



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**UN NUEVO MOSASAUROIDEO BASAL DEL TURONIANO
DE HUEHUETLA, PUEBLA, Y SU RELEVANCIA SOBRE
LA FILOGENIA DEL GRUPO**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

EDUARDO CORTÉS ZÁRATE

**TUTORA PRINCIPAL DE DRA. MARISOL MONTELLANO
TESIS: BALLESTEROS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM**

**DRA. LETICIA MARGARITA OCHOA
OCHOA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. SEPTIEMBRE, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**UN NUEVO MOSASAUROIDEO BASAL DEL TURONIANO
DE HUEHUETLA, PUEBLA, Y SU RELEVANCIA SOBRE
LA FILOGENIA DEL GRUPO**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

EDUARDO CORTÉS ZÁRATE

**TUTORA PRINCIPAL DE DRA. MARISOL MONTELLANO
TESIS: BALLESTEROS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM**

**DRA. LETICIA MARGARITA OCHOA
OCHOA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. SEPTIEMBRE, 2023

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD INSTITUTO DE GEOLOGÍA
OFICIO: CGEP/CPCB/IGEL/501/2023
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria (Virtual) del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **13 de febrero de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del estudiante **CORTÉS ZÁRATE EDUARDO** con número de cuenta **519008184** con la tesis titulada “**UN NUEVO MOSASAUROIDEO BASAL DEL TURONIANO DE HUEHUETLA, PUEBLA, Y SU RELEVANCIA SOBRE LA FILOGENIA DEL GRUPO**”, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. KLEYTON MAGNO CANTALICE SEVERIANO
Vocal: DR. JAIR ISRAEL BARRIENTOS LARA
Vocal: DR. MANUEL FERIA ORTIZ
Vocal: M. EN C. MARÍA LUISA CHAVARRÍA ARELLANO
Secretario: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

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

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 19 de junio de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/RCHT/EARR/rcht



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A través de este conducto, me gustaría agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por esta oportunidad para aprender y experimentar tanto.

También me gustaría extender mis agradecimientos a aquellos que ofrecieron apoyo de manera económica, para la realización del presente trabajo. Primero al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de apoyo a los programas de Maestría que se me otorgó a través del CVU número 924538. Además, al Proyecto de Investigación número IN207314 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), por los fondos brindados para la adquisición del material.

Por último, me gustaría darles las gracias a los miembros del comité tutorial, sin quienes no habría sido posible realizar este trabajo. A la Dra. Marisol Montellano Ballesteros, mi tutora principal, por todo su apoyo, tanto en el ámbito académico, como en el personal, por aceptarme en el programa, y por nunca darse por vencida conmigo. A la Dra. Leticia Ochoa Ochoa, quien me ofreció su conocimiento para mejorar mi proyecto. Y por último al Dr. Jesús Alvarado Ortega, por apoyarme desde mi llegada al instituto.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Me gustaría agradecer a mis padres: Eduardo Cortés Vega, y Ma. Yolanda Zárate Marcelaño, gracias a quienes nunca me ha faltado en la vida. Ellos me han dado todo lo que han podido, y más, y me han enseñado a ser la clase de persona que quiero ser. Sin ellos, no estaría donde estoy, ni sería quien he llegado a ser al día de hoy.

A mis hermanos, Osvaldo Cortés Zárate, quien, a pesar de mis deslices, y fallas, nunca me ha abandonado, y siempre me ha tenido paciencia. Y quien me ha ayudado mucho a aprender cosas que no sabía. A mi hermana, Rosa Isabel Cortés Zárate, que me ha enseñado que para ser feliz en la vida basta con una buena familia, y una actitud positiva. Y a Raúl David Corés Vega, quien me enseñó que no es necesario dejar de ser niño, para sobresalir en la vida, y conseguir tus metas no siempre es como lo esperabas.

Y a mis amigos Julio Cesar Martinez Agundiz, Luis Eduardo Flores Medrano, Alan Tapia Vargas, Santiago Ibanez Sierra, e Irvin Covarrubias Quintero, que, a pesar de la distancia y el tiempo, no hemos perdido el contacto, y aunque no siempre estemos inmediatamente cerca, siempre estamos ahí para cada uno.

Un especial agradecimiento a Paulina Moctezuma Duclaud, que me compartió el software de edición tomográfica, 3D Slicer, con el cual pude realizar algunos modelos computarizados. Sin saberlo, llegamos muy lejos, y encontramos algo hermoso.

También un especial agradecimiento al Dr. Reyes Hernández, que me proporcionó acceso al tomógrafo médico del laboratorio del Hospital Veterinario Royal Canine, en Ciudad de México, con el cual se realizaron las tomografías de uno de los ejemplares.

Finalmente me gustaría agradecer a todas las personas que he conocido a lo largo de mi vida, y gracias a quienes, por su participación he llegado a este punto de mi vida. Nunca los olvidaré.

DEDICATORIA

Me gustaría dedicarles este trabajo a mis padres, quienes en todo momento me han apoyado, a través de los altos y bajos que he pasado para terminar este trabajo. Y gracias a quienes pude llegar hasta este punto en primer lugar, sin ustedes no sería quien soy el día de hoy, y es por ello por lo que este logro es tan suyo como mío.

Y a mi hermano, gracias a quien he aprendido enormidades, de paleontología, del mundo, y de la vida, y quien sin darse cuenta me ha enseñado a ser mejor de lo que era antes. Como una prueba de que es posible lograr sus sueños, y que, aunque la vida sea difícil, es posible hacer lo que a uno le gusta, y que aún a pesar de contratiempos, nunca es tarde para completar cualquier proyecto.

Y a mi hermana, que, aunque no se lo diga frecuentemente, es muy importante para mí. Se la dedico, como muestra de que no necesitas dejar de ser niño, para conseguir lo que quieres en la vida. Para que sirva de ejemplo para que les permita a sus hijos hacer lo que más les guste, y, sobre todo, ser felices, como bien ha hecho hasta ahora.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Breve historia de la familia Aigialosauridae	5
Los aigialasáuridos y otros mosasaurios de México	7
Hipótesis.....	11
Hipótesis alternativa.....	11
Objetivo general	11
Objetivos particulares.....	11
Marco geológico.....	11
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Acrónimos institucionales	13
Nomenclatura y abreviaciones anatómicas	13
Material de estudio	15
Preparación del material.....	15
Material de comparación.....	16
Análisis filogenético.....	16
RESULTADOS:	18
Paleontología Sistemática:	18
Mosasauroidea indeterminado	18
Mosasauroidea indeterminado 2	37
Mosasauroidea indeterminado 3	39
Análisis filogenéticos:	42
DISCUSIÓN:	52
Nuevo mosasauroideo basal de la Formación Agua Nueva:	52
Comentarios sobre la filogenia obtenida	54
Aigialosauridae, una familia problemática:.....	55
CONCLUSIONES Y COMENTARIO FINAL:	58
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60
ANEXOS	68
Anexo 1: Lista de caracteres	68
Anexo 2: Matriz de datos para análisis filogenéticos.....	76

ÍNDICE DE FIGURAS:

Figura 1: Distinción entre las condiciones plesiomorfa e hidromorfa.....	4
Figura 2: Distribución geográfica de las especies de la Familia Aigialosauridae.....	6
Figura 3: Distintas filogenias propuestas para Aigialosauridae.....	10
Figura 4: Ubicación de la Cantera de Huehuetla.....	12
Figura 5: Ejemplares de estudio.....	15
Figura 6: Mosasaurio Fam indet. ejemplar VZV1, en vista ventral.....	18
Figura 7: Reconstrucción tridimensional de VZV1.....	19
Figura 8: Imagen tridimensional del cráneo de VZV1 en vista dorsal.....	21
Figura 9: Imagen tridimensional del cráneo de VZV1 en vista ventral.....	21
Figura 10: Modelo tridimensional de los prefrontales de VZV1.....	22
Figura 11: Imagen representativa del frontal de VZV1.....	23
Figura 12: Imagen de tomografía computarizada del cráneo de VZV1	24
Figura 13: Imagen representativa de los postorbitofrontales de VZV1	25
Figura 14: Imagen tridimensional del cráneo de VZV1 en vista ventral.....	26
Figura 15: Imagen representativa del pterigoideo derecho de VZV1.....	26
Figura 16: Imagen tridimensional del cráneo de VZV1 en vista ventral.....	27
Figura 17: Modelo tridimensional de los cuadrados de VZV1.....	28
Figura 18: Imagen representativa de la mandíbula anterior de VZV1.....	29
Figura 19: Imagen tridimensional cráneo de VZV1 en vista lateral izquierda.....	30
Figura 20: Imagen representativa de la mandíbula posterior de VZV1.....	30
Figura 21: Imagen tridimensional cráneo de VZV1 en vista lateral izquierda.....	32
Figura 22: Imagen tridimensional cráneo de VZV1 en vista lateral.	32
Figura 23: Radiografía de VZV1 en vista dorsal.....	33
Figura 24: Modelo tridimensional del complejo atlas-axis de VZV1	33
Figura 25: Modelo tridimensional de las vértebras cervicales en vista lateral.....	34
Figura 26: Imagen de tomografía computarizada de la secuencia cervical de VZV1.....	34
Figura 27: Imagen de tomografía computarizada de la secuencia dorsal de VZV1.....	35
Figura 28: Ejemplar VZV2 mosasauoide indeterminado.....	38
Figura 29: Mosasauoidea indet, radiografía del ejemplar VZV3 en vista dorsal.	39
Figura 30: Mosasauoidea indet, esquema del ejemplar VZV3.....	40

Figura 31: Resultados de los análisis filogenéticos 1.....	43
Figura 32: Resultados de los análisis filogenéticos 2.....	44
Figura 33: Resultados de los análisis filogenéticos 3.....	46
Figura 34: Resultados de los análisis filogenéticos 4.....	47
Figura 35: Resultados de los análisis filogenéticos 5.....	48
Figura 36: Comparación VZV1 y otros aigialosaurios.....	53

ÍNDICE DE TABLAS:

Tabla 1: Registros de mosasaurios para México.....	8
Tabla 2: Abreviaturas y código de color usados en VZV1.....	19

RESUMEN

Los mosasaurios son un grupo de reptiles marinos que fueron sumamente exitosos hacia finales del Cretácico tardío. Una de las adaptaciones más importantes del grupo, fue la modificación de las extremidades para una locomoción en el ambiente acuático. Sin embargo, a pesar de toda la información que tenemos disponible sobre ellos, sus relaciones filogenéticas, tanto internas al grupo, como con otros grupos, no se encuentran muy bien entendidas. Se ha sugerido que el grupo debe de ser dividido de acuerdo con la presencia de una condición plesiopélvica y plesiopodial, esto es con extremidades para caminar en la tierra, como en la familia Aigialosauridae; o una condición hidropodial e hidropélvica, con extremidades natatorias, como en la familia Mosasauridae. Estudios recientes han propuesto la posibilidad de que la condición hidromorfa haya aparecido de manera independiente en múltiples grupos, a lo largo de la historia evolutiva del grupo. Para poder comprobarlo, necesitamos más información de las especies que presentan la condición plesiomorfa. Lamentablemente, el registro fósil de estos organismos es escaso y fragmentario. La evidencia actual parece indicar que los miembros agrupados dentro de Aigialosauridae, en realidad no conforman un único grupo el cual era considerado hermano a Mosasauridae; si no que se distribuyen a lo largo de las diversas ramas de todo Mosasauoidea, levantando la sospecha de que la concepción actual de la familia Aigialosauridae necesita ser revisada. De ahí la gran importancia de describir mosasauoideos con la condición plesiopélvica y plesiopodial, e incluirlos en análisis filogenéticos que nos permitan dilucidar mejor las relaciones filogenéticas de este grupo, para así entender mejor su evolución. El presente trabajo describe de manera detallada tres ejemplares de afinidad mosasauoide provenientes de Huehuetla, Puebla. Además, se incluye a dos de estos ejemplares en análisis filogenéticos para comprobar su importancia en la historia del grupo y probar la estabilidad de la familia Aigialosauridae. Aunque por la naturaleza fragmentaria de las especies consideradas como aigialosaurios, los resultados son inciertos, lo claro es que no es posible agruparlos como una unidad cohesiva, brindando mayor peso a la hipótesis de las múltiples apariciones de la condición hidromorfa.

Palabras clave: Mosasauoidea, Aigialosauridae, Sistemática, Mosasauridae, Paleontología.

ABSTRACT

Mosasauroids are a group of marine reptiles that were extremely successful during the late Cretaceous. One of the key adaptations that this group developed, was the modification of their extremities to paddle like limbs, that allowed them freedom of movement in the marine environment. However, even with all the information that we have available about them, the phylogenetic relations are poorly understood, both within the group, as with others. The fact that the group should be divided according to the configuration of their limbs, either in a group that has a plesio pelvic, and plesio pedal condition, or terrestrial limbs, the Aigialosauridae family; or a group that contains all members with hydro pelvic, and hydro pedal condition, or swimming limbs, the Mosasauridae family, has been suggested multiple times. Recent studies have proposed the possibility that the hydromorphic condition might have arisen independently on multiple occasions throughout the group's evolutionary history. The burden of proof then, lies on those species with a plesiomorph condition. Unfortunately, the fossil record for them is sparse and fragmentary. Even so, existing evidence seems to indicate that the mosasauroids originally grouped within Aigialosauridae, cannot be recovered as Mosasauridae's sister group, but rather, they are found along different branches of Mosasauroida. Making the fact that Aigialosauridae's current understanding, needs to be reviewed. Thus, it is of the utmost importance to describe mosasauroids that bear this condition and add them to phylogenetic analyses that might shed some light on the phylogenetic relations, allowing us to better understand this group's evolution. The current work describes in detail three specimens of mosasauroid affinity, that were recovered in Huehuetla, Puebla. Two of them were also included in phylogenetic analyses, to evaluate their importance in their evolutionary history, and test the stability of the Aigialosauridae family. Although the fragmentary nature of the species considered to date as aigialosaurids, makes the results uncertain, we can ascertain that it is not possible to group them in a single cohesive unit, making the hypothesis that the hydromorphic condition appeared multiple times, more likely.

Keywords: Mosasauroida, Aigialosauridae, Systematics, Mosasauridae, Paleontology.

INTRODUCCIÓN

Gervais (1852) reconoció a los mosasaurios como un grupo peculiar y exitoso de reptiles marinos del Cretácico tardío. El registro fósil de este grupo se extiende por cerca de 30 millones de años, entre el Cenomaniano y el límite Cretácico-Paleógeno. Durante este periodo de tiempo, los mosasaurios adquirieron una serie de adaptaciones morfológicas que les permitieron explotar las múltiples fuentes de alimento disponibles en el medio acuático. Aunque durante el Mesozoico, otros grupos de reptiles se adaptaron en diferente grado para vivir en los mares, los mosasaurios fueron de los pocos en adquirir una forma de vida completamente acuática (Motani, 2009).

Actualmente, las interrelaciones de los mosasaurios aún no están muy bien definidas, debido a la escasa información que hemos podido obtener, sobre la evolución temprana del grupo (Simões *et al.*, 2017). Sin embargo, se reconocen 39 géneros y 89 especies, recuperadas en localidades de edades que van del Cenomaniano al Maastrichtiano de todo el mundo (Driscoll *et al.*, 2018). Estos reptiles escamados están agrupados en la superfamilia Mosasauoidea, que al mismo tiempo incluye dos familias, Aigialosauridae Kramberger, 1892 y Mosasauridae Gervais, 1852. Mientras que los aigialosáuridos son un grupo relativamente poco diverso que reúne 8 géneros restringidos al Cenomaniano-Turoniano, encontrados en depósitos de Croacia, Eslovenia, Israel, Alemania, y México (Mekarski, 2017); la familia Mosasauridae es muy diversa y está subdividida en 6 subfamilias —Yaguarasaurinae Palci *et al.*, 2013, Tethysaurinae Makádi *et al.*, 2012, Plioplatecarpinae Dollo, 1884, Tylosaurinae Williston, 1895, Mosasaurinae Gervais, 1852 y Hallisaurinae Bardet *et al.*, 2005— bien representadas por ejemplares recuperados en localidades de todos los continentes (Simões *et al.*, 2017). Son las relaciones entre estas dos familias, las cuales no se han podido definir con claridad, ya que las definiciones clásicas, separan a los miembros de estas familias, de acuerdo con el arreglo de los huesos del esqueleto axial.

Los mosasáuridos, están caracterizados por dos condiciones principales. La primera es la condición hidropélvica (Figura 1A), en donde la reducción extrema de las vértebras sacras conduce a la pérdida del contacto entre la pelvis y el sacro (Caldwell y Palci, 2007). El segundo rasgo, corresponde a la condición hidropodial (Figura 1A), definida por el aumento en el tamaño de las falanges podiales, y la reducción de los huesos de las extremidades, y cinturas, provocando que las estructuras del esqueleto axial tomaran la

forma de remos, incrementando las habilidades natatorias de estos organismos (Bell y Polcyn, 2005). Estas dos características contrastan fuertemente con aquellas observadas en la mayoría de los taxones pertenecientes a Squamata, donde los mosasauroides se encuentran incluidos, y que son caracterizados por la condición plesiopélvica o la clara articulación del sacro y la pelvis, así como por la condición plesiopodial, donde las falanges podiales están claramente poco desarrolladas (Figura 1B) (Bell y Polcyn, 2005; Caldwell y Palci, 2007).

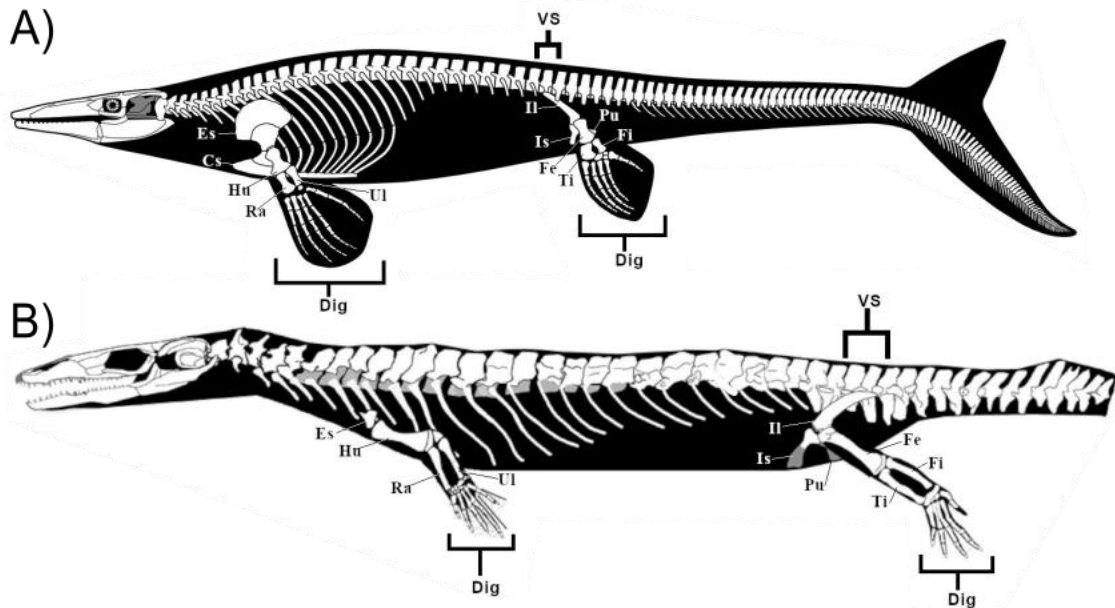


Figura 1: Distinción entre las condiciones plesiopodial y plesiopélvica; y las hidropodial e hidropélvica. A) *Aigialosaurus dalmaticus* Kramberger 1892 donde se observa la condición plesiopodial y plesiopélvica. B), una reconstrucción de *Tylosaurus peminensis* Nicholls 1988 donde se visualiza la condición hidropodial e hidropélvica (Tomado de Hartman, 2015). Abreviaturas: Cs, coracoides; Dig, dígitos; Es, escápula; Fe, fémur; Fi, Fíbula; Hu, húmero; Il, ilion; Is, isquion; Pu, pubis; Ra, radio; Ti, tibia; Ul, ulna; VS, vértebras sacras.

Distintos autores han propuesto que las condiciones hidropodial e hidropélvica aparecieron más de una vez durante la historia evolutiva de los mosasauroides y que éstas surgieron tempranamente en sus diferentes linajes (e.g. Bell y Polcyn, 2005; Caldwell y Palci, 2007; Dutchak y Caldwell, 2009; Lindergarden *et al.* 2011; Palci *et al.*, 2013). De modo que esta configuración se considera plesiomórfica para la familia Mosasauridae. Entre los mosasáuridos, sólo la subfamilia Tethysaurinae presenta una regresión a la condición plesiopedal (Simões *et al.*, 2017). A pesar de que la familia Aigialosauridae ha sido ampliamente caracterizada por la presencia de las condiciones plesiopodial y plesiopélvica; esta idea merece ser revisada a la luz de los últimos hallazgos de

mosasauroides con la condición plesiomorfa, como *Vallecillosaurus* Smith y Bucky, 2008, y *Portunatasaurus krambergeri* Mekarski, 2017. Es por ello por lo que el describir nuevos mosasauroides plesiopodiales, es tan importante, ya que la información que pudiéramos obtener de sus adaptaciones nos podría ayudar a entender la historia evolutiva de Mosasauroidea, y esclarecer sus relaciones filogenéticas. En este trabajo, se describen tres ejemplares de mosasauroides basales, con afinidad por la familia Aigialosauridae, y se explora su posición filogenética; posteriormente, se hace un comentario sobre la filogenia del grupo, apoyado de estos resultados.

Breve historia de la familia Aigialosauridae

Kramberger (1892) reconoció la Familia Aigialosauridae como grupo hermano de Varanidae, en la cual originalmente reunió a *Acteosaurus* von Meyer, 1860, *Adriosaurus* Seeley, 1881 y dos especies *Aigialosaurus dalmaticus* Krambergerer, 1892 y *Aigialosaurus novaki* Krambergerer, 1892, así como, *Hydrosaurus lesinensis*, que renombró como *Pontosaurus lesinensis*. Kramberger (1892) sugirió que los aigialosaurios eran ancestros de los lacertilios dolicosaurios, un grupo de reptiles marinos escamosos (Squamata) de edad cenomaniana que ahora se consideran ancestros de los mosasauroides (Simões *et al.*, 2017) y Pythonomorpha (Cope, 1869) (serpientes y mosasaurios). Posteriormente, Kornhuber (1901) argumentó que los aigialosaurios no eran tan diferentes de los varánidos actuales, y por lo tanto no justificaba la creación de una familia nueva separada de Varanidae. Nopcsa (1903, 1923) sugirió que la Familia Aigialosauridae contenía al ancestro de los mosasaurios, rechazando la idea de que las similitudes craneales eran resultado de convergencia evolutiva. Más tarde, inclusive propuso la existencia de un ancestro similar a los aigialosaurios para las serpientes, basado en la similitud de la región caudal de *A. dalmaticus* y *Pachyophis woodwardi* Nopcsa, 1923.

En 1993, DeBraga y Carroll, realizaron un análisis con el fin de estudiar las relaciones internas de la Familia Mosasauridae, sin embargo, los resultados anidaban a los aigialosáuridos como grupo hermano de los mosasaurios, y la Familia Varanidae la determinaron como taxón hermano de Mosasauroidea (mosasaurios y aigialosaurios). Por años, la clasificación de los aigialosaurios ha estado en debate, con múltiples autores proponiendo distintas relaciones filogenéticas que apoyan la hipótesis de ancestría con

varánidos (Carroll y DeBraga, 1992; DeBraga y Carroll, 1993; Rieppel y Zaher, 2000) y la de Pythonomorpha (Lee, 1997; Lee, 1998; Caldwell, 1999; Lee y Caldwell, 2000), el último análisis apoya su relación con el grupo Pythonomorpha (Paparella *et al.*, 2018).

Actualmente, existen diez especies consideradas aigialosaurios: *Aigialosaurus dalmaticus*, *Aigialosaurus novaki*, *Aigialosaurus buccichi* Kornhuber, 1901, y *Portunatasaurus krambergereri*, del Cenomaniano de Croacia; *Carsosaurus marchesetti* Kornhuber, 1893, *Komensaurus carrolli* Caldwell y Palci, 2007, y *Haasiasaurus gittelmani* Polcyn *et al.*, 1999, del Cenomaniano de Eslovenia; *Judeasaurus tchernovi* Haber y Polcyn, 2005, del Turoniano de Israel; *Proaigialosaurus huenei* Kuhn, 1958, del Jurásico de Alemania; y *Vallecillosaurus donrobertoi* Smith y Buchy, 2008, del Turoniano de México; sin embargo, las relaciones entre estas especies no están del todo claras (Figura 2). Hay problemas desde la parte taxonómica, por ejemplo hay autores que han sinonimizado a *Opetiosaurus* con *Aigialosaurus* (Dutchak y Caldwell, 2009); el material referido a *Proaigialosaurus* está perdido, y la descripción no es suficiente para definirlo adecuadamente (Mekarski, 2017), además del constante error de asignar ejemplares con la condición plesio pedal a esta familia, por ejemplo *Dallasaurus turneri* Bell y Polcyn, 2005, anteriormente conocido como el aigialosaurio de Dallas, ahora es reconocido como un miembro basal de la subfamilia Mosasaurinae (Bell y Polcyn, 2005).

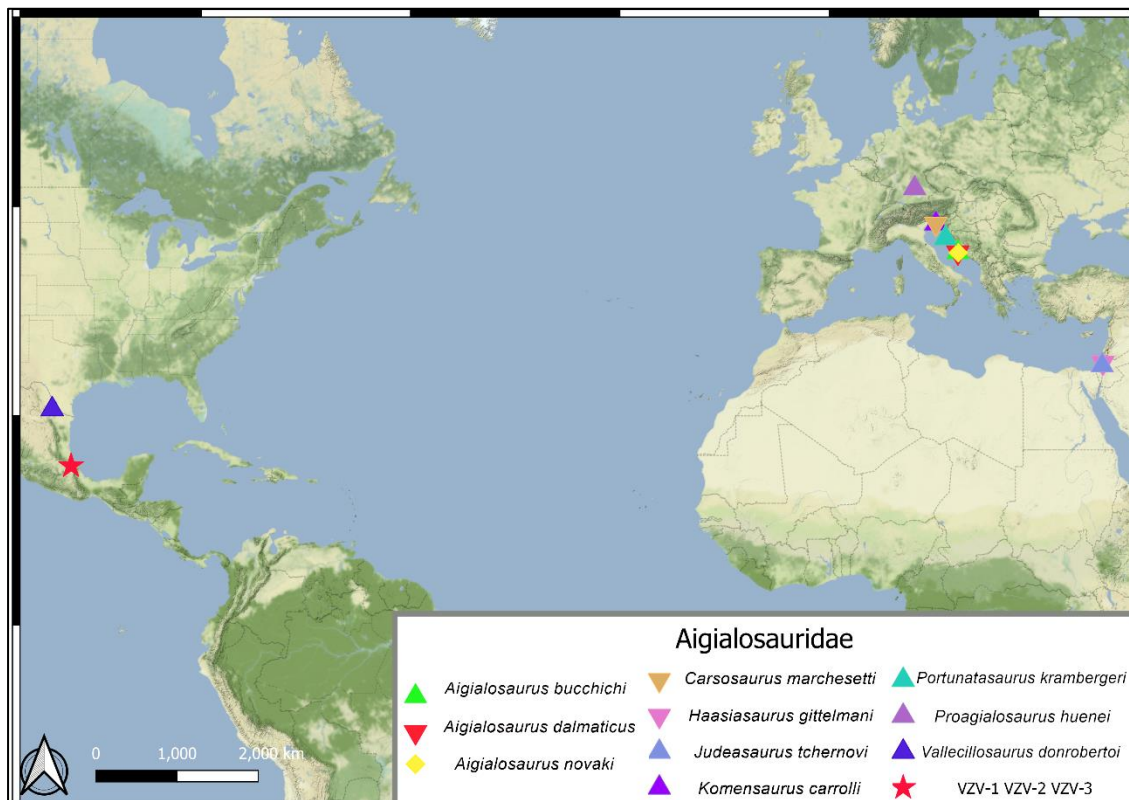


Figura 2: Distribución geográfica de las especies de la Familia Aigialosauridae en el mundo.

Los aigialasáuridos y otros mosasaurios de México

En México, el registro fósil de mosasaurios es escaso y limitado al noroeste del país (Tabla 1). Mehl (1930) reconoció el primer mosasaurio de México, a partir de algunos fragmentos óseos de la cintura pélvica, algunas vértebras y parte de una extremidad posterior que fueron recuperados en yacimientos del Coniaciano de la Formación San Felipe, al Oeste de la Ciudad de Monterrey, Nuevo León. Este primer mosasaurio mexicano fue nombrado *Amphekepubis johnsoni* Mehl, 1930.

Más tarde, Müllerried (1931) reportó un par de ejemplares de mosasaurios de afinidad incierta del Santoniano de la Formación Méndez, recuperados en Rayón, Tamaulipas. Estos individuos consistían principalmente de una mandíbula con dientes, vértebras y otros fragmentos de huesos asociados, como costillas. Por desgracia, estos restos actualmente están perdidos.

Posteriormente, Aranda-Manteca y Stinnesbeck (1993) recuperaron otros restos de mosasaurios de afinidad incierta en la sección Campaniano-Maastrichtiano de esta misma formación expuestos en Hualahuises, Nuevo León. Los primeros restos de mosasaurios del estado de Coahuila, provienen de yacimientos de la Formación Cerro del Pueblo, en las localidades de Las Águilas (Eberth *et al.*, 2003), y Rincón Colorado (Eberth *et al.*, 2004).

