

# Oftalmosáuridos (Ichthyosauromorpha: Ichthyosauria) del Jurásico Tardío–Cretácico Temprano de Patagonia Argentina: disparidad, diversidad y evolución

Lic. Lisandro Campos

Trabajo de Tesis  
para optar al Título de Doctor en Ciencias Naturales

Dirigido por las Dras. Marta Fernández  
y  
Yanina Herrera



TOMO I

  
Facultad de Ciencias  
**Naturales y Museo**

*“De los diversos instrumentos del hombre, el más asombroso es, sin duda, el libro. Los demás son extensiones de su cuerpo. El microscopio, el telescopio, son extensiones de su vista; el teléfono es extensión de la voz; luego tenemos el arado y la espada, extensiones de su brazo. Pero el libro es otra cosa: el libro es una extensión de la memoria y de la imaginación.”*

Jorge Luís Borges

## **AGRADECIMIENTOS**

Este apartado es por y para todas aquellas personas quienes de alguna forma u otra me acompañaron, alentaron y sostuvieron durante la gesta y ejecución de este escrito y mi carrera. Todos ustedes son y serán siempre.

A mis padres, Amanda y José, a quienes les debo todo. Papá, no habría podido imaginar a un maestro tan basto y generoso como lo sos. Me regalaste los libros y me enseñaste a amar la literatura. Mamá, me diste TODO para poder vivir enamorado de la naturaleza (¡y del cine!). Gracias por siempre apoyar mis decisiones y ayudarme a encontrar el valor para ejecutarlas.

A Cami, Euge, Caro y Valen, mis hermanitos, gracias por todo su inabarcable cariño y aliento. Ustedes son uno de los principales motores de mi persona.

A Vanessa, mi compañera, cualquier cosa que pudiese decirte quedaría corta y no haría honor a todo lo que sos y has hecho por mí. En tu persona hay una extensión de todo aquello que amo y admiro. Por supuesto a su lado, están Iris y Milo, dos entidades nacidas de un barro distinto al de nuestra carne y cuya presencia hace del mundo un lugar más bello. Ustedes son todas las bibliotecas y sus universos, las ruinas circulares y el oro de los tigres.

A Mirta, Carlos y Alicia, mi familia por elección, gracias por todo el inmenso apoyo y afecto que me han brindado a lo largo de todo mi trabajo.

A Flor, Coty y Dali, un terremoto que arrasa con todo dolor. Gracias por siempre bancarme y fomentar el desarrollo de mis estudios y carrera.

A Puli, Vir, Marce y Julio, gracias por haberme alentado en cada paso de mi formación y a perseguir mi ambición de convertirme en biólogo.

A aquellas fraternidades que me obsequió la carrera, no podría establecer (ni existe) un orden en su contribución a mi persona. Nico Bauzá y Mauri Bigurrarena, amistad y compañía, divino tesoro. No puedo registrarlos en mi memoria sin sonreír. Flor Díaz y Car Baliotte inagotables e infinitas al momento de brindarme su amor y amistad. Juch Millán, Juli Castro y Cla McCarthy mi santísima trinidad, las Moiras junto a las que tejimos incontables hilos. A Agus Ruella, un martillazo de puro metal al servicio de la amistad y la risa. More Dasso, Yermi Acebal, Rgo Fleitas y Anis Rodriguez Quinteros las máquinas más bellas y contagiosas de alegría. Jessi Brola, uno de los oídos más atentos

a los que alguna vez le hablé. Fer Lomoc, *rara avis* por donde se lo mire, inculcador de escepticismo y ciencia. Peter Cayetano, *mon ami*, donde usted pisa, la hierba y helechos crecen felizmente.

Florpa Paolucci, Euge Pereyra y Lu Fernández Dumont, ustedes alegraron cada jornada dentro y fuera del laboratorio. Gracias por tantas risas, charlas y conocimientos compartidos.

