Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis de Grado

Los mosasaurios (Reptilia; Squamata) de la Formación López de Bertodano (Maastrictiano tardío, Cretácico tardío) de la Isla Marambio, Cuenca James Roos (Antártida)

González Ruiz, Pablo

2017

Este documento forma parte de las colecciones digitales de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en bibliotecadigital.exactas.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the digital collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in bibliotecadigital.exactas.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
González Ruiz, Pablo. (2017). Los mosasaurios (Reptilia; Squamata) de la Formación López de Bertodano (Maastrictiano tardío, Cretácico tardío) de la Isla Marambio, Cuenca James Roos (Antártida). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
https://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nPAL000040_GonzalezRuiz

Cita tipo Chicago:
González Ruiz, Pablo. "Los mosasaurios (Reptilia; Squamata) de la Formación López de Bertodano (Maastrictiano tardío, Cretácico tardío) de la Isla Marambio, Cuenca James Roos (Antártida)". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2017.
https://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nPAL000040_GonzalezRuiz

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: bibliotecadigital.exactas.uba.ar

Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Los mosasaurios (Reptilia; Squamata) de la Formación López de Bertodano (Maastrictiano tardío, Cretácico Tardío) de la Isla Marambio, Cuenca James Ross (Antártida).

Tesista: Sr. Pablo González Ruiz

Directores: Dr. Juan Martín Leardi

Dra. Marta Fernández

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Lugar de trabajo: División Paleontología Vertebrados,
Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata

Febrero 2017

Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Los mosasaurios (Reptilia; Squamata) de la Formación López de Bertodano (Maastrictiano tardío, Cretácico Tardío) de la Isla Marambio, Cuenca James Ross (Antártida).

Tesista:

Pablo González Ruiz

Directores:

Dr. Juan Martín Leardi Dra. Marta Fernández

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Lugar de trabajo: División Paleontología Vertebrados,

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Universidad Nacional de La Plata

Febrero 2017

Índice

Resumen……4

Agradecimientos……5

INTRODUCCIÓN……6

MATERIALES Y MÉTODOS……11

MARCO GEOLÓGICO……14

RESULTADOS……21

MLP 15-I-24-41……21

MLP 83-I-12-10/12……44

MLP 83-I-12-(1/9-13-33)……48

MLP 15-I-24-26……54

MLP 15-I-24-24……59

MLP16-I-25-12……62

MLP 14-I-20-22……66

MLP 98-I-10-1……69

DISCUSIÓN GENERAL……72

CONCLUSIONES……87

BIBLIOGRAFÍA……88

Resumen

Desde hace varios años en campañas en verano en la Antártida, en la isla Marambio, se han recuperado restos de mosasaurios de la Formación López de Bertodano. Algunos de estos restos han sido descriptos y asignados a taxones ya existentes con dudas y muchos se encuentran inéditos. En la presente contribución se describen cinco nuevos ejemplares y se proponen probables asignaciones taxonómicas a estos restos, como así también la redescripción y reasignación de ejemplares antes estudiados. Entre los nuevos restos se describe el ejemplar MLP 15-I-24-41, uno de los cráneos más completos para el Maastrichtiano de la Formación López de Bertodano y se evalúa su posición filogenética dentro de Mosasauridae, encontrándoselo muy cercanamente relacionado con *Mosasaurus hoffmanni*. Finalmente se establecen consideraciones acerca de la diversidad de mosasaurios para el Maastrichtiano tardío de la Antártida y la provincia weddeliana, como así también la relación de las mismas para el resto del mundo, recuperándose al menos cinco géneros diferentes de mosasaurios con base en caracteres del postcráneo. Esta diversidad es comparable a la existente en otros lugares del mundo para el Maastrichtiano tardío.

Agradecimientos

Agradezco a Marta Fernández y Juan Martín Leardi por su guía para la realización de esta tesis y toda su paciencia, como así también a todos los profesores de la Facultad de Ciencias y Exactas y Naturales de la UBA con los que he cursado estos años por impartir su conocimiento y darme las herramientas necesarias para la realización de esta tesis. Quisiera agradecer a la directora del Museo de la Plata la Dra. Silvia Ametrano por permitirme realizar este trabajo en las instalaciones del Museo y al Dr. Eduardo Tonni y al Dr. Marcelo Reguero por el acceso a estos materiales. Quisiera agradecer al cuerpo de técnicos del Museo de La Plata por la ayuda para la preparación del material, en particular a los Sres. Juan José Moly, Leonel Gustavo Acosta y Francisco Solari Orellana. A la Dra. Marianella Talevi por la colección de estos materiales en el terreno, como así también al equipo que la acompañara. Quisiera también agradecer a Andrea Concheyro, Yanina Herrera y Leonardo Salgado por aceptar ser jurados de esta tesina. Quisiera agradecer a la Sra. Irene Bader por brindar hospedaje durante la cursada del grado, mi familia por todo el apoyo que me han brindado y a mis compañeros de la facultad. Finalmente quisiera agradecer a Edgar Palacios por ser un profesor que ha servido como inspiración para seguir en el camino de la Paleontología.

INTRODUCCIÓN

Los mosasaurios fueron un grupo de escamados marinos cuyo registro más temprano corresponde al Cenomaniano (Cretácico Tardío) y su extinción está vinculada a los eventos relacionados con el límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg) (Polcyn *et al.* 2014). Su diversificación fue rápida y se han registrado en todos los continentes, con gran variedad de formas, mostrando especializaciones a la vida acuática muy variadas. La gran mayoría han sido consideradas formas oportunistas o predadoras generalistas, sin embargo, algunos géneros son reconocidos como formas especializadas a un tipo de alimentación tales como los globidensinos durófagos (Massare 1987) lo que sugiere una partición de nichos, al menos durante el Cretácico más tardío (Bardet *et al.* 2015).

Las adaptaciones más notorias a la vida acuática son la compresión lateral de la cola que en algunos casos está asociada al desarrollo de una estructura semilunar similar a la presente en otros animales marinos actuales (Lindgren *et al.* 2007, 2011, 2013), la reducción de los miembros con forma de aleta y la elongación de los cráneos. En el mismo sentido, la reestructuración microestructural de sus tejidos óseos, (*i.e.* cambios en la densidad ósea) también es claramente indicativa de modos de vida acuáticos (Houssaye 2013). Coincidentemente con la disparidad en la morfología dentaria, los diferentes patrones de densidades óseas de las costillas indicarían que algunos mosasaurios (*e.g. Clidastes*y *Tylosaurus*) habrían habitado aguas más profundas en tanto que otros (*e.g. Platecarpus*) habrían sido formas más costeras (Sheldon 1997).

La extinción de los mosasaurios es interpretada de dos formas diferentes, una de ellas sugiere una desaparición progresiva del grupo a lo largo del Cretácico Tardío que se vería representada con una disminución de la diversidad a lo largo de la secuencia estratigráfica

(Sullivan 1989; Hallam y Wignall 1997; Archibald *et al.* 2010). La otra hipótesis propone una extinción repentina asociada al evento Cretácico- Paleógeno, en la que el grupo mantiene una diversidad similar a lo largo de su historia (Ghallager 2012; Polcyn *et al.* 2014).

Las relaciones filogenéticas de los mosasaurios con los demás escamados son aún motivo de debate (Caldwell 1999; Lee *et al.* 1999; Rieppell y Zaher 2000, 2001; Caldwell y Dal Sasso 2004; Bell y Polcyn 2005; Haber y Polcyn 2005; Schulp *et al.* 2005; Caldwell y Palci 2007; Houssaye *et al.* 2008; Polcyn *et al.* 2014). Sin embargo, en la actualidad se los relaciona cercanamente con los Aigialosaurios, un grupo de reptiles escamados varanoideos que invadió el ambiente acúatico (Dutchak y Caldwell 2009), conformando un clado más inclusivo, el de los mosasauroideos (Bell y Polcyn 2005; Palci y Caldwell 2010). Conforme con una de las filogenias más consensuadas, dentro de los Mosasauridae se reconocen tres clados mayores (Fig. 1; Polcyn *et al.* 2014). El primer clado que se reconoce es el de los Halisaurinae como las formas más basales del grupo. A pesar de su posición basal en los árboles filogenéticos, sus representantes se encuentran distribuidos temporalmente desde el Coniaciano hasta el Maastrichtiano tardío, con el género *Halisaurus* como los últimos representantes del clado. Los otros dos clados son los más diversos entre los mosasaurios, corresponden a los Mosasaurinae y Russellosaurinae. Ambos clados tienen representantes desde el Turoniano y llegan hasta el Maastrichtiano más tardío.

Mosasaurinae a su vez se divide en dos linajes, los Plotosaurini con representantes desde el Campaniano tardío hasta el Maastrichtiano; y Globidensini con representantes desde el Campaniano temprano hasta el Maastrichtiano terminal (Polcyn *et al.* 2014). Sus últimos representantes se encuentran en los miembros de los géneros *Plotosaurus* (Frey *et al.* 2016), *Mosasaurus, Carinodens* y *Prognathodon.* Finalmente, el otro gran clado de mosasaurios es el de los Russellosaurinae. Este clado incluye dos sub clados, los Tylosaurinae cuyos representantes aparecen en el Turoniano tardío y se extinguen en el Maastrichtiano tardío (Polcyn *et al.* 2014;

Otero *et al.* 2016). El segundo subclado es el de los Plioplatecarpinae cuyos representantes aparecen en el Turoniano medio y se extinguen en el Maastrichtiano tardío (Polcyn *et al.* 2014). Los últimos representantes de los Russellosaurinae pertenecen a los géneros *Plioplatecarpus* (Polcyn *et al.* 2014) y *Kaikaifilu* (Otero *et al.* 2016).

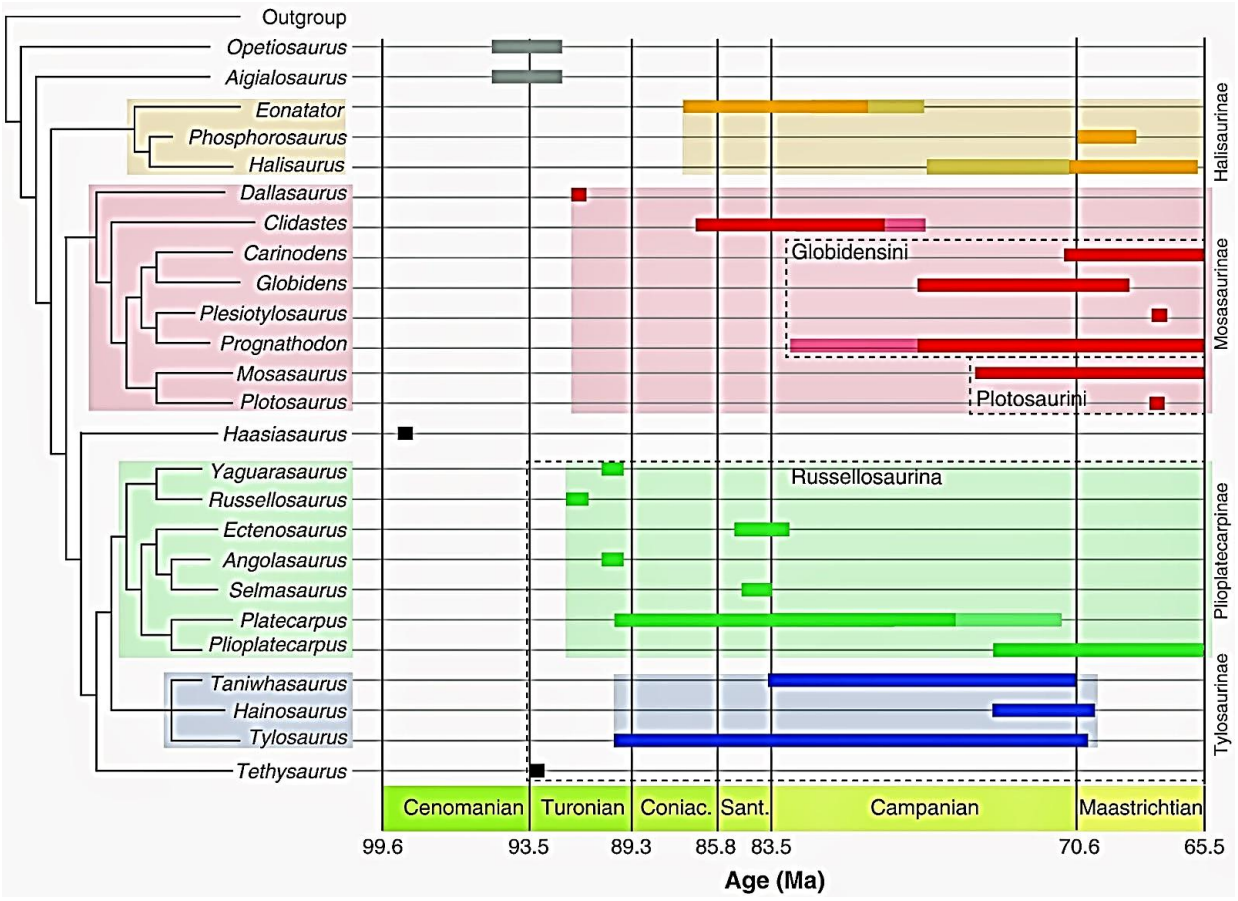

Figura 1. Cladograma de géneros de mosasaurios basado en Bell (1997), Polcyn y Bell (2005), Polcyn y Everhart (2008), y Polcyn *et al.* (2012). Subfamilias indicadas por cajas semitrasparentes, barras de color sólido indican rangos, barras semitransparentes indican dudas con respecto al rango o posibles linajes fantasma. Tomado de Polcyn *et al.* (2014).

La distribución geográfica del registro de los mosasaurios abarca a todos los continentes, incluida la Antártida. En el caso de los registros del Maastrichtiano tardío del hemisferio sur los más abundantes, hasta el presente, provienen de la Formación López de Bertodano (Rinaldi *et al.* 1978) cuyas sedimentitas afloran en la Isla Marambio (Antártida). Durante la última década, en particular en los últimos cuatro años, se han prospectado sistemáticamente rocas de la Formación López de Bertodano expuesta en la Isla Marambio. Estos niveles, además de estar muy bien expuestos, son de fácil acceso en la Isla Marambio (=Seymour) y resultan particularmente interesantes dado que han sido diferenciados originalmente en 10 unidades informales (KLBs) (Macellari 1988). Entre las Unidades KLB 9 y KLB 10 ha sido reconocido el límite Cretácico/Paleógeno con base en diversas evidencias (*e.g.* Zinsmeister y Macellari 1988; Elliot *et al.* 1994; Olivero 2012; Bowman *et al.* 2014). Desde 1980, y gracias a la acción del Instituto Antártico Argentino (IAA), se han realizado numerosas campañas de verano (CAVs) de prospección paleontológica, cuyo énfasis está puesto en la recuperación de vertebrados fósiles de la Formación López de Bertodano.

Los primeros registros de mosasaurios fueron dados a conocer por Gasparini y del Valle (1980, 1984) y fueron asignados como Mosasaurinae indet. Nuevos materiales han sido encontrados en sucesivas campañas (Fernández y Gasparini 2012). Sin embargo, gran parte de este material permanece aún sin describir ni preparar. Por lo tanto, la diversidad de los mosasaurios de la Antártida, y en particular para la Formación López de Bertodano, probablemente se encuentre subestimada. La mayor parte del material anteriormente mencionado se encuentra depositado en la colección de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata (MLP). Estos ejemplares corresponden principalmente a restos del esqueleto postcraneano axial, aunque piezas craneanas y apendiculares asociadas a algunos de estos especímenes han sido reportadas (Martin *et al.* 2002; Fernández y Gasparini 2012). Durante los

últimos cuatro años se está desarrollando una prospección intensa y sistematizada de las sedimentitas de la Formación López de Bertodano en la Isla Marambio y, a diferencia de otras prospecciones, se han registrado todos los restos de reptiles marinos representados por más de un elemento, sean estos diagnósticos o no a niveles taxonómicos bajos. De esta forma se puede tener una base más sólida para estimar la abundancia y/o diversidad relativa de los reptiles marinos de fines del Cretácico. A estos reportes se ha sumado recientemente el hallazgo de un ejemplar incompleto de un mosasaurio que fuese descripto como un nuevo género y especie de tylosaurino *Kaikaifilu hervei* (Otero *et al.* 2016).

Trabajos cómo los de Kriwet *et al.* (2006) y Olivero (2012) documentan cambios en faunas de peces y amonites asociados a eventos de enfriamiento en el hemisferio sur durante el Maastrichtiano tardío en la Antártida. Sin embargo, las faunas de mosasaurios parecen no haber sido afectadas de la misma forma por este fenómeno (Martin y Crame 2006). Por lo tanto, el estudio de los mosasaurios antárticos puede ser de ayuda en el entendimiento de este fenómeno climático de escala global, como así también contribuir al conocimiento de la paleobiología de los últimos representantes del grupo. En este contexto, y teniendo en cuenta para la comprensión de escenarios paleobiogeográficos y macroevolutivos es imprescindible contar como primer paso con el conocimiento más acabado posible de la taxonomía alfa y diversidad primaria del grupo en cuestión. En consecuencia, se plantean los siguientes objetivos para el presente trabajo de tesis:

1. Avanzar en el conocimiento de la diversidad primaria y abundancia relativa de los mosasaurios del Cretácico Tardío de Antártida a través de la descripción y el análisis morfológico en detalle de los ejemplares de mosasaurios depositados en el MLP (tanto de colecciones históricas como de los recuperados en las campañas de verano 2013-2015).

Hipótesis de trabajo: durante el Maastrichtiano tardío los mosasaurios más abundantes en el grupo de islas James Ross fueron los mosasaurios mosasaurinos.

2. Describir en detalle e identificar un ejemplar con restos de cráneo recuperado en las últimas campañas (MLP 15-I-24-41). Analizar su posición filogenética.

Hipótesis de trabajo: el ejemplar MLP 15-I-24-41 puede ser identificado a niveles taxonómicos bajos y corresponde a una especie del género *Mosasaurus*.

Abreviaturas

Abreviaturas institucionales

NHMM: Natuurhistorisch Museum Maastrich, Maastrich, Países bajos; MGUAN: Museo Geológico da Universidade Agostino Nieto, Luanda, Angola; MLP: Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, París, Francia; UNSM: Universidad Nacional San Martín, Tarapoto, Perú; YPM: Yale Peabody Museum, New Heaven, Connecticut, Estados Unidos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especímenes examinados: todos los ejemplares provienen de la Formación López de Bertodano expuesta en la Isla Marambio con excepción del espécimen MLP 98-I-10-1. Este ejemplar fue recuperado de las sedimentitas del miembro Sandwich Bluff de la Isla Vega y se incluye en este trabajo con fines comparativos.

Tabla 1. Ejemplares de restos fósiles a examinar

N° de material	Elementos óseos	Taxones representados
MLP 15-I-24-41	Prefrontal, palatino, frontal, postorbitofrontal, parietal, basiesfenoides, cóndilo articular del cuadrado, coronoides derecho, angular, esplenial, diente	*Mosasaurus* cf. *hoffmanni*
MLP 83-I-12-10/12	Axis, vértebras cervicales	cf. *Moanasaurus* sp.
MLP 83-I-12-1/9-13/33	Vértebras dorsales y caudales (pigales, intermedias, terminales)	cf. *Mosasaurus* sp.
MLP 15-I-24-26	Vértebra dorsal, vértebras caudales (pigales, intermedias)	cf. *Plioplatecarpus* sp.
MLP 15-I-24-24	Fragmentos craneanos, fragmentos vertebrales, cuatro vértebras caudales	Mosasaurinae
MLP 14-I-20-22	Vértebras dorsales, posible molde interno de cuadrado	Tylosaurinae
MLP 98-I-10-1	Maxila derecha, dientes	*Prognathodon (Liodon)*
MLP 16-1-25-12	Tibia, astrágalo y elemento tarsal	cf. *Mosasaurus* sp.

Métodos de análisis anatómico

Para la interpretación y descripción de las estructuras anatómicas se procedió a su medición con calibre, fotografiado y descripción en detalle. Para la identificación de los sectores de la columna vertebral (*i.e.* la delimitación de vértebras cervicales, dorsales y caudales) se utilizaron los criterios propuestos por Russell (1967). En particular, y siguiendo dicha propuesta, las series de vértebras caudales fueron divididas en tres regiones: pigal (vértebras sin arcos hemales), medio (vértebras con arcos hemales y procesos transversos), y terminales (vértebras sin procesos transversos).

En el caso de los centros vertebrales, para la cuantificación del grado de compresión dorso-ventral de las superficies articulares se utilizó la metodología propuesta por Caldwell y Bell (1995). Para los casos que correspondiera dichos índices fueron graficados usando Excel 2010.

$$\text{Índice de compresión} = (A/L) / (H/L)$$

Donde L la longitud máxima del centro vertebral, A es el ancho máximo de la superficie articular y H la altura máxima de la cara articular.

Análisis filogenético

Con el objetivo de analizar la posición filogenética del ejemplar MLP 15-I-24-41 en el contexto de los Mosasauridae se realizaron dos análisis filogenéticos basados en parsimonia (Farris 1983) a través de la utilización del programa TNT 1.5 (Goloboff y Catalano 2016). En el primer caso, MLP 15-I-24-41 fue incluido en la matriz de Bell y Polcyn (2005), que a su vez representa una modificación de Bell (1997). En el segundo caso, el ejemplar estudiado en esta tesis fue incluido en la matriz de datos de Jiménez-Huidobro y Caldwell (2016) basada a su vez de Palci *et al.* (2013) y otros (Bell 1997; Bell y Polcyn 2005; Caldwell y Palci 2007; Le Blanc *et al.* 2012).

Las matrices resultantes fueron de 42 terminales y 144 caracteres en el primer caso, y de 44 terminales y 131 en el segundo análisis. Se realizaron búsquedas heurísticas tradicional con 1000 réplicas para cada matriz y se calcularon soportes de Bremer (Bremer 1994) y Boostrap (Felsenstein 1985). Se usaron ambas matrices debido a que la matriz de Bell y Polcyn (2005) tiene un mayor muestreo de caracteres que en la segunda, mientras que la matriz de Jiménez-Huidobro y Caldwell (2016) representa una matriz más reciente. Sin embargo, es relevante destacar que el enfoque de esta última es el de las relaciones en Tylosaurinae.

Ilustraciones, Gráficos y Mapas

Las Ilustraciones fueron confeccionadas mediante fotografías que fueron tomadas con una cámara Canon power shot SX530 HS y editadas posteriormente con Corel Graphics Studio 8X. Los mapas mundiales fueron realizados en R (R Core Team 2016) usando el paquete "maps" (Becker *et al.* 2016) y "paleobioDB" (Varela *et al.* 2016).

MARCO GEOLÓGICO

La Cuenca James Ross es una cuenca de trasarco que se desarrolló desde el Jurásico hasta el Cenozoico en el margen oriental de la Península Antártica. El basamento de la Península es Paleozoico tardío a Triásico, donde posteriormente en el Jurásico se desarrolló un extenso arco magmático calcoalcalino con abundante volcanismo silíceo. Este volcanismo ha sido interpretado como la continuación al sur de la zona de subducción desarrollada en el margen austral de Sur América (Benedetto 2010). La cuenca James Ross se desarrolló en el margen oriental del arco magmático. El relleno sedimentario de la Cuenca comenzó en el Jurásico Tardío y continuó durante el Paleógeno (Elliot 1988). Durante el Cenozoico tardío se desarrolló volcanismo alcalino

basáltico en la Isla James Ross, como así también un levantamiento, por actividad tectónica relacionada a la apertura de la cuenca marginal del estrecho de Bransfield y al cese en el desarrollo de la cadena Antartica-Aluk (Elliot 1988). Estos eventos habrían favorecido el desarrollo de secuencias sedimentarias interdigitadas con coladas basálticas en la Cuenca James Ross, en las cercanías de la isla homónima.

La secuencia estratigráfica de la Cuenca James Ross se compone de cuatro unidades litoestratigráficas mayores, la Formación Nordenskjöld (Farquharson 1982), el Grupo Gustav (Ineson *et al.* 1986), el Grupo Marambio (Rinaldi *et al.* 1978) y el Grupo Isla Seymour (Elliot y Trautman 1982). La Formación Nordenskjöld es una secuencia pelítica y tobacea del Jurásico Tardío; el Grupo Gustav es una secuencia que se compone de pelitas, areniscas, conglomerados y tobas que se extiende desde el Cretácico Temprano hasta el Cretácico Tardío; el Grupo Marambio consiste de areniscas, pelitas, arcilitas y tobas poco consolidadas del Cretácico Tardío y Paleógeno temprano; y finalmente el Grupo Isla Seymour se compone de las rocas más jóvenes de la secuencia siendo areniscas y pelitas depositadas durante el Eoceno (Elliot 1988; Yvany *et al.* 2006).

El Grupo Marambio ha sido interpretado como secuencias que representan diversos ciclos sedimentarios que construyen una plataforma, que prograda hacia el interior del mar de Weddell por más de 100 km, en un lapso temporal que abarca desde el Santoniano hasta el Daniano (Olivero *et al.* 2008; Olivero 2012). Cuatro formaciones componen la secuencia sedimentaria del Grupo Marambio, la Formación Santa Marta compone la base de la misma, seguida por las Formaciones Snow Hill y López de Bertodano, para culminar con las sedimentitas de la Formación Sobral (Olivero 2012). Se han reconocido tres ciclos diferentes que promovieron el crecimiento de esta plataforma a lo largo del Cretácico y que han sido nombrados con referencia a la fauna de

amonoideos kossmaticerátidos más abundantes en cada ciclo (Olivero y Medina 2000). Estos ciclos son N (Santoniano-Campaniano temprano), NG (Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano) y MG (Maastrichtiano temprano-Daniano) (Olivero 2012). Este último ciclo (MG) corresponde a los depósitos de la Formación López de Bertodano que representa una transgresión en la que la línea de costa cambió su posición hacia el oeste desde una posición cercana al margen sur de la Isla Marambio, hasta una cercana a la Isla Vega (Olivero 2012). En la sección superior del Grupo Marambio, de edad daniana, se registra un evento regresivo que llevó la línea de costa hacia el este de la Isla Marambio y que define el evento MG como el evento que más contribuyó a la expansión de la plataforma (Olivero *et al.* 2008; Olivero 2012).

La Formación López de Bertodano se compone de rocas sedimentarias interpretadas como de un origen principalmente marino. Las sedimentitas de la Formación López de Bertodano fueron depositadas desde el Maastrichtiano temprano hasta el Daniano temprano (Olivero 2012), y afloran principalmente en las islas Marambio y Snow Hill, mientras que secciones más jóvenes afloran parcialmente en la Isla Vega (Olivero 2012). La Formación López de Bertodano fue originalmente descrita por Rinaldi *et al.* (1978) y posteriormente estudiada por Macellari (1988) en afloramientos de la Isla Marambio, si bien aflora también en el norte de la Isla Snow Hill y en el cabo Lamb, Isla Vega. Con una potencia promedio de 1000 metros, la formación se compone de pelitas y areniscas arcillosas muy finas con intercalaciones de horizontes calcáreos más duros (Macellari 1988). En los estratos superiores aparecen con más frecuencia glauconitas y horizontes volcaniclásticos (Macellari 1988). Uno de estos horizontes volcaniclásticos, muy distinguible por su granulometría de mayor tamaño, aflora en el cabo Lamb (Isla Vega), y es identificado como el Miembro Sandwich Bluff (Fig. 2; Marenssi *et al.* 2001; Olivero 2012).