En 2005, Buchy *et al.* reportaron nuevos restos de mosasaurios en los estados de Coahuila y Nuevo León; entre los trabajos realizados con estos nuevos hallazgos (Stinnesbeck *et al.*, 2005; Buchy *et al.*, 2007; Smith y Buchy, 2008), destaca el descubrimiento de una nueva especie de aigialosaurio turoniano de la Formación Agua Nueva, que fue nombrado *Vallecillosaurus donrobertoi* (Smith y Buchy, 2008). Aunque es el miembro más antiguo de aigialosaurios en Norteamérica, parece tener una posición similar a *Dallasaurus turneri*, con una relación difícil de definir por completo, pudiendo ser mosasauroideo basal, o bien, encontrarse dentro de la Familia Mosasauridae (Mekarski, 2017).

Ifrim *et al.* (2008), hicieron un compendio de los trabajos realizados para mosasauroides en México, donde reportaron la presencia de cuatro ejemplares que fueron referidos a *Vallecillosaurus donrobertoi*, y un par de ejemplares (CPC 256 y CPC 262) identificados únicamente como mosasauroides basales, todos provenientes de la Formación Agua Nueva, en el estado de Nuevo León.

Loera Flores (2013) describió el cráneo articulado de un tylosaurino colectado en yacimientos turonianos de la Formación Ojinaga, en el estado de Chihuahua. Reynoso y Cruz (2014) llevaron a cabo una revisión del registro de mosasaurios en México. Zavaleta-Villarreal (2015), hizo un catálogo y descripción de material de mosasauroides de diversos estados de la república. En su trabajo, Zavaleta-Villarreal describió de forma general tres ejemplares recolectados en la localidad de Huehuetla, en Puebla, de edad turoniana, de la Formación Agua Nueva, designándolos únicamente como mosasaurios basales. Estos últimos ejemplares son el objeto de estudio del presente trabajo. En 2019 se reportó la presencia de un mosasaurino al sur del país, en yacimientos de la Formación La Angostura, de edad campaniana, en una cantera del municipio de Tzimol, en Chiapas (Alvarado-Ortega *et al.*, 2019a). Finalmente, en 2021 se describieron los restos de un ejemplar de *Yaguarasaurus* para el Cenomaniano-Turoniano de Coahuila (Jiménez-Huidrobo *et al.*, 2021).

Tabla 1: Registros de mosasaurios para México.

Taxón	Edad, Formación, Localidad, Estado	Referencia
<i>Amphekepubis johnsoni</i> (Mosasaurinae)	Coniaciano, Fm. San Felipe. Este de Monterrey, Nuevo León.	Mehl, 1930
	Campaniano, Fm. Cerro del Pueblo. Las Aguilas, Coahuila.	Eberth <i>et al.</i> , 2003
<i>Clidastes</i> sp. (Mosasaurinae)	Campaniano, Fm. Cerro del Pueblo, General Cepeda, Coahuila.	Zavaleta-Villareal, 2015
	Campaniano-Maastrichtiano, Aguja, Ocampo, Coahuila.	Fm. Zavaleta-Villareal, 2015
<i>Prognathodon</i> sp. (Mosasaurinae)	Campaniano-Maastrichtiano, Méndez, Linares, Nuevo León.	Fm. Zavaleta-Villareal, 2015
<i>Yaguarasaurus</i> sp. (Yaguarasaurinae)	Cenomaniano-Turoniano, Boquillas, Ejido Jaboncillo, Coahuila.	Fm. Jiménez-Huidrobo <i>et al.</i> , 2021
<i>Vallecillosaurus donrobertoi</i>	Turoniano, Fm. Agua Nueva. Vallecillo, Nuevo León.	Buchy <i>et al.</i> , 2005; Buchy, 2007; Ifrim, 2006; Ifrim <i>et al.</i> , 2008 y Smith y Buchy, 2008
Aigialosauridae indet.	Turoniano, Fm. Agua Nueva. Vallecillo, Nuevo León.	Ifrim <i>et al.</i> , 2008

Taxón	Edad, Formación, Localidad, Estado	Referencia
Mosasauridae indet.	Turoniano, Fm. Agua Nueva, Vallecillo, Nuevo León.	Ifrim <i>et al.</i> , 2008
	Turoniano, Fm. Agua Nueva, Huehuetla, Puebla.	Zavaleta-Villarreal, 2015
	Turoniano, Grupo Austin. El Rosario, Coahuila.	Stinnesbeck, <i>et al.</i> , 2005; Buchy <i>et al.</i> , 2005
	Santoniano, Fm. Méndez. Rayón, Tamaulipas.	Müllerried, 1931
	Campaniano, Fm. Cerro del Pueblo, Rincón Colorado, Coahuila.	Eberth <i>et al.</i> , 2004
	Campaniano-Maastrichtiano, Fm. Méndez. Hualahuises, Nuevo León.	Aranda-Manteca y Stinnesbeck, 1993; Buchy <i>et al.</i> , 2005; Buchy, 2007
	Campaniano-Maastrichtiano, Fm. Méndez. Icamole, Nuevo León.	Buchy <i>et al.</i> , 2005; Buchy, 2007
	Campaniano, Fm. Cerro del Pueblo, General Cepeda, Coahuila.	Zavaleta-Villarreal, 2015
	Campaniano, Fm. La Angostura, Tzimol, Chiapas.	Alvarado-Ortega <i>et al.</i> , 2019 a
	Campaniano-Maastrichtiano, Fm. Cerro Grande, General Cepeda, Coahuila.	Zavaleta-Villarreal, 2015
Mosasaurinae indet.	Maastrichtiano, Fm. Méndez. Rancho las Barretas, Nuevo León.	Buchy <i>et al.</i> , 2005; Buchy, 2007 y Buchy <i>et al.</i> , 2007
	Ramos Arizpe, Coahuila.	Zavaleta-Villarreal, 2015
Plioplatecarpinae indet.		
Tylosaurinae indet.	Turoniano, Fm. Eagle Ford, Piedras Negras, Coahuila.	Zavaleta-Villarreal, 2015
Yaguarasaurinae indet.	Turoniano, Fm. Mexcala, Molcaxac, Puebla.	Zavaleta-Villarreal, 2015

Los mosasaurios representan un grupo controversial cuyas relaciones filogenéticas han sido ampliamente debatidas tanto en sus relaciones internas como con otros grupos externos (Carroll y DeBraga, 1992; DeBraga y Carroll, 1993; Lee, 1997; Lee, 1998; Caldwell, 1999; Lee y Caldwell, 2000; Rieppel y Zaher, 2000; Caldwell y Palci, 2007;

Dutchark *et al.*, 2009; Mekarski, 2017; Simões *et al.*, 2017). Distintos análisis han posicionado a Aigialosauridae como un grupo polifilético (Dutchark, 2005) (Figura 3), aunque trabajos recientes usando técnicas innovadoras de análisis Bayesiano, los agrupan en un único clado (Simões *et al.*, 2017). Sin embargo, estos resultados están pobremente apoyados y fueron cuestionados posteriormente por Madzia y Cau (2017), y Mekarski (2017). A pesar de lo complejo de su posición filogenética, es necesario comprender las relaciones del grupo, tanto internas como con otros grupos, para poder visualizar la evolución de los mosasaurios, y su transición de reptiles con estilo de vida semiacuático, como *Dolichosaurus*, a los organismos tan fuertemente adaptados a la vida marina como *Tylosaurus*. Es por ello por lo que es importante integrar los nuevos descubrimientos de aigialosaurios a la filogenia actual, que pudieran ofrecer una vista nueva a nuestro entendimiento de este grupo.

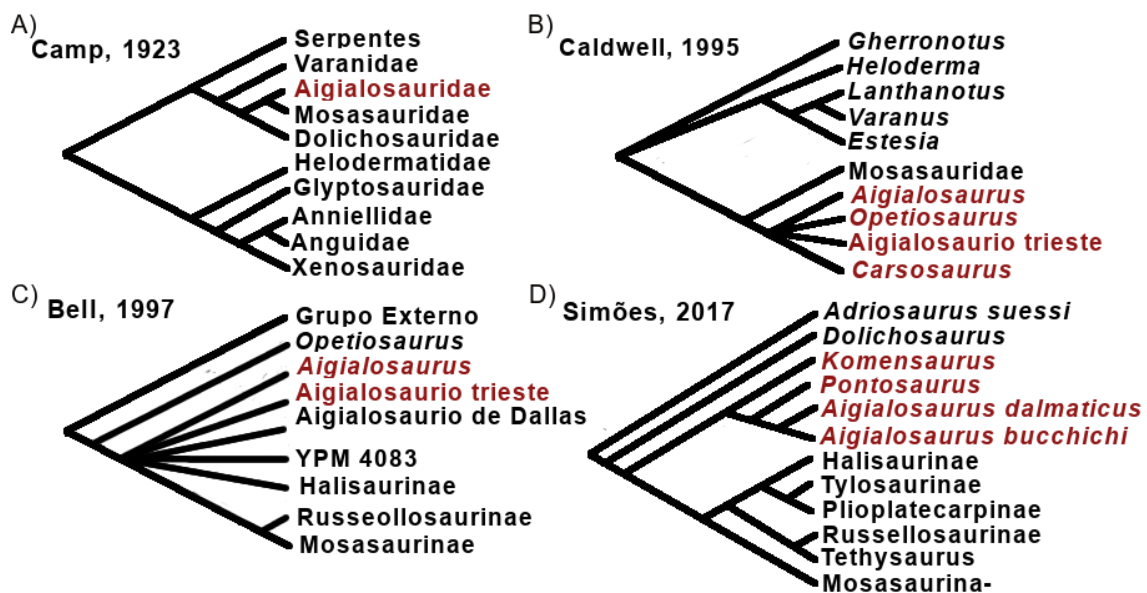


Figura 3: Distintas filogenias propuestas para Aigialosauridae. A) Relaciones filogenéticas de lagartos anguimorfos, tomado de Camp (1923) en Dutchark (2005). B) Relaciones internas de Mosasauoidea, mostrando a Aigialosauridae como parafilético, tomado de Bell (1997) en Dutchark (2005). C) Árbol de regla de mayoría con 50% de consenso, mostrando a Aigialosauridae en una politomía, tomado de Caldwell *et al.* (1995) en Dutchark (2005). D) Árbol de máxima parsimonia de optimización de caracteres ancestrales, tomado de Simões *et al.* (2017). En rojo se marcan los taxones reconocidos actualmente como aigialosáuridos.

Hipótesis

Los ejemplares recolectados en Huehuetla, Puebla, representan mosasauroides basales, con afinidad a *Vallecillosaurus*.

Hipótesis alternativa

Los ejemplares recolectados en Huehuetla, Puebla, no son mosasauroides basales, y por lo tanto, no tienen afinidad con *Vallecillosaurus*.

Objetivo general

Realizar una descripción detallada de los ejemplares VZV1, VZV2 y VZV3, anteriormente reportados por Zavaleta-Villarreal (2015), los cuales corresponden a fósiles de reptiles marinos recolectados en la formación turoniana Agua Nueva, Huehuetla, Puebla. También, de ser posible identificarlos dentro de uno de los grupos de mosasaurios, y determinar sus relaciones filogenéticas con el resto del grupo.

Objetivos particulares

- Preparación del material fósil para la obtención de tomografías.
- Proporcionar una descripción detallada de los ejemplares referidos a partir de imágenes tomográficas y de rayos X.
- Llevar a cabo un análisis filogenético que incluya los ejemplares referidos.
- Discutir las implicaciones filogenéticas de los aigialosáuridos mexicanos referidos.

Marco geológico

La Cantera de Huehuetla comprende un área de una hectárea, que anteriormente fue ocupada por una plantación de café, y cuyo suelo se encuentra mayormente removido en la actualidad. Esta cantera se encuentra ubicada entre las coordenadas 20°7'45.9" N y 97°37'48.3" O (Figura 4), a aproximadamente 2km de la cabecera municipal de

Huehuetla, en la región de la Sierra Norte del estado de Puebla. Las rocas de esta localidad consisten en capas delgadas de lutitas bituminosas negras, pobremente carbonatadas, intercaladas con horizontes milimétricos de pedernal negro, y capas delgadas de bentonita (Alvarado-Ortega *et al.*, 2019b). De acuerdo con el mapa “Carta Geológica-Minera Poza Rica F14-12 (1:250 000)” (SGM, 2004), las rocas que afloran en esta localidad corresponderían a un miembro indeterminado de la Formación Tamaulipas, de edad cenomaniana a turoniana (Gray *et al.*, 2001). Sin embargo, hay suficiente evidencia litográfica y paleontológica para sugerir que se trata de un afloramiento de la Formación Agua Nueva (Alvarado-Ortega *et al.*, 2019b). Junto con los ejemplares discutidos en la tesis de Zavaleta-Villarreal (2015), se encontraron varios ejemplares de peces pertenecientes a los géneros *Tselfatia* Bardack y Teller-Marshall, 1980, y *Rhyncodercetis* Arambourg, 1943, a la familia Pachyrhizodontidae y al orden Ellimmichthyiformes, que hacen que la fauna encontrada, sea muy parecida a aquella de afloramientos de la Formación Agua Nueva.

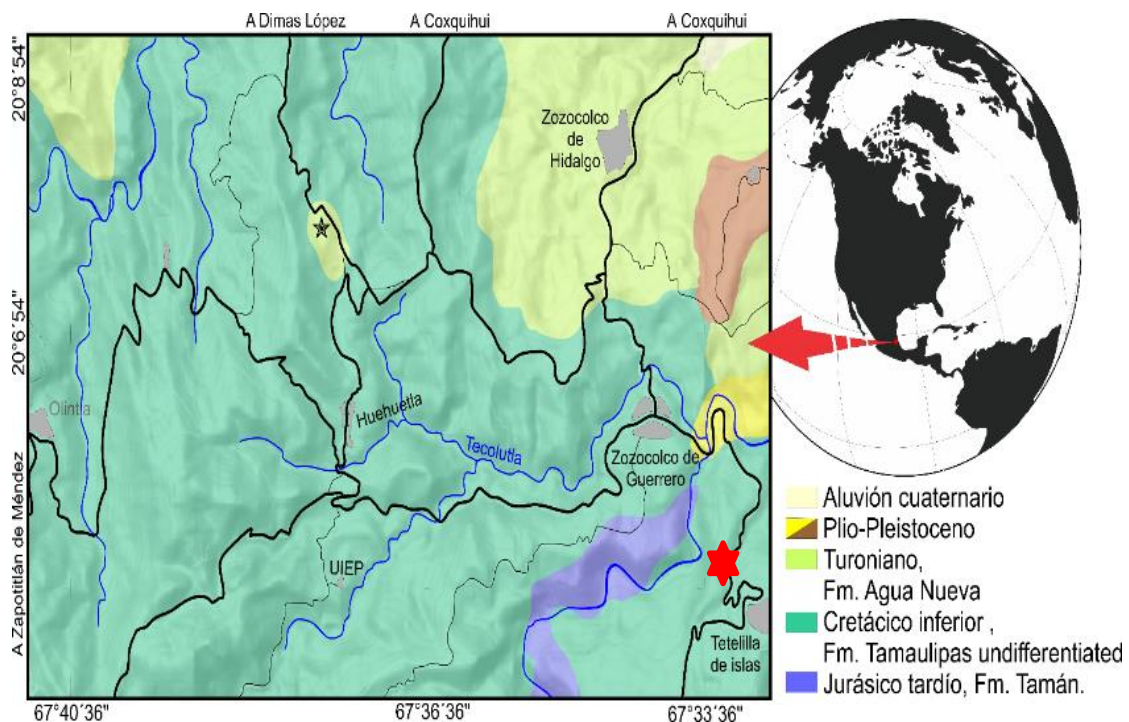


Figura 4: Ubicación de la Cantera de Huehuetla. La estrella roja representa la localidad. Imagen tomada de Alvarado-Ortega *et al.* (2019b).

MATERIALES Y MÉTODOS

Acrónimos institucionales

Los materiales fósiles referidos en este trabajo están depositados en distintas colecciones científicas e instituciones académicas, cuyos acrónimos son los siguientes. **BSP**: Colección del Estado Bávaro para Paleontología y Geología, Munich, Alemania; **HUJI**: Museo Hebreo de la Universidad de Jerusalén, Jerusalén, Israel; **IGM**: Colección Nacional de Paleontología, María del Carmen Perrilliat, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, CdMx, México; **KU**: Museo de Historia Natural de la Universidad de Kansas, Lawrence, Kansas, USA; **NMW**, Museo de Historia Natural de Viena, Viena, Austria; **SGM**: Servicio Geológico Mexicano, Chihuahua, Chihuahua, México; **VZV**: abreviación del nombre y apellidos de Zavaleta-Villarreal, que aplican a los ejemplares descritos en el presente trabajo, los cuales no han sido marcados por un número de catálogo formal de alguna colección científica. Estos números, informalmente usados sólo como referencia, no tienen validez más allá del presente trabajo.

Nomenclatura y abreviaciones anatómicas

Los términos nomenclaturales con los que se describen los ejemplares fósiles aquí estudiados, y que se incluyen en los pies de figura de todas las ilustraciones que soportan su descripción, fueron tomados de trabajos previos similares (Russell, 1967; Carroll y DeBraga, 1992; Buchy et al. 2005; Mekarski, 2017). Estas abreviaciones son:

Al: Alvéolos.

AEsp: Apófisis espinosa.

AHi: Articulación para hipapófisis.

An: Angular.

APt: Alvéolos del pterigoideo.

Ar: Articular.

At: Atlas.

Ati: Ala timpánica.

Ax: Axis.

Cb: Ceratobranquial.

Cce: Costillas cervicales.

Cdo: Costillas dorsales.

Ch: Chevrón.

Co: Coronoideo.

Cr: Coracoides.	Pra: Prearticular .
Cu: Cuadrado.	Prf: Prefrontal.
D: Derecha.	Prm: Premaxilar.
Did: Dientes del dentario.	PrZ: Prezigapófisis.
Dig: Dígitos.	PSes: Proceso supraestapedia.
Dn: Dentario.	Pt: Pterigoideo.
Ec: Escápula.	Pu: Pubis.
Ep: Esplenial.	Ra: Radio.
Es: Escamoso.	RFr: Rama frontal.
Esc: Escamas.	RPar: Rama parietal.
Fe: Fémur.	RYl: Rama yugal.
Fi: Fíbula.	San: Surangular.
FPar: Foramen parietal	Spp: Rama suspensora del parietal.
Fr: Frontal	St: Supratemporal.
Hud: Húmero derecho	SurPof: Surco del postorbitofrontal.
I: Izquierda.	TBR: Bisección y reconexión de
Il: Ilion	árboles.
Is: Isquion	Ti: Tibia.
Hui: Húmero izquierdo	Tim: Tímpano.
Mx: Maxilar.	TNT: Análisis de árboles usando
Ne?: Neurocráneo(?)	nueva tecnología.
NT: Análisis de Nueva Tecnología.	Ul: Ulna.
Pa: Parietal.	Vca: Vértebras caudales
Pept: Proceso ectopterigoidal.	Vce: Vértebras cervicales.
PIes: Proceso infraestapedia.	Vdo: Vértebras dorsales.
PMa: Placa mayor.	Vs: Vértebras sacras.
PMe: Placa menor.	Yl: Yugal.
Pof: Postorbitofrontal..	
PoZ: Postzigapófisis	

Material de estudio

En el presente estudio, se realizó una descripción extensiva de los ejemplares identificados como VZV1, VZV2, y VZV3, reportados anteriormente por Zavaleta-Villarreal (2015). VZV1 (Figura 5A) representa la porción anterior del cuerpo, incluye el cráneo dorsoventralmente comprimido, expuesto en vista ventral, la cintura escapular, la porción proximal de las extremidades anteriores, y las vértebras presacras. VZV2 (Figura 5B) representa una serie de vértebras caudales, excepcionalmente preservadas con presencia de escamas. VZV3 (Figura 5C) está representado por una serie de vértebras dorsales articuladas, parte de la cintura escapular y la porción proximal de los miembros anteriores.

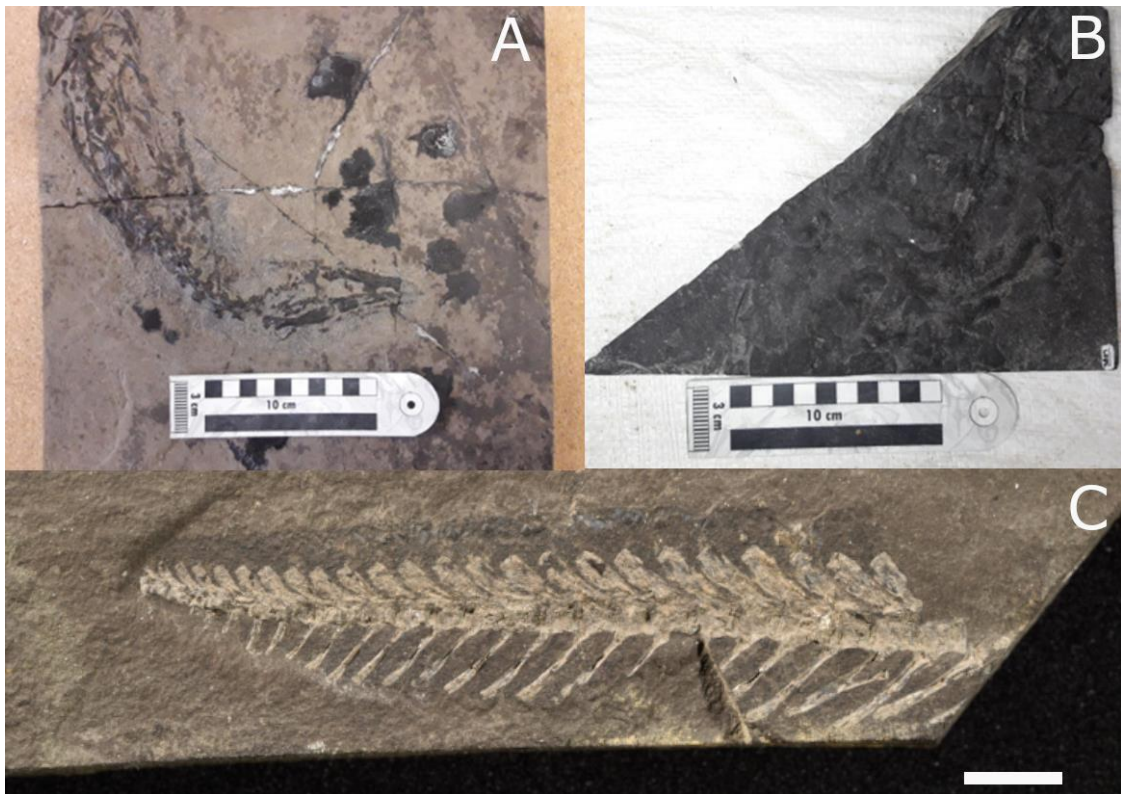


Figura 5: Ejemplares de estudio. A) Fotografía del ejemplar VZV en vista ventral. La escala equivale a 10cm. B) Fotografía del ejemplar VZV3 en vista dorsal. La escala equivale a 10cm. C) Fotografía del ejemplar VZV2 en vista lateral. La barra equivale a 10mm.

Preparación del material

El ejemplar VZV1 fue preparado con procedimientos mecánicos con el objetivo de reducir el grosor de la matriz rocosa portadora del fósil hasta permitir su exploración por

los equipos tomográficos y de rayos X. La superficie de la matriz rocosa más alejada del fósil fue desbastada por acción mecánica de percutores de aire comprimido del tipo Paleo Aro, así como por el uso de lijas de agua de grano 100, 200 y 400.

Las imágenes de rayos X de los ejemplares VZV1 y VZV3 fueron tomadas en el Hospital de Especies Pequeñas de la Facultad de Veterinaria de la UNAM. Y las tomografías fueron obtenidas por el Dr. Reyes Hernández, en el tomógrafo médico del laboratorio del Hospital Veterinario Royal Canine, en Ciudad de México. Este proceso dio como resultado 777 cortes con un grosor de 0.597mm. El archivo con la imagen 3-D del ejemplar VZV1 fue obtenida a través del software 3D Slicer (Fedorov *et al.*, 2012), usando la herramienta de segmentación, a partir de 777 imágenes generadas en el tomógrafo. La descripción de este ejemplar está basada principalmente en estos archivos digitales.

Material de comparación

El ejercicio de anatomía comparada emprendido en este trabajo incluye informaciones de otros mosasaurios tomada directamente de la literatura disponible públicamente en los trabajos de Buchy *et al.* (2005), y Zavaleta-Villarreal (2015), entre otros. Posteriormente, se codificaron los caracteres de los ejemplares referidos a la familia Aigialosauridae, en la matriz previamente propuesta por Bell (1997) y posteriormente actualizada por Mekarski (2017).

Análisis filogenético

El análisis filogenético desarrollado en esta tesis utilizó una versión actualizada de la matriz de datos publicada por Bell (1997), en la que se incluyen las modificaciones hechas por Mekarski (2017) en el capítulo 5 de su tesis doctoral, la cual fue elegida, por ser la más inclusiva, con respecto a miembros de la familia Aigialosauridae. Esta matriz se alteró para eliminar los taxones que no corresponden a Mosasauoidea, y se incluyó la información aquí obtenida para los ejemplares VZV1 y VZV3 (Anexo 1). La matriz de datos resultante consistió en 52 taxones y 132 caracteres. De estos caracteres sólo 50 fueron codificados en VZV1 y 19 en VZV3 (Anexo 2); el espécimen VZV2 fue excluido del análisis por presentar sólo 3 tres de los rasgos considerados.

Aquí, se ejecutaron los siguientes cinco análisis filogenéticos. En todos los casos, se consideró a *Adriosaurus suessi*, como grupo externo, al ser esta una especie cercanamente emparentada a los mosasauroides (Simões *et al.*, 2017).

- 1) **Máxima parsimonia sin pesos implicados y reconexión de árboles**— Los datos fueron analizados usando un algoritmo de búsqueda heurística, con los siguientes parámetros: búsqueda tradicional (árboles de Wagner) utilizando 100 réplicas de adición de terminales con la semilla aleatoria 1 y con el algoritmo de intercambio de ramas bisección y reconexión de árboles (TBR), guardando 100 árboles por cada replicación en el software TNT versión 1.5 (Goloboff *et al.*, 2016).
- 2) **Máxima parsimonia sin pesos implicados y nueva tecnología**— Los datos fueron procesados como en el inciso 1, pero se realizó un análisis con el algoritmo de “Nueva tecnología” (NT) (Goloboff, 1999) con los siguientes parámetros: 1000 rondas de búsqueda sectorial, 1000 rondas de “deriva”, y 1000 rondas de fusión de árboles.
- 3) **Máxima parsimonia con pesos implicados**— Los datos fueron procesados como en el inciso 1, pero esta vez se utilizó el algoritmo de pesos implicados, con la función por defecto, con $K=8.0$ (Goloboff *et al.*, 2008).
- 4) **Máxima verosimilitud**— Un análisis de máxima verosimilitud, usando un modelo de MK (Pagel, 1994), de distribución gamma con ocho categorías, fue realizado usando IQTree (Nguyen *et al.*, 2015; Trifinopoulos *et al.*, 2016), siguiendo los parámetros de Simões *et al.* (2017). El soporte de las ramas fue obtenido usando valores de Bootstrap (Mihm *et al.*, 2013).
- 5) **Inferencia bayesiana**— Análisis utilizando inferencia bayesiana, fueron realizados en el software Mr. Bayes v3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2011) usando los parámetros siguientes: modelo MK (Pagel, 1994) con tasas gamma invariables, ocho categorías, y tasas de sustitución variables, y fracciones de marca 0.25, siguiendo las recomendaciones hechas por Simões *et al.* (2017). El análisis se corrió por diez millones de generaciones. El árbol de mayor credibilidad fue encontrado utilizando el software TreeAnnotator v.2.4.3 (Rambaut y Drummond, 2016a)

Los árboles resultantes fueron exportados al software Winclada v1.00.08 (Nixon, 2002), para mostrar los caracteres que soportan cada clado, y posteriormente al software FigTree v.14.3 (Rambaut y Drummond, 2016b). Con ayuda de este último software, se les dio a los árboles un formato que permitiera mejor su observación.

RESULTADOS:

Paleontología Sistemática:

Orden SQUAMATA Opper, 1811

Superfamilia MOSASAUROIDEA *sensu* Camp, 1923

Mosasauroidea indeterminado

Material — VZV1, parte anterior del cuerpo expuesta en vista ventral, con huesos articulados, incluyendo el cráneo, cintura pectoral, y elementos proximales de ambas extremidades anteriores (Figuras 6-27).

Ocurrencia— Depósitos carbonatados del Turoniano pertenecientes a la Formación Agua Nueva, expuestos en la Cantera Huehuetla, Municipio de Huehuetla, Estado de Puebla, centro de México.

Descripción de VZV1— Debido a la complejidad del material VZV1, la descripción de este se realizó de manera individual para cada elemento óseo, dividiendo tales descripciones en tres secciones, los elementos del cráneo, elementos de la mandíbula, y los elementos poscraneales (Figura 7).



Figura 6: Mosasaurio Fam indet. ejemplar VZV1, en vista ventral. La escala equivale a 10cm.

