



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

REVISIÓN DE LOS MOSASAURIOS (SQUAMATA, MOSASAUROIDEA)
MEXICANOS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

VALENTINA ZAVALA VILLARREAL

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

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

DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2015



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

REVISIÓN DE LOS MOSASAURIOS (SQUAMATA, MOSASAUROIDEA)
MEXICANOS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

VALENTINA ZAVALA VILLARREAL

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

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

DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2015

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

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 24 de agosto de 2015, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **ZVALETA VILLARREAL VALENTINA** con número de cuenta **513014703**, con la tesis titulada **"REVISIÓN DE LOS MOSASAURIOS (SQUAMATA, MOSASAUROIDEA) MEXICANOS"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS**:

Presidente: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ
Vocal: DR. MANUEL FERIA ORTIZ
Secretario: DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA
Suplente: DR. MICHAEL WAYNE CALDWELL
Suplente: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 30 de octubre de 2015.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

Agradezco primeramente al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por la formación, el apoyo y toda la ayuda brindados a lo largo de estos años.

A continuación quiero agradecer los apoyos recibidos: al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la Beca brindada para el desarrollo de la Maestría; y al Proyecto de Investigación número IN207314 del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por la beca de elaboración de tesis brindada.

Por último agradezco a los miembros de mi Comité Tutor: a mi tutora, la Dra. Marisol Montellano Ballesteros, por aceptarme como estudiante de maestría, por el apoyo brindado y por acompañarme durante todo este proceso. Al Dr. Jesús Alvarado Ortega, por ser una parte crucial del desarrollo de esta tesis y al Dr. Oscar Flores Villela.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

“... y es que hay tanto que agradecer.” Para empezar quiero agradecer al M. en C. René Hernández, por haberme abierto las puertas de su laboratorio y del Instituto de Geología, por las salidas al campo y todas las pequeñas enseñanzas. Al Dr. Jesús Alvarado, porque no sé dónde hubiera acabado esta tesis sin la ayuda que fue brindando a lo largo de estos años, por las salidas al campo, los ejemplares y el apoyo, en todos los sentidos, que brindó para esta tesis. A la Dra. Marisol Montellano, por haberme aceptado como estudiante, sin dudar, y por la ayuda y la guía a lo largo de todo este proceso. De la misma manera quiero agradecer a los miembros de mi jurado, que aceptaron revisar mi tesis, al Dr. Alfredo Bueno, al Dr. Manuel Feria y en especial, al Dr. Caldwell, por aceptar revisar una tesis desde tan lejos y con todos los problemas que conlleva. Al PAEP por los apoyos brindados que ayudaron a enriquecer esta tesis; y al Instituto de Geología de la UNAM, entidad en la que desarrollé mi tesis, y a su Programa de becas que me otorgó una Beca para la realización de la tesis.

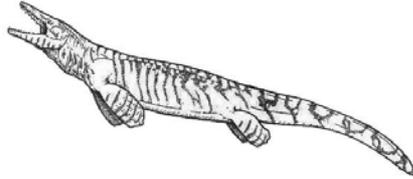
A todas las personas del Instituto de Geología que fueron aportando de a poquitos y de a no tan poquitos a este trabajo, que me ayudaron a sobrevivir y a mantenerme cuerda a lo largo de esta tesis. A mis compañeros de cubículo: Adriana y Alejandro. A mi nuevo compañero de cubo y colega paleoherpetólogo marino: Jair, y a su compañera Tere. A mis hermanos académicos Jordán, Malú, Dalia y Gonzalo. A Violeta y a Germán, alias la criaturita, por siempre dejar que los interrumpa en la colección. A Ángel, Ricardo, Aldo, José Luis y todos con quienes comparto esta pasión por el estudio de lo muy viejo. A la gente que he ido dejando atrás, pero que sigue conmigo a cada paso que doy, en Bolivia, Querétaro, Pachuca y todos los rincones del mundo que me ha tocado visitar. No puedo esperar para volver a ver a todos.

A la gente que me fue ayudando en el camino y dándome un poco de luz en esta materia de los reptiles marinos: a Paulina Jiménez, a la Dra. Marta Fernández, al Dr. Takuya Konishi y al Dr. Caldwell. A Gerardo por ayudarme en el campo, con los duplicados y en la preparación del material. A los curadores de las colecciones que visité, que me ayudaron y apoyaron durante mis visitas: al Dr. Ethington, de la Universidad de Missouri; a José Manuel Padilla y Martha Carolina Martínez, del Museo del Desierto; al Dr. Javier Aguilar Pérez y a la Dra. Yolanda Pichardo Barrón, de la Facultad de Ciencias de la Tierra de la Universidad Autónoma de Nuevo León; y al Dr. Miao, de la Universidad de Kansas. A la Dra. Bárbara Oyervides y a José López “El Pato” por haberme alojado en mis visitas en Coahuila y haberme ayudado con todo por allá. A Héctor Porras y al Dr. Alvarado por haberme dado la oportunidad y el apoyo para ir al GSA.

A toda mi familia que, a pesar de que esto no tenga sentido la mayor parte del tiempo, siguen a mi lado, alentando y apoyándome. A mi abuela Alma y a mis tías Bárbara, Fer y Maika, porque de primera mano han vivido casi toda esta aventura que ha sido la maestría, me han levantado y ayudado siempre. Gracias por todo! A mis hermanos, a quienes extraño con toda el alma y que son los primeros en poner mis pies en la tierra y recordarme porque estoy donde estoy y hago lo que hago. A mis padres porque me han dado la oportunidad y las armas para que todo esto sea posible. Y a Miguel, mi ahora esposo, por levantarme cada que me caigo, que pasa muy seguido, y recordarme porque lo amo tanto día a día.

DEDICATORIA

Esta tesis la dedico a todos aquellos que hacen lo que les apasiona, a pesar de los obstáculos, de las críticas, de las caídas, los fracasos y los éxitos. Para quienes, al crecer, “dinosaurio” nunca dejó de ser una opción de carrera y que prefieren encender una vela, que maldecir a la oscuridad.



ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	5
AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL.....	6
DEDICATORIA	7
ÍNDICE	8
ÍNDICE DE FIGURAS.....	9
ÍNDICE DE TABLAS.....	12
RESUMEN	13
ABSTRACT.....	14
INTRODUCCIÓN	15
OBJETIVOS.....	21
Objetivo general	21
Objetivos particulares	21
ANTECEDENTES	22
METODOLOGÍA.....	27
Abreviaturas Institucionales.-	27
Material de comparación.-	28
Preparación del material.-	29
Abreviaturas anatómicas.-.....	29
Morfología craneal	29
Morfología postcraneal	33
LOCALIDADES	36
RESULTADOS	42
Paleontología Sistemática	42
DISCUSIÓN	80
Aigialosauridae	80
Yaguarasaurinae	81
Tylosaurinae	82
<i>Amphekepubis johnsoni</i>	83
<i>Clidastes</i>	84
<i>Prognathodon</i>	85
Implicaciones paleobiogeográficas	86
CONCLUSIONES	88
LITERATURA CITADA	90

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Hipótesis filogenética de la superfamilia Mosasauoidea (Tomado de Palci et al., 2013) (Parafamilia Russellosaurina según Polcyn y Bell, 2005). _____ 19
- Figura 2.** Localidades de México donde se han encontrado restos de mosasaurios: 1. San Antonio; 2. El Rosario; 3. Vallecillo; 4. Este de Monterrey; 5. Rayón; 6. Las Águilas; 7. Rincón Colorado; 8. Hualahuises; 9. Rancho las Barretas; 10. Icamole. _____ 25
- Figura 3.** Cráneo de *Mosasaurus*, A) Vista lateral, B) Vista dorsal, C) Vista ventral, D) Vista dorsal de la mandíbula (tomado de Lingham-Soliar, 1995) y E) Vista medial de la mandíbula (tomada de Russell, 1967). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura. _ 31
- Figura 4.** Vista ventral del pterigoides izquierdo de *Mosasaurus hoffmanni* (tomada de Lingham-Soliar, 1995). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura. _____ 32
- Figura 5.** Cuadrado izquierdo de *Platecarpus* sp., A) Vista lateral y B) Vista medial (modificada de Russell, 1967). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura. _____ 32
- Figura 6.** Diente de *Mosasaurus* sp. (NHMM 002459-1)(modificada de Caldwell, 2007) A) Vista medial y B) Corte transversal. Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura. _____ 33
- Figura 7.** A) Vista medial del miembro anterior de *Clidastes* sp. (modificada de Russell, 1967) (1-4: carpos distales 1 al 4) y B) Vista medial del miembro posterior de *Platecarpus* sp. (modificada de Russell, 1967). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura. _ 34
- Figura 8.** Vista lateral de una vértebra cervical de *Halisaurus platyspondylus* (modificada de Homes y Sues, 2000). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura. _____ 35
- Figura 9.** Vista lateral de la cintura pélvica de *Mosasaurus* sp. (modificada de Russell, 1967). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura. _____ 35
- Figura 10.** Mapa de México con acercamiento del centro de México, Estado de Puebla. La localidad de Huehuetla está marcada por un punto rojo. _____ 37
- Figura 11.** Localidades de las que provino el material que se estudió en esta tesis: 1.Las Águilas; 2. Porvenir de Jalpa; 3. El Oratorio; 4. El Mimbre; 5. La Parrita; 6. Rincón Colorado; 7. Icamole; 8. Ejido las Esperanzas; 9. Vallecillo; 10. Este de Monterrey; 11 Hualahuises; 12. Rancho las Barretas; 13. Ejido San Miguel; 14. El Rosario; 15. Piedras Negras. _____ 39
- Figura 12.** Mapa de México con acercamiento del centro de México, Estado de Puebla., mostrando la ubicación de la cantera de San José de Gracia. _____ 41
- Figura 13.** A. y B. Mosasauoidea indet. Ejemplar VZV-1, el cráneo se observa en vista ventral mientras que el resto del cuerpo está en vista dorsal (las barras equivalen a 5 cm), C. Radiografía del ejemplar VZV-1 (la barra

	equivale a 5 cm) y D. acercamiento de la radiografía del cráneo del ejemplar VZV-1 (la barra equivale a 2 cm). _____	44
Figura 14.	Mosasauroidea indet. Ejemplar VZV-2, serie de vértebras caudales (la barra equivale a 5 cm). _____	45
Figura 15.	Mosasauroidea indet. Ejemplar VZV-3; B. Radiografía del ejemplar VZV-3 y C. Diagrama del ejemplar VZV-3 (las barras equivalen a 5 cm). _____	48
Figura 16.	Mososauridae indet. una de las vértebras del ejemplar VZV-4, A. Vista lateral derecha y B. Vista ventral (la barra equivale a 1 cm). _____	49
Figura 17.	Mososauridae indet. dos de las vértebras del ejemplar VZV-7 A. Vista lateral derecha de una de las vértebras y B. Vista ventral de otra de las vértebras (la barra equivale a 1 cm). _____	49
Figura 18.	Mososauridae indet. A. Vista posterior de una de las vértebras caudales del ejemplar VZV-8 y B. Vista lateral de la misma vértebra (la barra equivale a 2 cm). _____	50
Figura 19.	Yaguarasaurinae indet. Ejemplar VZV-9, B. Radiografía del ejemplar VZV-9 donde se aprecia la vista ventral de la premaxila y la vista lingual de la maxila, C. Tomografía del ejemplar VZV-9, mismas vistas que en B, y D. Detalle de la tomografía del ejemplar VZV-9 donde se aprecia la forma de los dientes de la premaxila (la barra equivalen a 5 cm). _____	54
Figura 20.	Plioplatecarpinae indet. Ejemplar VZV-10, basioccipital A. Vista dorsal con dibujo interpretativo, B. Vista ventral con dibujo interpretativo (las barras equivalen a 5 cm.). _____	56
Figura 21.	<i>Tylosaurus</i> sp. Ejemplar VZV-11, maxila izquierda A. Vista lateral y B. Vista lingual (la barra equivale a 5 cm.). _____	58
Figura 22.	<i>Clidastes</i> sp. Premaxila del ejemplar VZV-13 a) Vista ventral. b) Vista dorsal dela (la barra equivale a 5 cm). _____	62
Figura 23.	<i>Clidastes</i> sp. Pterigoides del ejemplar VZV-13, A) Vista dorsal, B) Vista ventral (la barra equivale a 5 cm). _____	63
Figura 24.	<i>Clidastes</i> sp. Diente aislado del ejemplar VZV-13 (la barra equivale a 3 cm). _____	64
Figura 25.	VZV-14, húmero de <i>Clidastes</i> sp. A. Vista ventral (flexor), B. Ilustración, .C. Vista dorsal (extensor) y D. Ilustración (la barra a 5 cm). _____	66
Figura 26.	A. <i>Prognathodon</i> sp. Vista dorsal del cráneo del ejemplar UANL-FCT-R4, y B. Dibujo interpretativo de la vista dorsal del cráneo del ejemplar (las barras equivalen a 10 cm). _____	68
Figura 27.	<i>Prognathodon</i> sp. A. Vista dorsal de la premaxila con maxilas del ejemplar UANL-FCT-R4, las líneas rosas marcan la sutura premaxila-maxila y B. Vista ventral de la premaxila y maxilas del mismo ejemplar, los números indican la posición de los dientes maxilares (las barras equivalen a 5 cm). _____	69
Figura 28.	<i>Prognathodon</i> sp. A. Vista ventral de la bóveda craneal del ejemplar UANL-FCT-R4, y B. Dibujo interpretativo (la barra equivale a 5 cm). _____	70
Figura 29.	<i>Prognathodon</i> sp. Fragmento de pterigoideo del ejemplar UANL-FCT-R4. _____	71

- Figura 30.** *Prognathodon* sp. Cuadrado del ejemplar UANL-FCT-R4 (Modificado de Buchy et al., 2007) (la barra graduada en cm). _____ 71
- Figura 31.** *Prognathodon* sp. Mandíbulas del ejemplar UANL-FCT-R4. A y B Vistas lateral y medial respectivamente de la mandíbula derecha. C y D Vistas lateral y medial respectivamente de la mandíbula izquierda (las barras equivalen a 5 cm). _____ 72
- Figura 32.** *Prognathodon* sp. A) Vista oclusal de los dientes marginales del ejemplar UANL-FCT-R4. B) Vista medial de la mandíbula izquierda donde se llega a observar la erupción de un diente de reemplazo (la barra está graduada en cm). _____ 73
- Figura 33.** 509 V.P, holotipo de *Amphekepubis johnsoni* (Mehl, 1930). A. Cintura pélvica, y B. Ilustración de la cadera pélvica, modificado de Mehl (1930) (la barra equivale a 5 cm.). _____ 75
- Figura 34.** 509 V.P, holotipo de *Amphekepubis johnsoni* (Mehl, 1930). A. Miembro posterior izquierdo, y B. Ilustración del miembro posterior izquierdo, modificado de Mehl (1930) (la barra equivale a 5 cm). _____ 75
- Figura 35.** Mapa de la reconstrucción paleogeográfica durante el Turoniano y localidades donde se ha reportado la subfamilia Yaguarasaurinae en el mundo (puntos rojos) y en México (punto amarillo) (Modificado de Smith et al. 1994). _____ 82
- Figura 36.** Mapa de una reconstrucción paleogeográfica del Campaniano y distribución del género *Clidastes* en el mundo (puntos rojos) y en México (punto azul) (Modificado de Smith et al. 1994). _____ 85

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Género y especies nominales válidos de los mosasaurios hasta ahora conocidos (los asteriscos marcan las especies tipo en géneros poliespecíficos).	16
Tabla 2. Registros de Mosasauroida en México.	23
Tabla 3. Medidas del ejemplar VZV-4 (en cm).	50
Tabla 4. Medidas de las vértebras del ejemplar VZV-8 (Mososaurinae indet.) (en cm). * La medida no se tomó debido a lo incompleto del elemento. ** Se usó el proceso mejor conservado para tomar la medida.	52
Tabla 5. Medidas de los dientes del ejemplar VZV-11 <i>Tylosaurus</i> sp. (en cm).	58

RESUMEN

En México se han realizado pocos trabajos paleontológicos sobre mosasaurios, y la mayoría están concentrados al noreste del país. El registro de este grupo consiste en restos desarticulados y fragmentarios, por ello su descripción y sus implicaciones taxonómicas, evolutivas y biogeográficas no han sido el objeto de un estudio formal. En esta tesis, se llevó a cabo una revisión de los hallazgos publicados, se sumaron nuevos registros, se actualizó la taxonomía, y se valoró la importancia del registro mexicano a nivel mundial. México provee adiciones interesantes para el registro global de los mosasaurios. Como primer resultado se expande el rango geográfico del grupo hasta la parte central de México, en el estado de Puebla. Los ejemplares provenientes de las localidades de San José de Gracia y Huehuetla son los registros más sureños para Norteamérica. Segundo, se amplía el rango temporal del grupo, que ahora va desde el Cenomaniano hasta el Maastrichtiano. Tercero, los nuevos registros y las redescripciones de algunos ejemplares permitieron identificar una gran diversidad de mosasaurios, con representantes de casi todos los subgrupos de la superfamilia Mosasauroidea. La posición privilegiada de México, en contacto con el sur del Mar Interior Occidental Norteamericano, el Pacífico y las aguas occidentales del Mar de Tetis, promovió una gran diversidad de formas. Si bien la mayoría de los registros no permiten una asignación por debajo del nivel de familia, se lograron identificar varios ejemplares a nivel de género, como *Prognathodon*, *Tylosaurus* y *Clidastes*. Asimismo, se observa que la fauna mexicana exhibe una gran similitud en diversidad con aquella del Mar Interior Norteamericano. La edad de las nuevas localidades, especialmente las del centro del país, y la diversidad del registro, demuestran un gran potencial para el estudio y la comprensión de la evolución de este grupo y el rol que tuvo México en ella.

ABSTRACT

Very few studies have been conducted on mosasaurs in Mexico, and most of them have been restricted to localities in the northeastern part of the country. The specimens are disarticulated and fragmentary; therefore their taxonomy, evolution and biogeography have not yet been the subject of a formal study. In this thesis, we carried out a review of the published findings was conducted; new records were added, along with an update of the taxonomy and an assessment of the importance of the Mexican record worldwide. Mexico provides interesting additions to the overall record of mosasaurs. First, the group's geographical range is expanded up to the state of Puebla, Central Mexico. The specimens from the localities of San José de Gracia and Huehuetla are the southernmost records for North America. Second, the temporal range of the group in Mexico is expanded; it goes from the Cenomanian to the Maastrichtian age. Third, the new records and some of the redescription of previously published specimens helped identify a high diversity of mosasaurs for the country, with representatives from nearly all subgroups of the superfamily Mosasauoidea. The privileged position of Mexico, in contact with the south of the Western Interior Seaway and the western waters of the Tethys, promoted a wide variety of forms. While most of the records do not allow an assignment below the family level, we managed to identify several specimens at the genus level, such as *Prognathodon*, *Tylosaurus* and *Clidastes*, which are widely distributed worldwide, and are found in both North America and Europe, reflecting the continuous distribution of these groups. The Mexican fauna exhibits a great similarity in diversity with that of the North American Western Interior Seaway. The age of the new localities, especially those of Central Mexico, and the diversity of this group in the country, show great potential for the study and understanding of the evolution of this group and the role Mexico had in it.

INTRODUCCIÓN

Los reptiles marinos forman un grupo polifilético de especies adaptadas, de manera obligada o facultativa, a la vida marina; formaron un componente importante de los ecosistemas marinos por cerca de 185 millones de años (Ma), desde finales del Pérmico hasta finales del Mesozoico. Las tortugas marinas es el único grupo de reptiles marinos que logró sobrevivir hasta el presente. Aunque estos reptiles están representados por miembros de distintos grupos taxonómicos, comparten una serie de características morfológicas distintivas que les permitió sobrevivir en los distintos medios marinos, en donde generalmente fueron depredadores pelágicos activos, tan exitosos que llegaron a estar en, o muy cerca de, la cima de las cadenas tróficas (Massare, 1987; Benson et al., 2009). Dentro de los grupos de reptiles se incursionaron a la vida marina están los ictiosaurios, plesiosaurios, mosasaurios, thalattosaurios, nothosaurios, placodontes, y las tortugas marinas. Ninguno de estos grupos, a excepción de las tortugas marinas, logró sobrevivir la extinción del límite Cretácico-Paléogeno (Blackburn y Sidor, 2014). Aunque otros grupos de reptiles se han adentrado al mar, como son los cocodrilos de agua salada, las iguanas y las serpientes marinas, éstos no han llegado a ser tan diversos y abundantes en ese medio ni a ocupar el lugar preponderante que los reptiles marinos tuvieron en el pasado.

Entre los reptiles marinos, los mosasaurios (Squamata: Mosasaurioidea) fue el grupo más destacado de Squamados dentro del ámbito marino debido a la diversidad que alcanzó durante el Cretácico tardío, su amplia distribución geográfica y el gran tamaño de algunos de sus representantes. Sus restos fósiles han sido encontrados en todos los continentes, incluida la Antártida (Novas et al., 2002; Fernández y Gasparini, 2012). En los últimos trabajos taxonómicos y filogenéticos se reconocen cerca de 36 géneros nominales divididos en: formas *incertae sedis*; la familia Aigialosauridae, constituida por organismos semi-acuáticos; y la familia Mosasauridae, formada por especies consideradas más derivadas y especializadas al estar adaptadas totalmente a la vida marina (Tabla 1) (Leblanc et al., 2012). Algunas de las adaptaciones más sobresalientes de los mosasaurios incluyen la transformación de los apéndices de miembros plesiopedales a hidropedales, estructuras semejantes a remos para una locomoción marina ágil y veloz (DeBraga y Carroll, 1993), y la adquisición de diferentes formas de dientes, que les permitió acceder a múltiples fuentes alimenticias (Massare, 1987; Buchy, 2010). Aunque estas y otras numerosas modificaciones morfológicas llevaron a los mosasaurios a no solamente ser capaces de vivir permanentemente en el mar, sino a convertirse

en depredadores tan efectivos que al final desplazaron a otros reptiles marinos (como los ictiosaurios y plesiosaurios), sólo consiguieron sobrevivir durante un periodo de tiempo relativamente corto: 28 Ma, entre el Turoniano y el Maastrichthiano, delimitado por la extinción masiva del límite Cretácico- Paléogeno (Russell, 1967).

Debido a la amplia diversidad y distribución de los mosasaurios, varios autores han propuesto la existencia de provincias biogeográficas caracterizadas por la ocurrencia o concurrencia de ciertos géneros. Nicholls y Russell (1990) respaldaron la división del Mar Interior de Norteamérica en dos provincias, una al norte y otra al sur, originalmente establecida con base en invertebrados; estos autores consideraron las diversidades relativas de varios grupos de vertebrados, entre los cuales destacan varios géneros de mosasaurios. Más adelante, Nicholls y Meckert (2002) describieron una fauna en la isla de Vancouver (Columbia Británica, Canadá) que representa el extremo de una nueva provincia que se extendería por el Pacífico hasta California. Otros autores reconocieron una provincia a través de por lo que es actualmente el Sahara, al sur del Tetis (Lingham-Soliar, 1998) y otra circumpacífica (Caldwell et al., 2008), ambas basadas en géneros de Mosasaurios. La diversidad de mosasaurios y su distribución cosmopolita fue lo que permitió distinguir estos patrones a gran escala.

Tabla 1. Género y especies nominales válidos de los mosasaurios hasta ahora conocidos (los asteriscos marcan las especies tipo en géneros poliespecíficos).

Género, autor	Especies nominales válidas, autor
<i>Aigialosaurus</i> Kramberger, 1892.	<i>A. dalmaticus</i> Kramberger, 1892.* <i>A. buchichi</i> Dutchak y Caldwell, 2009.
<i>Amphekepubis</i> Mehl, 1930.	<i>A. johnsoni</i> Mehl, 1930.
<i>Angolasaurus</i> Antunes, 1964.	<i>A. bocagei</i> Antunes, 1964.
<i>Carinodens</i> Thurmond, 1969.	<i>C. belgicus</i> Woodward, 1891.* <i>C. fraasi</i> Dollo, 1913. <i>C. minalmamar</i> Schulp et al. 2009.
<i>Carsosaurus</i> Kornhuber, 1893.	<i>C. marchesetti</i> Kornhuber, 1893.
<i>Clidastes</i> Cope, 1868.	<i>C. propython</i> Cope, 1869.* <i>C. cinerarium</i> Cope 1870. <i>C. intermedius</i> Leidy 1870. <i>C. liodontus</i> Merriam, 1894. <i>C. "moorevillensis"</i> Bell, 1997.
<i>Dallasaurus</i> Polcyn y Bell, 2005.	<i>D. turneri</i> Polcyn y Bell, 2005.
<i>Ectenosaurus</i> Russell, 1967.	<i>E. clidastoides</i> Merriam 1894.
<i>Eonatator</i> Bardet, et al., 2005.	<i>E. sternbergii</i> Wiman, 1920* <i>E. coellensis</i> Páramo-Fonseca, 2013.

<i>Eremiasaurus</i> Leblanc et al., 2012.	<i>E. heterodontus</i> Leblanc et al., 2012.
<i>Globidens</i> Gilmore, 1912.	<i>G. alabamaensis</i> Gilmore, 1912.* <i>G. dakotensis</i> Russell, 1975. <i>G. phosphaticus</i> Bardet et al., 2005. <i>G. schurmanni</i> Martin, 2007.
<i>Goronyosaurus</i> Azzaroli et al., 1972.	<i>G. nigeriensis</i> Swinton, 1930.
<i>Haasiasaurus</i> Polcyn et al., 2003.	<i>H. gittelmani</i> Polcyn et al., 1999.
<i>Hainosaurus</i> Dollo, 1885.	<i>H. bernardi</i> Dollo, 1885.* <i>H. neumilleri</i> Martin, 2007.
<i>Halsisaurus</i> Marsh, 1869.	<i>H. platyspondylus</i> Marsh, 1869.* <i>H. arambourgi</i> Bardet et al., 2005. <i>H. oncognathus</i> Merriam, 1894. <i>H. ortliebi</i> Dollo, 1889. <i>H. sternbergii</i> Wiman, 1920.
<i>Igdamanosaurus</i> Lingham-Soliar, 1991.	<i>I. aegyptiacus</i> Zdansky, 1935.
<i>Komensaurus</i> Caldwell y Palci, 2007.	<i>K. carrolli</i> Caldwell y Palci, 2007.
<i>Kourisodon</i> Nicholls y Meckert, 2002.	<i>K. puntledgensis</i> Nicholls y Meckert, 2002.
<i>Latoplatecarpus</i> Konishi y Caldwell, 2011.	<i>L. willistoni</i> Konishi y Caldwell, 2011.* <i>L. nichollsae</i> Cuthbertson et al., 2007.
<i>Moanasaurus</i> Wiffen, 1980.	<i>M. mangahouangae</i> Wiffen, 1980.
<i>Mosasaurus</i> Conybeare, 1822.	<i>M. hoffmannii</i> Mantell, 1829.* <i>M. beaugei</i> Arambourg, 1952. <i>M. conodon</i> Cope, 1881. <i>M. lamonnieri</i> Dollo, 1889. <i>M. missouriensis</i> Harlan, 1834.
<i>Pannoniasaurus</i> Makádi et al., 2012.	<i>P. inexpectatus</i> Makádi et al., 2012.
<i>Platecarpus</i> Cope, 1869.	<i>P. tympaniticus</i> Cope, 1869.
<i>Plesiotylosaurus</i> Camp, 1942.	<i>P. crassidens</i> Camp, 1942.
<i>Plesioplatecarpus</i> Konishi y Caldwell, 2011.	<i>P. planifrons</i> Cope, 1874.
<i>Plioplatecarpus</i> Holmes, 1996.	<i>P. marshi</i> , Dollo, 1882.* <i>P. depressus</i> Cope, 1869. <i>P. primaevus</i> Russell, 1967. <i>P. houzeaui</i> Dollo, 1889.
<i>Plotosaurus</i> Camp, 1951.	<i>P. bennisoni</i> Camp, 1951.* <i>P. tuckeri</i> Camp, 1942.
<i>Proaigialosaurus</i> Kuhn, 1958.	<i>P. huenei</i> Kuhn, 1958.
<i>Prognathodon</i> Dollo, 1889.	<i>P. solvayi</i> Dollo, 1889.* <i>P. overtoni</i> Williston, 1897. <i>P. rapax</i> Hay, 1902. <i>P. giganteus</i> Dollo, 1904. <i>P. waiparaensis</i> Welles y Gregg, 1971. <i>P. stadtmanni</i> Kass, 1999. <i>P. currii</i> Christiansen y Bonde, 2002. <i>P. saturator</i> Dortangs et al., 2002. <i>P. kianda</i> Schulp et al., 2008.
<i>Russellosaurus</i> Polcyn y Bell, 2005.	<i>R. coheni</i> Polcyn y Bell, 2005.

<i>Selmasaurus</i> Wright y Shannon, 1988.	<i>S. russelli</i> Wright y Shannon, 1988.* <i>S. johnsoni</i> Polcyn y Everhart, 2008.
<i>Taniwhasaurus</i> Hector, 1874.	<i>T. oweni</i> Hector, 1874.* <i>T. antarcticus</i> Novas et al., 2002. <i>T. mikasaensis</i> Caldwell et al., 2008
<i>Tethysaurus</i> Bardet et al., 2003.	<i>T. nopscai</i> Bardet et al., 2003.
<i>Tylosaurus</i> Marsh, 1872.	<i>T. proriger</i> Cope, 1869.* <i>T. nepaeolicus</i> Cope, 1869. <i>T. kansasensis</i> Everhart, 2005. <i>T. peminensis</i> Nicholls, 1988. <i>T. capensis</i> Broom, 1912. <i>T. gaudryi</i> Thévenin, 1872. <i>T. ivoensis</i> Persson, 1963.
<i>Vallecillosaurus</i> Smith y Buchy, 2008.	<i>V. donrobertoi</i> Smith y Buchy, 2008.
<i>Yaguarasaurus</i> Páramo-Fonseca, 1994.	<i>Y. columbianus</i> Páramo-Fonseca, 1994.