La base de la Formación López de Bertodano está definida por una disconformidad asociada a una superficie erosiva muy marcada que corta cerca de 60-70 metros de la subyacente arenisca Haslum Crag (Olivero 2012). De igual forma, el techo de la Formación López de Bertodano se define también por una disconformidad asociada a una superficie erosiva muy marcada por el corte de los depósitos paleocenos de la Formación Sobral suprayacente (Olivero 2012). Originalmente, la arenisca Haslum Crag componía la sección inferior de la Formación López de Bertodano (Macellari 1988), pero estudios posteriores han reasignado estos depósitos como pertenecientes a la Formación Snow Hill (Olivero *et al.* 2008; Olivero 2012).

Macellari (1988) dividió la Formación López de Bertodano en 10 unidades informales (Klb 1-10) y reconoció dos agrupamientos informales para las mismas sobre la base de la abundancia de la macrofauna y el tipo predominante de la misma. De este modo, las unidades Klb 1-6, fueron agrupadas en las unidades de *Rotularia,* por la presencia conspicua de este anélido, como así también la baja y pobre preservación de otros restos macrofaunísticos. Macellari (1988) señala también la dominancia de faunas de foraminíferos aglutinados en las unidades Klb 1-6. Las restantes Klb 7-10 se agrupan como las unidades de moluscos por la abundante y diversa fauna de bivalvos, amonites y gastrópodos que estas unidades preservan, como así también ser las principales portadoras de restos de reptiles marinos (Macellari 1988; Olivero 2012). Desde la asignación original de Macellari (1988) la unidad Klb 1 y la sección inferior de Klb 2 han sido reasignadas a la Formación Snow Hill por Olivero *et al.* (2008).

Las unidades de *Rotularia* están dominadas por estratos lenticulares de pelitas y areniscas arcillosas muy finas con abundante estratificación heterolítica, laminación ondulítica entrecruzada con evidencia de reversión de paleoflujos y canales rellenos de sedimento con fósiles marinos, que sugieren condiciones influenciadas por mareas (Olivero *et al.* 2008; Olivero 2012). Estos estratos

gradan a pelitas glauconíticas y areniscas arcillosas finas en las unidades superiores (Klb 5 y 6) que registran, además, una abundancia mayor de moluscos (Olivero 2012). Estas unidades son interpretadas como depósitos estuarinos y marinos someros (Olivero 2012). Por otro lado, las unidades de moluscos (Klb 7-10) se caracterizan por estar compuestas por pelitas y areniscas arcillosas muy finas masivas que intercalan con areniscas finas glauconíticas y horizontes concrecionales (Olivero 2012). Desde un punto de vista paleontológico, las unidades de moluscos se destacan por su alto contenido fosilífero. Estas unidades se interpretan como depósitos transgresivos de plataforma seguidos por una tendencia regresiva en el tope de la secuencia (Macellari 1988; Olivero 2012). En la Isla Vega, los depósitos del Miembro Sandwich Bluff han sido interpretados como depósitos marinos cercanos a la costa y representarían equivalentes laterales de las secuencias superiores de la Isla Marambio (Olivero 2012). Adicionalmente, se ha reconocido el límite Cretácico/Paleógeno entre las unidades Klb 9 y 10 gracias a diferentes fuentes de evidencia (Zinsmeister y Macellari 1988; Elliot *et al.* 1994; Olivero 2012; Bowman *et al.* 2014).

Los restos de reptiles marinos son recuperados generalmente de las unidades superiores de la Formación López de Bertodano, en particular de la unidad Klb9 (Fig. 3; Martin *et al.* 2002; Martin 2006; Martin y Crame 2006; Fernández y Gasparini 2012). Esta unidad comprende estratos de pelitas arenosas con buena estratificación en la base y una estructura maciza en el techo con abundancia de concresiones en la sección superior (Macellari 1988). Además, la unidad Klb 9 es la sección con mayor contenido glauconítico y fosilífero, entre los que destacan abundantes restos de moluscos, como así también trazas de *Talassinoides* y *Planidiscus* (Macellari 1988). Dentro de los primeros es notable la dominancia de las comunidades de bivalvos suspensívoros epifaunales tales como *Pycnodonte,* que se asocia a ambientes de “off shore” y sustratos suaves (Macellari 1988).

La interpretación de la unidad Klb 9 como la unidad en la que la secuencia transgresiva de MG llegó a su clímax y la profundidad fue máxima en la secuencia estratigráfica está sustentada por la abundante presencia de depósitos glauconíticos y la presencia de faunas típicamente asociadas a “off shore” (Macellari 1988; Olivero 2012). La profundidad para la unidad Klb 9 ha sido estimada por Macellari (1988) como no superior a los 200 metros de profundidad con base en la macro y microfauna representada en la unidad.

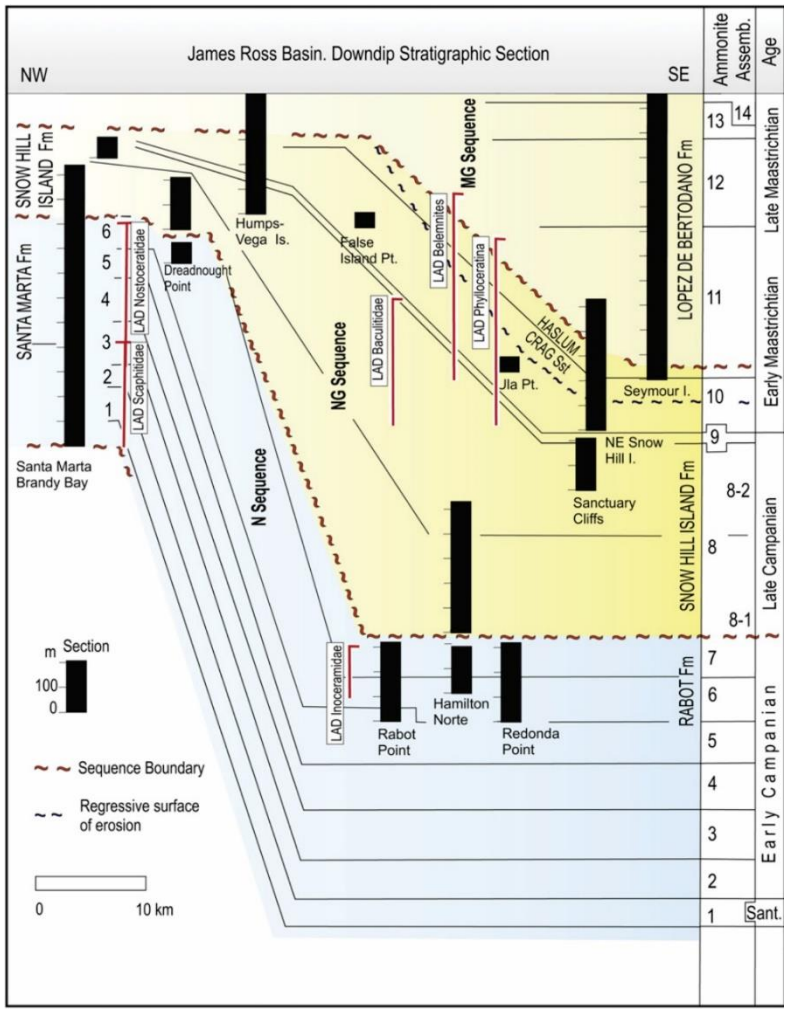

Figura 2. Correlación de afloramientos de sedimentitas del Grupo Marambio en el Grupo de islas James Ross. Notar la correlación entre la Isla Vega y Marambio (Seymour). Modificado de Olivero (2012).

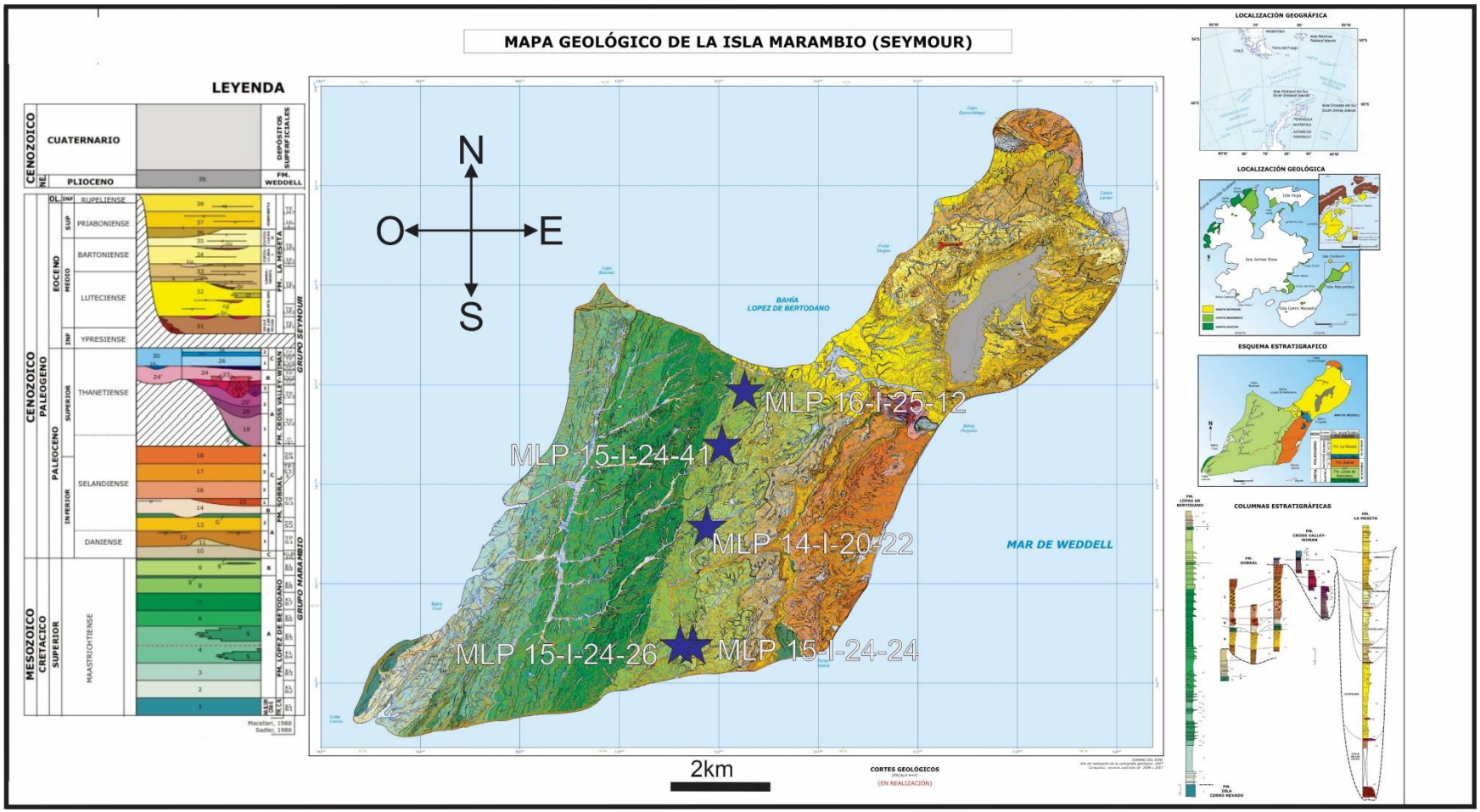

Figura 3. Mapa de la Isla Marambio con la localización geográfica de los ejemplares MLP 14-I-20-22, MLP 15-I-24-24, MLP 15-I-24-26, MLP 15-I-24-41 y MLP 16-I-25-12 marcados por una estrella azul. A la izquierda se presenta un perfil estratigráfico con las formaciones López de Bertodano y Sobral del Grupo Marambio y el Grupo Seymour a forma de leyenda del mapa. Modificado de Montes *et al.* (2007).

RESULTADOS

Sistemática Paleontológica

Reptilia Linnaeous 1758

Squamatta Oppel 1811

Mosasauridae Gervais 1852

Mosasaurinae Gervais 1852

Mosasaurus Conybeare 1822

Mosasaurus cf. *hoffmanni* Mantell 1829

Figuras 4- 12

Espécimen referido: (MLP 15-I-24-41), prefrontal, palatino, frontal, postorbitofrontal, parietal, cóndilo articular de cuadrado izquierdo, coronoides derecho, angular, esplenial.

Localidad y procedencia estratigráfica: S 64º 16' 16.7"; O 56º 44' 57.2"; Isla Marambio, grupo de islas James Ross, Península Antártica. Formación López de Bertodano, unidad informal Klb 9, Maastrichtiano tardío (Macellari 1988).

Descripción

Consideraciones generales: los elementos craneanos fueron hallados un mismo bloque. Asociados a este bloque se encontraron vértebras y dientes desarticulados (Fig. 4).

Luego de la preparación mecánica se pudieron aislar algunos de los elementos en tanto que otros aún permanecen incluidos en la matriz original.

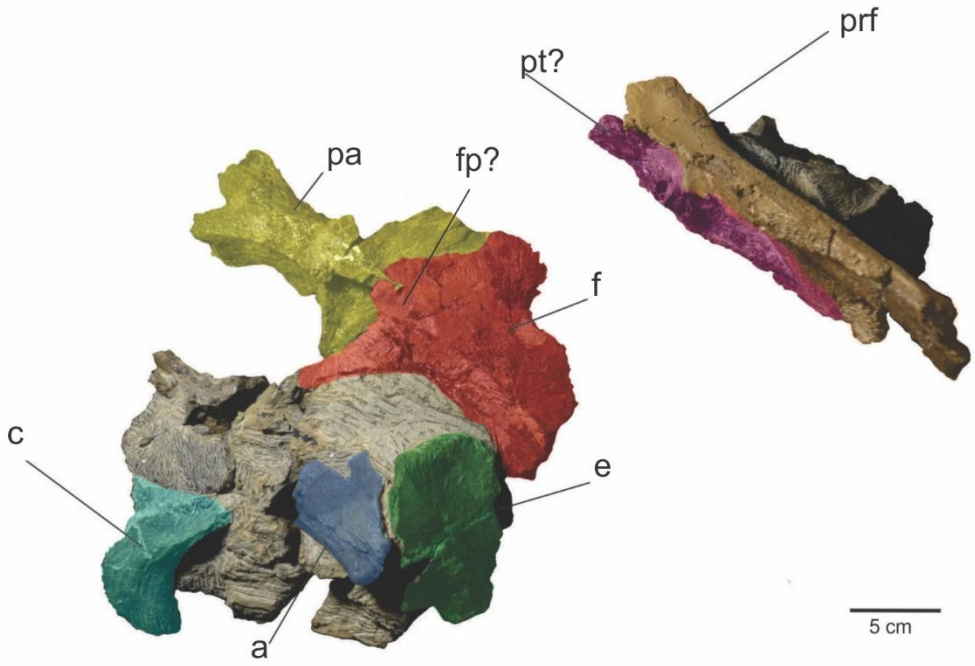

Figura 4. MLP 15-I-24-41. Posición relativa de los elementos en campo. **Referencias:** a: angular, c: coronoides, e: esplenial**,** f: frontal, fp: foramen pineal, pa: parietal, prf: prefrontal, pt: palatino.

Prefrontal

Se preserva únicamente el prefrontal izquierdo incompleto correspondiendo principalmente a la región posterodorsal de este elemento, tanto la cara medial como la externa se encuentran expuestas, aunque en ambos casos la región ventral se encuentra cubierta por matriz de roca (cara externa) o por la superposición de otro elemento asignado tentativamente como palatino (Fig. 4, Fig. 5C).

El prefrontal es un hueso de forma triangular que posteriormente forma el borde anterior de la órbita y anterodorsalmente la porción posterior de la narina externa. La superficie ventral y posterior del mismo se encuentra aún cubierta por sedimento y su porción anterodorsal no se ha preservado. Se preserva la base del proceso posterodorsal del prefrontal siendo esta robusta y con orientación paralela al plano longitudinal del hueso. En vista dorsal el proceso posterodorsal del prefrontal se curva formando una estructura cóncava hacia el exterior mientras que en el resto del hueso se mantiene prácticamente recto. Esto podría corresponder a la protrusión del proceso supraorbital que no se preserva en el ejemplar. Si esta interpretación es correcta esta característica no ha sido observada en otros ejemplares referidos a *Mosasaurus hoffmanni* (Street y Caldwell 2016).

La lámina lateral del prefrontal es cóncava medialmente y da un aspecto robusto al elemento, el estado de preservación y de preparación del hueso impide conocer su forma totalmente. Exteriormente es lisa. Interiormente se evidencia el cerramiento preorbital dérmico en la región posterior que se forma por una pared de hueso cóncava anteriormente que desciende desde el proceso supraorbital. En la región posterior se observa una perforación que, a diferencia de las rupturas por erosión, parece haberse ocasionado sobre el hueso antes de la diagénesis, y no se descarta que puedan corresponder a algún tipo de bioerosión. No se han podido visualizar las suturas de articulación con el palatino ni con la maxila por el estado actual de preparación.

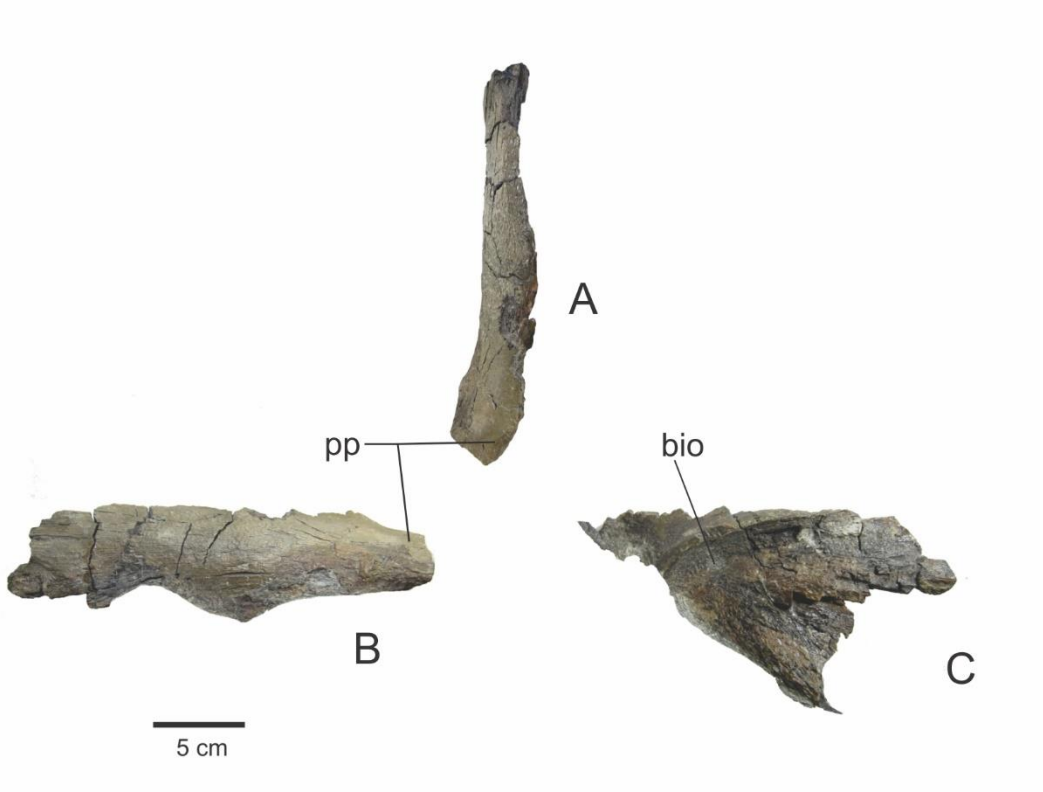

Figura 5.MLP 15-I-24-41 Prefrontal en vista dorsal (A), lateral externa (B), interna (C).
Referencias: bio: marca de bioerosión, pp: proceso posterior.

Palatino

Este elemento tiene la forma de una barra que se engrosa posteriormente (Fig. 6), pobremente preservada y parcialmente cubierta por sedimento, es tentativamente interpretada como la porción medial de la cavidad palatina. Otra posibilidad es que corresponda a parte del proceso vomeriano del palatino.

Figura 6.MLP 15-I-24-41 Palatino

Frontal

El frontal se preserva incompleto, su región anterior no se está preservada en su mayor parte, como así también los bordes laterales. El margen posterior derecho se preserva casi completo. Ventralmente se aprecia mejor la extensión lateral del frontal ya que dorsalmente se encuentra cubierto en su región izquierda por la matriz sedimentaria. Ventralmente la región izquierda se encuentra erosionada por lo que detalles superficiales sólo se aprecian en la sección derecha.

El frontal es una placa de hueso triangular plana. En la figura 7B se muestra la vista dorsal del frontal del MLP 15-I-24-41 del cual se han preservado aproximadamente sus dos tercios

posteriores incluyendo la sutura fronto-parietal. El frontal invade postero-medialmente parte del parietal formando dos proyecciones mediales, asimétricas, triangulares, con base robusta y terminadas aguzadamente que se orientan posteriormente. Sólo la proyección medial izquierda se encuentra preservada casi en su totalidad. Además, el frontal preserva parte de las alas laterales, donde el contacto con el parietal no es recto y parecen expandirse lateralmente de manera sutil y ser ligeramente redondeadas. Se desconoce la forma general de los bordes laterales del frontal, en el margen izquierdo no se encuentran preservados y en el margen derecho, aún en etapa de preparación, se desconoce si se preservan o si se encuentran incompletos.

Dorsalmente se observa parte de la cresta sagital bien desarrollada en la región más anterior del frontal. En ésta se puede apreciar que el frontal no está completamente fusionado, lo que indica que el ejemplar no ha alcanzado la madurez osteológica.

En su cara ventral el frontal está recorrido medialmente por el canal olfativo que se encuentra encausado entre dos crestas laterales poco desarrolladas, las crestas cranii (Fig. 7A). Posteriormente el parietal invade el frontal con un proceso medial formado por parte de la tabla pineal y las alas. Se evidencia parte de la sutura con el postorbitofrontal izquierdo, que ocupa gran parte del margen posterior del frontal y se encuentra en contacto con las alas del parietal. Otras suturas no son visibles en el estado actual de preparación del material.

Postorbitofrontal

Del postorbitofrontal sólo se preserva la superficie de articulación del proceso frontal siendo ésta plana, de forma cuadrangular y visible sólo en vista ventral. Se encuentra en contacto con el margen anterior del parietal.

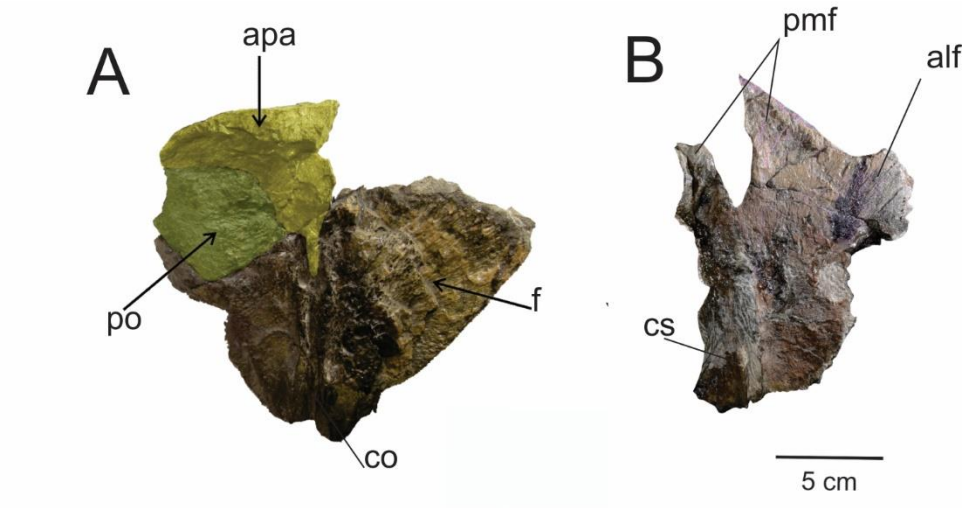

Figura 7. MLP 15-I-24-41 Frontal, postorbitofrontal y segmento anterior del parietal en vista ventral (A) y en vista dorsal (B). **Referencias**: alf: ala lateral del frontal, apa: ala parietal, co: canal olfatorio, cs: cresta sagital, f: frontal, pmf: proyección medial del frontal, po: postorbitofrontal.

Parietal

Del parietal se preserva la región anterodorsal principalmente. Dorsalmente la tabla parietal se reduce posteriormente desde la sutura con el frontal para luego volver a ensancharse y dar origen a las ramas suspensorias del parietal que no se encuentran preservadas (Fig.8). Este segundo ensanchamiento no es tan pronunciado como el de la región anterior. De las alas del parietal sólo se preserva parte del ala izquierda articulada con el frontal. Si bien no es posible delimitar los bordes del foramen pineal con claridad, por lo que su tamaño relativo no puede ser estimado, su ubicación tentativa se encuentra entre las proyecciones mediales del frontal que invaden el parietal. En la región posterior los bordes del parietal son paralelos hasta el punto de divergencia de las ramas suspensorias donde divergen.

Ventralmente el parietal es cóncavo. El ala izquierda se encuentra involucrada en la articulación con el postorbitofrontal y el frontal rodeando el borde posterior del frontal y el postorbitofrontal. El proceso medial que se proyecta desde el foramen pineal se encuentra

dañado en su sección más anterior. En la región anterior, las alas descendentes del parietal también se encuentran rotas pero las bases se preservan siendo robustas y de contorno elíptico con una orientación anterior y convergente hacia posterior con la otra ala sin llegar a unirse completamente. Estas alas rodean la eminencia triangular ventral que en este ejemplar se encuentra dañadas.

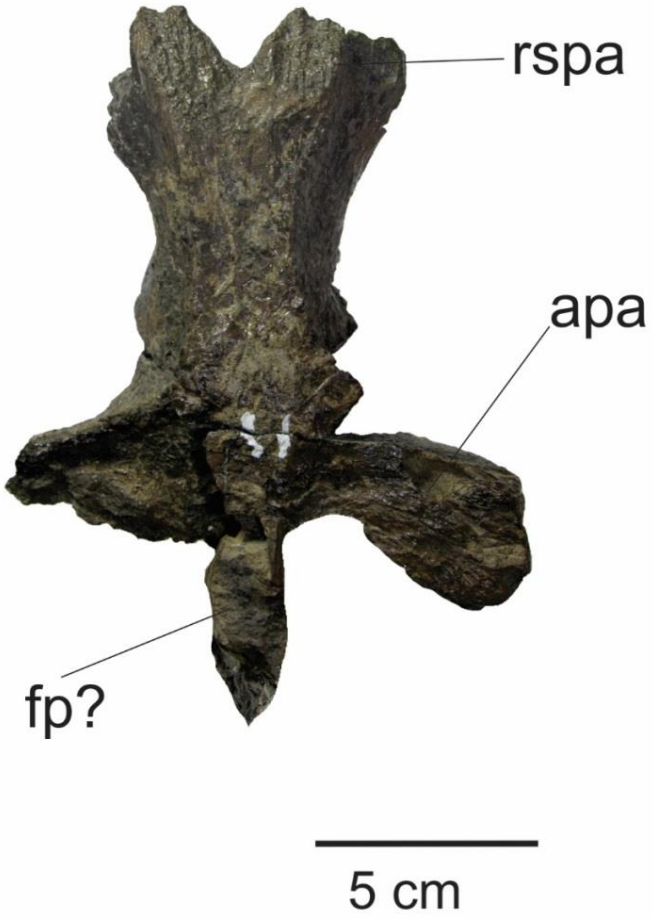

Figura 8. MLP 15-I-24-41. Parietal en vista dorsal**. Referencias:** apa: ala parietal, fp: foramen pineal, rspa: rama suspensoria parietal.

Cuadrado izquierdo

Del cuadrado se preserva el cóndilo articular y parte de la región ventral del ala timpánica (Fig. 9). Ventralmente el cóndilo es convexo y aproximadamente fusiforme. En vista lateral la parte del ala conserva el borde timpánico en su sección ventral por el cual corre un surco profundo y bien delimitado.