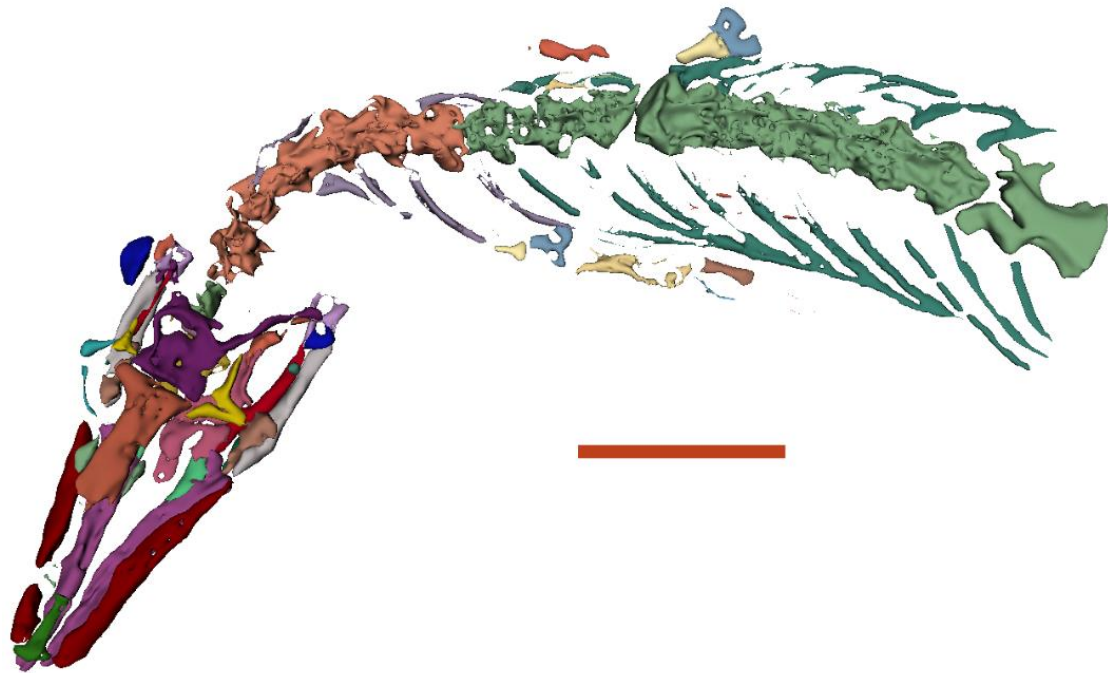
































Figura 7: Reconstrucción tridimensional del ejemplar VZV1. La vista es dorsal. La barra equivale a 50mm.

Tabla 2. Abreviaturas y código de color usados en VZV1.

No.	Hueso	Abreviatura	Código de color
1	Premaxilar	Prm.	
2	Maxilar	Mx.	
3	Prefrontal	Prf.	
4	Frontal	Fr.	
5	Parietal	Pa.	
6	Postorbitofrontal	Pof.	
7	Pterigoideo	Pt.	
8	Escamoso	Es.	
9	Yugal	Yl.	
10	Cuadrado	Cu.	
11.a	Dentario	Dn.	
11.b	Dientes del dentario	Did.	
12	Esplénico	Ep.	
13	Angular	An.	
14	Surangular	San	

15	Coronoides	Co.	
16	Prearticular	Pra.	
17	Articular	Ar.	
18	Neurocráneo(?)	Neu.	
19.a	Atlas	At.	
19.b	Axis	Ax.	
19.c	Vértebras cervicales	Vce.	
19.d	Vértebras dorsales	Vdo.	
20.a	Costillas cervicales	Cce.	
20.b	Costillas dorsales	Cdo.	
21.a	Escápula	Ec.	
21.b	Coracoides	Cr.	
21.c	Húmero izquierdo	Hui.	
21.d	Húmero derecho	Hud.	
21.e	Radio	Ra.	
21.f	Ulna	Ul.	
21.g	Dígitos	Dig.	

CRÁNEO

1.-Premaxilar— El premaxilar es un hueso impar en el extremo anterior medial del hocico (Figura 8). Su forma de T es al menos tres veces más larga que ancha y el borde anterior es redondeado, pero no se extiende de manera notable al borde de los dientes, el proceso posterior es recto, la superficie dorsal se curva a ambos lados, tiende a estrecharse anteroposteriormente y muestra una terminación ligeramente expandida. Anteriormente, muestra dos procesos laterales triangulares y cortos, mismos que tienden a doblarse ventralmente de manera progresiva. Dado que su extremo posterior no se exhibe en su totalidad, la sutura del premaxilar con los nasales y los frontales es desconocida. En su porción más anterior, el premaxilar parece no extenderse lateralmente más allá de dos posiciones dentales y su borde de contacto con el maxilar es casi recta, como ocurre en otros mosasauroides basales (Figura 9).

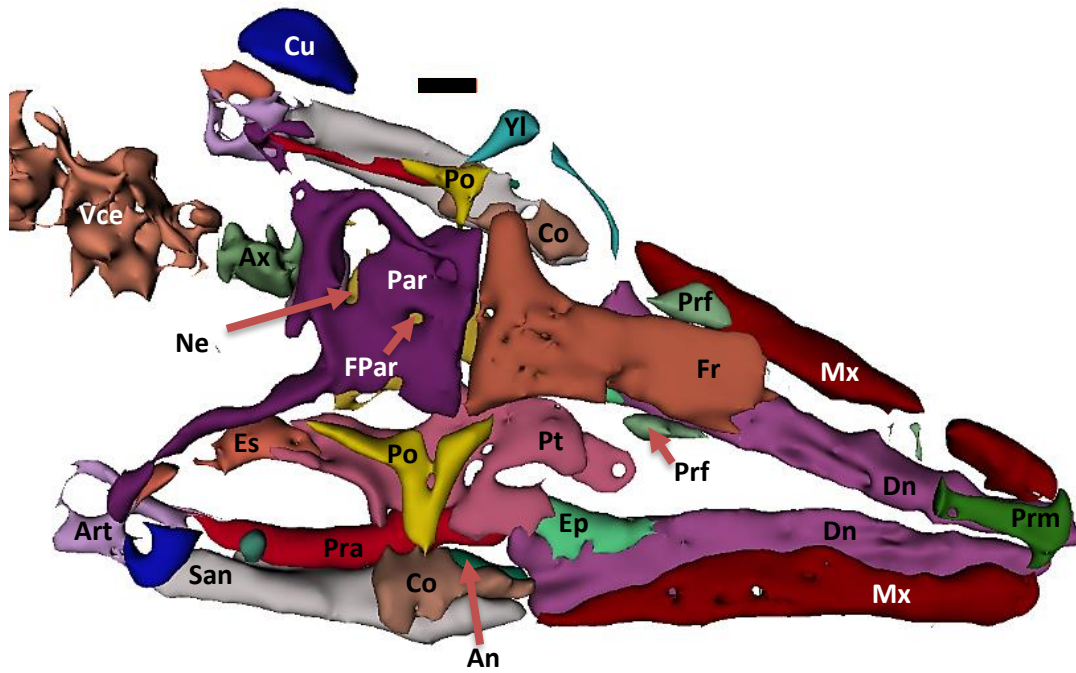


Figura 8: Imagen tridimensional del cráneo de VZV1 en vista dorsal.. An; angular; Art; articular; A; axis; Co, coronoides; Cu, cuadrado; Dn, dentario; Ep, esplenial; Es, escamoso; Fr, frontal; FPar, foramen parietal; Mx, maxilar; Ne, Neurocráneo; Par, parietal; Pof, postorbitofrontal; Pra, prearticular; Prf, prefrontal; Prm, premaxilar; Pt, pterigoideo; Vce, vértebras cervicales; Yl, yugal. La barra equivale a 10mm

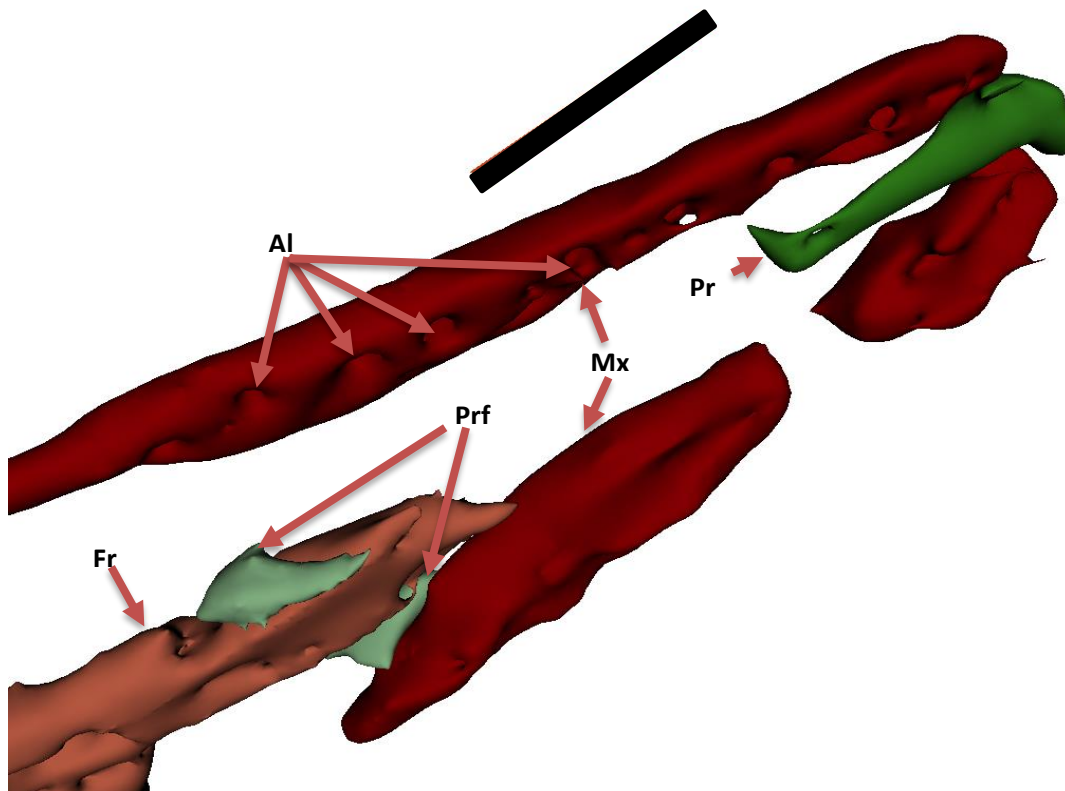


Figura 9: Imagen tridimensional del cráneo de VZV1 en vista ventral. Acercamiento al maxilar. Al, alvéolos; Fr, frontal; Mx, maxilar; Prf, prefrontal; Prm, premaxilar. La barra equivale a 10mm.

2.-*Maxilar*: Los maxilares son huesos pareados largos y delgados que lateralmente bordean el hocico (Figura 8). En vista dorsoventral, estos huesos elongados tienen un borde anterior robusto y convexo; a lo largo de sus dos tercios anteriores son más o menos igual de anchos y casi rectos; en tanto, que su extremo terminal posterior tiende a ser más delgado y ventrolateralmente curvo. El maxilar izquierdo muestra una fractura a la altura de la cavidad narinal y no se conservó su extremo posterior. Dado el desgaste de estos huesos y la falta de dientes maxilares, no es posible determinar con precisión cuántos alvéolos están presentes; sin embargo, el maxilar derecho al menos tiene 12 alvéolos profundos, redondeados y de tamaño más o menos uniforme (Figura 9).

3.-*Prefrontal*: Como en otros mosasaurios, en este ejemplar, los prefrontales son huesos pareados complejos, formados por dos placas perpendiculares que, a cada lado del cráneo, se ubican entre el frontal y el maxilar respectivo, bordeando la cavidad narinal rostralmente y la órbita caudalmente (Figura 9). La placa mayor ocupa la parte dorsal del hueso y participa en la formación de la superficie dorsal del cráneo, por adelante y lateralmente al frontal. En cambio, la placa menor es triangular, alta en su extremo posterior y forma la superficie lateral del cráneo por arriba del maxilar. Dada la posición de los huesos del cráneo, no es posible determinar si el prefrontal tiene contacto con el postorbitofrontal o el yugal. Como en los aigialosaurios, la placa dorsal del prefrontal tiene una extensión corta en comparación con el frontal, y forma sólo una muy pequeña parte del borde anterior de la órbita (Figura 10).

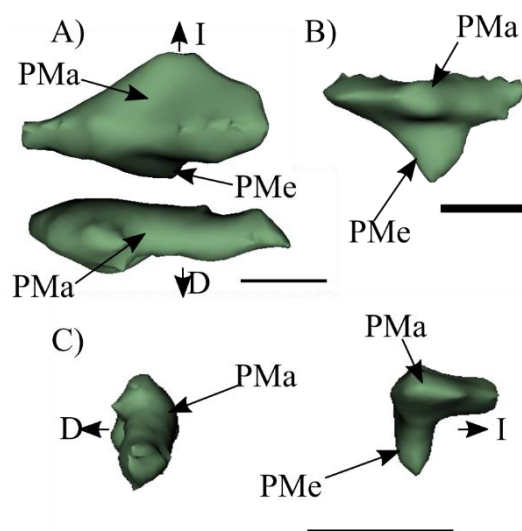


Figura 10. Modelo tridimensional de los prefrontales de VZV1. A) Vista dorsal de los prefrontales; B) vista lateral del prefrontal derecho; C) vista anterior de los prefrontales. PMA, placa mayor; PMe, placa menor. Las barras equivalen a 10mm.

4.-*Frontal*: Los frontales son pareados, se encuentran fusionados por completo en la línea media del cráneo (Figura 8). Éstos conforman una unidad triangular, posteriormente ensanchada y de puntas romas, que ocupan la mayor parte de la superficie dorsal del cráneo, entre el extremo posterior de la cavidad narinal y el borde posterior de la órbita. Aparentemente, este hueso es externamente liso y cóncavo, con los bordes laterales ligeramente curvados hacia la región ventral, sin extenderse sobre el canal olfatorio. Desafortunadamente, en el ejemplar no se conservó la terminación anterior del frontal. Posteriormente, este hueso se extiende lateralmente, bordeando una pequeña parte de la región orbital posterior y formando un borde posterior ancho y recto que se sutura con el parietal, a través de crestas entrelazadas. Esta sutura no contribuye en lo absoluto al foramen parietal (Figura 12). No hay evidencias de una protuberancia en posición posteroventral cercana a la sutura con el parietal, ni de una quilla que atravesase al hueso dorsalmente (Figura 11).

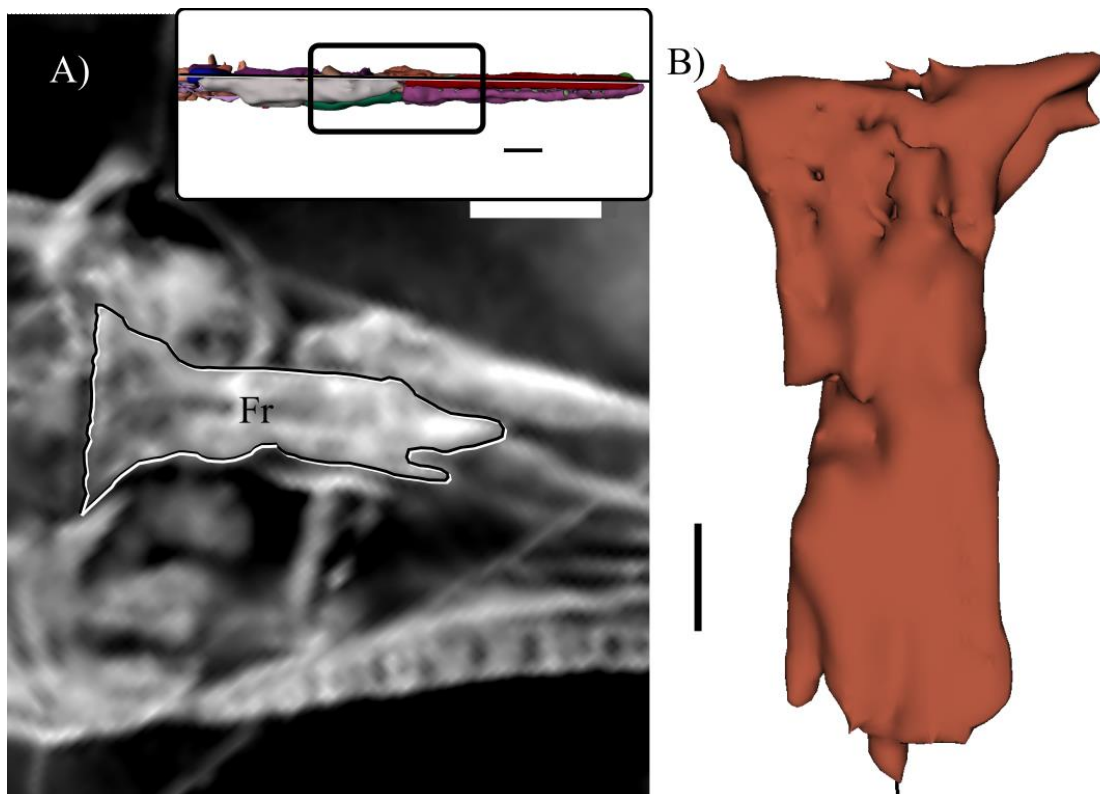


Figura 11. Imagen representativa del frontal de VZV1. A) Tomografía computarizada, con acercamiento al frontal de VZV1, en el esquema tridimensional, se representa con una línea, la posición relativa del corte transversal al cual corresponde la imagen; B) reconstrucción tridimensional del frontal en vista dorsal.. Fr, Frontal. Las barras equivalen a 10mm

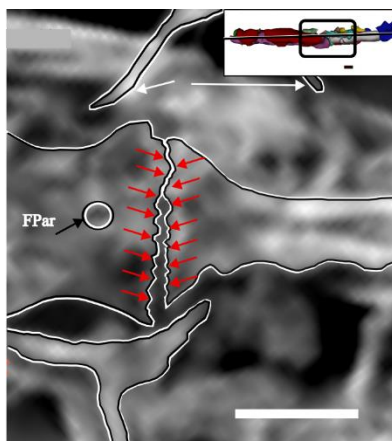


Figura 12 Imagen de tomografía computarizada del cráneo de VZV1 mostrando un corte transversal. En el esquema tridimensional, se representa con una línea, la posición relativa del corte al cual corresponde la imagen. Las flechas indican la sutura fronto-parietal. Fr, frontal; FPar, foramen parietal; Par, parietal; Pof, postorbitofrontal; Yl, yugal. La barra equivale a 5mm.

5.-*Parietal*: El cráneo muestra la condición mesoparietal debido a que los parietales se encuentran totalmente fusionados (Figura 8). Dorsoventralmente, este hueso es rectangular, más largo que ancho. La articulación con el frontal sigue una línea horizontal a lo largo de toda la superficie de contacto entre ambos. El foramen parietal es un orificio de poco diámetro, que perfora todo el hueso dorsoventralmente, y se encuentra en la mitad anterior, cerca de la porción media del parietal (Figura 12). Las ramas suspensorias están comprimidas lateralmente, y en vista mediolateral cubren casi todo el escamoso.

6.-*Postorbitofrontal*: Los postorbitofrontales son huesos pareados colocados a ambos lados del cráneo (Figura 8). Desafortunadamente, en VZV 1 ambos postorbitofrontales no están bien conservados. El postorbitofrontal derecho es el mejor conservado y se muestra esbelto y tetrarradial. Su rama lateral o yugal es comparativamente robusta, corta y se extiende ventralmente para suturarse al extremo terminal dorsal del yugal; en tanto que, las ramas escamosa y frontal extienden considerablemente hacia anterior y posterior, respectivamente, formando una sutura amplia en el extremo que contacta dichos huesos. Finalmente, la rama medial, o parietal está pobremente conservada en ambos elementos, aunque por la posición parece contactar de manera horizontal con el parietal. Existe un surco que recorre el postorbitofrontal derecho, desde su rama parietal hasta su rama lateral. Dado que un surco similar no se observa en el postorbitofrontal izquierdo, éste podría ser un artefacto tafonómico. El margen anterior del postorbitofrontal forma la mayor parte posterior de la órbita. El postorbitofrontal izquierdo sólo conserva las

porciones más proximales de las ramas parietal, lateral y del escamoso (Figura 13).

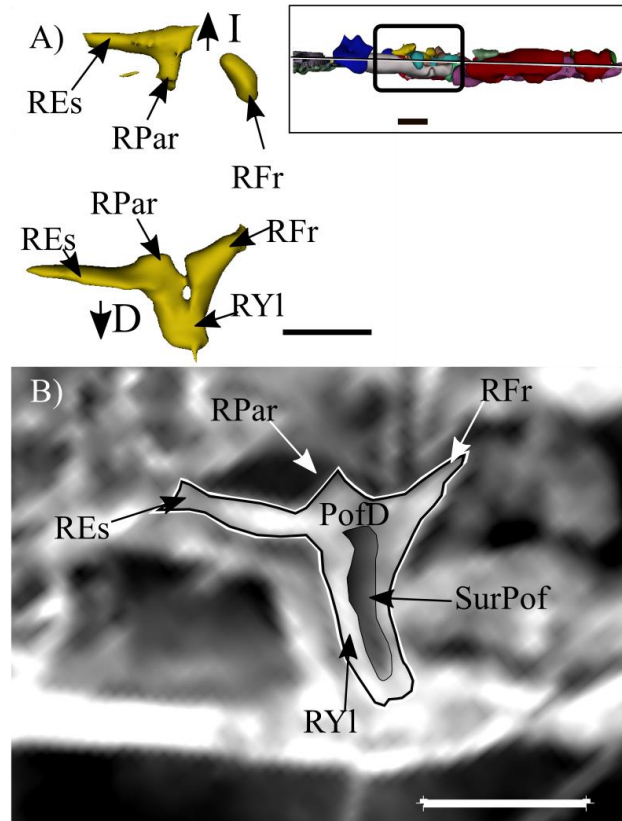


Figura 13. Imagen representativa de los postorbitofrontales de VZV1. A) Reconstrucción tridimensional de los postorbitofrontales en vista dorsal; B) tomografía computarizada, con acercamiento al postorbitofrontal izquierdo de VZV1, en el esquema tridimensional, se representa con una línea, la posición relativa del corte transversal al cual corresponde la imagen. D, derecha; I, izquierda; Pof, postorbitofrontal; Res, rama escamosa; RFr, rama frontal; RPar, rama parietal; RY1, rama yugal; SurPof, surco del postorbitofrontal. Las barras equivalen a 10mm.

7.-Pterigoideo: Ambos pterigoideos se encuentran sumamente desgastados y deformados, como producto del aplastamiento que sufrió el ejemplar como parte de los procesos tafonómicos (Figura 14). Sin embargo, pueden observarse algunos elementos distintivos en el pterigoideo derecho. El proceso ectopterigoidal se proyecta a partir del eje principal del hueso, en un ángulo agudo, como en *Platecarpus*, aunque el ángulo no está tan cerrado como en este género (Figura 15). En la superficie ventral del pterigoideo, es posible observar dos orificios pequeños que se encuentran en una posición que refleja la posición de los dientes pterigoidales en otros mosasaurios. Estos orificios son considerablemente más pequeños que los alvéolos maxilares.

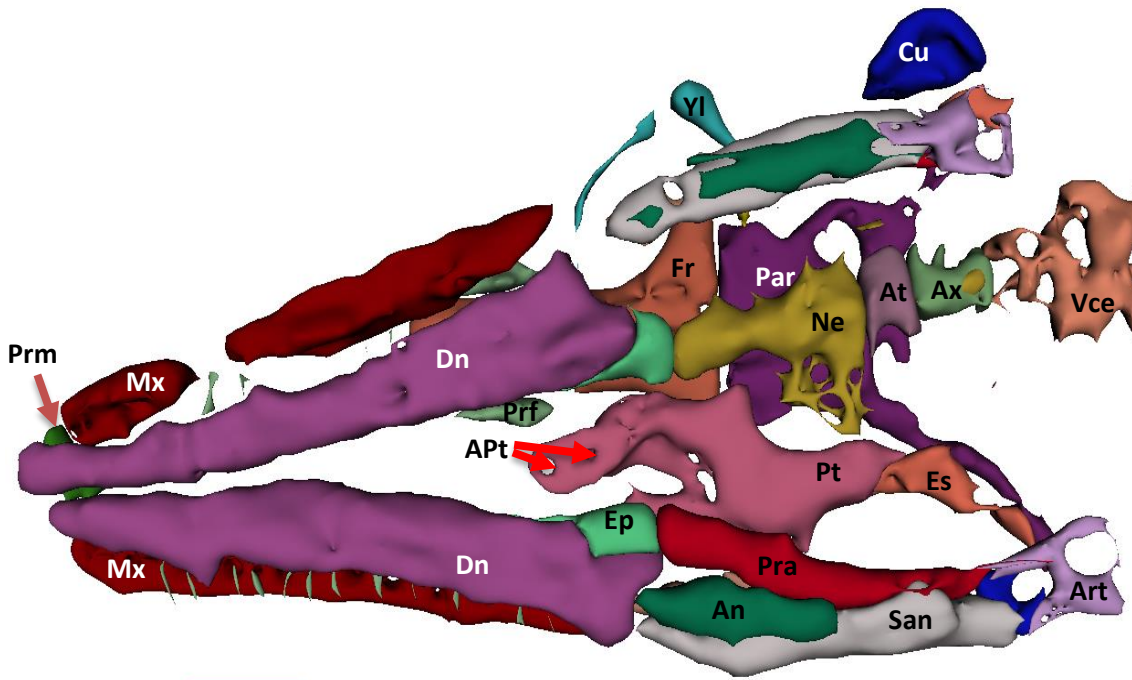


Figura 14: Imagen tridimensional del cráneo de VZV1 en vista ventral APt, alvéolo del pterigoideo; An, angular; APt, alvéolos del pterigoideo; Art, articular; At, atlas Ax, axis; Cu, cuadrado; Dn, dentario; Ep, esplénial; Es, escamoso; Fr, frontal; Mx, maxilar; Ne?, Neurocráneo(?); Par, parietal; Pra, prearticular; Prf, prefrontal; Prm, premaxilar; Pt, pterigoideo; Vce, vértebras cervicales; Yl, yugal. La barra equivale a 10mm.

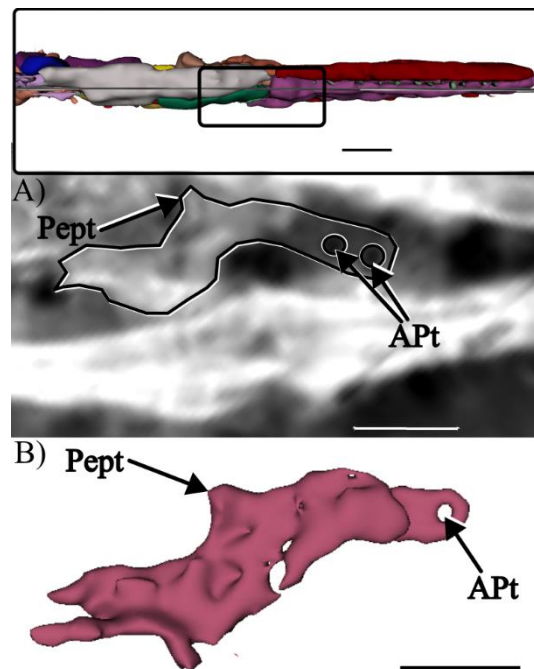


Figura 15: Imagen representativa del pterigoideo derecho de VZV1. A) Imagen de tomografía computarizada con un acercamiento al pterigoideo derecho, en el esquema tridimensional, se representa con una línea, la posición relativa del corte transversal al cual corresponde la imagen B) modelo tridimensional del pterigoideo derecho de VZV1. Apt, alveolo del pterigoideo; Pept, proceso ectopterygoidal. La barra equivale a 10mm.

8.-*Escamoso*: Los escamosos están pobremente conservados (Figuras 8 y 14). Estos son huesos relativamente cortos, con un cuerpo engrosado anteriormente, cerca del contacto con el postorbitofrontal, que se va adelgazando lateralmente a medida que se acerca al punto al parietal y el cuadrado. La superficie de contacto de este hueso con el parietal es casi recta. En el escamoso derecho, la articulación para el cuadrado no está conservada; sin embargo, en el escamoso izquierdo el borde de esta articulación es recta.

9.-*Yugal*: Solo se conservó el yugal izquierdo y se encuentra desarticulado (Figura 14 y 16), su rama ascendente es gruesa y presenta una pequeña tuberosidad cerca del ángulo con la rama horizontal. Esta tuberosidad se extiende un poco en dirección posterior. La rama horizontal está fracturada y separada del resto del yugal. Sin embargo, es posible inferir que el ángulo formado entre la rama ascendente y la horizontal sería un ángulo recto, usando como referencia la posición relativa de ambos fragmentos, y las proyecciones que presenta la rama horizontal, en su borde anterior. La rama horizontal se está lateralmente comprimida y muestra una curvatura ligera medial.

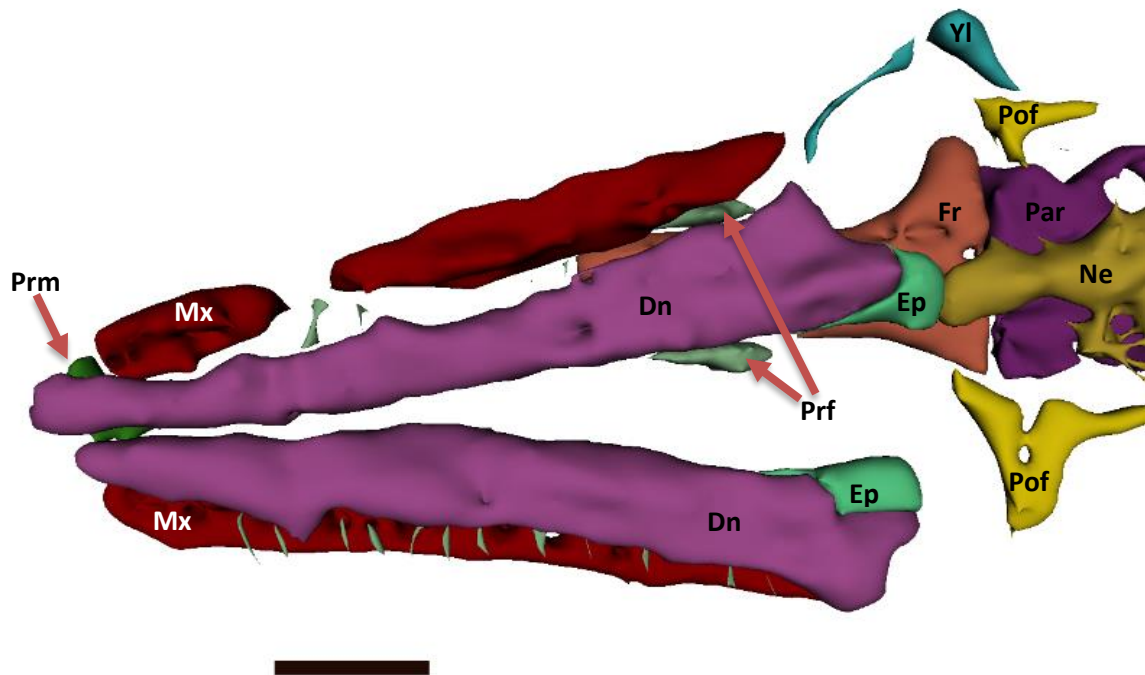


Figura 16: Imagen tridimensional cráneo de VZV1 en vista ventral. Acercamiento al dentario. Para el código de color, referirse a la Tabla 2. Dn, dentario; Ep, esplénico; Fr, frontal; Mx, maxilar; Ne?, Neurocráneo(?); Par, parietal; Pof, postorbitofrontal; Prf, prefrontal; Prm, premaxilar; Yl, yugal. La barra equivale a 10mm.

