maxwell et al., 2019, cha. 144; Campos et al., 2020, cha. 3; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 3]:
 - 0— Redondeada.
 - 1— Cuadrangular.

4. Plicidentina [Maxwell et al., 2016, cha. 4; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 4; Campos et al., 2020, cha. 4; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 4]:
 - 0— Presente, hay surcos verticales basal en la corona y apicales al osteocementum radicular.
 - 1— Ausente, la región basal del diente es lisa.

5. Surcos apicobasales profundos en la raíz [Fischer et al., 2016, cha. 4; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cap. 5; Delsett et al., 2019, cha. 4; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 5]:
 - 0— Presente.
 - 1— Ausente.

6. Tamaño de la corona del diente en relación con el ancho del basioccipital [modificado de Fischer et al., 2011, cap. 5]:
 - 0— Grande ($n \geq 2$).
 - 1— Pequeño ($n \leq 2$).

7. Altura relativa del hocico, altura del punto medio del rostro multiplicado por 10 y dividido por la longitud de la mandíbula [modificado de McGowan, 1976]:
 - 0— Hocico muy bajo ($n < 0.3$).
 - 1— Hocico bajo ($n = 0.3 - 0.6$).
 - 2— Hocico alto ($n > 0.6$).

8. Proceso supranarial del premaxilar [Maisch y Matzke, 2000, cha. 10; Campos et al., 2020, cha. 9]:
 - 0— Presente.
 - 1— Ausente o reducido,

9. Tamaño del proceso supranarial de la premaxila [Maxwell et al., 2019, cha. 3].
 - 0— Grande, se extiende más de $\frac{1}{3}$ de la longitud de la apertura narial externa.
 - 1— Pequeño, se extiende menos de $\frac{1}{3}$ de la longitud de la apertura narial externa.

10. Proceso subnarial de la premaxila [Fischer et al., 2016, cha. 7; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 8; Delsett et al., 2019, cha. 7; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 8]:
 - 0— Termina en la parte anterior al extremo posterior de la nariz.

- 1— Alcanza el extremo posterior de nariz.
11. Processus postpalatinis pterygoidei [Maisch y Matzke, 2000, cap. 38; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 9; Delsett et al., 2019, cha. 8; C 2020, cha. 5; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 9]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
12. Proceso posterior bifurcado en el pterigoides [Campos et al., 2020, cha. 68]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
13. Longitud del proceso premaxilar del maxilar en vista externa [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 10; Campos et al., 2020, cha. 6; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 10]:
- 0— Larga, se extiende aproximadamente 1.5 veces o más de la longitud narial anteriores a la apertura nasal externa.
 - 1— Corta, se extiende aproximadamente una o menos veces la longitud narial anterior a la apertura nasal externa.
14. Tamaño del maxilar y la proyección yugal [Maxwell et al., 2012, cha. 3; Maxwell et al., 2019, cha. 13]:
- 0— Largo, extendiéndose por debajo de la órbita hasta el lagrimal en vista lateral.
 - 1— Corto, oculto en vista lateral por el yugal.
15. Forma de la narina externa [Sander, 2000, cha. 8; Maxwell et al., 2019, cha. 26]:
- 0— Alargada.
 - 1— Alargada y complejamente lobulada.
 - 2— Compleja con dos aberturas.

16. Processus narial del maxilar en vista externa [Fischer et al., 2013, cap. 9; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 11; Delsett et al., 2019, cha. 11; Maxwell et al., 2019, cha. 15; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 11]:
- 0— Presente.
 - 1— Ausente.
17. Proceso descendente de la nasal en el borde dorsal de las narinas [Campos et al., 2020, cha. 7]:
- 0— Ausente.
 - 1— Con forma de espolón y corto.
 - 2— Con forma de espolón y largo, dividiendo casi por completo la nariz.
 - 3— Robusta proceso descendente del nasal formando un pilar con el proceso ascendente del maxilar.
18. Extensión anteroposterior nasal de la exposición dorsal en el rostro prenarial [Maxwell et al., 2012, cha, 4; Maxwell et al., 2019, capítulo 16]:
- 0— Grande, más del 40%.
 - 1— Reducida, menos del 40%.
19. Contacto nasal-postfrontal [Maxwell et al., 2019, cha. 21]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
20. "Ala" lateral del nasal sobre el borde dorsal de la nariz [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 14; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 14]:
- 0— Ausente o poco desarrollado.
 - 1— Presente, bien pronunciado
21. Processus narialis del prefrontal [Fischer et al., 2011, capítulo 11; Delsett et al., 2019, cha. 15; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 15; C 2020, cha. 10; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 15]:

0— Ausente.

1— Presente.

22. Expansión dorsomedial prefrontal [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. dieciséis; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. dieciséis]:

0— Ausente.

1— Presente.

23. Sutura lagrimal-prefrontal en vista externa [Fischer et al., 2016, cha. dieciséis; Delsett y col., 2019, cap. dieciséis; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 17; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 17]:

0— Recta.

1— Fuertemente crenulada Presente.

24. Extensión lacrimal anterior [Sander, 2000, cha. 10; Maxwell et al., 2019, cha. 24]:

0— Alcanza la nariz externa.

1— Es excluido de la nariz externa por el proceso dorsal del maxilar y / o el proceso ventral del nasal.

25. Forma del margen anterior del yugal [Druckenmiller y Maxwell, 2010, cha. 6; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 19; D 2019, cha. 17; Maxwell et al., 2019, cha. 29; Campos et al., 2020, cha. 11; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 19]:

0— Agudo, que corre entre el lagrimal y el maxilar.

1— Ancho, con forma de abanico, que cubre una gran área ventrolateral del maxilar.

26. Terminación del margen anterior del yugal [Roberts et al., 2014, cha. 11; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 20; Delsett et al., 2019, cha. 18; Maxwell et al., 2019, cha. 30; Campos et al., 2020, cha. 12; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 20]:

0— Posterior al extremo anterior del lagrimal.

1— Alcanza o sobrepasa el extremo anterior del lagrimal.

27. Contacto yugal / premaxilar [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 21; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 21]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
28. Margen posterior del yugal [Roberts et al., 2014, cha. 12; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 22; Campos et al., 2020, cha. 13; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 22]:
- 0— Se articula con el postorbitario y cuadratoyugal.
 - 1— Excluido del cuadratoyugal por el postorbital.
29. Porción posorbitaria del yugal [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 23; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 23]:
- 0— Grácil.
 - 1— Anteroposteriormente ancho.
30. Foramen parietal circundante [Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 24]:
- 0— Parietal y frontal.
 - 1— Completamente rodeado por los frontales en vista dorsal.
 - 2— Totalmente rodeados por los parietal en vista dorsal.
31. Foramen parietal muy agrandado [Delsett et al., 2019, cha. 89]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
32. Processus temporalis del frontal [Fischer et al., 2011, cha. 14; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 25; Delsett et al., 2019, cha. 20; Maxwell et al., 2019, cha. 42; Campos et al., 2020, cha. 15; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 25]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.

33. Vista dorsal del frontal [Maxwell et al., 2012, cha. 13; Maxwell et al., 2019, cha. 39]:
0— Fuertemente convexa en el borde anterior del foramen parietal.
1— Plano a cóncavo, superpuesto por elementos circundantes.
34. Proceso posterior de la superposición nasal posfrontal dorsalmente [Fischer et al., 2016, cha. 21; redefinido por Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 26; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 26]:
0— Ausente.
1— Presente.
35. Proporción longitud de la región posorbitario del cráneo/diámetro del orbital [Maxwell et al., 2019, cha. 84]:
0— Mayor a 1/3.
1— Menor a 1/3.
36. Tamaño posorbitario [Fernández, 2007, cha. 7; Maxwell et al., 2019, cha. 59]:
0— Ancho.
1— Estrecho.
37. Contacto supratemporal-postorbital [Fischer et al., 2016, cha. 22; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 27; Delssett et al., 2019, cha. 22; Campos et al., 2020, cha. dieciséis; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, 27]:
0— Ausente.
1— Presente.
38. Contacto amplio posfrontal / postorbitario en vista lateral [Roberts et al., 2014, cha. dieciséis; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 28; Delssett et al., 2019, cha. 23; Maxwell et al., 2019, cha. 56; Campos et al., 2020, cha. 17; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 28]:
0— Ausente.
1— Presente.

39. Lengua anteromedial supratemporal que cubre dorsalmente el posfrontal [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 107; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 103]:
0— Ausente.
1— Presente.
40. Proceso anterolateral del supratemporal [modificado de Fischer et al., 2016, cha. 24; y Campos et al., 2020, cha. 66]:
0— Ausente o proceso medial igual al proceso lateral.
1— Presente más largo que el proceso lateral, pero sin el contacto parietal anterior.
2— Presente más largo que el proceso lateral y los contactos parietales anteriores.
41. Sínfisis anteroposterior medial del parietal [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 104; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 104]:
0— Larga.
1— Corta.
42. Eminencia sagital [Fischer et al., 2016, cha. 25; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 30; Delsett et al., 2019, cha. 25; Maxwell et al., 2019, cha. 66; Campos et al., 2020, capítulo 14; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 30]:
0— Presente.
1— Ausente.
43. Proceso supratemporal del parietal [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 31; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 31].
0— Relativamente delgado.
1— Robusto (su ancho en vista dorsal constituye menos de 0,65 de su dimensión mediolateral de la parte principal del parietal, entre estas dos medidas la relación es 0,7 o más).
44. Tamaño del proceso supratemporal del parietal [Maxwell et al., 2019, cha. 53]:

0— Corto.

1— Largo.

45. Contacto estribo/supratemporal [Fischer et al., 2016, cha. 26; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 32; Delsett et al., 2019, cha. 26; Maxwell et al., 2019, cha. sesenta y cinco; Campos et al., 2020, cha. sesenta y cinco; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 32]:

0— Ausente, el proceso posteroventral del supratemporal no se extiende hasta la diáfisis del estribo.

1— Presente.

46. Reducción de la fenestra supratemporal [Delsett et al., 2019, cha. 27; Maxwell et al., 2019, cha. 54].

0— Ausente, la fenestra supratemporal es grande, alargada y su margen anterior se fija al nivel del foramen parietal o más anteriormente.

1— Reducida, la fenestra supratemporal es pequeña, redondeada y su margen anterior se coloca posterior al foramen parietal.