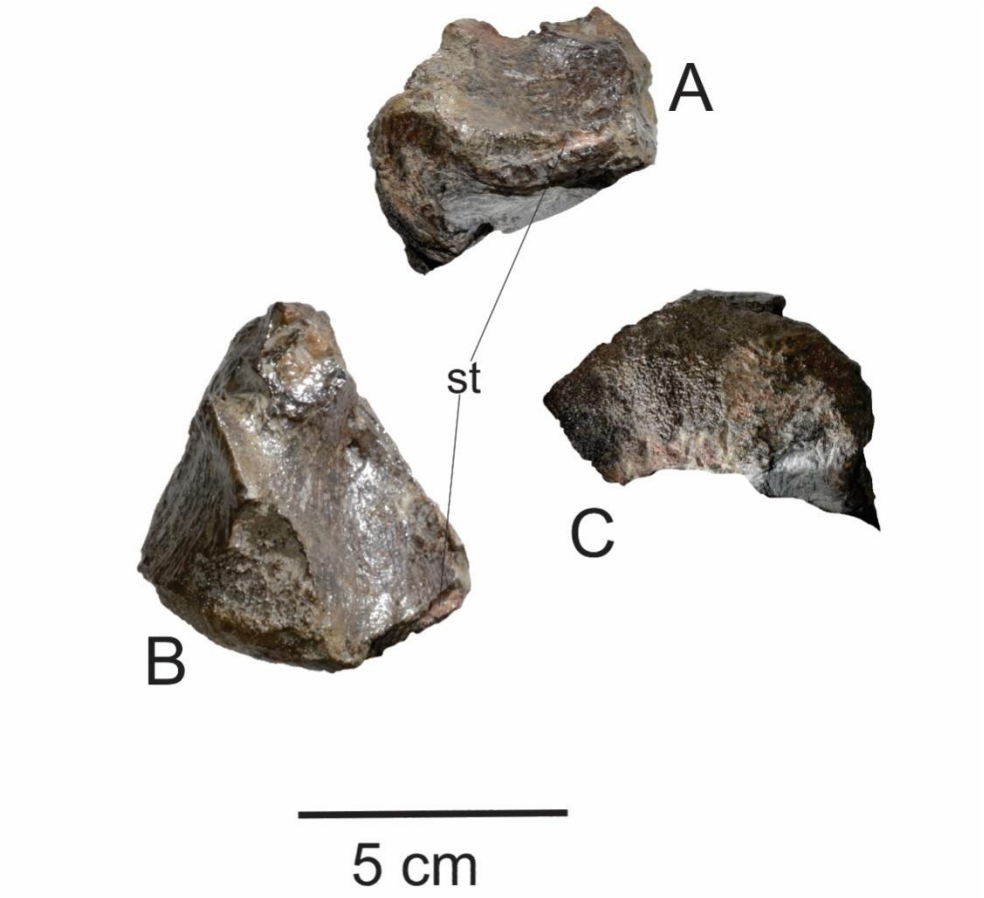

Figura 9. MLP 15-I-24-41 Cuadrado en vista lateral (B) y ventral (C). Detalle del surco timpánico (A). **Referencias**: st: surco timpánico

Basiesfenoides

Del basiesfenoides se preserva únicamente la región posterior derecha y un elemento fragmentario que correspondería a la región medial lateral derecha por la posición relativa del mismo (Fig. 10). De la región posterior además se preserva el lóbulo articular derecho en su porción más lateral.

Se preserva la superficie de articulación derecha con los procesos anteriores del basioccipital. El lóbulo articular es de forma flabeliforme con una ligera concavidad, la superficie está cubierta marginalmente por estriaciones que se hacen más extensas hacia la región ventral distal del elemento. Street y Caldwell (2016) proponen que dichas estriaciones podrían corresponder a puntos de anclaje de elementos cartilaginosos o corresponder a protuberancias para la articulación con el basioccipital.

Figura 10. MLP 15-I-24-41. Basiesfenoides derecho.

Coronoides

El MLP 15-I-24-41 preserva gran parte de la región dorsal del coronoides derecho (Fig. 11C). El proceso ascendente está incompleto en la región más dorsal sin embargo permite ver la forma cóncava hacia el margen dorsal, típica de este hueso. Este proceso es bastante robusto en su margen anterior. Medialmente el proceso es cortado bruscamente por un surco que sigue el contorno dorsal del coronoides y genera una fosa en el ala lateral del coronoides. Este proceso asciende en un ángulo de 123,92° aproximadamente con la horizontal. En sección proximal se logra ver que el coronoides tiene forma de silla de montar, en la que las alas lateral y medial rodean el punto de contacto con el surangular sobre el cuál articulan.

Angular

Se preserva la región antero-ventral del angular derecho incluida la superficie de articulación con el esplenial (Fig. 11A). Por el estado actual de preparación del material sólo es apreciable la cara medial del hueso y el cóndilo articular con el esplenial. El margen ventral es recto, mientras que el margen dorsal asciende posterodorsalmente con un ángulo cercano a los 40°. La articulación con el esplenial es convexa ventralmente formando un cóndilo, mientras que su borde dorsal presenta una muesca. La región posterior del angular no se encuentra preservada.

Esplenial

Se preserva una porción de la región media del esplenial expuesto en vista lateral (Fig. 11B). Un surco recorre longitudinalmente el esplenial cerca del borde ventral. Parte del ala lateral parece estar preservada, pero en el estado actual de preparación del material es complicado afirmar esto con seguridad.

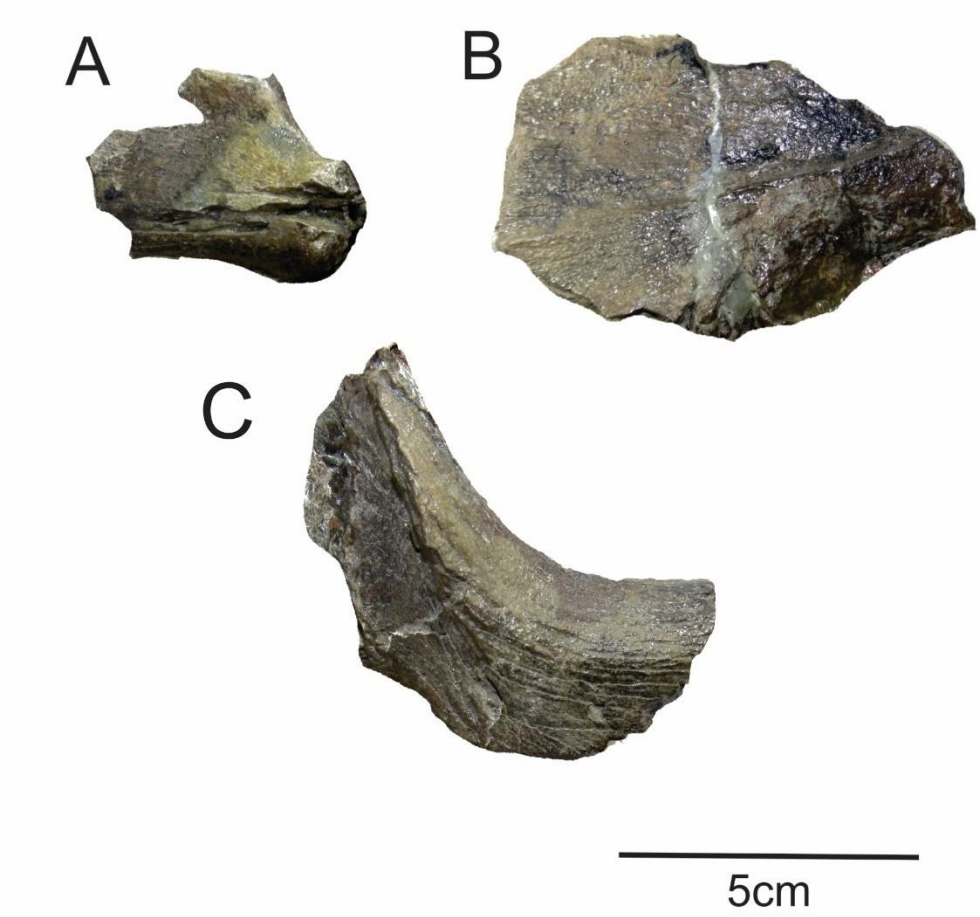

Figura 11.MLP 15-I-24-41. Angular (A), esplenial (B), coronoides (C).

Dentición marginal

Se recuperaron dos dientes asignados a dentición marginal. Uno de los dientes es cónico y curvo linguomesialmente, preservándose la corona casi completa, excepto por su porción más apical (Fig. 12B, C). La corona es bicarenada siendo la carena posterior mucho más marcada que la anterior, y sin ningún tipo de aserraciones sobre ambas carenas. El esmalte es recorrido por finas estriaciones y no se aprecia ningún desarrollo de facetas.

Del segundo diente se preserva únicamente la superficie labial, el diente es ligeramente curvo linguodistalmente. El esmalte presenta al menos tres facetaciones siendo liso y sin estriaciones como en los otros dientes colectados, lamentablemente ninguna de las carenas se ha preservado.

Dentición pterigoidea

Se recuperaron cinco dientes pequeños de aproximadamente 2 cm de longitud (Fig. 12D-M). La base presenta una forma circular en sección transversal a oval. La mayoría de los dientes son robustos y curvados distolingualmente desde la sección medial del diente, aunque algunos son más esbeltos y presentan un perfil más triangular. El esmalte presenta finas estriaciones que recorren toda la corona. La superficie labial es mucho más voluminosa que la lingual que llega a ser casi plana. Las carenas preservadas son lisas y sin serraciones.

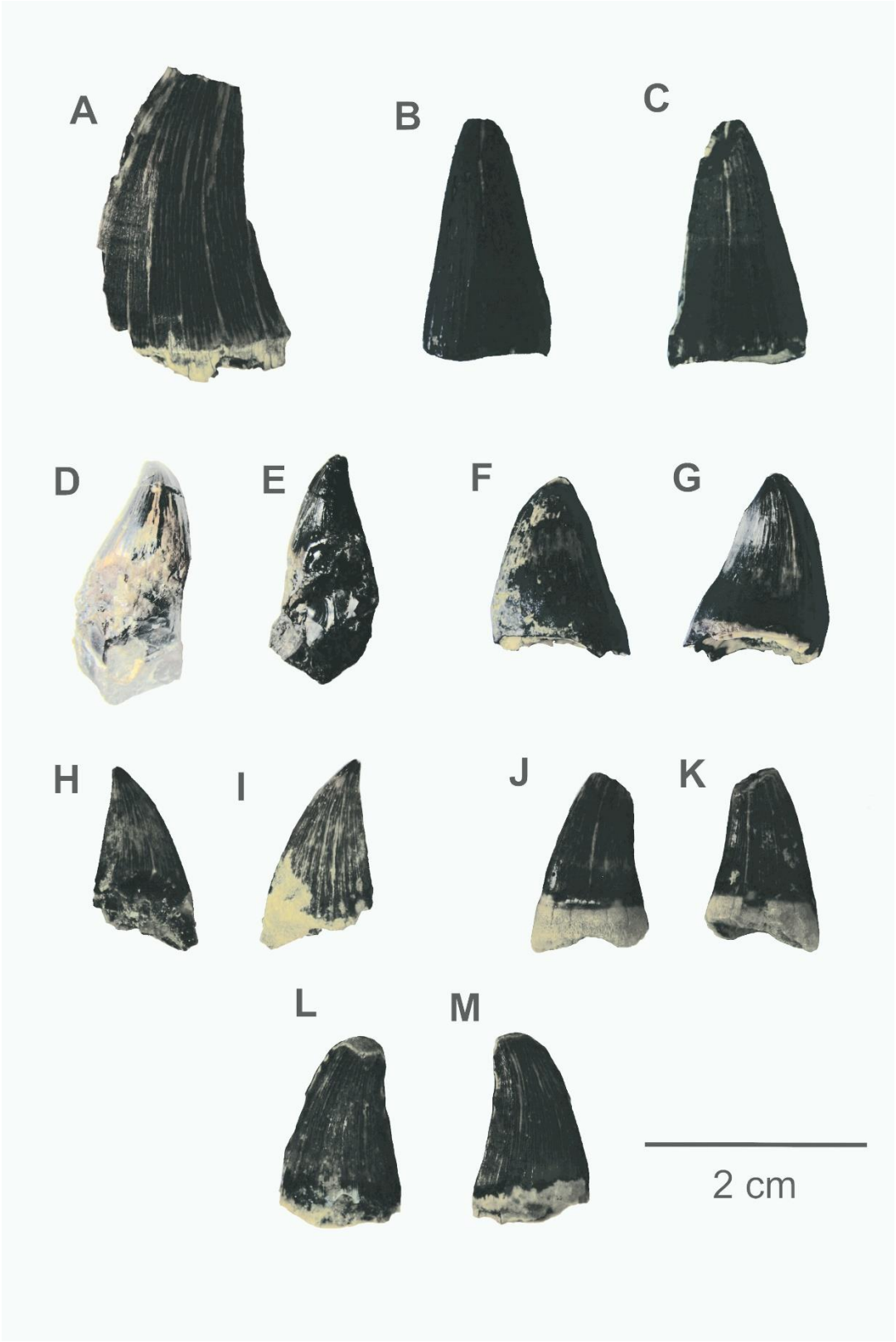

Figura 12. Dientes asociados a MLP 15-I-24-41. Dientes marginales (A, B, C) y pterigoideos (D-M) en vista labial (A, B, D, F, H, J, L) y lingual (C, E, G, I, K, M).

Análisis filogenético

Del análisis de la matriz de Bell y Polcyn (2005), se recuperaron seis árboles más parsimoniosos de 415 pasos, con índice de consistencia (CI) de 0,43 y un índice de retención (RI) de 0,76. En el consenso estricto de estos árboles (Fig. 13) MLP 15-I-24-41 se recupera como taxón hermano de *Mosasaurus hoffmanni* (bootstrap: 28%; Bremer: 1). En este análisis el género *Mosasaurus* se recupera como parafilético, ya que las dos especies de *Plotosaurus* incluidas en este análisis se recuperan anidadas dentro del género *Mosasaurus*. *Plotosaurus tuckeri* y *Plotosaurus bensoni* forman un clado monofilético que representa el grupo hermano de *Mosasaurus* indet., *M. hoffmanni* y MLP 15-I-24-41. Finalmente, *Mosasaurus missouriensis* y *Mosasaurus conodon* son recuperados como sucesivos taxones hermanos del clado formado por *Plotosaurus* + *Mosasaurus* indet, *M. hoffmanni* y MLP 15-I-24-41. Mosasaurinae y Rusellosaurinae se recuperan en una politomía, junto a YPM 40383 (taxón novum) y Halisaurinae.

La cresta dorsal medial del frontal baja y discreta (carácter 11, [1]) y el foramen pineal invadiendo el frontal (carácter 24, [2]) se recuperan como sinapomorfías que agrupan a *M. hoffmanni* y MLP 15-I-24-41. A su vez, este clado es posicionado grupo hermano de *Mosasaurus* indet. (UNSM 77040) en este análisis y dicha topología se encuentra soportada por dos sinapomorfías: el tamaño del borde timpánico grande, siendo casi tan grande como el cuadrado (carácter 57, [0]); y la cresta medial del cuadrado baja, con un domo inflado (carácter 58, [1]). El clado anteriormente descrito es recuperado como grupo hermano del género *Plotosaurus.* La monofilia del género *Plotosaurus* está bien soportada (bootstrap: 85%; Bremer: 2) recuperándose ocho sinapomorfías que diagnostican a este grupo: rostro predental muy corto y obtuso (carácter 2, [0]); presencia de una emarginación narial en el frontal (carácter 11, [1]); foramen parietal grande (carácter 23, [1]); 17 a 19 dientes maxilares (carácter 35, [1]); el ala recurvada de la maxila

no evita la participación del prefrontal en el borde dorsolateral de la narina externa (carácter 38, [1]); proyección anterior del dentario larga (carácter 70, [1]); últimas hipapófisis ocurren en las vértebras 9 a 10 (carácter 95, [1]); y zigoapófisis restringidas únicamente a la sección dorsal anterior (carácter 99, [1]). *Plotosaurus* y su clado hermano ([[*M. hoffmanni,* MLP 15-I-24-41] *Mosasaurus* indet.]) son agrupados por la forma del ala del cuadrado en la que el borde timpánico que presenta una mayor curvatura en su margen anterodorsal con respecto al resto del borde (carácter 53, [0]), la protuberancia angular del ala tímpanica está presente (carácter 54, [1]), y el ensanchamiento extremo de la escápula (carácter 114, [2]). La posición de *M. missouriensis* como grupo hermano del clado anteriormente mencionado se encuentra soportada por la forma de la sutura surangular-articular que es recta aproximadamente a lo largo de toda su extensión (carácter 80, [1]) y el proceso retroarticular del articular presenta una extrema inflexión de casi 90° (carácter 81, [1]). Este clado junto a *M. conodon* conforman el Plotosaurini (Russell 1967) que puede ser diagnosticado con base en las siguientes sinapomorfías: zigosfenos y zigantros sólo se encuentran en unas pocas vértebras (carácter 94, [1]); vértebras cervicales son tan largas o las más largas de la todas (carácter 104, [1]); ancho de la sección distal del húmero es ligeramente mayor que la longitud total del hueso (carácter 121, [3]); cóndilo del glenoides del húmero tiene forma de silla de montar, subtriangular en vista proximal y deprimido (carácter 123, [1]).

El grupo hermano de Plotosaurini es el de los Globidensini, esto es concordante con los resultados de Bell (1997) y Bell y Polcyn (2005). El género *Clidastes* no se recupera como monofilético sino como taxones basales y *Dallasaurus turneri* se recupera como el taxón más basal dentro de Mosasaurinae. Mosasaurinae, Halisaurinae, Russelosaurinae y los aiglialosauridos se recuperan como una politomia. Bell y Polcyn (2005) discutieron sobre la relación entre Mosasauridae y Aiglialosauridae, sus observaciones se mantienen en este estudio ya que no se

recupera a los Aiglialosauridae como monofiléticos y las relaciones entre estos grupos siguen siendo complejas.

En el análisis de la segunda matriz (Jiménez-Huidobro y Caldwell 2016) se recuperaron 52 árboles igual de parsimoniosos de 427 pasos con índice de consistencia (CI) de 0,37 e índice de retención (RI) de 0,72, en la Figura 14 se muestra el consenso estricto con valores de soporte de Bremer y bootstrap. En este análisis se recupera a MLP 15-I-24-41 como incluido en una politomia junto a *Mosasurus hoffmanni*, *M. missouriensis* y *M. conodon*, se recupera al género *Mosasaurus* como monofilético (bootstrap: 14%; Bremer: 1) y cómo grupo hermano de *Plotosaurus beninsoni.* El taxón *M. conodon* se encuentra representado en esta matriz por el holotipo, que es marcadamente incompleto (Cope 1881; Ikejiri y Lucas 2015). Considerando lo anteriormente mencionado, al evaluar las distintas topologías óptimas del género *Mosasaurus* se observa que *M. conodon* toma todas las distintas posiciones posibles dentro de este clado. Al ignorar las distintas posiciones alternativas de *M. conodon* en el consenso estricto siempre se recupera a MLP 15-I-24-41 como grupo hermano de *M. hoffmanni*. De este modo, la única sinapomorfía que sostiene el agrupamiento anteriormente mencionado es el foramen parietal invadiendo profundamente el frontal. Por otro lado, al ignorar las posiciones alternativas de *M. conodon*, *M. missouriensis* se recupera como el grupo hermano de *M. hoffmanni* + MLP 15-I-24-41.

La presencia de facetas en los dientes marginales (carácter 74, [1]) y las coronas de los dientes marginales posteriores cónicos y estrechándose en la base (carácter 76, [0]), se recuperan como las únicas sinapomorfías del género *Mosasaurus.* Plotosaurini (*Mosasaurus* + *Plotosaurus*) puede ser diagnosticado por la presencia de un proceso supraestapedial del cuadrado no fusionado con elementos ventrales del mismo (carácter 44, [0]), el cóndilo articular del cuadrado no tiene el borde anterior desviado dorsalmente (carácter 52, [0]), las vértebras cervicales son tan largas o las más largas que las de otras regiones (carácter 92, [1]) y las falanges tienen forma de

reloj de arena y de bloque (carácter 122, [1]). *Eremiasaurus heterodontus* se recupera como grupo hermano de Plotosaurini, siendo las sinapomorfías que soportan este clado un ala timpánica del cuadrado delgada (carácter 47, [0]), la presencia de un surco timpánico en el borde anterolateral del ala timpánica del cuadrado (carácter 50, [1]) y la sutura surangular-articular lateral es virtualmente recta a lo largo de todo su recorrido (carácter, 80, [1]).

No se recupera Globidensini como un grupo monofilético ya que todas las especies de *Prognathodon* excepto por *P. kianda* se encuentran en una politomia junto a *Plesiotylosaurus crassidens* y el clado de *Eremiasaurus heterodontus* junto a Plotosaurini. Este resultado es consistente con los hallados por Jiménez-Huidobro y Caldwell (2016) y Le Blanc *et al.* (2012), mientras que contrasta con los de Bell y Polcyn (2005) y Caldweld y Palci (2007). Las posibles razones de este resultado ya fueron discutidas extensamente por Le Blanc *et al.* (2012) y no serán abordadas en este estudio. Este clado se encuentra en una politomia junto a *Globidens alabamaensis* y *G. dakotensis*. *Prognathodon kianda* se recupera como grupo hermano de este clado. Se recupera al género *Clidastes* como monofilético (bootstrap: 69%) y como grupo hermano del clado anteriormente discutido. *Dallasaurus turneri* se recupera como el más basal de los mosasaurinos. Halisaurinae se recupera como grupo hermano de Mosasaurinae, un resultado consistente con Le Blanc *et al.* (2012), Palci *et al.* (2013) y Jiménez-Huidobro y Caldwell (2016). Russellosaurinae se recupera como grupo hermano de este clado. Tylosaurinae y Plioplatecarpinae se recuperan como grupos hermanos. Yaguarasaurinae y Tethysaurinae se recuperan como grupos hermanos. Estos dos clados a su vez son también hermanos y componen el clado Russellosaurinae, resultado consistente con los obtenidos por Palci *et al.* (2013) y Jiménez-Huidobro y Caldwell (2016).

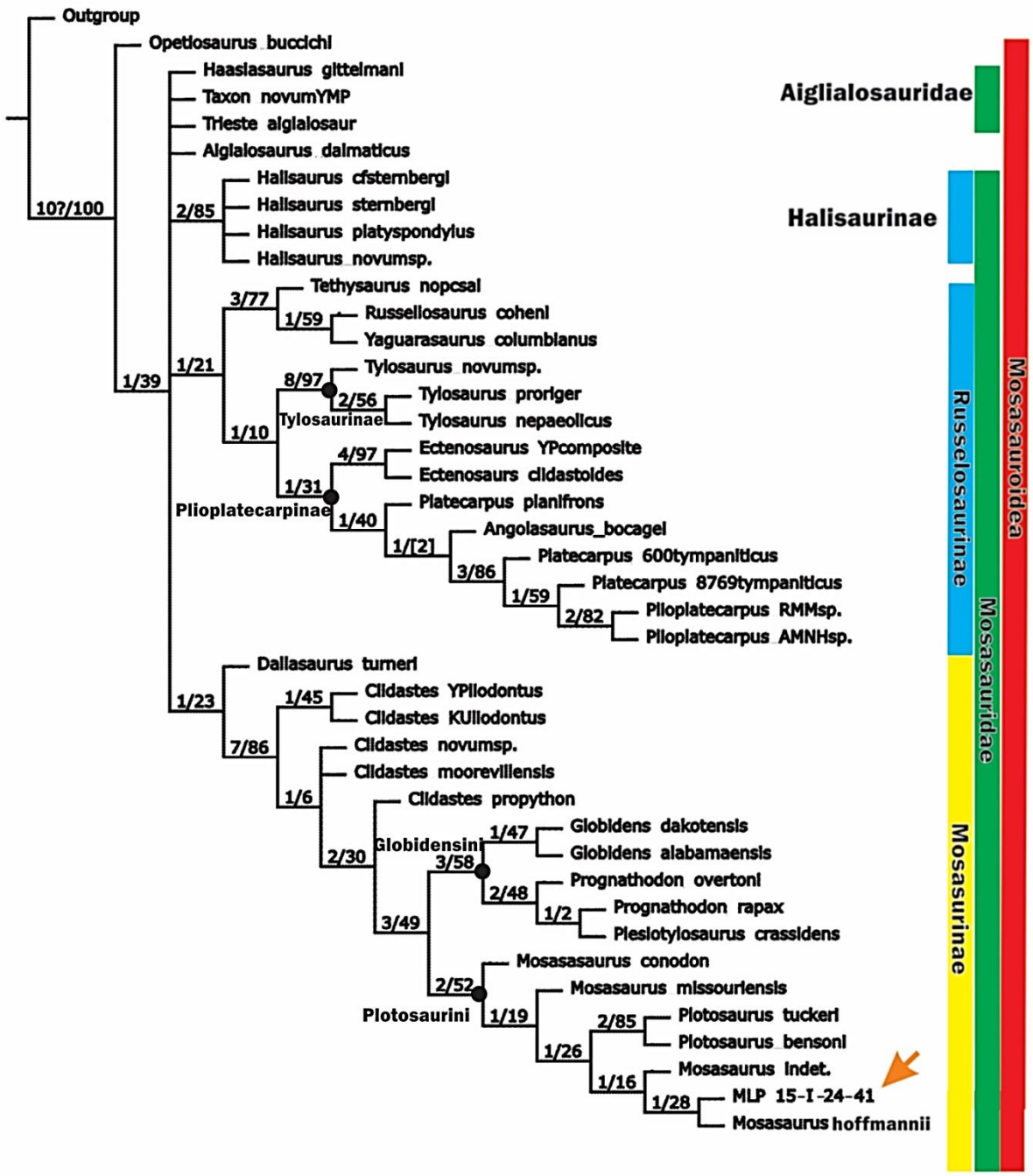

Figura 13. Cladograma obtenido del análisis de la matriz de Polcyn y Bell (2005) incluyendo a MLP 15-I-24-41. El primer número en la rama indica Bremer/Bootstrap. El ejemplar MLP 15-I-24-41 se identifica con una flecha de color naranja.