Quisiera también extender este agradecimiento a dos pilares de mi formación, carrera y trabajo como lo son mis directoras, Marta Fernández y Yanina Herrera. Marta, gracias por haber confiado en mí y permitirme desarrollarme personal y profesionalmente en este camino que compartimos desandando los senderos que otrora navegaron nuestros queridos ictiosaurios. Por alentarme y desafiarme a encontrar siempre la mejor versión de mí. Por sobre todas las cosas, gracias por permitirme conocer y maravillarme con la belleza de nuestra inabarcable Patagonia, por las charlas sobre Fellini, el cine alemán, la fotografía e historia. ¡Ya llegaremos a patear la costa norte de la Península Ibérica en busca de nuevos compañeros jurásicos! Yana, gracias por guiarme y apoyarme a lo largo y ancho de este sinuoso camino. Gracias por toda tu dedicación y paciencia para enseñarme y formarme. Gracias por siempre prestarme tus oídos, por brindarme consejo y las infinitas charlas a las escalinatas del Anexo I.

También deseo extender mi gratitud hacia todas aquellas personas pertenecientes a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, que me han acompañado durante mi carrera como estudiante de grado y postgrado. Ceci Morgan, persona de una bondad enorme y mi ejemplo personal como docente. Sergio Vizcaíno y Jorge Ronderos, quienes me abrieron las puertas de las cátedras a su cargo y me permitieron experimentar la docencia. Lucho Rasia, Sole Gouiric, Néstor Toledo, José O’Gorman, Nahuel Muñoz, Javier Gelfo, Alejandro Otero, Chino Gasparini, Michelle Arnal y Paula Bona, todos ellos excelentes docentes que me han acompañado y compartido sus conocimientos dentro y fuera de las aulas y laboratorios. Zulma Gasparini, quien siempre atendió a mis consultas y dudas relativas a los ictiosaurios, y con quien era imposible hablar y no sentir un amor renovado por la paleontología. Marcelo Reguero quien me permitió estudiar los ejemplares bajo su cuidado y siempre tiene palabras de aliento, una sonrisa y un café para compartir. Leo Acosta y Juanjo Moly quienes prepararon materiales descritos en este trabajo y me brindaron su experiencia tanto en el laboratorio como en las campañas.

Asimismo, deseo agradecer a los siguientes compañeros, colegas y amigos de diferentes instituciones. Marianella Talevi y Juan Ison (Universidad Nacional de Río Negro), Verónica Vennari y Marcelo de la Fuente (Instituto de Evolución, Ecología Histórica y Ambiente) con quienes compartí trabajos, campañas, hallazgos, viajes y congresos. Martín Ezcurra (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”) por permitirme el acceso a los materiales bajo su cuidado y ser un constante apoyo y fuente de consulta. Marcelo Miñana (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”) por su ayuda durante mis visitas a las colecciones del MACN (si no se tiene cuidado uno termina sabiendo más sobre cine y literatura que sobre el material que fue a estudiar). Alberto Garrido director del Museo Provincial de Ciencias Naturales “Dr. Prof. Juan A. Olsacher”, y a todo su personal, quienes siempre me reciben en Zapala con los brazos abiertos y me permiten estudiar la INMENZA cantidad de ejemplares de esa institución. Dani Cabaza (Museo Paleontológico "Héctor Cabaza") por permitirme acceder al material bajo su cuidado, sus historias y su fotografía. Diego Pol, Evangelos Vlachos y Juliana Sterli (Museo paleontológico “Egidio Feruglio”) quienes siempre atendieron a mis consultas y dudas relativas a varios aspectos de este trabajo de tesis. Dino Degrange (Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra-UNC) por su ayuda y consejos con el trabajo de modelos tridimensionales y tomografías computadas. Guillermo Campos (Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Juan Cornelio Moyano”) por brindarme acceso a los materiales bajo su cuidado y su enorme ayuda durante mi estadía en Mendoza. Hugo Benítez (Universidad Católica de Maule, Chile), un apasionado de la morfometría geométrica, quien disemina y contagia conocimiento a su paso.