47. Forma del escamoso [Fischer et al., 2011, cha. 16; Delsett et al., 2019, cha. 28; Campos et al., 2020, cha. 18; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 33].

0— Cuadrado.

1— Triangular.

2— Escamoso ausente.

48. Exposición lateral cuadratoyugal [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 35; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 34].

0— Extensa.

1— Pequeño, cubierto en gran parte por escamosa y postorbital.

2— Extremadamente reducido casi invisible lateralmente.

49. Proceso angular del cuadrado [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 109; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 105].
- 0— Presente, grande
 - 1— Ausente o extremadamente reducido.
50. Lamela occipital del cuadrado [Fischer et al., 2016, cha. 31; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 36; Delsett et al., 2019, cha. 31; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cap. 35]:
- 0— Presente, dando a la superficie lateral del cuadrado una forma de U en vista posterior.
 - 1— Reducida, la parte dorsal del cuadrado es una simple laminilla comprimida transversalmente.
51. Surco cuadratemporal supratemporal [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 37; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 36]
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
52. Procesos basipterigoideas [Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 37]:
- 0— Cortos y dirigidas anteriormente, dando a la base fenoide un contorno cuadrado en vista dorsal.
 - 1— Muy expandidos anterolateralmente, en forma de ala, dando al basiesfenoides una marcada forma pentagonal en vista dorsal.
 - 2— Completamente dirigido lateral o posterolateralmente.
53. Posición del foramen para la carotida interna en el basiesfenoides (en vista ventral) [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 40; M 2019 Maxwell et al., 2019, cha. 107; Campos et al., 2020, cha. 22; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 38]:
- 0— Cerca del punto medio anteroposterior del basiesfenoides.
 - 1— En el tercio posterior de la basiesfenoides.
 - 2— En la superficie posterior del basiesfenoides.

54. Basisfenoides, en vista dorsal [Maxwell et al., 2016, cha. 20; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 41; Delsett et al., 2019, cha. 93; Campos et al., 2020, cha. 21; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 39]:
- 0— El plateus dorsal es igual o más ancho que la faceta basioccipital, es decir, la faceta basioccipital está orientada principalmente hacia atrás.
 - 1— La faceta basioccipital es igual o más ancha que el plateus dorsal.
55. Área extracondilar del basioccipital [Fischer et al., 2011, cha. 19; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 42; Delsett et al., 2019, cha. 33; Campos et al., 2020, cha. 23; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 40]:
- 0— Ancha.
 - 1— Reducida pero todavía presente ventral y lateralmente.
 - 2— Extremadamente reducida, siendo inexistente al menos ventralmente.
56. Surco periférico del cóndilo basioccipital [Delsett et al., 2019, cha. 34]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente lateralmente.
 - 2— Presente lateral y ventralmente.
57. Cóndilo basioccipital [Maxwell et al., 2016, cha. 24; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 43; Delsett et al., 2019, cha. 92; Campos et al., 2020, cha. 24; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 41]:
- 0— Ancho y alto aproximadamente iguales.
 - 1— Mucho más ancho que alto.
58. Peg basioccipital [Fischer et al., 2011, cha. 20; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 44; Delsett et al., 2019, cha. 35; Maxwell et al., 2019, cha. 97; Campos et al., 2020, cha. 25; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 42]:
- 0— Presente.
 - 1— Ausente.

59. Contribución basioccipital al piso del foramen magnum [Luna, 2017, cha. 101; Delsett et al., 2019, cha. 91; Maxwell et al., 2019, cha. 101]:
- 0— Ausente, excluido por los exoccipitales.
 - 1— Presente, forma la parte plana o cóncava.
60. Escotadura o crestas ventrales en el área extracondilar del basioccipital [Fischer et al., 2012, cha. 19; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 45; Delsett et al., 2019, cha. 36; Campos et al., 2020, cha. 26; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 43]:
- 0— Presente.
 - 1— Ausente.
61. Fosa notocordal en la superficie condilar del basioccipital [Luna, 2017, cha. 95; Delsett et al., 2019; cha. 90; Maxwell et al., 2019, cha. 95]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
62. Faceta opistótica elevada del basioccipital [Fischer et al., 2016, cha. 37; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 46; Delsett 2019, cha. 37; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 44]:
- 0— Ausente, son casi iguales en altura a las facetas estapediales en vista lateral.
 - 1— Presente, prácticamente invisible en vista lateral.
63. Exposición lateral de las facetas opistótica y estapedial [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 47; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 45]:
- 0— Bien expuesta.
 - 1— Poca expuesta, desplazado anteriormente.
64. Exoccipital [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 48; Campos et al., 2020, cha. 67; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 46]:
- 0— Columnar.

- 1— Cuadrado.
65. Forma del laberinto óseo proótico [Maxwell et al., 2016, cha. 29; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 49; Campos et al., 2020, cha. 70; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 47]:
- 0— Forma de "T".
 - 1— forma de "V".
66. Forma del proceso paroccipital de la opistótica [Fischer et al., 2012, cha. 20; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 50; Delsett et al., 2019, cha. 38; Campos et al., 2020, cha. 27; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 49]:
- 0— Corta y robusta,
 - 1— Alargada y esbelta.
67. Eje estapedial de adultos en vista posterior [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 52; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 49]:
- 0— Moderadamente grueso.
 - 1— Delgado y grácil, el diámetro mínimo dorsoventral del eje consiste en 0.3 o menos de la altura de la cabeza estapedial.
 - 2— Extremadamente engrosado, el diámetro mínimo dorsoventral del eje consiste en 0.45 o más de la altura de la cabeza estapedial.
68. Proporciones longitud mediolateral/altura dorsoventral del estribo: [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 53; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 50]:
- 0— Más del 1.3.
 - 1— Menos de 1.3.
69. Cabeza proximal del estribo [Fischer et al., 2011, cha. 21; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 54; Campos et al., 2020, cha. 28; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 51]:
- 0— Delgada, mucho más pequeña que la cabeza proximal opistótica.

- 1— Masiva, tan grande o más grande que opistótica.
70. Márgenes laterales del foramen magnun [Campos et al., 2020, cha. 31; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 52]:
- 0— El supraoccipital contribuye muy poco en al foramen magnun.
 - 1— La contribución supraoccipital y exoccipitales es casi igual.
71. Porciones óticas supraoccipitales [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 56; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 53]:
- 0— Moderadas o delgadas.
 - 1— Relativamente masivo.
72. Margen ventral de la mandíbula inferior en vista lateral [Maxwell et al., 2019, cha. 116]:
- 0— Recto o casi.
 - 1— Marcadamente cóncava aproximadamente ventral a las narinas externas.
73. Forma articular en vista medial [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 57; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 54]:
- 0— Trapezoide o cuadrado.
 - 1— Similar a un paralelogramo.
74. Forma del extremo anterior del dentarios [Maxwell et al., 2016, cha. 33; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 58; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 55]:
- 0— Agudo.
 - 1— Redondeado.
75. Sínfisis mandibular [Maxwell et al., 2012, cha. 34; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 59; Maxwell et al., 2019, cha. 122; Campos et al., 2020, cha. 32; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 56]:

- 0— El esplenial forma la mayor parte de la sínfisis mandibular (en la región posterior).
- 1— El dentario forma la mayor parte de la sínfisis mandibular (en la región anterior).
76. Exposición lateral del angular [Motani, 1999, cha. 32, invertido por Fischer et al., 2011, cha. 22; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 61; Delssett et al., 2019, cha. 42; Maxwell et al., 2019, cha. 120; Campos et al., 2020, cha. 33; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 58]:
- 0— Mucho menor que la exposición surangular.
- 1— Más extenso.
77. Porción orbitaria (periférica) de la esclerótica [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 62; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 59]:
- 0— Placa aplanada.
- 1— Gruesa.
78. Quilla ventral del atlas-axis [Zverkov y Prilepskaya, 2019 2015, cha. 27; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 63; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, cha. 60]:
- 0— Ausente.
- 1— Presente.
79. Fusión del atlas axis [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 64; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 61]:
- 0— Con sutura pronunciada.
- 1— Sin sutura visible.
80. Centro caudal anteriores y dorsal posterior [Maxwell, 2010, cha. dieciséis; Fischer et al., 2011, cha. 24; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. sesenta y cinco; Delssett et al., 2019, cha. 43; M 2019, cha. 164; Campos et al., 2020, cha. 34; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, 62]:

- 0— 3.5 veces o menos tan alto como largo.
1— Al menos cuatro veces más alto que largo.
81. Número de vértebras presacras [Luna, 2017, cha. 153; Delsett et al., 2019, cha. 96]:
0— Menos de 30.
1— Entre 30 y 55.
2— Más de 55.
82. Centro de la aleta caudal: [Maxwell, 2010, cha. 16; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 66; Delsett et al., 2019, cha. 44; M 2019, cha. 175; Campos et al., 2020, cha. 35; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 63].
0— Fuertemente comprimido lateralmente.
1— Tan ancho como alto.
83. 0— Espinas neurales del atlas-axis [Druckenmiller y Maxwell, 2010, cha. 26; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 67; Delsett et al., 2019, cha. 45; Maxwell et al., 2019, cha. 152; Campos et al., 2020, cha. 36; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 64]:
0— Completamente superpuestas, pueden estar fusionadas.
1— Funcionalmente separados, nunca fusionados.
84. Posición de la faceta costal en el centro anterodorsal [Luna, 2017, cha. 162; Delsett et al., 2019, cha. 97; Maxwell et al., 2019, cha. 162]:
0— Confluente con la cara anterior en al menos algunos centros.
1— No confluente en ninguno.
85. Chevrones en región apical [Sander, 2000, cha. 72; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 68; Delsett et al., 2019, cha. 46; Maxwell et al., 2019, cha. 177; Campos et al., 2020, cha. 37; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 65]:
0— Presente.
1— Ausente.