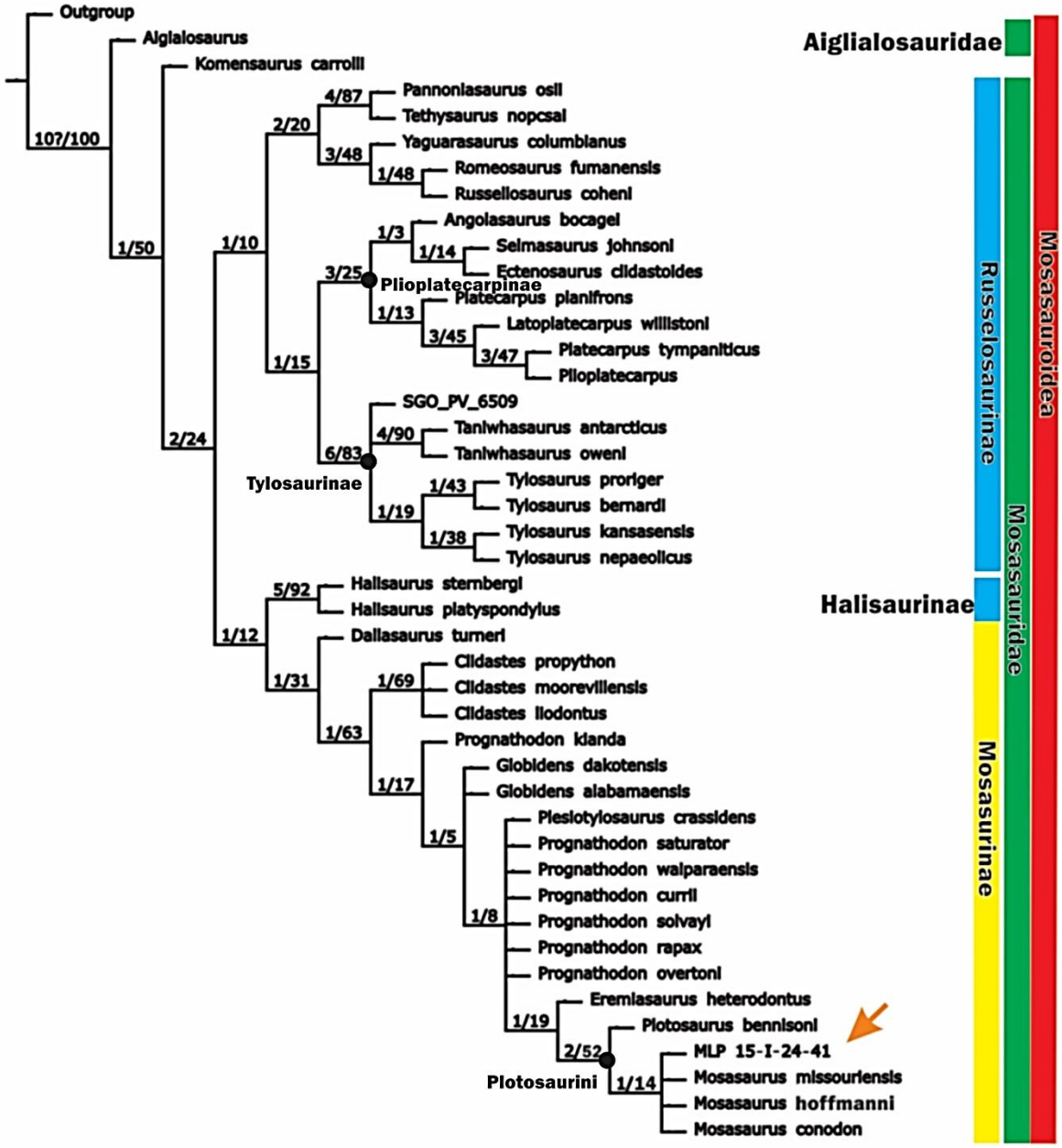

Figura 14. Cladograma obtenido del análisis de la matriz de Jiménez-Huidobro y Caldwell (2016) incluyendo a MLP 15-I-24-41. El primer número en la rama indica Bremer/Bootstrap. El ejemplar MLP 15-I-24-41 se identifica con una flecha de color naranja.

Discusión

Los restos del MLP 15-I-24-41 representan a uno de los cráneos de los que se conocen más elementos del Maastrichtiano de Antártida. En los elementos preservados se aprecian varias características que permiten su asignación como *Mosasaurus* cf. *hoffmanni*. *Mosasaurus hoffmanni* Mantell 1829, especie tipo de *Mosasaurus* Conybeare 1822, ha sido recientemente re-diagnosticada y re-descripta por Street y Caldwell (2016). Dicha contribución aporta datos muy significativos y permiten la comparación con el material que aquí se describe. Así, el patrón de la sutura fronto-parietal, caracterizada por el frontal que se proyecta a través de dos lenguas posteriores que rodean el foramen pineal y parte del parietal; la cresta medial del frontal; y la tabla parietal larga y comprimida permiten referir el MLP 15-I-24-41 a *Mosasaurus.*

La asignación del MLP 15-I-24-41 a *M.* cf. *hoffmanni* se sustenta principalmente en la presencia del surco timpánico que llega prácticamente al cóndilo articular, una condición que no es compartida por otras especies asignadas al género como *M. conodon* o *M. missouriensis* (Street y Caldwell 2016). La dentición presenta características similares a las de *Mosasaurus hoffmanni* y a las de *M. lemonneri* que no son compartidas con *M. conodon* debido a que en ésta última especie la dentición es lisa y no presenta ornamentaciones como estriaciones o facetaciones (Ikejiri y Lucas 2015). Mulder *et al.* (2004) propone la sinonimia de *M. lemonnieri* y *M. hoffmanni* y sugiere que los ejemplares referidos a ambos taxones podrían corresponder a diferentes estadios ontogenéticos ya que las características que los diferencian sólo son apreciables en casos “ideales” y la morfología de los cuadrados es prácticamente idéntica, Grigoriev (2014) apoya esta idea. De confirmarse la asignación del MLP 15-I-24-41 a *M. hoffmanni*, este sería el registro más austral e indicaría una distribución prácticamente cosmopolita de esta especie hacia fines del Cretácico (Fig. 32).

Análisis filogenético

La inclusión del MLP 15-I-24-41 en ambas matrices no modificó sustancialmente las relaciones entre los mosasauroideos, aunque en el caso del análisis realizado sobre la matriz de Bell y Polcyn (2005) se obtuvo una menor resolución entre los grandes grupos de mosasaurios. De este modo, en el análisis realizado sobre la matriz de Jiménez-Huidobro y Caldwell (2016) se encuentran resuelta las relaciones entre Russellosaurinae, Halisaurinae y Mosasaurinae, mientras que en la matriz de Bell y Polcyn (2005) dichas relaciones se recuperan como una politomia. Otras diferencias interesantes es la desaparición de los Globidensini como grupo monofilético en el segundo estudio y la falta de resolución para Mosasaurinae, esto se puede deber a la inclusión de varios taxones del género *Prognathodon* incluidos en la matriz por Le Blanc *et al.* (2012) cuyas repercusiones y razones se encuentran discutidos en aquella contribución. A pesar de estas diferencias se recupera siempre a MLP 15-I-24-41 como un taxón relacionado al género *Mosasaurus* y en el primer estudio se lo recupera como grupo hermano de *M. hoffmanni*. En ambos casos el soporte de Bootstrap es bajo (28% para el primer análisis y 14% para el segundo). Esto puede deberse a la gran cantidad de caracteres no registrados en MLP 15-I-24-41 (12,5 % de cobertura para la primera matriz y 16,03% para la segunda) por preservación o por no poder ser registrados actualmente. Con base en los resultados obtenidos en la presente tesis, MLP 15-I-24-41 puede ser asignado con seguridad al género *Mosasaurus*. En consenso de mayoría para el segundo análisis (Fig. 15) puede verse que en el 96% de los árboles MLP 15-I-24-41 se recupera como grupo hermano de *Mosasaurus hoffmanni*, lo que hace que en ambas matrices *M. hoffmanni* se recupere como grupo hermano de MLP 15-I-24-41. Estos resultados y las comparaciones anatómicas favorecen la asignación de MLP 15-I-24-41 a *Mosasaurus* cf. *hoffmanni*. Como resultado del análisis filogenético aquí presentado se recupera como autapomorfía de *M. hoffmanni* una concavidad alar poco profunda del cuadrado (carácter 48, [1]).

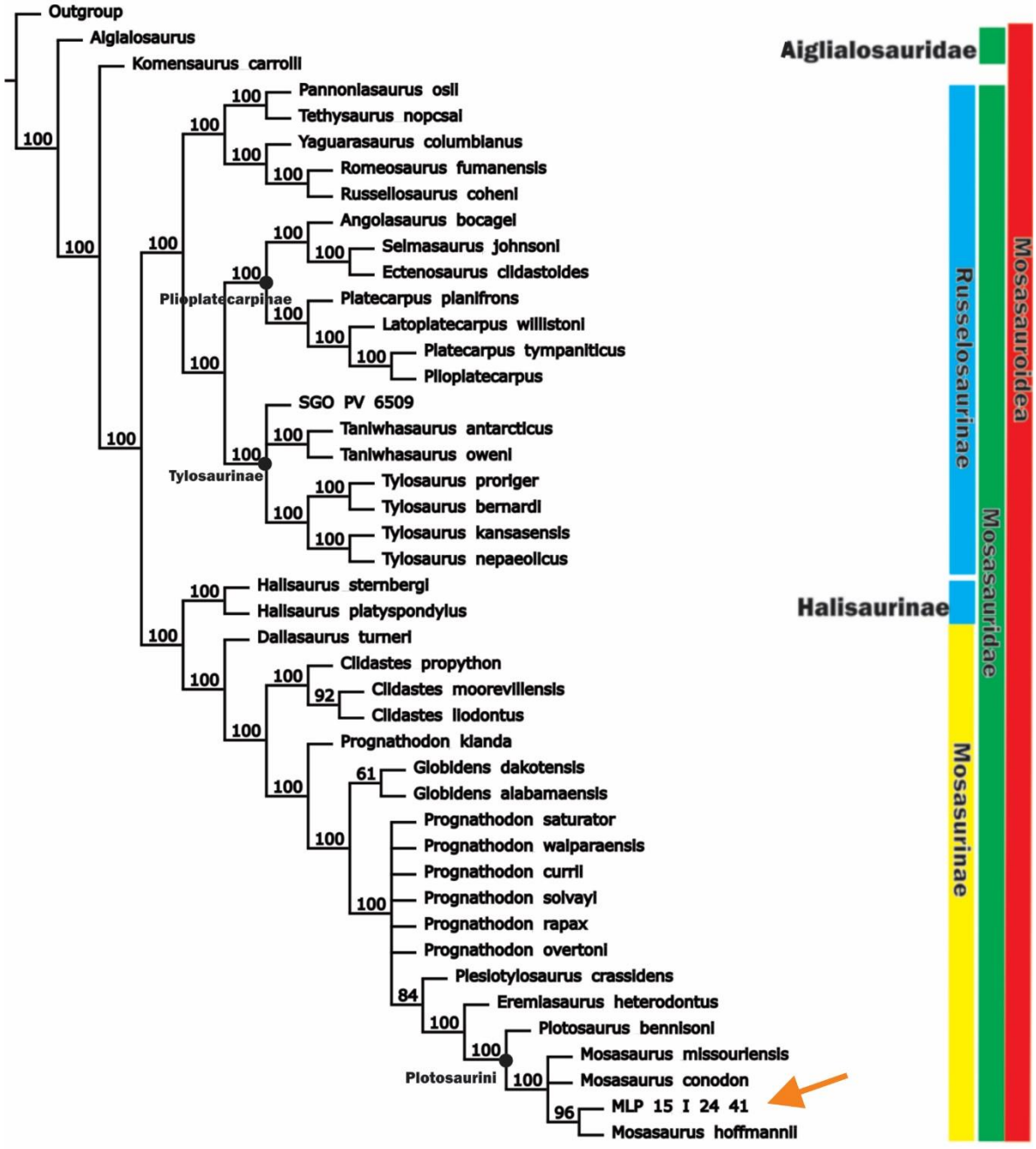

Figura 15. Árbol de consenso de mayoría usando la matriz de Jiménez- Huidobro y Caldwell (2016) incluyendo a MLP 15-I-24-41. El primer número en la rama indica Bremer/Bootstrap. El ejemplar MLP 15-I-24-41 se identifica con una flecha de color naranja.

Sistemática Paleontológica

Mosasauridae Gervais 1852

Mosasaurinae Gervais 1852

cf. *Moanasaurus* Wiffen 1980

Figura 16

Ejemplares referidos: MLP 83-1-12-10, axis; MLP 83-1-12-11,12 dos vértebras cervicales.

Localidad y procedencia estratigráfica: Isla Marambio, grupo de islas James Ross, Península Antártica. Formación López de Bertodano (Maastrichtiano superior).

Descripción

Axis

Vértebra robusta de tamaño moderado y no se aprecia una fusión aparente con el atlas (Fig. 16A-C). Presenta un pedúnculo ventral bien desarrollado con orientación ventroposterior, el ápice del pedúnculo está dañado y no se preserva. La faceta de articulación posterior del centro vertebral es ovalada y comprimida dorsoventralmente con un índice de compresión de 1,32.

Cervicales

Las dos vértebras cervicales se caracterizan por su compresión dorsoventral (Fig. 16D.F). Los centros vertebrales presentan pedúnculos ventrales para la articulación con las hipapófisis fuertemente desarrollados. La robustez de estos pedúnculos sugiere que estos centros

corresponden a la parte más anterior de la serie cervical. Las carillas articulares, el cotilo y el cóndilo, son comprimidas dorsoventralmente con un índice de compresión de 1,3 y 1,26. Las sinapófisis son robustas orientadas posteroventralmente, sin embargo, sólo se preserva la región más proximal de las mismas. En la vértebra MLP 83-I-12-10 se preserva una faceta articular para la hipapófisis en el pedúnculo, dichas hipapófisis se habrían orientado posteriormente.

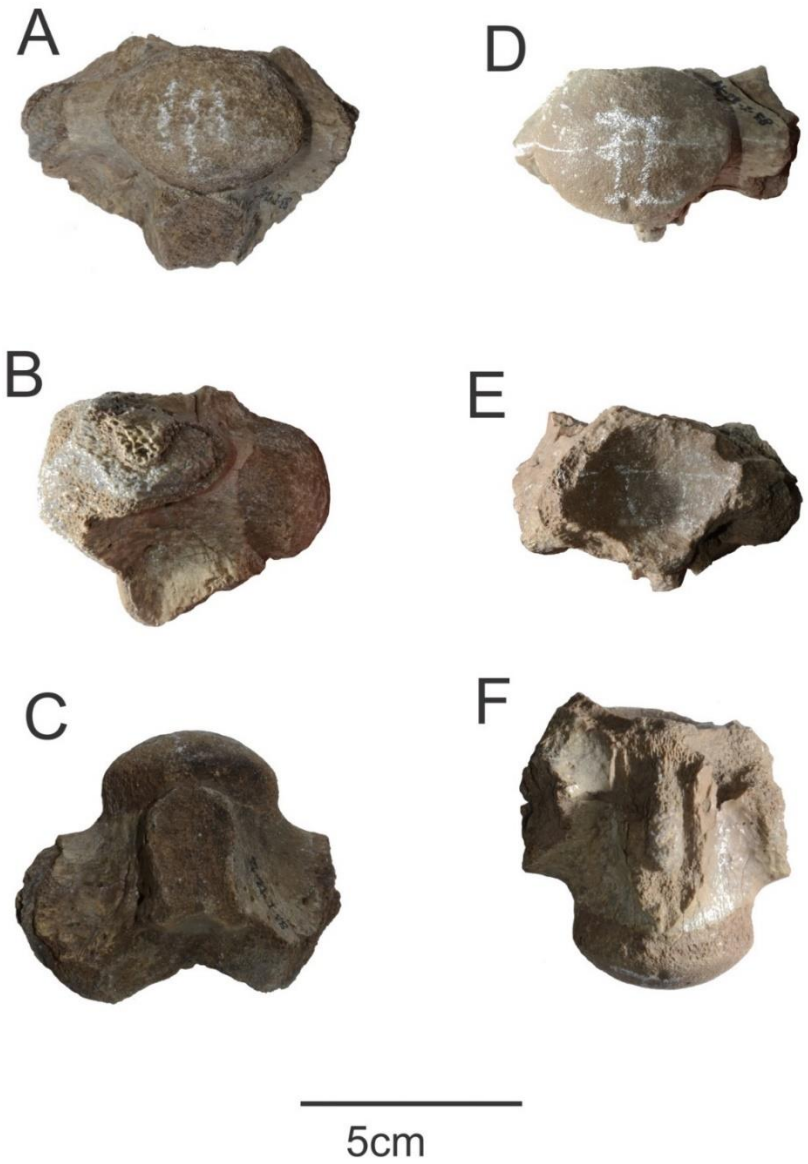

Figura 16.MLP 83-1-12-10 axis (A, B, C) en vista posterior (A), lateral (B) y ventral (C). MLP 83-1-12-11Vértebra cervical (D, E, F) en vista posterior (D), anterior (E) y ventral (F).

Discusión

Estás vértebras ya habían sido estudiadas por Martin *et al.* (2002), en este estudio se confiere la asignación efectuada por este trabajo. La compresión dorsoventral de las vértebras en un momento supuso la hipótesis de poder pertenecer a halisaurinos, sin embargo, las proporciones no son tan extremas como en las especies asignadas a dicho grupo y son más afines con las publicadas por Wiffen (1980) y reiteradas por Martin *et al.* (2002). Asimismo, la proyección lateral de las sinapófisis es compatible con *Moanasaurus* y difieren notoriamente de las de los halisaurinos. Aquí se propone la identificación del material como cf. *Moanasaurus* sobre la base de la morfología y proporciones vertebrales (Fig. 17). Las vértebras MLP 83-I-12-11, 12 corresponderían a las cervicales 2 y 3 respectivamente con base en la proporción de las mismas, sin embargo, la falta de caracteres diagnósticos impide asignar con certeza su ubicación dentro de la serie cervical.

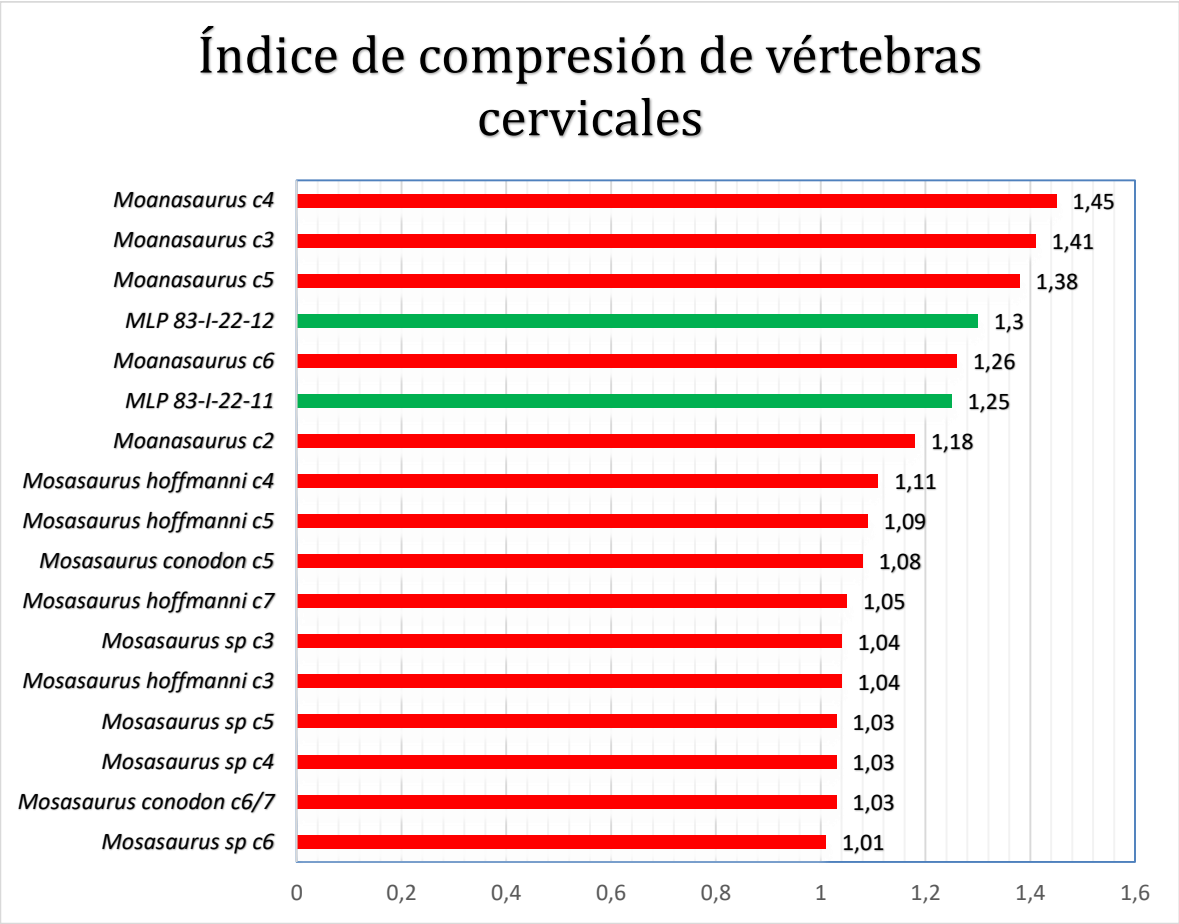

Figura 17. Comparación de índices para las vértebras cervicales de MLP 83-I-22-11/12 con los índices de *Moanasaurus mangahouangae* y varias especies de *Mosasaurus*, cN índica la ubicación en la serie cervical. Datos obtenidos de Wiffen (1980) y Caldwell y Bell (1995). Las barras de color verde indican las vértebras descriptas en este trabajo, las barras de color rojo son datos tomados de bibliografía.

Sistemática Paleontológica

†**Mosasauridae** Gervais 1852

Mosasaurinae Gervais 1852

cf. *Mosasaurus* Conybeare 1822

Figuras 18-19

Ejemplares referidos: MLP 83-I-12-1/9, MLP 83-I-12-13/33: cinco vértebras dorsales y 25 vértebras caudales.

Localidad y procedencia estratigráfica: Isla Marambio, grupo de islas James Ross, Península Antártica. Formación López de Bertodano.

Descripción

Vértebras dorsales

Presentan gran variación de tamaño con vertebras de menor tamaño en la zona anterior que aumentan de tamaño hacia la región posterior. No ha sido posible en la presente contribución conocer de forma exacta su posición con respecto al resto de la columna, tres de ellas podrían pertenecer a la región anterior de las dorsales con base en la posición relativa de los procesos transversos. Las superficies articulares presentan un contorno circular con diámetros que varían de 42 a 47 mm.

Las dorsales anteriores presentan procesos transversos robustos y largos que se proyectan dorsolateralmente desde la región anterodorsal del centro (Fig. 18A-C). Los procesos ocupan cerca del 70% de la altura total de la vértebra en vista anterior y el 63,18% en vista dorsal en promedio.

La vértebra identificada como la más anterior de la serie se caracteriza por la presencia de un pedúnculo desarrollado sobre su superficie ventral y podría corresponder a una de las primeras vértebras dorsales o últimas cervicales.

Las dorsales posteriores presentan procesos transversos más delgados y gráciles que las dorsales anteriores, dichos procesos ocupan cerca del 57% de la altura total en vista anterior y un 62% de la longitud total de la vértebra en vista dorsal.

Vértebras caudales

Entre las 25 vértebras caudales pueden reconocerse tres grupos diferentes de vértebras correspondientes a las pigales (14 vértebras, Fig. 18D-F), intermedias (seis vértebras, Fig. 18G-J) y dos vértebras terminales (Fig. 18K-M), las restantes tres vértebras, debido a su grado de preservación, no pueden ser ubicadas en una de estas secciones. No obstante, dos de ellas podrían corresponder a pigales con base en las proporciones generales de las mismas. En ninguna de las vértebras se preserva el arco neural. No obstante, en algunas se preserva parte de la base de los pedicelos del arco y, en las restantes, las cicatrices dejadas sobre la superficie ventral de los centros indican que los arcos hemales no estaban articulados sino fusionados a los centros.

Las vértebras correspondientes a la sección pigal se caracterizan por ser centros robustos que varían de formas casi pentagonales en la región proximal a formas triangulares en la región distal. Sus apófisis se proyectan desde el margen anteroventral del centro hacia la región posterior con un ángulo cercano a los 45° que se mantiene constante a lo largo de la serie. En algunas vértebras los procesos transversos se reducen y en algunos casos no se preservan.

Las vértebras caudales intermedias presentan centros cortos, en comparación al material antes descripto, y mantienen su forma triangular siendo más altos que anchos en una relación de 1,35. Por otro lado, las vértebras caudales terminales son similares en proporción y forma a las intermedias, pero carecen de las apófisis laterales si bien mantienen los arcos hemales.

El material que no fue asignado a ninguna de las secciones anteriores por falta de caracteres diagnósticos corresponde principalmente a centros vertebrales con muy bajo grado de preservación (Fig. 19).

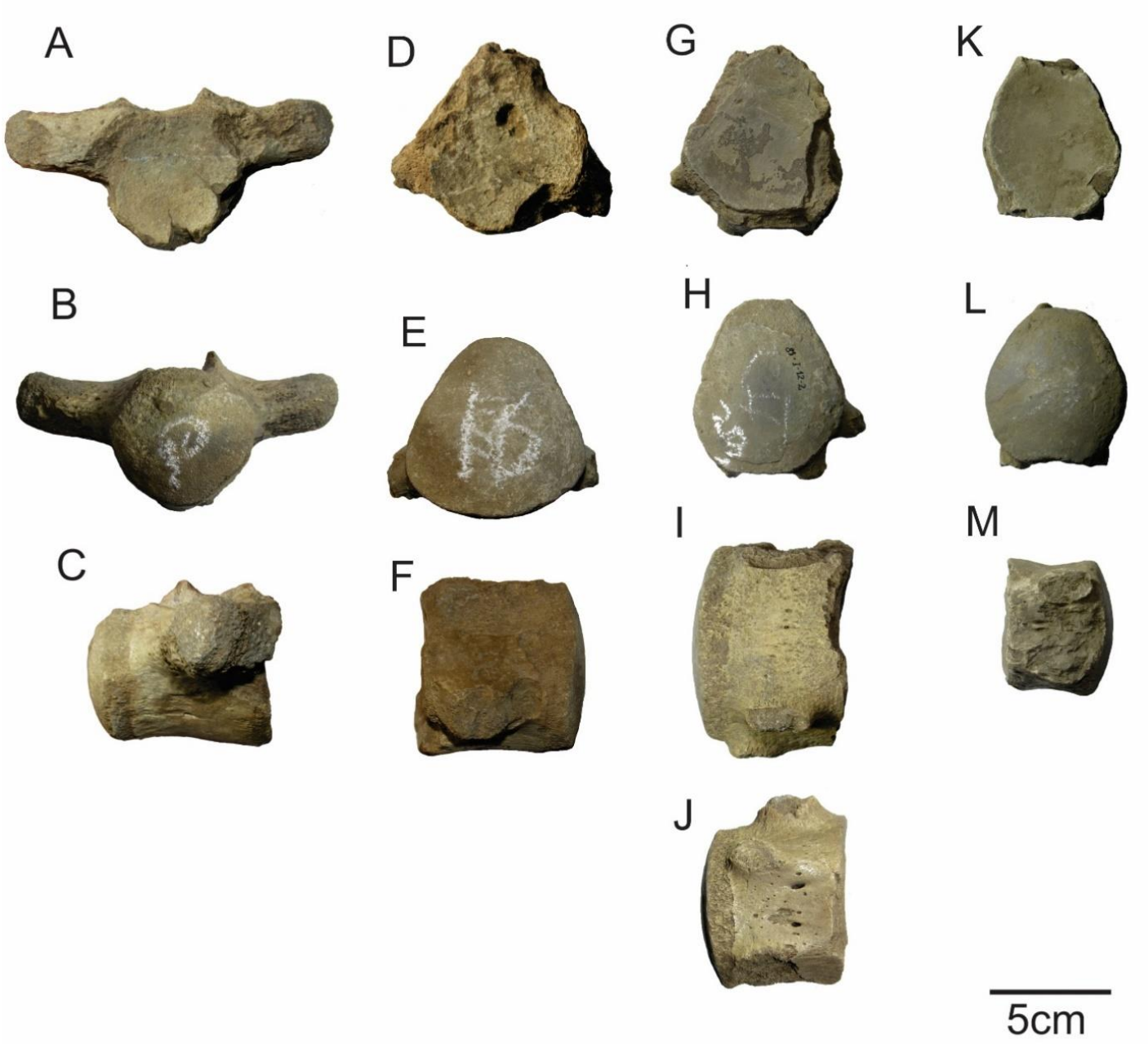

Figura 18. MLP 83-I-12-1/9, MLP 83-I-12-13/33 vértebras dorsales (A, B, C) y caudales (D-M). Dorsales (A-C) en vista anterior (A), posterior (B) y lateral (C). Caudal pigal (D-F) en vista anterior (D), posterior (E) y lateral (F). Caudal intermedia (G-J) en vista anterior (G), posterior (H), lateral (I) y ventral (J). Caudal terminal (K-M) en vista anterior (K), posterior (L) y ventral (M).