10.-*Cuadrado*: Los cuadrados del ejemplar asemejan a los cuadrados típicos de un mosasauroideo en la robustez del hueso, y en la forma en que el proceso supraestapial se curva hacia atrás desde el eje principal del hueso, encapsulando el espacio del

tímpano en una muesca dentro del cuadrado; además, que la superficie de contacto con el articular es principalmente plana, aunque se aprecia cóncava en vista anterior. El cuadrado izquierdo, que se encuentra menos deformado, es apenas más alto de lo que es ancho, y el ala timpánica es bastante gruesa. Los bordes del proceso supraestapediale son paralelos, y el proceso en sí, es de tamaño modesto sin llegar a la línea media del hueso, y la curvatura que presenta no es muy pronunciada. El proceso infraestapediale es comparativamente pequeño y es triangular. El ala timpánica es delgada, sin evidencias de un surco que le atraviese; ésta bordea un área del tímpano, que es sumamente cóncava (Figura 17).

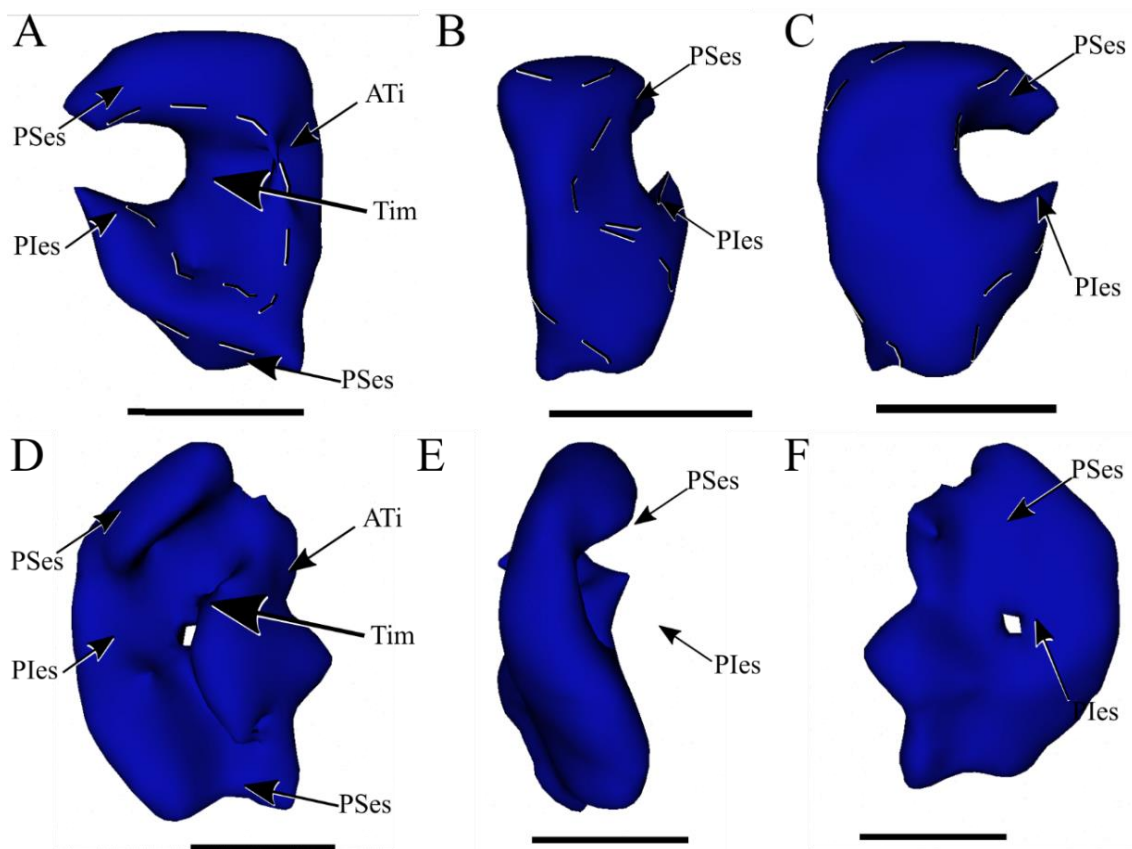


Figura 17: Modelo tridimensional de los cuadrados de VZV1. Arriba cuadrado derecho A) vista lateral, B) vista anterior, C) vista medial; abajo, cuadrado izquierdo D) vista lateral, E) vista anterior, F) vista medial. ATi, ala timpánica; Ples, proceso infraestapediale; PSes, proceso supraestapediale; Tim, tímpano. La barra equivale a 10mm.

MANDÍBULA

11.-Dentario: El dentario es largo y aplanado lateralmente, está volteado por aplastamiento y se observa en vista lateral, como ocurre en todos los huesos de la mandíbula anterior (Figuras 16). Presenta una pared lateral elevada a lo largo del borde dorsal, formando un surco para la inserción de los dientes. No parece tener alvéolos

individuales para la inserción de los dientes, sino que hay un surco dónde estarían insertados, como es la condición en mosasaurios. Los dientes que se encuentran asociados al dentario son igual o más largos que la altura del dentario, y tienen una ligera curvatura hacia posterior. En la porción posterior del dentario, se forma una apertura triangular, para la inserción del hueso coronoides. El borde superior del dentario tiene una ligera pendiente hacia abajo, con respecto al borde inferior, haciendo que la altura del dentario disminuya de manera constante desde posterior hacia anterior, hasta que cerca del margen anterior, sufre un ligero ensanchamiento, terminando en un borde redondeado. Frente al extremo anterior del hueso, hay una proyección que se extiende hacia el exterior, aproximadamente tan larga como una posición dental (Figura 18).

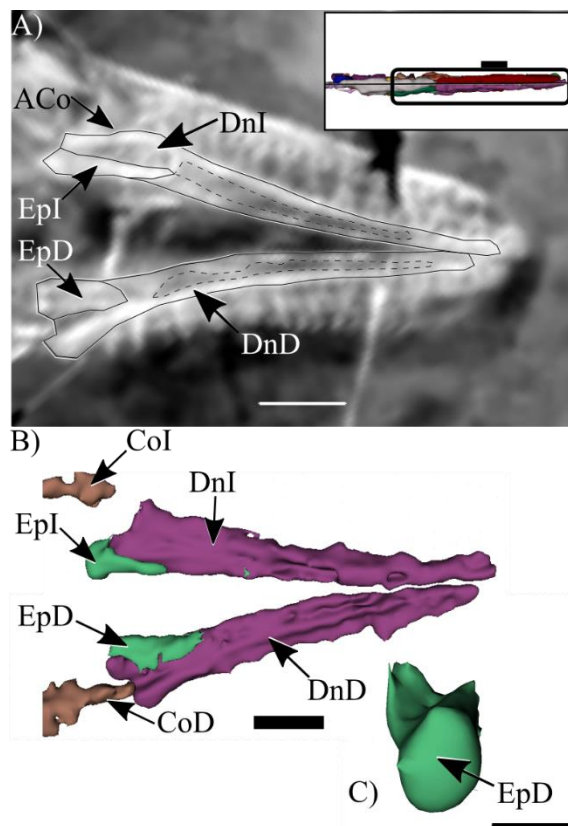


Figura 18: Imagen representativa de la mandíbula anterior de VZV1. A) Imagen de tomografía computarizada con un acercamiento la mandíbula anterior, en el esquema tridimensional, se representa con una línea, la posición relativa del corte transversal al cual corresponde la imagen B) modelo tridimensional de la mandíbula anterior, y el coronoides de VZV1; C) modelo tridimensional del esplenial derecho de VZV1 en vista posterior, mostrándola cara articular para el articular. CoD, coronoideo derecho; CoI, coronoideo izquierdo; EpD, esplenial derecho; EpI, esplenial izquierdo; DnD, dentario derecho; DnI, dentario izquierdo. La barra equivale a 10mm.

12.-*Esplénica*: El esplénica, está conformado por una barra de hueso que es rodeada por el dentario, y por el grado de compresión del ejemplar, es casi indistinguible del mismo, salvo por el extremo posterior (Figura 16). La cara articular posterior, es de forma ovalada, con una concavidad dorsal poco pronunciada. Así mismo, es difícil determinar la forma y tamaño de la quilla lateral (Figura 18).

13.-*Angular*: El angular se encuentra comprimido por debajo del surangular (Figuras 14 y 19), y lateralmente puede observarse hasta el punto de contacto con el hueso articular, de modo similar a otros aigialosaurios. La faceta articular para el esplénica no está bien expuesta, pero parece estar más comprimida lateralmente. El ala interior del angular se extiende de manera que se encuentra en contacto con la coronoideo medialmente (Figura 20).

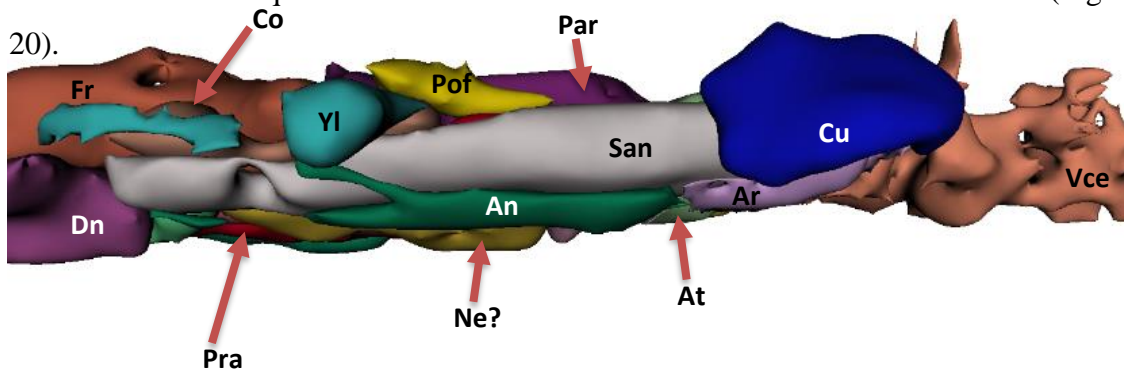


Figura 19: Imagen tridimensional cráneo de VZV1 en vista lateral izquierda. Acercamiento a la parte posterior de la mandíbula. Para el código de color, referirse a la Tabla 2. An, angular; Ar, articular; Co, coracoides; Cu, cuadrado; Es, escamoso; Ne?, Neurocráneo(?); Par, parietal; Pof, postorbitofrontal; Para, prearticular; San, surangular. Vce, vértebras cervicales. La barra equivale a 10mm.

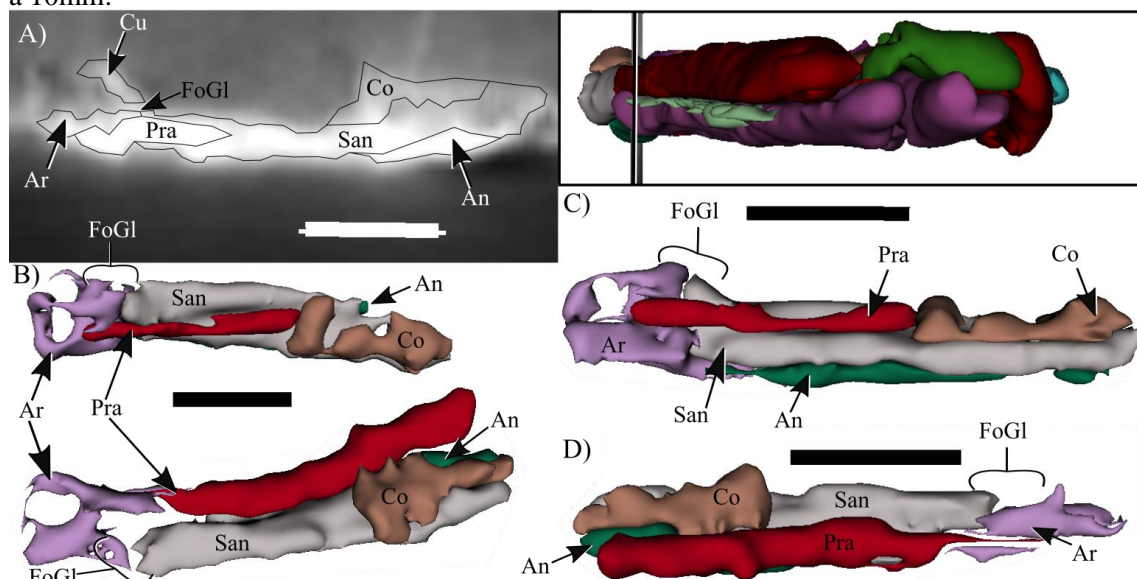


Figura 20: Imagen representativa de la mandíbula posterior de VZV1. A) Imagen de tomografía computarizada con un acercamiento a la mandíbula posterior, en el esquema

tridimensional, se representa con una línea, la posición relativa del corte axial, al cual corresponde la imagen B) modelo tridimensional de la mandíbula posterior de VZV1 en vista dorsal; C) modelo tridimensional de la mandíbula posterior izquierda de VZV1 en vista medial; D) modelo tridimensional de la mandíbula posterior derecha de VZV1 en vista medial. An, angular; Ar, articular; Co, coracoides; FoGl, fosa glenoidea; Pra, prearticular; San, surangular. La barra equivale a 10mm.

14.-Surangular: Este hueso es rectangular, ocupa la región posterior de la mandíbula y anterolateralmente forma parte de la articulación mandibular (Figura 19), como se observa en otros mosasaurios (Carroll y DeBraga, 1992). El soporte para el coronoides no es muy alto, y sigue la misma línea de la mandíbula. El borde de contacto con el articular es una línea curva que desciende anteriormente (Figura 20). En comparación con otros mosasaurios, el cuadrado tiene un contacto más amplio con el articular que con este hueso, como ocurre en *Aigialosaurus*.

15.-Coronoides: El coronoides es triangular, con los lados inferior y anterior siendo los más largos y ligeramente comprimido en vista anterior (Figuras 18 y 19). Presenta una ligera curvatura sobre la superficie dorsal, y el ala medial no es muy larga (Figura 20). Su contacto con el yugal es conspicuo y la articulación ocurre casi en el ápice del triángulo, como en ocurre en *Aigialosaurus*.

16.-Prearticular: El prearticular es delgado y descansa sobre un surco medial del surangular (Figura 20). Su región anterior parece tener poco contacto con el coronoides, y aunque no es posible identificar bien su extensión, en vista medial este hueso parece extenderse más allá del límite anterior del surangular y termina un poco más atrás de la articulación mandibular. Al parecer su contribución en la fosa glenoidea es reducida.

17.-Articular: Este hueso se encuentra fuertemente erosionado, por lo que sus detalles son difíciles de distinguir. Se extiende anteriormente por debajo del surangular, hasta contactar con el angular, formando un soporte para el primero (Figuras 18 y 20). Una parte importante de la fosa glenoidea está formada por la cúspide del articular, ocupando la porción medial y posterior de la articulación para el cuadrado. El hueso se extiende considerablemente posteriormente, aunque no tanto como se observa en el género *Aigialosaurus*. El borde dorsal del proceso retroarticular sigue una pendiente muy poco pronunciada (Figura 21).

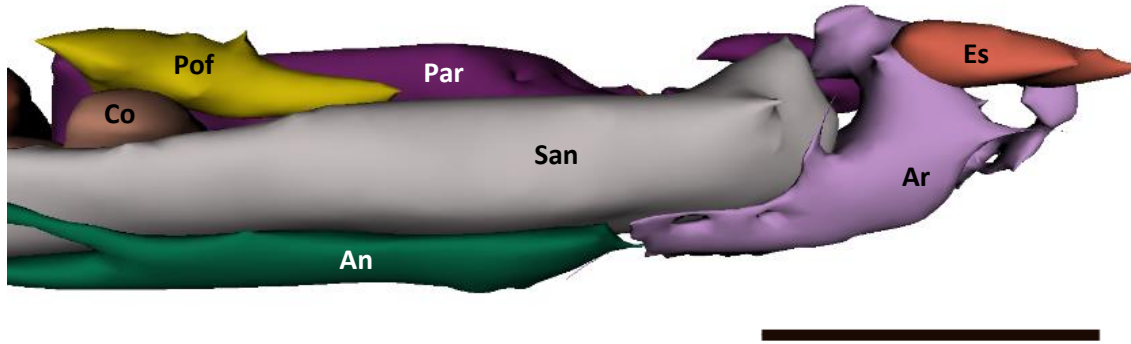


Figura 21: Imagen tridimensional cráneo de VZV1 en vista lateral izquierda. Acercamiento al complejo articular de la mandíbula. An, angular; Ar, articular; Co, oracoides; Es, escamoso; Par, parietal; Pof, postorbitofrontal; San, surangular. La barra equivale a 10mm.

18.-Neurocráneo(?): Existe un elemento que se encuentra deformado y aplastado debajo del parietal y del frontal, éste se interpreta como el neurocráneo del ejemplar (Figuras 13, 17, y 23). Este elemento es largo, abarcando desde poco antes del borde posterior del parietal, hasta una tercera parte del frontal. Este elemento sufre dos constricciones a lo largo de su eje, una a la altura del borde posterior del parietal, y la segunda cerca del foramen parietal. Lamentablemente, por el grado de alteración tafonómica que presenta, es difícil identificar los elementos individuales que componen al neurocráneo.

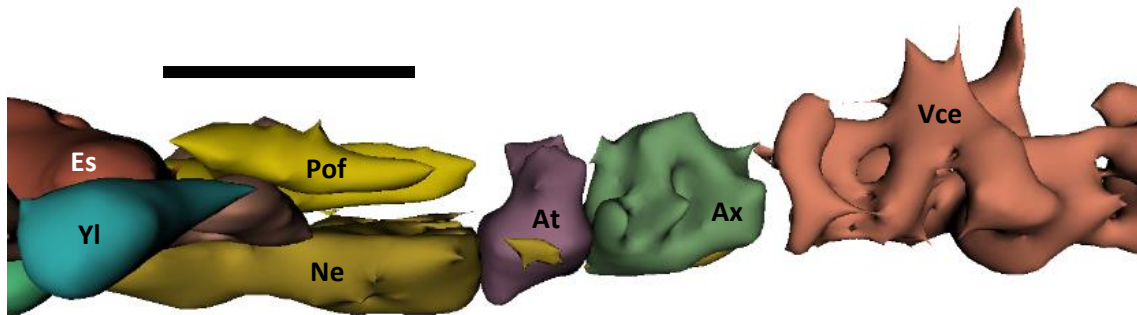


Figura 22: Imagen tridimensional cráneo de VZV1 en vista lateral. Acercamiento al encéfalo y complejo atlas-axis. At, atlas; Ax, axis; Es, escamoso; Ne?, Neurocráneo(?); Pof, postorbitofrontal; Vce, vértebras cervicales; YI, yugal. La barra equivale a 10mm.

ESQUELETO POSCRANEAL

19.-Vértebras: Se reconocen 18 vértebras procélicas (Figura 23), incluyendo atlas y axis, los cuales se encuentran sumamente deformados, se encuentran aplastados, y son difíciles de distinguir. El atlas es al menos la mitad de largo que el axis, y presenta apófisis laterales

amplias. La apófisis espinosa del axis es alargada en dirección anteroposterior, y al parecer, el elemento carece de hipapófisis (Figura 24).

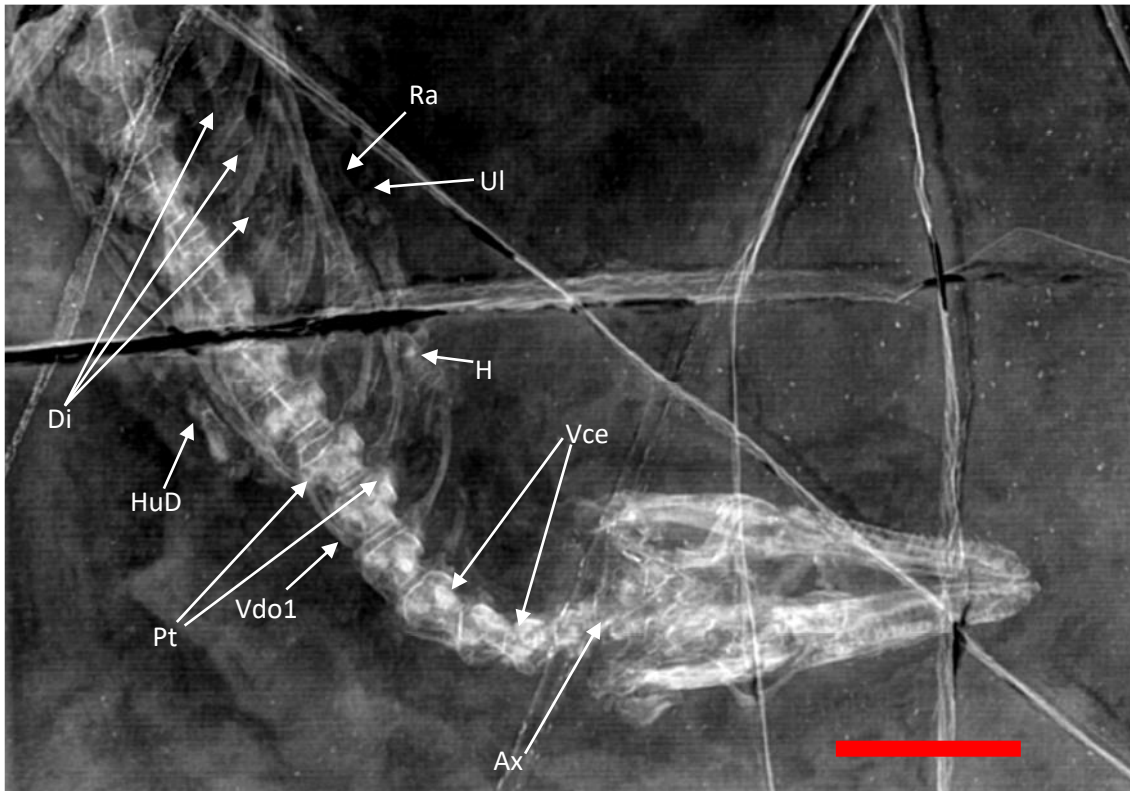


Figura 23: Radiografía de VZV1 en vista dorsal. Ax., Axis; Vce., vértebras cervicales; Vdo1, vértebra dorsal 1; Dig., dígito; Hud., húmero derecho; Hui., húmero izquierdo; Ptr., procesos transversos; Ra., radio; Ul., ulna. La barra equivale a 50mm.

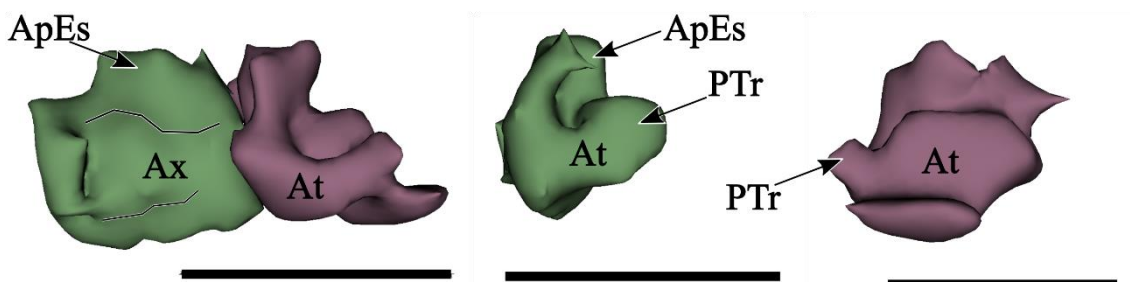


Figura 24: Modelo tridimensional del complejo atlas-axis de VZV1 en vista lateral izquierda. At, atlas; Ax, axis. La barra equivale a 10mm.

Se reconocen seis vértebras cervicales (Ce), sin considerar atlas y axis, de acuerdo con su ubicación en la columna, respecto a la posición del húmero, y por la presencia de prominentes articulaciones con las hipapófisis, aunque es difícil determinar si las hipapófisis están presentes o no (Figura 25). Los procesos zygapofisiales se encuentran bien desarrollados en las cervicales, y se van reduciendo a medida que se avanza en la

secuencia, imitando la condición de algunos mosasaurios, como *Clidastes*. Las sinapófisis dorsales no son muy alargadas lateralmente, y no descienden mucho por debajo de la línea ventral de la vértebra correspondiente. Las cervicales (Ce) son pequeñas cerca del cráneo, y se van agrandando conforme se acercan a la región dorsal de la columna. Son casi tan anchas como largas, con un proceso lateral aplanado que se expande posteriormente. Ce2 es la primera vértebra que presenta una costilla articulada (Figura 26).

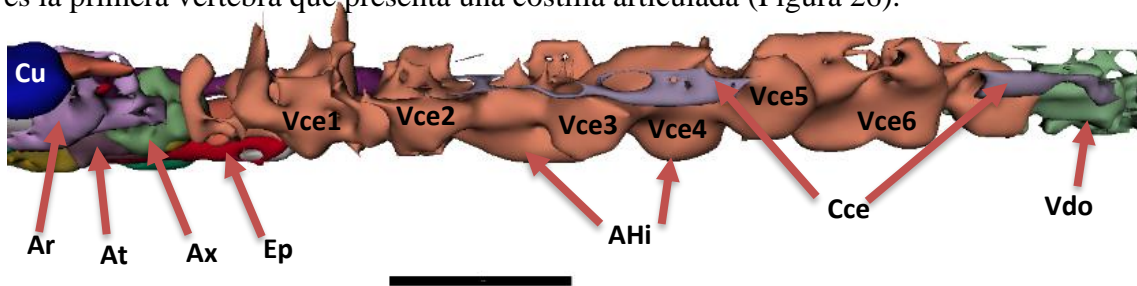


Figura 25: Modelo tridimensional de las vértebras cervicales del ejemplar VZV1 en vista lateral izquierda. Ahí, articulación para hipapófisis; Ar, articular; At, atlas; Ax, axis; Cce, costillas cervicales; Cu, cuadrado; Ep, esplenial; Vce, vértebras cervicales; Vdo, vértebras dorsales. La barra equivale a 10mm.

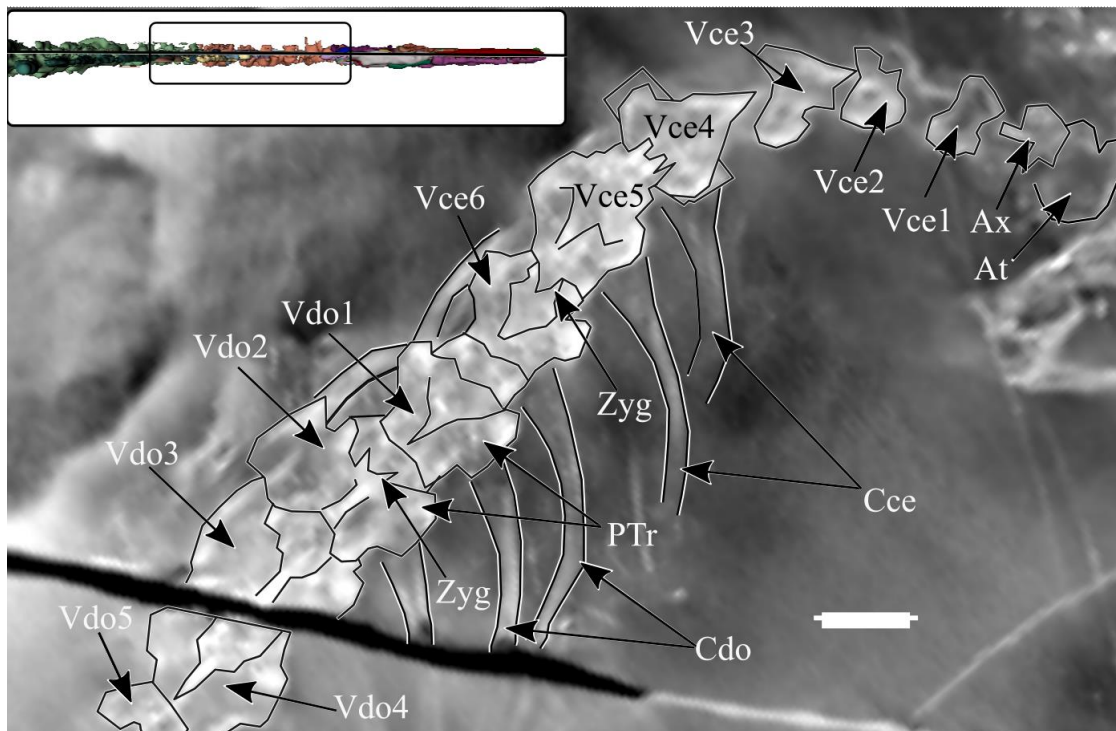


Figura 26: Imagen de tomografía computarizada de la secuencia cervical de VZV1. En el esquema tridimensional, se representa con una línea, la posición relativa del corte transversal al cual corresponde la imagen. At, atlas; Ax, axis; Cce, costillas cervicales; Cdo, costillas dorsales; Ep, esplenial; PTr, proceso transversal, Vce, vértebras cervicales; Vdo, vértebras dorsales; Zyg, zygofenos. La barra equivale a 10mm.