86. Surcos profundos en el eje medio de la costilla:
- 0—Ausentes.
 - 1— Uno.
 - 2— Dos.
87. Sección transversal de la costilla en la mitad del eje [modificado de Delsett et al., 2019, cha. 48; Maxwell et al., 2019, cha. 178]:
- 0— Redondeada (ovalada o circular).
 - 1— Con forma de "8".
 - 2— Con forma de "T".
 - 3— En forma de "L" (quilla prominente).
88. Gastralía [Luna, 2017, cha. 179; Delsett et al., 2019, cha. 98; Maxwell et al., 2019, cha. 179]:
- 0— Presente.
 - 1— Ausente.
89. Forma del coracoides en adultos [Fischer et al., 2016, cha. 52; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 69; Delsett et al., 2019, cha. 52; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 66]:
- 0— Redondeada (relación longitud/anchura entre 1 y 1.3)
 - 1— Alargado anteroposteriormente (relación longitud/anchura mayor o igual a 1.5).
90. Proceso anteromedial del coracoides [Delsett et al., 2019, cha. 101]:
- 0— En vista ventral o dorsal, el margen anterior es recto o cóncavo.
 - 1— En vista ventral o dorsal, el margen anterior es triangular.
91. Proceso anteromedial de la coracoides [Fischer et al., 2016, cha. 53; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 70; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 67]:

0— Poco pronunciado, anteroposteriormente corto.

1— Sobresaliendo anteriormente.

92. Muesca anterior de la coracoides [Fischer et al., 2011, cha. 31; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 71; Delssett et al., 2019, cha. 54; Maxwell et al., 2019, cha. 185; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 68]:

0— Presente y prominente.

1— Extremadamente reducido o ausente.

93. Faceta medial coracoides [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 72; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 69]:

0— Relativamente delgada.

1— Extremadamente engrosada dorsoventralmente.

94. Faceta coracoides medial de la escápula [Luna, 2017, cha. 190; Delssett et al., 2019, cha. 100]:

0— Ausente.

1— Presente.

95. Ángulo entre las coracoides articuladas [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 111; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 107]:

0—180-160 °.

1—150-130 °.

2— menor de 130 °.

96. Contribución glenoidea de la escápula [Fischer et al., 2012, cha. 27; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 73; Delssett et al., 2019, cha. 55; Maxwell et al., 2019, cha. 194; Campos et al., 2020, cha. 38; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 70]:

0— Extensa, al menos es tan grande como la faceta coracoidea.

1— Reducido, es notablemente más pequeño que la faceta coracoides.

97. Procesos acromion de la escápula [Fischer et al., 2011, cha. 31; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 74; Delssett et al., 2019, cha. 56; Maxwell et al., 2019, cha. 192; Campos et al., 2020, cha. 39; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 71]:
- 0— Pequeño reborde dorsolateral.
 - 1— Grande.
98. Eje del de la escapula [ZP 2019, cha. 75; BA 2020, cha. 72]:
- 0— Similar a un tirante.
 - 1— Con forma de varilla.
99. Proceso medial del interclavicular [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 76; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 73]:
- 0— Con forma de correa o de varilla, pero relativamente esbelta.
 - 1— Notablemente ancho.
100. Proyección ventral de la interclavícula [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 77; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 74]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
101. Interclavícula [Delssett et al., 2019, cha. 102]:
- 0— El tallo es igual o más largo que la barra transversal.
 - 1— La barra transversal es más larga que el tallo.
102. Clavícula [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 78; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 75]:
- 0— Placa como "estándar".
 - 1— Con forma de varilla.

103. Trocánter dorsal en forma de placa [Motani, 1999, cha. 56; ZP 2019, cha. 79; Delsett et al., 2019, cha. 57; Maxwell et al., 2019, cha. 207; Campos et al., 2020, cha. 41; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 76]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
104. Cresta deltopectoral triangular que sobresale en el húmero [Fischer et al., 2012, cap. 31; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 80; Delsett et al., 2019, cha. 58; Campos et al., 2020, cha. 42; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 77]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
 - 2— Presente y muy grande, coincidente en altura con el trocánter dorsal y bordeado por áreas cóncavas.
105. Extremos distal y proximal del húmero en vista dorsal (por lo tanto, independientemente del tamaño del proceso dorsal y ventral) [Fischer et al., 2011, cha. 32; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 81; Delsett et al., 2019, cha. 59; Maxwell et al., 2019, cha. 206; Campos et al., 2020, cha. 43; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 78]:
- 0— Extremo distal más ancho que extremo proximal.
 - 1— Extremo casi igual o proximal ligeramente más ancho que el extremo distal.
106. Tercio posterior de la diáfisis humeral [Campos et al., 2020, cha. 69]:
- 0— No comprimido, borde posterior de la diáfisis fuertemente cóncavo.
 - 1— Comprimido, y borde posterior del cóncavo suavemente.
107. Húmero con faceta ulnar inclinada posterodistalmente y faceta radial orientada distalmente [Fischer et al., 2012, cha. 34; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 83; Delsett et al., 2019, cha. 61; Maxwell et al., 2019, cha. 211; Campos et al., 2020, cha. 45; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 80]:
- 0— Ausente.

- 1— Presente.
108. Faceta ulnar / radial [invertido de Delsett et al., 2019, cha. 103; Maxwell et al., 2019, cha. 209]:
- 0— Las facetas cubitales radiales son aproximadamente del mismo tamaño
 - 1— La faceta radial es mayor que la faceta cubital
109. Elemento epipodial accesorio anterior al radio [Fischer et al., 2016, cha. 60; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 82; Delsett et al., 2019, cha. 60; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 79]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
 - 2— Presente, con faceta asociada en el húmero.
110. Tamaño de la faceta epipodial accesorio anterior del húmero [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 112; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 108]:
- 0— Muy pequeño o incluso ausente.
 - 1— Bien pronunciado pero menor que la faceta radial.
 - 2— Tan grande o mayor que la faceta radial.
111. Forma de aae si está presente [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 85; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 82]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente, semilunar.
 - 2— Presente, redondeado.
112. Proceso descendente del húmero para el intermedio [Fischer et al., 2012, cha. 35 modificado por Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 83]:
- 0— Ausente
 - 1— Presente y corto, el intermedio separa el radio y la ulna, pero no tiene contacto con el húmero

- 2— Presente, el húmero tiene una faceta para la articulación con el intermedio, el radio y la ulna están completamente separados.
113. Forma de la superficie posterior de la ulna [Fischer et al., 2012, cha. 36; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 88; Deltett et al., 2019, cha. sesenta y cinco; Maxwell et al., 2019, cha. 225; Campos et al., 2020, cha. 47; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 84]:
- 0— Redondeada o recta y casi tan gruesa como el resto del elemento.
 - 1— Cóncava con un margen delgado en forma de cuchilla.
114. Anchura de los extremos de la ulna [Luna, 2017, cha. 224; Deltett et al., 2019, cha. 106; Maxwell et al., 2019, cha. 224]:
- 0— El extremo proximal es más estrecho que distal.
 - 1— Ambos extremos son aproximadamente igual de anchos.
115. Pisiforme manual [modificado de Motani, 1999, cap. 67; y Fischer et al., 2011, cha. 36; de Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 85]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente, contacto entre la ulna y ulnar o posterior al ulnar (el pisiforme tiene contacto con la ulna y ulnar).
 - 2— Presente, contacto entre el pisiforme y el húmero (el húmero tiene una faceta para el pisiforme).
116. Elemento epipodial accesorio posterior posterior a la ulna [Fischer et al., 2016, cha. 64; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 87; Campos et al., 2020, cha. 48]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
 - 2— Presente, con faceta asociada en el húmero.
117. Muesca en las facetas anteriores de los elementos del borde delantero del primer dedo en adultos [Fischer et al., 2011, cha. 37; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 90;

Delsett et al., 2019, cha. 68; Maxwell et al., 2019, cha. 217; Campos et al., 2020, cha. 50; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 86]:

0— Presente.

1— Ausente.

118. Dígitos accesorios preaxiales en la aleta anterior [Fischer et al., 2016, cha. 69; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 91; Delsett et al., 2019, cha. 69; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 87]:

0— Ninguno.

1— Uno

2— Dos o más.

119. Agrandamiento posterior del índice, número de dígitos "completos" accesorios postaxiales [Fischer et al., 2011, cha. 38; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 92; Delsett et al., 2019, cha. 70; Maxwell et al., 2019, cha. 219; Campos et al., 2020, cha. 51; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 88]:

0— Ninguno.

1— Uno

2— Dos o más.

120. Aleta pectoral longipinnada o latipinnada [Fischer et al., 2011, cha. 40; Campos et al., 2020, cha. 53; D 2019, cha. 71; Maxwell et al., 2019, cha. 234; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 89]:

0— Sólo un dígito es soportado directamente por el intermedium (longipinnada).

1— Dos dígitos son soportados directamente por el intermedium (latipinnada).

121. Dedos soportados por el intermedio [Sander, 2000, cha. 93 modificado por Zverkov et al., 2015, cha. 50; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 94; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 90]:

0— Carpos de los dedos 3 y 4.

1— Carpos de los dedos 3.

- 2— Carpos de los dedos 3 y 2.
122. Tamaño relativo de la ulna y del intermedio [Motani, 1999: cha. 66 modificado por Maxwell et al., 2019, cha. 229]:
- 0— La ulna es mayor el intermedio.
 - 1— Ulna menor que el intermedio.
123. Forma del borde proximal intermedio [Maxwell et al., 2019, cha. 232]:
- 0— Recto o con muescas.
 - 1— Puntigudo.
124. Forma del borde distal intermedio [Maxwell, 2010, cha. 27; Maxwell et al., 2019, cha. 233]:
- 0— Angular.
 - 1— Aplanado.
125. Número de facetas distales del ulnar [Maxwell et al., 2012, cha. 44; Maxwell et al., 2019, cha. 236]:
- 0— una (sostienen principalmente un solo dedo).
 - 1— dos (una faceta orientada posteriormente para la articulación con el metacarpiano V, y otra faceta que al menos la mitad de su longitud articula con el dc4
126. Zeugo-autopodio [Maisch y Matzke, 2000, cha. 94; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 95; Delsett et al., 2019, cha. 72; Maxwell et al., 2019, cha. 216; Campos et al., 2020, cha. 54; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 91]:
- 0— Elementos autopodiales aplanados, con forma de placa.
 - 1— Fuertemente altos.