Quiero extender este agradecimiento también a aquellos colegas y amigos que brindaron su apoyo y colaboración a lo largo de los años de este trabajo de tesis: Erin Maxwell (Staatliches Museum für Naturkunde), Judith Pardo Pérez (Universidad de Magallanes), Valentin Fischer (Université de Liège), Judy Massare (Department of Earth Sciences, State University of New York), Lene Delsett (University of Oslo), Jair Barrientos-Lara (Universidad Nacional Autónoma de México), María Páramo, Cristian Benavides y Javier Guerrero (Universidad Nacional de Colombia), Rodrigo Otero (Museo Nacional de Historia Natural, Chile).

Finalmente, deseo hacer llegar mi agradecimiento al personal y autoridades del CONICET, la Universidad Nacional de La Plata y la Facultad de Ciencias Naturales y Museo.

**ÍNDICE**

AGRADECIMIENTOS.....	3
RESUMEN.....	10
ABSTRACT.....	14
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN.....	17
1.1. LOS ICHTHYOSAUIROMORPHA.....	18
1.2. INTRODUCCIÓN A LOS OPHTHALMOSAURIDAE.....	20
1.3. DE “LAGARTOS ANGUILIFORMES” A OJOS COLOSALES: CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL PATRÓN CORPORAL DE LOS OFTALMOSÁURIDOS.....	23
1.4. ANTECEDENTES EN EL ESTUDIO DE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS OPHTHALMOSAURIDAE.....	25
1.5. ANTECEDENTES EN EL ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD Y DISPARIDAD DE LOS OPHTHALMOSAURIDAE.....	27
1.6. BREVE HISTORIA DEL ESTUDIO DE LOS OPHTHALMOSAURIDAE DEL JURÁSICO TARDÍO–CRETÁCICO TEMPRANO DE ARGENTINA.....	29
1.7. OBJETIVO E HIPÓTESIS GENERAL: ESTRUCTURA DE ESTA TESIS.....	30
CAPÍTULO 2: MATERIAL Y MÉTODOS.....	32
2.1. MATERIAL.....	33
2.1.1. Material estudiado de primera mano.....	33
2.1.2. Material estudiado a través de imágenes.....	38
2.1.3. Abreviaturas institucionales.....	42
2.2. MÉTODOS.....	44
2.2.1. Métodos utilizados en las descripciones anatómicas.....	44
2.2.1.1. Terminología anatómica.....	44
2.2.1.2. Orientación e identificación de estructuras anatómicas.....	45
2.2.1.2.1. Términos para la orientación.....	45
2.2.1.2.2. Orientación del húmero y del fémur.....	46
2.2.1.2.3. Identificación de los centros vertebrales.....	46
2.2.1.3. Imágenes.....	47
2.2.1.4. Abreviaturas anatómicas.....	48
2.2.2. Métodos para los análisis filogenéticos.....	50
2.2.2.1. Taxones y caracteres incluidos en el análisis filogenético.....	50
2.2.2.2. Búsqueda de árboles más parsimoniosos.....	51
2.2.2.3. Medidas de soporte.....	51
2.2.2.4. Taxones inestables.....	51