Las vértebras dorsales (Vdo) son más largas que anchas, y presentan una constricción a la mitad del centrum. Los procesos transversos son pequeños y no se alargan lateralmente (Figuras 23 y 27)

20.-*Costillas*: Las costillas son alargadas y muy curvas (Figuras 23, 27). Su cabeza, amplia y robusta, se articula el intercentro de la vértebra respectiva. Progresivamente, esta articulación se va desplazando hacia el centro vertebral en la región posterior de la columna.

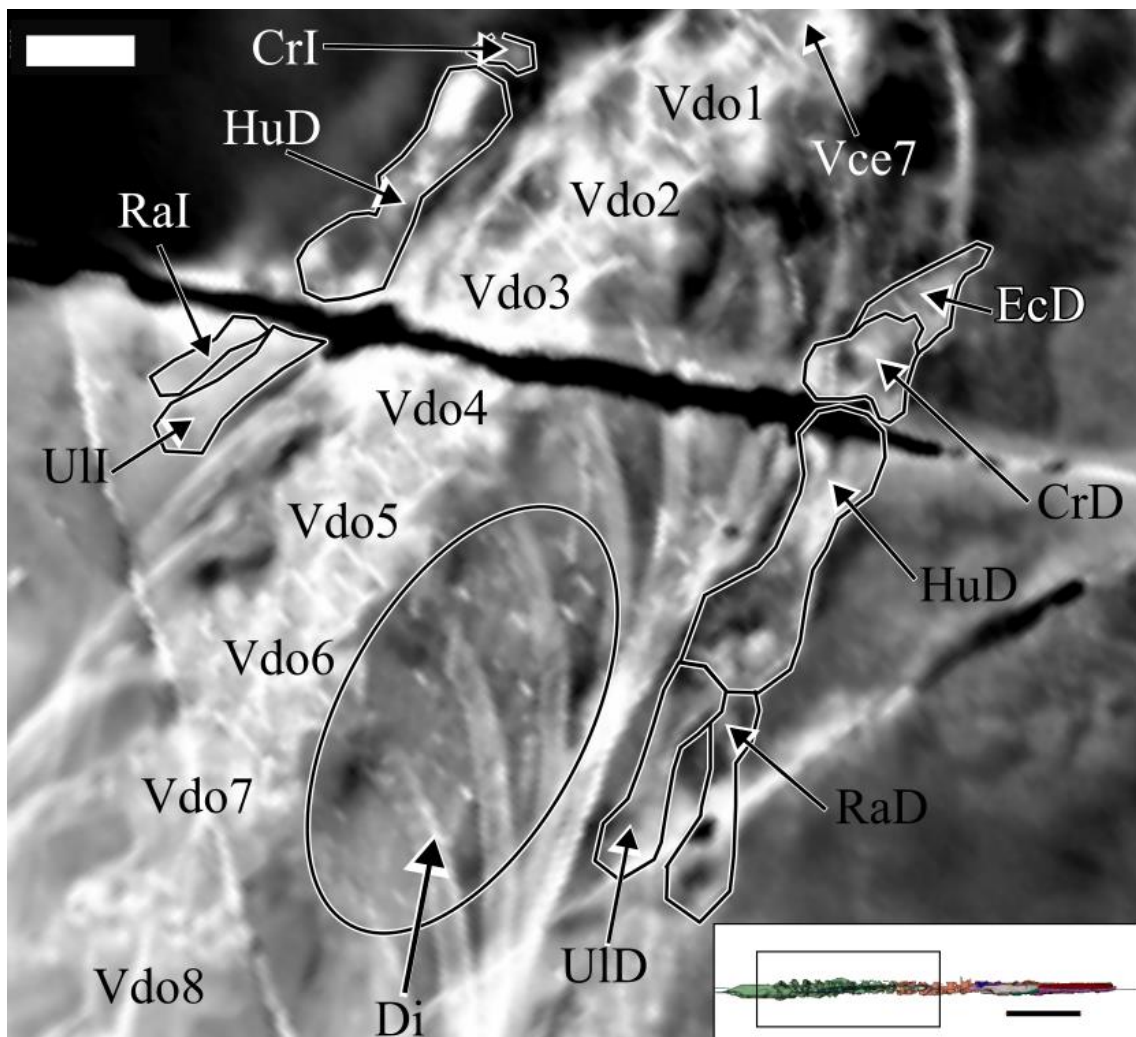


Figura 27: Imagen de tomografía computarizada de la secuencia dorsal de VZV1 que muestra un corte transversal. En el esquema tridimensional, se representa con una línea, la posición relativa del corte al cual corresponde la imagen. Cr, coracoides; Di, dígitos; Ec, Escápula; Hu, húmero; Ra, radio; Ul, ulna; Vdo, vértebras dorsales. La barra equivale a 10mm.

21.-*Cintura escapular, y extremidad anterior*: Los elementos de ambos miembros anteriores están presentes (Figura 28). El miembro anterior izquierdo se encuentra girado,

desarticulado por debajo del húmero, y con las porciones distales apuntando hacia el cráneo. La escápula es un poco menor que el coracoides. El coracoides es notablemente ancho anteroposteriormente y presenta un foramen amplio. La escápula es prácticamente cuadrada en sus márgenes, con un borde posterior ligeramente cóncavo. Ambos huesos tienen una articulación amplia con el húmero. Los húmeros presentan una forma de reloj de arena y bastante alargados, sin presencia de procesos exteriores. El húmero izquierdo está fracturado, y la cabeza del húmero derecho está poco conservada (Figura 27). El radio y la ulna son semejantes en forma, pero la ulna es casi la mitad de la longitud del radio. Las epífisis parecen estar compuestas de cartílago osificado, debido a la forma en que se presentan los extremos de los huesos. En la radiografía aparecen algunos elementos alargados debajo de las costillas. Estos elementos parecen falanges, que estuvieran desarticuladas del resto de la extremidad, o pudieran ser elementos esternales.

Comentarios taxonómicos de VZV1: Este ejemplar puede ser reconocido como un mosasauroideo basándose en la presencia de cuatro de los cinco caracteres diagnósticos propuestos por Carroll y DeBraga (1992) para la superfamilia: fusión de los huesos del frontal; el proceso supraestapedial del cuadrado se encuentra sumamente desarrollado, formando un arco en conjunto con el proceso infraestapedial, brindando una configuración circular al cuadrado; la articulación entre el esplenial y el angular se encuentra bien definida; los huesos articular y surangular contribuyen en partes iguales a la superficie para articulación entre el cuadrado y la mandíbula. Este ejemplar posee algunas de las características que están presentes en otras especies de Aigialosauridae, como el tamaño reducido del premaxilar, el coronoides siendo mayor en proporción con el tamaño de la mandíbula, y su articulación con el surangular; la longitud del maxilar; la forma y contribución del prefrontal a la fenestra orbital; el ancho del parietal, y la posición del foramen parietal (Carroll y DeBraga, 1992).

Por otro lado, se diferencia de otros aigialosaurios en que presenta un frontal mucho más grueso en la porción anterior, y que este mismo hueso presenta una divergencia más pronunciada hacia la articulación con el parietal; el tamaño de las narinas es menor en proporción con el largo del cráneo que en otros aigialosaurios; el proceso postorbitofrontal contacta recto con el parietal y que el cuadrado es más robusto.

VZV1 presenta los siguientes caracteres: la ausencia de un canal medial en el frontal, el borde posterior del prefrontal es curvo, y el proceso postorbitofrontal del yugal no se

adelgaza dorsalmente, que lo diferencian de *Aigialosaurus dalmaticus* que, si presenta un canal medial en el frontal, tiene un prefrontal con un borde posterior recto, y tiene un hueso yugal que se adelgaza dorsalmente. VZV1 se diferencia de *A. buccichi* por el número de dientes calculados en el maxilar, que son, al menos 12, y se calculan 7, respectivamente. El cuello de VZV1 es más corto, con 6 vértebras cervicales, a comparación con *Portunatasaurus krambergeri*, con 10. El coracoides de VZV1 es menos ancho, en relación con el largo, que en *Carsosaurus marchesetti*, y su húmero no presenta una expansión en la región proximal, como lo hace el de *C. marchesetti*. El proceso ascendente del coronoides de VZV1 no es tan elevado en relación con el tamaño del hueso, como en *Haasiasaurus gittelmani*, además de que el cuerpo del cuadrado de *H. gittelmani*, es más largo en relación con su altura, y es más estrecho, además, que su proceso supraestapedia del cuadrado se extiende más por debajo de la línea media que en VZV1. El ejemplar VZV1 presenta hipapófisis prominentes en las vértebras cervicales, así como la presencia de procesos transversos robustos en las vértebras dorsales, y un cóndilo del cuadrado, para articulación con la mandíbula, plano y continuo; a diferencia de *Komensaurus carrolli*, que presenta hipapófisis conspicuas, en las vértebras cervicales, procesos transversos delgados en las vértebras dorsales, y un cóndilo del cuadrado, para articulación con la mandíbula, que se encuentra separado en dos caras articulares.

Mosasauroidea indeterminado 2

Material — VZV2 incluye una serie de 24 vértebras caudales (Figura 28).

Ocurrencia— Depósitos carbonatados del Turoniano pertenecientes a la Formación Agua Nueva, expuestos en la Cantera Huehuetla, Municipio de Huehuetla, Estado de Puebla, centro de México.

Descripción de VZV2— El ejemplar VZV2, consta de 24 centros vertebrales en vista lateral derecha. Las vértebras son procélicas, y son más largas que altas. Presentan una apófisis espinosa rectangular y alargada con una marcada flexión dirigida hacia la parte posterior. Las vértebras caudales 1 a 22 presentan chevrones, que son más largos que la apófisis espinosa, se articulan en la porción posterior del centrum, y no presentan indicios de fusión a la superficie de articulación y son aplanados; el extremo distal es más ancho que el extremo proximal. Rodeando a las vértebras se diferencia una impresión de piel en la que pueden verse escamas en el perímetro dorsal. Estas escamas son romboidales, con

la porción superior siendo más grande que la inferior, y no presentan evidencia de una quilla. Estas escamas son muy parecidas en forma y tamaño a las encontradas en el holotipo de *Vallecillosaurus donrobertoi*. Conforme se avanza hacia la región posterior, las vértebras se reducen en tamaño conservando sus proporciones. La última vértebra es muy pequeña y carece de apófisis espinosa o chevrón (Figura 28).

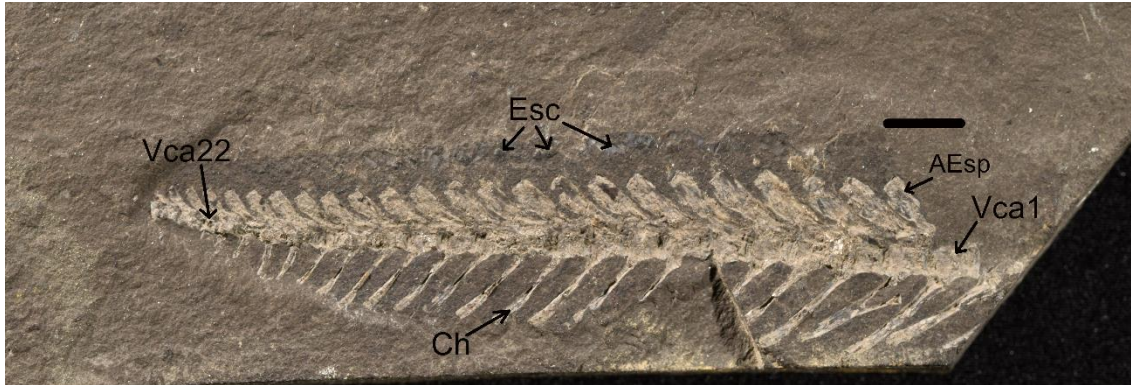


Figura 28: Ejemplar VZV2 mosasauroideo indeterminado. Abreviaciones: AEsp, apófisis espinosa; Ch, chevrón; Esc, escamas; Vca, vértebra caudal. La escala representa 10mm.

Comentarios taxonómicos de VZV 2— El hecho de que estas vértebras presenten una configuración procélica, con un ligero angostamiento en el centro del cuerpo y una reducción de los procesos zigapofisiales hasta el punto de ser casi imperceptibles al final de la serie; permiten asignar el material a la superfamilia Mosasauroidea. No hay mucho más que decir al respecto de su identidad, pues, aunque hay ciertas características particulares a VZV2, la conservación del ejemplar no es suficiente como para poder clasificarle más allá del nivel de superfamilia. Por ejemplo, los arcos hemales se encuentran articulados, descartando su posicionamiento en la subfamilia Mosasaurinae, en la cual se encuentran fusionados a la vértebra (Russell, 1967). También es posible observar que los arcos hemales se encuentran articulados a un pedúnculo ligeramente inclinado hacia atrás, y ahuecado en el centro, como en Plioplatecarpinae o Tylosaurinae. La otra similitud que presenta este ejemplar es con *Vallecillosaurus*, por la forma de las escamas. Sin embargo, sin más caracteres que puedan ser comparados, resulta imposible identificarlo apropiadamente.

Mosasauroidea indeterminado 3

Material — VZV3 (Figuras 29 y 30) incluye una serie de siete vértebras dorsales con sus respectivas costillas, y elementos de la extremidad anterior.

Ocurrencia— Depósitos carbonatados del Turoniano pertenecientes a la Formación Agua Nueva, expuestos en la Cantera Huehuetla, Municipio de Huehuetla, Estado de Puebla, centro de México.

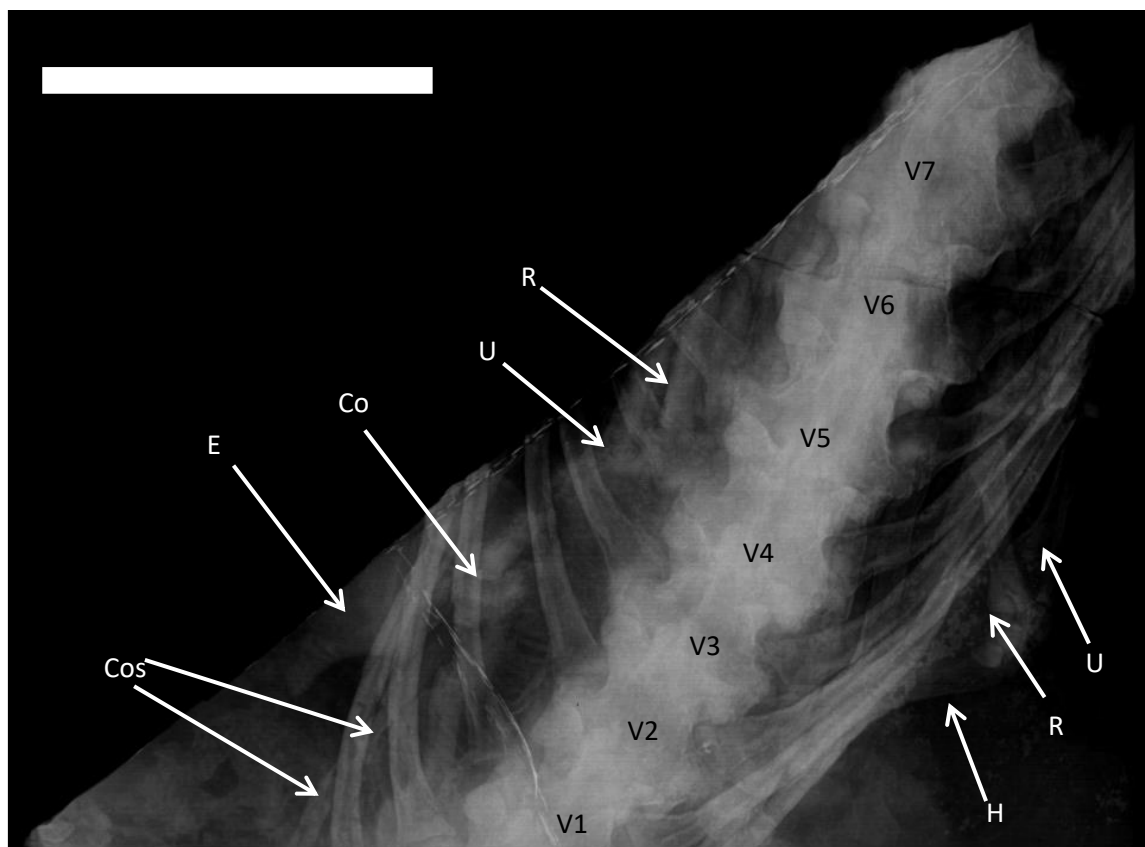


Figura 29: Mosasauroidea indet, radiografía del ejemplar VZV3 en vista dorsal. Co, coracoides; Cos, costillas; E, escápula, H, húmero; R, radio; U, ulna; V, vértebra. La barra equivale a 5 cm.

Descripción de VZV3. Este ejemplar representa una secuencia de siete vértebras dorsales articuladas (Figura 29). Aunque no puede apreciarse bien la articulación cóndilo-cotilo, estas se observan como vértebras procélicas, un poco más largas que anchas y con una ligera curvatura hacia la mitad del cuerpo vertebral, las prezigapófisis son bastante alargadas y se extienden lateralmente. Aunque las postzigapófisis son casi tan grandes como las prezigapófisis, éstas se reducen consistentemente en orden anteroposterior. Se observan ambos radios y ulnas, que tienen una forma y tamaño similar entre sí. El conjunto radio-ulna izquierdo está desarticulado, pero parece seguir articulado con la

tróclea del húmero. El húmero no se distingue completamente, pero parece tener una forma recta, y estar orientado hacia el intercentro de las vértebras 2 y 3. Las costillas son largas y presentan una cabeza articular ancha. Cada una de éstas se articula con la porción media, ligeramente anterior, de la respectiva vértebra. En el lado derecho, a la altura de V2, se puede observar la escápula y el coracoides. La escápula es ancha en su extremo distal y esbelta hacia el extremo proximal. El coracoides es cuadrado (Figura 30).

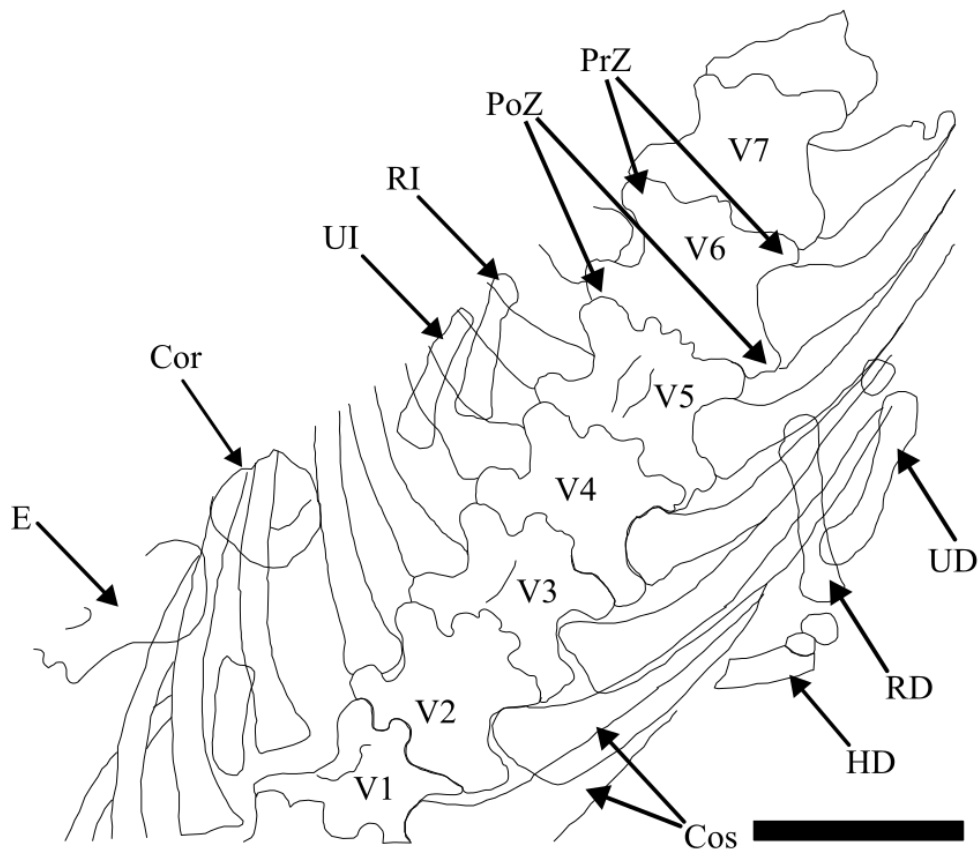


Figura 30: Mosasauoidea indet, esquema del ejemplar VZV3. Co, coracoides; Cos, costillas; E, escápula, H, húmero derecho; R, radio; U, ulna; V, vértebra. La barra equivale a 5cm.

Comentarios taxonómicos de VZV3— Con base en la configuración procélica del cuerpo vertebral, la ligera curvatura al centro del cuerpo vertebral, la presencia de costillas de una cabeza que articulan con procesos transversos poco desarrollados en la porción anterior del cuerpo vertebral, las vértebras pueden reconocerse como pertenecientes al clado Pythonomorpha (Cope, 1869) El cuerpo vertebral es similar al observado en *Aigialosaurus* por sus proporciones largo-ancho, y el adelgazamiento que sufren hacia la línea media del cuerpo vertebral. Es interesante notar que el tamaño de los procesos zigofisiales es considerablemente mayor que en otros mosasauoides, siendo más

similar la forma de las vértebras a las de *Komensaurus carrolli*, o inclusive a las de algunos varánidos.

En este trabajo, debido a las limitaciones de tiempo, no pudo dedicarse más a la limpieza, o toma de imágenes necesaria para poder tener una descripción más detallada del material. Se requiere de más trabajo para poder reconocer apropiadamente los caracteres del ejemplar que nos permitan obtener más información sobre sus relaciones filogenéticas.

Análisis filogenéticos:

Una vez codificados los datos, la matriz resultante consistió de 49 taxones con 132 caracteres, de los cuales, 79 fueron codificados para VZV1 y 19 para VZV3. Se realizó un análisis filogenético, utilizando 4 métodos, dos de parsimonia, uno sin pesar, y uno con pesos implicados; y dos estadísticos, el método de la máxima verosimilitud, y uno utilizando inferencias bayesianas. Se utilizó a *Adriosaurus suessi*, como grupo externo, al ser una especie cercanamente emparentada a los mosasauroides (Simões *et al.*, 2017). De los resultados obtenidos, no es posible llegar a un consenso con respecto a la posición de los ejemplares VZV1 y VZV3 dentro de la filogenia del grupo.

Para los análisis en los que se utilizó máxima parsimonia, los resultados fueron muy similares. En el caso del análisis no pesado, se obtuvieron 1209 árboles para el algoritmo de TBR (Figura 31), y 27 árboles para el algoritmo de NT (Figura 32). En ambos casos, todos los árboles tuvieron el mismo número de pasos, con 465, el índice de consistencia (CI) para el árbol de consenso de mayoría de máxima parsimonia no pesada, fue de 0.266, y para el obtenido a través de NT, 0.280; el índice de retención (RI) fue de 0.572, y 0.601 respectivamente. En ambos casos, se forma un nodo individual para VZV1 y VZV3, soportados, en ambos métodos, por los mismos caracteres homoplásicos. Siendo los siguientes caracteres para VZV1, sutura entre el frontal y el parietal a través de crestas entrelazadas [64-0], la saliente posterior del parietal presente [69-0], ramas suspensoras del parietal más altas que anchas [70-0], el largo del proceso supraestapedial del cuadrado, es menor que la mitad del cuadrado [79-0], 83: la forma de la fosa estapedial del cuadrado es ovalada a casi circular [84-0], la articulación del esplenial y angular es circular en vista posterior [92-0], la escápula y coracoides son casi del mismo tamaño [107-0], la escapula con una forma casi cuadrada [109-0], el maxilar no previene la participación del prefrontal en la narina [121-1], 126: la última hipapófisis se encuentra en la vértebra 8, o posterior [126-1] y 131: la sutura frontoparietal es recta [131-3]; y la ausente emarginación anterior del coracoides [40-1], para VZV3.

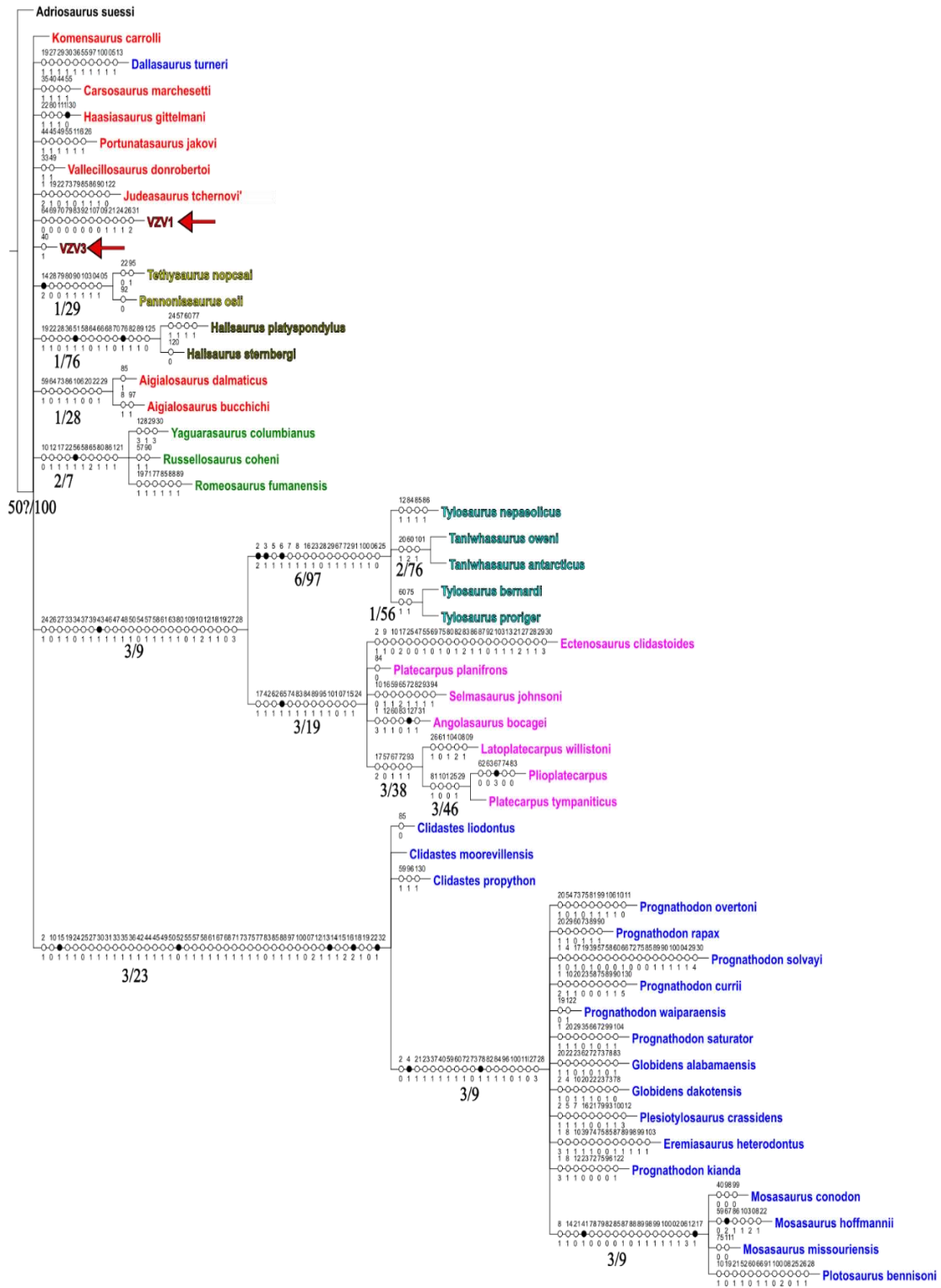


Figura 31: Resultados de los análisis filogenéticos 1. Consenso de mayoría de Máxima Parsimonia con el algoritmo TBR, los números sobre las ramas indican los valores de Bootstrap de cada clado. Las flechas indican la posición de VZV1 y VZV3. Los colores indican los grupos: Amarillo: Tethysaurinae, Azul: Mosasaurinae, Cian: Tylosaurinae, Dorado: Halisaurinae, Magenta: Plioplatecarpinae, Negro: *Adriosaurus suessi*, Rojo: Aigialosauridae, Verde: Russellosaurinae, inclusivo de *Yaguarasaurus*.