127. Hileras epipódicas y mesopódicas compactas y compactas [Delsett et al., 2019, cha. 73]:
- 0— Ausentes, los elementos están débilmente conectados.
 - 1— Presentes.
128. Falanges rectangulares compactas [Fischer et al., 2011, cha. 42; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 96; D 2019, cha. 74; Maxwell et al., 2019, cha. 251; Campos et al., 2020, cha. 55; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 92]:
- 0— Ausentes, las falanges son en su mayoría redondeadas.
 - 1— Presente.
129. Bifurcación digital [Fischer et al., 2011, cha. 43; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 97; Delsett et al., 2019, cha. 75; Campos et al., 2020, cha. 56; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 93]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente, ocurre con frecuencia en el dígito IV.
130. Dígito manual V [Delsett et al., 2019, cha. 76; Maxwell et al., 2019, cha. 243]:
- 0— Ausente o reducido a pequeños elementos flotantes.
 - 1— Presente.
131. Fusión de isquion pubis en adultos [Fischer et al., 2011, cha. 44; Delsett et al., 2019, cha. 78; Campos et al., 2020, cha. 57]:
- 0— Fusión ausente o presente solo en sentido proximal.
 - 1— Presente con un agujero obturador.
 - 2— Presente sin foramen obturador.
132. Forma de isquion o isquiopubis [Fischer et al., 2011, cha. 45; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 99; Delsett et al., 2019, cha. 79; Campos et al., 2020, cha. 58; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 95]:
- 0— Con forma de placa, aplanada.

- 1— Con forma de varilla.
133. Relación de longitud del ilion ischiopubis [Delsett et al., 2019, cha. 107]:
- 0— El ilion es al menos dos veces más largo que el isquiopubis (isquion).
 - 1— Isquiopubis (isquion) es al menos dos veces más largo que el ilion.
134. Prominencia anteromedial ilíaca [Delsett et al., 2019, cha. 80]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
135. Región proximal del ilion [Delsett et al., 2019, cha. 81]:
- 0— Expandida.
 - 1— Estrecha (el ilion es similar a una costilla, estrecho proximal y distalmente).
136. Relación entre las longitudes del fémur e isquiopubis [Delsett et al., 2019, cha. 108]:
- 0— Isquiopubis (isquion) más largo que el fémur.
 - 1— Ambos huesos igual de largos o isquiopubis menor (1).
137. Tamaño relativo de isquion y pubis [Luna, 2017, cha. 259; Delsett et al., 2019, cha. 109]:
- 0— El pubis es mayor que el isquion.
 - 1— Ambos huesos son de tamaño similar o el isquion es mayor.
138. Procesos dorsal y ventral en el fémur [Fischer et al., 2011, cha. 46; Roberts et al., 2014, cha. 52 modificado en Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 100; Maxwell et al., 2019, cha. 267; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 96]:
- 0— Poco pronunciado.
 - 1— La apófisis ventral es pronunciada, en forma de placa, mientras que la dorsal es menos prominente.
 - 2— Ambos procesos en forma de placa, delimitados desde la cabeza del fémur y extendiéndose hasta la diáfisis media.

139. Hoja femoral distal ancha [Fischer et al., 2013, cha. 61; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 101; Delsett et al., 2019, cha. 83; Maxwell et al., 2019, cha. 269; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 97]:
- 0— Presente.
 - 1— Ausente, la extremidad distal del fémur es más pequeña que la proximal en vista dorsal.
140. Contacto intermedio / femoral [Maxwell, 2010, cha. 33; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 102; Maxwell et al., 2019, cha. 280; Delsett et al., 2019, cha. 84; Campos et al., 2020, cha. 61; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 98]:
- 0—Ausente.
 - 1—Presente.
141. Tamaño relativo de la faceta tibial del fémur en relación con la faceta del peroné [Maisch y Matzke, 2000, cha. 112; Maxwell et al., 2019, cha. 271]:
- 0— Mayor.
 - 1— Subigual.
142. Faceta anterodistal del fémur para el elemento zeugopodial accesorio anterior a la tibia [Fischer et al., 2011, cha. 48; Maxwell et al., 2019, cha. 270; Delsett et al., 2019, cha. 85; Campos et al., 2020, cha. 62]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.
143. Faceta posterodistal del fémur para elemento zeugopodial accesorio posterior al peroné [Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 104; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha 100]:
- 0— Ausente.
 - 1— Presente.

144. Elemento del borde de ataque de la aleta trasera en adultos [Fischer et al., 2013, cha. sesenta y cinco; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 105; Delsett et al., 2019, cha. 87; Maxwell et al., 2019, cha. 283; Campos et al., 2020, cha. 63; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 101]:
- 0— Mellado o con muescas.
 - 1— Recto.
145. Quinto dígito postaxial [Fischer et al., 2011, cha. 50; Zverkov y Prilepskaya, 2019, cha. 106; Delsett et al., 2019, cha. 88; Campos et al., 2020, cha. 64; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020, cha. 102]:
- 0— Ausente o poco osificado.
 - 1— Presente y bien desarrollado.

Taxones incluidos en el análisis

<i>Temnodontosaurus spp.</i>	Revisión personal; Fischer et al., 2016; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Malawania anachronus</i>	Fischer et al., 2013; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020.
<i>Ichthyosaurus communis</i>	Revisión personal; Fischer et al., 2016; Massare y Lomax, 2018; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Hauffiopteryx typicus</i>	Maisch, 2008; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Delsett et al., 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020; Maxwell y Cortés, 2020.

<i>Stenopterygius aaleniensis</i>	Maxwell et al., 2012; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Stenopterygius quadriscissus</i>	Maisch, 2008; Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019. Fischer et al., 2016; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Chacaicosaurus cayi</i>	Personal examination; Fernández, 1994.
<i>Ophthalmosaurus icenicus</i>	Personal examination; Kirton, 1983; Fischer et al., 2016; Moon y Kirton, 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Ophthalmosaurus natans</i>	Gilmore, 1905, 1906, 1907, Massare et al., 2006; Fischer et al., 2016; Zverkov y Prilepskay, 2019; Maxwell et al., 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Acamptonectes densus</i>	Fischer et al., 2012; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Mollesaurus periallus</i>	Revisión personal; Fernández, 1999; Campos et al., 2020.
<i>Leninia stellans</i>	Fischer et al., 2014a; Fischer et al., 2016; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020; Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019.
<i>Arthropterygius chrisorum</i>	Maxwell, 2010; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Campos et al., 2020.

<i>Janussaurus lundi</i>	Roberts et al., 2014; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020.
<i>Palvennia hoybergeti</i>	Druckenmiller et al., 2012; Fischer et al., 2016; Delsett et al., 2018; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020.
<i>Arthropterygius volgensis</i>	Zverkov y Prilepskay, 2019; and Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Arthropterygius thalassonotus</i>	Revisión personal; Campos et al., 2020.
<i>Grendelius alekseevi</i>	Arkhangelsky, 2001; Zverkov et al., 2015; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Brachypterygius extremus</i>	Revisión personal; Fischer et al., 2016; Moon and Kirton, 2018; Maxwell et al., 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020.
<i>Caypullisaurus bonapartei</i>	Personal examination; Fernández, 1997.
<i>Aegirosaurus leptospondylus</i>	Bardet and Fernández 2000; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; and Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Undorosaurus gorodischensis</i>	Zverkov and Efimov, 2019; Maxwell et al., 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; and Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Undorosaurus nessovi</i>	Zverkov and Efimov, 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; and Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Cryptopterygius kristiansenae</i>	Druckenmiller et al., 2012; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; and Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.

<i>Nannopterygius enthekiodon</i>	Moon and Kirton, 2018; Maxwell et al., 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020; and Zverkov and Jacobs, 2020.
<i>Nannopterygius yasykovi</i>	Efimov 1999; Zverkov and Jacobs, 2020.
<i>Nannopterygius saveljeviensis</i>	Zverkov and Jacobs, 2020.
<i>Gengasaurus nicosiai</i>	Paparella et al., 2017; Maxwell et al., 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; and Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Sveltonectes insolitus</i>	Fischer et al., 2011; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado, 2020.
<i>Maiaspondylus lindoei</i>	Maxwell and Caldwell, 2006; Maxwell et al., 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; Campos et al., 2020; Zverkov and Grigoriev, 2020.
<i>Platypterygius australis</i>	Kear, 2005; Zammit et al., 2010; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Platypterygius hercynicus</i>	Kolb y Sander 2009; Fischer 2012; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Platypterygius americanus</i>	McGowan, 1972; Maxwell y Kear, 2010; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov and Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Platypterygius platydactylus</i>	Broili, 1907; McGowan, 1972; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Platypterygius sachicarum</i>	Paramo, 1997; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019.

<i>Sisteronia seeleyi</i>	Fischer et al., 2014b; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Athabascasaurus bitumineus</i>	Druckenmiller y Maxwell, 2010; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskay, 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020.
<i>Acuetzpalin carranzai</i>	Revisión personal.
<i>Muisacasaurus catheti</i>	Maxwell et al., 2015; Campos et al., 2020; Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019.
<i>Simbirskiasaurus birjukovi</i>	Fischer et al., 2014c; Fischer et al., 2016; Maxwell et al., 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020.
<i>Keilhauia nui</i>	Delsett et al., 2017; Maxwell et al., 2019; Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020.
<i>Keilhauia ps.</i> (PMO222667)	Delsett et al., 2019.
<i>Parrasaurus yacahuitzli</i>	Revisión personal.
CPC 238	Revisión personal.

Selección de codificación

Los taxones seleccionados se codificaron siguiendo las matrices de datos mencionadas previamente, en el caso en el cual la codificación de un taxón no coincidía entre las matrices, se seleccionó la información de la matriz que coincidirá con la descripción de las publicaciones mencionadas arriba para el taxón o por los datos de observaciones personales echas por el autor de este trabajo. A continuación, se muestra el listado de taxones y los caracteres que se seleccionaron en las distintas matrices:

Temnodontosaurus spp.—14:1, 15:1, 18:1, 47:1 (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020; Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 37:1 (Delsett *et al.*, 2019). 38:0 (Campos *et al.*, 2020).

Malawania anachronus— 88:0 (Delsett *et al.*, 2019); 96:0; 113:0; 126:0; 128:0 (Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020).

Ichthyosaurus communis— 5:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019), 13:1; 28:0; 53:1; 64:0; 65:0; 69:0; 70:0; 71:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019, Campos *et al.*, 2020). 32:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 16:1; 89:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 54:1 (Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 59:1; 61:1; 87:1; 88:0 (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019). 131:0 (Campos *et al.*, 2020). 45:0; 46:0; 50:0; 81:1; 84:0; 130:1; 139:0; (Delsett *et al.*, 2019). 37:1; 51:0; 52:0; 99:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 47:1/2 (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020). 67:0; 75:0 (Revisión personal).