2.2.2.5. Calibración de árboles .....	51
2.2.3. Métodos para los análisis de disparidad.....	52
2.2.4. Métodos para los análisis de diversidad.....	53
2.2.4.1. Análisis de la diversidad.....	53
2.2.4.2. Protocolo para el análisis de la diversidad.....	54
2.2.4.3. Corrección por muestreo .....	55
2.2.4.4. Tasa de cladogénesis .....	55
CAPÍTULO 3: MARCO GEOLÓGICO .....	57
3.1. INTRODUCCIÓN .....	58
3.2. CUENCA NEUQUINA.....	58
3.2.1. FORMACIÓN VACA MUERTA.....	60
3.2.1.1. Localidades de interés y paleoambiente .....	60
3.3. CUENCA AUSTRAL.....	64
3.3.1. FORMACIÓN RÍO BELGRANO .....	65
CAPÍTULO 4: SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	66
4.1. INTRODUCCIÓN .....	67
4.2. EJEMPLARES.....	67
4.3. RESULTADOS .....	68
4.3.1. <i>Caypullisaurus bonapartei</i> .....	68
4.3.2. <i>Arthropterygius thalassonotus</i> .....	98
4.3.3. <i>Sumpalla argentina</i> .....	111
4.3.4. Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A .....	121
4.3.4. <i>Catutosaurus gaspariniaie</i> .....	133
4.3.6. “ <i>Ancanamunia mendozana</i> ” .....	136
4.3.7. “ <i>Platypterygius</i> ”/ <i>Myobradypterygius hauthali</i> .....	143
4.3.8. Ophthalmosauridae cf. <i>Sumpalla</i> .....	154
4.3.9. Ophthalmosauridae indet.....	165
CAPÍTULO 5: FILOGENIA .....	170
5.1. INTRODUCCIÓN .....	171
5.2. RESULTADOS .....	176
5.2.1. Análisis filogenético.....	176
5.2.2. Análisis de taxones inestables.....	181
5.3. DISCUSIÓN .....	181
5.5. CONCLUSIONES .....	186
CAPÍTULO 6: DISPARIDAD .....	187

6.1. INTRODUCCIÓN .....	188
6.2. RESULTADOS .....	189
6.2.1. Análisis de la matriz completa .....	189
6.2.2. Análisis de la matriz datos cráneo-dentales .....	190
6.2.3. Análisis de la matriz de datos post-craneales.....	191
6.3. DISCUSIÓN .....	191
6.3.1. Exploración, ocupación y cambios en el morfoespacio de los Ophthalmosauridae.....	191
6.5. CONCLUSIONES .....	198
CAPÍTULO 7: DIVERSIDAD .....	199
7.1. INTRODUCCIÓN .....	200
7.2. RESULTADOS .....	202
7.2.1. Análisis de la diversidad taxonómica.....	202
7.2.2. Análisis de la diversidad filogenética.....	203
7.2.3. Corrección por muestreo .....	203
7.2.4. Tasa de cladogénesis .....	206
7.3. DISCUSIÓN .....	206
7.3.1. Patrón general de diversidad de los Ophthalmosauridae y su radiación .....	206
7.3.2. Diversidad a lo largo del límite Jurásico/Cretácico .....	209
7.4. CONCLUSIONES .....	211
CAPÍTULO 8: DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES .....	212
8.1. DISCUSIÓN GENERAL Y PERSPECTIVAS FUTURAS.....	213
8.2. CONCLUSIONES .....	220
BIBLIOGRAFÍA .....	223

## RESUMEN

Los Ophthalmosauridae (Ichthyosauromorpha: Ichthyosauria) conforman el linaje más joven de ictiosaurios y uno de los últimos hitos en la historia evolutiva de estas formas icónicas de tetrápodos adaptados secundariamente a la vida en el medio marino. Los registros de este clado abarcan todos los continentes, incluyendo la Antártida, y el rango cronoestratigráfico del mismo se extiende desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico Superior.

La gran mayoría de los ejemplares colectados alrededor del mundo corresponde al hemisferio norte, donde varios yacimientos excepcionales (e.g. Solnhofen, Oxford Clay) han brindado cientos a miles de ejemplares, con un excelente nivel de preservación. Por otro lado, en el hemisferio sur los registros son comparativamente menos cuantiosos. Pese a esto, varias localidades fosilíferas en Australia, Chile y Argentina han brindado numerosos ejemplares con un nivel de preservación excepcional. Particularmente en Argentina, la historia de los hallazgos de ictiosaurios es de larga data y se remonta a finales del siglo XIX, aunque los restos del primer oftalmosáurido no fueron reportados hasta entrada la década de 1920. La mayor parte de los oftalmosáuridos hallados en el territorio argentino provienen de la Cuenca Neuquina, la cual comprende sectores de Chile y de las provincias argentinas de La Pampa, Río Negro, Mendoza y Neuquén. Esta cuenca es considerada como el área fuente del mayor y más diverso grupo de reptiles marinos jurásicos del hemisferio sur. La Formación Vaca Muerta, depositada durante el Jurásico Tardío–Cretácico Temprano en la Cuenca Neuquina, es la unidad litoestratigráfica de la cual se ha recuperado el mayor número de ejemplares de oftalmosáuridos en Argentina, en localidades de las provincias de Neuquén y Mendoza. A estos ejemplares debe sumarse un único taxón proveniente de la Formación Río Belgrano (Cretácico Temprano), en la provincia de Santa Cruz.