Hasta el momento, se reconocen cerca de 80 especies nominales de mosasauridos representadas por 36 géneros. Williston (1898) fue el primero en reconocer tres morfotipos presentes en la familia Mosasauridae, los que más tarde fueron reconocidos como las subfamilias Tylosaurinae, Platercarpinae y Mosasaurinae. Russell (1967) y, más tarde, Bell (1993 y 1997), quien realizó el primer análisis filogenético del grupo, incorporaron los géneros *Halisaurus* y *Aigialosaurus*, considerándolos como formas evolutivas intermedias entre los varanos terrestres y los mosasaurios acuáticos. Actualmente *Halisaurus* conforma su propia subfamilia: Halisaurinae; mientras que la familia Aigialosauridae fue creada para incluir a *Aigialosaurus* y *Komensaurus*. Esta familia es parafilética con respecto a Mosasauridae, y ambas están dentro de la superfamilia Mosasauroida (Figura 1).

Los análisis filogenéticos más recientes se encuentran explorando las relaciones entre los mosasaurios marinos “clásicos” considerados más derivados, aquellos con miembros más semejantes a aletas que a patas, y las de los mosasaurios semi-acuáticos, como los aigialosaurios y formas afines, que son considerados basales; sin embargo, aún existen géneros con relaciones inciertas. (Bell y Polcyn, 2005; Polcyn y Bell, 2005; Konishi, 2009, Palci et al., 2013). Se han propuesto muchas hipótesis filogenéticas del grupo (Bell y Polcyn, 2005; Polcyn y Bell, 2005; Dutchak y Caldwell 2006 y 2009; Konishi 2009; Palci et al., 2013), en este trabajo tomaremos la de Palci et al. (2013) ya que es la más reciente, incluye a representantes de todos los grupos de la superfamilia, y define dos nuevas subfamilias (Tethysaurinae y Yaguarasaurinae).

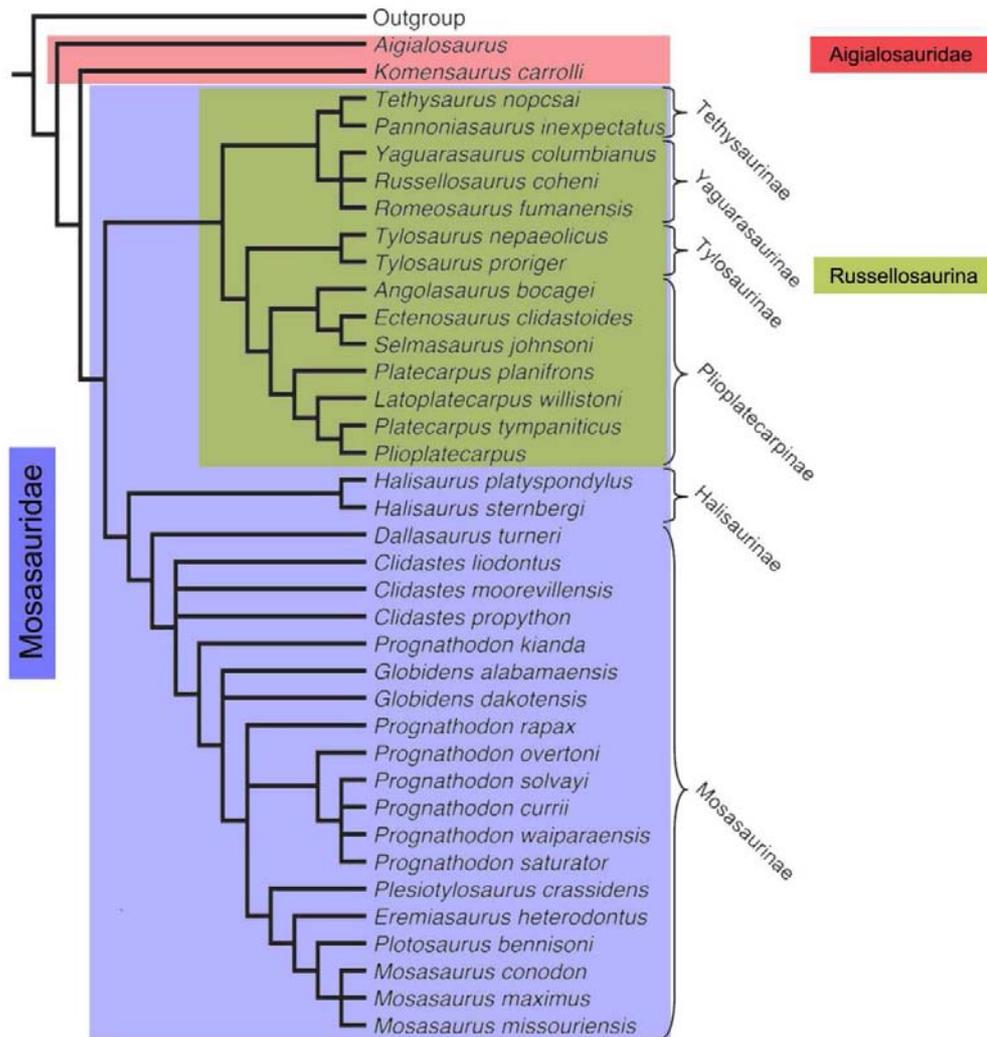


Figura 1. Hipótesis filogenética de la superfamilia Mosasauroidea (Tomado de Palci et al., 2013) (Parafamilia Russellosaurina según Polcyn y Bell, 2005).

De acuerdo a Palci et al. (2013), la familia Mosasauridae se divide en seis subfamilias (Figura 1); cuatro de ellas: Tethysaurinae, Yaguarasaurinae, Tylosaurinae y Plioplatecarpinae, se agrupan en la "parafamilia" Russellosaurina (Polcyn y Bell, 2005); mientras tanto, las otras dos subfamilias: Mosasaurinae (que incluye a algunos de los miembros más derivados y especializados del grupo) y Halisaurinae (conformada por el género *Halisaurus*), son grupos hermanos en la parte más derivada de la familia Mosasauridae. Distintos autores han discutido ampliamente la naturalidad y composición de estos grupos (Bell, 1993 y 1997; Polcyn y Bell, 2005; Bell y Polcyn, 2005; Dutchak y Caldwell 2006 y 2009; Konishi 2009, Palci et al., 2013).

En México, son pocos los trabajos que se han realizado sobre reptiles marinos y, dentro de estos, la mayoría de los registros de mosasaurios corresponden a localidades del noreste del país (Tabla 1 y Figura 2). En general, los registros de mosasaurios en México son raros, desarticulados y fragmentarios; por ello su documentación y descripción es pobre. Las implicaciones en la comprensión de distintos aspectos de la taxonomía, evolución y paleobiogeografía del grupo aún no han sido el objetivo de un estudio formal. Con estas ideas en mente, se establecieron los siguientes objetivos de esta tesis.

OBJETIVOS

Objetivo general

Revisar, describir y determinar la identidad taxonómica de la fauna extinta de mosasaurios que habitaron en el norte de México.

Objetivos particulares

1. Describir e identificar los rasgos diagnósticos de los fósiles de mosasaurios de México que permitan precisar su identidad taxonómica.
2. Reportar dos hallazgos inéditos de mosasaurios fósiles de la región central de México y discutir sus implicaciones en el campo de la biogeografía del grupo.
3. Determinar la diversidad taxonómica del registro de mosasaurios encontrados en México.
4. Discutir las implicaciones que los mosasaurios fósiles de México tienen para las hipótesis filogenéticas y biogeográficas modernas sobre este grupo de reptiles marinos.

ANTECEDENTES

Como ya se mencionó antes, hasta ahora el registro fósil de mosasaurios en México es escaso, fragmentario, relativamente mal conservado y proviene de localidades dispersas en el extremo norte del país. La Tabla 1 y la Figura 2 muestran de manera resumida el estado del registro de los mosasaurios en México.

Mehl (1930) reportó el primer mosasaurio de México, proveniente de yacimientos coniacanos de la Formación San Felipe, en las cercanas de Monterrey, Estado de Nuevo León. El ejemplar, conformado por una cintura pélvica, algunas vértebras, y parte de la extremidad posterior, es el holotipo de *Amphekepubis johnsoni* Mehl, 1930, y está alojado en la Colección de Geología de la Universidad de Missouri. Actualmente, este ejemplar representa el único ejemplar de mosasaurio mexicano identificado hasta nivel de especie.

Poco después, Müllerried (1931) reportó restos de dos individuos que asignó a la familia Mosasauridae provenientes de la Formación Méndez de edad santoniana, y colectados cerca de la localidad del Rayón, en el Estado de Tamaulipas. El primer individuo estaba representado por tres o cuatro vértebras, mientras que el segundo conservaba 19 vértebras encontradas en posición natural (expuestas en “hilera” en campo) acompañadas de fragmentos de otras vértebras, costillas, cráneo, extremidades, algunos dientes y fragmentos de la mandíbula con dientes. Al momento de la publicación, se mencionó que varios de los elementos se perdieron, en ese momento se contaba sólo con 17 vértebras de la “hilera”, nueve fragmentos de vértebras, 15 fragmentos de quijada, y algunos fragmentos de costillas y de las extremidades. Este autor también mencionó que los dientes hubieran sido una parte importante en la identificación del ejemplar; sin embargo, su descripción se limita a decir que eran de forma cónica y de hasta 10 cm de largo. Este material está perdido; por lo que es imposible realizar una revisión del mismo.

Seis décadas después, Aranda-Manteca y Stinnesbeck (1993) reportaron nuevos hallazgos de mosasaurios en la Formación Méndez (Campaniano-Maastrichtiano), en el Estado de Nuevo León, y señalaron que podría pertenecer al género *Clidastes*. Más tarde, Eberth et al. (2003 y 2004) publicaron los primeros hallazgos de mosasaurios en el Estado de Coahuila, de yacimientos campanianos de la Formación Cerro del Pueblo en los sitios de Las Águilas y de Rincón Colorado (Eberth et al., 2003 y 2004, respectivamente).

Tabla 2. Registros de Mosasauoidea en México.

Taxa	Subfamilia	Número de catálogo	Localidad/Estado	Edad/Formación	Referencia
<i>Amphekepubis johnsoni</i>	Mososaurinae	Missouri-509VP	Este de Monterey/Nuevo León	Coniaciano/Fm. San Felipe	Mehl, 1930
Mososauridae indeterminado (indet.)	Indet.	Material perdido	Rayón /Tamaulipas	Santoniano/Fm. Méndez	Müllerried, 1931
Mososauridae indet.	Indet.	UANL-FCT-R6 (anteriormente MZo/ooo1)	Hualahuisés/Nuevo León	Campaniano-Maastrichtiano/Fm. Méndez	Aranda-Manteca y Stinnesbeck, 1993; Buchy <i>et al.</i> , 2005 y Buchy, 2007
<i>Clidastes</i> sp.	Mososaurinae	S/N alojado en el MUDE	Las Águilas/Coahuila	Campaniano/Fm. Cerro del Pueblo	Eberth <i>et al.</i> , 2003
Mososauridae indet.	Mososaurinae	Material Perdido	Rincón Colorado/Coahuila	Campaniano/Fm. Cerro del Pueblo	Eberth <i>et al.</i> , 2004
Mososauridae indet.	Indet.	UANL-FCT-R4	Rancho las Barretas/Nuevo León	Maastrichtiano/Fm. Méndez	Buchy <i>et al.</i> , 2005; Buchy, 2007 y Buchy <i>et al.</i> , 2007
Mososauridae indet.	Indet.	UANL-FCT-R24	Icamole/Nuevo León	Campaniano-Maastrichtiano/Fm. Méndez	Buchy <i>et al.</i> , 2005 y Buchy, 2007
<i>Vallecillosaurus donrobertoi</i>	Aigialosauridae	UANL-FCT-R27 UANL-FCT-R28 UANL-FCT-R30 CPC 254	Vallecillo/Nuevo León	Turoniano/Fm. Agua Nueva	Buchy <i>et al.</i> , 2005; Buchy, 2007; Ifrim, 2006; Ifrim <i>et al.</i> , 2008 y Smith y Buchy, 2008
Mosasauoidea indet.	Indet.	CPC 256	Vallecillo/Nuevo León	Turoniano/Fm. Agua Nueva	Ifrim <i>et al.</i> , 2008
Aigialosauridae indet.	Indet.	CPC 262	Vallecillo/Nuevo León	Turoniano/Fm. Agua Nueva	Ifrim <i>et al.</i> , 2008
Mososauridae indet.	Indet.	MHM PAS 337 MHM PAS 336	El Rosario/Coahuila	Turoniano/Grupo Austin	Stinnesbeck, <i>et al.</i> , 2005; Buchy <i>et al.</i> , 2005 y

					Buchy, 2007
Squamado indet.	Indet.	MHM PAS 338	El Rosario/Coahuila	Turoniano/Grupo Austin	Stinnesbeck , <i>et al.</i> , 2005; Buchy <i>et al.</i> , 2005 y Buchy, 2007
<i>Tylosaurus</i> sp.	Tylosaurinae	SGM-M1	San Antonio El Bravo/Chihuahua	Turoniano/Fm. Ojinaga	Loera Flores, 2013

Buchy et al. (2005) reportaron restos de mosasauroides recolectados en varias localidades de los Estados de Coahuila y Nuevo León, posteriormente descritos por el mismo equipo de trabajo (Stinnesbeck et al. 2005; Buchy et al., 2007; Smith y Buchy, 2008); el más destacado es un aigialosaurio turoniano de la Formación Agua Nueva de Vallecillo, Nuevo León, formalmente nombrado como *Vallecillosaurus donrobertoi* Smith y Buchy, 2008. Vallecillo ha resultado ser la localidad más rica en mosasaurios documentada en México hasta ahora; dos ejemplares mosasauroides de esta localidad aún esperan ser descritos y denominados formalmente (Ifrim et al., 2008). Uno de estos ejemplares fue el sujeto de un resumen recientemente publicado, en el cual aclaran que se trata de un taxón diferente al que ya se tiene descrito para esta localidad (*Vallecillosaurus donrobertoi* Smith y Buchy, 2008), y que se trataría del mosasauroideo más basal dentro de la superfamilia (Smith et al., 2014).

Por último, Loera Flores (2013) describió el cráneo articulado del primer mosasaurio tylosaurino para México, colectado en yacimientos turonianos de la Formación Ojinaga, en el Estado de Chihuahua; mismo que fue identificado como representante del género *Tylosaurus*. Recientemente, Reynoso y Cruz (2014) llevaron a cabo una revisión del registro de mosasaurios en México.

En el año 2000, durante las prospecciones de campo en el área de San Miguel, Municipio de Ocampo, Estado de Coahuila, realizadas por el equipo de la Dra. Marisol Montellano Ballesteros del Instituto de Geología, UNAM, fueron colectados restos de un reptil marino en rocas de edad campaniana de la Formación Aguja, que originalmente se identificaron como restos de un cocodrilo (Montellano-Ballesteros, com. pers.). Aunque este material fue el único considerado al inicio de este proyecto, pronto se le sumaron otros

ejemplares. Estos nuevos materiales incluyen una serie de vértebras colectadas en yacimientos de la Formación Cerro del Pueblo, en la localidad del Oratorio, Coahuila; y una maxila proveniente de los yacimientos turonianos de la Formación Eagle Ford en el Municipio de Piedras Negras, Coahuila, misma que fue facilitada por el Ing. Antonio Gutiérrez, colector privado de esta zona.

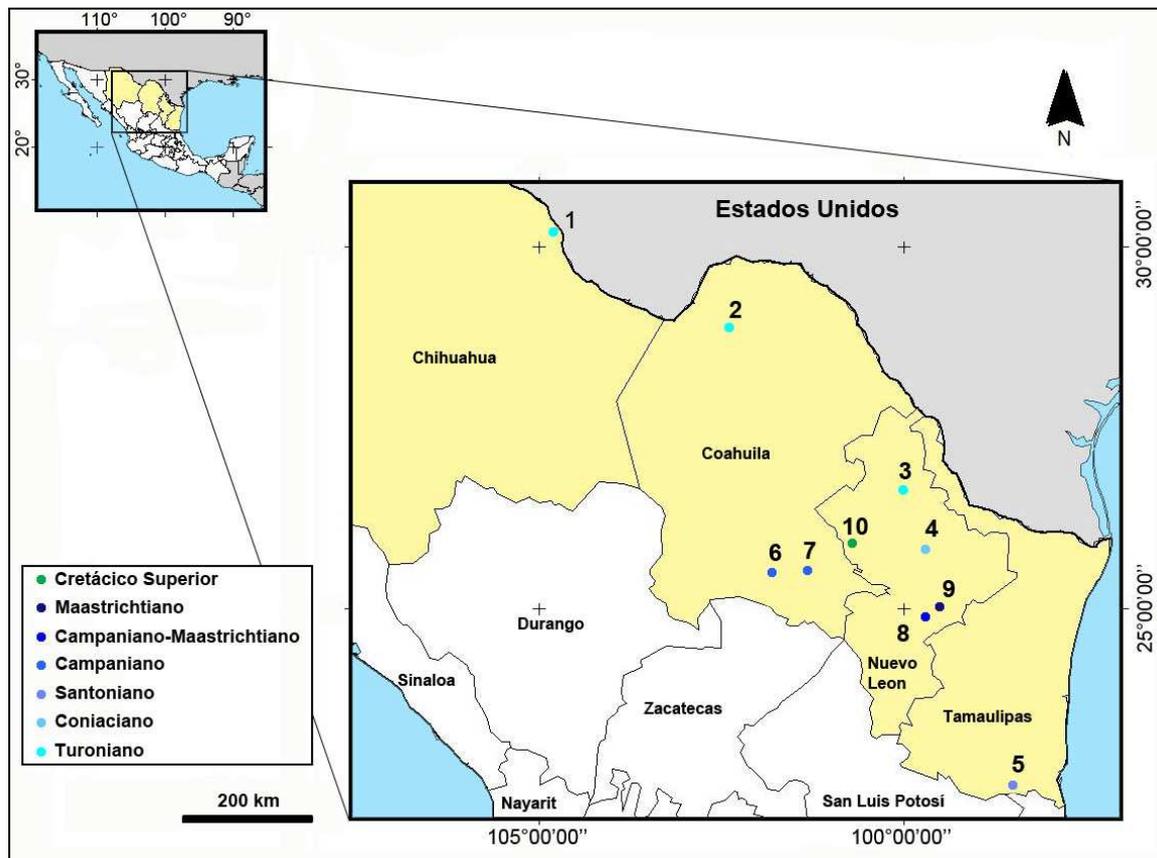


Figura 2. Localidades de México donde se han encontrado restos de mosasaurios: 1. San Antonio; 2. El Rosario; 3. Vallecillo; 4. Este de Monterrey; 5. Rayón; 6. Las Águilas; 7. Rincón Colorado; 8. Hualahuises; 9. Rancho las Barretas; 10. Icamole.

Por otro lado, gracias a las labores de prospección y colecta de Vertebrados Fósiles Marinos, por parte del equipo de trabajo del Dr. Jesús Alvarado Ortega, emprendidas desde el año 2007 en prácticamente todo el país, se recuperaron los restos de mosasaurios más australes hasta ahora en México. Estos fósiles proceden de dos localidades en el estado de Puebla: el primero consiste en unos fragmentos de maxila y premaxila provenientes de la cantera San José de Gracia, Municipio de Molcaxac, que podrían pertenecer a la parte basal de la Formación Mexcala, cuya de edad ha sido determinada tentativamente como turoniana; el otro incluye restos de tres ejemplares parcialmente conservados en lajas de lutitas bituminosas negras pobremente

carbonatadas encontradas en una nueva localidad ubicada en el Municipio de Huehuetla, en la parte nororiental del mencionado Estado.

Durante el Cretácico Tardío, México se encontraba cubierto por las aguas de una región importante para el entendimiento de los patrones y procesos biogeográficos de los organismos marinos del Cretácico; en esta coincidían los dominios Oeste del mar de Tetis, el Sur del Mar Interior de Norteamérica, y el Este intertropical del Paleopacífico. La revisión y el estudio del nuevo material de mosasaurios que se tiene para México, podría ser de utilidad para aportar información y entender el rol que jugó México en la evolución y la paleobiogeografía de esta superfamilia de reptiles marinos.

METODOLOGÍA

En esta sección de la tesis se señala la nomenclatura anatómica adoptada en este trabajo, así como sus abreviaturas correspondientes. También se enlistan las instituciones relacionadas con el resguardo de los ejemplares empleados en este trabajo y/o con los proyectos paleontológicos donde se colectaron los mismos. Finalmente, se describen todos los procedimientos empleados en la preparación y resguardo de los fósiles mexicanos descritos por primera vez en este trabajo.

Abreviaturas Institucionales.-

Los acrónimos o abreviaturas de las institucionales mencionadas a lo largo de este trabajo son las siguientes, en orden alfabético:

CPC: Colección Paleontológica de Coahuila, Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, México.

IGM: Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.

KU: Museo de Historia Natural de la Universidad de Kansas, Lawrence, Kansas, USA.

MUDE: Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, México.

MUZ, antes MHM: Museo Paleontológico de Múzquiz, Municipio de Melchor Múzquiz, Coahuila, México.

SGM: Servicio Geológico Mexicano, Chihuahua, Chihuahua, México.

UANL-FCT: Museo de la Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, Nuevo León, México.

VP: Colección de paleontología de vertebrados de la Universidad de Missouri, Columbia, Missouri, USA.

VZV: abreviación del nombre y apellidos de la autora de esta tesis, ésta acompaña a los números de catálogo asignados a los materiales fósiles de este trabajo que 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.

Material de comparación.-

Los materiales incluidos en el ejercicio de anatomía comparada emprendido en la presente tesis son los siguientes.

Clidastes liodontus, Merriam, 1894.- KU-1121, ejemplar colectado en yacimientos del Cretácico tardío de la Formación Niobrara, sin datos de la localidad de colecta; Este ejemplar incluye ambos dentarios, ambos pterigoides, ambos cuadrados, un fragmento del coracoides y seis vértebras cervicales articuladas de un mismo individuo.

Clidastes propython, Cope, 1869.- KU-1000, ejemplar colectado en yacimientos del Cretácico tardío de la Formación Niobrara, en el Río Smoky Hill, Kansas y KU-1022, ejemplar colectado en la misma Formación y de la misma edad que el anterior pero proveniente del Condado de Logan, Kansas. Estos ejemplares constan de esqueletos casi completos y parcialmente articulados.

Halisaurus, Marsh, 1869.- KU-1027, de procedencia desconocida dentro de los yacimientos del Cretácico tardío de la Formación Niobrara. Este ejemplar consta del axis o segunda vértebra cervical.

Platecarpus tympaniticus, Cope, 1869.- 586 VP, ejemplar colectado en yacimientos del Cretácico tardío de la Formación Niobrara, en Scott City, Kansas; los ejemplares KU-1001, KU-1004, KU-1031, KU-4862 y KU-27816, de procedencia desconocida dentro de los yacimientos del Cretácico tardío de la Formación Niobrara. Entre estos materiales se incluyen restos articulados y aislados de cráneos, vértebras, cinturas pectorales y pélvicas, las extremidades delanteras y traseras; es notable la revisión del cráneo de un individuo juvenil (KU-27816).

Mosasaurus missouriensis, Harlan, 1834.- KU-1034, ejemplar colectado en yacimientos campanianos de la Formación Pierre Shale, en el Condado de Custer, Dakota del Sur. Consta de vértebras cervicales y dorsales, húmero y falanges de un individuo.

Prognathodon overtoni, Williston, 1897.- KU-950, ejemplar colectado en yacimientos campanianos de la Formación Pierre Shale, en las proximidades del Río Cheyenne, Dakota del Sur. El holotipo consta de material craneal (fragmentos de maxila, cuadrado, frontal y mandíbula), ambos húmeros y algunas vértebras.

Tylosaurus proriger, Cope, 1869.- KU-1032, ejemplar colectado en yacimientos del Cretácico tardío del miembro Smoky Hill Chalk de la Formación Niobrara en el Condado de Logan, Kansas; KU-1075, colectado en yacimientos del Cretácico de la Formación Niobrara, en el Condado de Gove, Kansas; KU-5033, de procedencia desconocida dentro de los

yacimientos campanianos de la Formación Pierre Shale; KU-28705, sin datos de procedencia geológica ni geográfica; y KU-66129, colectado en una localidad denominada KU-GOV-40, en yacimientos santonianos de la Formación Niobrara. Entre estos materiales se incluyen restos de cráneos articulados, varios elementos craneales aislados, vértebras, cinturas pectorales y pélvicas, elementos de las extremidades delanteras y traseras; es notable la revisión de impresiones de piel (KU-1075).

Preparación del material.-

Los ejemplares descritos y que fueron preparados como parte de este trabajo se sometieron a distintos procedimientos o técnicas en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología, UNAM. La autora de este trabajo preparó estos fósiles aplicando una combinación o sólo uno de los procedimientos mecánicos y químicos descritos a continuación.

La preparación mecánica involucra el uso de paleotools, agujas de disección y material odontológico para su limpieza.

La preparación química incluyó el tratamiento con ácido acético. El ejemplar VZV-1 se limpió con la ayuda de ácido acético. El procedimiento fue el siguiente: 1) se endurecieron las partes expuestas, 2) se sumergieron en baños de ácido acético al 10% por 3 horas, 3) se dejaron remojar en agua durante la noche y 4) se limpió mecánicamente el sedimento que hubiera aflojado. Este procedimiento se repitió por varias semanas. En la etapa final de preparación, se suspendió el uso del ácido y se limpió únicamente de forma manual. Se tomaron radiografías de los ejemplares VZV-1, VZV-3 y VZV-9; de este último también se tomó una tomografía, para poder describirlos reduciendo el proceso de limpieza y los riesgos que conlleva.

Abreviaturas anatómicas.-

La descripción de caracteres anatómicos en este trabajo se ajusta a las abreviaturas y términos sugeridos por Russell (1967) y Lingham-Soliar (1995) (Figuras 3-5 (craneales) y 7-9 (postcraneales)); la descripción de los caracteres dentales se ajusta a la nomenclatura de Caldwell (2007) (Figura 6).

Morfología craneal

a	angular	cem	cemento entre la corona del diente y su base
b	basicráneo		
basip	proceso basiesfenoides del pterigoides	che	hemisferios cerebrales
bo	basioccipital	cor	coronoides
bs	basiesfenoides	core	cúspide del coronoides
bt	proceso basipterigoides	cre	cresta
		d	dentario

dcp	porción de dentina de la cavidad pulpar	popr	postorbitofrontal proceso paraoccipital del opistótico
dentr	rama del dentario	pra	prearticular
e	epipterigoides	prd	rostrum predental
ec	ectopterigoides o proceso ectopterigoides	prf	prefrontal o sutura del prefrontal
en	narinas externas	prf ala	ala prefrontal
f	sutura del frontal o frontal	ps	paraesfenoides
fmag	foramen magnum	pt	pterigoides
for	foramen	ptte	dientes pterigoideos
gl	articulación intermandibular	pvp	proceso posteroventral del yugal
in	narinas internas	q	cuadrado
inpi	incisura piriformis	quap	proceso cuadrático del pterigoides
intbar	barra internarial	qcond	cóndilo cuadrático
istp	proceso infraestapedia del cuadrado	respit	fosa de reabsorción
j	yugal	ret	proceso retroarticular
jo	apertura para el órgano de jacobson	reto	diente de remplazo
l	lagrimal	ro	superficie rugosa
mands	sínfisis mandibular	ros	rostrum
mpals	foramen para el seno medial del palatino	rosforfrn	superficie rugosa de contacto entre frontal y premaxila
meckca	canal de meckel	sstp	proceso supraestapedia del cuadrado
meckfo	fosa meckeliana	sa	surangular
mx	maxila o sutura maxilar	sep	septomaxila
o	órbita	soc	supraoccipital
of	lóbulo olfatorio	sp	esplénica
op	opistótico	spit	fosa estapedia
p	parietal o sutura del parietal	spl	tablilla de soporte premaxilar y maxilar
paf	foramen parietal	sq	escamoso
pal	palatino	st	supratemporal
ptpalu	sutura entre pterigoides y palatino	ta	ala timpánica
pcr	carina posterior en la corona de un diente	tc	cresta timpánica
pmx	premaxila	tcav	cavidad dental
pofex	surco postorbitofrontal	toba	base del diente
pof	postorbitofrontal o sutura del	vo	vómer
		vop	proceso vomerino

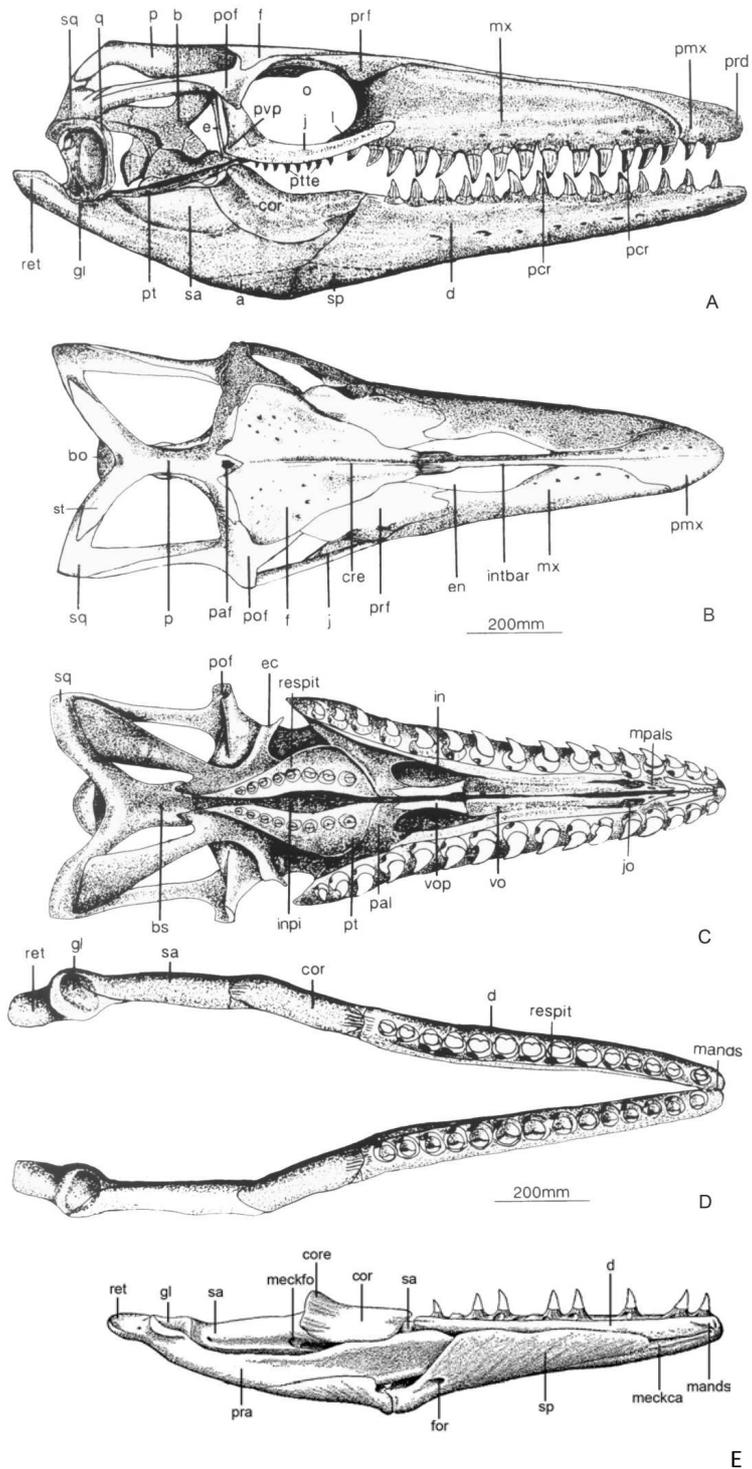


Figura 3. Cráneo de *Mosasaurus*, A) Vista lateral, B) Vista dorsal, C) Vista ventral, D) Vista dorsal de la mandíbula (tomado de Lingham-Soliar, 1995) y E) Vista medial de la mandíbula (tomada de Russell, 1967). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura.