Hauffiopteryx typicus— 25:0; 126:0; 128:0 (Delsett *et al.*, 2019, Zverkov y Prilepskaya, 2019). 50:0; 69:1; 120:0 (Delsett *et al.*, 2019, Maxwell *et al.*, 2019). 28:0; 37:1; 53:1; 54:0; 64:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 76:0; 82:0; 83:0 (Maxwell *et al.*, 2019). 84:0; 130:1 (Delsett *et al.*, 2019). 57:1 (Maisch, 2008).

Stenopterygius aaleniensis— 37:1; 38:1; 113:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 2:0; 119:0; 126:0 (Maxwell *et al.*, 2019). 120:0

Stenopterygius quadriscissus— 16:1; 47:1; 60:0/1; 82:1; 83:1; 89:1; 104:1; 128:0/1 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019) 38:0 (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019) 53:0 (Maxwell *et al.*, 2019, Campos *et al.*, 2020) 58:0; 80:1; 126:0; 129:1; 144:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020) 67:0; 97:1; 105:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019, Campos *et al.*, 2020) 87:1 (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019). 119:0/1; 112:0 (Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 37:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 64:1 (Campos *et al.*, 2020). 50:0; 84:0; 88:0; 130:1 (Delsett *et al.*, 2019) 28:1; 59:0; 108:0 (Maisch 2008).

Ophthalmosaurus icenicus— 3:0; 80:1; 96:0; 128:0; 144:1 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 21:1; 132:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 47:1; 50:0; 104:1; 139:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 66:1 (Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 105:0/1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*,

2020). 5:1; 37:0; 64:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 84:1; 88:0; 130:1 (Delsett *et al.*, 2019). 70:0 (Campos *et al.*, 2020). 46:1 (Moon & Kirton 2016).

Ophthalmosaurus natans— 1:1; 2:0; 16:1; 21:0; 47:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Delsett *et al.*, 2019). 25:0 (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 38:1; 82:?: 96:1; 126:?: 128:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020) 53:? (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 113:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019) 66:1; 119:? (Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 103:1;105:0 (Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 37:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 84:1; 88:0; 130:1 (Delsett *et al.*, 2019). 120:0/1 (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020; Campos *et al.*, 2020). 14:0; 64:1(Gilmore 1905, Gilmore 1906, Gilmore 1907).

Acamptonectes densus— 2:? (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 3:?: 76: 1; 82:0; 117:?: 126:?: 128:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 53:0; (Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 69:1; 70:0; 75:0; 96:0; 97:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 104: 1/2 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 114:0; (Maxwell *et al.*, 2019; Delsett *et al.*, 2019). 50:1; 64:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 84:?: 87: 0; (Delsett *et al.*, 2019). 88:? (Maxwell *et al.*, 2019). 118:? (Fischer *et al.* 2012).

Leninia stellans— 16:? (Maxwell *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 47: 0/1; 66:? (Delsett *et al.*, 2019, Campos *et al.*, 2020). 6:1; 84:? (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 26:?: 38:1; 46:1(Maxwell *et al.*, 2019). 10:0; 50: 1;69:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019).

Arthropterygius chrisorum— 28:? (Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 53:2 (Maxwell *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 54:1; 57:0; 113:0 117:1; 128:0; 140:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 58:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 59:1 (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019). 76:?: 80:1;119:?: 132:? (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 89:?: 105:0 (Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 120:0; 142:0

(Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 138:1 (Maxwell *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019) 139:1 (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 69:?: 104:0 (Campos *et al.*, 2020). 84:1; 118:?: (Delsett *et al.*, 2019). 20:?: 22:?: 39:?: 40:?: 49:?: 78:?: 79:?: 95:?: 98:?: 99:?: 102:?: 108:1;112:0 115:?: (Maxwell 2010, Zverkov & Prilepskay 2019).

Arthropterygius? Lundi— 2:1; 55:2; 84:?: 103:1; 117:1; 128:0;140:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 3:?: 25:0; 26:0;38:1; 45:?: 53:?: 54:?: 66:?: 80:?: 96:?: 97:?: (Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020, Maxwell *et al.*, 2019). 28:1; 60:1; 132:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 47:2; 104:1; 109:2; 118:1 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 57:1; 69:?: 119:?: 120:1; 129:0; 131:2; 142:0 (Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 87:1; 114:1 (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019). 92:0; 139:1 (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019, D). 105:0 (Campos *et al.*, 2020, Maxwell *et al.*, 2019). 4:1; 89:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 108:0 (Maxwell *et al.*, 2019). 5:?: 23:1; 37:1; 46:?: 59:1; 61:1; 88:0; 144:1 (Delsett *et al.*, 2019). 10:1; 20:?: 29:1; 34:?: 40:1; 41:?: 42:?: 52:?: 62:?: 63:?: 67:1; 74:?: 79:0; 101:1; 102:0; 115: 0; 138:2 (Roberts *et al.* 2014).

Arthropterygius? Hoybergeti— 1:1; 3:1; 47:2; 66:0; 83:0; 96:1; 97:1; 104:0; 107:0; 113:1; 119:0; 120:1; 129:0 (Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 2:1; 25:?: 26:?: 55:2; 103:1; 117:1; 126:1; 128:0 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 21:1; 50:0; 118:1 (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 38:1; 54:?: 57:0 (Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 53:2; 69:1; 70:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos *et al.*, 2020). 75:1 (Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020). 4:1; 28:1; 64:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 10:1; 16:?: 23:?: 37:1; 45:1; 59:1; 84:0; 87:1/2; 88:0; 89:0; 92:0; 114:1; 130:0 (Delsett *et al.*, 2019). 65:1; 105:0 (Campos *et al.*, 2020). 46:1 (Maxwell *et al.*, 2019). 13:0; 15:0; 17:0; 31:1; 48:?: 49:1; 52:?: 63:0; 67:1; 91:1; 93:0; 99:1; 102:0; 108:0 116:0. (Druckenmiller *et al.* 2012, Delsett *et al.*, 2018).

Grendelius alekseevi— 2:1; 53:1; 64:1 76:?: 96:0; 128:0 (Zverkov y Prilepskaya,). 112:2 (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020). 8:0; 9:0; 15:0; 17:0; 56:0; 66:?:

67:2; 81:1; 101:1; 108:0 124:1; 127:1. (Arkhangelsky 2001, Zverkov et al. 2015).

Brachypterygius extremus— 32:? 38:1 84:? (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos et al., 2020). 53:1:75; (Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos et al., 2020). 97:1 (Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020). 103:1 (Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos et al., 2020). 37:?: 89:?: 130:1 (Delsett et al., 2019). 10:0; 21:0; 23:1 64:1; 70:?: 104:1; 109:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 92:? (Maxwell et al., 2019). 120:0/1 (Campos et al., 2020). 112:2 (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020) 128:0/1

Aegirosaurus leptospondylus— 2:0: 2:0: 119:1; 126:?: 144:1 (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos et al., 2020). 21:1; 142:0 (Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020). 47:1 (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 87:1(Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019). 103:1 105:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019, Campos et al., 2020). 109:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 138:1(Maxwell et al., 2019). 23:0; 84:0; 88:0; 130:1; 139:0 (Delsett et al., 2019). 112:2 (Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020). 108:0 (Bardet y Fernández 2000).

Undorosaurus gorodischensis— 26:? 36:? 37:? (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019; Campos et al., 2020). 96:1; 97:1; 113:0; 119:0 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 144:1(Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos et al., 2020). 21:? 47:? (Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020). 53:1(Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos et al., 2020). 54:0 58:1; 60:0/1; 66:0; 76:1; 104:1; 139:0; 145:1 (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 10:? 16:? 23:?: 25:?: 59:1; 61:1; 84:0; 87:?: 130:1; 142:0/1 (Delsett et al., 2019). 64:0; 70:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 28:?: 75:? (Campos et al., 2020). 128:1 (Maxwell et al., 2019). 13:?: 20:? 29:? 39:?: 41:?: 42:?: 43:?: 48:?: 90:0; 102:1; 125:0 (Zverkov & Efimov 2019).

Undorosaurus? kristiansenae— 2:1; 3:1; 96:0; 107:0; 144:1 (Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020). 10:?: 25:1; 84:?: 88:0 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019). 1:0; 16:0; 21:0; 47:1.; 54:0; 55:1; 57:0; 59:1; 60:0; 61:1; 65:0; 97:0; 104; 119:0;

130:1 139:0 (Delsett et al., 2019). 38:0; 108:0; 131:0 (Maxwell et al., 2019).
132:0 (Campos et al., 2020). 23:0; 26:1 138:2 (Druckenmiller et al. 2012).

Nannopterygius enthekiodon— 2:1 (Maxwell et al., 2019). 3:? 76:1; 96:1; 103:1; 117:1;
140:0 144:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 29:1; 72:1; 86:1; 87:0; 107:1;
103:1; 138:? (Zverkov & Jacobs 2020).

Gengasaurus nicosiai— 55:1; 66:1; 104:?: 113:0; 128:0 (Delsett et al., 2019; Campos et al.,
2020). 58:1; 76:? 80:0; 83:1; 117:1 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019;
Campos et al., 2020). 75:?: 107:1; 126:? (Zverkov y Prilepskaya, 2019;
Maxwell et al., 2019). 82:? (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019;
Campos et al., 2020). 97:1 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019; Zverkov
y Prilepskaya, 2019). 105:0 (Maxwell et al., 2019, Campos et al., 2020).
114:1(Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019). 132:? (Delsett et al., 2019;
Zverkov y Prilepskaya, 2019). 50:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 54:0; 87:1
131:? (Delsett et al., 2019).

Sveltonectes insolitus— 26:0; 82:0; 96:1; 144:1 (Delsett et al., 2019; Zverkov y
Prilepskaya, 2019; Campos et al., 2020). 54:0 (Zverkov y Prilepskaya, 2019;
Campos et al., 2020). 104:2 1; 118:1 (Delsett et al., 2019; Zverkov y
Prilepskaya, 2019). 46:?: 88:? (Maxwell et al., 2019). 64:0; 89:1 (Zverkov y
Prilepskaya, 2019). 50:0; 84?: 130:1 (Delsett et al., 2019). 65:1 (Campos et al.,
2020). 138:2 (Fischer et al. 2011).

Maiaspondylus lindoei— 3:1; 80:0; 89:?: 107:0; 120:0 (Maxwell et al., 2019, Campos et al.,
2020). 126:1 (Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 128:1 140:1
(Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos et al., 2020). 1:1 (Campos et al., 2020).
109:2: 117:1 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 2:1; 53:0; 119:2 (Maxwell et al.,
2019). 15:2; 16:0; 24:1; 52:0; 54:0; 65:0; 65:0; 84:0; 91:?: 102:0; 104:1; 111:2;
112:0; 121:1; 141:1; 142:1; 143:? (Maxwell & Caldwell 2006, Zverkov &
Grigoriev 2020).