Los especímenes objeto de estudio de esta tesis representan una de las asociaciones de oftalmosáuridos más diversa del mundo y dan cuenta de un momento clave en la evolución del linaje, como lo es el intervalo Jurásico Tardío–Cretácico Temprano. Durante la última década se han dado a conocer numerosos ejemplares y nuevos taxones, producto tanto de la prospección de nuevas localidades fosilíferas como de la revisión de colecciones históricas alrededor del mundo. La mayoría de estos descubrimientos corresponden al intervalo Jurásico Tardío–Cretácico Temprano. Consecuentemente al aumento en la información disponible, varias hipótesis filogenéticas

y esquemas taxonómicos han sido presentados, aunque las relaciones internas de los Ophthalmosauridae siguen siendo inestables y no existe un consenso generalizado entre los especialistas en cuanto a la delimitación de los taxones. Asimismo, aspectos clave para el entendimiento de la historia evolutiva del grupo, como su disparidad morfológica y diversidad, permanecen aún poco explorados a la luz de estos nuevos descubrimientos.

En este contexto, el objetivo general de este trabajo de tesis es brindar una comprensión más profunda de la historia evolutiva de los oftalmosáuridos a través del análisis de su disparidad morfológica y de su diversidad taxonómica y filogenética.

Para llevar a cabo este objetivo se procedió primariamente a realizar un estudio anatómico de detalle de los Ophthalmosauridae del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de Argentina. Como resultado, se redescubrieron los ejemplares tipo y referidos a taxones ya conocidos, se modificaron y/o ampliaron las diagnósicos de dichos taxones, se describieron elementos óseos de ejemplares que no habían sido reportados con anterioridad, y también se identificó un nuevo taxón (Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A) el cual había sido previamente asignado a *Caypullisaurus bonapartei*.

Seguidamente, la información anatómica obtenida sirvió como punto de partida para la confección de una matriz filogenética que se empleó para explorar las relaciones internas de los oftalmosáuridos mediante un análisis cladístico. La hipótesis filogenética resultante es parcialmente consistente con las propuestas más recientes de otros autores: los mayores clados de oftalmosáuridos (Ophthalmosaurinae, Panplatypterygiinae y Platypterygiinae) fueron recuperados con buen soporte. Las mayores diferencias halladas con respecto a otras propuestas se encuentran en la composición interna de dichos clados. A su vez, la calibración temporal de la propuesta filogenética aquí presentada sugiere que estos clados tienen su origen durante el Jurásico Medio. Los resultados también señalan que los oftalmosáuridos de Argentina forman parte de diferentes linajes dentro de los Ophthalmosauridae, pudiendo señalarse entre estos: oftalmosaurinos, panplatypterygiinos tempranamente divergentes y platypterygiinos.

La matriz filogenética construida para el análisis cladístico se empleó como base para la exploración de los patrones de disparidad y diversidad. La disparidad de los Ophthalmosauridae fue evaluada a lo largo de toda su historia evolutiva. Con este fin, además de emplear la matriz de datos completa, se emplearon diferentes particiones de la misma (e.g. datos cráneo-dentales, postcraneales) y cuatro métricas descriptivas de la

disparidad. Los resultados empleando el conjunto de datos completo y los subconjuntos son consistentes entre sí. La mayor disparidad de los Ophthalmosauridae fue alcanzada durante el Jurásico Tardío, en el intervalo Kimmeridgiano–Titoniano. Durante ese periodo, los oftalmosáuridos experimentaron la mayor expansión de su morfoespacio y las combinaciones de caracteres más “extremas”. El límite J/K estuvo caracterizado por una marcada disminución de la disparidad y la pérdida de varias regiones del morfoespacio, que no volvieron a ser ocupadas por los oftalmosáuridos cretácicos. En su lugar, los representantes cretácicos del linaje ocuparon áreas del morfoespacio previamente inexploradas, reflejando la presencia de características osteológicas únicas.