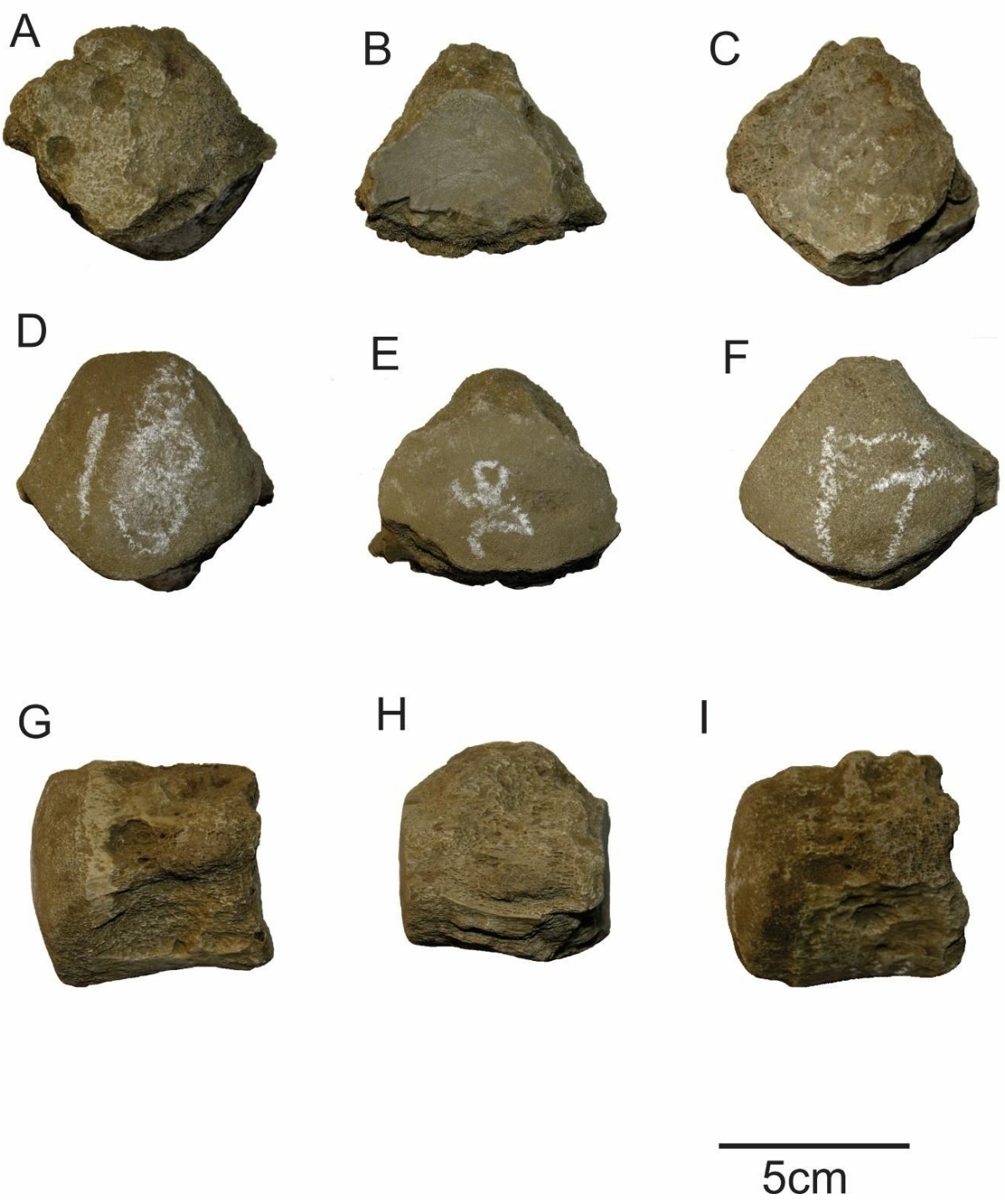

Figura 19. Vértebras no asignadas a ninguna de las regiones de las series vertebrales por su pobre estado de preservación, en vista anterior (A, B, C), posterior (D, E, F) y lateral (G, H, I).

Discusión

Estos fragmentos vertebrales han sido referidos por Martin *et al.* (2002) y posteriormente por Fernández y Gasparini (2012) como Mosasaurinae indeterminados. La presencia de arcos hemales permite referir estos materiales a Mosasaurinae descartando afinidades con tylosaurinos y plioplatecarpinos. No obstante, la descripción y el análisis comparado de los mismos permiten identificarlos en niveles taxonómicos menos inclusivos. Así, en la presente contribución se propone su determinación, dentro de los mosasaurinae, como cf. *Mosasaurus*. Esta asignación se basa en la forma circular del cóndilo, con una escotadura dorsal sobre los centros vertebrales, y en la relación entre la longitud de las dorsales con respecto a la altura y al ancho de la vértebra.

Las vértebras tratadas en esta sección han sido incluidas dentro del mismo lote que las vértebras descriptas anteriormente cf. *Moanasaurus*. No obstante, existen evidencias suficientes en lo relativo a la morfología y a las proporciones de las vértebras MLP 83-1-12-1/9 y MLP 83-1-12-13/33 que las diferencian claramente de aquellas de *Moanasaurus* Wiffen 1980. En primer lugar, las vértebras tienden a ser proporcionalmente menos elongadas que las asignadas a *Moanasaurus*, ventralmente las vértebras dorsales de dicho género se encuentran comprimidas dándoles un perfil lateral con forma de reloj de arena que estas vértebras no comparten. De modo semejante las vértebras MLP 83-1-12-1/9 y 13/33 difieren de *Prognathodon.* Las vértebras de *Prognathodon* tienden a tener un cotilo articular posterior con forma de corazón y en perfil lateral también presentan la forma de reloj de arena similar a las de *Moanasaurus,* si bien es más suave que en el segundo género (Grigoriev 2013). En contraste *Mosasaurus* tiende a tener un margen ventral más liso para las vértebras dorsales, lo que es concordante con estos especímenes, como así también centros vertebrales con cotilos articulares circulares (Street y Caldwell 2016).

Sistemática Paleontológica

†**Mosasauridae** Gervais 1852

Russellosauria Bell y Polcyn 2005

Plioplatecarpinae (Dollo 1884) Williston 1897

cf. *Plioplatecarpus*

Figura 20

Espécimen referido: MLP 15-I-24-26-1/22: una vértebra dorsal, 21 vértebras caudales, 18 pigales y tres intermedias.

Localidad y procedencia estratigráfica: coordenadas: S 64° 18’ 23,9’’; O 56° 45’ 38,7’’; Isla Marambio, grupo de islas James Ross, Península Antártica. Formación López de Bertodano, unidad informal Klb 9, Maastrichtiano tardío (Macellari 1988).

Descripción

Consideraciones adicionales

Un dato interesante desde el punto de vista tafonómico es que la sección izquierda de la mayoría de las vértebras se encuentra mejor preservada que la derecha, esto es particularmente notorio en los procesos transversos dónde las secciones más completas se corresponden al lado izquierdo.

Vértebras dorsales

La vértebra MLP 15-I-24-26-22 y un fragmento de centro con la espina neural y el proceso transverso izquierdo (Fig. 20D). Se preserva el centro vertebral casi completo, los procesos laterales y parte de la espina neural (Fig. 20A-C). El cóndilo articular es levemente comprimido

dorsoventralmente y tiene textura rugosa, que sugiere la presencia de un capuchón cartilaginoso extenso cubriendo el cóndilo. La faceta articular anterior es profunda y la compresión dorsoventral vista en el cóndilo articular es menos marcada. Los procesos laterales ocupan en su base aproximadamente un 54% del largo total del centro y un 35% de la altura total del centro, y se proyectan desde el margen antero-dorsal del centro vertebral con una dirección dorsal. En vista dorsal los procesos son asimétricos, el margen anterior se proyecta posteriormente con un ángulo cercano a los 55° mientras el posterior se mantiene perpendicular al eje sagital del centro vertebral. El segmento distal del proceso es rectangular en vista lateral y presenta una reducción cercana al 55% con respecto a la base en vista dorsal, lateralmente no se ve una reducción apreciable con respecto a la base.

La espina neural se proyecta dorsalmente desde el margen anterior con una ligera inclinación posterior. El canal neural es comprimido dorsoventralmente siendo aproximadamente dos veces más ancho que alto.

Vértebras caudales

Pigales

Representan el mayor número de vértebras del espécimen (MLP 15-I-24-26-1/18). Son vértebras de tamaño mediano cuyos centros muestran una variación de formas subcirculares o subelípticas a formas subtriangulares en vista anterior y posterior (Fig. 20E-G). En la mayoría se preserva el centro vertebral y parte de los procesos transversos, aunque el estado de preservación es variable entre las mismas. La relación largo/ancho es en promedio 0,67 y largo/alto 0,68.

La base de los procesos transversos ocupa aproximadamente el 46% de la longitud total del centro vertebral y un 30% del alto total de la vértebra. Se proyectan desde el margen anteroventral con dirección ventral con un ángulo de 116° aproximadamente con respecto a la vertical, y una ligera orientación posterior. El extremo distal de los procesos no se encuentra preservado en la mayoría de las vértebras, sin embargo, no se aprecia una reducción significativa entre la base y los segmentos distales en cuanto a sus dimensiones.

Intermedias

Se representan por una sección articulada de tres vértebras (MLP 15-I-24-26-19/21, fig. 20H-I) de forma subtriangular. Se preservan los centros vertebrales, los procesos transversos, parte de las espinas neurales y las bases de articulación de los arcos hemales. Son más cortas que las pigales en aproximadamente un 10% si bien en alto y ancho son similares. La orientación y dimensión de los procesos transversos son similares también a los de las pigales distales.

Las bases de articulación de los procesos hemales se encuentran ubicadas en el margen posteroventral del centro vertebral como pequeñas protuberancias elípticas. Las espinas neurales son gruesas a lo largo de toda su extensión anterodorsal, ocupando prácticamente todo el margen dorsal del arco neural. Se proyectan dorsalmente con una componente posterior pequeña y presentan una ligera compresión en su sección central. En el margen anterior parece preservar parte de las prezigapófisis.

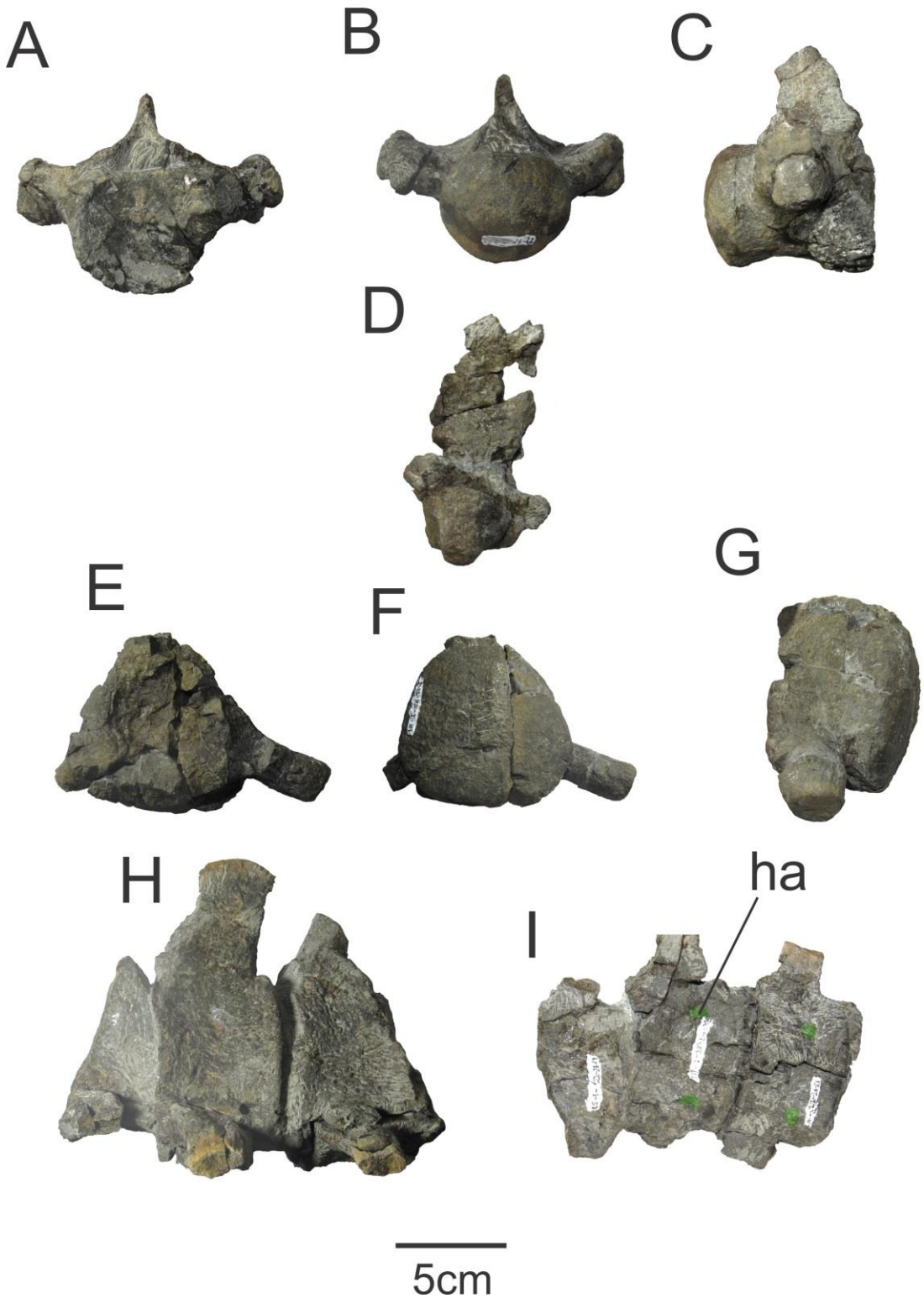

Figura 20. MLP 15-I-24-26, vértebra dorsal (A, B, C, D) en vista anterior (A), posterior (B) y lateral (C), fragmento de espina neural y proceso transverso (D). Pigal (E, F, G) en vista anterior (E), posterior (F) y lateral (G). Intermedias articuladas (H-I) en vista lateral (H) y ventral (I). **Referencias**: ha: zonas de articulación de los arcos hemales.

Discusión

Las vértebras del ejemplar MLP 15-I-24-26 corresponden a un ejemplar colectado recientemente. Todas las vértebras se han encontrado asociadas y algunas de ellas articuladas entre sí. La presencia de arcos hemales articulados a los centros vertebrales en las vértebras caudales intermedias permiten descartar su asignación al clado Mosasaurinae, y permiten referirlo a Russellosauria.

De la comparación del MLP 15-I-24-26 con representantes del clado Tylosaurinae surge que la morfología del cóndilo articular de la vértebra dorsal es diferente. En el ejemplar que aquí se describe el cóndilo es ligeramente comprimido dorsoventralmente con un contorno elíptico. Contrariamente, en los tylosaurinos tales como *Taniwhasaurus antarcticus*, el cóndilo es mucho más comprimido y presenta una forma hexagonal debida a la presencia de crestas que descienden desde los procesos transversos, una condición conocida también para los otros representantes del clado tales como *Tylosaurus* (Fernández y Martin 2009). En consecuencia, estas características no permiten la asignación del ejemplar en cuestión a los tilosaurinos.

Por otro lado, las vértebras presentan una morfología muy similar a las de *Plioplatecarpus primaevus*. Las proporciones (índice de compresión = 1,22) de la vértebra dorsal son totalmente consistente con la de las dorsales descritas por Holmes (1996) para *P. primaevus* (índices de compresión entre 0,96-1,45), en particular la morfología es muy similar a la vértebra dorsal 12 ilustrada en dicha contribución (índice de compresión 1,22), con un cóndilo elíptico y unos procesos transversos rectangulares en vista anterior y posterior. Las vértebras pigales e intermedias también concuerdan con las descripciones de Holmes (1996).

Sobre la base de la comparación anterior es posible referir el MLP 15-I-24-26 a Plioplatecarpinae. Dentro de este clado no es posible referirlo a niveles taxonómicos menos inclusivos dado que no se han preservado vértebras cervicales. No obstante, cabe destacar la similitud del MLP 25-I-24-26 con aquellas del género *Plioplatecarpus*.

Sistemática Paleontológica

†**Mosasauridae** Gervais 1852

Mosasaurinae Gervais 1852

Mosasaurinae indet.

Figura 21

Espécimen referido: MLP 15-I-24-24, cuatro centros vertebrales completos (dos caudales, una pigal y una intermedia) y dos centros irreconocibles, múltiples fragmentos vertebrales y craneanos.

Localidad y procedencia estratigráfica: coordenadas: S 64° 18' 24.2"; O 56° 45' 55.6"; Isla Marambio, Archipiélago James Ross, Península Antártica. Formación López de Bertodano, Klb 9, Maastrichtiano tardío (Macellari 1988).

Consideraciones generales: este material está en un estado de preservación bastante deficiente, por lo que la mayoría de los fragmentos vertebrales y craneanos recuperados son muy complejos de identificar y las asignaciones taxonómicas sólo se establecen con base en la

morfología de los centros vertebrales más completos. Estudios posteriores de este material podrían revelar más caracteres y favorecer la asignación a niveles taxonómicos menos inclusivos.

Descripción

Vértebras caudales

Pigal

Se recupera un centro vertebral asignable a la región pigal (Fig. 21D-F), de forma triangular a circular de 4,9 cm de largo con una relación ancho/alto anterior de 1,16 y posterior de 1,2. Los procesos transversos, arco neural y otras estructuras no se encuentran preservadas, si bien las bases de los procesos transversos se encuentran presentes. Las bases se ubican en la región anteroventral del centro y parecerían indicar que estos procesos se proyectaban lateralmente con una componente posteroventral de bajo ángulo.

Intermedia

Se preserva el centro con las bases de los procesos transversos y el arco hemal, el arco neural no se encuentra preservado (Fig. 21 A-C). El centro tiene una longitud de 3,5 cm y una relación ancho/alto anterior de 1,14 y posterior de 1,02 lo que le da un perfil anterior y posterior casi circular. Las bases de los procesos transversos se proyectan desde la región anteroventral con una fuerte componente lateral y una pequeña componente posterior. Ventralmente a los mismos y en posición un poco posterior se encuentran la región proximal del arco hemal que se encuentra fusionado al centro vertebral. El arco hemal se proyecta con una componente ventral muy marcada, una pequeña componente lateral y otra pequeña posterior.

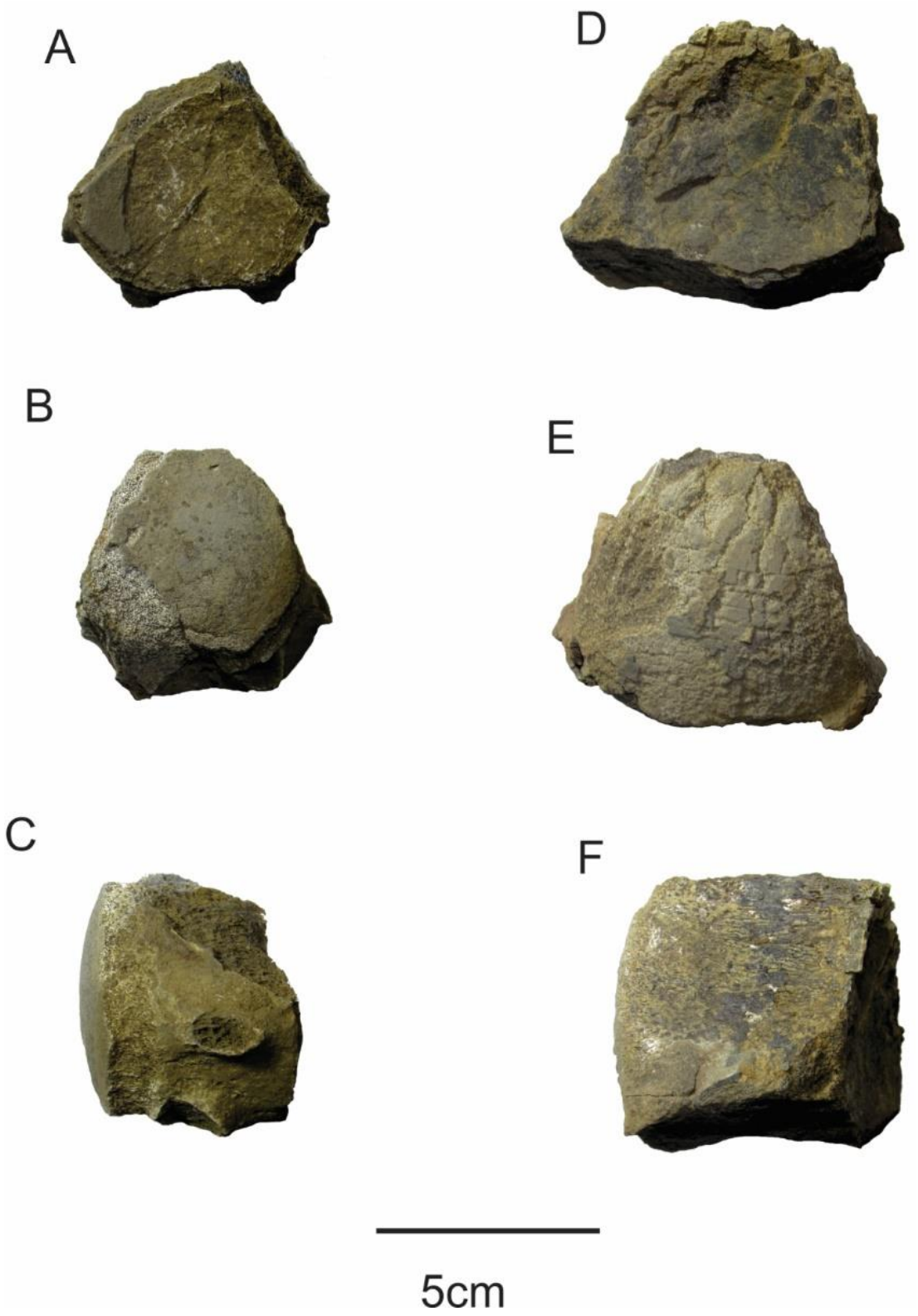

Figura 21. MLP 15-I-24-24, vértebras de Mosasaurinae indet. Caudal intermedia (A-C) en vista anterior (A), posterior (B) y lateral (C), pygal (D-F) en vistas anterior (D), posterior (E) y lateral (F).

Discusión

MLP 15-I-24-24 lamentablemente se encuentra muy mal preservado y el único elemento que permite una asignación es la vértebra intermedia por la presencia de un arco hemal fusionado al centro vertebral, dicho estado de carácter es sinapomorfía de Mosasaurinae (Bell 1997). La falta de otros caracteres identificables en el material impide la asignación a grados taxonómicos más bajos.

Sistemática Paleontológica

†**Mosasauridae** Gervais 1852

Mosasaurinae Gervais 1852

cf. *Mosasaurus* Conybeare 1822

Figura 22

Espécimen referido: MLP 16-I-25-12, tibia, astrágalo y un elemento adicional de identidad desconocida.

Localidad y procedencia estratigráfica: coordenadas: S 64° 15' 39.2"; O 56° 44' 25.4"; Isla Marambio, grupo de islas James Ross, Península Antártica. Formación López de Bertodano, unidad informal Klb 9, Maastrichtiano tardío (Macellari 1988).

Descripción

Tibia

Es el elemento más grande recuperado, posee 12,78 cm de largo y 11,3 cm de ancho, siendo también el más completo (Fig. 22A). Sólo está ausente la región anteroventral del elemento y la cara medial se encuentra en estado de preparación. La forma general del elemento asignado a la tibia es rectangular, con una concavidad posterior marcada. Anteriormente el borde de la tibia se expande dándole forma rectangular al hueso y se reduce aproximadamente a la mitad del espesor posterior y medio a través de una superficie de 5,2 cm de ancho. La superficie de articulación dorsal con el fémur es cóncava, recta en vista lateral y elíptica en vista dorsal. En el margen ventral sólo se preserva la superficie de articulación con el astrágalo, que desciende desde el margen posterior con un ángulo cercano a los 40°. La superficie de articulación del astrágalo es cóncava y elíptica.

Astrágalo

Se recuperó un segundo elemento de 11,05 cm de ancho, aproximadamente 7 cm de largo y 3 cm de grosor (Fig. 22B). Su morfología y la identificación de la cara articular de este elemento con la tibia permite identificarlo como el astrágalo. La forma es trapezoidal con el borde anterior presentando un menor desarrollo lateromedial que el posterior. La faceta para la articulación con la tibia se preservó completamente, no así la correspondiente a la articulación con la fíbula. El actual estado de preparación del material no permite visualizar las facetas de articulación con otros elementos del miembro, ni las superficies de articulación en el margen ventral.

Elemento adicional

Se recuperó un tercer elemento pequeño, discoidal, de 8 cm de longitud que podría ser identificado como el calcáneo o la sección proximal de un metatarso pequeño (Fig. 22C). Dos secciones faltantes dificultan la asignación a un elemento en particular, como así también la orientación proximal-distal del elemento.

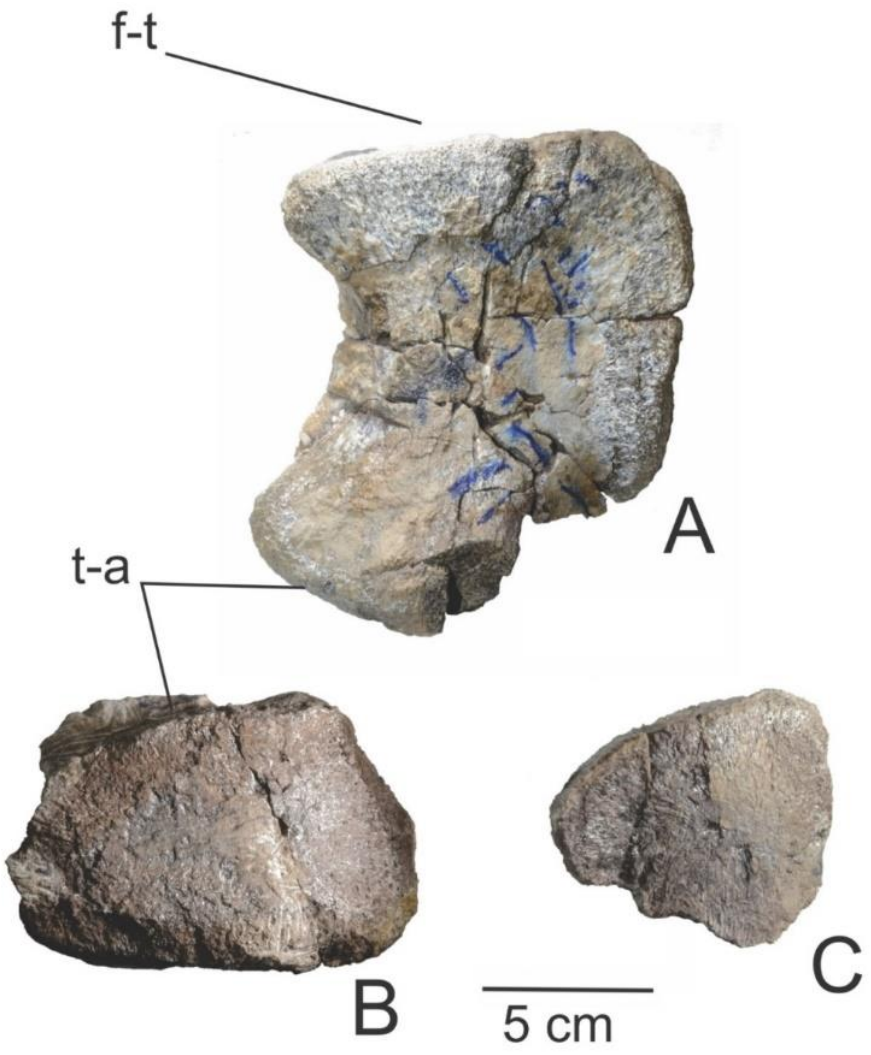

Figura 22. MLP 16-I-25-12 elementos del miembro posterior, tibia (A), astrágalo (B) y un elemento de identidad dudosa (C). **Referencias:** f-t: articulación femoral tibial, t-a: articulación tibio astragalar.