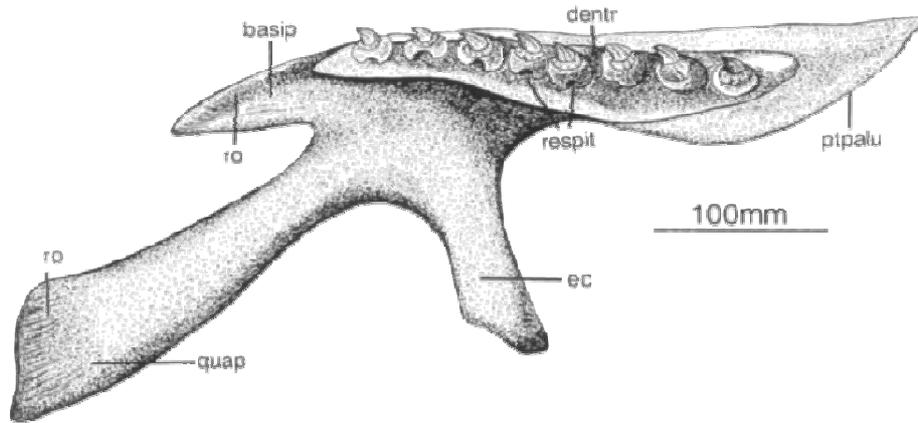


Figura 4. Vista ventral del pterigoides izquierdo de *Mosasaurus hoffmanni* (tomada de Lingham-Soliar, 1995). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura.

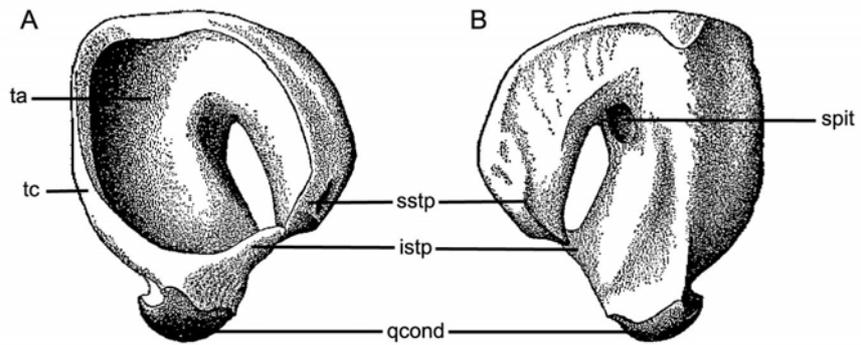


Figura 5. Cuadrado izquierdo de *Platecarpus* sp., A) Vista lateral y B) Vista medial (modificada de Russell, 1967). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura.

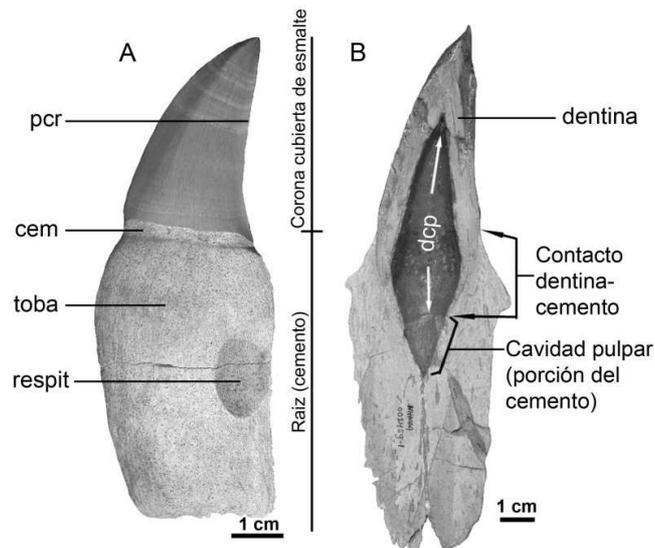


Figura 6. Diente de *Mosasaurus* sp. (NHMM 002459-1)(modificada de Caldwell, 2007) A) Vista medial y B) Corte transversal. Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura.

Morfología postcraneal

ac	acetábulo	r	radio
a con	cóndilo articular vertebral	ra	radial
as	astrágalo	syn	sinapófisis
azg	zigapófisis anterior	ti	tibia
dc	cresta deltoides	ula	ulnar
ect	cresta ectepicondilar	zga	ziganthro
ent	cresta entepicondilar	zgo	zigosfeno
fe	fémur		
h	húmero		
hyp	hipapófisis vertebral		
hyppr	proceso hipapofisiario vertebral		
i	intermedium		
il	ilion		
is	isquion		
ist	tubérculo isquiático		
mc 1-5	metacarpales 1 a 5		
mt1-5	metatarsos 1 a 5		
ns	espinas dorsales		
obt	foramen obturador		
pc	cresta pectoral		
pf	pisiforme		
pgp	proceso postglenoideo		
pu	púbis		
put	tubérculo		
pzg	zigapófisis posterior		

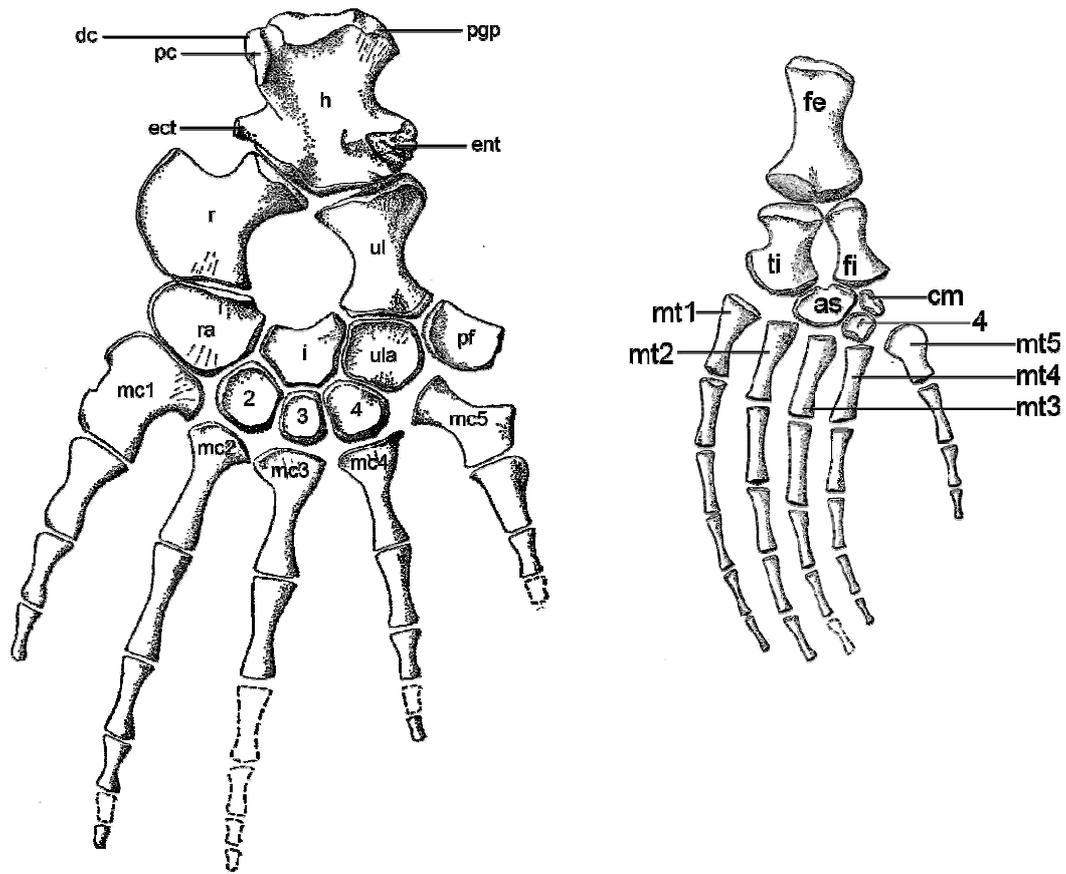


Figura 7. A) Vista medial del miembro anterior de *Clidastes* sp. (modificada de Russell, 1967) (1-4: carpos distales 1 al 4) y B) Vista medial del miembro posterior de *Platecarpus* sp. (modificada de Russell, 1967). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura.

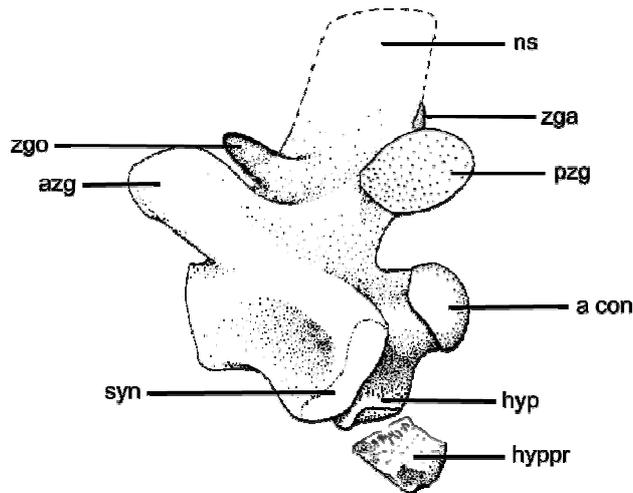


Figura 8. Vista lateral de una vértebra cervical de *Halisaurus platyspondylus* (modificada de Homes y Sues, 2000). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura.

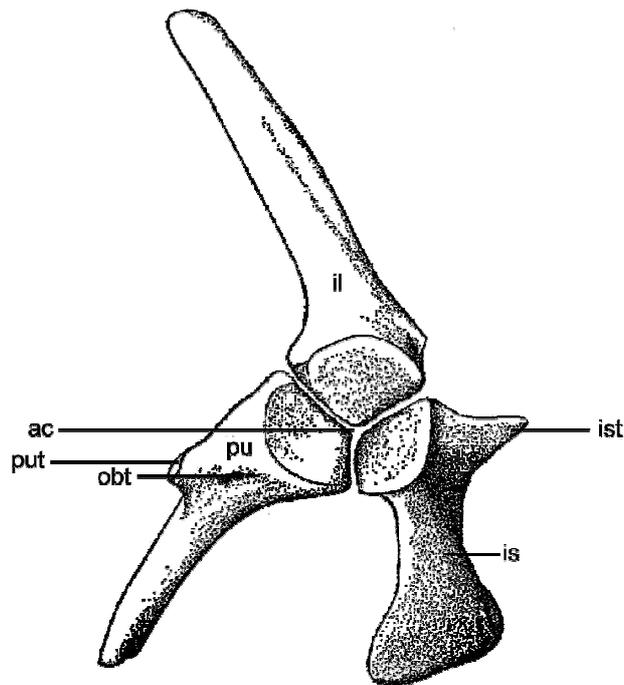


Figura 9. Vista lateral de la cintura pélvica de *Mosasaurus* sp. (modificada de Russell, 1967). Ver apartado de abreviación para el significado de las abreviaciones usadas en esta figura.

LOCALIDADES

Si bien, estudiar los detalles geológicos y paleontológicos de las localidades mexicanas portadoras de restos fósiles de mosasaurios escapa a los objetivos de esta tesis, esta sección presenta en estricto orden alfabético los aspectos generales de estas (Figuras 6 y 7).

Las Águilas.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 25°30' y W 101°48', dentro de los límites del Ejido de Porvenir, Municipio General Cepeda, Estado de Coahuila (Figura 11). De acuerdo con el mapa "Carta Geológico-Minera Monterrey G14-7 (1:250 000)" (SGM, 2008), en esta localidad se exponen areniscas campanianas de la Formación Cerro del Pueblo, que han sido interpretadas como parte de un depósito marino de una planicie costera somera (Eberth et al., 2004).

Las Esperanzas.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 26°00', W 100°32', dentro de los límites del Municipio de Ramos Arizpe, Estado de Coahuila (Figura 11). El ejemplar procedente de esta localidad, alojado en la colección del MUDE, no cuenta con los datos de la formación de procedencia, sin embargo incluye una nota con la edad, refiriéndolo al Maastrichtiano. De acuerdo con el mapa "Carta Geológico-Minera Monclova G14-4 (1:250 000)" (SGM, 2008a) las rocas cretácicas que afloran en la zona pertenecen al Grupo Washita, a las formaciones Eagle Ford y Austin. En la zona, las tres están representadas por lutitas y calizas, y cubren un rango estratigráfico del Cenomaniano al Santoniano. No hay manera de saber exactamente a qué edad pertenece esta localidad, y puesto que se asignó al Maastrichtiano al momento de su colecta sin más datos, la edad se deja como Cretácico tardío.

Este de Monterrey.- Esta localidad se ubica en las Coordenadas N 25°48', W 99°42', a 40 millas al noreste de la ciudad de Monterrey, Estado de Nuevo León (Figura 11). Mehl (1930), basándose en la matriz que recubría los huesos, una arcilla refractaria concrecionaria, sugiere que el ejemplar podría provenir de yacimientos coniacianos de la Formación San Felipe, expuestos cerca de Monterrey, aunque también advierte que podría tratarse de rocas más jóvenes que las de esta Formación. De acuerdo con el mapa "Carta Geológico-Minera Río Bravo G14-8 (SGM, 2008b) y Monterrey G14-7 (1:250 000)" (SGM, 2008c) en esta localidad se exponen afloramientos de las Formaciones Agua Nueva, Eagle Ford, Austin, Méndez y San Felipe. Estas formaciones cubren todo el rango del Cretácico tardío y la mayoría de ellas presentan capas de lutitas y calizas, por lo que el ejemplar, sin una mejor especificación de la naturaleza de su matriz o de su origen

geográfico no se puede asignar con certeza a ninguna de estas formaciones y por lo tanto a ninguna edad en particular, fuera de Cretácico tardío.

Huehuetla.- En esta localidad (IGM 3889) afloran lutitas bituminosas negras pobremente carbonatadas. Está ubicada en las coordenadas N 20°04', W 97°37', a aproximadamente 2 km de la cabecera municipal de Huehuetla, Municipio ubicado la región de la Sierra Norte del Estado de Puebla (Figura 10). De acuerdo al mapa "Carta Geológica-Minera Poza Rica F14-12 (1:250 000)" (SGM, 2004), las rocas que afloran en esta localidad corresponden al miembro indeterminado de la Formación Tamaulipas, de edad Aptiana-Cenomaniana, misma que ha sido interpretada como un ambiente marino pelágico de baja energía, como depósitos de cuencas intracontinentales (Léxico Estratigráfico de México [en línea]). Junto con los ejemplares discutidos en esta tesis, se encontraron varios ejemplares de peces pertenecientes a los géneros *Tselfatia* y *Rhyncodercetis*, a la familia Pachyrhizodontidae y al orden Ellimmichthyiformes.

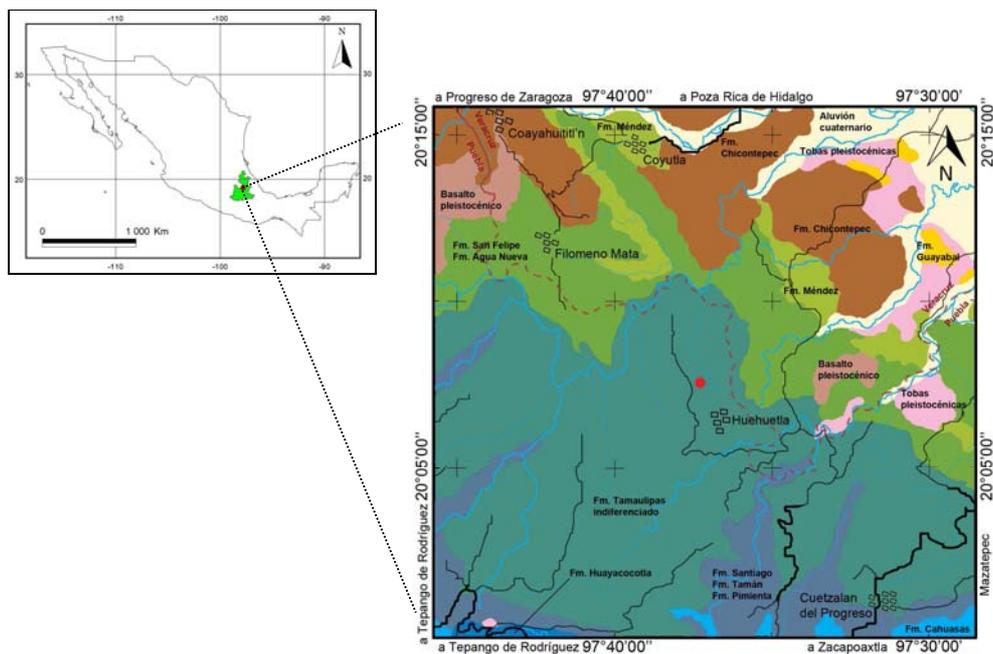


Figura 10. Mapa de México con acercamiento del centro de México, Estado de Puebla. La localidad de Huehuetla está marcada por un punto rojo.

Icamole.- Usando las indicaciones dejadas por el Sr. José Rodríguez, quien donó el material colectado al MUDE, se estableció que esta localidad se ubica en las coordenadas N 25°54', W 100°42', cerca de la población de Icamole, ubicada en el Municipio de García, Estado de Nuevo León (Figura 11). De acuerdo al mapa "Carta Geológico-Minera Monterrey G14-7 (1:250 000)" (SGM, 2008c), las unidades geológicas que afloran en la

zona son la Formación Indura, la Formación Parras, y el Grupo Difunta. Entre estas formaciones cubren todo el rango estratigráfico del Cretácico Superior (Cenomaniano al Maastrichtiano) y representan varios ambientes de depósito marinos (Vega-Vera et al., 1989; Carrasco et al., 2000).

El Mimbres.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 25°36', W 101°20', dentro de los límites del Municipio de General Cepeda, Estado de Coahuila (Figura 11). De acuerdo al mapa "Carta Geológico-Minera Monterrey G14-7 (1:250 000)" (SGM, 2008c), aquí afloran rocas campanianas-maastrichtianas de la Formación Cerro Grande, formación originalmente definida para el Grupo Difunta, el cual representa un ambiente de depósito considerado como un complejo deltaico (Carrasco et al., 2000).

El Oratorio.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 25°36', W 101°19', dentro de los límites del Municipio de General Zepeda, Estado de Coahuila (Figura 11). De acuerdo al mapa "Carta Geológico-Minera Monterrey G14-7 (1:250 000)" (SGM, 2008c), en esta localidad afloran rocas campanianas de la Formación Cerro del Pueblo.

La Parrita.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 25°32', W 101°21', dentro de los límites del Municipio de General Cepeda, Estado de Coahuila, al noreste de México (Figura 11). De acuerdo al mapa "Carta Geológico-Minera Monterrey G14-7 (1:250 000)" (SGM, 2008c), en esta localidad afloran rocas campanianas de la Formación Cerro del Pueblo.

Piedras Negras.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 29°9', W 100°45', dentro de los límites del Municipio Piedras Negras, en la localidad del arroyo El Murley, sobre la carretera Piedras Negras-Cd. Acuña en el km 66, en el Estado de Coahuila (Figura 11). De acuerdo al mapa "Carta Geológico-Minera Ciudad Acuña H14-7 (1:250 000)" (SGM, 2008d), aquí afloran una alternancia de calizas arcillosas y lutitas de color negro a gris de edad turoniana de la Formación Eagle Ford. El ejemplar proviene de la cima de la Formación (casi contacto con la Austin), de la facies de lutitas negras y se encontraba dentro de un nódulo de caliza. Esta formación ha sido interpretada como un ambiente de depósito de mar somero no tan alejado de la costa (Carrasco et al., 2000).

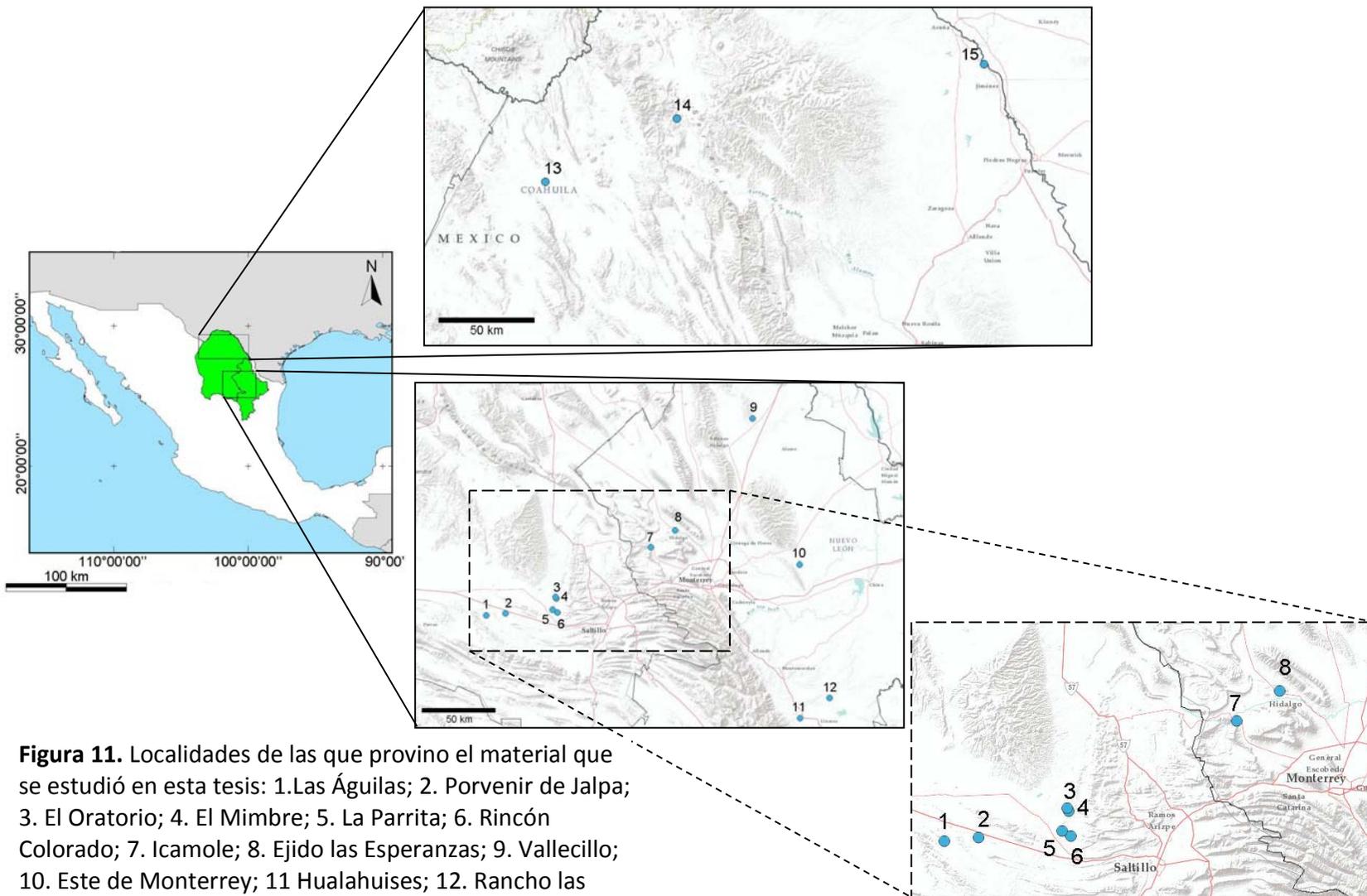


Figura 11. Localidades de las que provino el material que se estudió en esta tesis: 1.Las Águilas; 2. Porvenir de Jalpa; 3. El Oratorio; 4. El Mimbres; 5. La Parrita; 6. Rincón Colorado; 7. Icamole; 8. Ejido las Esperanzas; 9. Vallecillo; 10. Este de Monterrey; 11. Hualahuises; 12. Rancho las Barretas; 13. Ejido San Miguel; 14. El Rosario; 15. Piedras Negras.

Porvenir de Jalpa.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 25°31', W 101°40', dentro de los límites del ejido Porvenir de Jalpa, en el Municipio de General Cepeda, Estado de Coahuila (Figura 11). De acuerdo al mapa "Carta Geológico-Minera Monterrey G14-7 (1:250 000)" (SGM, 2008c), aquí afloran rocas campanianas de la Formación Cerro del Pueblo (Eberth et al., 2004).

Rancho las Barretas.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 25°00', W 99°30', a 10 km al norte de Linares, Estado de Nuevo León (Figura 11) (Buchy et al., 2007). Basándose en la matriz que recubría el material y en la geología regional, Buchy et al. (2007) afirman que las rocas que afloran en esta localidad son de edad campaniana-maastrichtiana de la Formación Méndez, formación ampliamente distribuida en las planicies costeras del Golfo de México, al noreste del país. El ambiente de depósito ha sido interpretado como una plataforma marina abierta, de una profundidad de entre 100 y 400 m. Más específicamente, Buchy et al. (2007) le asignan la edad de Maastrichtiano temprano al ejemplar UANL-FCT-R4 basándose en el conjunto de foraminíferos planctónicos presentes en las margas adyacentes al ejemplar. Usando la biozonación propuesta por Li y Keller (1998), fijan la edad basándose en la presencia de *Gansserina gansseri*, marcador de la zona CF 7 de Li y Keller (1998) y en la ausencia *Rosita contusa*, la cual marca la base de la zona CF 6 de estos mismos autores. De acuerdo a Li y Keller (1998) y Tantawy et al. (2001), ambos trabajos citados por Buchy et al. (2007), la aparición de *G. gansseri* marca la frontera entre el Maastrichtiano temprano y tardío, y la edad de aparición de *R. contusa* ocurre aproximadamente en ese mismo intervalo, alrededor de los 69.5 Ma. Para empezar, la ausencia de *R. contusa* no es suficiente evidencia para descartar una edad más joven, primero no hay la certeza de que la ausencia de este taxón en esta localidad en particular no se deba a algún otro sesgo, sobre todo porque los resultados de esta biozonación no aparecen en el trabajo de Buchy et al. (2007) ni se hace referencia a otro trabajo donde se exponga con más detalle estos resultados; segundo, aunque *R. contusa* esté ausente, *G. gansseri* es un fósil índice del Maastrichtiano tardío según Li y Keller (1998) y Tantawy et al. (2001). Por lo tanto, la edad del ejemplar debió haberse estimado más bien en el Maastrichtiano tardío. En un trabajo más reciente, BouDagher-Fadel (2013) amplía el rango de *G. gansseri* desde el Campaniano tardío hasta el Maastrichtiano tardío. De manera que la edad del ejemplar UANL-FCT-R4 no puede restringirse como lo hicieron Buchy et al. (2007) y se deja en el rango del Campaniano tardío al Maastrichtiano tardío.

San José de Gracia.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 18°40', W 97°51', en una cantera en las cercanías del pueblo San José de Gracia, en el Municipio de Molcaxac, Estado de Puebla (Figura 12). De esta cantera son explotados cerca de 4 metros de estratos margosos color marrón, de espesor variable (entre 10 y 20 cm) que muestran una

laminación paralela y milimétrica (Alvarado-Ortega et al., 2009). Esta cantera representa un afloramiento turoniano de la Formación Mexcala (Alvarado-Ortega, en prep.).