Para la exploración de los patrones de diversidad taxonómica y filogenética a lo largo del tiempo se partió de la propuesta filogenética presentada en esta tesis. Se emplearon todos los árboles más parsimoniosos producidos en el análisis cladístico, los cuales fueron calibrados cronológicamente bajo diferentes métodos de reconstrucción del largo de las ramas, para detectar posibles discrepancias en los resultados. Seguidamente, se tomaron las matrices cladísticas más recientes construidas por diferentes autores, con el fin de producir árboles más parsimoniosos derivados de conjuntos de datos diferentes al construido para esta tesis. Estos árboles fueron posteriormente calibrados cronológicamente usando el mismo protocolo que para los árboles resultantes de la matriz cladística creada para esta tesis. De esta manera, fue posible generar modelos de diversidad comparables entre sí e implementar diferentes métodos de corrección para el sesgo de muestreo. Finalmente, se calculó la tasa de cladogénesis mediante el conteo de eventos cladogénicos a lo largo de la historia evolutiva del grupo.

Los modelos de diversidad obtenidos son altamente consistentes entre los diferentes conjuntos de datos empleados, indicando que independientemente de la matriz filogenética usada el patrón de diversidad es muy similar. Las curvas de diversidad resultantes señalan que los oftalmosáuridos experimentaron al menos tres importantes episodios de diversificación: Aaleniano (Jurásico Medio), Kimmeridgiano–Titoniano (Jurásico Tardío) y Valanginiano–Hauteriviano (Cretácico Temprano). El periodo comprendido en el intervalo Kimmeridgiano–Titoniano fue identificado como aquel en que los oftalmosáuridos alcanzaron su máxima diversidad taxonómica y filogenética. Por otro lado, la transición a lo largo del límite Jurásico/Cretácico estuvo caracterizada por la desaparición del 90% de las especies del linaje, indicando que en el curso de su evolución

los Ophthalmosauridae fueron severamente afectados por el gran evento de extinción que tuvo lugar hacia finales del Jurásico.

## **ABSTRACT**

Ophthalmosauridae (Ichthyosauromorpha: Ichthyosauria) is the youngest lineage of ichthyosaurs and one of the latest milestones in the evolutionary history of these iconic tetrapod forms secondarily adapted to life in the marine environment. Records of this clade span all continents, including Antarctica, and its chronostratigraphic range extends from the Middle Jurassic to the Late Cretaceous.

The vast majority of specimens collected around the world correspond to the northern hemisphere, where several exceptional sites (e.g. Solnhofen, Oxford Clay) have provided hundreds to thousands of specimens, with an excellent level of preservation. On the other hand, in the southern hemisphere the records are comparatively less numerous. Despite this, several fossiliferous localities in Australia, Chile and Argentina have provided numerous specimens with an exceptional level of preservation. Particularly in Argentina, the history of ichthyosaur findings is long-standing and dates back to the end of the 19th century, although the remains of the first ophthalmosaurid were not reported until the 1920s. Most ophthalmosaurids found in the Argentinian territory come from the Neuquén Basin, which includes sectors of Chile and the Argentine provinces of La Pampa, Río Negro, Mendoza and Neuquén. This basin is considered the source area for the largest and most diverse group of Jurassic marine reptiles in the southern hemisphere. The Vaca Muerta Formation, deposited during the Late Jurassic–Early Cretaceous in the Neuquén Basin, is the lithostratigraphic unit from which the largest number of ophthalmosaurid specimens has been recovered in Argentina, in the provinces of Neuquén and Mendoza. To these specimens must be added a single taxon from the Río Belgrano Formation (Early Cretaceous), in the province of Santa Cruz.