Discusión

La morfología de la tibia del MLP 16-I-25-12 permite asignarlo a los Mosasasaurinae y, dentro de este clado, es muy similar al de las especies de *Mosasaurus* y difiere de la de los otros géneros de mosasaurinos (*i.e Prognathodon* y *Plotosaurus*) en la expansión anteroposterior del extremo proximal (Russell 1967; Lingham-Soliar 2000; Street y Caldwell 2016). Difiere también de *Plotosaurus* ya que la expansión anterior de este último presenta una ligera constricción medial que le da una forma bilobulada (Lindgren *et al.* 2008).

La forma del astrágalo robusto y trapezoidal del MLP 16-I-25-12 es notoriamente diferente de las que presenta este elemento en los miembros del clado Russelosauria. Así, en los tilosaurinos como en los plioplatecarpinos, el astrágalo es de contorno típicamente circular con una pequeña muesca (Russell 1967). El elemento adicional encontrado, si correspondiese a un calcáneo favorecería también la asignación a Mosasaurinae debido a que en Russellosauria, y en particular en tylosaurinos, dicho elemento se encuentra ausente (Russell 1967).

Por las razones expuestas arriba se propone la asignación de MLP 16-I-25-12 al género *Mosasaurus*. Dentro de dicho género es difícil asignar con base en estos restos a una especie en particular.

Sistemática Paleontológica

†**Mosasauridae** Gervais 1852

Russellosauria Bell y Polcyn 2005

Tylosaurinae

Figura 23

Espécimen referido: MLP 14-I-20-22, cinco vértebras aisladas, molde interno del cuadrado.

Localidad y procedencia estratigráfica: coordenadas: S 64° 17' 9"; O 56° 45' 19,3"; Isla Marambio, grupo de islas James Ross, Península Antártica. Formación López de Bertodano, Klb 9, Maastrichtiano tardío (Macellari 1988).

Descripción

Vértebras

Se recuperaron cinco vértebras de la región dorsal de las cuales se preserva principalmente el centro vertebral, las bases de los procesos transversos y, en un caso, el canal neural (Fig. 23). Los centros vertebrales hallados son de forma romboidal a elipsoide con los vértices en los bordes laterales, dorsal y ventral y con tamaños entre 4 y 6 cm de longitud con una relación alto ancho entre 0,85 y 0,87 y largo/ancho de 0,9 a 0,93 (más anchos que altos y largos). Esta forma se debe a la presencia de una cresta que se extiende desde el borde de los procesos transversos que se extiende lateralmente a lo largo del centro. Las bases de los procesos transversos preservadas son robustas y comprimidas dorsoventralmente con un contorno elíptico. Los procesos se habrían proyectado lateralmente desde la superficie anterodorsal de la vértebra. El canal neural preservado es de forma triangular, más alto que ancho.

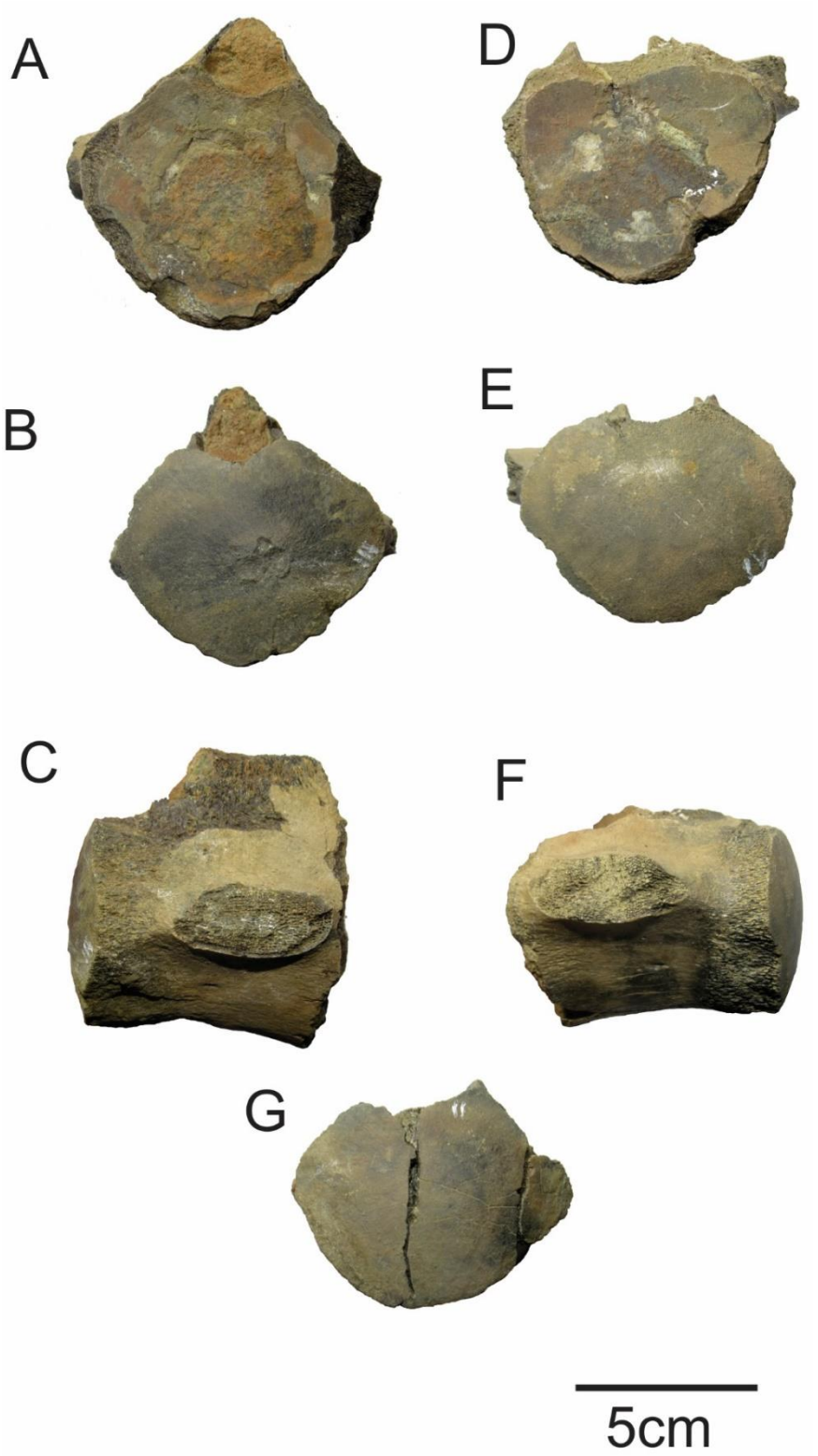

Figura 23. MLP 14-I-20-22, vértebras dorsales de tylosaurinos, en vista anterior (A, D), posterior (B, E, G) y lateral (C, F).

Discusión

Las vértebras recuperadas son asignables a tylosaurinos. Por su forma, que son similares a las descritas para *Tylosaurus ivoensis* (Lindgren y Siverson 2002) y *Taniwhasaurus antarcticus* (Fernández y Gasparini 2012). Jiménez-Huidobro y Caldwell (2016) reasignaron a *Hainosaurus bernardi* como *Tylosaurus bernardi*, taxón cuyas vértebras dorsales son comparables con las aquí descriptas dado que en ambos casos los centros tienen superficies de articulación elipsoides y las superficies ventrales son convexas y lisas. Jiménez-Huidobro y Caldwell (2016) describen además la naturaleza de las superficies de articulación que son elevadas, en estas vértebras es difícil observar esta naturaleza debido a la preservación. En los cotilos articulares las paredes más distales están rotas por lo que no se puede ver la profundidad, mientras que en los cóndilos parecería existir una superficie de articulación elevada (Fig. 23B, F), aunque puede deberse a un efecto de la preservación. La forma en que se proyectan los procesos y su ubicación son similares a los que se observan en *Tylosaurus ivoensis.* Con base en estas observaciones se asigna a estos ejemplares como parte de los Tylosaurinae ya que no existen suficientes caracteres para ser asignados a una especie o género dentro del grupo. Además, debe considerarse que tanto *Taniwhasaurus antarcticus*, *Tylosaurus ivoensis* y *T. bernardi* son taxones campanianos y mastrichtianos tempranos (Lindgren y Siverson 2002; Fernández y Martin 2009). Por otro lado, el único tylosaurino del Maastrichtiano tardío registrado hasta la fecha, *Kaikaifilu hervei* (Otero *et al.* 2016), no tiene elementos del esqueleto axial para su comparación.

Sistemática Paleontológica

†**Mosasauridae** Gervais 1852

Mosasaurinae Gervais 1852

Globidensini Russell 1967 (ver Bell 1997)

Prognathodon Dollo 1889

Prognathodon sp.

Figura 24

Espécimen referido: MLP 98-I-10-1, maxila derecha, dientes.

Localidad y procedencia estratigráfica: Isla Vega, grupo de islas James Ross, Península Antártica. Formación López de Bertodano, miembro Sandwich Bluff, Maastrichtiano tardío.

Descripción

Maxilar

El elemento tiene una longitud de 34 cm preservándose la región posteroventral del maxilar que incluye los últimos seis alvéolos y tres dientes. Se preserva la sutura con el prefrontal, solamente faltando la región más dorsal. Ventralmente la maxila es recta y aguzada posteriormente, de la región dorsal se preserva sólo la región más posterior, teniendo la altura máxima preservada a aproximadamente 7 cm (Fig. 24). Los dientes corresponderían a las posiciones 9, 10 y 13 por las relaciones de aspecto de la corona en comparación con *Prognathodon*

kianda (Schulp *et al.* 2008). Los dientes son comprimidos lateralmente y bicarinados con las dos carenas afiladas y lisas. La carena anterior es ligeramente convexa, mientras la posterior es recta. El esmalte es liso y sin ornamentaciones de ningún tipo.

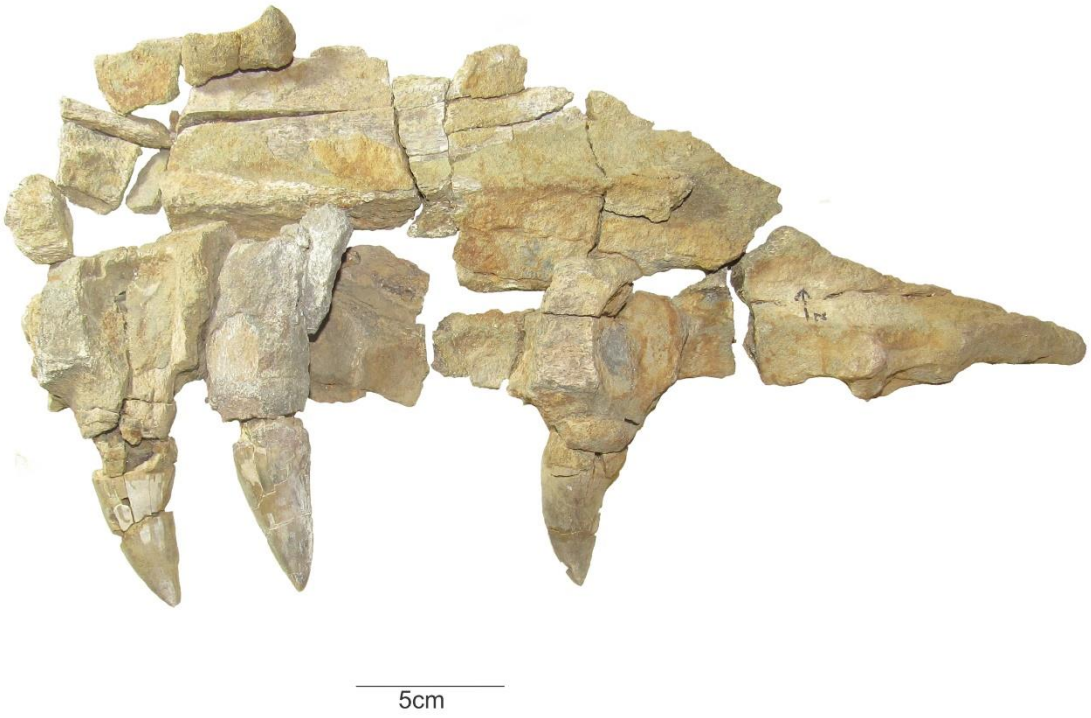

Figura 24. MLP 98-I-10-1, maxilar derecho en vista interna.

Discusión

El espécimen MLP 98-I-10-1 fue estudiado inicialmente por Martin *et al.* (2002) quienes refirieron este material al género *Liodon* con base en la morfología dentaria. Posteriormente Fernández y Gasparini (2012) pusieron en duda su asignación a *Liodon* por la sinonimia propuesta por Schulp *et al.* (2008) de este género con *Prognathodon* para las especies *Liodon sectorius, L. compressidens* y *L. mosasauroides* al considerar *Liodon* un *nomen dubium.* Sin embargo, Fernández y Gasparini (2012) mantuvieron la asignación a *Liodon* por la naturaleza fragmentaria de los restos

y la falta de certeza sobre la total asignación de *Liodon* a *Prognathodon*. El estudio de la relación de aspecto de los dientes del espécimen MLP 98-I-10-1 con respecto a la posición de los mismos en la maxila (Fig. 25) revela que las proporciones del MLP 98-I-10-1 estarían dentro del rango de valores de los dientes del dentario de *P. kianda* (Schulp *et al.* 2008), mientras que miembros asignados a *Liodon* y posteriormente asignados a *Prognathodon* por Schulp *et al.* (2008) no poseen una relación similar (Fig. 25). Estas observaciones permiten la asignación de estos materiales al género *Prognathodon* sobre *Liodon*. De acuerdo con estos valores, las estimaciones de tamaño indican que en MLP 98-I-10-1 preservó aproximadamente el 60% de la longitud del maxilar y su tamaño total sería cercano a los 60 cm.

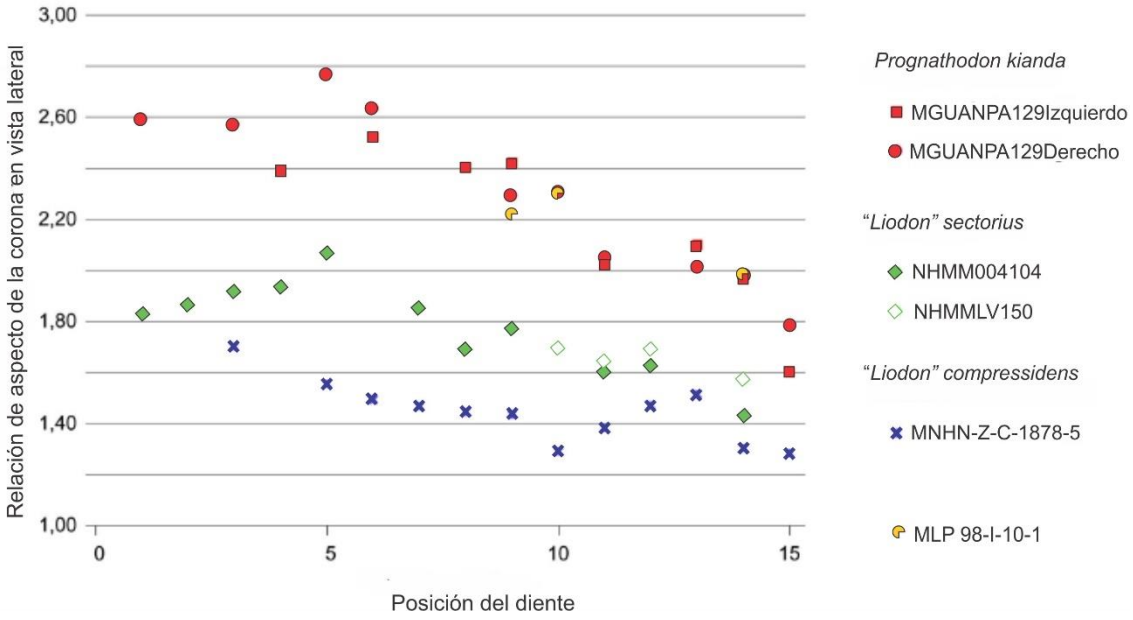

Figura 25. Relación de aspecto de los dientes del dentario de *Prognathodon kianda, Liodon sectorius* y *L. compressidens* y del maxilar MLP 98-I-10-1 en vista lateral (altura de la corona/ancho basal de la corona). El eje horizontal representa la posición a lo largo del dentario. Modificado de Schulp *et al.* (2008).

DISCUSIÓN GENERAL

Diversidad de mosasaurios en la isla Marambio

Estudios previos de la fauna de mosasaurios de la isla Marambio han revelado una fauna de mosasaurios rica, con una gran diversidad a nivel de géneros y con una diversa representación de grupos. Se han registrado tylosaurinos, en su mayoría representados por vértebras (Martin y Crame, 2006; Fernández y Gasparini 2012) y más recientemente por un cráneo y un húmero que fueron asignados a un nuevo taxón, *Kakaifilu hervei* (Otero *et al.* 2016). El registro de plioplatecarpinos se ha visto representado por elementos vertebrales y dientes asignables principalmente al género *Plioplatecarpus* (Martin *et al.* 2002; Martin 2006; Martin y Crame 2006; Fernández y Gasparini 2012), sin embargo, ninguno de estos restos puede ser asignable a nivel de especie. Los mosasaurinos son los mosasaurios mejor representados en el registro de la Antártida en la isla Marambio, con al menos tres géneros: *Prognathodon* (= *Liodon*), *Mosasaurus, Moanasaurus*. Sólo algunos ejemplares asignables a mosasaurinos han podido ser referidos al nivel de especie como afines a *Mosasaurus hoffmanni* y *Mosasaurus lemonnieri* (Martin *et al.* 2002; Martin 2006; Martin y Crame 2006; Fernández y Gasparini 2012). Entre los mosasaurinos no se ha hallado para la Antártida el género *Plotosaurus,* aunque su presencia en el hemisferio sur ha sido reportada recientemente (Frey *et al.* 2016).

En el presente trabajo se registran restos que son concordantes con hallazgos previos y presentan una diversidad similar a la anteriormente propuesta para la Antártida, muestran además una gran abundancia de mosasaurios mosasaurinos y una diversidad menor de tylosaurinos y plioplatecarpinos. Otero *et al.* (2016) propusieron que la diversidad de los

mosasaurios antárcticos podría estar sobrestimada y debía ser revisada con base en la heterodoncia de *Kaikaifilu hervei*, en la que muchos de los dientes asignados por Martin y Crame (2006) a diferentes taxones podían ser reconocidos en el dentario de dicho taxón. En la presente tesis la diversidad de mosasaurios no tiene una base en la morfología dentaria, salvo por aquellos asociados a piezas craneanas, y por lo tanto la diversidad observada en la Antártida para el Maastrichtiano tardío es similar a las descriptas anteriormente. A pesar de ello la revisión de los materiales estudiados por Martin y Crame (2006) podría revelar una abundancia de tylosaurinos mayor a la esperada anteriormente.

Es así que en la presente contribución se recupera una diversidad de mosasaurios igual a la propuesta anteriormente (Martin *et al.* 2002; Martin 2006; Martin y Crame 2006), pero con materiales del cráneo y vertebrales que no comparten las problemáticas asociadas con los elementos dentarios expresadas por Otero *et al.* (2016).

Con respecto a la diversidad de géneros en el resto del mundo para el Maastricthiano tardío, la diversidad observada en la Antártida es comparable a la diversidad encontrada en Estados Unidos, Europa y África (Figs. 26-32, Ghallager *et al.*, 2012; Bardet *et al.* 2014) dado que en la presente contribución se reconocen las presencias de al menos cinco géneros diferentes (*Mosasaurus, Moanasaurus, Prognathodon, Plioplatecarpus* y *Kaikaifilu hervei*). La fauna antárctica tiene elementos asociados a diferentes faunas de otros lugares del mundo. El género *Mosasaurus* es muy común en el hemisferio norte si bien registros de Argentina (Fig. 28; Fernández *et al.* 2008; Fernández y Gasparini 2012), África (Bardet *et al.* 2014) y Nueva Zelanda (Welles y Gregg 1971; Wiffen 1990) confirman su presencia en el hemisferio sur. *Prognathodon* es un género cosmopolita reconocido anteriormente en América del Norte, Europa, Japón, África (Fig. 29, Schulp *et al.* 2006, 2008, Konishi *et al.* 2012; Bardet *et al.* 2014; Schulp y Jagt 2014) al igual que

Plioplatecarpus (Fig. 30, Bardet *et al.* 2014). *Moanasaurus* por otro lado es un género que sólo se ha registrado para Nueva Zelanda (Wiffen 1980). Los tylosaurinos son raros en el registro para el Maastrichtiano tardío y son registrados principalmente para el hemisferio norte (Fig. 31, Bardet *et al.* 2014). En el caso de los tylosaurinos antárticos, el mosasaurio más completo de Antártida, *Taniwhasaurus antarcticus*, reafirma ciertas afinidades weddelianas de la fauna de mosasaurios.

O'Gorman (2016) estudió las relaciones de la fauna weddeliana de los plesiosaurios elasmosaurios cretácicos con los de otras regiones del mundo, encontrando relaciones entre las faunas de la costa occidental de África (Angola) y California con las faunas asociadas a la región weddeliana. El mosasaurio globidensino *Prognathodon waiparaensis* posee una distribución que concuerda con las observaciones descritas para los elasmosaurios no aristonectínidos (Welles y Gregg 1971; Lindgren 2009; O'Gorman 2016).

La fauna de mosasaurios de la Antártida presente en el Maastrichtiano resulta interesante para entender el metabolismo y la naturaleza del grupo, debido a que el registro paleontológico de grupos de invertebrados y otros vertebrados marinos presenta patrones de extinción particulares que parecerían indicar patrones de extinción gradual cerca del límite Cretácico/ Paleógeno en la Antártida (Kriwet *et al.* 2006; Olivero 2012). Ejemplos de este patrón se identifican por la ausencia de especies en la Antártida, que son comunes en otros lugares del mundo o una riqueza menor a la existente previamente, es el caso de los amonites kossmaticératidos, que registran una riqueza menor a la esperada para el Maastrichtiano tardío en comparación con comunidades precedentes y su desplazamiento a latitudes más bajas (Olivero 2012). Los inocerámidos también registran este patrón, su extinción es diacrónica y se asume que se extinguen primero en latitudes medias a altas en el hemisferio sur (Crame *et al.* 1996; MacLeod *et al.* 1996; Olivero 2012). En peces este fenómeno se registra con comunidades más pobres en el

Maastrichtiano comparadas con las presentes durante el Campaniano, la ausencia de rayas en las comunidades es interesante dada su abundancia en otras comunidades maastrichtianas (Kriwet *et al.* 2006).

La explicación que se ha propuesto para este fenómeno es un enfriamiento de la Antártida durante el Maastrichtiano, que habría generado una extinción diferencial de organismos. Dicha propuesta se ha visto sustentada por el estudio de las palinofloras antárticas (Bowman *et al.* 2012, 2013), por el estudio de faunas consideradas estenotópicas, tales como amonites (Olivero 2012) y ciertas especies de bivalvos (Zinsmeister y Macellari 1988); y por el tipo de erosión química y maduración composicional a la que fueron sometidos los sedimentos durante el Maastrichtiano que sugieren condiciones frías o subpolares (Dingle y Lavelle 1998; Bowman *et al.* 2013).

La diversidad de mosasaurios registrada en la Antártida para el Maastrichtiano tardío no sigue este patrón, debido a que se recupera una diversidad similar a la presente en otras regiones del mundo (Fig. 26), lo que indicaría que este grupo de reptiles no se vio impactado por el enfriamiento de manera significativa.

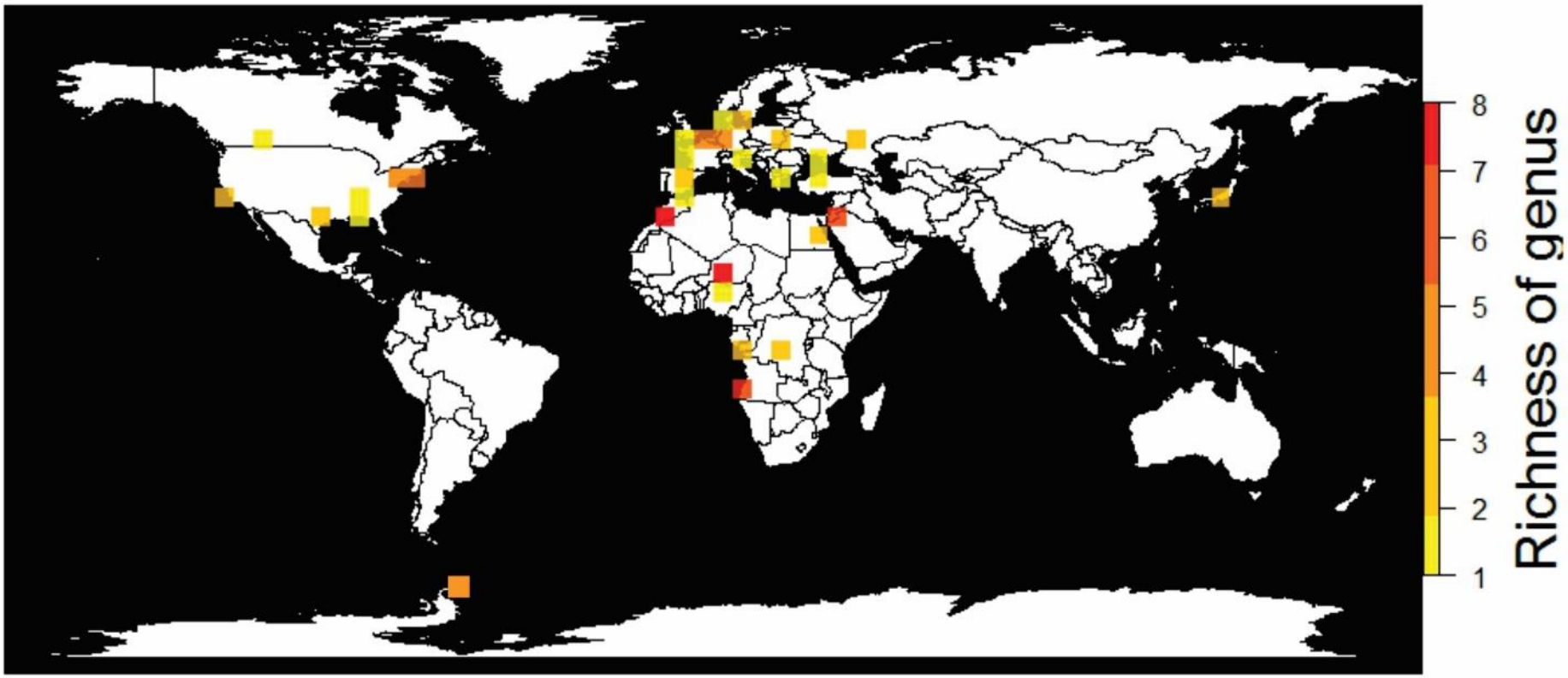

Figura 26. Mapa del mundo representando la riqueza de géneros por región para el Maastrichtiano tardío. Sobre el margen derecho se representa la cantidad de géneros, riqueza genérica de Mosasauridae en colores cálidos. Datos obtenidos de la Paleobiology Database usando el paquete "paleoBD" (Varela *et al.* 2016) en R (R Core Team).