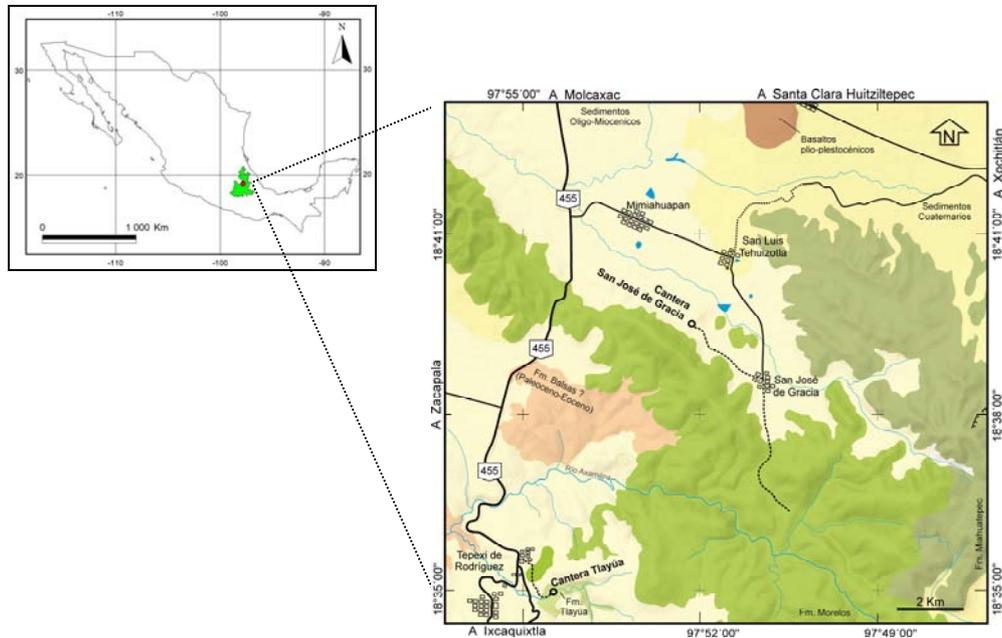


Figura 12. Mapa de México con acercamiento del centro de México, Estado de Puebla., mostrando la ubicación de la cantera de San José de Gracia.

Ejido San Miguel.- Esta localidad se ubica en las coordenadas N 28°36', W 103°06', dentro de los límites del Ejido San Miguel, en el Municipio de Ocampo, al Noroeste del estado de Coahuila (Figura 11). En esta localidad afloran sedimentos de edad campaniana-maastrichtiana de la Formación Aguja, junto con dientes de tiburón *Squalocorax pristodontus* y *Scapanorhynchus texanus*, así como moluscos y gasterópodos. La formación, dividida en dos unidades: Aguja Continental y Marina, ha sido interpretada como un sistema deltaico progradante hacia el sureste, correspondiendo a un frente deltaico (Ojeda Rivera, 1973).

RESULTADOS

Paleontología Sistemática

Orden SQUAMATA Opper, 1811
Superfamilia MOSASAUROIDEA Camp, 1923
Mosasauroidea indet.

Material referido: VZV-1, parte anterior del cuerpo articulada: cráneo en vista ventral, cintura pectoral, parte proximal de los miembros anteriores y parte anterior del esqueleto axial (Figura 13); VZV-2, serie de 25 vértebras caudales (Figura 14); y VZV-3, serie de vértebras articuladas con parte proximal de un miembro (Figura 15).

Ocurrencia: Los ejemplares provienen de la localidad de Huehuetla, Municipio de Huehuetla, Estado de Puebla, centro de México, de rocas cenomanianas correspondientes al miembro indeterminado de la Formación Tamaulipas (Figura 10).

Descripción: El ejemplar VZV-1 conserva el cráneo completo, ambas mandíbulas, la parte anterior de la columna vertebral (cervicales y dorsales anteriores) en vista dorsal, la cintura pectoral y los miembros anteriores (Figura 13). Se encuentra comprimido dorso-ventralmente. El cuello hace una torsión a nivel de las primeras cervicales, y por eso el cráneo y el cuerpo muestran vistas opuestas (cuando el cráneo está en vista ventral, el cuerpo está en vista dorsal). Si bien el ejemplar está relativamente completo, debido al tipo de preservación, su preparación aún no está completa y gran parte del ejemplar se mantiene cubierto por matriz rocosa. Las radiografías que se tomaron ayudan a visualizar la morfología general, pero la resolución no permite observar los detalles de muchos elementos.

Cráneo: En VZV-1 el cráneo se encuentra casi completamente articulado. Gracias a la radiografía se pueden apreciar algunos elementos del cráneo. El yugal izquierdo está desarticulado y tiene forma de "L". No se observa si posee un proceso postero-ventral en la intersección de la "L".

Dientes: En VZV-1 los dientes son redondeados en corte transversal en la base de la corona y curvados posteriormente. A pesar de que se perfilan en las radiografías, no se llegan a distinguir claramente cuantos dientes exactamente poseía el ejemplar. Un conteo aproximado nos deja observar 16 posiciones dentales.

Vértebras: En VZV-1, se aprecian 18 vértebras procélicas, cuya posición comprende desde el cráneo hasta la región media abdominal. Mientras más posterior es su posición, las vértebras se van haciendo más alargadas. Detrás del cráneo, las vértebras son casi tan largas como anchas; sin embargo, éstas tienden a ser cada vez más largas. En las vértebras más posteriores de VZV-1, su longitud es casi 2.5 veces su anchura.

En las vértebras conservadas en VZV-1, los procesos laterales son cortos; estos procesos son más prominentes en las vértebras posteriores del ejemplar y están ubicados en la parte anterior del cuerpo vertebral. En este ejemplar no es posible reconocer la forma de los procesos neurales ni de las zigapófisis debido a la deformación dorso-ventral sufrida por las vértebras. Además del atlas, este ejemplar posee cinco vértebras cervicales, tomando como última vértebra cervical aquella que precede a la primera vértebra con costillas articuladas al esternón (Russell, 1967), y 13 dorsales. Las costillas son uniformemente delgadas en toda su longitud, muestran una curvatura uniforme que indican que formaban una caja torácica que encerraba gran parte de la región torácica y abdominal anterior del organismo.

Miembro anterior: Se pueden observar ambos húmeros, junto con sus respectivos radios y ulnas. La parte distal del húmero parece más ancha que la proximal.

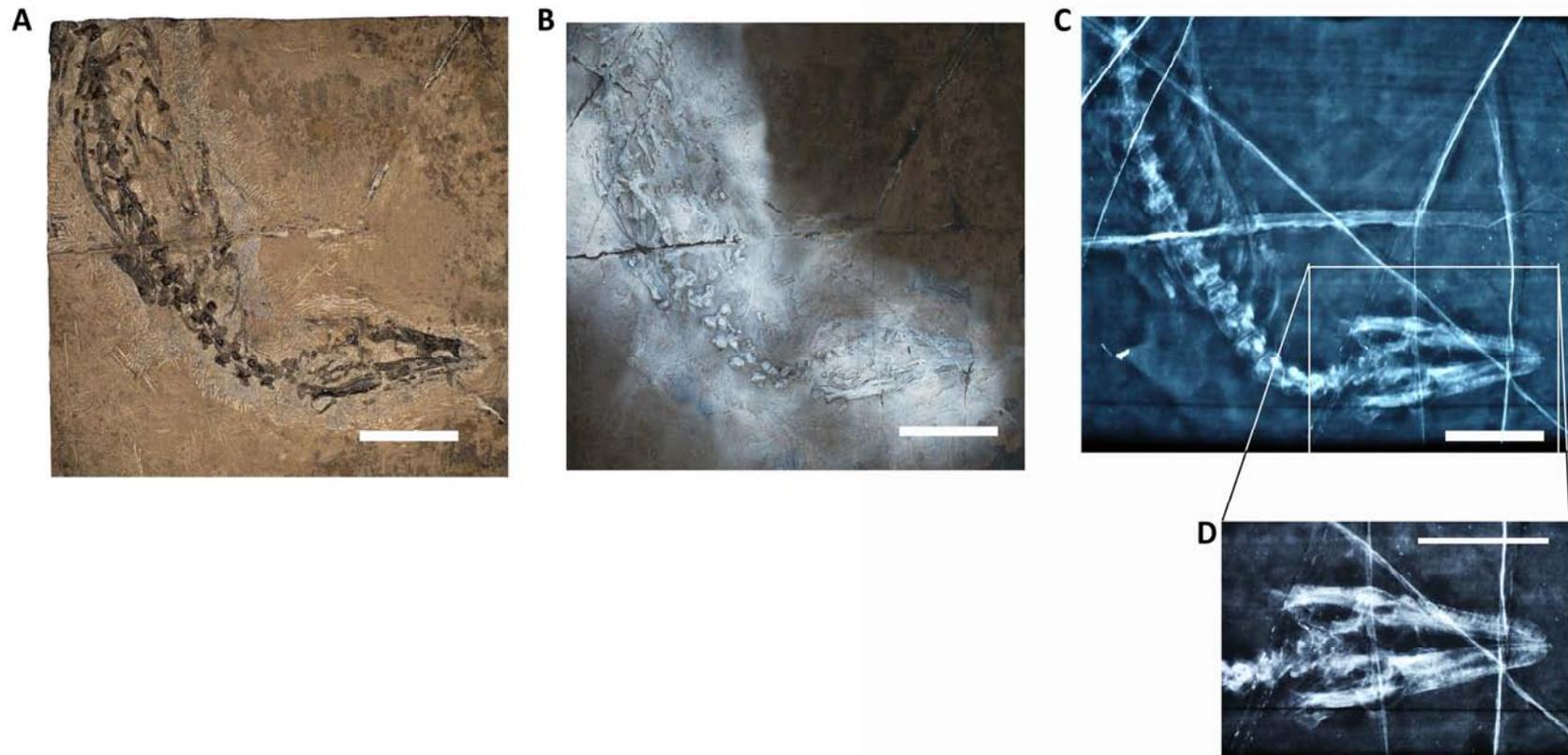


Figura 13. A. y B. Mosasauroides indet. Ejemplar VZV-1, el cráneo se observa en vista ventral mientras que el resto del cuerpo está en vista dorsal (las barras equivalen a 5 cm), C. Radiografía del ejemplar VZV-1 (la barra equivale a 5 cm) y D. acercamiento de la radiografía del cráneo del ejemplar VZV-1 (la barra equivale a 2 cm).

VZV-2: La serie de 24 vértebras caudales del ejemplar VZV-2 tiene una longitud total aproximada de 8.5 cm (Figura 14). Las vértebras se encuentran articuladas con sus chevrones correspondientes adicionalmente el chevrón de la vértebra anterior a la serie también se encuentra preservado. Debido a que están incluidas en la matriz, solo se observan en vista lateral derecha. Estas vértebras son de tipo procélico. Conforme su posición es más posterior las vértebras se van haciendo más chicas; el centro se va acortando antero-posteriormente; las espinas neurales y los chevrones también se van acortando, pasando de 8 mm a menos de 3 mm y de 12 mm a menos de 4 mm respectivamente. Las espinas neurales son aproximadamente un 25% más cortas que los chevrones correspondientes. El margen posterior de las espinas neurales tiende a ser convexo, mientras que el margen anterior es recto o ligeramente cóncavo. El margen dorsal de las espinas neurales es plano e inclinado postero-ventralmente. Ambos se van acortando conforme su posición se va haciendo más posterior y ambos están inclinados posteriormente con el mismo ángulo de inclinación. Los chevrones están articulados a un par de pedúnculos ubicados en la parte postero-lateral del centro, casi en contacto con el cóndilo, por lo que el arco hemal no está fusionado. La superficie de los pedúnculos sobre la que articulan los chevrones está viendo postero-ventralmente. En los tres chevrones anteriores, se puede observar el arco hemal y este ocupa aproximadamente una tercera parte de la longitud total del chevrón. Debido a que éstas son de las caudales terminales, no se observan procesos laterales. Las prezigapófisis están bien desarrolladas, proyectándose desde la base anterior de las espinas neurales. Las postzigapófisis no se pueden apreciar debido a la mala preservación del ejemplar.



Figura 14. Mosasauroides indet. Ejemplar VZV-2, serie de vértebras caudales (la barra equivale a 5 cm).

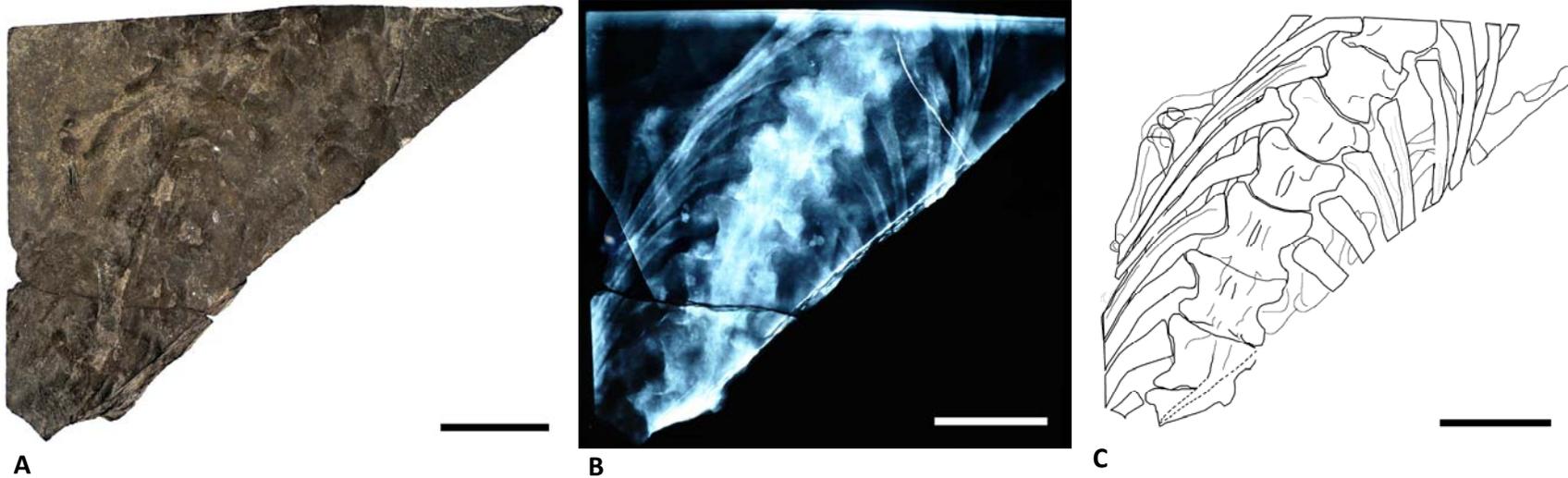
VZV-3: El ejemplar VZV-3 consta de una serie de 8 vértebras, seis completas y las dos de los extremos parciales, varias costillas articuladas a las vértebras, parte de ambas cinturas pélvicas, el fémur y parte de la extremidad (Figura 15).

Vértebras: La serie de vértebras tiene una longitud total de 20 cm aproximadamente. Las vértebras son procélicas y, por la presencia de costillas y la longitud de estas, se trata de vértebras dorsales. Los procesos transversos son robustos, cortos y se proyectan antero-lateralmente.

Costillas: Las costillas del ejemplar VZV-3 son holocéfalas, es decir que tienen una sola cabeza o superficie articular, y aparentemente están articuladas a los procesos transversos de la vértebra correspondiente. Se llegan a apreciar 16 costillas, algunas solo representadas por fragmentos. Las costillas están ligeramente curvadas y se van adelgazando distalmente. En el ejemplar VZV-3 no están preservados los extremos distales de ninguna de las costillas, por lo tanto, no se puede saber la longitud de las mismas.

Notas taxonómicas: Los ejemplares referidos, VZV-1, VZV-2 y VZV-3, presentan todas vértebras de tipo procélico (anteriormente cóncavas y posteriormente convexas), cilíndricas y con una cintura central. En VZV-2, donde están conservadas 24 vértebras caudales, la posición del arco hemal está ubicado en la parte posterior del centro, aun tocando el cóndilo. Estos rasgos permiten reconocer que estos ejemplares pertenecen al orden Squamata (Gauthier et al., 2012). La superfamilia Mosasauroidea reagrupa a las familias Aigialosauridae y Mosasauridae cuyos rasgos diagnósticos son: 1) fusión de los huesos del frontal, 2) configuración circular del cuadrado, 3) articulación intramandibular entre el angular y el esplenial bien desarrollada, 4) superficie articular de la mandíbula formada por el surangular y el articular en partes iguales, y 5) reducción de los procesos transversos y de las zigapófisis de las vértebras caudales (Carroll y deBraga, 1992). De estos rasgos, VZV-1 presenta el 2 y el 3 y VZV-2 presenta el 5. Además, los mosasauroides, muestran una transformación de la morfología del centro de la vértebra en dirección anterior a posterior (Caldwell y Bell, 1995). En VZV-1, donde están conservadas 18 vértebras, es posible observar una tendencia al alargamiento en un orden antero-posterior. En VZV-2, las zigapófisis reducidas o ausentes, las espinas neurales largas e inclinadas y los arcos hemales presentes en las vértebras caudales son características asociadas a la adaptación a la locomoción acuática, facilitando el movimiento lateral y restringiendo la rotación; este es otro carácter que caracteriza a Mosasauroidea (Carroll y deBraga, 1992; Smith y Buchy, 2008). Estas características permiten asignar los ejemplares a la superfamilia Mosasauroidea.

Los ejemplares de Huehuetla (VZV-1 a VZV-2) comparten características con el aigialosaurio *Vallecillosaurus donrobertoi* descrito por Smith y Buchy (2008) de edad turoniana temprana y recolectado en Vallecillo, Nuevo León. El holotipo (UANL-FCT-R27), único ejemplar publicado del taxón hasta la fecha, consta de la parte posterior del cuerpo, desde la región abdominal hasta la cola (Smith y Buchy, 2008). Fuera de tener un tamaño similar, la comparación del ejemplar VZV-1 con el holotipo de *V. donrobertoi* es complicada ya que se han preservado las partes opuestas del cuerpo. El ejemplar VZV-2 comparte con *V. donrobertoi* el arco hemal no fusionado, el ángulo de inclinación de las espinas neurales y de los chevrones y el tamaño de los arcos hemales, ocupando una tercera parte de la longitud total del chevrón. Estas características son comunes a aigialosaurios y a varios géneros de mosasaurios, descartando únicamente a la subfamilia Mosasaurinae (que cuenta con arcos hemales fusionados) (Russell, 1967). Sin embargo, por el tamaño del ejemplar, su edad, y la fauna asociada, muy similar a la de Vallecillo (Nuevo León) (Alvarado-Ortega, com. pers.), podría ser más afín a la familia Aigialosauridae, y dentro de ésta, ser muy cercano a *V. donrobertoi*.



A **B** **C**
Figura 15. Mosasaurioidea indet. Ejemplar VZV-3; B. Radiografía del ejemplar VZV-3 y C. Diagrama del ejemplar VZV-3 (las barras equivalen a 5 cm).

Familia MOSASAURIDAE Gervais, 1852

Mososauridae indet.

Material referido: VZV-4, dos vértebras y algunos fragmentos no identificables (Figura 16 y Tabla 3), donado al Museo del Desierto de Coahuila, México, por el Sr. José Rodríguez (Aguillón, 2013 com. pers.); VZV-5, una vértebra caudal; VZV-6, serie de 10 vértebras: una dorsal, cuatro caudales y otras no identificables debido a la mala preservación; VZV-7, serie de siete vértebras aisladas (Figura 17); VZV-8, nueve vértebras, incluyendo dos cervicales, dos dorsales, una posible pygal y cuatro caudales (Figura 18 y Tabla 4).

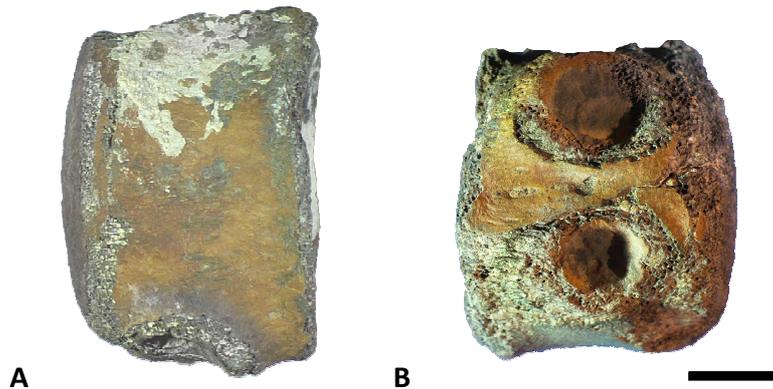


Figura 16. Mososauridae indet. una de las vértebras del ejemplar VZV-4, A. Vista lateral derecha y B. Vista ventral (la barra equivale a 1 cm).

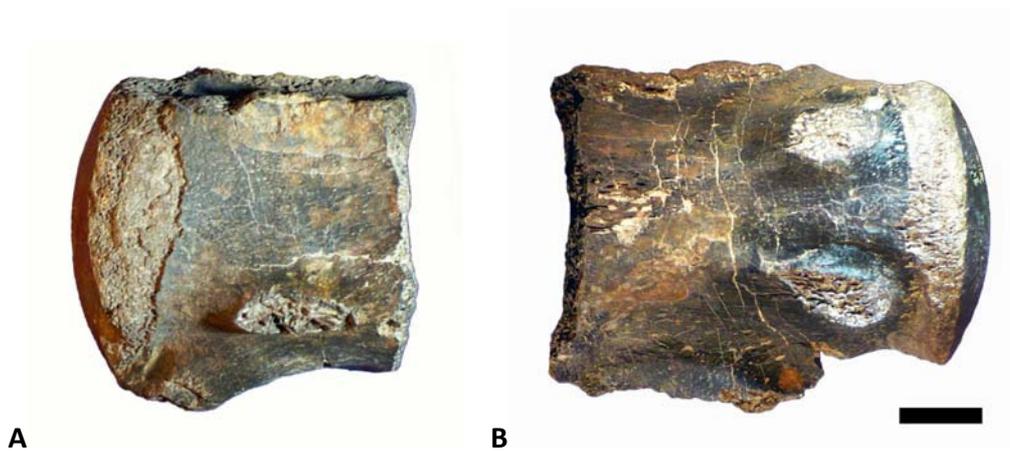


Figura 17. Mososauridae indet. dos de las vértebras del ejemplar VZV-7 A. Vista lateral derecha de una de las vértebras y B. Vista ventral de otra de las vértebras (la barra equivale a 1 cm).

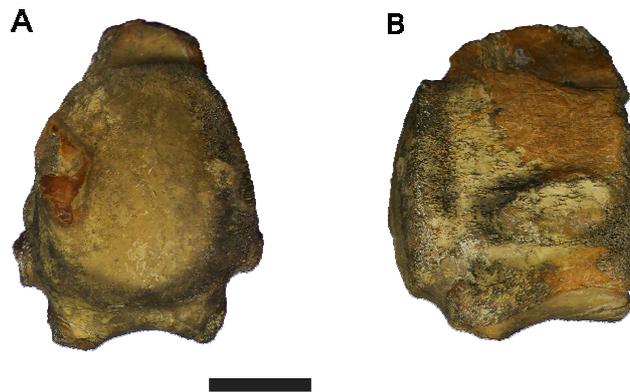


Figura 18. Mosasauridae indet. A. Vista posterior de una de las vértebras caudales del ejemplar VZV-8 y B. Vista lateral de la misma vértebra (la barra equivale a 2 cm).

Ocurrencia: VZV-4 y VZV-7: localidad Icamole, rocas del Cretácico Superior dentro de los límites del Municipio de García, Estado de Nuevo León, noreste de México; VZV-5: localidad de La Parrita, proveniente de yacimientos de edad campaniana de la Formación Cerro del Pueblo, dentro de los límites del Municipio de General Cepeda, Estado de Coahuila, al noreste México; VZV-6: localidad Porvenir de Jalpa, de yacimientos marinos campanianos de la Formación Cerro del Pueblo, dentro de los límites del Municipio General Cepeda, Estado de Coahuila, Noreste de México; VZV-8: localidad El Oratorio, yacimientos campanianos de la Formación Cerro del Pueblo, dentro de los límites del Municipio General Zepeda, Estado de Coahuila, noreste de México (Figura 11).

Descripción: El ejemplar VZV-4 consta de dos vértebras procélicas caudales, con superficies articulares intervertebrales ovalados, más altas que anchas (Tabla 3). Estas vértebras poseen superficies de articulación en la parte ventral del cuerpo vertebral para los chevrones. No se preservó la espina neural ni los procesos laterales, característica de una vertebra caudal terminal (Figura 16).

Tabla 3. Medidas del ejemplar VZV-4 (en cm).

Vértebra	Cuerpo vertebral		
	Longitud antero-posterior	Altura	Ancho
1	3.3	3.7	3.2
2	3.4	4.4	3.2

El ejemplar VZV-5 consta de una vértebra procélica caudal, con superficies articulares intervertebrales triangulares. En la parte postero-ventral tiene un par de superficies articulares, para los chevrones o hemapófisis.

El ejemplar VZV-6 consta de una serie de vértebras aisladas de tipo procélicas. Una de las mejor preservadas, tiene una longitud antero-posterior de 4 cm, sus superficies articulares intervertebrales son ovaladas, no tiene preservadas las zigapófisis, y en su superficie ventral se aprecia la base de la hipapófisis. Este último carácter junto con la forma de las superficies articuladas intervertebrales permite identificarla como una vértebra dorsal. Otras cuatro vértebras del ejemplar VZV-6 tienen superficies articulares intervertebrales triangulares a pentagonales y en una de ellas se aprecian ventralmente un par de superficies articulares para los chevrones, hemapófisis.

El ejemplar VZV-7 consta de siete vértebras aisladas de tipo procélico y corresponden a vértebras caudales. Las superficies articulares intervertebrales son más altas que anchas y se van comprimiendo antero-posteriormente, esto debido a su posición en la columna vertebral (Figura 17). En seis de ellas, los chevrones están fusionados al cuerpo vertebral. Debido a la mala preservación, no se llegan a apreciar procesos lateral ni las espinas neuronales.

Las nueve vértebras del ejemplar VZV-8 son de tipo procélicas (Figura 18). En la Tabla 4 se proporciona las medidas de éstas. Las vértebras cervicales se distinguen de las otras por presentar una apófisis ventral o hipapófisis, y por la forma ovalada de sus superficies articulares intervertebrales. Los procesos laterales de las cervicales son cortos y robustos. Estas vértebras poseían aparentemente zigapófisis, aunque éstas se encuentran rotas en su base. Las vértebras dorsales se caracterizan por las superficies articulares intervertebrales circulares, tendiendo a ovaladas, pero siendo más comprimidas que las cervicales. Sus procesos laterales son cortos, pero más delgados que los de las cervicales, y están ubicados en la parte anterior del cuerpo de la vértebra. Estas no tienen hipapófisis y, aunque las vértebras están bastante erosionadas, no hay indicios de la existencia de apófisis articulares.

Las vértebras caudales se pueden dividir en intermedias y terminales, ambas presentan chevrones. En este caso, se puede apreciar que los chevrones estaban fusionados en la parte postero-ventral del cuerpo vertebral en tres de las vértebras caudales. Las superficies articulares intervertebrales anteriores y posteriores son más triangulares o pentagonales, dependiendo de la posición. Carecen de apófisis articulares. Los procesos laterales son delgados y alargados.

La última es una vértebra que, por la forma triangular de sus superficies articulares intervertebrales y la ausencia de facetas articulares para los chevrones, parece corresponder a una vértebra caudal posterior. No obstante en esta vértebra los procesos laterales son más redondeados y gruesos por lo que podría tratarse también de una vértebra pygal.

Tabla 4. Medidas de las vértebras del ejemplar VZV-8 (Mosasaurinae indet.) (en cm). * La medida no se tomó debido a lo incompleto del elemento. ** Se usó el proceso mejor conservado para tomar la medida.

Posición relativa de las vértebras		Centro			Procesos transversos		
		Longitud anteroposterior	Altura máxima	Ancho transversal	Largo anteroposterior en su base	Altura máxima en su base**	
Cervicales	1	-*	-	3.9	-	-	
	2	-	5.1	4.2	3.3	3.4	
Dorsales	3	6.2	4.6	4.4	3.4	3.0	
	4	6.3	4.2	4.2	3.7	2.3	
Pygal	5	5.2	4.7	4.5	3.0	2.2	
Caudales	intermedias	6	4.9	4.8	4.4	2.5	1.7
		7	5.0	4.6	4.3	2.6	1.2
	terminales	8	4.8	4.6	4.1	2.4	1.2
	9	5.7	-	-	1.2	3.4	

Nota taxonómica: En estos cinco ejemplares (VZV-4 a VZV-8) el tipo de vértebras procélicas, la ausencia de procesos laterales en las caudales terminales, y la ubicación de las hemapófisis (las superficies articulares de los chevrones) permite asignarlo al orden Squamata y dentro de este orden a la superfamilia Mosasauoidea (Gauthier et al., 2012). La presencia de hemapófisis es una característica diagnóstica dentro de la familia Mosasauridae (Polcyn y Bell, 2005). La forma del centro, casi triangular en las vértebras de la base de la cola, es una característica de las subfamilias Tylosaurinae y Plioplatecarpinae; además, en la subfamilia Mosasaurinae, el arco hemal está fusionado,

no se observan superficies articulares para los chevrones ya que éstos están fusionados al cuerpo vertebral. Por lo anterior, basándose en las vértebras caudales, estos ejemplares pueden asignarse a la parafamilia Russellosaurina, una categoría informal que agrupa a todas las subfamilias dentro de Mosasauridae, exopto Mosasaurinae (Polcyn y Bell, 2005).

Subfamilia YAGUARASAURINAE Palci et al., 2013

Yaguarasaurinae indet.

Material referido: VZV-9, fragmento de premaxila y maxila derecha desarticuladas, conservadas en la matriz (Figura 19).

Ocurrencia: Cantera San José de Gracia, en las cercanías de San José de Gracia, Municipio de Molcaxac, Estado de Puebla, centro de México (Figura 12), afloramiento turoniano de la Formación Mexcala (Alvarado-Ortega, en prep.).