Platypterygius australis— 104:2; 132:1 (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019).
119:2 120:0 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019; Campos et al., 2020).
140:0; 144: 1 (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos et al.,
2020). 131:2 (Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020). 37:0; 50:1; 138:2

(Zverkov y Prilepskaya, 2019). 75:1 (Maxwell et al., 2019). 84:1 (Delsett et al., 2019).

Platypterygius hercynicus— 16:? (Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 45:?: 58:?: (M, Z, D). 47:0/2; 104:2 (Z, D). 80:?: 82:1; 85:1; 96:1; 140:1; 144:1 (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019; Campos et al., 2020). 120:0 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 4:1 28:0; 64:0; 138:2 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 83:1 119:1 (Maxwell et al., 2019). 87:1; 88:0; 92:1; 130:1 (Delsett et al., 2019). 37:? (Fischer 2012).

Platypterygius americanus— 16:1; 119:?: 120:0 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019). 58:?: 76:1 (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 2:0; 3:1; 38:?: (Maxwell et al., 2019). 84:1; 87:1; 109:0 (Delsett et al., 2019). 26:1; 37:0; 138:2 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 25:1 (McGowan 1972).

Platypterygius platydactylus— 58:? 76:1 82:1; 92:1; 96:1; 103:?: (Delsett et al., 2019; Zverkov y Prilepskaya, 2019). 120:0 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019). 53:1; 57:0; 118:2 (Zverkov y Prilepskaya, 2019). 66:?: 84:1 87:1; 109:0 (Delsett et al., 2019). 119:1 (Broili 1907, McGowan 1972).

Sisteronia seeleyi— 96:?: (Delsett et al., 2019). 4:1; 49:0; 50:1 52:2 (Fischer et al. 2014b).

Athabascasaurus bituminous— 2:0 3:?: (Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020). 45:0 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019). 26:1 (Maxwell et al., 2019). 47:0 66:0 84:?: 87:?: 132:1; 139:0 (Delsett et al., 2019). 138:2 (Druckenmiller & Maxwell 2010).

Muiscasaurus catheti— 3:1 (Delsett et al., 2019; Maxwell et al., 2019). 25:1 (Campos et al., 2020). 75:1; 1:1 (Delsett et al., 2019). 10:0; 13:0; 24:0; 46:?: 72:?: (Maxwell et al. 2015).

Simbirskiasaurus birjukovi— 55:2; 58:1 (Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020). 2:1 46:?: (Maxwell et al., 2019). 57:1 (Delsett et al., 2019). 15:2; 16:0; 34:1; 54:?: (Fischer et al. 2014c).

Keilhauia nui— 82:1; 96:0; 97:0 117:1 (Delsett et al., 2019; Campos et al., 2020). 3:?: 80:0/1; 84:0; 87:1; 88:0; 108:1; 144:1 (Delsett et al., 2019). 105:0; 138:0. (Delsett et al. 2017).

Matriz de datos

xread

145 44

Temnodontosaurus_spp.

00000020100?010101100000000010000?001000001100100100000010001100?0000
000?100?0001000021100100000000?000000000000100000001111010000000101000100
00

Malawania_anachronus

??
00????0?210??????000?????11?01000001?00001?1110?1001????????????????

Ichthyosaurus_communis 00000?1[0

1]00001001011000?00000010010001000000100[1
2]100001100101010000000000000?00000100002100010000[0 1]000010011001000001[0
1]010110010101111000010100010000

Hauffiopteryx_typicus

1?0??0010??11000100?000?000000000111000000100111??000?000????0??010?
0?0100?001000?210001000?0000??0?000100000100000001111?1001000??0100010000

Stenopterygius_aaleniensis

10?11??110??11000?10000010010000001111001101?011??????????????????????
??00??010?1?21?1?1001001000000?000100000?1000?00111101??1????????1??????

Stenopterygius_quadricissus

10011110101?10010110000000010000101100000000??110000000010?[0
1]1001000010000010000111101210101000011000000100000000011000[0 1]00110101[0
1]1110001[0 1]000010000

Chacaicosaurus_cayi

?????11??0??0????????????????????????????????????000001100?????????0?
0?0????????????????????????01???00000110001001111110????????0???????

Ophthalmosaurus_icenicus

010111111010111111111010100000001011010101001111000[0
1]00110110100101001010001100[0 1]1101112100010001010000011[0
1]0102110111011110010111001100010120010010

Ophthalmosaurus_natans

00?11111??1?1011101100000000000101101010?001011?0????110?1010?1?11011
110?110010??01?000001000111000?0110011211011?011?[0
1]01111?1001????1???0?????

Jabalisaurus_meztli

??011?11?0??01?1011000010001000000010001111?111?00?????????????????????
?101000????1?[1 2]0?0010001??1????11??1021?0?????????????11?????????????????

Acamptonectes_densus

1??1111??????1?1??1????????????????????????1?????1101001201111001011010001
101?11010??110?0110001010????1[1 2]1?1021?0101??????????10????????????1????

Mollesaurus_periallus

1101?1?1100011010?1?101010001??0??110?0000011?11?0?10?101110110100001?
?00??0010??1?23??

Leninia_stellans

????????0??0???10010?00010?01011?112010?11[0
1]1?1????121??0100??011?0???10??
????????????????????

Arthropterygius_chrisorum

??0021200111111????????0??
??001?1?11????11000????????100111221001??1??0??11?110?????????110100??

Arthropterygius?_lundii

11?1?????1?10001??1?101000111?0??1111?1??00??21??????2?11111?????10????
0??1000??????2100110002??000101101102110010?11?10?11?1?00?20110012101001?

Arthropterygius?_hoybergeti

11111111?110000?001110?0??10010101111111100112?100?2?220111110010101
1100011001???00?2[1
2]0001000?1101?001000002110111011010?11?10000????????????????

Arthropterygius_volgensis

??01101????010021????????????0?????0??
??0?1?????0010002?1000??110?00??

Arthropterygius_thalassonotus

???????00??1??203????????????????1????????????11?021220?1111110??11??
????????????????????????????????10011021??01?0??0??11?110????????????????

Grendelius_alekseevi

011111?000??0?010??000101????????????????????0101102001111001??201??
?1?1?0101????21?001010101111101111001012011212001101101011????????????

Brachypterygius_extremus 01111020[0

1]0?01010010001011101?????11?1????????????01102001111001????1??0?1010?????
????????????1?????11100010120110111[0 1]0100111[0 1]01????????????

Caypullisaurus_bonapartei

?????1??0??0001?1001110?00010011?011??0?10?000????????????????????1?0?
0?1??001??1?211011010111????011100?221001111120010101110121????11100??11

Aegirosaurus_leptospondylus 00011?0010??1?1111101000100000011011[0

1]00?0?0??11????????????????????????1?0?10??1??0?210????????00001?1?00101200
10111101011?1101210?10110010?11

Undorosaurus_gorodischensis

011111????0??1?1????????????????????????????????01111012011[0
1]1000?000110?00?1?000?1?0???0010101110111111010212001101100211101110100?
??011001[0 1]011

Undorosaurus_nessovi

011?1??011210????????????001???11?
1?0?0?1?????0110???110???11101021200?10110021111110????????????????

Undorosaurus_kristiansenae

011???111???00101?10000111001?0???00?00?00????11???100120?10100?000????
0?0110?1?1???210001000?0001?11111000002?01???1101010011110100000012001001?

Nannopterygius_enthekiodon

11??1????????????????1?00????1????11????????1????????????1????????1?01
1???01????10?1010?10110???011101010?011??1????011????????????????101?01?

Nannopterygius_yasykovi

?????0000??01010?111100111?1??01011??01??01?0????000201111101000?????
1?0?1?00?????[1 2]??10100101100?101110102120111?1????000?110????????????????

Nannopterygius_saveljeviensis

??????010??0?1?1?1111?????1??0101100011101?01??????21111?01000001011
0??1?000??0?[1 2]??1010010110011011101021?0111?1??010010111??21???01110010??

Gengasaurus_nicosiai

??????0????????????????????????????????????0101?011?1???1010100?11000
??00?01?1??21?????????10?1?0??0?102110011?11????????0????????????????

Sveltonectes_insolitus

10111111???11111211?110010011??1?111?1?0?101?????0?010201111?1001???1??
00??1???010??121?111010011000?01210001020????1111?100111101210??0121011011

Maiaspondylus_lindoei

1111??110??1?203?????01000????????????????????000????????00????????
?????0??0?????????????0??01110012220011?12201001011101?????????111???

Platypterygius_australis

01111010100001203110010111001101111101000010002001011020011111011001
1110011111011111??0000100011?0??121000212001101220211101110121??0121001
011

Platypterygius_hercynicus

011110????????????0100??01??0110111?????001?0?0[0
1]1?10??201?1101?0?00?1110011?111?1111121?0001?00011?0??121000212001201210
101111101??????2111001?

Platypterygius_americanus

1011?0?000??002131?00?0111001???0?000?0??????20?????????????????????0?
011111011?1121??????0?011???012100000200110??021110111?????????210101??

Platypterygius_platydactylus

?????1?????????????????0?1?????????????????010210200?11??0??011??001
?1?11011?1?21?0?01?0?111?????[1 2]10000[0 1]?001101210211111101???????????????

Platypterygius_sachicarum

0111?111?0?101213??0000010001??10?0011?0?1?01020?00??2?1??????????????0
?011??????1?????????????1?????110?00??0?1??????01101?1??????????1?0???

Sisteronia_seeleyi

0111101????????????????????????????????????01021020110?11??021110??
?????0?????????????????11?????[1 2]??0121?0???????????????????????????????

Athabascasaurus_bitumineus

10?110?1?0??0100??000111?0??10011??011?01010?00?0????22????000?0??101?
???10?101?1?????????????0??0?????????????????????????????210000120??????

CPC_307

0??11?1010?00?2101101000?????001111?????0100?0???0????????????????10???00
111?0101?11?21?01000?010000?1100001112011011110001111101????????????????

Acuetzpalin_carranzai

001110?????0?????0?0?????????2011??????0110?????1012?201111110??00?????
????0101??1?21?00010001?0001112?00????101??1?????1??11???????????????????