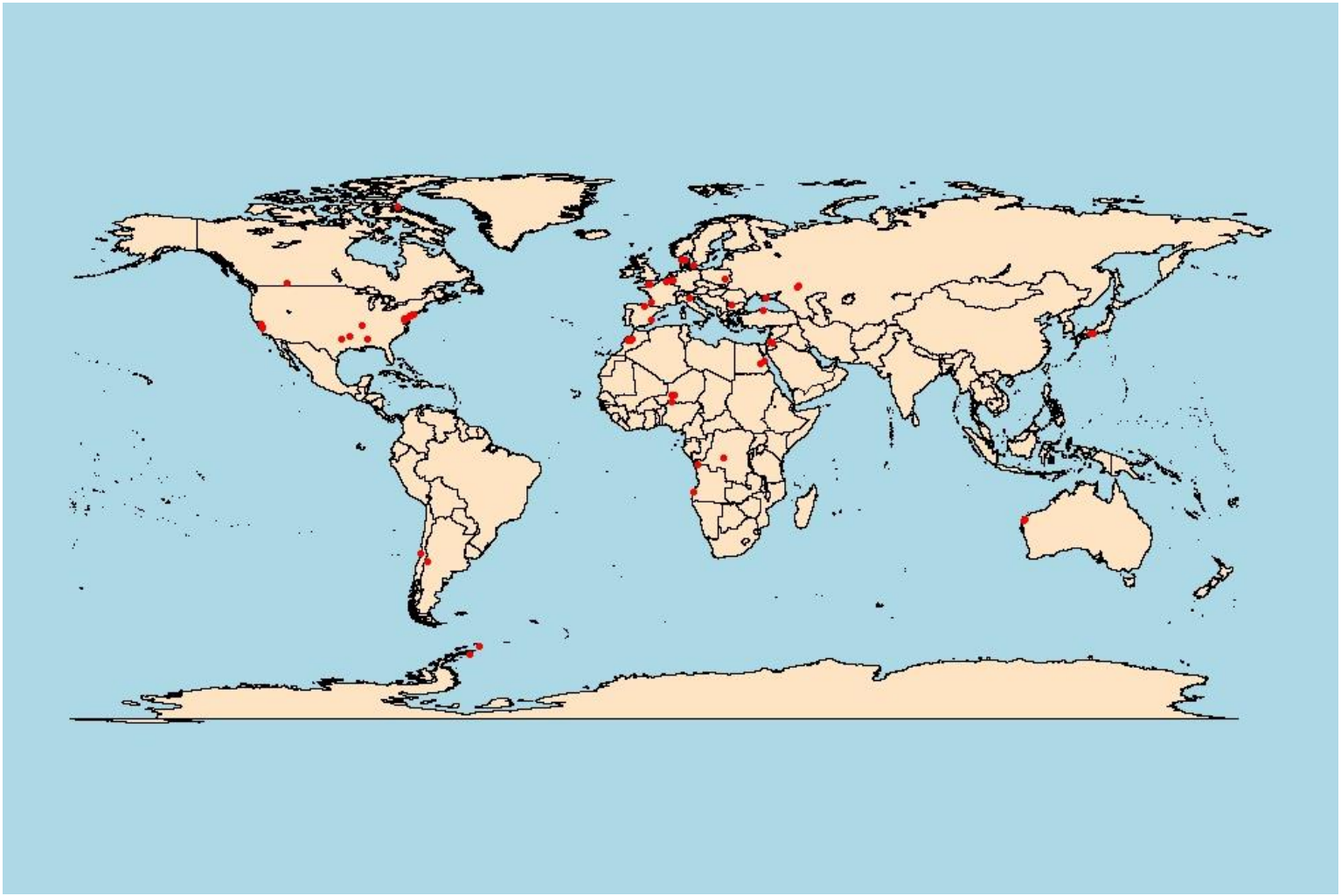

Figura 27. Distribución global de restos de Mosasauridae para el Maastrichtiano tardío. Datos obtenidos de la Paleobiology Database usando el paquete "paleoBD" (Varela *et al.* 2016) en R (R Core Team).

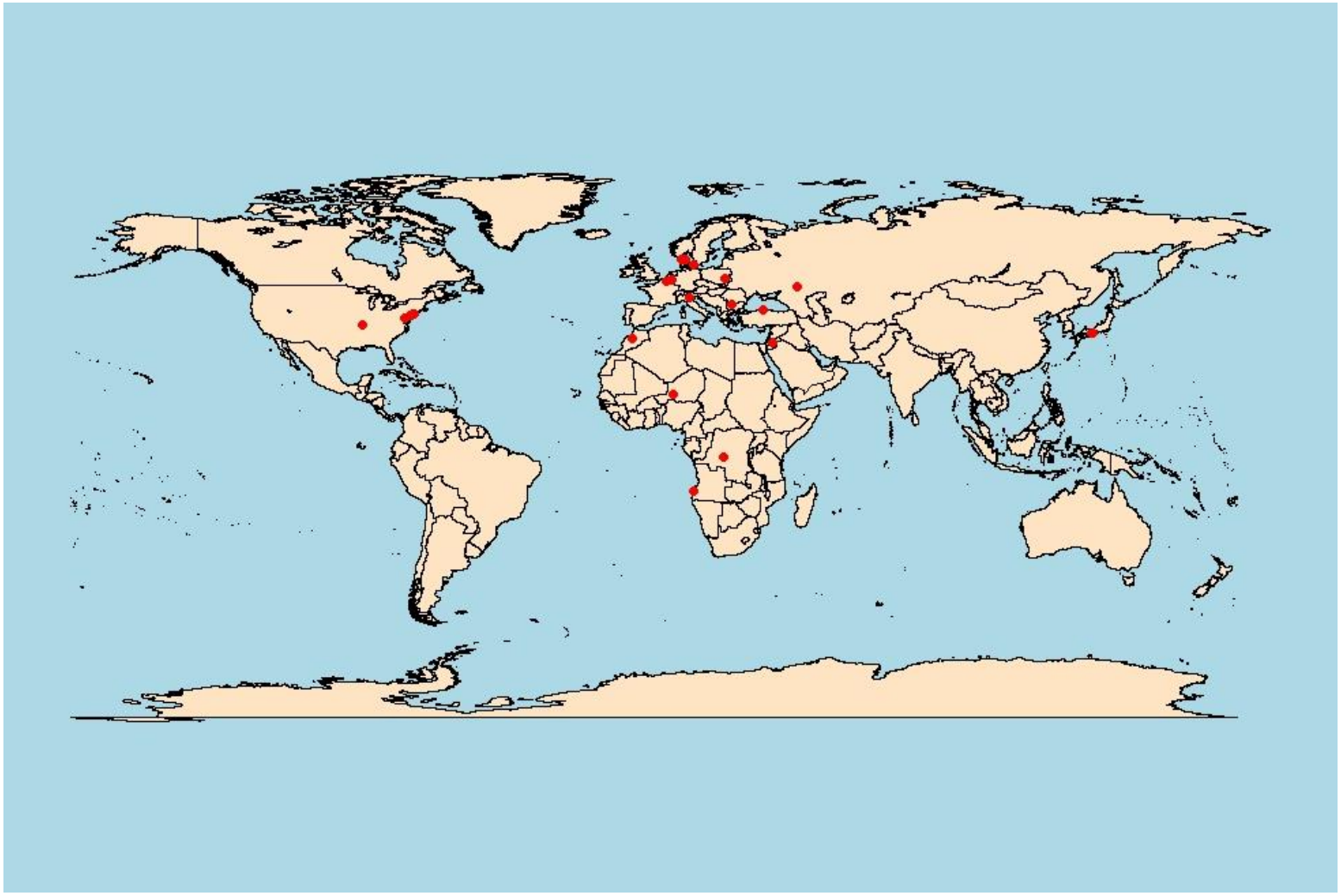

Figura 28. Distribución global de restos de mosasaurios del género *Mosasaurus* para el Maastrichtiano tardío. Datos obtenidos de la Paleobiology Database usando el paquete "paleoBD" (Varela *et al.* 2016) en R (R Core Team).

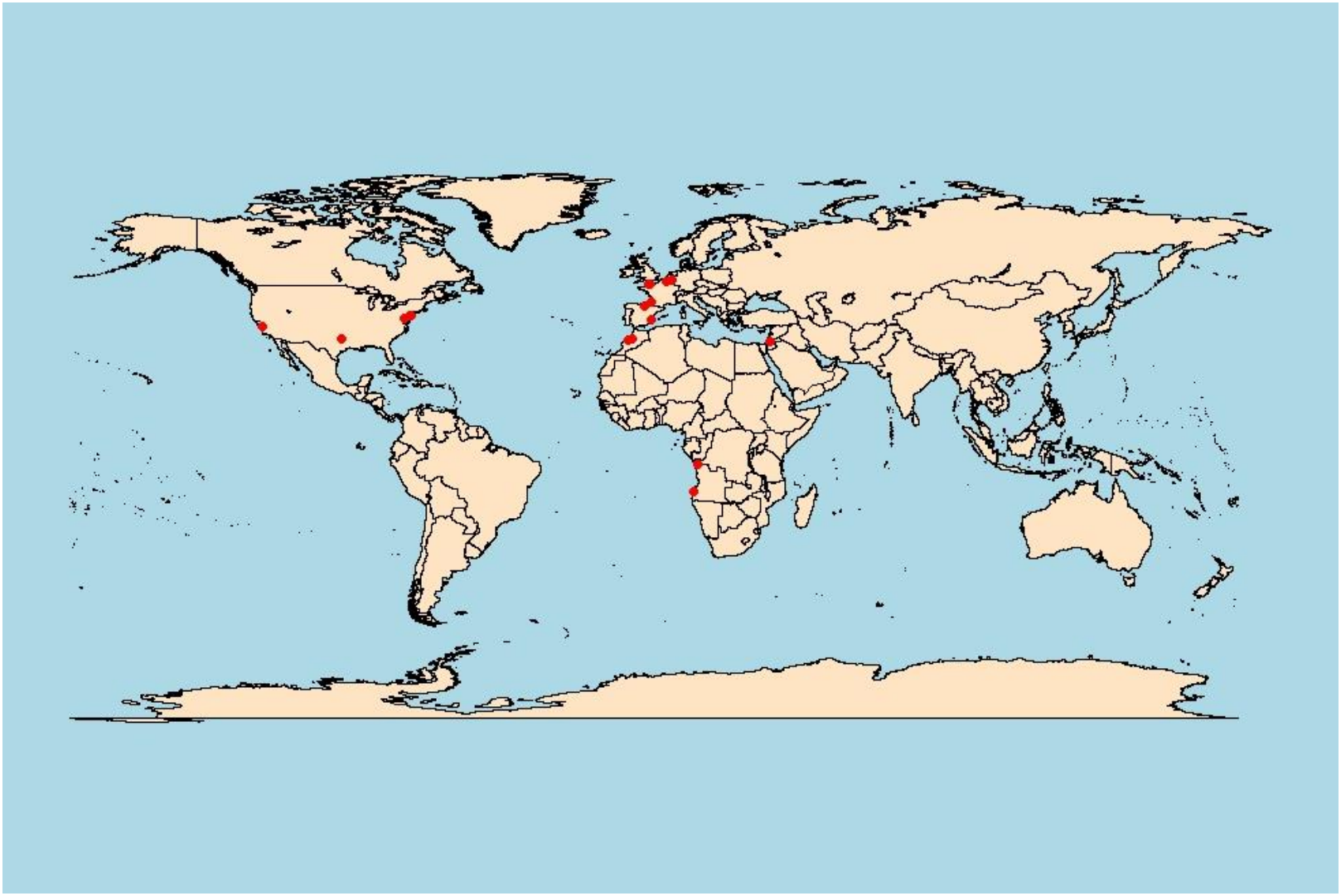

Figura 29. Distribución global de restos de mosasaurios del género *Prognathodon* para el Maastrichtiano tardío. Datos obtenidos de la Paleobiology Database usando el paquete "paleoBD" (Varela *et al.* 2016) en R (R Core Team).

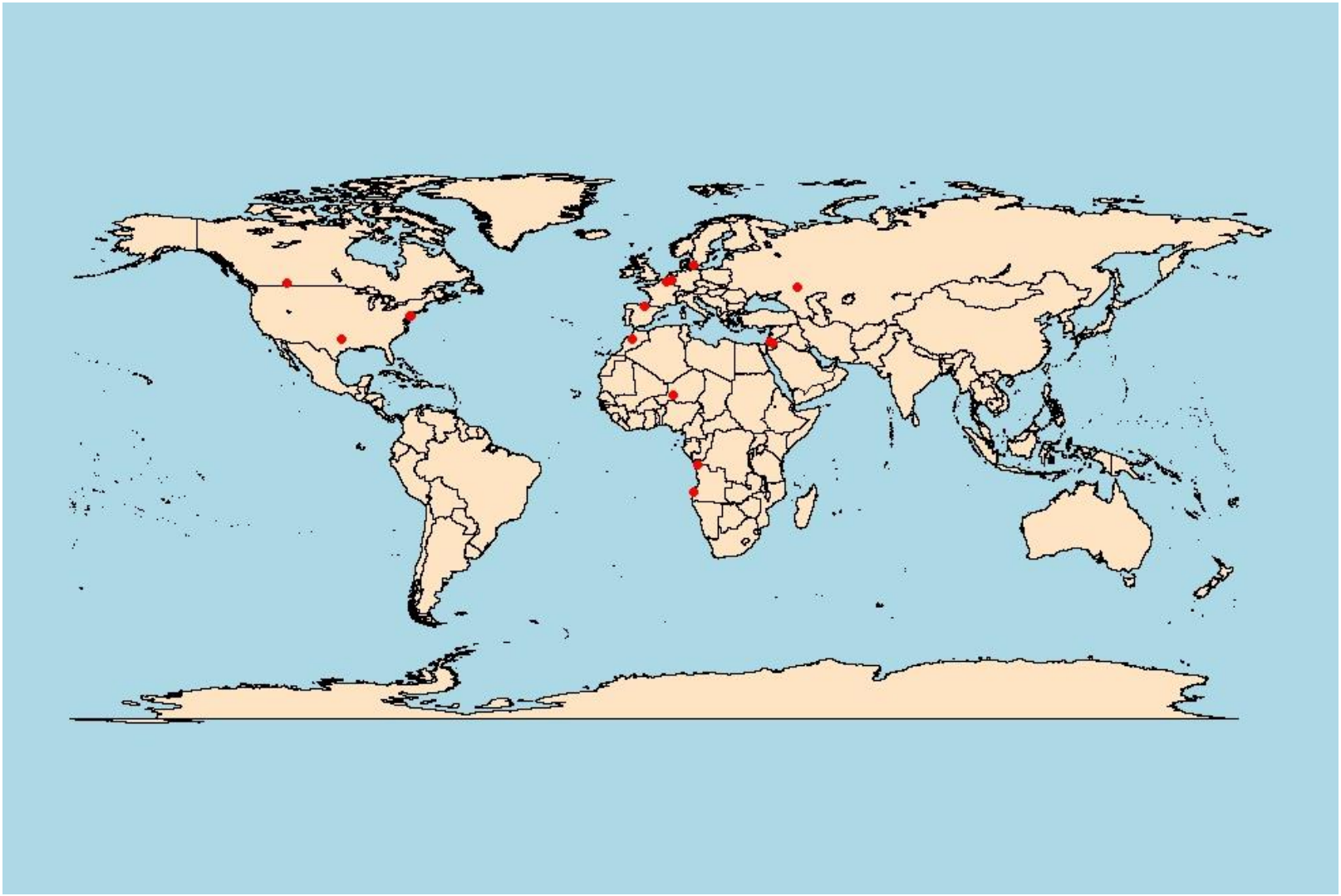

Figura 30. Distribución global de restos de mosasaurios plioplatecarpinos para el Maastrichtiano tardío. Datos obtenidos de la Paleobiology Database usando el paquete "paleoBD" (Varela *et al.* 2016) en R (R Core Team).

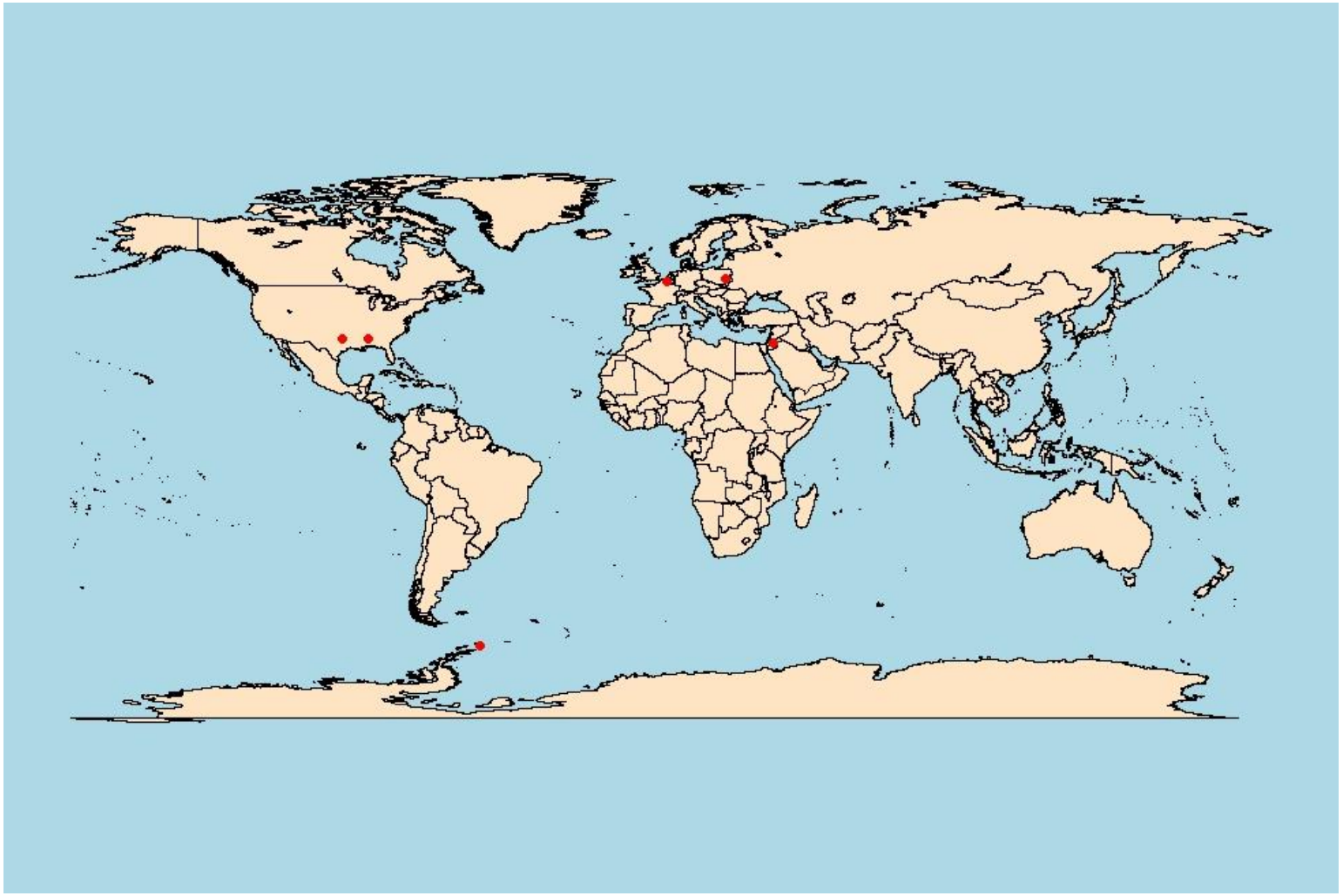

Figura 31. Distribución global de mosasaurios tylosaurinos para el Maastrichtiano tardío. Datos obtenidos de la Paleobiology Database usando el paquete "paleoBD" (Varela *et al.* 2016) en R (R Core Team).

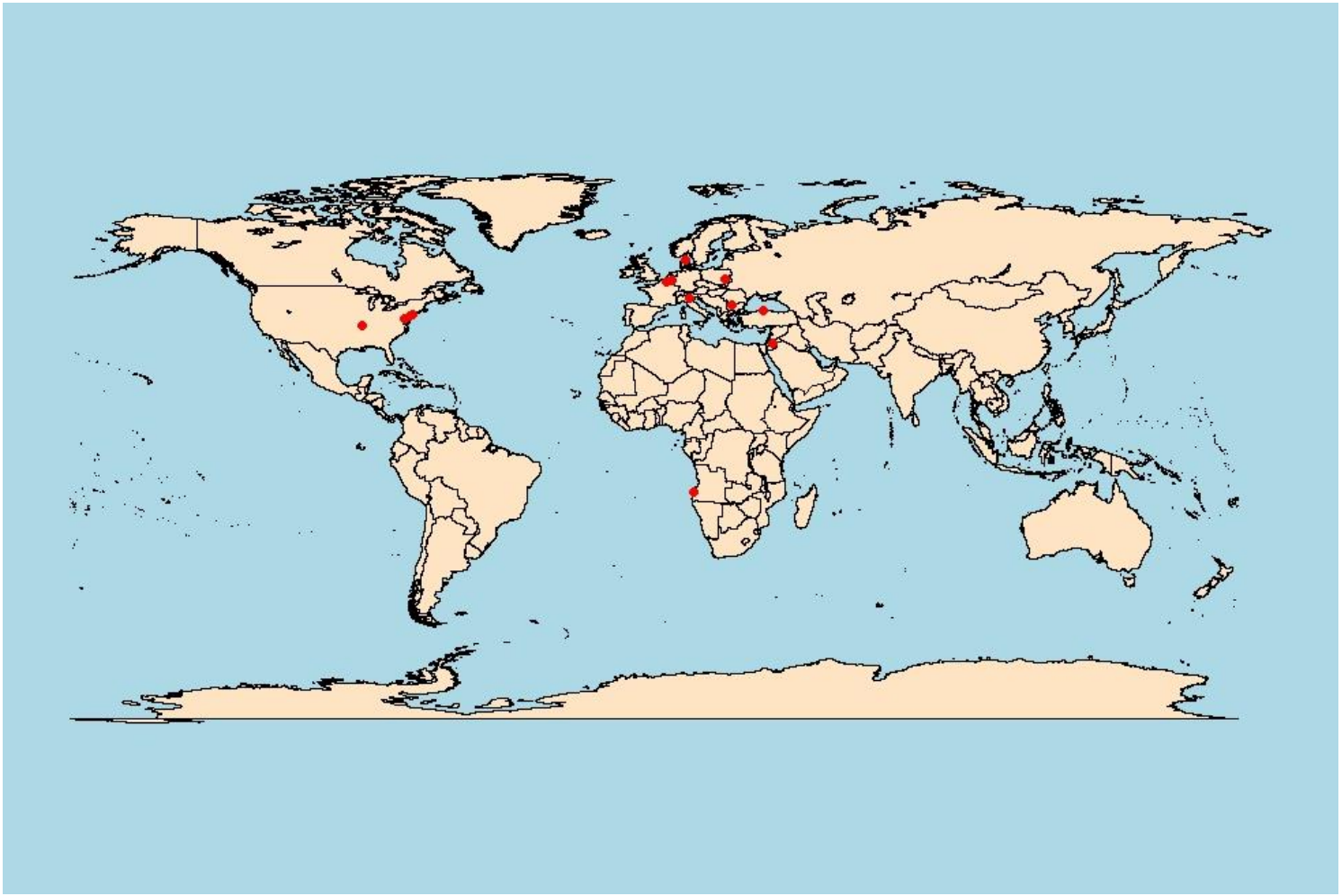

Figura 32. Distribución global de restos de la especie *Mosasaurus hoffmanni* para el Maastrichtiano tardío.

Consideraciones tafonómicas

De las vértebras de mosasaurios que componen la gran mayoría de los restos de mosasaurios colectados en la Formación López de Bertodano, se preservan vértebras de la región caudal proximal (pigales e intermedias). Las explicaciones posibles para la preservación diferencial de vértebras caudales incluyen dos factores principales, el paleoambiente y la anatomía blanda propia de los mosasaurios.

Desde el punto de vista geológico la Formación López de Bertodano ha sido interpretada como una secuencia transgresiva desde un ambiente estuarino o deltaico en la base de la formación a condiciones de plataforma media y offshore en niveles más altos de la misma (Macellari 1988; Olivero 2012). La base de esta interpretación es la sedimentación de origen terrígeno (lodos) que domina la región suroccidental de los afloramientos de esta formación en las primeras seis unidades informales en las que se la divide (unidades de *Rotularia* -Macellari 1988-). Las características depositacionales descriptas por Macellari (1988) indican un ambiente de baja energía y somero, al que ríos ubicados en el margen sur de la isla aportaban grandes cantidades de sedimento fino, el que se depositaba gracias a las condiciones de baja energía, dominados por mareas (Olivero 2012) considerados normalmente como condiciones estuarinas. Las unidades superiores (unidades de moluscos; -Macellari 1988-) presentan un menor aporte continental a la secuencia, llegando a la mayor profundidad en Klb 9 (evidenciado por la aparición de glauconitas en la secuencia), que Macellari (1988) interpretó con una profundidad menor a los 200 m. Olivero (2012) reconstruyó una línea de costa cercana a la Isla Marambio que a lo largo del Maastrichtiano se mueve hacia el oeste. En general la Formación López de Bertodano está asociada a ambientes de baja energía por la baja granulometría de sus depósitos (Macellari 1988; Olivero 2012).

La anatomía blanda de los mosasaurios y en particular del segmento caudal de mosasaurios mosasaurinos ha sido estudiada por Lindgren *et al.* (2011), estudiando sus cambios a lo largo de la historia evolutiva del linaje. Reconocen cuatro unidades funcionales en la región caudal que no corresponden a las unidades morfológicas de Russell (1967). Estas cuatro unidades son 1) una región estable proximal; 2) la unidad de desplazamiento media; 3) pedúnculo caudal estrecho; y 4) una superficie de propulsión distal.

La unidad 1 suele estar conformada por vértebras pigales y en los taxones más derivados sólo por la región pigal más anterior. Esta región sería la más rígida (gracias a la reducción de efectos de rotación y la flexión dorsoventral por el contacto entre las espinas neurales entre vértebras) y actuaría como soporte durante la locomoción. La musculatura epaxial estaría fuertemente desarrollada, la que habría permitido gran estabilidad en la base de la cola y en conjunto con la musculatura hipaxial generaría un poderoso mecanismo de locomoción axial. La unidad de desplazamiento (2) se encontraría compuesta por la gran mayoría de las vértebras intermedias y en taxones derivados por la región posterior de las pigales. Las espinas neurales de las vértebras de esta unidad funcional se encuentran inclinadas posteriormente y probablemente se interconectarían entre sí por fibras colágenas que actuarían como una serie de resortes que almacenaran energía y devolverían la cola a una posición de equilibro durante la locomoción. El pedúnculo caudal sería la región menos engrosada de la cola por la reorientación de espinas neurales y arcos hemales, estos últimos llegando a tener una orientación prácticamente horizontal o en formas muy derivadas se llegaría a su pérdida total (*e.g*. *Plotosaurus*). Finalmente, la superficie de propulsión está compuesta por las caudales intermedias posteriores y las terminales, en esta sección las espinas neurales y arcos hemales se expandirían y sostendrían estructuras blandas comparables a las existentes en tiburones actuales.

Las unidades 1 y 2 anteriormente descritas serían la región más fuerte del segmento caudal debido a los requerimientos para la locomoción, mientras que el pedúnculo correspondería a la región más frágil. Es así que los tejidos blandos probablemente favorecerían la asociación de elementos en estas secciones, mientras que tras la muerte el pedúnculo caudal que es más delgado y soportado por menos estructuras tendería a desarticularse más fácilmente (Schäfer y Craig 1972).