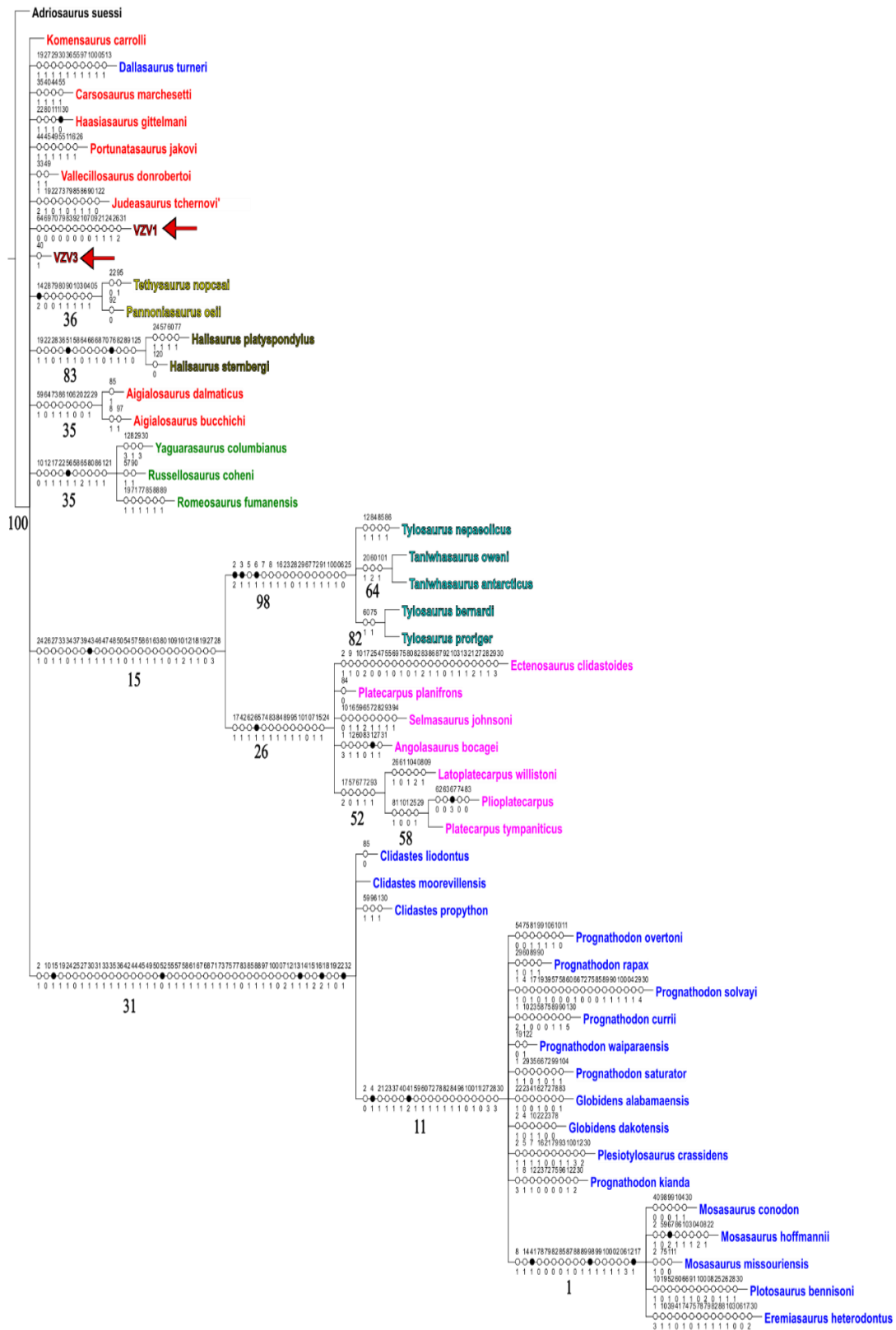


Figura 32: Resultados de los análisis filogenéticos 2. Consenso de mayoría de Máxima Parsimonia con el algoritmo NT, los números sobre las ramas indican los valores de Bootstrap de cada clado. Las flechas indican la posición de VZV1 y VZV3. La figura sigue el patrón de colores de la Figura 31.

Los resultados son sumamente dispares a los obtenidos usando pesos implicados, obteniendo 3 árboles, de 26 pasos, con un CI de 0.347 y un RI de 0.708 para el árbol de consenso de mayoría (Figura 33). La topología entre el análisis realizado sin pesos implicados, y el de nueva tecnología, difiere únicamente en el agrupamiento de ambos miembros del género *Aigialosaurus*, siendo el resto de los agrupamientos muy similar. Por otra parte, el árbol obtenido para pesos implicados hace un par de agrupamientos inusuales. En este árbol, se recupera a *Vallecillosaurus* y a *Judeasaurus*, como grupos hermanos a un clado que contiene a todo Mosasaurinae y a *Dallasaurus*; además, coloca a *Haasiasaurus* como grupo hermano de un clado que contiene a *Komensaurus* y al resto de las subfamilias comúnmente agrupadas dentro de Mosasauridae, exceptuando a Mosasaurinae. Otro detalle interesante es que, en este análisis, VZV1 es recuperado como un grupo hermano del género *Aigialosaurus*, y este grupo, se recupera formando una politomía con VZV3, *Carsosaurus*, y el grupo de *Haasiasaurus* y los mosasáuridos no mosasaurinos. Este grupo politómico, es soportado por el carácter homoplásico de la ausencia de la emarginación anterior del coracoides [40-1]; y por los siguientes caracteres sinapomórficos: el ulnare previene el contacto de la ulna con el centrale [45-0] y el elongado metacarpo I [49-0]. Lo cual resulta interesante, considerando que tanto para VZV1, como para VZV3, estos caracteres fueron codificados como desconocidos. Aún a pesar de la disparidad de los posicionamientos, los caracteres que sostienen la individualidad de VZV1, son casi los mismos que en los métodos no pesados, siendo el carácter 70-0, 79-0, 121-1, con el añadido de que la pared medial del dentario se encuentra a la altura de la base de las raíces dentales [123-0]. Tomando en consideración que el propósito principal de realizar estos análisis es poder entender las relaciones filogenéticas de los ejemplares de mosasauroides de Huehuetla, Puebla, y determinar si pertenece a alguno de los grupos de mosasauroides ya definidos; lo que podríamos rescatar de estos resultados es que estos ejemplares son mosasauroides basales con afinidades no muy bien esclarecidas. Es importante mencionar que los valores de soporte de Bootstrap para cada uno de estos análisis son sumamente bajos, con sólo unos pocos grupos teniendo un valor superior a 50.

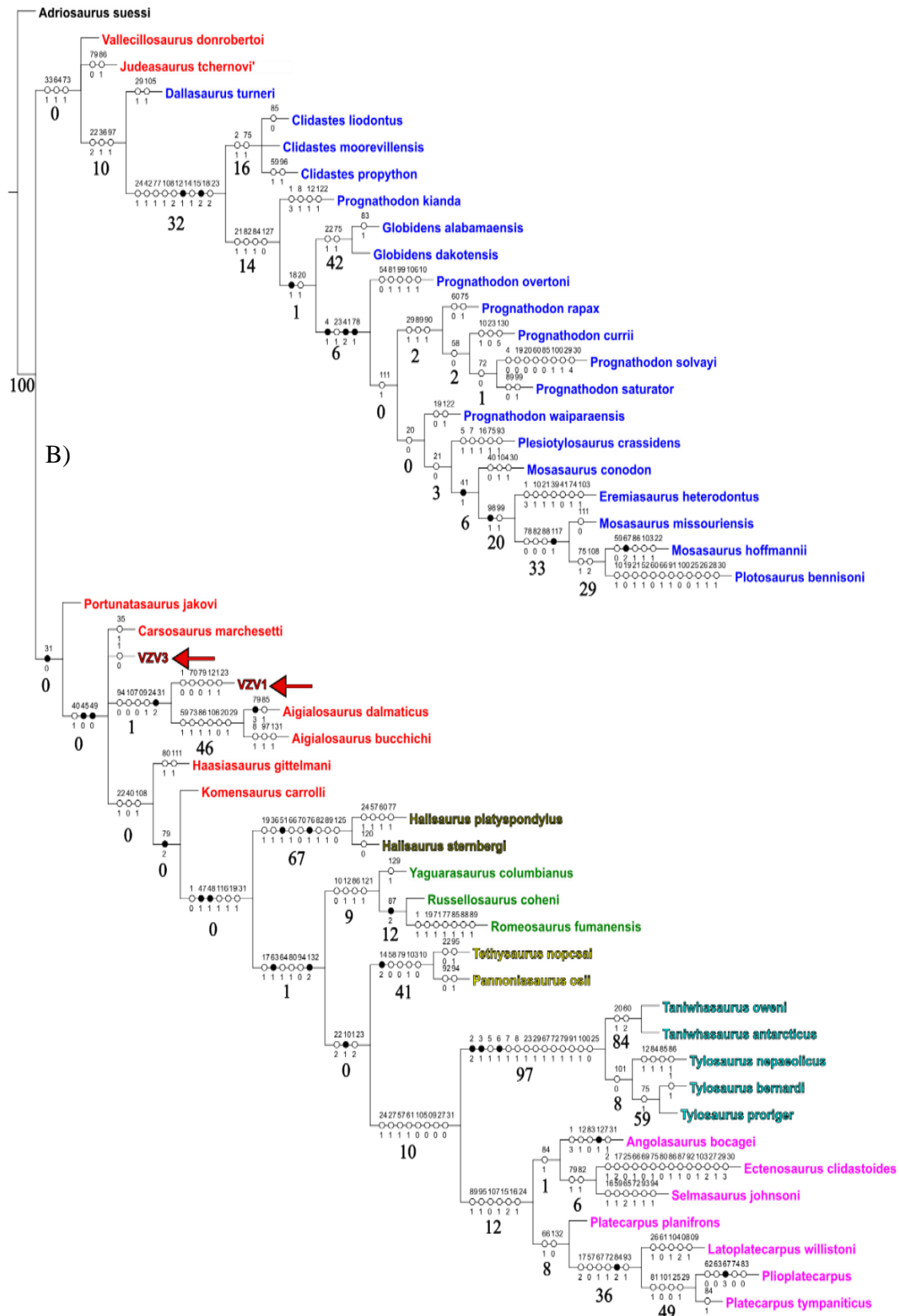


Figura 33: Resultados de los análisis filogenéticos 3. Consenso de mayoría de Máxima Parsimonia con pesos Implicados, los números sobre las ramas indican los valores de Bootstrap de cada clado. Las flechas indican la posición de VZV1 y VZV3. La figura sigue el patrón de colores de la Figura 31.

Para los métodos probabilísticos (máxima verosimilitud, e inferencia bayesiana), se recuperan árboles con menor número de politomías (Figuras 34 y 35). De manera similar a la máxima parsimonia con pesos implicados, en el método de inferencia bayesiana, se recuperan dos clados principales, uno que contiene a los mosasaurinos, más un par de aigialosaurios, y otro que contiene al resto de mosasauridae más el resto de los aigialosaurios. En contraste con el método de pesos implicados, inferencia bayesiana agrupa al género *Aigialosaurus*, *Komensaurus*, y *Haasisaurus* con los mosasáuridos no mosasaurinos, y a los mosasaurinos, con el resto de los aigialosáuridos.

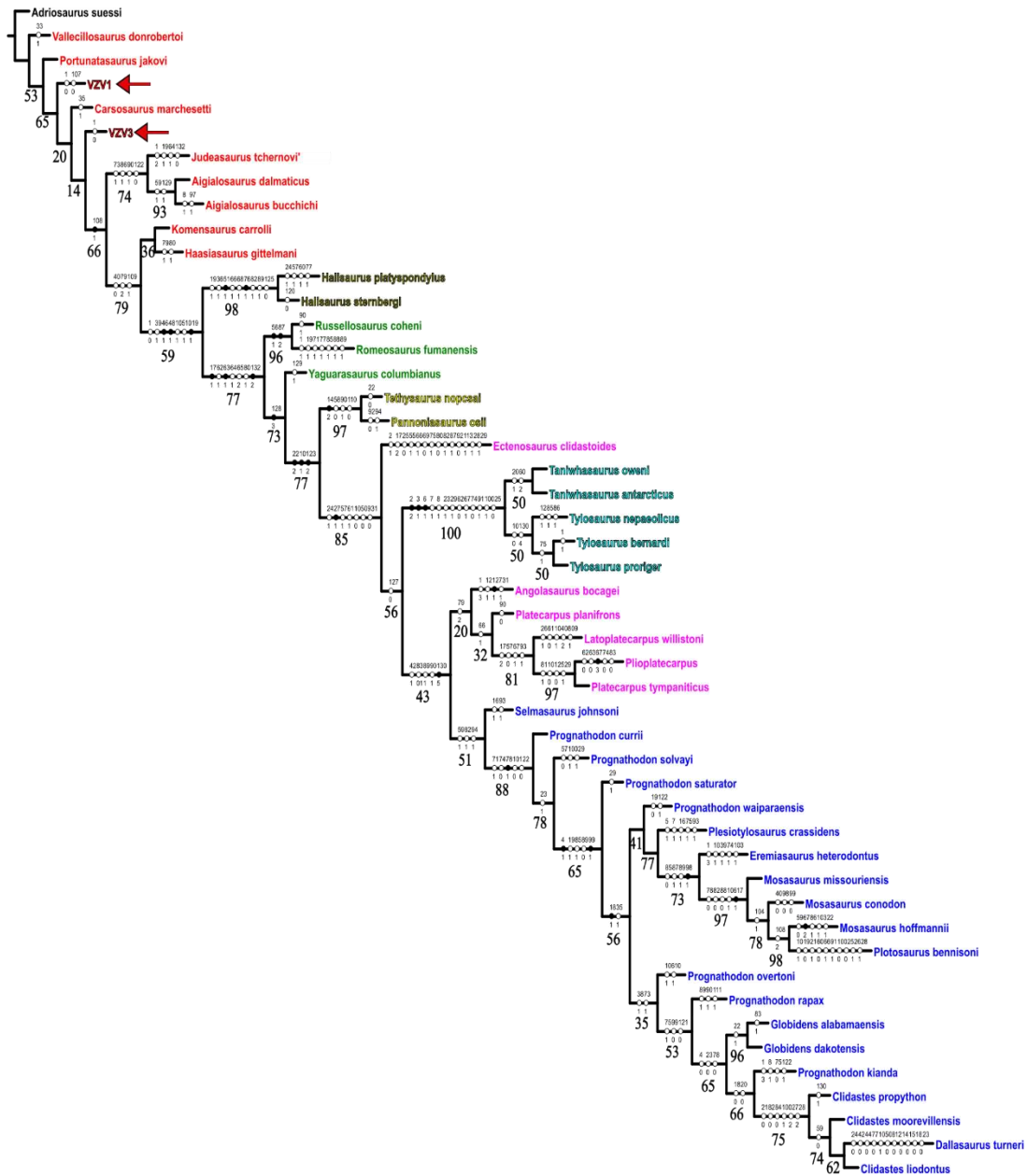


Figura 34: Resultados de los análisis filogenéticos 4. Árbol de máxima verosimilitud, los números sobre las ramas indican los valores de Bootstrap. Las flechas indican la posición de VZV1 y VZV3. La figura sigue el patrón de colores de la Figura 31.

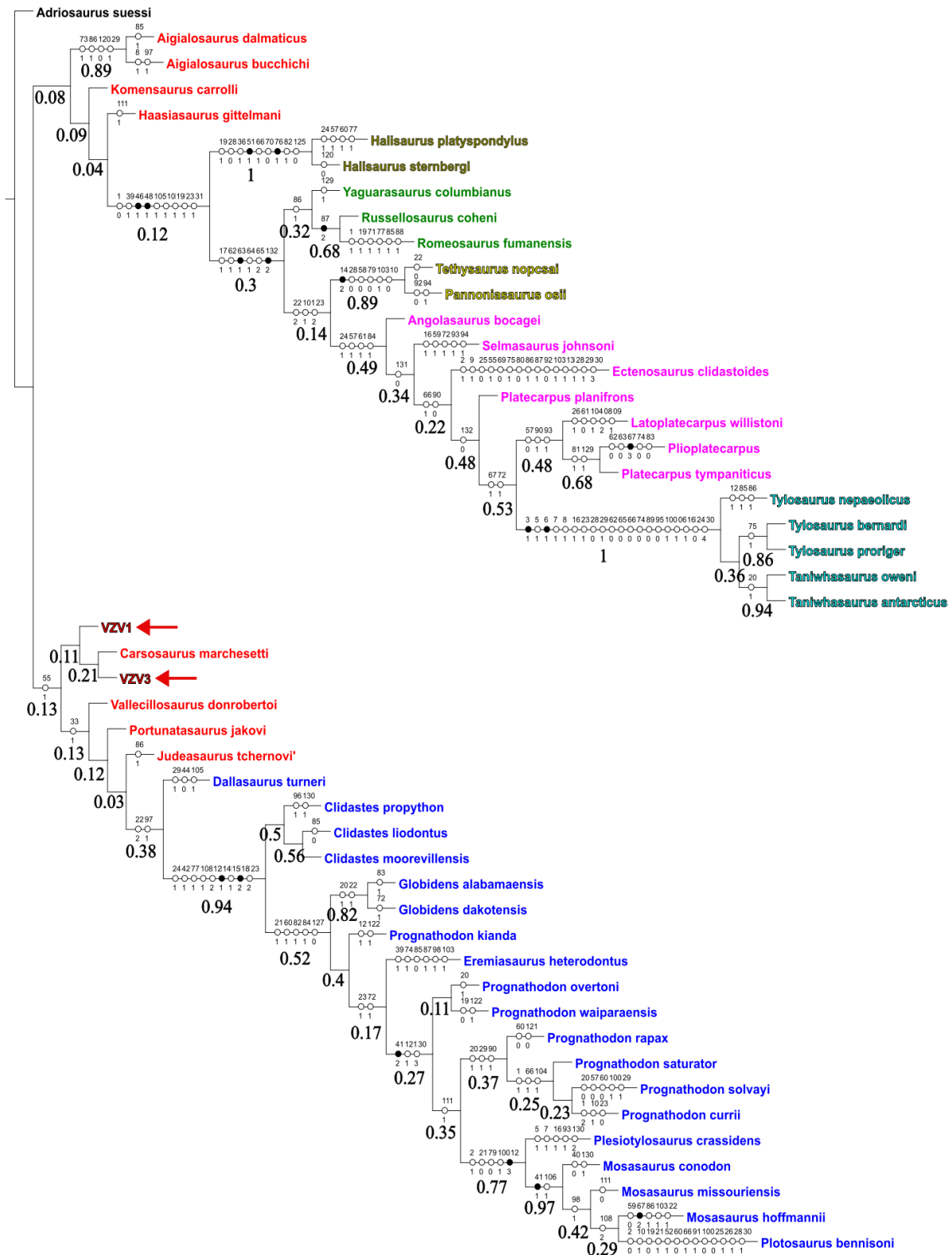


Figura 35: Resultados de los análisis filogenéticos 5. Árbol de mayor credibilidad obtenido de la inferencia bayesiana, a partir de 10001 árboles posteriores. Sobre las ramas se observan las probabilidades posteriores de cada nodo. Las flechas indican la posición de VZV1 y VZV3. La figura sigue el patrón de colores de la Figura 31.

Con la información adquirida en este trabajo no podemos asegurar que esto sea un mejor modelo de la historia evolutiva del grupo. Por una parte, se ha observado que cuando los caracteres cambian de manera heterogénea, los resultados de MV, e inferencia bayesiana, pueden estar sesgados, y ser inconsistentes estadísticamente (Kolaczkowski y Thornton, 2004), por lo que no podemos estar seguros de que los árboles reflejados sean los más correctos, si no entendemos suficientemente la historia evolutiva de los caracteres. Por otra parte, si bien es posible que las politomías representen simplemente una incapacidad para esclarecer las relaciones binomiales de un grupo (e.g., Maddison 1989; DeSalle *et al.* 1994), también se ha propuesto que las politomías pudieran representar de manera acertada la historia evolutiva de un grupo (Hoelzer y Melnik, 1994). El mayor inconveniente siendo que a pesar de ser un ejercicio de aprendizaje útil para entender el funcionamiento de los diversos métodos de análisis filogenéticos, estos no necesariamente pueden ser comparados de manera efectiva, por utilizar técnicas de búsqueda completamente distintas.

En otros aspectos, podemos encontrar ciertas generalidades respecto a la filogenia del grupo. Por ejemplo, en el caso de todos los métodos, Tethysaurinae, Halisaurinae y Tylosaurinae, siempre se recuperan como grupos monofiléticos, con la misma topología interna (Figuras 31, 32, 33, 34 y 35). Plioplatecarpinae es consistente en casi todos los árboles, excepto en el consenso de la inferencia bayesiana y en el de máxima verosimilitud, en donde se recupera como parafilético, cabe mencionar que, para este grupo, *Ectenosaurus clidastoides* es un taxon problemático, el cual ha aparecido fuera de este grupo en algunos análisis (Conrad *et al.*, 2010). Mosasaurinae es consistente en la mayoría de los resultados, aunque, presenta una estrecha relación con mosasaurios que presentan la característica plesio pedal, como *Dallasaurus turneri* (Simões *et al.*, 2017) o *Vallecillosaurus donrobertoi* (Mekarski, 2017). En ninguno de los casos presentados anteriormente, se puede encontrar un consenso para las relaciones entre los miembros de la Familia Aigialosauridae, con sus representantes apareciendo en diversos puntos a lo largo del árbol en cada método, generalmente siendo encontrados en una politomía en la base del árbol. Lo cual bien, podría indicarnos que necesitamos obtener más información, o bien aprovechar de manera distinta la información que tenemos a la mano, haciendo cambios a la matriz actual, para poder tomar en consideración lo fragmentario de estos ejemplares; o podría ser que efectivamente estos taxones se diversificaron en tiempos

muy similares, haciendo difícil el permitir aclarar sus relaciones filogenéticas. Interesantemente, en el caso del análisis por máxima verosimilitud, es el único caso en el que la familia Mosasauridae es recuperada como un grupo monofilético que contiene únicamente a taxones con la condición hidropodial, con excepción de *Dallasaurus turneri*; mientras que los aigialosaurios formarían un grupo parafilético. De lo que se puede desprender en los resultados, está el hecho de que VZV1 y VZV3, no siempre aparecen cercanos, pudiendo ser este, un indicio de que probablemente no pertenecen al mismo taxón. Lo más interesante de estos ejemplares, es que, contrario a lo que se consideró originalmente, representarían taxones más basales que *Vallecillosaurus*, aunque esto bien podría ser consecuencia de la falta de información congruente entre ellos, ya que los ejemplares de Huehuetla corresponden a la porción anterior del cuerpo, mientras que *Vallecillosaurus*, corresponde a la porción posterior.

Analizando la matriz de datos, es importante notar que *Vallecillosaurus* cuenta únicamente con 11 caracteres codificados, siendo estos: dos vértebras sacras [33-0], algunas apófisis espinosas se alargan posterior a la cola [34-1], el arco hemal, es aproximadamente 1.5 veces más grande que el arco neural [35-1]; los arcos hemales, se encuentran articulados [36-0], la cola no presenta curvatura [37-0], la cresta iliaca es elongada y cilíndrica, no articula con las vértebras sacras [50-1], 52: el tubérculo púbico se observa como una protuberancia elongada cerca de la línea media del eje de este hueso [52-0], el foramen crural del astrágalo tiene muescas, y no presenta articulación para la tibia [54-0], las falanges son elongadas [117-0], 118: las epífisis articulares están formadas de cartílago osificado [118-0], y la ausencia de hiperfalangia, [119-0]. Este hecho levanta la duda de si los resultados obtenidos con esta información son confiables como para decidir que ese ejemplar realmente representa un taxón distinto, o que sus relaciones con los otros mosasauroides están bien representadas en los árboles. Sería relevante hacer un análisis de la matriz, para reconocer cuales pueden ser los caracteres que nos brinden más información filogenética dentro de Mosasauoidea, y comparar contra los caracteres presentes en *Vallecillosaurus*, para verificar la credibilidad de los resultados.

Por otra parte, no parece haber un consenso directo entre los caracteres que soportan de manera independiente a los dos principales grupos de mosasaurios que se forman en los diferentes análisis. Para el análisis de máxima parsimonia, mosasaurinae es soportado de manera no homoplásica por los siguientes caracteres tuberculos basioccipitales, largos,

paralelos y sobresalientes en un ángulo de 45° [15-1], 52-0, ectepicóndilo del húmero (radial) presente [114-1], epífisis articulares ausentes, o muy delgadas [118-2], y el frontal invade al parietal a través de una pestaña medial [131-1] mientras que el clado que agrupa al resto de los mosasaurios hidropodiales, es soportado por el carácter cresta medial del húmero ubicada medialmente [43-1]. En el caso de la máxima parsimonia con pesos implicados, el clado que se forma, que incluye a VZV1, VZV3, y a los mosasaurios hidropodiales (excepto mosasaurinae), no es soportado por ningún carácter no homoplásico. Sin embargo, el grupo que se forma, excluyendo a los aigialosaurios, es soportado por los caracteres no homoplásicos: menos de cinco huesos del carpo [47-1], y pisciforme ausente [48-1]. En el mismo árbol, mosasaurinae, excluyente de *Dallasaurus turneri*, está soportado por los caracteres 114-1 y 118-2. Por otra parte, en el caso de la inferencia bayesiana, no hay un carácter que soporte de manera no homoplásica ninguno de los dos principales grupos que se forman, aunque los clados que se forman de manera interna, que excluyen a los aigialosaurios, si pueden ser soportados por caracteres no homoplásicos, 114-1 y 118-2 para mosasaurinae, y los caracteres: 46-1 y 48-1 para el otro clado de mosasaurios hidropodiales. En el caso de la máxima verosimilitud es el único caso en que se soporta la familia Mosasauridae, soportada por los caracteres no homoplásicos 46-1, 48-1 e hiperfalangia presente [119-1]; pero incluso en este caso, la familia Aigialosauridae formaría un grupo parafilético. En todos los casos, la inclusión de los aigialosáuridos en los grupos, complica la formación de grupos soportados por caracteres constantes. En todos los casos, Mosasaurinae es soportada por la presencia de un ectepicóndilo radial prominente, y la reducción, o ausencia de epífisis apendiculares. Mientras tanto, el otro grupo de mosasaurios hidropodiales, parece estar consolidado por la reducción del tamaño del carpo, un carácter al cual no se le había prestado mucha atención anteriormente.

DISCUSIÓN:

Nuevo mosasauroideo basal de la Formación Agua Nueva:

VZV1 presenta tres caracteres que son comunes a todos los mosasaurios: el margen de las narinas (la apertura nasal) se encuentra ubicada cercana a la mitad del rostro del animal; fusión en los huesos del frontal; el proceso supraestapedia del cuadrado se encuentra muy desarrollado y forma un arco en conjunto con el proceso infraestapedia; y, la articulación entre el angular y el esplenial está bien definida. La definición actual del grupo Aigialosauridae, describe a los aigialosaurios como mosasaurios basales, de acuerdo con la configuración de sus extremidades, la forma de sus vértebras caudales, y la presencia de contacto entre la cintura pélvica y la columna (Mekarski, 2017). Lamentablemente, debido a la ausencia de elementos posteriores a la caja torácica, es imposible determinar la morfología de las vértebras caudales, o saber si existe contacto entre los huesos de la cadera de VZV1, y la columna. Sin embargo, de acuerdo con la morfología de los huesos de las extremidades anteriores, se puede deducir que VZV1 presenta la condición plesiopodial, por lo tanto, podemos asignarlo tentativamente a la familia Aigialosauridae. Sin embargo, es necesario considerar que basado en los resultados de los análisis realizados, la familia Aigialosauridae no es soportada por ninguno de los análisis como un grupo válido, según la definición actual, como ha sido sugerido por Caldwell (2012), y Mekarski (2017). Por lo anterior, el ejemplar VZV1 es considerado como un mosasauroideo basal con afinidad a los mosasaurinos. Lo cual es consistente con lo reportado por Zavaleta-Villarreal (2015), quien lo identificó como un mosasauroideo basal.

El ejemplar referido como VZV1 presenta una serie de características únicas entre los mosasauroides. El frontal del ejemplar es más grueso en su porción anterior que en otros “aigialosaurios”, y presenta una divergencia muy pronunciada en el borde con el parietal, como se ha observado en el género *Mosasaurus*. El prefrontal es similar en forma y tamaño al de *Aigialosaurus dalmaticus*, y no se arquea tanto sobre la órbita como en *Aigialosaurus buccichi*. La apertura para las narinas, en los maxilares, resulta pequeña, en relación con el total del largo del maxilar, en comparación con otros ejemplares (Figura 34). Esta combinación única de caracteres, sugieren que podría tratarse de una nueva especie de mosasauroideo. Interesantemente, es el primero dentro de los “aigialosáuridos”

en que se reporta la superficie alveolar, que, aunque no se distingue perfectamente, es posible aproximar, tomando en cuenta el diámetro de los alveolos que soportaba cuatro dientes. Carácter que, aunque se había propuesto anteriormente (Carroll y DeBraga, 1992), no se había confirmado.