Muiscaosaurus_catheti

1?1111110??001?2??0???01?00000??011?110?101??21?????210??1?????????????
?110??

Simbirskiasaurus_birjukovi

011110?011??01203?100110100?????1?????????????????????201111?0????????????
??

Keilhauia_nui

??1????????
??[0 1]11?0?210001000?000???010001121?0????1???0?????????210001101?00010

Keilhauia_sp_PMO222667

11011???0?0201001?111????1?????0??
??01????0??20001000?00000?010?01022?001??1?????????0?0???????????????????

;

Resultados de los análisis filogenéticos

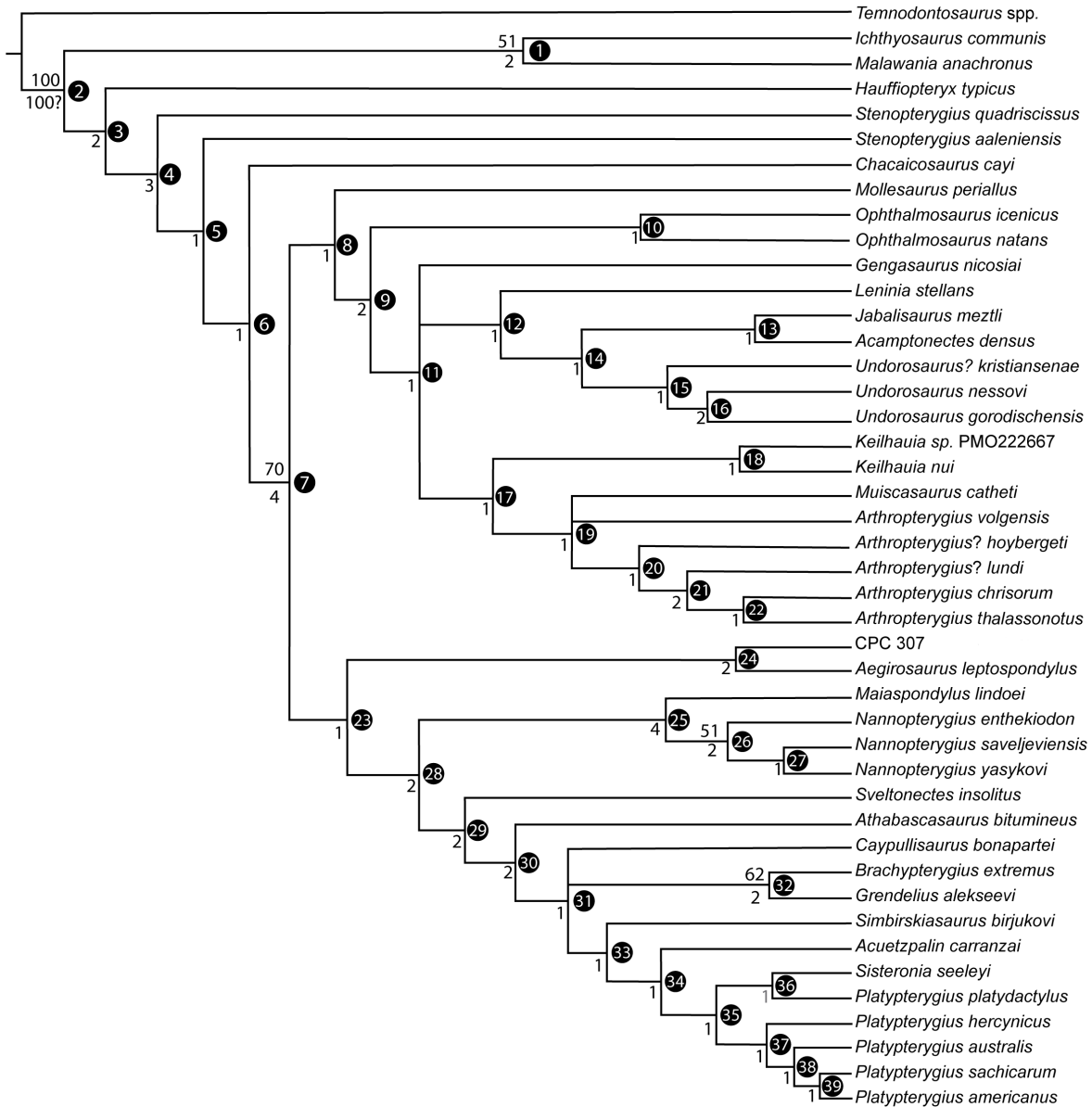


Figure. A1. Consenso estricto resultado del análisis filogenético, los 4 arboles mas parsimoniosos (537 pasos) IC= 0.32 y IR= 0.55.

Autopomorfias comunes para 4 arboles y el consenso (los números se refieren a los marcados en el árbol consenso de la Figura A1).

- 1— 105: 0→1; 120: 0→1.
3— 1: 0→1; 35: 0→1; 36: 0→1; 69: 0→1.
4— 83: 0→1; 89: 0→1; 97: 0→1; 115: 0→1; 131: 0→1.
5— 8: 0→1; 25: 0→1; 42: 0→1; 84: 0→1.
6— 126: 0→1.
7 (= **Familia Ophthalmosauridae**)— 55: 0→1; 58: 0→1; 59: 0→1; 76: 0→1; 103: 0→1; 109: 0→2; 111: 0→1; 117: 0→1; 118: 0→1; 138: 0→1.
8 (= **Subfamilia Ophthalmosaurinae**)— 2: 0→1; 45: 0→1.
9— 11: 0→1; 56: 0→1; 57: 1→0.
10 (= **Género Ophthalmosaurus**)— 1: 1→0; 20: 0→1; 40: 0→1; 44: 1→0; 112: 0→1.
11— 13: 1→0; 37: 0→1; 119: 1→0; 135: 1→0.
12— 56: 1→2.
13— 20: 0→1; 74: 0→1; 75: 1→0; 87: 1→0.
14— 35: 1→0; 36: 1→0; 38: 1→0.
15 (= **Género Undurosaurus**)— 1: 1→0; 3: 0→1.
16— 53: 0→1; 96: 0→1; 120: 1→0; 121: 0→1.
17— 67: 0→1.
18 (= **Género Keilhauia**)— 97: 1→0.
19— 53: 0→1.
20— 19: 0→1; 15: 1→0; 28: 0→1; 40: 0→1; 44: 1→0; 56: 1→2.
21— 12: 0→1; 79: 1→0; 90: 0→1; 106: 0→1.
22— 120: 1→0.
23 (= **Subfamilia Platypterygiinae**)— 123: 1→0; 131: 1→2; 132: 0→1; 145: 0→1.
24— 1: 1→0; 8: 1→0; 109: 2→1; 112: 0→2
25— 2: 0→1; 84: 1→0; 121: 0→1; 122: 1→0; 125: 1→0.
26 (= **Género Nannopterygius**)— 107: 0→1; 112: 0→1.
27— 110: 0→1.
28— 3: 0→1; 22: 0→1; 29: 0→1; 96: 0→1; 101: 0→1; 139: 0→1.
29— 34: 0→1; 53: 0→1; 65: 0→1; 93: 0→1; 138: 1→2.
30— 6: 1→0; 13: 1→0; 23: 0→1.
31— 43: 0→1; 44: 1→0; 69: 0→1.
32— 22: 1→0; 109: 2→1; 112: 0→2.
33— 15: 0→2; 17: 0→3.
34— 62: 1→0.
35— 68: 0→1; 78: 0→1.
36— 52: 1→2.
37— 96: 1→0.
38— 47: 0→2; 125: 1→0.
Acamptonectes densus— 78: 0→1.
Acuetzpalin carranzai— 2: 1→0; 53: 1→2; 93: 1→0; 102: 0→1; 112: 0→1.
Aegirosaurus leptospondylus— 7: 1→0; 17: 0→1; 72: 0→1; 84: 1→0; 114: 1→0.
Arthropterygius chrisorum— 56: 2→0; 108: 0→1; 110: 1→2.

Arthropterygius? hoybergeti— 30: 0→1; 64: 1→0; 99: 0→1; 107: 1→0; 113: 0→1; 127: 1→0.

Arthropterygius? lundi— 57: 0→1; 104: 0→1; 136: 1→2.

Athabascasaurus bitumineus—22: 1→0; 24: 0→1; 39: 0→1; 56: 0→2; 139: 1→0.

Brachypterygius extremus—124: 1→0.

Caypullisaurus bonapartei— 14: 1→0; 19: 1→0; 35: 1→0; 79: 1→0; 110: 0→2; 116: 0→1; 119: 1→2; 125: 1→0.

Chacaicosaurus cayi— 57: 1→0.

CPC 238— 50: 1→0; 79: 1→0; 98: 0→1.

Parrasaurus yacahuitzli (CPC 307) — 13: 1→0; 34: 0→1; 74: 0→1; 110: 0→1; 122: 1→0.

Gengasaurus nicosiai— 8: 1→0.

Grendelius alekseevi— 6: 0→1; 106: 0→1; 116: 0→2; 119: 1→0; 121: 0→1; 126: 1→0; 128: 0→1.

Hauffiopteryx typicus— 7: 1→0; 16: 1→0; 19: 1→0; 49: 0→1; 57: 1→0.

Ichthyosaurus communis— 117: 0→1; 119: 0→1; 122: 1→0; 124: 1→0; 128: 0→1; 129: 0→1.

Keilhauia nui— 108: 0→1.

Keilhauia sp. (PMO222667) — 87: 1→2; 110: 1→2.

Leninia stellans— 22: 0→1; 40: 0→2; 57: 0→1; 68: 0→1; 67: 0→1.

Maiaspondylus lindoei— 15: 0,1→2; 16: 1→0; 17: 0→3; 108: 0→1; 110: 0→2; 140: 0→1.

Malawania anachronus — 125: 1→0.

Mollesaurus periallus— 29: 0→1; 42: 1→0; 87: 1→3.

Nannopterygius enthekiodon— 109: 2→1; 123: 0→1.

Nannopterygius saveljeviensis— 17: 0→1; 56: 0→1.

Nannopterygius yasykovi— 9: 1→0; 124: 1→0; 128: 1→0.

Ophthalmosaurus icenicus— 80: 0→1; 122: 1→0; 124: 1→0.

Ophthalmosaurus natans— 2: 1→0; 21: 1→0; 25: 1→0; 67: 0→1; 72: 0→1; 83: 1→0; 86: 2→0; 96: 0→1; 108: 0→1.