El ambiente tranquilo de depositación de la Formación López de Bertodano habría permitido a los cuerpos flotar en la columna de agua durante un tiempo considerable, descomponiéndose y a merced de carroñeros tales como tiburones u otros reptiles marinos lo que favorecería la disgregación del cadáver. En este escenario la región proximal de la cola compuesta por las unidades 1 y 2 de Lindgren *et al.* (2011) se mantendrían unidas al resto del cuerpo por la fuerte unión de músculos, vértebras y fibras colágenas mientras que el pedúnculo y la superficie de propulsión se separarían con mayor facilidad descomponiéndose también más rápidamente.

Un cuerpo que flota en la columna de agua se descompone por bacterias que actúan interior y exteriormente. La descomposición interna de un cuerpo conlleva a la acumulación de gases de descomposición en la región posterior del abdomen, que en un momento dado es expulsado de manera abrupta, lo que puede fragmentar el cadáver en varias regiones. Este proceso es controlado por el equilibro entre la presión hidrostática dentro y fuera del abdomen (Allison *et al.* 1991) por lo que la baja profundidad del ambiente interpretado permitiría que el momento de liberación de los gases no fuese muy alejado del inicio de la descomposición y no impediría la desarticulación del cadáver. Esta liberación abrupta de gases en los mosasaurios podría conllevar a la separación de la cola del resto del cuerpo y ser llevada al fondo marino para

su preservación mientras que el resto estaría a disposición de carroñeros y agentes de descomposición por más tiempo.

Beardmore *et al.* (2012) realizaron estudios tafonómicos sobre *Serpianosaurus*, un sauropterigio del Triásico medio de Suiza, con un nuevo método que incluye dos factores que se pueden reconocer en el registro fósil, que son la articulación y la completitud. Estos factores fueron clasificados cada uno en cinco categorías que representan porcentajes para cada factor (0=0%, 1=hasta 25%, 2=hasta 50%, 3=hasta 75% y 4=hasta 100%) y evaluaron para diferentes regiones del organismo las posibles combinaciones entre estos factores, siendo algunas imposibles (ej: 0% de completitud 100% de articulación). En su caso de estudio encontraron que la mayor diversidad posible de combinaciones correspondía a aquellas de las regiones cuello, dorsal y caudal; y que existen generalmente cuatro tendencias generales.

Las vértebras de mosasaurios recuperados en la Formación López de Bertodano se encuentran en algunos casos articuladas en pequeñas secciones (*e.g.* MLP 14-I-24-26). Es mucho más difícil estimar que tan completa se encuentra la región caudal, aunque se recuperan muchos elementos asociados. Se puede estimar, sin embargo, que los elementos se encuentran frecuentemente articulados (0%-25% de articulación) mientras que suelen encontrarse mucho más completos (25%-50% de completitud), lo que indica que la desarticulación ocurrió tras la deposición en el fondo marino, ya que de ocurrir en la columna de agua los restos estarían mucho más incompletos.

CONCLUSIONES

Para el Maastrichtiano tardío en la Cuenca James Ross al este de la Península Antártica habría tenido una diversidad de mosasaurios comparable a la de otros lugares del mundo, soportando las observaciones de Martin y Crame (2006) en las que las faunas de mosasaurios no se ven afectadas por el enfriamiento registrado en la Antártida para dicho momento. Esta diversidad estaría representada por al menos cinco géneros de mosasaurios diferentes, basada en restos craneanos y vertebrales. Estas conclusiones contrastan con la más reciente estimación de diversidad de mosasaurios para la Antártida, y son congruentes con estudios previos (Martin *et al.* 2002; Fernández y Gasparini 2012).

Los géneros presentes en la Antártida serían *Mosasaurus* Conybeare 1822, representado por los ejemplares MLP 14-I-24-41, MLP 83-I-12-(1/9-13/33) y MLP 16-I-25-12; *Moanasaurus* Wiffen 1980, representado por el ejemplar MLP 83-I-12-10/12; *Prognathodon* Dollo 1889, representado por el ejemplar MLP 98-I-10-1; *Plioplatecarpus* Dollo 1884, representado por el ejemplar MLP 14-I-24-26; y *Kaikaifilu* registrado por Otero *et al.* (2016).

La alta proporción y diversidad de mosasaurios mosasaurinos para el Maastrichtiano tardío es un hecho que es común en el resto del mundo y la Antártida no habría sido una excepción. La gran mayoría de los restos reportados en este trabajo y concuerdan una representación alta en el registro de mosasaurinos, seguidos en el registro por Plioplatecarpinos. Es interesante notar la presencia de tylosaurinos en la Antártida, nuevos hallazgos podrían demostrar para la Antártida de fines del Cretácico una fauna de tylosaurinos mayor a la esperada y encontrada en otras regiones del mundo.

La diversidad real de especies de mosasaurios es mucho más difícil de estimar debido a la pobre preservación de materiales, sin embargo, se puede asignar a MLP 14-I-24-41 como *Mosasaurus* cf. *hoffmanni*, con base en los caracteres morfológicos y a los resultados de los análisis filogenéticos. Estudios posteriores permitirán establecer con mayor certeza la asignación a una especie y la continuidad en la preparación de estos restos facilitarán el reconocimiento de caracteres diagnósticos para resolver esta problemática.

Bibliografía

Allison, P.A., Smith, C.R., Kukert, H., Deming, J.W., Bennett, B.A., 1991. Deep-water taphonomy of vertebrate carcasses: a whale skeleton in the bathyal Santa Catalina Basin. *Paleobiology* **17:** 78–89.

Archibald, D., Clemens, W.A., Padian K., Rowe T., MacLeod, N., Barret, P.M., Gale, A. Holroid, P., Sues, H.D., Arens, N.C., Horner, J.R., Willson, G.P, Goodwin, M.B., Brochu, C.A, Lofgren, D.L., Hurlrbert, S.H., Hartman, J.H., Eberth, D.A, Wignall, P.B., Currie, P.J., Weil, A. Prasad, G.V.R., Dingus, L., Courtillot, V., Millner, A., Millner An., Bajpai, S., Ward, D.J., Sahni, A., Fluteau, F., Keller, G., Adatte, T., Pardo, A., Samant, B., Schulte, P., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Barton, P.J., Bown, P.R., Bralower, T.J., Christeson, G.L., Claeys, P., Cockell, C.S., Collins, G.S., Deutsch, A., Goldin, T.J., Goto, K., Grajales-Nishimura, J.M., Grieve, R.A.F., Gulick, S.P.S., Johnson, K.R., Kiessling, W., Koeberl, C., Kring, D.A., MacLeod, K.G., Matsui, T., Melosh, J., Montanari, A., Morgan, J.V., Neal, C.R., Norris, R.D., Pierazzo, E., Ravizza, G., Rebolledo-Vieyra, Reimold, W.U., Robin, E., Salge, T., Speijer, R.P., Sweet, A.R., Urrutia-Fucugauchi, J., Vajda, V., Whalen, M.T., Willumsen, P. S., 2010. Cretaceous extinctions: Multiple causes. *Science*, **238:** 973-976.

Bardet, N., Falconnet, J., Fischer, V., Houssaye, A., Jouve, S., Suberbiola, X.P., Pérez-García, A., Rage, J.C., Vincent, P., 2014. Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Research* **26**: 869–887.

Bardet, N., Houssaye, A., Vincent, P., Suberbiola, X.P., Amaghzaz, M., Jourani, E., Meslouh, S., 2015. Mosasaurids (Squamata) from the Maastrichtian phosphates of Morocco: biodiversity, palaeobiogeography and palaeoecology based on tooth morphoguilds. *Gondwana Research*, **27:** 1068-1078.

Beardmore, S.R., Orr, P.J., Manzocchi T., Furrer, H., Johnson, C., 2012 Death, decay and disarticulation: Modeling the skeletal taphonomy of marine reptiles demonstrated using *Serpianosaurus* (Reptilia: Sauropterygia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **337-338**: 1-13.

Código S original por Becker, R.A., Wilks, A.R., version de R por Brownrigg, R., mejoras y optimización Minka, T.P, Deckmyn, A., 2016. maps: Draw Geographical Maps. R package version 3.1.1. https://CRAN.R-project.org/package=maps.

Bell, G.L.Jr., 1997. A phylogenetic revision of North American and Adriatic Mosasauroidea. En: Callaway, J.M. y Nicholls, E.L. (eds), Ancient Marine Reptiles. Academic Press (New York/London/San Diego): 281-292.

Bell, G.L.Jr., Polcyn, M.J., 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.

Benedetto, J.L., 2010. El continente de Gondwana a través del tiempo: una introducción a la geología histórica. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, pp. 385.

Bremer, K. 1994. Branch Support and Tree Stability. *Cladistics* **10**: 295-304.

Bowman, V.C., Francis J.E., Riding J.B., Hunter S.J., Haywood A.M. 2012. A latest Cretaceous to earliest Paleogene dinoflagellate cyst zonation from Antarctica, and implications for phytoprovincialisms un the high southern latitudes. *Review of Palaeobotany and Palynology* **171**: 40-56.

Bowman, V.C., Francis J.E., Riding J.B. 2013. Late Cretaceous winter sea ice in Antarctica? *Geology,* **41**: 1227-1230.

Bowman, V.C., Francis J.E., Askin R.A., Riding J.B., Swindles G.T. 2014. Latest Cretaceous-earliest Paleogene vegetation and climate change at the high southern latitudes: Palynological evidence from Seymour Island, Antactic Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* **408**: 26-47.

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

Caldwell, M.W., Bell, G.L.Jr., 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**: 532-544.

Caldwell, M.W., Dal Sasso C., 2004. Soft-tissue preservation in a 95 million year old marine lizard: form, function and aquatic adaptation. *Journal of Paleontology,* **24**: 980-985.

Caldwell, M.W., Palci, A., 2007. A new basal mosasauroid from the Cenomanian (U. Cretaceous) of Slovenia with a review of mosasauroid phylogeny and evolution. *Journal of Vertebrate Paleontology,* **27**: 863–883.

Crame, J.A., Lomas, S.A., Pirrie, D., Luther, A., 1996. Late Cretaceous extinction patterns in Antarctica. *Geological Society of London Journal*, **153:** 503–506.

Conybeare, W.D., 1822. *Mosasaurus*. —The saurus of the Meuse, the Maestricht animal of Cuvier. En: Parkinson, J. (ed): *An introduction to the Study of Fossil Organic Remains*. London: Sherwood, Neely and Jones, and W. Phillips. 298 pp.

Cope, E.D., 1881. A new Clidastes from New Jersey. *The American Naturalist* **15**: 587-588.

Dingle, R.V., Lavelle, M., 1998. Late Cretaceous– Cenozoic climatic variations of the northern Antarctic Peninsula: New geochemical evidence and review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* **141:** 215-232.

Dollo, L., 1884. Le mosasaure. *Revue des Questions Scientifiques*, **16**: 648-653.

Dollo, L., 1889. Note sur les vertébrés récemments offerts au Musée de Bruxelles par M. Alfred Lemonnier. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie,* **3**: 181-182.

Dutchak, A.R., Caldwell, M.W., 2009. A redescription of Aigialosaurus (= Opetiosaurus) bucchichi (Kornhuber, 1901) (Squamata: Aigialosauridae) with comments on mosasauroid systematics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, ***29*****:** 437-452.

Elliot, D.H., 1988. Tectonic setting and evolution of the James Ross Basin, nortehrn Antarctic Peninsula. *Geological Society of America, Memoirs,* **169**: 541-555.

Elliot, D.H., Kyte, F.T., Zinsmeister, W.J., 1994. Iridium and dinocyst at the Cretaceous-Tertiary Boundary on Seymour Island, Antarctica: Implications for the K-T event. *Geology,* **22**: 675-678.

Elliot, D. H., Trautman, T.A., 1982. Lower Tertiary strata on Seymour Island, Antarctic Peninsula. En: Craddock C. (ed.): Antarctic Geoscience. University of Wisconsin Press, Madison. p. 287-297.

Farquharson, G.W., 1982. Late Mesozoic sedimentation in the northern Antarctic Peninsula and its relationship to the southern Andes. *Journal of the Geological Society, London*, **139**: 721-727.

Farris, J.S., 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. En: Platnick, N.I. y Funk, V.A. (eds.): Advances in Cladistics. Columbia University Press. New York, pp. 1-36.

Felsenstein, J., 1985. Estimation of confidence in phylogeny: the complete-and-partial bootstrap technique. *Evolution,* **39**:783–791.

Fernández, M.S., Martin, J.E., Casadío, S., 2008. Mosasaurs (Reptilia) from the late Maastrichtian (Late Cretaceous) of northern Patagonia (Río Negro, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences,* **25**: 176-186

Fernández, M.S., Martin, J.E., 2009. Description and phylogenetic relationships of *Taniwhasaurus antarcticus* (Mosasauridae, Tylosaurinae) from the upper Campanian (Cretaceous) of Antarctica. *Cretaceous Research,* **30**: 717-726.

Fernández, M.S., Gasparini, Z., 2012. Campanian and Maastrichtian mosasaurs from Antarctic Peninsula and Patagonia, Argentina. *Bulletin de la Sociètè Gèologique de France,* **183***:* 93-102.

Frey, E., Mulder, **E.W.A., Stinnesbeck, W., Salazar, C., Quinzio-Sinn, L.A.H., 2016**. A mosasaur, cf. Plotosaurus, from the Upper Maastrichtian Uiriquina Formation in Central Chile. *Cretaceous Research,* **61:** 17-25.

Ghallager, W.B., Miller, K.G., Sherrell, R.M., Browning, J.V., Field, M.P., Olsson, R.K., Sugarman, P.J., Tuorto, S., Wahyudi, H., 2012. On the last mosasaurs: Late Maastrichtian mosasaurs and the Cretaceous-Paleogene boundary in New Jersey. *Bulletin de la Sociètè Gèologique de France,* **183***:* 145-150.

Gasparini, Z., Del Valle, R., 1980. Mosasaurios: primer hallazgo en el Continente Antártico. *Antártica*, **11**: 16-20.

Gasparini, Z., Del Valle, R., 1984. Mosasaurios (Reptilia, Sauria) en el Continente Antártico. *IX Congreso Geológico Argentino*, S.C. Bariloche, Argentina, **4**: 423-430.

Gervais, P., 1852. *Zoologie et Paléontologie Françaises (Animaux Vertébrés), ou Nouvelles Recherches sur les Animaux Vivants et Fossiles de la France*. First edition. Paris: Libraire Arthus Bertrand, 271 pp.

Goloboff, P., Catalano, S., 2016. TNT, versión 1.5, with a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics,* **32:** 221-238.

Grigoriev, D.V., 2013. Redescription of *Prognathodon lutugini* (Squamata, Mosasauridae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS,* **317**: 246-261.

Grigoriev, D.V., 2014. Giant *Mosasaurus hoffmanni* (Squamata, Mosasauridae) from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Penza, Russia. *Proceedings of the Zoological Institute RAS,* **318**: 148-167.

Haber, A., Polcyn, M.J., 2005. A new marine varanoid from the Cenomanian of the Middle East. *Netherlands Journal of Geosciences,* **83**: 247-255.

Hallam, A., Wignall, P., 1997. Mass extinctions and their aftermath. Oxford University Press, Oxford U.K., 320 pp.

Holmes, R., 1996. *Ploplatecarpus primaevus* (Mosasauridae) from the Bearpaw Formation (Campanian, Upper Cretaceous) of the North American Western Interior seaway. *Journal of Vertebrate Paleontology,* **16**: 673-687.

Houssaye, A., 2013. Bone histology of aquatic reptiles: what does it tell us about secondary adaptation to an aquatic life?. *Biological Journal of the Linnean Society*, ***108*****:** 3-21.

Houssaye, A., Buffrenil V., Rage, J.C, Bardet, N., 2008. An analysis of vertebral 'Pachyostosis' in *Carentonosaurus mineaui* (Mosasauroidea, Squamata) from the Cenomanian (Early Late Cretaceous) of France, with comments on its phylogenetic and functional significance. *Journal of Vertebrate Paleontology,* **28**: 685-691.

Ikejiri, T., Lucas, S. G., 2015. Osteology and taxonomy of *Mosasaurus conodon* Cope 1881 from the Late Cretaceous of North America. *Netherlands Journal of Geosciences,* **94:** 39-54.

Ineson, J.R., Crame, J.R., Thomson, M.R.A., 1986. Lithostratigraphy of the Cretaceous strata of west James Ross Island. *Cretaceous Research*,**7**: 141-159.

Jiménez-Huidobro, P., Caldwell, M.W., 2016. Reassessment and reassignment of the early Maastricthian mosasaur *Hainosaurus Bernardi* Dollo, 1885, to *Tylosaurus* Marsh, 872. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **36**: 1-13

Konishi, T., Tanimoto, M., Utsunomiya, S., Sato, M., Watanabe, K., 2012. A large mosasaurine (Squamata: Mosasauridae) from the latest Cretaceous of Osaka Prefecture (SW Japan), *Paleontological Research,* **16**: 79-87.

Kriwet, J., Lirio, J.M., Nuñez, H.J., Puceat, E., Lècuyer, C., 2006. Late Cretaceous Antarctic fish diversity. *Geological Society, London, Special Publications,* **258**: 83-100.

Le Blanc, A.R.H., Caldwell, M.W., 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**: 82-104.

Lee, M.S.Y., Bell, G.L.Jr., Caldwell, M.W., 1999. The origin of snake feeding. *Nature*, **400**: 655-659

Linnaeous, C., 1758. *Systema Naturae, Secundum Classes,Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis,Synonymis, Locis. Tomus I. Editio Decima, Reformata*. Stockholm: Laurentii Salvii, 824 pp.

Lindgren, J., 2009. Cranial osteology of the giant mosasaur *Plesiotylosaurus* (Squamata, Mosasauridae). *Journal of Paleontology,* **83**: 448-456.

Lindgren, J., Siverson, M., 2002. *Tylosaurus ivoensis*: a giant mosasaur from the early Campanian of Sweden. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **93:** 73–93.

Lindgren, J., Caldwell, M. W., Jagt, J. W., 2008. New data on the postcranial anatomy of the California mosasaur *Plotosaurus bennisoni* (Camp, 1942) (Upper Cretaceous: Maastrichtian), and the taxonomic status of *P. tuckeri* (Camp, 1942). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28***:* 1043-1054

Lindgren, J., Jagt J.W.M., Caldwell, M.W., 2007. A fishy mosasaur: the axial skeleton of Plotosaurus (Reptilia, Squamata) reassessed. *Lethaia,* **40** :153-60.

Lindgren, J., Kaddumi, H.F., Polcyn, M.J., 2013. Soft tissue preservation in a fossil marine lizard with a bilobed tail fin. *Nature communications,* **4**:2423

Lindgren, J., Polcyn, M.J., Yooung, B.A., 2011. Landlubbers to leviathans: evolution of swimming in mosasaurine mosasaurs. *Paleobiology,* **37**: 445-469.

Lingham-Soliar, T., 2000. The mosasaur *Mosasaurus lemonnieri* (Lepidosauromorpha, Squamata) from the Upper Cretaceous of Belgium and The Netherlands. *Paleontological Journal,* **34**(Suppl): 225–37.

Macellari, C.E., 1988. Stratigraphy, sedimentology and paleoecology of Upper Cretaceous/Paleocene shelf-deltaic sediments of Seymour Island (Antarctic Peninsula). *Geological Society of America*, *Memoir,* **169:** 25-53.

MacLeod, K.G., Huber, B.T., Ward, P.D., 1996. The biostratigraphy and paleobiogeography of Maastrichtian inoceramids. *Geological Society of America, Special Paper,* **307**: 361-373.

Mantell, G.A., 1829. A tabular arrangement of the organic remains of the county of Sussex. *Transactions of the Geological Society, Second Series,* **3:** 201–16.

Marenssi, S.A., Salani, F.M., Santillana, S.N., 2001. Geología del cabo Lamb, Isla Vega, Península Antártica. Instituto Antártico Argentino. Contribución **530**: 1-43.

Martin, J.E., 2006. Biostratigraphy of the Mosasauridae (Reptilia) from the Cretaceous of Antarctica. *Special Publications of the Geological Society of London* **258**: 101-108.

Martin, J.E., Bell, G.L.Jr., Case, J.A., Fernández, M.S., Gasparini, Z., Reguero, M., Woodburne, M.O., 2002. Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia) from the Antarctic Peninsula. *Royal Society of New Zealand Bulletin*, **35:** 293-299.

Martin, J.E., Crame, J.A., 2006. Palaeobiological significance of high-latitude Late Cretaceous vertebrate fossils from the James Ross basin, Antarctica. *Geological Society Special Publications***, 258:** 109-124.

Massare, J.A, 1987. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology, **7***: 121-137.

Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Marenssi, S.A., Olivero, E.B., Maestro, A., 2007. Nuevo mapa geológico escala 1:20.000 de la Isla Marambio (mar de Weddell, Antártida). *6° Simposio Argentino y 3° Latinoamericano sobre Investigaciones Antárticas.* En: Resumen Expandido N° GEORE827, Buenos Aires: 1-4.

Mulder, E.W.A., Coernelissen, D., Verding, L., 2004. Is *Mosasaurus lemonnieri* a juvenile *Mosasaurus hoffmanni*? A discussion. In: Schulp, A.S. and Jagt, J.W.M. (eds.): First Mosasaur Meeting, Maastricht, 8–12 May, Abstract book and field guide: 62–66.

O'Gorman, J.P., 2016. Upper Cretaceous elasmosaurids phylogeny and paleobiogeographic relationships. *Libro de Resúmenes y Programa del Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina:* 171.

Olivero, E.B., 2012. Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretaceous Research,* **34:** 348-366.

Olivero, E.B., Medina, F.A., 2000. Patterns of Late Cretaceous ammonite biogeography in southern high latitudes: the family Kossmaticeratidae in Antarctica. *Cretaceous Research,* **21**: 269-279.

Olivero, E.B., Ponce, J.J., Martinioni, D.R., 2008. Sedimentology and architecture of sharp-based tidal sandstones in the Upper Marambio Group, Maastrichtian of Antarctica. *Sedimentary Geology,* **210**: 11-26.

Oppel, M., 1811. Die Ordnungen, Familien, und Gattungen der Reptilien als Prodrom Einer Naturgeschichte Derselben. Munich: Joseph Lindauer, 86 pp.

Otero, R.A, Soto-Acuña, S., Rubilar-Rogers, D., Gutstein, C.S., 2016. *Kaikaifilu hervei* gen. et sp. nov., a new large mosasaur (Squamata, Mosasauridae) from the Upper Maastrichtian of Antartica. *Cretaceus Research,* **70**: 209-225.

Palci, A., Caldwell, M.W., 2010. Redescription of *Acteosaurus tommasinni* von Meyes, 1860, and a discussion of evolutionary trends within the clade Ophidiomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology,* **30**: 94-108.

Palci, A., Caldwell, M.W., Papazzoni, C.A., 2013. A New genus and subfamily of mosasaurs from the upper Cretaceous of northern Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology,* **33**: 599-612.

Polcyn, M.J., Bell, G.L.Jr., 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**: 321–333.

Polcyn, M. J., Everhart, M. J., 2008. Description and phylogenetic analysis of a new species of *Selmasaurus* (Mosasauridae: Plioplatecarpinae) from the Niobrara Chalk of western Kansas. In: Everhart, M.J. (ed.), Proceedings of the Second Mosasaur Meeting, Fort Hays Studies. Fort Hays State University, Hays, Kansas, Special Issue **3**: 13–28.

Polcyn, M.J., Lindgren, J., Bardet, N., Cornelissen, D., Verding, L., Schulp, A.S., 2012. Description of new specimens of *Halisaurus arambourgi* Bardet & Pereda Suberbiola, 2005 and the

relationships of Halisaurinae. En: Bardet, N. (Ed.), *Proceedings of the Third Mosasaur MeetingBulletin de la Société Géologique de France,* **183:** 123–136.

Polcyn, M.J., Jacobs, L.L., Araújo, R., Schulp, A.S., Mateus, O., 2014. Physical drivers of mosasaur evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **400:** 17-27.

R Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Rieppell, O., Zaher, H., 2000. The braincase of mosasaurs and *Varanus,* and the realshionships of snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* **129**: 489-514.

Rieppell, O., Zaher, H., 2001. Re-Building the bridge between mosasaurs and snakes. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie Abhandlungen.,* **221**: 111-132.

Rinaldi, C.A., Massabie, A., Morelli, J., Rosenman, H.L., Del Valle, R.A., 1978. Geología de la isla Vicecomodoro Marambio. Instituto Antártico Argentino, contribución **217:** 1-44.

Russell, D.A., 1967. Systematics and morphology of American mosasaurs. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History,* **23**: 1-241.

Schäfer, W., Craig, G.Y., 1972. Ecology and Paleoecology on Marine Environments. *University of Chicago Press.* Chicago, 568 pp.

Schulp, A.S., Mulder, E.W.A., Schwenk, K., 2005. Did mosasaurs have forked tongues? *Netherlands Journal of Geosciences,* **84**: 359-371.

Schulp, A.S., Polcyn, M.J., Mateus, O., Jacobs, L.L., Morais, M.L., da Silva Tavares, T., 2006. New mosasaur material from the Maastrichtian of Angola, with notes on the phylogeny,

distribution and palaeoecology of the genus *Prognathodon*; in A. S. Schulp (ed.), On Maastricht Mosasaurs. *Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg,* **45**: 57- 67.

Schulp, A.S., Polcyn, M.J., Mateus, O., Jacobs, L.L. & Morais, M.L., 2008. A new species of Prognathodon (Squamata, Mosasauridae) from the Maastrichtian of Angola, and the affinities of the mosasaur genus *Liodon*. *Everhart, M. (ed.): Proceedings of the Second Mosasaur Meeting. Fort Hays Studies, Special Issue* **3**: 1-12.

Schulp, A.S., Jagt J.W.M., 2014. New material of *Prognathodon* (Squamata, Mosasauridae) from the type Maastrichtian of the Netherlands. *Netherlands Journal of Geosciences*: 1-3.

Sheldon, A., 1997. Ecological implications of Mosasaur bone microestructure. En: Callaway, J. y Nicholls, E. (eds.): *Ancient Marine Reptiles,* Academic Press. San Diego, p. 333-354.

Street, H.P., Caldwell, M.W., 2016. Rediagnosis and redescripion of *Mosasaurus hoffmannii* (Squamata: Mosasauridae) and an assessment of species assigned to the genus *Mosasaurus. Geological Magazine Cambridge University Press*: 1-37.

Sullivan, R., 1989. A reassessment of reptilian diversity across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Contributions to Science*, Natural History Museum of Los Angeles County, **391:** 1-26.

Varela, S., González-Hernández, J., Fabris-Sgarbi, L., 2016. paleobioDB: Download and Process Data from the Paleobiology Database. R package version 0.5.0. https://CRAN.R-project.org/package=paleobioDB.

Welles, S.P., Gregg, D.R., 1971. Late Cretaceous marine reptiles of New Zealand. *Records of the Canterbury Museum,* **9**: 1–111.

Williston, S.W., 1897. Range and distribution of the mosasaurs. *Kansas University Quarterly*, **6**: 177-189.

Wiffen, J., 1980. *Moanasaurus,* a new genus of marine reptle (Family Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics,* **23:** 507-528.

Wiffen, J., 1990. New mosasaurs (Reptilia; Family Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of North Island New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics,* **33:** 67–85.

Yvany, L.C., Symaeys, S.V., Domack, E.W., Samson, S.D., 2006. Evidence for an earliest Oligocene ice sheet on the Antarctic Peninsula**.** *Geology,* **34:** 377-380.

Zinsmeister, W.J., Macellari, C.E., 1988. Bivalvia (Mollusca) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Geological Society of America*, *Memoir.* **169**: 253- 84.