Descripción: *Premaxila:* En vista dorso-ventral (la dorsal expuesta (Figura 19 A) y la ventral a través de radiografías y tomografías (Figura 19 B y C) el premaxilar del ejemplar VZV-9 tiene forma de gota. Su extremo anterior es redondeado y el posterior muy agudo. La superficie dorsal es redondeada y está cubierta por numerosos poros del nervio oftálmico, que parecen concentrarse en dos grupos laterales que se proyectan hacia la parte media más anterior de este hueso. La superficie interna de este hueso es portadora de rebordes óseos que tienen el aspecto de una cruz. En cada uno de los cuadrantes presentan un par de dientes, de los cuales los posteriores son notablemente mayores en tamaño que los anteriores. Los cuadrantes posteriores de esta cruz son prácticamente lisos, pero entre éstos se proyecta una lámina o cresta medial.

Maxila: La maxila del ejemplar VZV-9 conserva su extremo anterior, donde la superficie de contacto con la premaxila es recta; el borde posterior, sin embargo, no se distingue claramente, por lo que no se puede afirmar que esta sea la longitud total de la maxila (Figura 19). Este fragmento conserva ocho dientes relativamente completos, además de tres alvéolos vacíos, donde los dientes o estaban en proceso de reemplazo o se rompieron a la altura de la base de la corona. Esto nos da un total de 11 posiciones dentales y la fórmula dental sería la siguiente: 1, 2, 3, 4, x, 6, x, 8, 9, x, 11 (donde x indica la ausencia de un diente). El borde ventral es ligeramente cóncavo mientras que el margen ventral muestra una depresión entre el tercer y noveno diente, que marca los límites anterior y posterior de la apertura de las narinas externas, con un largo aproximado de 5.6 cm y alcanzando su depresión máxima a la altura del quinto diente. La apertura tiene forma de gota.

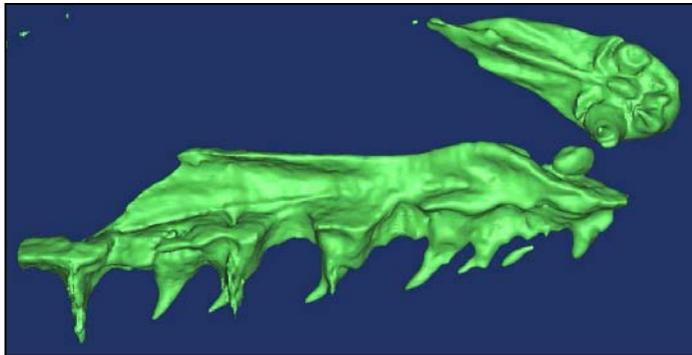
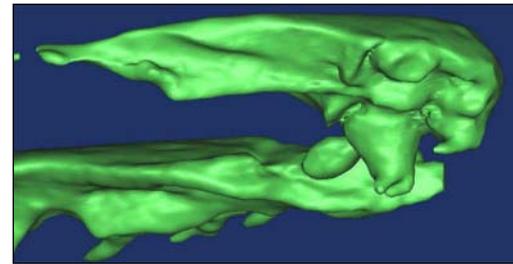
A**B****C****D**

Figura 19. Yaguarasaurinae indet. Ejemplar VZV-9, B. Radiografía del ejemplar VZV-9 donde se aprecia la vista ventral de la premaxila y la vista lingual de la maxila, C. Tomografía del ejemplar VZV-9, mismas vistas que en B, y D. Detalle de la tomografía del ejemplar VZV-9 donde se aprecia la forma de los dientes de la premaxila (la barra equivalen a 5 cm).

La superficie labial es ligeramente convexa y sobre ella se distinguen una serie de 23 forámenes entre los que resaltan nueve por estar alineados paralelamente al borde ventral del hueso. Estos corresponden a las salidas de las ramas terminales del nervio maxilar (Russell, 1967). La superficie lingual es cóncava, y en su borde ventral sobresale un reborde óseo sobre el cual están fijados los dientes. Las bases o raíces están expuestas en este lado. Se puede observar que el sexto diente tiene una fosa de reabsorción ubicada postero-medialmente.

Los dientes son ovalados en su base, cónicos y fuertemente curvados hacia atrás, curvatura más acentuada en la mitad apical de los dientes. Están recubiertos por una capa de esmalte liso en su cara labial; debido a que aún se encuentra incluido en la matriz, y que la tomografía no tiene la resolución necesaria, no se puede observar el detalle del esmalte en la cara lingual de los dientes.

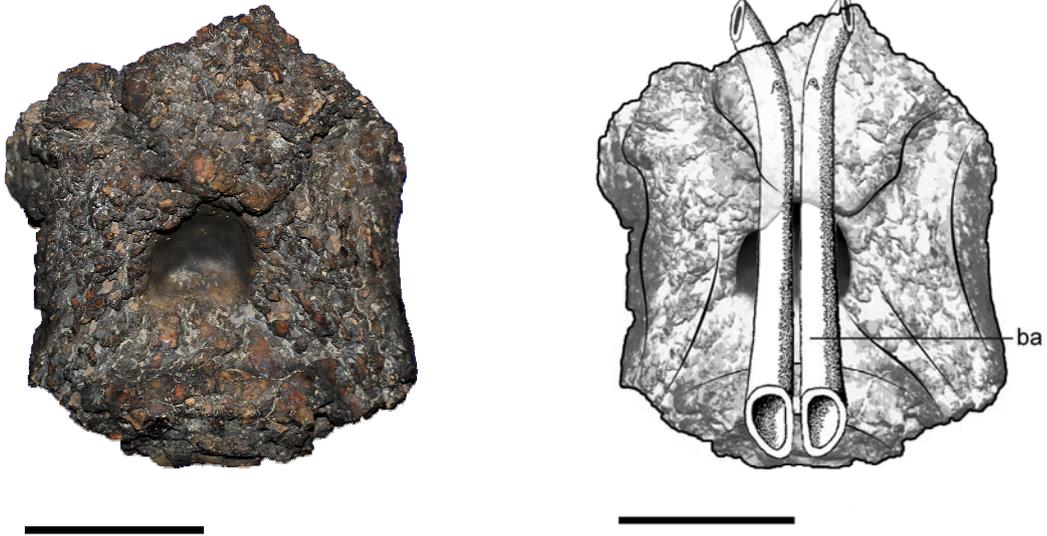
Nota taxonómica: la premaxila fusionada, presente en este ejemplar, es una sinapomorfía del orden Squamata (Gauthier et al., 2012). Dentro de este orden, en casi todos los miembros del suborden Lacertilia, la premaxila describe un ángulo anterior amplio en la parte anterior del hocico; sin embargo, en los mosasauroides la disposición de los dientes en la premaxila provoca que se forme una curva relativamente cerrada en la punta del hocico y, por lo tanto, la barra internarial es proporcionalmente más ancha (Bell, 1993, Leblanc et al., 2012). El número de dientes en la premaxila (cuatro) también es característico de la familia y de algunos miembros de los Mosasauroidea. Los dientes abruptamente curvados distalmente, con carenas poco marcadas o inexistentes, es un carácter del género *Halisaurus* (Lindgren y Siverson, 2005). Sin embargo, la posición postero-medial de las fosas de reabsorción contradice la diagnosis de este género, en el cual las fosas de reabsorción se ubican medialmente (Lindgren y Siverson, 2005). Por otro lado, lo expuesto que están las raíces en la cara lingual de la maxila es parte de la diagnosis de la subfamilia Yaguarasaurinae (Palci et al., 2013) que actualmente agrupa tres géneros: *Yaguarasaurus*, *Romeosaurus* y *Russellosaurus*. *Romeosaurus* se distingue de los otros dos géneros por la presencia de un rostro predental (Palci et al., 2013), ausente en nuestro ejemplar. *Yaguarasaurus* tiene carenas más definidas, sobre todo en su parte apical, pero como éstas están cubiertas por matriz en el ejemplar VZV-9, no se puede asegurar que tan definidas se encuentran (Páramo-Fonseca, 2000). Por último, *Russellosaurus* posee una premaxila con un perfil dorsal más arqueado (Polcyn y Bell, 2005), casi cuadrangular, que el ejemplar VZV-9. Este ejemplar se asigna por lo tanto a la subfamilia Yaguarasaurinae sin llegar a una asignación más específica.

Subfamilia PLIOPATECARPINAЕ Dollo, 1884

Plioplatecarpinae indet.

Material referido: VZV-10, basioccipital y fragmentos del basisfenoides (Figura 20).

A



B



Figura 20. Plioplatecarpinae indet. Ejemplar VZV-10, basioccipital A. Vista dorsal con dibujo interpretativo, B. Vista ventral con dibujo interpretativo (las barras equivalen a 5 cm.).

Ocurrencia: Ejido las Esperanzas, en el Municipio de Ramos Arizpe, en Coahuila, al noreste de México (Figura 11).

Descripción: El ejemplar VZV-10 representa la parte central de un basioccipital (Figura 18). El basioccipital es un elemento robusto, comprimido dorso-ventralmente. En su cara ventral, antero-lateralmente descansan un par de fragmentos del basisfenoides (Figura 20). Al centro de la superficie dorsal se encuentra un gran foramen, a través del cual pasaba la arteria basilar. Este foramen es la abertura de un canal que se curva ventral y anteriormente, se bifurca y pasa al basiesfenoides. Debido a lo deteriorado que está el ejemplar no se pueden describir los contactos con los otros elementos del basicráneo.

Nota taxonómica: En los mosasaurinos y tylosaurinos la superficie dorsal del basioccipital es lisa, sin ningún canal o ranura para la arteria basilar. *Prognathodon* tiene un gran surco en la cara dorsal del basioccipital, pero este canal no corresponde a la arteria basilar (Russell, 1967). La presencia de estos canales a través del basioccipital y del basiesfenoides para la arteria basilar es una característica diagnóstica de la subfamilia Plioplatecarpinae (Russell, 1967; Konishi, 2009). Debido al gran foramen que se observa en la superficie dorsal del ejemplar VZV-10, se asigna a esta última subfamilia; la mala preservación del ejemplar, no nos permite realizar una asignación más específica.

Subfamilia TYLOSAURINAE Williston, 1897

Género TYLOSAURUS Marsh, 1872

***Tylosaurus* sp.**

Material referido: VZV-11, fragmento de maxila izquierda (Figura 21).



Figura 21. *Tylosaurus* sp. Ejemplar VZV-11, maxila izquierda A. Vista lateral y B. Vista lingual (la barra equivale a 5 cm.).

Ocurrencia: El ejemplar fue colectado al norte del municipio de Piedras Negras, un municipio fronterizo del noreste de México, de la facies de lutitas negras de la Formación Eagle Ford (casi contacto con la Austin), de edad turoniana (Figura 11).

Descripción: el fragmento de la maxila representado por VZV-11 conserva su extremo anterior, donde la superficie articular de la premaxila es rugosa. Este fragmento conserva cuatro dientes. Su forma es casi rectangular. El borde ventral de este hueso es prácticamente recto mientras que el dorsal muestra una suave depresión central que corresponde a la depresión que forma parte de las narinas externas (Figura 21).

La superficie labial es uniformemente convexa. Sobre esta superficie se abren 24 forámenes del nervio maxilar, de entre los cuales 10 son más notables por ser los mayores y estar alineados paralelamente al borde ventral de este hueso. La superficie lingual es cóncava. La parte central de esta estructura está reforzada por un reborde óseo longitudinal. Por debajo de este reborde surgen las bases de los dientes, sobre las cuales las fosas de reabsorción se ubican postero-medialmente.

El primer diente conservado en VZV-11 está roto, lo que permite observar que la forma del diente en corte transversal, casi a la altura de la corona, es ovalada y asimétrica. Si se toma como eje de simetría la línea que pasa por las carinas del diente, el borde lingual tiene la forma de una U, mientras que el borde labial describe una curva más amplia. Los tres siguientes dientes están casi completos y bien preservados. Las bases de los dientes son muy robustas y más anchas que las coronas. Las coronas conservadas son de tamaño y forma regulares, cónicas y curvadas posteriormente. La longitud y anchura de estos dientes se resume en la Tabla 3. La base de las coronas no presentan carinas; sin embargo, estas son evidentes desde la parte media hasta la punta de la corona; en donde el aspecto bicarinado es evidente. El esmalte de la corona es delgado y finamente estriado. La base de cada diente está asociada a una fosa de reabsorción. Los dientes están uniformemente separados entre sí por espacios interdientales que son igual de anchos que las bases dentales.

Tabla 5. Medidas de los dientes del ejemplar VZV-11 *Tylosaurus* sp. (en cm).

Posición dental	Altura desde la base de la corona	Diámetro transversal en la base de la corona	Diámetro anteroposterior a la altura de la corona
1	-	1.0	1.2

2	2.3	1.2	1.3
3	2.3	1.2	1.3
4	2.3	1.2	1.3

Nota taxonómica:

En Mosasauridae, los dientes marginales están alineados en una sola fila de dientes. Están montados en bases óseas que sobresalen del borde ventral de la maxila y sobre las cuales, medialmente se forman fosas de reabsorción donde los dientes de reemplazo se forman (Russell, 1967). Dadas estas características el ejemplar VZV-11 puede considerarse miembro de la familia Mosasauridae, perteneciente al orden Squamata.

Los miembros de la subfamilia Tylosaurinae tiene dientes triangulares en vista lateral, ligeramente curvados posteriormente, con carinas, que pueden o no llevar serraciones y son ovalados a comprimidos en corte transversal (Bardet et al., 2006). Los dientes del ejemplar VZV-11 son cónicos, triangulares en vista lateral y están ligeramente curvados posteriormente. La superficie no se encuentra facetada, sino que está redondeada tanto lingual como labialmente, y tiene unas estrías delgadas en ambos lados. Tanto la forma, como la presencia de estrías finas, nos permiten a asignar este ejemplar a la subfamilia Tylosaurinae. Tylosaurinae incluye tres géneros: *Tylosaurus*, *Hainosaurus* y *Taniwhasaurus*. *Hainosaurus*, se ha encontrado principalmente en Europa, y se ha descrito una especie para Dakota del Sur (Martin, 2007). Este género posee dientes comprimidos, con un perfil en corte transversal formando una elipse simétrica, con carinas marcadas y facetas suaves. *Taniwhasaurus* se distribuye en el área del Pacífico, posee dientes recuados posteromedialmente, con canales angostos y bien definidos en su cara lateral y estrías en su cara medial (Caldwell et al., 2008). El ejemplar VZV-11 no coincide con las descripciones de ninguno de estos dos géneros. Los dientes de *Tylosaurus*, género con una amplia distribución a lo largo del hemisferio norte, poseen un perfil en corte transversal ovalado asimétrico, con el borde labial convexo y el borde lingual en forma de U, están ligeramente curvados posteriormente en vista lateral y portan carinas. Basándose en la forma de los dientes del ejemplar VZV-11 y en la forma de la sección transversal, este ejemplar se asigna al género *Tylosaurus*. Se reconocen actualmente varias especies de *Tylosaurus*: *T. proriger*, *T. nepaeolicus*, *T. kansasensis*, *T. ivoensis*, *T. peminensis* y *T. gaudryi*. Bardet et al. (2006) dividen a estas especies en dos grupos de acuerdo a sus morfologías dentales. El primer grupo, conformado por las especies *T. ivoensis* (Campaniano de Suecia), *T. peminensis* (Campaniano de Canadá), y *T. gaudryi* (Santoniano-Campaniano de Francia) (Lindgren y Siverson, 2002), son especies muy

grandes con dientes robustos con dos carinas, y con serraciones y con facetas en la cara labial y estrías en la cara lingual, que en algunas ocasiones están también presentes en la cara labial que no llegan al ápice. El segundo grupo, cuenta con las especies presentes en el Mar Interior Occidental de Norteamérica: *T. proriger* (Campaniano), *T. nepaeolicus* (Coniaciano) y *T. kansasensis* (Coniaciano). Todos de talla mediana, con dientes delgados carinas no tan marcadas, pueden estar o no facetados y con estrías anastomosadas que se extienden de la base hasta casi el ápice. De acuerdo a las características generales del ejemplar VZV-11, este se acerca más al segundo grupo de mosasaurios del Mar Interior Occidental Norte Americano. Distinguir entre estas tres especies es difícil, ya que los caracteres diagnósticos se encuentran distribuidos entre las tres especies (Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2013). Por lo que por el momento, a la espera de que se sume más material, el ejemplar VZV-11 se queda a nivel de género como *Tylosaurus* sp.

Subfamilia MOSASAURINAE Gervais, 1852

Mosasaurinae indet.

Material referido: VZV-12, serie de 44 vértebras, incluyendo dos cervicales, nueve dorsales, 32 caudales y una tan mal conservada que no es posible determinar su posición.

Ocurrencia: VZV-12: localidad El Mimbres, yacimientos campaniano-maastrichtianos de la Formación Cerro Grande dentro de los límites del Municipio General Cepeda, Estado de Coahuila, noreste de México; (Figura 11).

Descripción: En el ejemplar VZV-12, las cervicales poseen procesos cervicales altos y anchos, que ocupan casi toda la altura del cuerpo vertebral. Las superficies articulares intervertebrales son redondas. Tienen hipapófisis en la parte ventral del cuerpo vertebral. En las dorsales, las superficies articulares intervertebrales son redondeadas, son las más largas de todos los tipos de vértebras. No tienen ningún proceso en su parte ventral, ni hipapófisis ni chevrones. Las vértebras caudales tienen superficies articulares intervertebrales triangulares tendiendo a hexagonales u ovaladas, comprimidas lateralmente, dependiendo de su posición. Tienden a ser más altas que anchas y suelen ser más cortas que las dorsales. Aquellas que conservaron los chevrones, los tienen fusionados al cuerpo vertebral.

Nota taxonómica: En la subfamilia Mosasaurinae el arco hemal está fusionado, por lo que no se observan superficies articulares para los chevrones, ya que estos están fusionados al cuerpo vertebral. Basándonos en ese carácter, el ejemplar VZV-12 se asigna a la subfamilia Mosasaurinae (Polcyn y Bell, 2005).

Género *CLIDASTES* Cope, 1868

Clidastes sp. A

Material referido: VZV-13, ocho vértebras, incluyendo una cervical, cuatro dorsales y tres caudales, la parte anterior de la premaxila (Figura 22), un fragmento de pterigoideo (Figura 23), la parte anterior del esplenial y varios fragmentos con dientes de los cuales algunos parecen ser mandibulares (Figura 24).

Ocurrencia: Ejido de San Miguel, Municipio de Ocampo, en el noroeste del Estado de Coahuila (noreste de México) (Figura 11). Yacimientos campanianos-maastrichtianos de la Formación Aguja interpretada como un sistema deltaico progradante hacia el sureste, correspondiendo a un frente deltaico (Ojeda Rivera, 1973).

Descripción: *Premaxila* (Figura 22): Se conserva la parte anterior de la premaxila, con cuatro alveólos de los cuales tres están vacíos y el anterior derecho tiene un diente que apenas está brotando. Este diente es de forma cónica y preserva parte de su esmalte. La superficie dorsal de la premaxila está bastante erosionada, pero se pueden apreciar algunos forámenes y una leve cresta que corre antero-posteriormente. La punta anterior tiene una forma de "V" en vista dorsal. En vista ventral el contorno forma un prisma, que alcanza su ancho máximo a la altura posterior de los dientes anteriores. A esta altura los dientes se encuentran separados por un canal que corta la premaxila por la línea media y se va haciendo más ancho posteriormente. Se proyecta un pequeño rostro predental, dando un perfil lateral en "V". Ni la sutura premaxila-maxila, ni la barra internarial están preservadas.

A

B



Figura 22. *Clidastes* sp. Premaxila del ejemplar VZV-13 a) Vista ventral. b) Vista dorsal dela (la barra equivale a 5 cm).

Pterigoides (Figura 23): El fragmento de pterigoides derecho se encuentra muy deformado y erosionado. La parte anterior está en mejor estado, conserva una fila de dientes, que desafortunadamente están rotos a diferentes alturas. Un diente de reemplazo, aun incluido en el hueso, es el que mejor conserva el esmalte y el único completo. En corte transversal la base de los dientes es ovalada. El proceso ectopterygoideo se proyecta antero-lateralmente, formando un ángulo agudo con el cuerpo principal del pterigoides. Este proceso se proyecta desde una base ancha que comparte con la rama cuadrática, y se forma de manera gradual, no formando un ángulo abrupto con el cuerpo del pterigoides. En corte transversal tiene una forma triangular. La rama cuadrática se expande postero-lateralmente, formando un ala plana dorso-lateralmente.



A



B

Figura 23. *Clidastes* sp. Pterigoides del ejemplar VZV-13, A) Vista dorsal, B) Vista ventral (la barra equivale a 5 cm).

Dientes (Figura 24): Los dientes son puntiagudos, robustos, con forma cónica y cubiertos por una capa de esmalte estriado, algunos de los cuales apenas están brotando. Estos últimos se encuentran en una posición casi horizontal, que indica una forma de reemplazo recumbente.



Figura 24. *Clidastes* sp. Diente aislado del ejemplar VZV-13 (la barra equivale a 3 cm).

Vértebras: Se cuentan ocho vértebras en total, todas ligeramente deformadas y cada una con más de la mitad del cuerpo vertebral y al menos un proceso (lateral o neural), incluyendo una cervical, cuatro dorsales y tres caudales. La cervical se distingue por la presencia de una apófisis inferior o hipapófisis, ubicada en la parte ventral del centro. Sus procesos laterales son anchos y cortos. Las cuatro vértebras dorsales tienen procesos laterales redondeados y cortos, y sus superficies articulares intervertebrales son subcirculares, tendiendo a ovaladas horizontalmente. Finalmente, las tres vértebras caudales tienen procesos laterales más delgados y aplanados, y el centro está comprimido dorso-lateralmente.

Nota taxonómica: El rostro predental conservado en VZV-13 no es tan alargado, ni tubular, como lo es en la subfamilia Tylosaurinae, donde la premaxila muestra una proyección frente al límite anterior de los dientes premaxilares. En la subfamilia Plioplatercarpinae, el perfil dorsal de la premaxila es más arqueado que en este ejemplar. El perfil tanto lateral como dorsal que describe una “V”, y el pequeño rostro predental de la premaxila son características que únicamente se encuentran en el género *Clidastes* (Russell, 1967; Bell, 1997; Diedrich y Mulder, 2004; Caldwell y Diedrich, 2005). Por lo tanto este ejemplar se asigna a dicho género.

Formalmente se reconocen dos especies de *Clidastes*: *C. propython* (la especie tipo) y *C. liodontus*. *C. moorevillensis* no ha sido formalmente descrita, sin embargo se ha citado y varios autores concuerdan en que difiere de *C. propython* y de *C. liodontus* en caracteres dentales (Lindgren y Siverson, 2004 y Caldwell y Diedrich, 2005). Debido a que no se tiene material publicado para comparar, solo se tomaron las dos especies formales a consideración en este trabajo. Estas dos especies se diferencian por el ángulo de la sutura premaxila-maxila y la disposición de los dientes en la maxila, ambos caracteres no

preservados en este ejemplar; por lo que el ejemplar VZV-13 se deja asignado únicamente a nivel de género.

***Clidastes* sp. B**

Material referido: VZV-14, Húmero derecho (Figura 25). Este ejemplar se encuentra alojado en la colección del Museo de Desierto. Aunque fue publicado por Eberth et al. (2003) en un resumen de congreso, no se le ha asignado ningún número de catálogo formal, por lo que se le asignó un número temporal aplicable solo para términos de identificación en esta tesis.

Ocurrencia: Las Águilas, Ejido Porvenir de Jalpa, Municipio General Cepeda, Coahuila, México (Figura 11). Secuencia campaniana de la Formación Cerro del Pueblo (Eberth et al., 2003).

Descripción: VZV-14 es un hueso masivo, alargado, comprimido dorso-ventralmente y expandido en sus extremos anterior y posterior (Figura 25). Su longitud es 8.9 cm, 7.2 cm de ancho en su extremo proximal y 7.1 cm en su extremo proximal. La superficie de articulación glenoidea es redondeada en el centro y tiene dos procesos a sus lados. El proceso postglenoide, que se distingue claramente del cóndilo glenoideo. El extremo distal se divide en dos superficies articulares, la radial y la ulnar. Ambas son ovaladas y convexas. La superficie radial es más redondeada, y por lo tanto más ancha. Desde esta superficie, se proyecta anteriormente el ectepicóndilo, que se encuentra muy desarrollado es el responsable del ancho distal del húmero. Postero-ventral, desde la superficie ulnar, se encuentra el entepicóndilo. Ambos cóndilos están bien desarrollados aunque por el desgaste del ejemplar no se puedan apreciar sus verdaderas dimensiones. Sobre la superficie ventral, proximalmente, se encuentra la cresta pectoral, proyectada posteriormente. Esta ocupa casi la mitad de la longitud total del húmero. No se distingue ninguna cicatriz muscular en la superficie dorsal, como lo indica Russell (1967), la cual es relativamente plana.

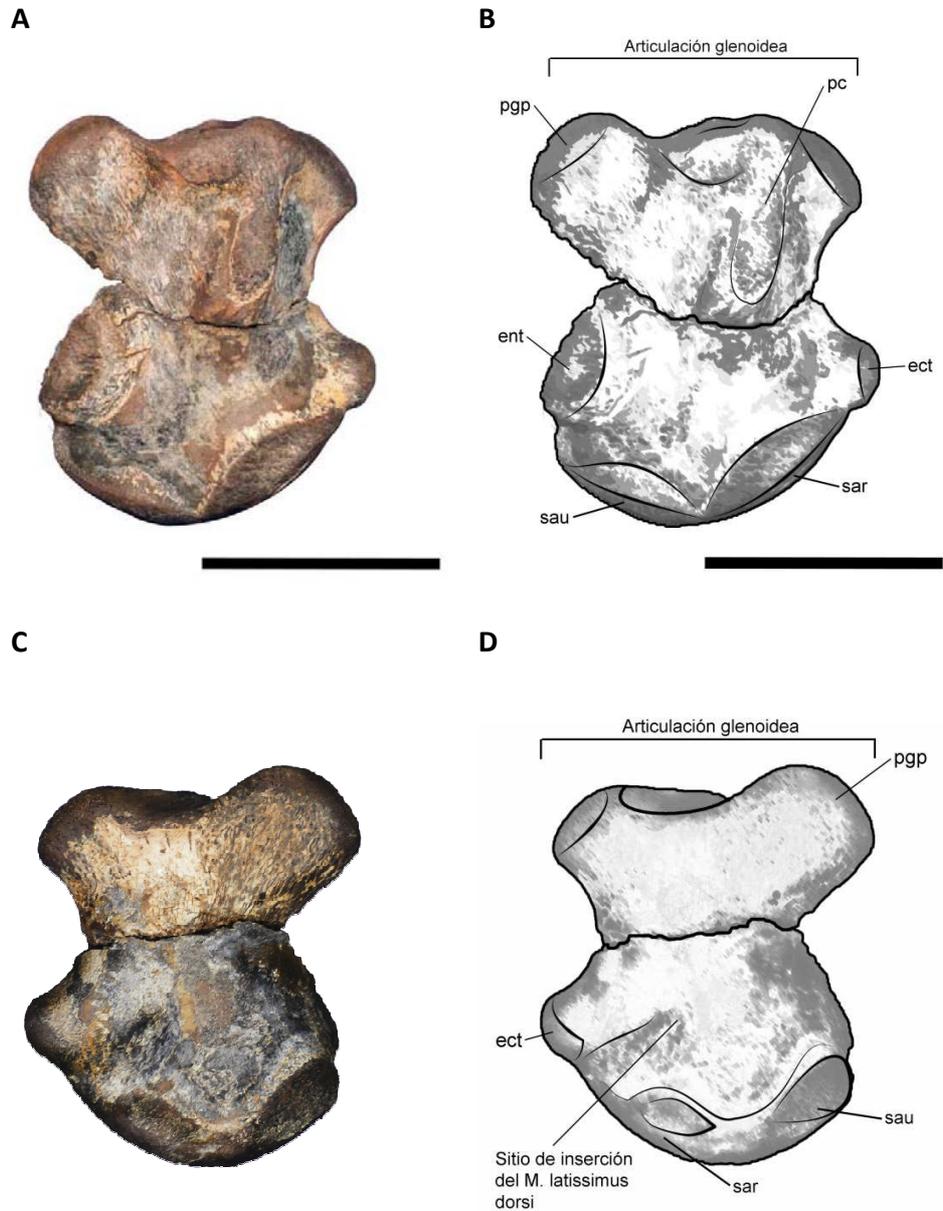


Figura 25. VZV-14, húmero de *Clidastes* sp. A. Vista ventral (flexor), B. Ilustración, .C. Vista dorsal (extensor) y D. Ilustración (la barra a 5 cm).

Nota taxonómica: Dentro de la definición de Estes et al. (1988) del orden Squamata, una de las sinapomorfías que diagnostica el grupo es la ausencia de foramen entepicondylar del húmero. En el ejemplar VZV-14 no se observa dicho foramen, por lo que puede asignarse a este orden. En taxones fósiles, por lo general, el cráneo es de los elementos más fácilmente distinguibles y diagnosticables y, por lo tanto, la mayoría de los géneros de mosasaurios están basados en caracteres craneales. Se ha prestado poca importancia al

material postcraneal y no hay mucha literatura sobre húmeros en mosasaurios. Sin embargo, se puede observar diferencias características entre los húmeros de los diferentes grupos de mosasaurios. En *Tylosaurus*, el húmero es mucho más alargado, delgado y poco expandido en sus extremos. El proceso postglenoide y el cóndilo glenoideo son más pequeños e indistinguibles el uno del otro (Russell, 1967). En *Platecarpus* los procesos no se encuentran tan bien definidos como ocurre con este ejemplar (Russell, 1967) y como es el caso de la subfamilia Mosasaurinae. Los procesos bien definidos, que los extremos proximal y distal tengan aproximadamente la misma longitud y la diferenciación del cóndilo glenoideo y del proceso postglenoide, permite ubicar a este ejemplar dentro de esta subfamilia. Y dentro de esta subfamilia, la diferenciación del proceso radial (ectepicóndilo) y la ubicación de la cresta pectoral en la superficie ventral, confirman la asignación del ejemplar VZV-14 hecha por Eberth et al. (2003) como *Clidastes*. Dentro de las dos especies reconocidas de este género, ninguna se diferencia por caracteres del húmero, por lo que es difícil llegar a una asignación más específica.