Platypterygius americanus— 1: 0→1; 2: 1→0; 14: 1→0.

Platypterygius australis— 42: 1→0; 57: 1→0; 141: 1→0.

Platypterygius hercynicus— 48: 0→1; 61: 1→0; 115: 1→2; 121: 2→1; 122: 1→0; 140: 0→1.

Platypterygius platydactylus— 57: 1→0; 109: 2→0.

Platypterygius sachicarum— 6: 0→1; 8: 0→1; 37: 0→1; 104: 2→1; 105: 1→0; 121: 1→0.

Simbirskiasaurus birjukovi— 10: 0→1.

Sisteronia seeleyi— 59: 1→0; 67: 0→2; 108: 0→1.

Stenopterygius aaleniensis— 16: 1→0; 41: 0→1; 94: 0→1; 139: 0→1.

Stenopterygius quadriscissus— 11: 0→1; 13: 1→0; 44: 1→0; 80: 0→1; 82: 0→1; 96: 0→1; 124: 1→0; 129: 0→1; 137: 1→0.

Sveltonectes insolitus—12: 0→1; 17: 0→2; 28: 0→1; 62: 0→1; 109: 2→1; 124: 1→0.

Undorosaurus gorodischensis—125: 1→0.

Undorosaurus nessovi— 52: 1→2; 74: 0→1; 90: 0→1.

Undorosaurus? kristiansenae— 97: 1→0; 107: 1→0; 109: 2→0; 110: 1→0; 123: 1→0;
124: 1→0; 138: 1→2.

Referencias

- Arkhangelsky, M.S., 2001. On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian stage of the Volga region near Ulyanovsk. *Paleontological Journal*, 35(6), 629–634.
- Bardet, N., Fernández, M., 2000. A new Ichthyosaur from the Upper Jurassic Lithographic Limestones of Bavaria. *Journal of Paleontology* 74, 3, 503-511.
- Barrientos-Lara, J.I., Alvarado-Ortega, J. 2020. *Acuetzpalin carranzai* gen et sp. nov. A new ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico. *Journal of south American Earth Sciences* 98.
- Campos, L., Fernández, M.S., Herrera, Y., 2020. A new ichthyosaur from the Late Jurassic of north-west Patagonia (Argentina) and its significance for the evolution of the narial complex of the ophthalmosaurids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 188, 180–201.
- Delsett, L.L., Roberts, A.J., Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., 2019. Osteology and phylogeny of Late Jurassic ichthyosaurs from the Slottsmøya Member Lagerstätte (Spitsbergen, Svalbard). *Acta Palaeontologica Polonica* 64: 717–743.
- Druckenmiller, P.S., Maxwell, E.E., 2010. A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur from the Clearwater Formation, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 47, 1037–1053.
- Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., Knutsen, E.M., Nakrem, H.A., 2012. Two new ophthalmosaurids (Reptilia: Ichthyosauria) from the Agardhfjellet Formation (Upper Jurassic: Volgian/Tithonian), Svalbard, Norway. *Norwegian Journal of Geology*, 92, 311–339.
- Efimov, V.M., 1999. Ichthyosaurs of new genus *Yasykovia* from the Upper Jurassic strata of European Russia. *Paleontological Journal* 33, 1, 92-100.
- Fernández, M.S., 1994. A new long-snouted ichthyosaur from the Early Bajocian of Neuquén Basin (Argentina). *Ameghiniana* 31, 291-297.

- Fernández, M.S., 1997. A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin (Argentina). *Journal of Paleontology* 71, 479–484.
- Fernández, M.S., 1999. A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquen Basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 73, 4, 677-681.
- Fischer, V., 2012. New data on the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* and its implications for the validity of the genus. *Acta Palaeontologica Polonica* 57 (1), 123-134.
- Fischer, V., Masure E., Arkhangelsky M.S., Godefroit P., 2011. A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(5), 1010–1025.
- Fischer, V., Maisch, M.W., Naish, D., Kosma, R., Liston, J., Joger, U., Krüger, F.J., Fritz, J., Pardo Pérez, J., Tainsh, J., Appleby R., 2012. New Ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary. *PLoS ONE*, 71, e29234.
- Fischer, V., Appleby, R.M., Naish, D., Liston, J., Riding, J.B., Brindley, S., Godefroit, P., 2013. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters* 9.
- Fischer, V., Bardet, N., Guimar, M., Godefroit, P., 2014a. High diversity in Cretaceous ichthyosaurs from Europe prior to their extinction. *PLoS ONE*, 9, e84709.
- Fischer, V., Arkhangelsky, M.S., Uspensky, G.N., Stenshin, I.M., Godefroit, P., 2014b. A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae. *Geological Magazine*, 151(1), 60–70.
- Fischer, V., Arkhangelsky, M.S., Naish, D., Stenshin, I. M., Uspensky, G.N., Godefroit, P., 2014c. *Simbirskiasaurus* and *Pervushovisaurus* reassessed: implications for the taxonomy and cranial osteology of Cretaceous platypterygiine ichthyosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171, 822-841.
- Fischer, V., Bardet, N., Benson, R.B.J., Arkhangelsky, M.S., Friedman, M., 2016. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nature Communications* 10825.

- Gilmore, C.W. 1905. Osteology of *Baptanodon* (Marsh). *Memoirs of the Carnegie Museum* II, 77–129.
- Gilmore, C.W. 1906. Notes on osteology of *Baptanodon*. *Memoirs of the Carnegie Museum* II, 325–337.
- Gilmore, C.W. 1907. New species of *Baptanodon*. *American Journal of Science*, Fourth Series, 23, 193–198.
- Kear, B.P., 2005. Cranial morphology of *Platypterygius longmani* Wade, 1990 (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Cretaceous of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145, 583–622.
- Kirton, A.M. 1983. A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. Unpublished Ph.D. Thesis, University of Newcastle-upon-Tyne, Newcastle-upon-Tyne.
- Kolb, C., Sander, P.M., 2009. Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (Kuhn 1946) from the Lower Cretaceous of Salzgitter (Lower Saxony, Germany). *Palaeontographica Abteilung A* 288: 151–192.
- Maisch, M.W., 2008. Revision der Gattung *Stenopterygius* Jaekel, 1904 emend. von Huene, 1922 (Reptilia: Ichthyosauria) aus dem unteren Jura Westeuropas. *Palaeodiversity*, 1, 227–271.
- Massare J.A., and Lomax D.R., 2018. A taxonomic reassessment of *Ichthyosaurus communis* and *I. intermedius* and a revised diagnosis for the genus, *Journal of Systematic Palaeontology*, 16,3, 263-277.
- Maxwell, E.E., 2010. Generic reassignment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (2), 403–415.
- Maxwell, E.E., Caldwell, M.W., 2006. A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology* 49, 1043–1052.
- Maxwell, E.E., Fernández, M.S., Schoch, R.R., 2012. First diagnostic marine reptile remains from the Aalenian (Middle Jurassic): a new ichthyosaur from southwestern Germany. *PLoS One* 7 (8), e41692.
- Maxwell E.E., and Cortés D., 2020. A revision of the Early Jurassic ichthyosaur *Hauffiopteryx* (Reptilia: Ichthyosauria), and description of a new species from southwestern Germany. *Palaeontologia Electronica*, 23(2), a31,

<https://doi.org/10.26879/937> palaeo-electronica.org/content/2020/3078-revision-of-hauffiopteryx

- Maxwell, E.E., Dick, D., Padilla, S., Parra M.L., 2015. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the early cretaceous of Colombia. *Peper in Palaeontology*. 1-12.
- Maxwell, E.E., Cortés, D., Patarroyo, P., Parra-Ruge, M.L., 2019. A new specimen of *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) from the Early Cretaceous of Colombia and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 39, e1577875.
- McGowan, C., 1976. The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Canadian Journal of Earth Sciences* 13, 668–683.
- Moon, B.C., Kirton, A.M., 2016. Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic Part 1, *Ophthalmosaurus*. *Monographs of the Palaeontographical Society* 170, 647, 1-84. Doi: 10.1080/02693445.2016.11963958
- Moon, B. C., Kirton, A.M., 2018. Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic Part 2. *Brachypterygius, Nannopterygius, Macropterygius and Taxa invalida*, *Monographs of the Palaeontographical Society* 172, 650, 85-197. Doi: 10.1080/02693445.2018.1468139
- Motani, R., 1999 On the evolution and homologies of ichthyosaurian forefins. *J. Vertebr. Paleontol* 19, 28–41.
- Paparella, I, Maxwell, E.E., Cipriani, A., Roncacè, S., Caldwell, M.W., 2016. The first ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic of the Umbrian–Marchean Apennines (Marche, Central Italy). *Geological Magazine* 1–22.
- Páramo, M.E., 1997. *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia. *Revista Ingeominas* 6, 1–12.
- Roberts, A.J., Druckenmiller, P.S., Sætre, G.P., Hurum, J. H., 2014. A new upper Jurassic ophthalmosaurid ichthyosaur from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation of Central Spitsbergen. *PLoS ONE*, 9(8), e103152.
- Sander P.M., 2000. Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontologische Zeitschrift*, 74, 1–35.

- Zammit, M., Norri, S.R.M., Kear, B.P., 2010. The Australian Cretaceous ichthyosaur *Platypterygius australis*: a description and review of postcranial remains. *J. Vertebr. Paleontol.* 30, 1726–1735.
- Zverkov, N.G., Efimov, V., M., 2019. Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm. DOI: 10.1080/14772019.2018.1515793
- Zverkov, N.G., Prilepskaya, N.E., 2019. A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic-earliest Cretaceous of the Boreal Realm. *PeerJ* 7: e6799.
- Zverkov, N.G., Jacobs, M.L., 2020. Revision of *Nannopterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae): reappraisal of the ‘inaccessible’ holotype resolves a taxonomic tangle and reveals an obscure ophthalmosaurid lineage with a wide distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, Advance online publication 2020 Doi:10.1093/zoolinnean/zlaa028
- Zverkov, N.G., Grigoriev, D.V., in press. An unrevealed lineage of platypterygiines (Ichthyosauria) with peculiar forefin structure and semiglobal distribution in the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian). *Cretaceous Research*, Advance online publication 2020,
- Zverkov, N.G., Arkhangelsky, M. S., Pardo-Pérez, J.M., Beznosov P.A., 2015. On the Upper Jurassic Ichthyosaur remains from the Russian North. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 319(1), 81-97.