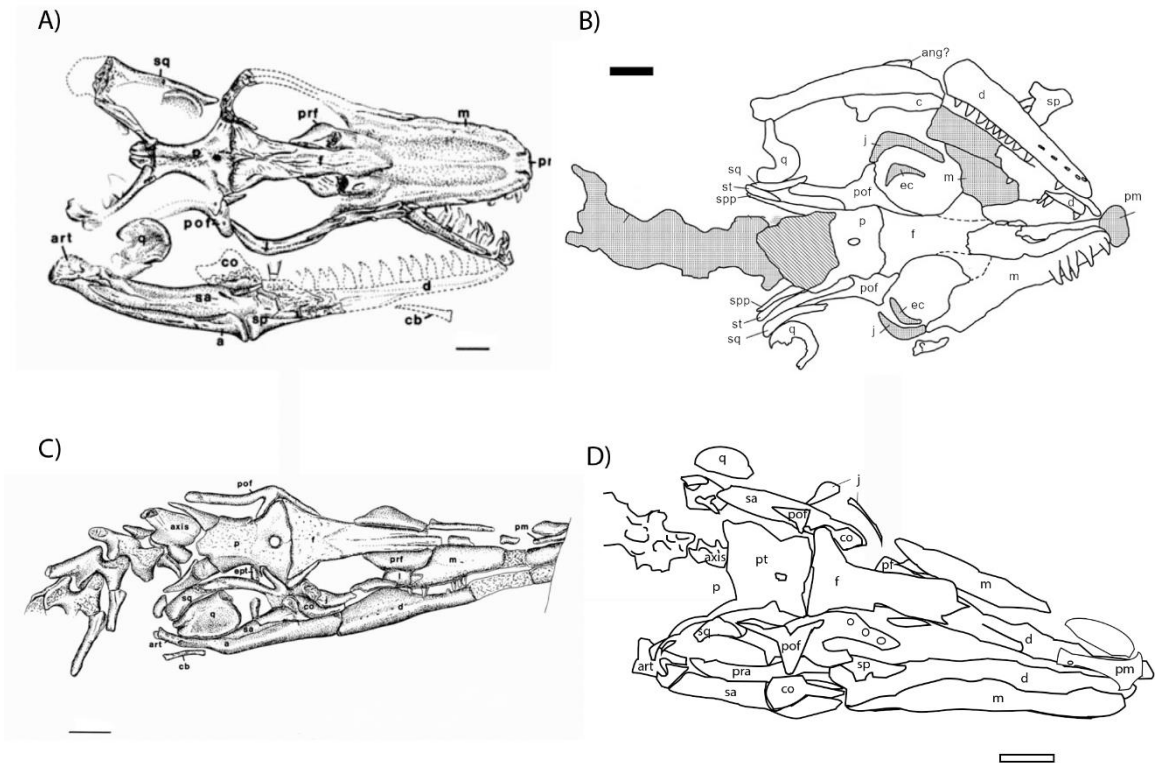


Figura 36: Comparación de imágenes interpretativas del ejemplar VZV1 con diferentes aigialosaurios. A) Cráneo del holotipo de *Aigialosaurus buccichi*, ejemplar no catalogado resguardado en el Naturhistorisches Museum Wien (Museo de Historia Natural en Viena), tomado de Carroll y DeBraga (1992). B) Holotipo de *Judeasaurus tchernovi*, HUJIP4000, tomado de Haber y Polcyn (2005). C) Cráneo del holotipo de *Aigialosaurus dalmaticus*, BSP 19021150 I, tomado de Carroll y DeBraga (2005). D) Dibujo interpretativo del cráneo del ejemplar VZV1. Abreviaturas: ang. angular, art. articular, cb. ceratobranquial, co. coronoideo, d. dentario, ec. ectopterigoideo, f. frontal, m. maxilar, p. parietal, pf. prefrontal, pm. premaxilar, pof. postorbitofrontal, pra. prearticular, pt. pterigoideo, q. cuadrado, sa. surangular, sp. esplenial, spp. rama suspensora del parietal, st. supratemporal. La barra equivale a 10mm.

Sería de esperarse que VZV1 sea más cercano a *Vallecillosaurus donrobertoi*, tanto por su edad (Turoniano), como por su ubicación geográfica, dentro de la Formación Agua Nueva. Aun así, cabe considerar que una comparación apropiada con *Vallecillosaurus donrobertoi*, no resultó posible, ya que el material publicado por Smith y Buchy (2008), no se corresponde anatómicamente con el material del ejemplar VZV1, ni con el de VZV3. A pesar de que información referente a *Vallecillosaurus* está presente en la literatura (Ifrim *et al.*, 2008), el estudio directo de los ejemplares referidos proporcionaría

una visión más completa, aunque lamentablemente estos ejemplares no se encuentran disponibles para su estudio.

Si el material es verdaderamente un taxón distinto que *Vallecillosaurus donrobertoi*, esto nos estaría hablando de una variedad considerable de mosasauroides plesiopodiales a finales del Turoniano, que, con la ayuda de futuros análisis, pudiera ofrecernos más evidencias respecto a la hipótesis de las múltiples ocurrencias del desarrollo de la condición hidropodial.

Comentarios sobre la filogenia obtenida

Los resultados dispares obtenidos de los análisis filogenéticos hacen evidente que uno de los principales problemas que nos impiden aclarar la filogenia de este grupo de reptiles semiacuáticos, es que las matrices de caracteres que se tienen actualmente no nos permiten aprovechar al máximo la información que tenemos disponible, ya que no consideran la falta de ejemplares y la calidad de éstos. Los aigialosaurios presentan un registro fósil sumamente fragmentario, puesto que de las diez especies que se consideraron en este trabajo, sólo tres de ellas están representadas por material en el que se reconozca al menos 50% del cráneo. De los diez taxa que fueron ingresados en la matriz de datos, sólo cuatro de ellos tienen al menos 50% de los caracteres codificados, y de estos cuatro, *Haasiasaurus gitelmani* cuenta con pocos elementos del cráneo superior, VZV1 no cuenta con elementos posteriores de la región dorsal, y los cráneos de *Aigialosaurus dalmáticus*, y *Judeasaurus tchernovi*, se encuentran sumamente deformados.

Es necesario reevaluar los caracteres mismos, y el peso que tienen dentro de la matriz, así como el impacto de cada uno de los taxones; para poder obtener una hipótesis filogenética más confiable. Caracteres que con anterioridad se han considerado de gran importancia para la definición de estos grupos, como las condiciones hidropodial e hidropélvica (Simões, *et al.*, 2017; Madzia y Cau, 2017), aparecen como homoplásicos en los presentes análisis. Mientras tanto, caracteres a los que no se les ha prestado tanta atención, como la forma de la escápula, húmero, y huesos del carpo, y en general la cintura escapular, son los caracteres que soportan los diferentes grupos que se forman en cada uno de los análisis. Cabe considerar, que esto puede también ser un producto del tipo de información que está presente de manera más constante en los diferentes taxones

evaluados, pudiendo generar un sesgo que afecte los resultados obtenidos por cada método.

Aigialosauridae, una familia problemática:

Otros estudios previos han intentado esclarecer la gran complejidad que representan las relaciones de la superfamilia mosasauroidea (Carroll y DeBraga, 1992; DeBraga y Carroll, 1993; Lee, 1997; Lee, 1998; Caldwell, 1999; Lee y Caldwell, 2000; Rieppel y Zaher, 2000; Caldwell y Palci, 2007; Dutchark *et al.*, 2009), sin embargo, hasta hace poco, todos los análisis que se habían realizado usaron únicamente métodos de máxima parsimonia. En 2017 Simões *et al.*, realizaron un análisis más a detalle de las relaciones del grupo, donde empezaron a utilizarse métodos estadísticos para tratar de esclarecer la filogenia de los mosasaurios. A pesar de esto Madzia y Cau (2017), criticaron sus métodos por no incluir información estratigráfica para datar las ramas de los árboles en los métodos probabilísticos. Este paso tampoco fue considerado durante este estudio, por inconvenientes asociados al tiempo. Sin embargo, aunque la información estratigráfica podría habernos dado información nueva, no necesariamente habría sido el elemento fundamental para la resolución de las relaciones filogenéticas del grupo. En cualquier caso, ambos estudios recuperan un Mosasauroidea que es monofilético, con un único surgimiento de la condición hidropodial e hidropélvica. En ambos casos, los únicos miembros de Aigialosauridae, que se incluyen fueron *Aigialosaurus dalmaticus*, *A. buccichi* (considerado por Madzia y Cau, como suficientemente diferente de *A. dalmaticus*, como para reconocer al género *Opetiosaurus*), y *Komensaurus carrolli*, sesgando de alguna manera los resultados hacia la obtención de una única ocurrencia de las adaptaciones hacía la vida marina. Más adelante, Mekarski (2017), realizó un análisis de las adaptaciones a la vida marina de escamosos cretácicos, en los cuales incluyó más especies reconocidas como aigialosaurios, así como dolicosaurios y otros pitonomorfos basales. Los resultados obtenidos en el presente trabajo son más similares a los obtenidos por Mekarski en 2017, en la sección 1, del capítulo 5 de su trabajo, específicamente respecto a la topología de sus árboles, en donde se observan dos clados de mosasaurios más derivados. Lo único claro de los resultados obtenidos por los más recientes análisis filogenéticos de los mosasaurios (Bell y Polcyn, 2005; Simões *et. al*, 2017; Mekarski, 2017) y el presente trabajo, es que existen dos grupos, uno conformado por los miembros

de la subfamilia Mosasaurinae y otro que incluye al resto de las especies que comúnmente se incluyen dentro de la familia Mosasauridae, con aquellas especies originalmente considerados en la familia Aigialosauridae, dispersas en ambos grupos. La ambigüedad, producto de un registro fósil tan pobre para los mosasauroides basales, puede ser la razón de que las relaciones entre estas especies no puedan ser resueltas actualmente. Sin embargo, no es la única causante de las dificultades actuales.

Uno de los grandes problemas que presenta la filogenia del grupo está en la calidad de los datos que son ingresados en la matriz, los cuales son independientes del método utilizado para la búsqueda de árboles, y que tienen un mayor impacto sobre la robustez de los resultados obtenidos. Una gran cantidad de especies, particularmente de aigialosaurios tienen una enorme cantidad de caracteres ausentes en la matriz, producto de la falta de material que pueda ser referido a cada una de las especies. Siete de las especies consideradas como aigialosáuridos están representadas por un solo ejemplar, con un pobre estado de conservación o muy fragmentario (Mekarski, 2017). Un buen ejercicio sería analizar los caracteres que actualmente son considerados dentro de la matriz, y ver si con la información que tenemos a mano, realmente estamos obteniendo la mayor información filogenética de cada ejemplar. En caso contrario, sería bueno analizar si posible hacer modificaciones, que permitan tomar en consideración lo fragmentario de algunos taxones. Y si la matriz nos permite obtener información confiable de hasta los taxones fragmentarios, entonces analizar cuál es el problema que nos impide resolver las relaciones del grupo, hoy en día.

El estado fragmentario del registro fósil de los miembros más basales de Mosasauroides, hace que discernir las relaciones filogenéticas de este gran grupo sea difícil con las herramientas y métodos que se han venido utilizando hasta ahora. Con los resultados obtenidos a través de los análisis filogenéticos, es claro que los grupos conocidos como Mosasauridae y Aigialosauridae no son válidos de la manera en la que están definidos actualmente, y no describen más que dos categorías de mosasaurios, uno plesiopodial, y el otro hidropodial. Inclusive, podría considerarse la idea de que, como ha mencionado anteriormente Caldwell (2012), el clado conocido como Mosasauroides, tampoco existe en la manera en la que se le ha conceptualizado hasta el momento. Los mosasaurios son un grupo de reptiles marinos que lograron dominar los mares del Cretácico Tardío de manera muy exitosa, sin embargo, la superfamilia Mosasauroides, no sólo encapsula a los miembros acuáticos de este grupo, sino que también incluye a

formas menos adaptadas a la vida marina como *Aigialosaurus*, *Komensaurus carrolli*, y los demás considerados como aigialosaurios. Es por ello por lo que Caldwell (2012) postula la creación de un grupo conocido como “Aigialosauroidea”, sugiriendo que ello encapsularía mejor la historia filogenética del grupo. Según Caldwell (2012), lo que en realidad son los mosasaurios, es un grupo de lagartos semiacuáticos, con una condición plesiopodial inicial, que lograron desarrollar adaptaciones a la vida acuática, alcanzando una condición hidropodial, al menos dos veces a lo largo de su historia evolutiva. No sería necesario encajonar a los aigialosaurios y a los “verdaderos mosasaurios” en dos grupos, si no que formarían parte de un conjunto más grande e inclusivo que quizá permitiría una mejor comprensión de la historia evolutiva de estos animales, al eliminar el sesgo que se tiene actualmente sobre estos dos grupos.

Sin importar qué grupos decidamos conservar o modificar, es claro que es necesario obtener más información, o información más clara, para poder entender mejor a este interesante grupo. Es por tanto que es tan importante el describir nuevos ejemplares que puedan ofrecernos más información; así como revisar la información que estamos plasmando en las matrices actuales.

CONCLUSIONES Y COMENTARIO FINAL:

El espécimen VZV1 representa una nueva ocurrencia de un mosasauroideo basal para Norteamérica, y aunque aún es necesaria una comparación más completa con *Vallecillosaurus*, parece representar un nuevo mosasauroideo basal de la formación Agua Nueva. Este ejemplar, pareado con la reciente descripción de *Yaguarasaurus* para el noreste del país (Jiménez-Huidrobo *et al.*, 2021), nos sugiere de una importante diversidad de mosasaurios basales en México. Esta amplia variedad de representantes de diversos grupos dentro de Mosasauroidea podrían evidenciar que, aunque los mosasaurios se encontraban ya en camino a una vida completamente acuática, diversos linajes fueron capaces de lograr estas adaptaciones de manera independiente. Sin embargo, aún es necesario realizar más trabajo al respecto, para llegar a una conclusión más clara.

El fósil VZV3 por otra parte aún requiere de más estudio. La morfología que presentan las vértebras de este ejemplar se había considerado originalmente como más afín a la de un dolicosaurio, que a la de un mosasauroideo. Los procesos pre y poszigapofisiales se observan muy desarrollados, brindándole a la vértebra una apariencia cuadrada, de manera similar a las vértebras de *Doliosaurus longicollis*. A pesar de ello, bajo un mayor escrutinio, se observó la posibilidad de que su morfología no fuera realmente tan distinta de la de las vértebras de VZV1. Es por ello por lo que más trabajo y una descripción más detallada son necesarios para poder determinar apropiadamente las afinidades de VZV3.

La superfamilia Mosasauroidea es un grupo de reptiles marinos sumamente complejo, y ha sido un verdadero reto, desde su concepción, el poder entender la historia evolutiva de estos animales. Desde la perspectiva de sus relaciones externas, y sobre todo al tratar de establecer sus relaciones internas. Con los datos que se encuentran disponibles al finalizar este trabajo, lo único que es claro, es que aún es necesario mejorar en la cantidad, y calidad de la información que se tiene de este tan complejo y diverso grupo de escamosos, ya sea por encontrar ejemplares más completos de mosasauroideos basales, o al modificar las matrices actuales, para poder obtener la mayor posible de los ejemplares que se tienen actualmente.

No obstante, los resultados de los análisis pueden ofrecer apoyo a la idea de que la aparición del estado hidromórfico se dio en más de una ocasión a lo largo de la evolución del grupo. Esto debido a la presencia de dos principales grupos que a su vez contienen a las subfamilias mejor reconocidas de Mosasauridae. Esto es soportado además por el

posicionamiento tan inconsistente de las especies actualmente clasificadas en Aigialosauridae, las cuales en general son reconocidas por la condición primitiva de sus extremidades. Esto contrasta fuertemente con la concepción original del grupo, donde un grupo de escamosos con rasgos semiacuáticos (Aigialosauridae), dan origen a un grupo de organismos con extremidades como remos (Mosasauridae). Aun así, eso queda fuera del alcance de este trabajo, y es algo que pudiera ser retomado en un trabajo futuro, que se enfoque más en resolver estas relaciones filogenéticas.

Como comentario final, es importante mencionar el tema de la falta de información en paleontología. Es un tema que ya ha sido discutido con anterioridad (Gauthier, 1986; Gauthier *et al.*, 1988; Gauthier *et al.*, 2012; Novacek, 1992; Wilkinson y Benton, 1995), y aunque se han propuesto diversos métodos para ayudar a contrarrestar este problema (Escapa y Pol, 2011; Pol y Escapa, 2009), no hay aún una solución que sea aplicable a todos los casos. La efectividad de los diversos métodos para poner a prueba la robustez de la información que se le da a los programas que realizan estos análisis, es dependiente de cada caso particular, y el dilema que se pretenda resolver. Y aún está el problema de que el usuario debe ser capaz de entender el funcionamiento de los programas, y las implicaciones de los resultados, para poder decidir cuál de sus resultados, si acaso hay uno que, represente mejor la historia evolutiva del grupo de interés (Grant *et al.*, 2003).

Por ejemplo, en el caso particular de este trabajo, los métodos probabilísticos (máxima verosimilitud, e inferencia bayesiana), obtienen árboles mejor resueltos (con menos politomías). Pero esto no es necesariamente un reflejo de que sean una mejor representación de las hipótesis filogenéticas para el grupo en cuestión, sino un resultado del método de búsqueda en sí (Goloboff y Pol, 2005). Y, en cualquier caso, las probabilidades de cada uno de los nodos son sumamente bajas, en cualquiera de los dos métodos, haciendo que cualquiera de las hipótesis propuestas por estos árboles, sean igual de dudosas. En el caso de los métodos de máxima parsimonia, los dos métodos no pesados, presentan árboles con una gran cantidad de politomías en la base, resultado que, si bien podría ser a causa de la gran cantidad de ambigüedad producto de una matriz incompleta (con muchas incógnitas), también podría ser el reflejo de la historia evolutiva de los mosasauroides, como resultado de múltiples eventos de evolución convergente.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvarado-Ortega, J., Cantalice K.M., Martínez-Melo A., García-Barrera P., Than-Marchese B.A., Díaz-Cruz J.A., Barrientos-Lara J.I., (2019a). Tzimol, a Campanian marine paleontological site of the Angostura Formation near Comitán, Chiapas, southeastern Mexico, *Cretaceous Research*,
- Alvarado-Ortega J, Cantalice K.M., Barrientos-Lara J.I., Díaz-Cruz J.A., Than-Marchese B.A., (2019b). The Huehuetla quarry, a Turonian deposit of marine vertebrates in the Sierra Norte of Puebla, central Mexico, *Palaeontologia Electronica*, 22(1:13): 1-20.
- Arambourg C., (1943). Note préliminaire sur quelques poissons fossiles nouveaux. *Bulletin de la Société géologique de France*, 5(4-6): 281-288.
- Aranda-Manteca F.J., Stinnesbeck W., (1993). Primer registro de mosasaúridos en el noreste de México, p. 1-8, en Pola C, Ramírez JA, Rangel MM, Navarro I (eds.), *Actas Facultad de Ciencias de la Tierra*, 8, UANL, México.
- Bardack, D., Teller-Marshall S. (1980). Tselfatia, a Tethyan Cretaceous teleost; first records from North America and Yugoslavia. *Journal of Paleontology*. 54 (5): 1075–1083.
- Bardet N., Pereda Suberbiola, X., Iarochene M., Bouya B., Amaghaz M., (2005). A new species of *Halisaurus* from the Late Cretaceous phosphates of Morocco, and the phylogenetical relationships of the Halosaurinae (Squamata: Mosasauridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143: 447–472.
- Bell G.L.J., (1997). A phylogenetic revision of North American and Adriatic Mosasauroida; pp. 293–332 in J. Callaway and E. Nicholls (eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, California.
- Bell G.L.J., Polcyn M., (2005) *Dallasaurus turneri*, a new primitive mosasauroid from the Middle Turonian of Texas and comments on the phylogeny of Mosasauridae (Squamata). *Netherlands Journal of Geoscience*. 84: 177.
- Buchy M.C., (2007). Mesozoic marine reptiles from north-east Mexico: description, systematics, assemblages and palaeobiogeography. Tesis doctoral, Universität Heidelberg, Alemania.
- Buchy M.C., Smith K.T., Frey E., Stinnesbeck W., González-González A.H., Ifrim C., López-Oliva J.G., Porrás-Muzquiz H., (2005). Annotated catalogue of marine squamates

(Reptilia) from the Upper Cretaceous of northeastern Mexico. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3): 195-205.

-Buchy M.C., Frey E., Stinnesbeck W., López-Oliva J.G., (2007). Cranial anatomy of a Maastrichtian (Upper Cretaceous) mosasaur (Squamata, Mosasauridae) from north-east Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(1): 89-103.

-Caldwell M.W., (1999). Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 125: 115-147.

-Caldwell M.W. (2012). A challenge to categories: “What, if anything, is a mosasaur?”. *Bulletin of the Society of Geology, France*. 183(1): 7-34.

-Caldwell M.W., Carroll R.L., Kaiser H., (1995). The pectoral girdle and forelimb of *Carsosaurus marchesetti* (Aigialosauridae), with a preliminary phylogenetic analysis of mosasauroids and varanoids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 516-531.

-Caldwell M.W, Palci A., (2007). A new basal mosasauroid from the Cenomanian (U. Cretaceous) of Slovenia with a review of mosasauroid phylogeny and evolution. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 27: 863-80.

-Carroll R.L., deBraga M., (1992). *Aigialosaurus*: mid-Cretaceous varanoid lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 12: 66–86.

-Conrad J.L., Ast J.C., Montanari S., Norell M.A., (2010). A combined evidence phylogenetic analysis of Anguimorpha (Reptilia: Squamata). *Cladistics*, 27(3).

-Cope E.D., (1869). On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, 12: 250–266.

-DeBraga M., R.L. Carroll., (1993). The origin of mosasaurs as a model of macroevolutionary patterns and processes. *Evolutionary Biology*. 27:245–322.

-DeSalle R., Absher R., Amato G., (1994). Speciation and phylogenetic resolution. *Trends Ecol. Evol.* 9:297–298.

-Dollo L., (1884). Le mosasaure. *Revue des Questions Scientifiques XVI*:648-653.

-Driscoll D.A., Dunhill A.M., Stubbs T.L., Benton M.J., (2018). The mosasaur fossil record through the lens of fossil completeness, *Paleontology*. *Paleontology (Journal)*, 62(1): 51-75.

-Dutcharck A.R., (2005) A review of the taxonomy and systematics of aigialosaurs. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3): 221 – 229

- Dutchark A.R., Caldwell M.W., (2009). A redescription of *Aigialosaurus* (= *Opetiosaurus*) *bucchichi* (Kornhuber, 1901) (Squamata: Aigialosauridae) with comments on mosasauroid systematics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 437-52.
- Eberth D, Sampson S.D., Rodríguez-De-La-Rosa R.A., Aguillón-Martínez M., Brinkman D.B., López-Espinoza J., (2003). Las Águilas: an unusually rich Campanian-age vertebrate locale in southern Coahuila, Mexico. *Libro de resúmenes, Journal of Vertebrate Paleontology*, 23 (3): 47.
- Eberth D.A., Delgado-de-Jesús C.R., Lerbekmo J.F., Brinkman D.B., Rodríguez-de-la-Rosa R.A., Sampson S.D., (2004). Cerro del Pueblo Fm (Difunta Group, Upper Cretaceous), Parras Basin, Southern Coahuila, Mexico: reference sections, age, and correlation. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 21(3): 335-352.
- Escapa, I. H., & Pol, D., (2011). Dealing with incompleteness: new advances for the use of fossils in phylogenetic analysis. *Palaios*, 26(3): 121-124.
- Fedorov A., Beichel R., Kalpathy-Cramer J., Finet J., Fillion-Robin J. C., Pujol S., Bauer C., Jennings D., Fennessy F., Sonka M., Buatti J., Aylward S., Miller J. V., Pieper S., & Kikinis, R., (2012). 3D Slicer as an image computing platform for the Quantitative Imaging Network. *Magnetic resonance imaging*, 30(9): 1323–1341.
- Gauthier J.A., (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds: *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8: 1–47.
- Gauthier J.A., Kluge A.G., and Rowe T., (1988). Amniote phylogeny and the importance of fossils: *Cladistics*, 4: 105–209.
- Gauthier J.A., Kearney M., Anderson Maisano J., Rieppel O., Behlke A.D.B., (2012). Assembling the Squamate Tree of Life: Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 53(1): 3-308.
- Gervais, P. (1852). *Zoologie et Paléontologie Francaises (Animaux Vertébrés)*, First. (A. Bertrand (ed.)). Paris.
- Goloboff P.A., (1999). Analyzing Large Data Sets in Reasonable Times: Solutions for Composite Optima. *Cladistics* 15: 415–428.
- Goloboff P.A., Carpenter J.M., Arias J.S., Esquivel D.R.M., (2008). Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* 24(5): 758– 773.
- Goloboff P.A., Pol D., (2005). Parsimony and Bayesian phylogenetics. *Parsimony, phylogeny, and genomics*. 148-159.

- Goloboff P.A. Catalano S., (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morpho-metrics. *Cladistics, The International Journal of the Willi Hennig Society*. 32(3): 221-238.
- Grant T., Faivovich J., Pol D., (2003). The perils of ‘point-and-click’ systematics. *Cladistics*. 19(3): 276-285.
- Gray G.G., Pottorf R.J., Yurewicz D.A., Mahon K.I., Pevear D.R., Chucla R.J., (2001). Thermal and chronological record of syn- to post-Laramidae burial and exhumation, Sierra Madre Oriental, Mexico. In Bartolini, C., Buffler, R.T., Cantú-Chapa, A. (eds.), *The western Gulf of Mexico Basin -Tectonics, sedimentary basins, and petroleum systems*. Tulsa, Oklahoma, American Association of Petroleum Geologists Memoir. 75: 159–18.
- Haber, A., M. J. Polcyn. (2005). A new marine varanoid from the Cenomanian of the Middle East. *Geologie En Mijnbouw/Netherlands Journal of Geosciences* 84: 247–255.
- Hartman, S., (2015). Mosasaur Tails - "Teaching the Controversy". Dr. Scott Hartman’s skeletal drawing.com. <https://scott-hartman.squarespace.com/home/mosasaur-teaching-the-controversy>.
- Hoelzer G.A., Melnick D.J., (1994). Reply from GA. Hoelzer and D.J. Melnick. *TREE*. 9(8): 298-299.
- Ifrim C., (2006). The fossil lagerstätte at Vallecillo, north-eastern Mexico: pelagic plattenkalks related to Cenomanian-Turonian boundary anoxia: Tesis doctoral, Universität Fridericiana Karlsruhe, Alemania.
- Ifrim C., Buchy M-C, Smith K.T., Giersch S., (2008). Paleoenvironment and preliminary description of early Turonian (late Cretaceous) aquatic squamates from Vallecillo, north-eastern Mexico, 47-62 en: Everhart M (ed.), *Proceedings of the Second Mosasaur Meeting, Kansas, USA*.
- Jiménez-Huidrobo P., López-Conde O. A., Chavarría-Arellano M. L., Porrás-Múzquiz H., (2021). A yaguarasaurine mosasauroid from the upper Cenomanian–lower Turonian of Coahuila, northern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 41(3): e1986516.
- Kornhuber A.G., (1893). *Carsosaurus marchesettii*, ein neuer fossiler Lacertilieraus den Kreideschichten des Karstes bei Komen. *Abhandlungen der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt zu Wien*. 17(3): 1-15.

- Kornhuber A.G., (1901). *Opetiosaurus bucchichi*, eine neue fossile Eidechse aus der unteren Kreide von Lesina in Dalmatien. Abhandlungen der kaiserlich königlichen geologischen Reichsanstalt zu Wien. 17(5): 1-24.
- Kolaczowski B., Thornton J.W., (2004). Performance of maximum parsimony and likelihood phylogenetics when evolution is heterogeneous. *Nature*. 431:980-984.
- Kramberger K.G., (1892). *Aigialosaurus*, eine neue Eidechse aus den Kreideschiefern der Insel Lesina mit Rücksicht auf die bereits beschriebenen Lacertiden von Comen und Lesina. *Glasnik Hrvatskogunaravoloso vnovogaderstva (Societas historico-matulis croatica) u Zagrebu*. 7: 74-106.
- Kuhn O., (1958). Ein neuer Lacertilier aus dem frankischen Lithographieschiefer. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 1958: 475-510.
- Lee M.S.Y., (1997). The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London: B*. 352: 53-91.
- Lee M.S.Y., (1998). Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. *Biological Journal of the Linnean Society*. 65: 369-453.
- Lee M.S.Y., Caldwell M.W., (2000). *Adriosaurus* and the affinities of mosasaurs, dolichosaurs, and snakes. *Journal of Paleontology*. 74: 915-937.
- Lindergarden J., Polcyn M.J., Young B.A., (2011). Landlubbers to leviathans: evolution of swimming in mosasaurine mosasaurs. *Paleobiology*. 37(3): 445-469
- Loera Flores A., (2013). Occurrence of a tylosaurine mosasaur (Mosasauridae; Russellosaurina) from the Turonian of Chihuahua State, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(1): 99-107.
- Maddison W. (1989). Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics*. 5:365–377.
- Madzia D., Cau A., (2017). Inferring 'weak spots' in phylogenetic trees: application to mosasauroid nomenclature. *PeerJ* 5: e3782.
- Makádi L., Caldwell M. W., Ósi, A., (2012). The First Freshwater Mosasauroid (Upper Cretaceous, Hungary) and a New Clade of Basal Mosasauroids 7(12): e51781.
- Mehl M.G., (1930). A new genus of mosasaurs from Mexico, and notes on the pelvic girdle of *Platecarpus*. *Journal of the Scientific Laboratories of Denison University Bulletin*, 24: 383-400.

- Mekarski M., (2017). The Origin and Evolution of Aquatic Adaptations in Cretaceous Squamates (Doctor of Philosophy in Systematics and Evolution). Department of Biological Sciences, University of Alberta.
- von Meyer H., (1860). *Acteosaurus tommasinii* aus dem schwarzen Kreide-Schiefer von Comen am Karste. *Palaeontographica* (Beiträge Zur Naturgeschichte Der Vorwelt) 7: 223–231.
- Motani R., (2009) The evolution of marine reptiles. *Evo Edu Outreach* 2: 224-259.
- Müllerried F.K.G., (1931). Un reptil y algunos invertebrados fósiles de Rayón, Estado de Tamaulipas. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 2: 171-178.
- Nguyen L.T., Schmidt H.A., von Haeseler A., Minh B.Q., (2015). IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies.
- Nixon, K. C. (2002). WinClada, version 1.00. 08. Published by the author, Ithaca, NY. 734-745.
- Novacek M.J., (1992). Fossils, topologies, missing data, and the higher-level phylogeny of eutherian mammals: *Systematic Biology*, 41: 58–73.
- Molecular Biology and Evolution*. 32: 268–274.
- Nopcsa F., (1903), Über die varanusartigen Lacerten Istriens. *Beitrage zur Palaontologie und Geologie Osterreich-Ungams und des Orients*. 15: 31-42.
- Nopcsa F., (1923). *Eidolosaurus* und *Pachyophis*: zweineue Neocom-Reptilien. *Palaeontographica*. 65: 96-154.
- Pagel M., (1994). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*. 401: 877–884.
- Palci A., Caldwell M.W., Papazzoni C.A., (2013). A new genus and subfamily of mosasaurs from the Upper Cretaceous of northern Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 33: 599-612.
- Paparella I., Palci A., Nicosia U., Caldwell M.W., (2018). A new fossil marine lizard with soft tissues from the Late Cretaceous of southern Italy. *Royal Society Open Science*. 5: 172411.
- Pol D., Escapa I.H., (2009) Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. CONICET, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Avenida Fontana 140, Trelew U9100GYO, Chubut, Argentina. *Cladistics* 25(5): 1-13.