Género *PROGNATHODON* Dollo, 1889

***Prognathodon* sp.**

Material referido: UANL-FCT-R4, descrito previamente por Buchy et al. (2007), incluye parte de la bóveda craneana (el frontal, la mayor parte del parietal, las partes mediales de los prefrontales y ambos postorbitofrontales, así como una parte de la barra internarial, hasta la altura del extremo posterior de las narinas) (Figuras 26 y 28). También están conservadas ambas maxilas, que están articuladas con la extremidad rostral de la premaxila (Figuras 27); fragmentos del yugal y pterigoideo (Figura 29), así como la mitad ventral del cuadrado derecho (Figura 30) y las dos terceras partes de las mandíbulas (Figura 26).

Ocurrencia: El ejemplar UANL-FCT-R4 proviene de una localidad que Buchy et al. (2007) mencionan como Rancho las Barretas (Figura 11). Esta localidad se encuentra a 10 km al norte de Linares, Estado de Nuevo León. Basándose en la matriz que recubría el material y en la geología regional, Buchy et al. (2007) afirman que aquí afloran rocas de edad campaniana-maastrichtiana de la Formación Méndez. Esta formación está ampliamente distribuida en las planicies costeras del Golfo de México, al noreste del país. El ambiente de depósito es plataforma marina abierta, de una profundidad de entre 100 a 400 m.

Descripción: El ejemplar UANL-FCT-R4 comprende parte de la bóveda craneal (que incluye el frontal, la mayor parte del parietal, las partes mediales de los prefrontales y ambos postorbitofrontales, así como una parte de la barra internarial), hasta la altura del

extremo posterior de las narinas (Figuras 26 y 28). También están conservadas ambas maxilas, que están articuladas con la parte anterior de la premaxila (Figura 27), fragmentos de los yugales, del pterigoideo (Figura 29), así como la mitad ventral del cuadrado (Figura 30) y las dos terceras partes de las mandíbulas (Figura 26). Buchy et al. (2007) proporcionaron una descripción detallada de este ejemplar; sin embargo, dado que en este trabajo se refiere este ejemplar al género *Prognathodon*, la presente descripción se concentra en los rasgos que fundamentaron esta nueva propuesta taxonómica y que difieren de la descripción original.

A



B

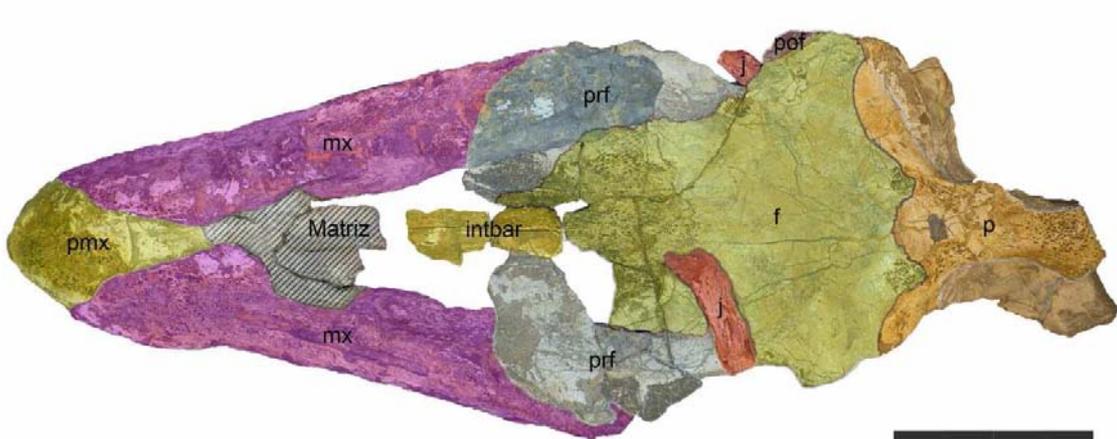


Figura 26. A. *Prognathodon* sp. Vista dorsal del cráneo del ejemplar UANL-FCT-R4, y B. Dibujo interpretativo de la vista dorsal del cráneo del ejemplar (las barras equivalen a 10 cm).

Premaxila (Figura 27): No se observa un rostro predental en la parte anterior de la premaxila. En vista dorsal, el extremo anterior tiene forma de una V amplia, redondeada en la punta. La sutura maxilo-premaxilar se encuentra a la altura del cuarto diente maxilar, que sería donde empieza la narina; tiene un perfil “sinusoidal” en vista lateral, y en su parte anterior es recta. La superficie dorsal del hueso está erosionada, sin embargo, parece que tenía una superficie lisa que se curvaba postero-dorsalmente para formar la barra internarial; en su extremo posterior se distingue una cresta que pasa por el eje de simetría del cráneo y que continúa en el frontal. La barra internarial está parcialmente preservada, pero está demasiado deteriorada para su descripción. La premaxila articula con el frontal, sin embargo la sutura entre la barra premaxilar y el frontal, contrario a lo que estipula Buchy et al. (2007), no se llega a apreciar.

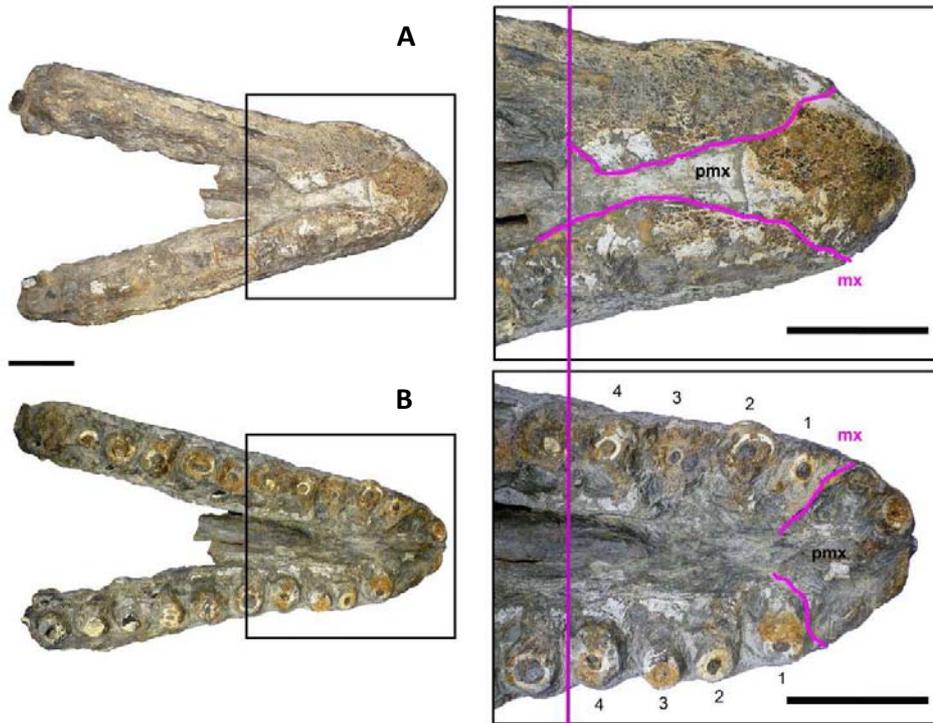


Figura 27. *Prognathodon* sp. A. Vista dorsal de la premaxila con maxilas del ejemplar UANL-FCT-R4, las líneas rosas marcan la sutura premaxila-maxila y B. Vista ventral de la premaxila y maxilas del mismo ejemplar, los números indican la posición de los dientes maxilares (las barras equivalen a 5 cm).

Frontal (Figura 26 y 28): La sutura frontoprefrontal no se distingue claramente. En un corte lateral izquierdo, se observa el contacto frontoparietal. El frontal penetra el parietal posteriormente y el postorbitofrontal cubre esta sutura ventralmente.

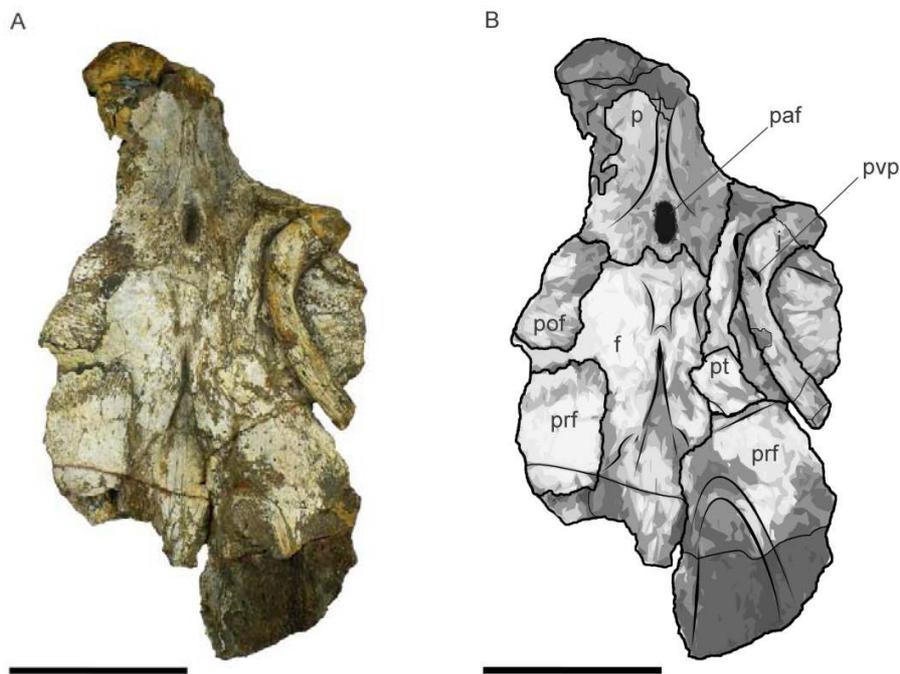


Figura 28. *Prognathodon* sp. A. Vista ventral de la bóveda craneal del ejemplar UANL-FCT-R4, y B. Dibujo interpretativo (la barra equivale a 5 cm).

Yugal (Figura 28): No parece tener un proceso posteroventral que se proyecte lateralmente, sin embargo, en la unión de las dos ramas del yugal hay una protuberancia, esta podría deberse a al mal estado de preservación. El ángulo entre ambas ramas es de 109°.

Pterigoides (Figura 29): Se describe un fragmento del pterigoides derecho junto al yugal derecho cubriendo el postorbitofrontal en vista ventral. No se ven dientes o alvéolos, por lo que podría tratarse de un fragmento de alguno de los proceso del pterigoides (ectopterigoide, cuadrático o basisfenoide), pero fuera de la posición relativa a los otros elementos no hay una característica que defina a este fragmento como pterigoideo. También se cuenta con un fragmento aislado que contiene algunos dientes, en muy mal estado de preservación. Este se ha identificado como la porción medial de un pterigoideo. Actualmente el fragmento se encuentra aún más fragmentado que como se describe en la publicación original (Buchy et al., 2007), tiene cuatro a cinco posiciones dentales, aunque solo se conservaron dos dientes fragmentados, no se aprecian carenas y aparentemente estos dientes están curvados ligeramente.

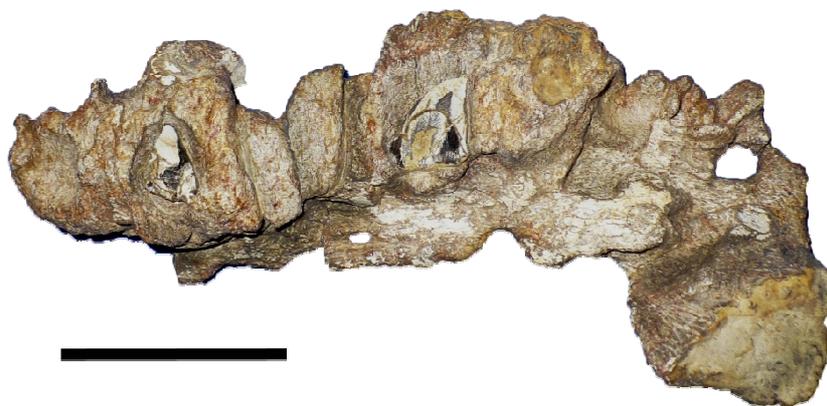


Figura 29. *Prognathodon* sp. Fragmento de pterigoideo del ejemplar UANL-FCT-R4.

Cuadrado (Figura 30): parte ventral del cuadrado derecho. El proceso infrastapedral se fusiona con el proceso caudomedial del eje del cuadrado. Según Buchy et al. (2007) el extremo más ventral del proceso suprastapedral está preservado separado por 1-2 mm de sedimento del proceso infrastapedral y del proceso caudomedial del eje del cuadrado.

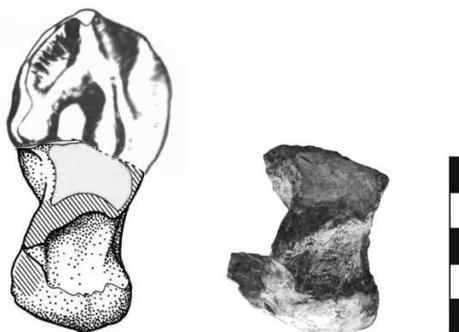


Figura 30. *Prognathodon* sp. Cuadrado del ejemplar UANL-FCT-R4 (Modificado de Buchy et al., 2007) (la barra graduada en cm).

Dentario (Figura 31): De acuerdo a Buchy et al. (2007) el foramen alveolar inferior anterior, en este ejemplar, se abre al nivel del margen posterior del quinto diente y se extiende hasta el margen anterior del séptimo diente, estaría formado por el esplenial y el dentario. Al hacer una revisión más detenida de esta región más que un foramen se trata del canal mandibular, debido al desgaste deja expuesto este canal, que se extiende paralelo al margen dorsal del dentario, y da la impresión de un foramen; además por la posición dentro del dentario no podría tratarse de este foramen. De acuerdo a Russell (1967) no existe un foramen formado entre el esplenial y el dentario. El único foramen importante en la cara medial de la mandíbula sería el foramen que transmite el nervio

inferior alveolar hacia el canal mandibular, pero este se encuentra en la base posteroventral del esplenial.

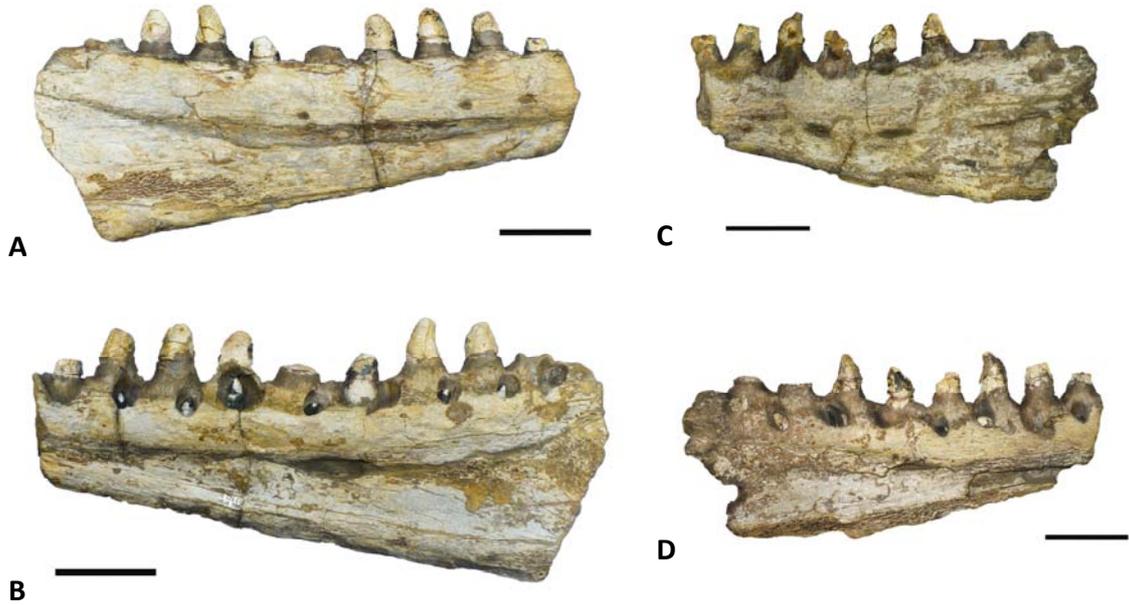


Figura 31. *Prognathodon* sp. Mandíbulas del ejemplar UANL-FCT-R4. A y B Vistas lateral y medial respectivamente de la mandíbula derecha. C y D Vistas lateral y medial respectivamente de la mandíbula izquierda (las barras equivalen a 5 cm).

Dientes (Figura 32): Los dientes son bicarinados, dividiendo el diente lateralmente en dos. Son cónicos, redondeados en la base, están ligeramente curvados posteriormente y terminan en punta. El esmalte es de un tono negro, o gris oscuro, y es liso.

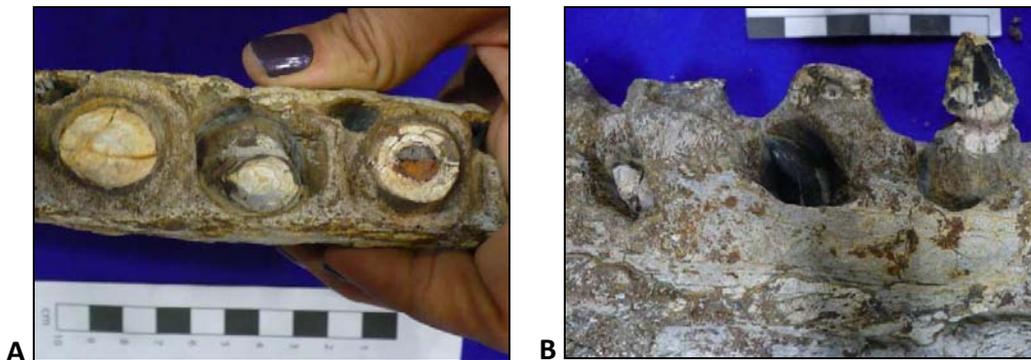


Figura 32. *Prognathodon* sp. A) Vista oclusal de los dientes marginales del ejemplar UANL-FCT-R4. B) Vista medial de la mandíbula izquierda donde se llega a observar la erupción de un diente de reemplazo (la barra está graduada en cm).

Nota taxonómica: La premaxila fusionada, la interdigitación de la sutura fronto-parietal en vista dorsal, el contacto lateral entre el frontal y el parietal, en el cual el frontal no se sobrepone al parietal en vista lateral, son sinapomorfías descritas por Gauthier et al. (2012) para Squamata y que el ejemplar UANL-FCT-R4 posee. El hocico alargado y las narinas retraídas posteriormente son características propias de la Superfamilia Mosasauroida (Caldwell, 1999; Gauthier et al., 2012); y dentro de esta superfamilia, por edad y tamaño el ejemplar pertenece a la familia Mosasauridae.

El ejemplar UANL-FCT-R4 no puede pertenecer a la subfamilia Tylosaurinae debido a que no posee el rostro predental desdentado de la premaxila, la cual es una sinapomorfía de esta subfamilia (Russell, 1967). También difiere de la subfamilia Plioplatecarpinae, la cual está caracterizada por mandíbulas delgadas y en general una disposición del cráneo mucho más alargada, versus el cráneo de este ejemplar que es más compacto y robusto. Por lo que se asigna el ejemplar a la subfamilia Mosasaurinae. Esta es la subfamilia más diversa y especializada de la familia.

La subfamilia Mosasaurinae abarca tres grandes tribus: Mosasaurini (Russell, 1967), que incluye a los clásicos géneros de *Mosasaurus*, *Clidastes* y el mexicano *Amphekepubis*; Pliosaurini (Russell, 1967) y Globidensini (Bell, 1997). Esta última tribu incluye a los géneros de mosasaurios durófagos *Carinodens* y *Globidens* y a los géneros *Plesiotylosaurus* y *Prognathodon*. Dentro de estos y de acuerdo a la diagnosis propuesta por Konishi et al. (2011), el ejemplar UANL-FCT-R4 comparte varias características con *Prognathodon*. Los caracteres que permitieron esta asignación son: la sutura premaxila-maxila corta, que alcanza la parte anterior del cuarto diente maxilar; el frontal de forma triangular, los procesos postero-laterales encerrando la parte antero-lateral del parietal y los dos procesos postero-mediales que interdigitan con el parietal; el yugal sin proceso postero-ventral; el proceso supraestapedia del cuadrado llegando a tocar el proceso infraestapedia; base de los dientes marginales redondeada en corte transversal, cónicos y bicarinados.

Prognathodon es un género descrito originalmente por Dollo en 1889, tiene una distribución cosmopolita y que su rango estratigráfico varía desde el Campaniano temprano hasta el Maastrichtiano tardío. Se caracteriza por tener cráneo, mandíbulas y dientes robustos. Buchy et al. (2007) descartaron el ejemplar UANL-FCT-R4 como *Prognathodon* basados en la diagnosis propuesta por Lingham-Soliar y Nolf (1990). De

acuerdo a Buchy et al. (2007), UANL-FCT-R4 compartía ciertas características con *Prognathodon* de Lingham-Soliar y Nolf (1990) (el contorno sinusoidal de la sutura premaxila-maxila y el ala del frontal redondeada postero-lateralmente), pero el contacto del prefrontal y el postorbitofrontal, lateral al frontal, la mesa intertemporal subcircular y el ala delgada del ala timpánica lo excluían de este género. Konishi et al. (2011) realizaron una revisión del género, donde lo redefinen excluyendo el contacto del prefrontal y el postorbitofrontal lateral al frontal y la forma circular de la mesa intertemporal. Resaltan la importancia de otros caracteres como la sutura premaxila-maxila corta, marcando el borde anterior de las narinas externas anterior al cuarto diente maxilar y frontal de forma triangular (Konishi et al., 2011). Esto sumando a las características que ya había observado Buchy et al., (2007) como pertenecientes a este género (el contacto de los procesos infrastapediales y suprastapediales del cuadrado, sutura premaxilar-maxilar sinusoidal y las alas postero-laterales del frontal) permitieron llegar a esta asignación.

Prognathodon tiene una distribución cosmopolita y es el género de mosasaurios más diverso, con nueve especies, de las cuales únicamente tres se han descrito para Norteamérica: *P. overtoni*, *P. rapax* y *P. stadtmani*. *P. rapax* fue definida con base a un par de fragmentos de cuadrado. En una revisión realizada por Bell y Polcyn (2013), se sugiere que los cuadrados del holotipo podrían pertenecer a dos taxones diferentes: *P. overtoni* y *Plesiotylosaurus*. Buchy et al. (2007) descartó *Plesiotylosaurus* como identidad de UANL-FCT-R4 debido a que la morfología de los cuadrados era incompatible, y ya que *P. rapax* y *Plesiotylosaurus* comparten muchas características morfológicas en el cuadrado, *P. rapax* queda descartada en la asignación de este ejemplar. *P. stadtmani* fue definida por Kass (1999). En su diagnosis, Kass (1999) describe el esmalte de los dientes de *P. stadtmani* como liso, opuesto a la diagnosis de Konishi et al. (2011) de *P. overtoni*, que tiene la superficie de los dientes ornamentada con una distintiva textura granular. Basados en este carácter podríamos asignar al ejemplar UANL-FCT-R4 como más cercano a *P. stadtmani*. Sin embargo, la asignación de especies basadas en caracteres únicamente dentales para este género no es recomendable a menos que vaya cotejada con otro tipo de caracteres (Caldwell y Dierich, 2005); por lo tanto se deja la asignación de este ejemplar únicamente a nivel de género.

Género AMPHEKEPUBIS Mehl, 1930

***Amphekepubis johnsoni* Mehl, 1930**

Material referido: 509 V.P., alojado en la colección de la Universidad de Missouri, consta de nueve vértebras postsacrales, cuatro de las cuales estaban articuladas, la cintura pélvica casi completa (a excepción del isquion derecho y parte del pubis izquierdo) (Figura

33), el fémur izquierdo, ambas tibias, los astrágalos, los primeros metatarsos y varias falanges (Figura 34).

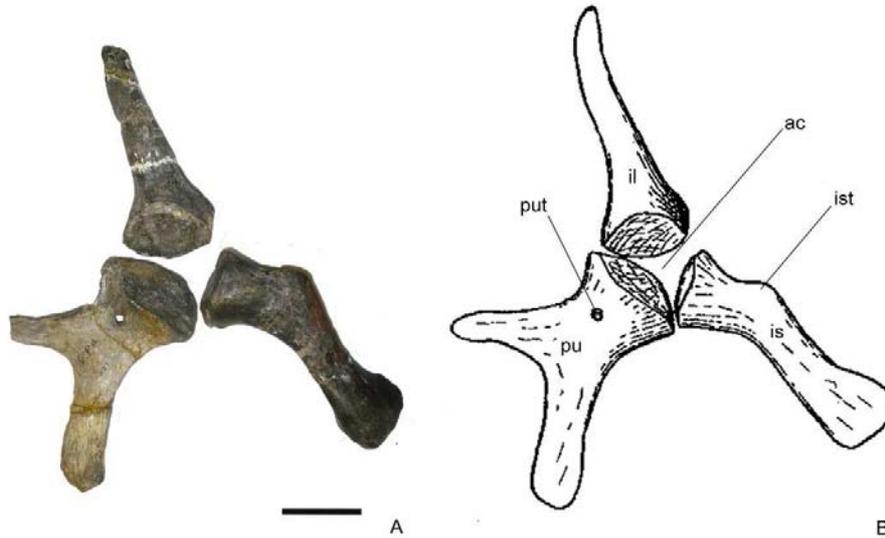


Figura 33. 509 V.P, holotipo de *Amphekepubis johnsoni* (Mehl, 1930). A. Cintura pélvica, y B. Ilustración de la cadera pélvica, modificado de Mehl (1930) (la barra equivale a 5 cm.).

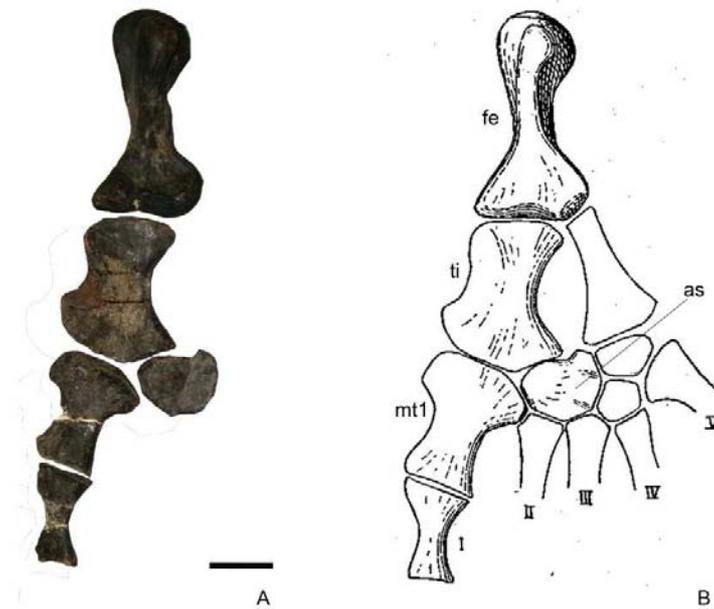


Figura 34. 509 V.P, holotipo de *Amphekepubis johnsoni* (Mehl, 1930). A. Miembro posterior izquierdo, y B. Ilustración del miembro posterior izquierdo, modificado de Mehl (1930) (la barra equivale a 5 cm.).

Ocurrencia: 40 millas al noreste de Monterrey, Nuevo León, al noreste de México, de rocas de la Formación San Felipe de edad coniaciana (Cretácico Superior) (Mehl, 1930) (Figura 11).

Descripción: El ejemplar 509 V.P. está compuesto de tres partes: las vértebras dorsales, la parte proximal del miembro posterior y la cintura pélvica.

Vértebras: De acuerdo a Mehl (1930), el ejemplar cuenta con nueve vértebras procélicas, cuatro de las cuales estaban articuladas. Al revisar el material se observó que las vértebras articuladas se separaron durante la preparación del ejemplar. Algunas están mejor preservadas, pero en ninguna se observa que hayan chevrones. Los procesos laterales son largos y aplanados, surgen del medio del cuerpo vertebral y se proyectan posteriormente. Las caras articulares tiene un perfil redondeado (con un diámetro de 6.5 cm) y van comprimiéndose lateralmente conforme su posición en columna aumenta, tomando una forma ovalada. En ninguna están preservadas las espinas neurales.

Cintura Pélvica (Figura 33):

Iliion: Se encuentran preservados ambos iliones. El ilion es un hueso alargado. El extremo distal se va aplanando y adelgazando hacia la punta. El extremo proximal es más robusto y es donde se encuentra la superficie acetabular. Esta tiene un perfil circular, cóncava, y con un diámetro de 4 cm. Las caras articulares del pubis y el isquion son largas y estrechas y casi perpendiculares entre ellas.

Pubis: El pubis es un elemento aplanado excepto por la parte que conforma el acetábulo. Esta alcanza un ancho de 6.7 cm, el cual comienza a estrecharse antes de extenderse y aplanarse en su extremo más distal. El ancho es más estrecho a la altura del foramen obturado (4.2 cm). Este foramen está ubicado cerca al centro del hueso. El tubérculo púbico está bien desarrollado, lateralmente comprimido, y se proyecta anteriormente, formando un ángulo de 90° con el eje del pubis.

Isquion: El isquion es el hueso más robusto de la cintura de este ejemplar y es el que más contribuye a la superficie del acetábulo. Es un hueso largo de 16.5 cm de largo. La superficie acetabular es casi circular y tiene un diámetro de 2.5 cm. Desde la base de la superficie acetabular, separado por una leve constricción, se proyecta una ceja, el tubérculo isquiático, con una base de 6 cm.

Extremidad posterior (Figura 34):

Fémur: El fémur es alargado, mide 16 cm de largo y su ancho máximo, en el extremo distal, es de 8.7 cm. El fémur se estrecha en su parte media, hasta un diámetro de 3.1 cm

y se expande en sus extremos distal y proximal. El extremo distal es más ancho y aplanado que el proximal. Las caras articulares de la tibia y la fíbula están bien diferenciadas y se encuentran en un ángulo de 137° . La cara articular de la tibia tiene 7 cm de ancho, es cóncava y el plano de esta cara es prácticamente perpendicular al eje del fémur. En la cara dorsal, en la esquina de la cara articular de la tibia, se nota una pequeña protuberancia redondeada, referida por Mehl (1930) como proceso distal. La cara articular de la fíbula es más redondeada que la anterior, con un diámetro de 2.5 cm. La superficie es convexa y está inclinada unos 45° con respecto al eje del fémur. En el extremo proximal del fémur, el trocánter interno está bien diferenciado de la cabeza del fémur, es una cresta que empieza a dos terceras partes del extremo proximal del fémur, va elevándose en ángulo recto con respecto al eje proximal-distal y se recurva conforme se acerca al extremo proximal. Está ubicado en el extremo próximo-ventral de la cabeza del fémur y está separada de este por una pequeña constricción. La cabeza del fémur es ovalada y convexa.

Tibia: La tibia está aplanada dorso-ventralmente, mide 11.5 cm de largo y tiene una constricción en la mitad, que tiene 5.5 cm de ancho. Los extremos distal y proximal son más anchos y gruesos que en el medio. Tanto el margen lateral como el medial son cóncavos. El margen lateral es más delgado y más fuertemente cóncavo que el margen medial. El extremo distal es más ancho que el proximal. El extremo proximal es cóncavo y mide 6.5 cm de ancho. El extremo distal mide 11 cm de ancho. Medialmente, forma una cara articular de 4 cm para el astrágalo; adyacente a esta, formando un ángulo de 130° empieza otra superficie articular relativamente plana de 5 cm, para el primer metatarso. EL extremo proximal es cóncavo y tiene un ancho de 6.5 cm.

Astrágalo: El astrágalo tiene una forma casi ovalada, con diámetros de 6.3 y 5.1 cm. Los bordes son más gruesos que la parte central del hueso. Excepto por una constricción entre las caras articulares de la tibia y la fíbula, los márgenes están cubiertos por siete caras articulares bien definidas. La cara ubicada en el extremo próximo-anterior es de la tibia (convexa, de perfil ovalado, con diámetros de 3.8 y 2 cm); la cara ubicada en la esquina proximal-posterior, es la cara articular de la fíbula (mide 1.3 cm); paralela al eje del miembro sobre el lado posterior del astrágalo está la cara articular del calcáneo; en el extremo postero-distal está la cara articular del tercer tarso; junto a esta, en el extremo distal se forma la cara articular del tercer metatarso; en el extremo distal-anterior se forma la articulación del segundo metatarso; y entre esta última articulación y la de la tibia, hay una cara de 1.7 cm, que articula con el primer metatarso.

Metatarsos: Mehl (1930) describe el primer metatarso y otro, que considera el cuarto. Al revisar el material, se encontró el primer metatarso izquierdo y un fragmento del derecho.

Por lo que nada más se describió ese elemento. El primer metatarso mide 9 cm. Al igual que la tibia, está comprimido dorso-ventralmente y está constreñido a la mitad. Los extremos distal y proximal se expanden, y, en este caso, el extremo proximal es más ancho que el distal (7.5 y 5.1 cm respectivamente). Los márgenes lateral y medial son cóncavos. El margen lateral es muy delgado, mientras que el medial es más grueso y redondeado. En el extremo proximal hay tres caras articulares para la tibia, el astrágalo y el extremo próximo-lateral del segundo metatarso. El extremo distal está ocupado por una sola cara articular cóncava.

Falanges: Sólo se tiene una falange, la de la base del primer dígito. Mide 8 cm. Los márgenes laterales son cóncavos. El margen lateral es delgado mientras que el medial es más grueso. Los extremos distal y proximal son más anchos y gruesos que la parte media del hueso, y las superficies articulares de ambos extremos son cóncavas. El extremo proximal es más ancho que el distal (5.2 y 3.7 respectivamente).

Nota taxonómica: Puesto que la descripción se hizo con base únicamente en elementos postcraneales la comparación con otros grupos de mosasaurios, basados principalmente en material craneal es complicada. Sin embargo, por la forma general del fémur (trocánter interno largo y ubicado en la superficie próximo-ventral de la cabeza del fémur y en ángulo recto con respecto a los extremos proximal y distal y extremo distal más ancho que el proximal) lo separan de los tylosaurinos y la forma del tubérculo púbico lo descarta como plioplatecarpino (DeBraga y Carroll, 1993). Por lo que la asignación a la subfamilia Mosasaurinae es la correcta.

Si se compara a *Amphekepubis* con *Mosasaurus*, las formas del fémur y del astrágalo son notoriamente diferentes. En el primero es más alargado, y el astrágalo tiene una forma subcircular con las caras articulares bien definidas (Figura 34). En *Mosasaurus*, el fémur es más compacto y el astrágalo no tiene una forma definida (Caldwell, 1996). Si observamos la cintura pélvica, que es la que Lingham-Soliar (1995) encuentra similar a la del género *Mosasaurus* vemos otra serie de diferencias. Primero el tubérculo isquiático del isquion de *Amphekepubis* está mucho menos desarrollado que el de *Mosasaurus*, y por el contrario, el tubérculo púbico del pubis está más desarrollado en *Amphekepubis* (Mehl, 1930; DeBraga y Carroll, 1993) (Figura 33). Por lo que, aunque en ausencia de material craneal, este ejemplar no podría asignarse al género *Mosasaurus*.

Debido a que la mayoría de las diagnósis de mosasaurios están basadas en caracteres craneales, la validez de este género es cuestionable. Además que tanto las cinturas pélvicas como los miembros y las vértebras, no se recomiendan en el uso de diagnósis a niveles genéricos ya que debido a la adaptación al hábito marino son caracteres que

tienden a mostrar mucha convergencia entre los diferentes grupos de mosasaurios (DeBraga y Carroll, 1993; Bell y Polcyn, 2005). Por lo que se propone contemplar al género *Amphekepubis*, y a su única especie, como *nomen dubium*.

DISCUSIÓN

Aigialosauridae

Los miembros de la familia Aigialosauridae fueron reptiles semi-acuáticos, con hábitos similares a las iguanas marinas de las Islas Galápagos. Aigialosauridae es un clado parafilético con respecto a la familia Mosasauridae, por mucho tiempo considerado como un estado intermedio entre los varanos terrestres y los mosasaurios marinos (Bell, 1997). Hasta hace poco, el registro de esta familia estaba restringido a Europa, en donde se asumía que habían evolucionado en el Cenomaniano; y aunque existen algunos registros en el continente americano, en los Estados Unidos, éstos representan individuos fragmentados y mal conservados; esto no ha permitido llevar a cabo una comparación productiva entre los materiales europeos y americanos.

Recientemente, se han redescrito algunos taxones de aigialosaurios europeos (Dutchak y Caldwell, 2006; Caldwell y Palci, 2007; Dutchak y Caldwell, 2009) y se han sumado registros de otros lados del mundo, como Israel (Polcyn et al., 1999) y México (Smith y Buchy, 2008; Smith et al., 2014). Sin embargo, muchos de estos trabajos cuentan únicamente con el holotipo como único ejemplar, lo que hace difícil su comparación. Se necesitan más ejemplares para esclarecer las relaciones entre los taxones, determinar si esta familia es un grupo monofilético, y como se relaciona dentro de la superfamilia Mosasauoidea. Esto ayudaría a un mejor entendimiento de los caracteres, de su polaridad, y de la evolución de la superfamilia Mosasauoidea en general.

En 2008, Smith y Buchy describieron el primer reptil mexicano afín a los aigialosaurios: *Vallecillosaurus donrobertoi*, colectado en los estratos turonianos de Vallecillo, Nuevo León, al noreste de México. Debido a que el holotipo no cuenta con el cráneo, que suele ser decisivo al momento de definir grupos dentro de esta superfamilia, no se realizó un análisis filogenético para averiguar la posición de este género dentro de los mosasauoideos. Smith et al. (2014) han reportado un nuevo esqueleto completo de esta misma localidad, que aseguran difiere del holotipo de *V. donrobertoi*. En este resumen de congreso aseguran que este segundo ejemplar de Vallecillo se ubica como el grupo basal de los mosasauoideos en su análisis filogenético. En espera de una publicación donde se ahonde en los detalles de su análisis, este nuevo material mexicano, complementaría nuestro entendimiento de la historia de este grupo.

En este trabajo reportamos los primeros registros de esta familia para el centro de México: provenientes de la localidad de Huehuetla, al norte de Puebla, de edad cenomaniana-turoniana. Sin embargo, el tipo de preservación no permite comparar

directamente los ejemplares con el holotipo de *Vallesillosaurus*. Estos registros amplían la distribución de la superfamilia Mosauoidea, tanto geográfica como temporalmente. La presencia de aigialosaurios en dos continentes, que desde el Cenomaniano y el Turoniano estaban separados por una considerable masa de agua, plantea la duda de si este grupo estaba distribuido ampliamente previo al Cenomaniano o si cruzó el mar de Tetis que separaba estos continentes, y en qué dirección. Estos ejemplares representan los mosasauoideos más antiguos del continente americano, lo que sumado a la posición basal que aseguran Smith et al. (2014) del nuevo ejemplar de Vallecillo, pone a México como protagonista en la historia temprana de este grupo. A pesar de necesitar más preparación, una comparación entre los ejemplares europeos y los mexicanos es el siguiente paso.

Yaguarasaurinae

Esta familia fue definida por Palci et al. (2013) para incluir los géneros *Yaguarasaurus* de Colombia (Páramo-Fonseca, 2000), *Russellosarus* de Texas (Polcyn y Bell, 2005) y *Romeosaurus* de Italia (Palci et al., 2013). Aunque escaso, este registro fósil presenta un rango geográfico que cubre tres continentes (Norteamérica, Sudamérica y Europa) (Figura 35). El registro que se tiene para México se encuentra en el punto intermedio entre el Protoatlántico que separa Europa de América y entre Norte y Sudamérica que se encontraban separadas por lo que sería el Caribe (Hay, 1993). Debido a su ubicación geográfica era de esperarse que este grupo tuviera representantes mexicanos, así que este primer registro amplía el rango de subfamilia. Todos los registros son del Turoniano, aunque *Romeosaurus* tiene un rango un poco más amplio (del Turoniano temprano al Santonaino Temprano) (Páramo-Fonseca, 2000; Polcyn y Bell, 2005; Palci et al., 2013).

Estos registros son muy escasos, pues se cuenta con uno o dos ejemplares para cada género, y todos estos géneros son monoespecíficos. Conforme nuevos hallazgos se sumen al registro de este grupo se reforzará su validez.

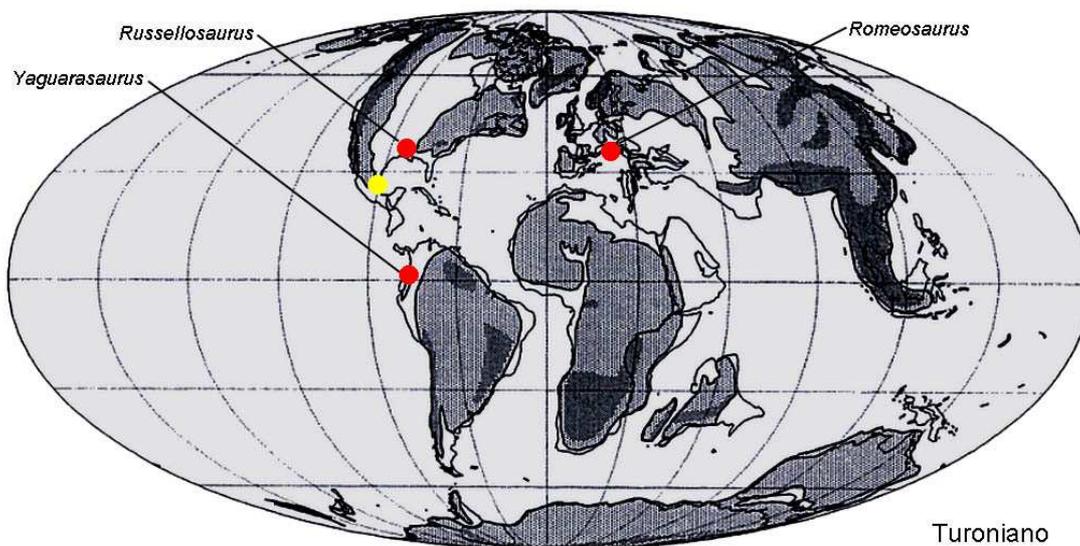


Figura 35. Mapa de la reconstrucción paleogeográfica durante el Turoniano y localidades donde se ha reportado la subfamilia Yaguarasaurinae en el mundo (puntos rojos) y en México (punto amarillo) (Modificado de Smith et al. 1994).

Tylosaurinae

Los tylosaurinos son una subfamilia de mosasaurios representada por los géneros *Tylosaurus* (distribuido en Norteamérica, Europa, África y Asia, desde el Turoniano hasta el Maastrichtiano), *Hainosaurus* (Campaniano-Maastrichtiano de Europa y Dakota del Sur), y *Taniwhasaurus* (Campaniano de Nueva Zelanda, Japón y la Antártica) (Lindgren y Siverson, 2002; Bardet et al., 2006; Bullard, 2006; Martin, 2007; Caldwell et al., 2008). Hasta el 2013, el tylosaurino más antiguo era *Tylosaurus iembeensis*, reportado para el Turoniano de Angola. Además es el único tylosaurino ubicado en la zona intertropical (aproximadamente a 20°S). Para el Coniaciano y el Santoniano, los tylosaurinos se desplazaron a mayores latitudes, como las del Mar Interior Occidental Norte Americano (>40°N) y Europa (>35°) (Everhart, 2005; Bardet et al., 2006; Lindgren y Siverson, 2002); y para el Campaniano-Maastrichtiano alcanzaron su mayor diversidad y su mayor distribución paleogeográfica (Caldwell et al., 2008). Exceptuando la ocurrencia en el Turoniano de Angola, los tylosaurinos fueron un grupo restringido a altas latitudes para cada hemisferio, con paleolatitudes de entre 30° y 70° en el caso del hemisferio norte (Bardet et al., 2006). Resultando en una distribución bipolar. El hemisferio norte se ha caracterizado por la presencia del género *Tylosaurus* y *Hainasaurus*, mientras que *Taniwhasaurus* domina el hemisferio sur (Martin y Fernández 2007; Caldwell et al., 2008).

Bullard (2006) presentó una propuesta filogenética del grupo, basándose en la matriz de Bell (1997); sin embargo, el árbol de consenso estricto no resuelve las relaciones dentro

del grupo, mostrando una politomía dentro de la subfamilia Tylosaurinae. Desde entonces, son pocos los trabajos que han ahondado en resolver las relaciones dentro del grupo. Para resolver las relaciones filogenéticas de los tylosaurinos es necesario enfocarse en faunas más antiguas, como las turonianas. El registro turoniano podría identificar ejemplares basales dentro de este grupo; permitiendo identificar nuevos caracteres y entender mejor aquellos con los que ya se cuenta para resolver las filogenias (Caldwell et al., 2008). Así podríamos rastrear momentos clave en la evolución de esta subfamilia, y mejorar nuestro entendimiento de la paleobiogeografía de la subfamilia.

En 2013 fue descrito el primer tylosaurino mexicano asignado al género *Tylosaurus*, de edad turoniana en la localidad de Ojinaga, Chihuahua (Loera-Flores, 2013). Este, junto con el ejemplar africano, son los registros más antiguos y de menor latitud del género. Con una paleolatitud de 33.4°N (van Hinsbergen et al., 2015), este ejemplar representa el registro más sureño de un tylosaurino en el hemisferio norte; además confirma la distribución boreal del género *Tylosaurus* y amplía su distribución paleobiogeográfica hasta México. Este ejemplar fue el primer registro de la subfamilia Tylosaurinae para México y, ya que consta del cráneo completo articulado, es el material craneal más completo que se tiene para la familia Mosasauridae en México. A reserva de la falta de preparación, la descripción más detallada de este ejemplar llevará a una asignación a nivel específico y podría, al incluirse en análisis filogenéticos futuros, dar respuestas en cuanto a la historia de este grupo.

Esta tesis, agrega el segundo registro del género *Tylosaurus* para el país: el ejemplar VZV-11. Este fragmento de maxila proviene de rocas turonianas del municipio de Piedras Negras, al norte del país. Con este ya son dos registros turonianos para el registro de esta subfamilia en México, afianzando la presencia de este género para el Turoniano mexicano.

Amphekepubis johnsoni

Mehl (1930) reportó y describió un nuevo género y especie de mosasaurio, *Amphekepubis johnsoni*. Este ejemplar, que además fue el primero descrito para México de esta familia, amplió la distribución geográfica de la familia hacia el sur del continente norteamericano y acortó la distancia entre éste y las localidades sudamericanas. Al momento de la publicación, la combinación de caracteres del ejemplar fue suficiente para el autor para asignar este ejemplar a un nuevo género: *Amphekepubis*. Desde entonces no se ha vuelto a asignar otro ejemplar a este género. Además, es el único mosasaurio mexicano que tiene una identificación a nivel específico, por lo que una revisión del taxón era necesaria.

Para aclarar la identidad de este ejemplar se hizo una revisión del holotipo. Primero, no se observó ninguna anomalía o posible patología, por lo que se descarta el carácter

patológico del ejemplar, que Buchy (2007) y posteriormente Reynoso y Cruz (2014) reportaron. En otros trabajos, este género se supuso sinónimo de *Mosasaurus* refiriéndose a las consideraciones de Camp (1942) y de Lingham-Soliar (1995) (Buchy et al., 2005 y Buchy, 2007; Reynoso y Cruz, 2014). Como se aclaró previamente, este ejemplar no posee las características diagnósticas que permitan asignarlo al género *Mosasaurus*, aunque sí posee algunas similitudes que permiten referirlo a la subfamilia Mosasaurinae. Por desgracia, no se cuenta con más material que permita una mejor asignación del ejemplar, y no se han reportado otros hallazgos por la zona. Este taxón fue erigido antes de que existiera ninguna información sobre el grupo para México; eso y la falta de elementos diagnósticos hacen que este taxón sea de dudosa validez. En ausencia de rasgos diagnósticos significativos se propone contemplar al género *Amphekepubis*, y a su única especie, como *nomen dubium*. El invalidar este género es un paso adelante en la actualización de la taxonomía del grupo para México.

Clidastes

La primera mención del género para México se hizo por Aranda-Manteca y Stinnesbeck (1993). El ejemplar UANL-FCT-R6 (previamente MZo/ooo1) es un fragmento de mandíbula derecha, con tres dientes incompletos, proveniente de rocas de la Formación Méndez de edad campaniana-maastrichtiana y quedó registrado como Mosasauridae indeterminado. Los autores discuten la semejanza con *Clidastes*; pero la falta de caracteres diagnósticos y de una comparación más extensa hizo que estos autores dejaran el registro como un miembro indeterminado de la familia Mosasauridae.

Eberth et al. (2003) reportan este género en la localidad campaniana de Las Águilas (VZV-14, Figura 25); sin embargo, este reporte es un resumen de congreso y no ahonda en la descripción del material, ni en la importancia de este registro. En esta tesis, el ejemplar fue descrito e ilustrado (Figura 25). El ejemplar VZV-14 es el registro más sureño del género, no sólo para Norteamérica, sino también a nivel global. Por último también se suma el ejemplar VZV-13 de edad campaniana-maastrichtiana de la Formación Aguja.

Clidastes es uno de los géneros predominantes del Mar Interior Norteamericano, y hasta finales del siglo pasado, se creía que era endémico de Norteamérica; sin embargo, recientemente se ha documentado su presencia en Europa (Dierich y Mulder, 2004; Lindgren y Siverson, 2004 y Caldwell y Diedrich, 2005) (Figura 36). Esta distribución Norteamericana-Europea ha sido explicada como resultado de la existencia de tres posibles rutas de migración: 1) Ruta Ártica, entre los extremos norteños de Norteamérica y Europa; 2) Ruta del Norte del Paleatlántico, entre Norteamérica y Groenlandia; y 3) Ruta Tropical del Paleatlántico, a través del extremo sur del Mar Interior, pasando por México y el Caribe. Puesto que la distribución de *Clidastes* en el Mar Interior Occidental

sugiere que estuvo adaptado a ambientes de aguas cálidas (Nicholls y Russell, 1990) y a la ausencia de registros boreales, la primera ruta resulta poco probable. Los registros de *Clidastes* en la costa Este de Norteamérica y Groenlandia son escasos (Lindgren y Siverson, 2004), por lo que la segunda ruta pudo no ser preponderante en la distribución de estos organismos. Así, el hallazgo de estos organismos en México señala que la tercera ruta debió ser efectiva y talvez la más importante para estos reptiles marinos, uniendo, a través de un ambiente más cálido, a los *Clidastes* europeos con los del Mar Interior.

Los registros mexicanos amplían su distribución hasta el punto en el que el Mar Interior Occidental entra en contacto con el principio del Protoatlántico (Hay, 1993). Seguir ampliando el registro hacia el sur del continente americano, podría ayudar a esclarecer la historia paleobiogeográfica de este género.

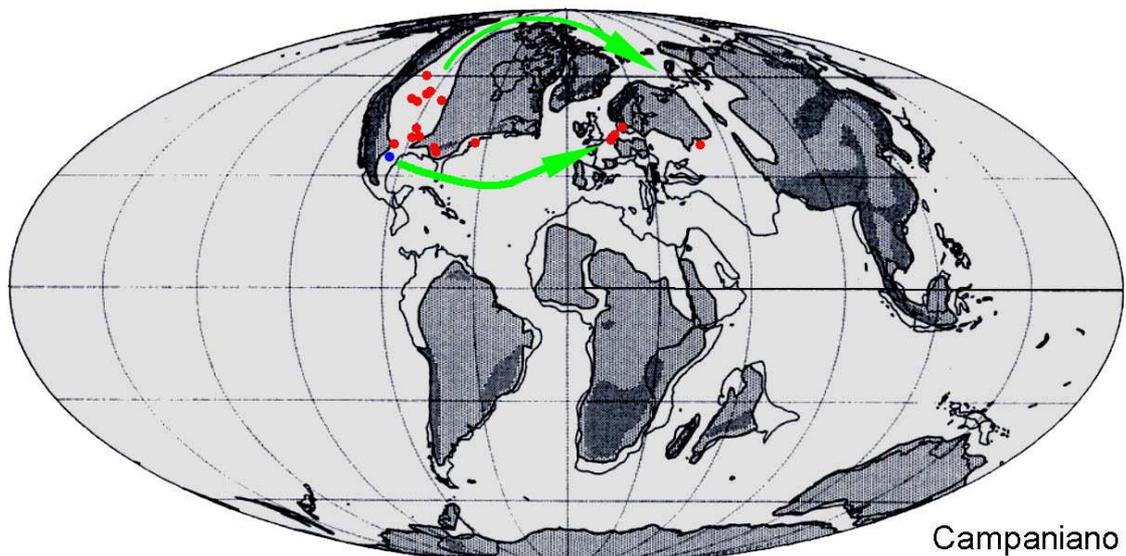


Figura 36. Mapa de una reconstrucción paleogeográfica del Campaniano y distribución del género *Clidastes* en el mundo (puntos rojos) y en México (punto azul) (Modificado de Smith et al. 1994).

Prognathodon

Los registros de mosasaurios en México son escasos y la mayoría de ellos identificados como Mosasauridae indeterminados. Buchy et al. (2007) publicaron el registro del ejemplar más completo de mosasaurio mexicano hasta esa fecha; sin embargo, no llegaron a una asignación genérica. En este trabajo, la revisión del material, alojado en la

colección del MUDE (Saltillo, Coahuila), permitió reconocer características anatómicas que llevaron a asignar a este ejemplar al género *Prognathodon* Dollo (1889).

Descripciones anatómicas de *Prognathodon* han sido publicadas por varios autores, (Russell, 1967; Lingham-Soliar y Nolf, 1990; Konishi et al., 2011). En la más reciente revisión formal del género y su diagnosis, fueron incluidos los rasgos que ahora permiten identificar a ese ejemplar como *Prognathodon*. La presencia de este género en México se planteó y discutió brevemente en un resumen de congreso (Zavaleta-Villarreal y Montellano-Ballesteros, 2013).

Restos de *Prognathodon* se han encontrado en todos los continentes, pero este es el primer registro del género para México. En Norteamérica, este es el único género de mosasaurio que se encuentra tanto en el Mar Interior Occidental, como en el Golfo de México, la Costa Atlántica y la Costa Pacífica; además tiene uno de los registros estratigráficos más extenso, desde el Campaniano Temprano hasta el final del Maastrichtiano. El ejemplar mexicano amplía la distribución de este género hasta nuestro país y cae dentro de la distribución estratigráfica esperada.

Implicaciones paleobiogeográficas

En México, los restos de mosasaurios más completos y taxonómicamente significativos son raros; y lo fragmentario del registro deja pocas bases para una identificación taxonómica específica y por ende para una comparación paleobiogeográfica directa. Sin embargo, después de realizar una extensa revisión del registro mexicano, la suma de material nuevo y la reasignación de varios ejemplares, es posible ubicar a México en un mejor contexto con respecto a esta superfamilia.

Los géneros de mosasaurios descritos para México tienen una amplia distribución, ocupando por lo menos dos continentes. Todos estos géneros poseen representantes americanos y europeos, y se ha sugerido que estos grupos poseían una distribución continua a lo largo del mar de Tetis. Durante la gran transgresión del Turoniano, las aguas del Tetis inundaron la provincia del Golfo de México y la conectaron al Mar Interior Occidental (Kauffman y Caldwell, 1993; Hay et al., 1993). Lo anterior, refuerza la idea de un intercambio entre faunas norteamericanas y europeas. En particular los ejemplares turonianos, que datan de la época de diversificación del grupo, podrían dar luz acerca de los patrones de distribución en una época donde muchos de los grupos aún no alcanzaban las distribuciones cosmopolitas que los caracterizan más hacia finales del Cretácico, en el Campaniano y Maastrichtiano.

En cuanto a las provincias de mosasaurios descritas previamente en la literatura, Nicholls y Meckert (2002) describieron la costa pacífica de Norteamérica como una provincia

definida por ciertos grupos de reptiles, entre ellos mosasaurios. Y se tienen las provincias de mosasaurios del Mar Interior de Occidental. Nicholls y Russell (1990) dividieron este mar basándose en las abundancias relativas de mosasaurios y de otros tetrápodos. Propusieron dos subprovincias, comparables a aquellas definidas para invertebrados. La frontera entre estas dos provincias se encuentra al sur del actual estado de Kansas y el Norte de Texas. Nicholls y Russell (1990) explican esta división por un gradiente latitudinal, en el cual la temperatura jugaría un rol determinante. El norte está dominado por el género *Platecarpus*, cuya abundancia va disminuyendo hacia el sur. La abundancia del género *Clidastes* es inversa, dominando las faunas sureñas y disminuyendo gradualmente hacia el norte. Y la abundancia de restos de *Tylosaurus* parece variar sin relación alguna al gradiente latitudinal. México se encuentra en el extremo sur de este mar intercontinental y los géneros más abundantes en el Mar Interior están también descritos para México (*Tylosaurus* y *Clidastes*). Por lo anterior, México podría ubicarse dentro de la provincia geológica del Mar Interior en cuanto a mosasaurios se refiere. Afirmar a cuál de las subprovincias se parece más, es un poco más complicado. Si bien el patrón que encuentran Nicholls y Russell (1990) coincide con aquellos descritos para otros grupos, el uso de abundancias relativas de restos fósiles es altamente cuestionable y sujeto a errores debido al sesgo inherente del registro fósil, sin mencionar que dificulta comparar el registro mexicano con cualquiera de estas provincias ya que nuestros datos no son suficientes para estimar abundancias relativas.

Comparando a México con las faunas de la costa pacífica, fuera del género *Prognathodon*, de distribución cosmopolita, no se encontró ningún parecido entre los géneros mexicanos y las faunas reportadas para la costa pacífica (Nicholls y Meckert, 2002). Es posible que la actividad magmática al oeste de México, como el arco magmático de Alisitos, activo a finales del Cretácico, formara una barrera continua hacia el Pacífico impidiendo el intercambio faunístico (Morán-Zenteno, 1994). Entonces podemos referir nuestro conjunto faunístico a aquel del Mar Interior por encima de los del Pacífico.

El conocimiento de las faunas marinas cretácicas, tanto del Pacífico como del Mar Interior, especialmente de México, se restringe a ciertos grupos y a ciertos periodos de tiempo. La taxonomía de estos grupos suele necesitar trabajo, por lo que llevar a cabo una comparación real y significativa entre provincias o simplemente definir las es difícil.

CONCLUSIONES

La familia Mosasauridae es conocida en México desde la década de 1930; sin embargo, nunca ha sido el objeto de investigaciones detalladas y profundas. Esta tesis lleva a cabo una revisión de los hallazgos publicados y suma nuevos registros, con una actualización de la taxonomía. Se expande el registro del grupo hasta el estado de Puebla. Los ejemplares de San José de Gracia y Huehuetla no son sólo los registros más sureños para el País, sino también para Norteamérica. En ausencia de rasgos diagnósticos, se pasa al género *Amphekepubis* y a su única especie *A. johnsoni* como *nomen dubius*. Se agregaron nuevos registros y se redescubrieron algunos ejemplares, permitiendo identificar una gran diversidad de mosasaurios para el país, representantes de casi todos los subgrupos de la superfamilia Mosasauoidea: Aigialosauridae (Smith y Buchy, 2008) y Mosasauridae, y dentro de esta última, representantes de por lo menos cuatro subfamilias: Plioplatecarpinae, Mosasaurinae, Yaguarasaurinae y Tylosaurinae. De hecho, la época de mayor diversificación del grupo, el Turoniano, está muy bien representada en el país. Además ahora, se amplió el rango estratigráfico del grupo en México, ahora va desde el Cenomaniano hasta el Maastrichtiano. La posición privilegiada de México, en contacto con el sur del Mar Interior Occidental Norteamericano y las aguas occidentales del Mar de Tetis, promovió una gran diversidad de formas. Los géneros identificados son de amplia distribución a nivel mundial (*Prognathodon*, *Tylosaurus* y *Clidastes*), y se encuentra tanto en Norteamérica como en Europa, reflejo de un continuo en la distribución de estos grupos.