- Polcyn M.J., Tchernov E., Jacobs L.L., (1999). The Cretaceous biogeography of the Eastern Mediterranean with a description of a new basal mosasauroid from the 'Ein Yabrud, Israel. In: Tomida, Y., Rich, T. H., and Vickers-Rich, P. (eds): Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium, National Science Museum Monographs. 15: 259-290.
- Rambaut A., Drummond A. J., (2016a). TreeAnnotator v.2.4.3.
- Rambaut A., Drummond A. J., (2016b). FigTree v.1.4.3.
- Reynoso V.H., Cruz J.A., (2014). Mesozoic Lepidosauromorph of Mexico: a Review and Discussion of Taxonomic assignments, 44-78, en: Rivera-Silva H., Carpenter K., Frey E., (eds.), Dinosaurs and other reptiles from the Mesozoic of Mexico. Indiana University Press, Bloomington, USA.
- Rieppel O., Zaher H., (2000). The intramandibular joint in squamates, and the phylogenetic relationships of the fossil snake *Pachyrachis problematicus* Haas. Fieldiana (Geology), New Series. 43: 1-69.
- Ronquist, F., Huelsenbeck J., Teslenko M., (2011). Draft MrBayes version 3.2 Manual: Tutorials and Model Summaries.
- Russell D.A., (1967). Systematics and morphology of American mosasaurs (Reptilia, Sauria). Bulletin of the Peabody Museum of Natural History. 23:1–241.
- Seeley H. G., (1881). On remains of a small lizard from Neocomian rocks of Comen, near Trieste, preserved in the Geological Museum of the University of Vienna. Quarterly Journal of the Geological Society of London 37:52–56.
- Simões T.R., Vernygora O., Paparella I., Jimenez-Huidobro P., Caldwell M.W., (2017). Mosasauroid phylogeny under multiple phylogenetic methods provides new insights on the evolution of aquatic adaptations in the group. PLoS ONE. 12(5): e0176773. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176773>
- Smith K.T., Buchy M.C., (2008). A new aigialosaur (Squamata: Anguimorpha) with soft tissue remains from the Upper Cretaceous of Nuevo León, Mexico, Journal of Vertebrate Paleontology. 28:1, 85-94.
- Stinnesbeck W., Ifrim C., Schmidt H., Rindfleisch A., Buchy M.C., Frey E., González-González A.H., Vega F.J., Cavin L., Keller G., Smith K.T., (2005). A new lithographic limestone deposit in the Upper Cretaceous Austin Group at El Rosario, county of Múzquiz, Coahuila, northeastern Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 22(3): 401-418.

- Trifinopoulos J., Nguyen L.-T., von Haeseler A., Minh B.Q. (2016). W-IQ-TREE: a fast-online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research*. 44: 232–235.
- Wilkinson M., Benton, M.J., (1995). Missing data and rhynchosaur phylogeny: *Historical Biology*. 10: 137–150.
- Williston S.W., (1895). New or little-known extinct vertebrates. *Kansas University Quarterly* 6: 95-98.
- Zavaleta-Villarreal V., (2015). Revisión de los mosasaurios (Squamata, Mosasauroida) mexicanos. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de México. Ciudad de México, México.

ANEXOS

Anexo 1: Lista de caracteres

Descripción de los caracteres utilizados en el análisis filogenético. La lista de caracteres está basada en la matriz de Mekarski (2017) con la adición de la ubicación geográfica.

- 1.- Ubicación: América (0) Europa (1) Asia (2) África (3) Oceanía (4) Antártica (5)
- 2.- Rostro pre dental del premaxilar II: el rostro es corto y obtuso (0), se extiende considerablemente (1), o grande e inflado (2).
- 3.- Orientación del sobrelape de la sutura frontal-parietal: horizontal (0), o lateral (1).
- 4.- Largo de la pestaña medial del frontal (cuando está presente): no llega al foramen parietal (0), o llega o sobrepasa el foramen parietal (1).
- 5.- Orientación del sobrelape entre el prefrontal y el postorbitofrontal: ventral (0), o lateral (1).
- 6.- Ancho de la barra internarial del premaxilar: menos de la mitad del ancho máximo del rostro en vista dorsal (0), o más de la mitad (1).
- 7.- Forma de la barra internarial del premaxilar: triangular (0), o rectangular (1).
- 8.- Quilla dorsal de la barra internarial del premaxilar: ausente (0), presente (1).
- 9.- Entrada para el quinto nervio craneal de la barra internarial del premaxilar: cerca del rostro (0), o alejada del rostro (1).
- 10.- Margen narial del frontal: el frontal no es invadido por la porción posterior de las narinas (0), o con una evidente intrusión (1).
- 11.- Interdigitación de la unión de las ramas suspensorias del parietal con el supratemporal: ausente (0), presente (1).
- 12.- Contacto entre el ectopterigoideo y el maxilar: presente (0), o ausente (1).
- 13.- Forma del proceso basiesfenoides del pterigoideo: proceso relativamente angosto con superficie articular mayormente hacia enfrente (0), o delgado con forma de abanico, dándole una orientación más lateral (1).
- 14.- Cresta medial del cuadrado: sencilla, delgada, en dirección dorsal a ventral (0), o baja, redondeada con crestas divergentes (1).
- 15.- Tamaño de los tubérculos del basioccipital: cortos, con bases anchas (0), largos, paralelos y sobresalen en un ángulo de 45°.

- 16.- Forma de los tubérculos del basioccipital: no muy elongados anteroposteriormente (0), elongados con superficies ventrolaterales rugosas (1).
- 17.- Canal basioccipital: ausente (0), un par presente, separados por un septo medial (1), presente como un solo canal bilobulado (2).
- 18.- Ala posterior de la apófisis coronoides mandibular: sin fosa medial (0), con una fosa evidente (1).
- 19.- Superficie dental I: con estrías mediales (0), sin estrías mediales (1).
- 20.- Superficie dental II: no muy texturizados (0), o muy ornamentada con crestas y bultos (1).
- 21.- Ensanchamiento dental: dientes cónicos (0), o con ensanchamiento por encima de la base (1).
- 22.- Quilla dental: ausente (0), o presente pero pequeña (1), o elevada (2).
- 23.- Dentición de la quilla dental: ausente (0), o presente (1).
- 24.- Tipo de reemplazo dental: reemplazo en fosas profundas (0), o en criptas subdentales (1).
- 25.- Arco neural del atlas: muesca en el borde anterior (0), o sin muesca (1).
- 26.- Sinapófisis del atlas: muy reducida (0), o grande y alargada (1).
- 27.- Inclinação del cóndilo vertebral: cóndilos inclinados (0), o rectos (1).
- 28.- Proporción altura-anchura de los cóndilos dorsales anteriores: cercana a 2:1 (0), o entre 4:3 y 1:1 (1).
- 29.- Proporción altura-anchura de los cóndilos dorsales posteriores: no más altos que anchos (0), ligeramente comprimidos (1).
- 30.- Cresta dorsal en las sinapófisis de la región dorsal posterior: ausente (0), cresta elevada que conecta la porción distal de la sinapófisis con la prezigapófisis (1).
- 31.- Número de vértebras presacras I: 38 o menos (0), o 39 o más (1).
- 32.- Número de vértebras presacras, si son menos de 32: 28-29 (0), o 30-31 (1).
- 33.- Número de vértebras sacras: dos (0), menos de dos (1).
- 34.- Expansión dorsal de las apófisis espinosas en la región caudal: uniformemente reduciéndose posteriormente (0), algunas apófisis espinosas se alargan después de la mitad de la cola (1).
- 35.- Longitud del arco hemal: aproximadamente del tamaño del arco neural de la misma vértebra (0), o aproximadamente 1.5 veces más grandes que el arco neural (1).
- 36.- Articulación del arco hemal: articulados (0), o fusionados a la centra (1).

- 37.- Curvatura de la cola: sin curvatura (0), cola curvada en la porción posterior (1).
- 38.- Proporciones corporales: cabeza y tronco más cortos que el largo de la cola (0), o cabeza y tronco más largos que la cola (1).
- 39.- Sutura de la escápula y coracoides: sin fusionar y con interdigitación (0), o superficie fusionada sin interdigitación.
- 40.- Emarginación anterior del coracoides: presente (0), o ausente (1).
- 41.- Cóndilo glenoideo del húmero: cóndilo elongado y ovoide en vista proximal (0), cóndilo comprimido, casi triangular en vista proximal (1), o abovedado y corto, casi redondo en vista proximal (2).
- 42.- Cresta deltopectoral del húmero: sin divisiones (0), separado en dos áreas de inserción (1).
- 43.- Posición de la cresta pectoral del húmero: posicionada anteriormente (0), o medialmente (1).
- 44.- Surco ectepicondilar del húmero: ausente (0), o presente (1).
- 45.- Contacto de la ulna con el centrale: el ulnare previene el contacto (0), o la ulna contacta con el centrale (1).
- 46.- Tamaño del radiale: grande y ancho (0), o pequeño o ausente (1).
- 47.- Reducción del carpo: seis o más huesos del carpo (0), o menos de cinco (1).
- 48.- Pisciforme: presente (0), o ausente (1).
- 49.- Expansión del metacarpo I: elongado (0), expandido a lo ancho (1).
- 50.- Cresta iliaca: con forma de pala, articula con las vértebras sacras (0), elongado y cilíndrico, no articula con las vértebras sacras (1).
- 51.- Área acetabular: cresta arqueada (0), muesca con forma de “V” (1).
- 52.- Forma del tubérculo púbico: protuberancia elongada cerca de la línea media del eje (0), o una cresta semicircular cerca del acetábulo (1).
- 53.- Tamaño del tubérculo isquiático: elongado (0), o pequeño (1).
- 54.- Astrágalo: foramen crural tiene muescas, y no presenta articulación para la fíbula (0), o sin muesca con una articulación para la fíbula (1).
- 55.- Vértebras torácicas posteriores: no más largas que las vértebras torácicas anteriores (0), o son más largas (1).
- 56.- Proceso ectopterigoideo del pterigoides: carentes de surcos y crestas (0), o con surcos y crestas (1).

- 57.- Rostro prefrontal del premaxilar I: ausencia de un rostro óseo (0), presencia de un rostro prefrontal (1).
- 58.- Forma del premaxilar: el hueso está arqueado anteriormente (0), o poco arqueado o agudo anteriormente (1).
- 59.- Forma del frontal anterior a las órbitas: bordes sinusoidales (0), o triangular con bordes rectos (1).
- 60.- Quilla dorsal del frontal: ausente (0), presente pero discreta (1), o alta, delgada y bien desarrollada (2).
- 61.- Forma del ala del frontal: puntiaguda (0), o de punta roma (1).
- 62.- Cobertura del canal olfatorio por el frontal: canal no encerrado entre procesos descendentes (0), o canal casi completamente encerrado debajo (1).
- 63.- Protuberancia posteroventral en el frontal, cerca de la sutura entre el frontal y el parietal: ausente (0), o presente (1).
- 64.- Sutura entre el frontal y parietal: a través de crestas entrelazadas (0), o con pestañas que se sobrelapan (1).
- 65.- Forma de la mesa parietal: rectangular o trapezoidal (0), o triangular (1).
- 66.- Diámetro del foramen parietal: menos de la mitad de la distancia entre su perímetro y el borde más cercano (0), mayor que la mitad de la distancia entre su perímetro y el borde más cercano (1).
- 67.- Posición del foramen parietal: cerca del centro de la mesa parietal (0), cercano a la sutura con el frontal (1), invadiendo el frontal (2).
- 68.- Apertura ventral del foramen parietal: libre en la superficie ventral (0), o rodeada por una cresta elongada (1).
- 69.- Saliente posterior del parietal: presente, proyectando entre las ramas suspensorias (0), o ausente (1).
- 70.- Compresión de las ramas suspensorias del parietal: altura superior al ancho (0), anchura superior a la altura (1).
- 71.- Proceso supraorbital del prefrontal: ausente o muy pequeño (0), o sobresaliente (1).
- 72.- Contacto entre el prefrontal y el postorbitofrontal: sin contacto (0), o contacto al borde del frontal (1).
- 73.- Forma del postorbitofrontal: angosto (0), ancho (1).
- 74.- Cresta dorsal del postorbitofrontal: ausente (0), o presente (1).

- 75.- Terminación posterior de la sutura entre maxilar y premaxilar: anterior a la cuarta posición dental del maxilar (0), entre la cuarta y novena posición (1), o posterior a la novena posición dental (2).
- 76.- Proceso posterodorsal del maxilar: presente (0), o ausente (1).
- 77.- Surgimiento de los dientes del pterigoideo: surgen del aplanado eje principal del pterigoideo (0), surgen a partir de una cresta pronunciada en el pterigoideo (1).
- 78.- Tamaño de los dientes del pterigoideo: más pequeños que los dientes del maxilar y dentario (0), casi tan grandes como los dientes del maxilar y dentario (1).
- 79.- Largo del proceso supraestapedia del cuadrado: termina mucho antes de la línea media del cuadrado (0), termina cerca de la línea media del cuadrado (1), termina debajo de la línea media del cuadrado (2), o proceso ausente (3).
- 80.- Constricción del proceso supraestapedia del cuadrado: con constricción dorsal (0), sin constricción dorsal (1).
- 81.- Cresta supraestapedia del cuadrado: cresta en el borde ventromedial del proceso supraestapedia recta y angosta (0), o ancha, redondeada y curvada hacia abajo (1).
- 82.- Fusión del proceso supraestapedia del cuadrado: ausente (0), o proceso fusionado o en contacto extensivo con el proceso inferior (1).
- 83.- Forma de la fosa estapedia del cuadrado: ovalada a casi circular (0), un ovalo angosto (1), o extremadamente alargada con una mitad constreñida (2).
- 84.- Borde timpánico posteroventral del cuadrado: el borde ascendente es pequeño o ausente (0), una cresta elevada y triangular (1), o una cresta dirigida lateralmente (2).
- 85.- Grosor del ala del cuadrado: delgada, cercana a 1mm (0), o gruesa (1).
- 86.- Concha del cuadrado: ala y eje rodeando un área profundamente cóncava (0), o concavidad poco profunda (1).
- 87.- Surco del ala del cuadrado: ausente (0), profundo, presente en el borde anterolateral del ala (1), o en el margen dorsal del ala (2).
- 88.- Modificación del cóndilo ventral anterior del cuadrado: sin deflexión hacia arriba (0), o con una distintiva deflexión (1).
- 89.- Cóndilo ventral del cuadrado: cóncavo en vista anterior (0), convexo en cualquier vista (1).
- 90.- Proyección de hueso anterior al primer diente del dentario: presente (0), ausente (1).
- 91.- Longitud de la proyección del dentario: menor a la distancia entre dos dientes (0), mayor a la distancia entre dientes (1).

- 92.- Forma de la articulación del esplenial y angular: circular en vista posterior (0), lateralmente comprimida (1).
- 93.- Superficie articular entre el esplenial y el angular: lisa con superficies cóncavoconvexas (0), o con pestañas y surcos horizontales (1).
- 94.- Forma de la apófisis coronoide mandibular: ligera curvatura dorsal, ala no muy amplia (0), cóncava con el ala muy expandida (1).
- 95.- Proceso posteromedial de la apófisis coronoide mandibular: presente (0), ausente (1).
- 96.- Ala medial de la apófisis coronoide mandibular: no alcanza al angular (0), contacta con el angular (1).
- 97.- Apoyo del coronoideo en el surangular: bajo, grueso y paralelo al borde inferior de la mandíbula (0), alto, delgado y con pendiente elevada (1).
- 98.- Forma de la sutura entre el articular y el surangular: la sutura desciende y se curva anteriormente (0), o es prácticamente recta (1).
- 99.- Inflexión del proceso retroarticular: inflexión menor a 60° (0), inflexión cercana a 90°.
- 100.- Caras dentales: ausentes (0), o presentes (1).
- 101.- Estrías dentales: ausentes (0), o presentes (1).
- 102.- Número de zigosfenos y zigantira: abundantes (0), presentes en unas pocas vértebras (1).
- 103.- Altura de las caras para articulación con las costillas en las sinapófisis: altas y angostas (0), ovoides, más bajas que la centra de la vértebra respectiva (1).
- 104.- Longitud de las sinapófisis dorsales: no muy alargadas lateralmente (0), o alargadas lateralmente (1).
- 105.- Extensión ventral de las sinapófisis: se extienden poco debajo del margen ventral de la centra de su respectiva vértebra (0), o se extienden considerablemente debajo del margen ventral (1).
- 106.- Proporción de la longitud vertebral: vértebras cervicales más cortas que la vértebra más larga (0), o son del mismo tamaño o son las más grandes (1).
- 107.- Proporciones de la escápula y el coracoides: ambos huesos del mismo tamaño (0), o la escápula es la mitad del tamaño del coracoides (1).
- 108.- Ancho de la escápula: sin ensanchamiento (0), ensanchamiento con forma de abanico (1), o ensanchamiento en ambos extremos (2).

- 109.- Convexidad dorsal de la escápula: forma casi cuadrada (0), o con forma de reloj de arena (1).
- 110.- Emarginación posterior de la escápula: borde posterior del hueso ligeramente cóncavo (0), o sumamente cóncavo (1).
- 111.- Elongación del cuello del coracoides: cuello sumamente estrecho (0), cuello presente pero muy suave (1), cuello ausente (2).
- 112.- Proporción largo-ancho del húmero: 3:1-1.6:1 (0), 1.5:1-2:1 (1), 1.5:1-1:1 (2), o 1:1.1 (3).
- 113.- Proceso postglenoideo del húmero: ausente o muy pequeño (0), o considerablemente grande (1).
- 114.- Ectepicóndilo del húmero (radial): ausente (0), o presente (1).
- 115.- Entepicóndilo del húmero (ulnar): ausente (0), o presente (1).
- 116.- Forma del radio: no expandido anterodistalmente (0), ligeramente expandido (1), o sumamente expandido (2).
- 117.- Forma de las falanges: elongadas (0), compactas, con forma de reloj de arena (1).
- 118.- Epífisis apendiculares: formadas de cartílago osificado (0), formadas por un cartílago grueso sin osificar (1), o ausentes o extremadamente delgadas (2).
- 119.- Hiperfalangia: ausente (0), presente (1).
- 120.- Largo del parietal: corto, no permitiendo inserción dorsal de la musculatura epaxial (0), o largo, permitiendo inserción dorsal de la musculatura epaxial (1).
- 121.- Extensión posteriodorsal del maxilar: tan largo que previene al prefrontal de formar parte del margen posterior de la narina (0), o no previene la participación del prefrontal en la narina (1).
- 122.- Proceso posteroventral del yugal: ausente (0), o presente (1).
- 123.- Pared medial del dentario: en la base de las raíces dentales (0), elevada, cubriendo la mitad de la raíz del diente (1), o de la misma altura que la pared lateral del hueso (2).
- 124.- Forámenes para la inervación del proceso retroarticular: sin forámenes grandes en la cara lateral (0), o de uno a tres forámenes grandes (1).
- 125.- Zigosfenos y zigantra: ausentes (0), presentes (1).
- 126.- Hipapófisis: la última se encuentra en la vértebra siete o antes (0), o en la vértebra 8 o posterior (1).
- 127.- Proporción largo-ancho máximo del frontal: menor de 1.5:1 (0), entre 1.5:1 y 2:1 (1), superior a 2:1 (2).

- 128.- Número de dientes del maxilar: 20-24 (0), 17-19 (1), 15-16 (2), 12-14 (3).
- 129.- Angulo posteroventral del yugal: superior a los 120° (0), entre los 120° y 90° (1), o 90° (2).
- 130.- Dientes del dentario: 20-24 (0), 17-19 (1), 15-16 (2), 14 (3), 13 (4), 12 (5).
- 131.- Posición de la sutura del articular y el surangular: detrás del cóndilo en vista lateral (0), a la mitad del proceso glenoideo en vista lateral (1), anterior al cóndilo (2).
- 132.- Invasión del parietal por el frontal I: la invasión ocurre por la pestaña medial del frontal (0), la invasión ocurre por la pestaña lateral del frontal (1), o la sutura es recta (2).

Anexo 2: Matriz de datos para análisis filogenéticos.

Matriz de datos y taxones usada para el análisis de aigialosaurios mexicanos, tomada y modificada de Mekarski (2017). La matriz se compone de 49 taxones y 132 caracteres. Los “?” representan datos ausentes y los “-” “datos que no aplican.

1. 'Adriosaurus_suessi' 1-00?0???1?0?????????????????01-010000?0???????100??0?00101??0?00?0?100?0?0?????????????????????00?????0?1?????10??1010?0??110????0
2. 'Aigialosaurus_dalmaticus' 1?---??0?10??000??00??10??0000?????????000000001?10??100??0000?110010?0?23---?0110?????00??00000?0001?????0?000000000?1??2?1?23
3. 'Aigialosaurus_bucchichi' 1----??1??000000000000-?1?????0??0000?01-??00000????10000100??0000?110010?001?00?0010011-?00?010?00??00101000000000??0-00??02?1313
4. 'Komensaurus_carrolli' 1?????????????????????????01??0?0?00?????????0?0000011?0???????????????????????20?0?0000?????????000?????0?0?????????000?00?????1?????0?
5. 'Halisaurus_platyspondylus' 000??00001??0??0100101??00?????????1?????????????????1??00110100000101?000??111?20010000001??101?000000?????????????????????1-??00?2??13
6. 'Halisaurus_sternbergi' 0-0?00?010?????0?100100?100?01110101100100011101111?0?0100000001010000??210020?1?0000011?101?0000?0?001011110100010010-?100?20??13
7. 'Dallasaurus_turneri' 0??0?????????????????1002?0?11111?????1????0000?????????0??1??00??1??????????0?0?????????????0010??01??10?0010?0-0?0100??0??0?1???????
8. 'Clidastes_liodontus' 0100?000?0??0010001002010111011?11110100010110001100011?110010?100111110101010?00000010001?1001001000000011002111202110?2?10222?01
9. 'Clidastes_moorevillensis' 0100?00000??0010001002010111?11?1111??00010110001100011?1100100100111110101?1010?000100100010100100100000001100211120211002010222201

10. 'Carsosaurus_marchesetti'
1????????????????????????????????????0?0?10?01000100000001???1????????????????????
????????????????????????????????????00010-0000000000?????1???????
11. 'Haasiasaurus_gittelmani'
1?????????????????00001?0?010000?0??0000000000000000???0????????????????????
?????11?02?00???00101000000000000111010?000000??0010??00?
12. 'Portunatasaurus_jakovi'
1????????????????????????????????????00????????0?00110001?????1????????????????????
????????????????????????????????????00010-000?001000??????1??????
13. 'Vallecillosaurus_donrobertoi'0????????????????????????????????????01100????????
?????1?0?0??0000?
?????????????
14. 'Judeasaurus_tchernovi' 2-0-?????????0?????1000-
??000?0??1000??1??10????0000??11??01-
??1??0?000?????????????????????????0?01?2?2??0
15. 'Clidastes_propython'
0100?000?0?0010001002010111?1???1?1??00010110?0??????101110100100111?
10101?1010?0001001000101?11001000000???021112?2?10?201022?101
16. 'Prognathodon_overtoni' 0001?000?010?01001111211??110?1-
?1111012101?0??100001?11111001001?111110001110110110010001010110100
??0?1011102111?02111020?0032301
17. 'Prognathodon_rapax'
0001?000?0?00100?111211011111?????1?01210110001?????1?11101001001111
111?1?1110?101100111-1010??00000000001?012111202?100201?032?01
18. 'Prognathodon_solvayi' 1-
00?000001??01?100012110?11?1?????????1??????????????????00101001011111100
00?11100101000111-?0101100100010001?0?????????11020100314?1
19. 'Prognathodon_currii'
20??0?001?????????1?20????????????????????????????????????10?11???0???111100
0??1?????????0?11-?????0000?????????????????????110????03250?
20. 'Prognathodon_waiparaensis'
00??0000?????0???001211????????????????????????????????????011??????????????????
?111??10110010??101?????????0?????????????????????????1??????23??

21. 'Prognathodon_saturator'
1?01000????001??01112110?1111????01????????????????????1110010111??10
00??111?010110010??101??10100001000????????2???1?0201?0?2301
22. 'Globidens_alabamaensis'
0?0??????????0??11111010111??????????0?0101??????????1???111101??????101
01?1010?111?0?10??1010?10000?0?00?????2111??2?????01?0??01
23. 'Globidens_dakotensis' 0100?0?0?1???(0
1)100?1111010111?1????????????????????????1011111??1001?111110101010?101
10010??????????00?0?00??????????????100??10032??1
24. 'Mosasaurus_conodon'
0??????????????????100211011101?????1??0011011??????????1??????????????????
??????????????????101??001010101?1?013111??2????2010??10?
25. 'Mosasaurus_hoffmannii' (0
1)1010001?0??1100110021101110??11111?01110110001100011011011??10021
1111001?1000?00101101001010?111101110102101311121211?12010032301
26. 'Mosasaurus_missouriensis' 0101?001?0???(0
1)10?11002?10111011?1??11?0?????100?1?????1?11111??1001?111100001000?00
10010100?010111110?000101??0????212?11?201003?301
27. 'Plesiotylosaurus_crassidens'
0101101????0??11?1100211??11?1?????????01210110001????????11111??10011111
1001?1100?10110010001110110?10?0000011013111202?11?2????03?201
28. 'Plotosaurus_bennisoni'
0001?001?1100110?0012??0111??1??1?1?01110110001??1??1?11101??1011?11
1100101000?00100101011?1??11100?0?010210131112121100?001012101
29. 'Tylosaurus_nepaeolicus'
021?1111?1011001?0000211101010????00????001001110????0011001011001?11
0100000011?02111010011000000010?0001?????200010??101200?03240?
30. 'Tylosaurus_bernardi'
121?1111?10?1001?00002111010100110001011001001110????000110110?1001?1
1010010?0????2000010011000000010?0001110102000?0?11?1?00003240?
31. 'Taniwhasaurus_oweni'
121?1111?????0??001?2??101010????00?????????????????????0?11021??1?01??010
0?0?011?0200001001??00?????11??0?1?????????????????1??0?0323??

32. 'Taniwhasaurus_antarcticus'
521?1111?????0??001021??01?1?????00?????????????????????0?110210?1001?1101
000???11?02000010011000?00?11?????????????????????1?1????0?2???
33. 'Tylosaurus_proriger'
021?11111100100100000211101010011000101100100111010?0000110110?1001?
110100100011?02000010011000000010?00011101020001011101200003240?
34. 'Yaguarasaurus_columbianus' 0-
00?0?0?00110001?000100?????????????????????????????????0?01000??200?11000?
00??2100200100000?????????0?????????????????????1111?1?2313?2
35. 'Eremiasaurus_heterodontus'
300?001?1?????1??10121?01110??1111101?0?????????1??011?11111??10?1?111
10100111??1??0?111001010?111(0 1)0?100001?0??1??0??1002??0032201
36. 'Prognathodon_kianda'
30??001?0?1001??0101201?????????????????????????????????011??1??10?1?11?0?
?0?1?10?10110010001?10010000?????????????????????1?120??032201
37. 'Russellosaurus_coheni'
0000??00001100010000100?????????????????????????????????11100011120001100
010?00210020012001-1000000000?????????????????????11111??222212
38. 'Romeosaurus_fumanensis'
1?????????????0??0100100??01??????????1??00?????????????1?????????????????1??0
?102100201121100??00000000?0110?0-1?0000??????11????2221?
39. 'Ectenosaurus_clidastoides'
0100?00010?0100020000201001?????????????10????001010?????1011001111110001
00011000100121011??0000010000010100001010210120111112110211302
40. Plioplatecarpus 0?0-0????1?0?(0
1)0020000201??11000????0??10?11001110?????00??01100111301101000?002110
02000111-1101000000?0000010102001201?1?1210?0?1500
41. 'Platecarpus_planifrons' (0 1)00-?00001?0?(0
1)00100002011011??????????10?11001110?????00110011?1110?1100?100002100
10000110010010000010000001010200?201?101211003?500
42. 'Platecarpus_tympaniticus' 0-0-000001??1(0
1)00200002011011000010001010??1?0111010110000101111111101101010000211
011000111-11010000001000001010200120111012100031500

43. 'Latoplatecarpus_willistoni' 0-?-
 0000?1??1100200002011111??????0??1?????????????????00102011111(1
 2)0?101010000210012000111-110100000100100?211?????????1012110032500
44. 'Selmasaurus_johnsoni' 0000-
 000?0??00110000201101100?????????????????????????????111011120001101010?
 00110111000011-111100000100000?????????????1?121100?2502
45. 'Angolasaurus_bocagei'
 300????0??1100010?002?1?????????????????????????????????0?11011???100?1?000
 ????210001000011-1?01000001?????????????????1??211?13?51?
46. 'Tethysaurus_nopcsai' 3-00-0?0?10?1200100000-
 0??000?????0??0??0?????000??000010??1200?11000?0??001002000?001-
 100100000(0 1)0111?11100?00????1?1?01?202112
47. 'Pannoniasaurus_osii' 1-
 ???0?0?????2??000020??0000??0??0??1????0?????00?????00?????????????????0??
 ??01002000?001-0010?0?0010111????0??000????????201????0??
48. VZV1 0----
 ???00000000000010000000000
 00000001000111111222223
49. VZV3
 0??01?00????????????????????????????
 ?????????????????????????????????00??10-0000000000?????1???????