Los patrones taxonómicos y biogeográficos de este grupo son poco claros y su utilización en estudios filogenéticos y/o biogeográficos son cuestionables. México representa un sitio interesante para estudiar mosasaurios, su clima cálido durante el Cretácico y posición privilegiada señalan que aquí podrían encontrarse elementos para confirmar y/o resolver de mejor manera las interrogantes aún abiertas sobre sus relaciones y distribución, así como de los factores que las regulan.

Estudios filogenéticos recientes de Mosasauoidea sugieren que Mosasauridae no es un grupo monofilético, y que la adaptación de las extremidades y las cinturas para la vida marina surgieron más de una vez dentro del grupo (Polcyn y Bell, 2005; Dutchak, 2005; Palci et al., 2013), incluso la posición de Mosasauoidea dentro de los Squamata ha estado en conflicto (Gauthier et al., 2012; Reeder et al., 2015). La manera de comprender la historia evolutiva del grupo reside en encontrar y estudiar adecuadamente nuevos ejemplares, en lugares donde no se habían encontrado antes. Si bien la naturaleza fragmentaria del registro mexicano no permite realizar análisis filogenéticos en la mayoría

de los casos, la edad de las nuevas localidades, especialmente las del centro del país, y la diversidad del registro, demuestran un gran potencial para el estudio y la comprensión de la evolución de este grupo y el rol que tuvo México en ella.

LITERATURA CITADA

- Alvarado-Ortega J, Martínez Hernández E, Garibay Romero L, 2009. Cantera San José de Gracia, Molcaxac, Puebla, una nueva localidad fosilífera de Puebla. Libro de resúmenes, XI Congreso Nacional de Paleontología, p. 80.
- Antunes MT, 1964. O Neocretácico e o Cenozóico do litoral de Angola. Junta de Investigações do Ultramar, 27: 1-257.
- Arambourg C, 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc, 92: 1-372.
- Aranda-Manteca FJ, 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.
- Azzaroli A, De Biuli C, Ficarelli G, Torre D, 1972. An aberrant mosasaur from the Upper Cretaceous of North Western Nigeria. Atti della Accademia Nazionale dei Lincei (Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali), 52(3): 398-402.
- Bardet N, Pereda Suberbiola X, Jalil N-E, 2003. A new mosasauroid (Squamata) from the Late Cretaceous (Turonian) of Morocco. Comptes Rendus Palevol, 2: 697-616.
- Bardet N, Pereda Suberbiola X, Laroche M, Bouya B, Amaghaz M, 2005. A new species of *Halisaurus* from the Late Cretaceous of Morocco, and the phylogenetical relationships of the Halisaurinae (Squamata: Mosasauridae). Zoological Journal of the Linnean Society, 143: 447-472.
- Bardet N, Pereda Suberbiola X, Laroche M, Amalik M, Bouya B, 2005. Durophagous mosasauridae (Squamata) from the Upper Cretaceous phosphates of Morocco, with description of a new species of *Globidens*, en: Proceedings of the First Mosasaur Meeting, Special Issue, Netherlands Journal of Geosciences, 84(3): 167-175.
- Bardet N, Pereda Suberbiola X, Corral JC, 2006. A Tylosaurine Mosasauridae (Squamata) from the Late Cretaceous of the Basque-Cantabrian Region. Estudios Geológicos, 62(1): 213-218.
- Bell GL, 1993. A phylogenetic revision of Mosasauroida (Squamata). Tesis doctoral, The University of Texas Austin, Texas, USA, 293 pp.

- Bell G.L, 1997. A phylogenetic revision of North American and Adriatic Mosasauroida, p. 293-332, en Callaway JM, Nicholls EL (eds.), Ancient Marine Reptiles, San Diego, USA, Academic Press.
- Bell GL, Polcyn MJ, 2005. *Dallasaurus turneri*, a new primitive mosasauroid from the middle Turonian of Texas and comments on the phylogeny of Mosasauridae (Squamata). Netherlands Journal of Geosciences, 84: 177–194.
- Bell GL, Polcyn MJ, 2013. *Prognathodon rapax* revisited. Libro de resúmenes, 4th Triennial International Mosasaur Meeting, Dallas, Texas, p. 12.
- Benson RBJ, Butler RJ, Lindgren J, Smith AS, 2009. Mesozoic marine tetrapod diversity: mass extinctions and temporal heterogeneity in geological megabiases affecting vertebrates. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences: 1-6.
- Blackburn DG, Sidor CA, 2014. Evolution of viviparous reproduction in Paleozoic and Mesozoic reptiles. International Journal of Development Biology, 58: 935-948.
- Boudagher-Fadel MK, 2013. Biostratigraphic and geological significance of planktonic foraminifera. Department of Earth Sciences, University College London, London, UK, 287 pp.
- Broom R, 1912. On a species of *Tylosaurus* from the Upper Cretaceous beds of Pondoland. Annals of the South African Museum, 7: 332-333.
- Buchy M-C, 2007. Mesozoic marine reptiles from north-east Mexico: description, systematics, assemblages and palaeobiogeography. Tesis doctoral, Universität Heidelberg, Alemania, 89 pp.
- Buchy M-C, 2010. Morphologie dentaire et régime alimentaire des reptiles marins du Mésozoïque: revue critique et réévaluation. Oryctos, 9: 49-82.
- Buchy M-C, Smith KT, Frey E, Stinnesbeck W, González González AH, Ifrim C, López-Oliva JG, Porras-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 JG, 2007. Cranial anatomy of a Maastrichtian (Upper Cretaceous) mosasaur (Squamata, Mosasauridae) from north-east Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 24(1): 89-103.

- Bullard TS, 2006. Anatomy and systematics of North American tylosaurine mosasaurs. Tesis de maestría, University of Alberta, Canadá, 208 pp.
- Caldwell MW, 1996. Ontogeny and phylogeny of the mesopodial skeleton in mosasauroid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 407–436.
- Caldwell MW, 1999. Description and Phylogenetic Relationships of a new species of *Coniasaurus* Owen, 1850 (Squamata). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(3): 438-455.
- Caldwell MW, 2007. Ontogeny, anatomy and attachment of the dentition in mosasaurs (Mosasauridae: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 687–700.
- Caldwell MW, Bell GL, 1995. *Halisaurus* sp. (Mosasauridae) from the Upper Cretaceous (Santonian) of east-central Peru, and the taxonomic utility of mosasaur cervical vertebrae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(3): 532-544.
- Caldwell MW, Diedrich CG, 2005. Remains of *Clidastes* Cope, 1868, an unexpected mosasaur in the upper Campanian of NW Germany. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84 (3): 213–220.
- Caldwell MW, 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(4): 863-880.
- Caldwell MW, Konishi T, Obata I, Muramoto K, 2008. A new species Of *Taniwhasaurus* (Mosasauridae, Tylosaurinae) from the upper Santonian-lower Campanian (Upper Cretaceous) of Hokkaido, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2): 339-348.
- Camp CL, 1923. Classification of the lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 48(11): 289-481.
- Camp CL, 1942. California mosasaurs. *Memoires of the University of California*, 13(1): 1-68.
- Camp CL, 1951. *Plotosaurus*, a new generic name for *Kolposaurus* CAMP, Preoccupied. *Journal of Paleontology*, 25(6): 822.
- Carrasco BS, Martínez Ramos CJ, Sánchez Bermeo G, Chiapa García R, Palacios García R, 2000. Informe final de la cartografía Geológico Minera escala 1:250 000, carta

- Monterrey clave G14–7, estados de Coahuila, Nuevo León y Zacatecas. Consejo de Recursos Minerales, Saltillo, Coahuila.
- Carroll RL, DeBraga M, 1992. Aigialosaurs: mid-Cretaceous varanoid lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12(1): 66-86.
- Conybeare WD, 1822. An introduction to the study of fossil organic remains, en: Parkinson, J., 1822, First ed. London, 298pp.
- Cope ED, 1868. On new species of extinct reptiles. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 20: 181.
- Cope ED, 1869. On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria. *Boston Society of Natural History Proceedings*, 12: 250-266.
- Cope ED, 1869. Remarks on fossil reptiles, *Clidastes propython*, *Polycotylus latipinnis*, *Ornithotarsus immanis*. *Proceedings of the American Philosophical Society*, xi: 117.
- Cope ED, 1869. Remarks on *Holops brevispinus*, *Ornithotarsus immanis* and *Macrosaurus proriger*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, 21: 123.
- Cope ED, 1869. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia, and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, part 1: 1-105.
- Cope ED, 1870. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia, and Aves of North America: *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, part 2: 105-235.
- Cope ED, 1874. Review of the Vertebrata of the Cretaceous period found west of the Mississippi River: *United States Geological Survey of the Territories, Bulletin*, 1(2): 3-48.
- Cope ED, 1881. A new *Clidastes* from New Jersey. *American Naturalist*, 15: 587-588.
- Christiansen P, Bonde N, 2002. A new species of gigantic mosasaur from the Late Cretaceous of Israel. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(3): 629-644.
- Cuthbertson RS, Mallon JC, Campione NE, Holmes RB, 2007. A new species of mosasaur (Squamata: Mosasauridae) from the Pierre Shale (Lower Campanian) of Manitoba. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 44(5): 593-606.
- DeBraga M, Carroll RL, 1993. The origin of mosasaurs as a model of macroevolutionary patterns and processes. *Evolutionary Biology*, 27: 245–322.

- Diedrich CG, Mulder EWA, 2004. A new record of *Clidastes* (Squamata, Mosasauridae) from the Upper Campanian of the Munster Basin (NW Germany). *Netherlands Journal of Geoscience*, 83(1): 73-78.
- Dollo L, 1882. Note sur l'osteologie des Mosasauridae. *Bulletin de la Musée Royale de la Naturelle Historie de Belgique*, 1: 55-80.
- Dollo L, 1884. Le mosasaure. *Revue des Questions Scientifiques*, 1e sér. 16: 648-653.
- Dollo L, 1885. Le Hainosaure. *Revue des Questions Scientifiques*, 18: 285-289.
- Dollo L, 1889. Sur quelques mosasauriens nouveaux. *Annales de la Societe scientifique de Bruxelles*, 13: 68-69.
- Dollo L, 1889. Premiere note sur les mosasauriens de Mesvin. *Societe de Belgium Geologique, Memiories* 3: 271-304.
- Dollo L, 1904. Les Mosasauriens de la Belgique. *Societe de Belgium Geologique, Memories*, 18: 207-218.
- Dollo L, 1913. *Globidens fraasi*, mosasaurien mylodonte nouveau du Maestrichtien (Crétacé supérieur) du Limbourg, et l'éthologie de la nutrition chez les mosasauriens. *Archives de Biologie*, 28: 609-626.
- Dortangs RW, Schulp AS, Mulder EWA, Jagt JWM, Peeters HHG, Graaf DThDe, 2002. A large new mosasaur from the Upper Cretaceous of The Netherlands. *Netherlands Journal of Geosciences/Geologie en Mijnbouw*, 81(1): 1-8.
- Dutchak AR, 2005. A review of the taxonomy and systematics of aigialosaurs. *Netherlands Journal of Geosciences/Geologie en Mijnbouw*, 84(3) 221-229.
- Dutchak AR, Caldwell MW, 2006. Redescription of *Aigialosaurus dalmaticus* Kramberger, 1892, a Cenomanian mosasauroid lizard from Hvar Island, Croatia. *Canadian Journal of Earth Science*, 43: 1821-1834.
- Dutchak AR, Caldwell MW, 2009. A redescription of *Aigialosaurus* (= *Opetiosaurus*) *bucchichi* (Kornhuber, 1901) (Squamata: Aigialosauridae) with comments on mosasauroid systematics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2): 437-452.
- Eberth D, Sampson SD, Rodriguez-De La Rosa RA, Aguillón-Martinez M, Brinkman DB, Lopez-Espinoza J, 2003. Las Águilas: an unusually rich Campanian-age vertebrate

- locale in southern Coahuila, Mexico. Libro de resúmenes, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(suplemento 3), 47.
- Eberth DA, Delgado-de Jesús CR, Lerbekmo JF, Brinkman DB, Rodríguez-de la Rosa RA, Sampson SD, 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.
- Estes R, de Queiroz K, Gauthier J, 1988. Phylogenetic relationships within Squamata, en: Estes R, Pregill G (Eds.). *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford: Stanford University Press, pp. 119–282.
- Everhart MJ, 2005. *Tylosaurus kansasensis*, a new species of tylosaurine (Squamata: Mosasauridae) from the Niobrara Chalk of western Kansas, U.S.A. *Netherlands Journal of Geosciences/Geologie en Mijnbouw*, 84(3): 231-240.
- Fernández M, Gasparini Z, 2012. Campanian and Maastrichtian mosasaurs from Antarctic Peninsula and Patagonia, Argentina. *Bulletin de la Société géologique de France*, 183(2): 93-102.
- Gauthier JA, Kearney M, Anderson Maisano J, Rieppel O, Behlke ADB, 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 Françaises (Animaux Vertébrés)*. 1st ed., Paris, 271 pp.
- Gilmore CW, 1912. A new mosasauroid reptile from the Cretaceous of Alabama. *Proceedings U.S. National Museum*, 40: 489-484.
- Harlan R, 1834. On some new species of fossil saurians found in America. Report of the Third Meeting of the British Association for the Advancement of Science, p. 410.
- Hay WW, Eicher DL, Diner R, 1993. Physical oceanography and water masses in the Cretaceous Western Interior Seaway, p. 297-318, en: Kauffman EG (ed.), *Evolution of the Western Interior Basin*, Geological Association of Canada, Special paper, 39.
- Hay OP, 1902. Bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America. United States Geological Survey, *Bulletin*, 179: 1-868.

- Hector J, 1874. On the fossil reptilia of New Zealand. Transactions of the New Zealand Institute, 6: 333-358.
- Holmes RB, 1996. *Plioplatecarpus primaevus* (Mosasauridae) from the Bearpaw Formation (Campanian, Upper Cretaceous) of the North American Western Interior Seaway. Journal of Vertebrate Paleontology, 16(4): 673-687.
- 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, 151 pp.
- Ifrim C, Buchy M-C, Smith KT, Giersch S, 2008. Paleoenvironment and preliminary description of early Turonian (late Cretaceous) aquatic squamates from Vallecillo, north-eastern Mexico, p. 47-62, en: Everhart M (ed.), Proceedings of the Second Mosasaur Meeting, Kansas, USA.
- Jiménez-Huidobro P, Caldwell MW, 2013. *Tylosaurus kansasensis*, *T. proriger*, and *T. nepaeolicus*: can they be differentially diagnosed? Libro de resúmenes, Journal of Vertebrate Paleontology, 149.
- Kass MS, 1999. A New Mosasaur from the Mancos Shale of Delta County, Colorado. Tesis de Maestría, Brigham Young University, USA, 290 pp.
- Kauffman EG, Caldwell WG, 1993. The Western Interior Basin in space and time, p. 1-30, en: Kauffman EG (ed.), Evolution of the Western Interior Basin, Geological Association of Canada, Special paper, 39.
- Konishi T, 2009. Systematics of Plioplatecarpinae (Squamata: Mosasauridae). Tesis doctoral, University of Alberta, Canadá, 369 pp.
- Konishi T, Caldwell MW, 2011. Two new plioplatecarpine (Squamata, Mosasauridae) genera from the Upper Cretaceous of North America, and a global phylogenetic analysis of plioplatecarpines. Journal of Vertebrate Paleontology, 32(4): 754-783.
- Konishi T, Brinkman D, Massare JA, Caldwell MW, 2011. New exceptional specimens of *Prognathodon overtoni* (Squamata, Mosasauridae) from the upper Campanian of Alberta, Canada, and the systematics and ecology of the genus. Journal of Vertebrate Paleontology, 31(5): 1026-1046.
- Kornhuber A, 1893. *Carsosaurus marchesettii*, a new fossil lacertilian from the Cretaceous formation of Karst near Komen. Abhandlungen der K. K. Geologischen Reichsanstalt, 17(3): 1-15.

- Kramberger KG, 1892. *Aigialosaurus*, eine neue Eidechse aus den Kreideschiefern der Insel Lesina mit Rücksicht auf die bereits beschriebenen Lacertiden von Comen und Lesina. Glasnik hrvatskoga naravolozovnog društva (Societas historico-matulis croatica) u Zagrebu, 7: 74-106.
- Kuhn O, 1958. Ein neuer Lacertilier aus dem frankischen Lithographieschiefer. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie: 380-382.
- Leblanc ARH, Caldwell MW, Bardet N, 2012. A new mosasaurine from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) phosphates of Morocco and its implications for mosasaurine systematics. Journal of Vertebrate Paleontology, 32(1): 82-104.
- Leidy JF, 1870. Remarks on *Poicilopleuron valens*, *Clidastes intermedius*, *Leiodon proriger*, *Baptemys wyomingensis*, and *Emys stevensonianus*. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 22: 3-5.
- Léxico Estratigráfico de México, 2013. Tamaulipas Superior, Formación, Servicio Geológico Mexicano, <http://mapserver.sgm.gob.mx/lexico/TamaulipasSuperior.pdf> Consultado en línea noviembre 2013.
- Li L, Keller G, 1998. Maastrichtian climate, productivity and faunal turnovers in planktic foraminifera in South Atlantic DSDP sites 525A and 21. Marine Micropaleontology, 33: 55-86.
- Lindgren J, Siverson M, 2002. Tylosaurus ivoensis: a giant mosasaur from the early Campanian of Sweden. Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences, 93: 73-93.
- Lindgren J, Siverson M, 2004. The first record of the mosasaur *Clidastes* from Europe and its palaeogeographical implications. Acta Palaeontologica Polonica, 49(2): 219–234.
- Lindgren J, Siverson M, 2005. *Halisaurus sternbergi*, a small mosasaur with an intercontinental distribution. Journal of Paleontology, 79(4): 763–773.
- Lindgren J, Caldwell MW, Konishi T, Chiappe LM, 2010. Convergent Evolution in Aquatic Tetrapods: Insights from an Exceptional Fossil Mosasaur. PLoS ONE, 5(8): 1-10, e11998.
- Lingham-Soliar T, Nolf D, 1990. The mosasaur *Prognathodon* (Reptilia, Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of Belgium. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre, 59: 137–190.

- Lingham-Soliar T, 1991. Mosasaurs from the Late Cretaceous of Niger. *Paleontology*, 34(3): 653-670.
- Lingham-Soliar T, 1995. Anatomy and functional morphology of the largest marine reptile known, *Mosasaurus hoffmanni* (Mosasauridae, Reptilia) from the Upper Cretaceous, Upper Maastrichtian of the Netherlands. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 347(1320): 155-180.
- Lingham-Soliar T, 1998. A new mosasaur *Pluridens walkeri* from the Upper Cretaceous, Maastrichtian of the Iullemeden Basin, southwest Niger. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(4): 709-717.
- Lingham-Soliar T, Nolf D, 1990. The mosasaur *Prognathodon* (Reptilia, Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of Belgium. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 59: 137-190.
- 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.
- Makadi L, Caldwell MW, Osi A, 2012. The first freshwater mosasauroid (Upper Cretaceous, Hungary) and a new clade of basal mosasauroids. *Public Library of Science (PLOS), One*, 7(12): 1-16.
- Mantell GA, 1829. A tabular arrangement of the organic remains of the county of Sussex. *Geological Society of London, Transactions*, 2nd series, 3: 201-216.
- Marsh OC, 1869. Notice of some new Mosasauroid Reptiles from the Greensand of New Jersey. *American Journal of Science*, 2nd series, 48(144): 392-397.
- Marsh OC, 1872. On the Structure of the Skull and Limbs in Mosasauroid Reptiles, with description of new Genera and Species. *American Journal of Science*, 3rd series, 18: 448-464.
- Martin JE, 2007a. A new species of the durophagous mosasaur *Globidens* (Squamata: Mosasauridae) from the Late Cretaceous Pierre Shale Group of Central South Dakota, USA, en: Martin JE, Parris DC (Eds.). *The Geology and Paleontology of the Late Cretaceous marine deposits of the Dakotas*, The Geological Society of America, Special Paper, 427: 147-153.
- Martin JE, 2007b. A North American *Hainosaurus* (Squamata: Mosasauridae) from the Late Cretaceous of southern South Dakota, en: Martin JE, Parris DC (Eds.). *The Geology*

- and Paleontology of the Late Cretaceous marine deposits of the Dakotas, The Geological Society of America, Special Paper, 427: 199-207.
- Martin JE, Fernández M, 2007. The synonymy of the Late Cretaceous mosasaur (Squamata) genus *Lakumasaurus* from Antarctica with *Taniwhasaurus* from New Zealand and its bearing upon faunal similarity within the Weddellian Province. *The Journal of Geology*, 42: 203–211.
- Massare JA, 1987. Tooth Morphology and Prey Preference of Mesozoic Marine Reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7(2): 121-137.
- Mehl MG, 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.
- Merriam JC, 1894. Ueber die Pythonomorphen der Kansas-Kreide. *Palaeontographica*, 41: 1-39.
- Morán-Zenteno, 1994. Geology of the northwest región of México, en : *The Geology of the Mexican Republic*. American Association of Petroleum Geologists studies in Geology, 39: 5-33.
- Müllerried FKG, 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.
- Nicholls EL, 1988. The first record of the mosasaur *Hainosaurus* (Reptilia: Lacertilia) from North America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 25: 1564-1570.
- Nicholls EL, Meckert D, 2002. Marine reptiles from the Nanaimo Group (Upper Cretaceous) of Vancouver Island. *Canadian Journal of Earth Science*, 39: 1591-1603.
- Nicholls EL, Russell AP, 1990. Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: the vertebrate evidence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 79: 149-169.
- Novas FE, Fernández M, Gasparini Z, Lirio JM, Nuñez H, Puerta P, 2002. *Lakumasaurus antarcticus*, n. gen. et sp., a new mosasaur (Reptilia, Squamata) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Ameghiniana*, 39(2): 245-249.

- Ojeda Rivera J, 1973. Bosquejo geológico y depósitos minerales del área de San Miguel, Municipio de Ocampo, Coahuila. Consejo de Recursos Naturales no Renovables, México.
- Oppel M, 1811. Die Ordnungen, Familien, und Gattungen der Reptilien als Prodrum einer Naturgeschichte derselben. Joseph Lindauer, München, 87 pp.
- Palci A, Caldwell MW, Papazzoni CA, 2013. A New Genus and Subfamily of Mosasaurs from the Upper Cretaceous of Northern Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(3): 599-612.
- Páramo-Fonseca ME, 2000, *Yaguarasaurus columbianus* (Reptilia, Mosasauridae), a primitive mosasaur from the Turonian (upper cretaceous) of Colombia. *Historical Biology*, 14(1-2): 121-131.
- Páramo-Fonseca ME, 2014. *Eonatator coellensis* nov. sp. (squamata: mosasauridae), nueva especie del Cretacico Superior de Columbia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias naturales*, 37(145): 499-518.
- Persson PO, 1963. A revision of the classification of the Plesiosauria, with a synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group. *Lunds Universitets Arsskrift N. F. Serie 2*, 59(1): 1-57.
- Polcyn MJ, Bell GL, 2005. *Russellosaurus coheni* n. gen., n. sp., a 92 million-year-old mosasaur from Texas (USA), and the definition of the parafamily Russellosaurina. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3): 321-333.
- Polcyn MJ, Everhart MJ, 2008. Description and phylogenetic analysis of a new species of *Selmasaurus* (Mosasauridae: Plioplatecarpinae) from the Niobrara Chalk of western Kansas. *Proceedings of the Second Mosasaur Meeting, Fort Hays Studies, Special Issue*, 3: 13-28.
- Polcyn MJ, Tchernov E, Jacobs LL, 1999. The Cretaceous biogeography of the Eastern Mediterranean with a discription of a new basal mosasauroid from 'Ein Yabrud, Isreal. *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*: 259-290.
- Polcyn MJ, Tchernov E, Jacobs LL, 2003. *Haasiasaurus* gen. nov., a new generic name for the basal mosasauroid Haasia Polcyn et al., 1999. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2): 476.
- Reynoso VH, Cruz JA, 2014. Mesozoic Lepidosauromorph of Mexico: a Review and Discussion of Taxonomic assignments, p. 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.
- Russell DA, 1967. Systematics and morphology of American mosasaurs. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, Yale University*, 23: 1-241.
- Russell DA, 1975. A New Species of *Globidens* from South Dakota, and a Review of Globidentine Mosasaurs. *Fieldiana, Geology*, 33(12): 235-256.
- Schulp AS, Polcyn MJ, Mateus O, Jacobs LL, Morais ML, 2008. A new species of *Prognathodon* (Squamata, Mosasauridae) from the Maastrichtian of Angola, and the affinities of the mosasaur genus *Liodon*. *Proceedings of the Second Mosasaur Meeting, Fort Hays Studies, Special Issue number 3*: 1-12.
- Schulp AS, Bardet N, Bouya B, 2009. A new species of the durophagous mosasaur *Carinodens* (Squamata, Mosasauridae) and additional material of *Carinodens belgicus* from the Maastrichtian phosphates of Morocco. *Netherlands Journal of Geosciences-Geologie*, 88: 161-167.
- Servicio Geológico Mexicano (SGM), 2004, Carta Geológica Minera Poza Rica F14-12, escala 1:250,000: Pachuca, Hidalgo, México, 1 mapa.
- Servicio Geológico Mexicano (SGM), 2008a, Carta Geológica Minera Monclova G14-4, escala 1:250,000: Pachuca, Hidalgo, México, 1 mapa.
- Servicio Geológico Mexicano (SGM), 2008b, Carta Geológica Minera Río Bravo G14-8, escala 1:250,000: Pachuca, Hidalgo, México, 1 mapa.
- Servicio Geológico Mexicano (SGM), 2008c, Carta Geológica Minera Monterrey G14-7, escala 1:250,000: Pachuca, Hidalgo, México, 1 mapa.
- Servicio Geológico Mexicano (SGM), 2008d, Carta Geológica Minera Ciudad Acuña H14-7, escala 1:250,000: Pachuca, Hidalgo, México, 1 mapa.
- Smith AG, Smith DG, Funnell DM, 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge University Press, Cambridge, 99pp.
- Smith KT, 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.

- Smith K; Buchy MC, Ifrim C, Padilla Gutierrez J; Frey E; Stinnesbeck, W; González González A, 2014. The complete skeleton of a primitive mosasaurian from the Turonian of northeastern Mexico. Libro de resúmenes, Journal of Vertebrate Paleontology, 231.
- Stinnesbeck W, Ifrim C, Schmidt H, Rindfleisch A, Buchy M-C, Frey E, González-González AH, Vega FJ, Cavin L, Keller G, Smith KT, 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.
- Swinton WE, 1930. On fossil reptilia from Sokoto Province. Geological Survey of Nigeria, 13: 1-56.
- Tantawy AA, Keller G, Adatte T, Stinnesbeck W, Kassab A, Schulte P, 2001. Maastrichtian to Paleocene depositional environment of the Dakhla Formation, Western Desert, Egypt: sedimentology, mineralogy, and integrated micro-and macrofossil biostratigraphies. Cretaceous Research, 22: 795–827.
- Thévenin A, 1896. Mosasauriens de la Craie grise de Vaux-Éclusier près de Péronne (Somme). Bulletin de la Société géologique de France, 24: 900-914.
- Thurmond JT, 1969. New name for the mosasaur *Compressidens* Dollo, 1924. Journal of Paleontology, 43: 65-95.
- Vega-Vera FJ, Mitre-Salazar LM, Martínez-Hernández E, 1989. Contribución al conocimiento de la estratigrafía de Grupo Difunta (Cretácico Superior-Terciario en el noreste de México. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 8(2): 179-187.
- van Hinsbergen DJJ, de Groot LV, van Schaik SJ, Spakman W, Bijl PK, Sluijs A, Langereis CG, Brinkhuis H, 2015. A Paleolatitude Calculator for Paleoclimate Studies. PLoS ONE 10(6): 1-21, e0126946.
- Welles SP, Gregg DR, 1971. Late Cretaceous Marine Reptiles of New Zealand. Records of the Canterbury Museum, 9(1): 1-111.
- Wiffen J, 1980. *Moanasaurus*, a new genus of marine reptile (Family Mosasauridae) from the Late Cretaceous of North Island, New Zealand. New Zealand Journal of Geology and Geophysics, 23: 507-528.
- Williston SW, 1897. *Brachysaurus*, a new genus of mosasaur. Kansas Univeristy Quarterly, 6: 95-98.

- Willinston SW, 1898. Mosasaurs. The University Geological Survey of Kansas, 4: 83-221.
- Wiman CJ, 1920. Some reptiles from the Niobrara group in Kansas. Bulletin of the Geological Institute of Uppsala, 18: 9-18.
- Woodward AS, 1891. Note on a tooth of an extinct Alligator (*Bottosaurus belgicus*, sp. nov.) from the Lower Danian of Ciplu, Belgium. Geological Magazine, (3)8: 114-115.
- Wright KR, Shannon SW, 1988. *Selmasaurus russelli*, a new plioplatecarpinae mosasaur (Squamata, Mosasauridae) from Alabama. Journal of Vertebrate Paleontology, 8(1): 102-107.
- Zavaleta-Villarreal V, Montellano-Ballesteros M, 2013. *Prognathodon* (Mosasauridae) de la Formación Méndez, Nuevo León, México. Libro de resúmenes, VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología y XIII Congreso Nacional de Paleontología, p. 88.
- Zdansky O, 1935. The occurrence of mosasaurs in Egypt and Africa in general. Bulletin de l'Institut d'Égypte, 17: 83-94.