The specimens studied in this thesis represent one of the most diverse ophthalmosaurid associations in the world and account for a key moment in the evolution of the lineage, the Late Jurassic–Early Cretaceous interval. During the last decade, numerous specimens and new taxa have been discovered, as a result of both the prospecting of new fossiliferous localities and the review of historical collections around the world. Most of these discoveries correspond to the Late Jurassic–Early Cretaceous interval. As a result of the increase in available information, several phylogenetic hypotheses and taxonomic schemes have been presented, although the internal relationships of Ophthalmosauridae remain unstable and there is no general consensus among specialists regarding the delimitation of the taxa. Likewise, key aspects for

understanding the evolutionary history of the group, such as its morphological disparity and diversity, remain little explored in light of these discoveries.

In this context, the general objective of this thesis work is to provide a deeper understanding of the evolutionary history of the ophthalmosaurids through the analysis of their morphological disparity and their taxonomic and phylogenetic diversity.

To achieve this objective, I proceeded primarily to carry out a detailed anatomical study of the Ophthalmosauridae from the Upper Jurassic–Lower Cretaceous of Argentina. As a result, the type specimens and those referred to already known taxa were redescribed, their diagnoses were modified and/or expanded, new bony elements of already known specimens were described and a new taxon (Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A) previously referred to *Caypullisaurus bonapartei* was also identified.

The anatomical information obtained served as a starting point for the construction of a phylogenetic matrix that was used to explore the internal relationships of the ophthalmosaurids through cladistic analysis. The resulting phylogenetic hypothesis is partially consistent with the most recent proposals of other authors: the largest clades of ophthalmosaurids (Ophthalmosaurinae, Panplatypterygiinae and Platypterygiinae) were recovered with good support. The greatest differences found concerning other proposals are found in the internal composition of these clades. In turn, the temporal calibration of the phylogenetic proposal presented here suggests that these clades have their origin during the Middle Jurassic. The results also indicate that ophthalmosaurids from Argentina are part of different lineages within the Ophthalmosauridae: ophthalmosaurines, early divergent panplatypterygiines and platypterygiines.

The phylogenetic matrix constructed for the cladistic analysis was used as the basis for exploring patterns of disparity and diversity. The disparity of the Ophthalmosauridae was evaluated throughout their evolutionary history. To this end, in addition to using the complete data matrix, different partitions of it (e.g. craniodental, postcranial data) and four descriptive metrics of the disparity were used. The results using the full data set and the subsets are consistent with each other. The greatest disparity of the Ophthalmosauridae was reached during the Late Jurassic, in the Kimmeridgian–Tithonian interval. During that period, ophthalmosaurids experienced the greatest expansion of their morphospace and the most "extreme" character combinations. The J/K boundary was characterized by a marked decrease in disparity and the loss of several

regions of morphospace, which were not occupied by cretaceous ophthalmosaurids. Instead, cretaceous representatives of the lineage occupied previously unexplored areas of morphospace, reflecting the presence of unique osteological features.

For the exploration of taxonomic and phylogenetic diversity patterns, I used the phylogenetic proposal presented in this thesis. All most parsimonious trees produced in the cladistic analysis were used and chronologically calibrated under different branch length reconstruction methods, to detect possible discrepancies in the results. Next, the most recent cladistic matrices built by different authors were taken, in order to produce more parsimonious trees derived from data sets different from that built for this thesis. These trees were later chronologically calibrated following the previously mentioned protocol. In this way, it was possible to generate comparable diversity models and implement different correction methods for sampling bias. Finally, the cladogenesis rate was calculated by counting cladogenetic events throughout the evolutionary history of the group.

The diversity models obtained are highly consistent between the different data sets used, indicating that regardless of the phylogenetic matrix used, the diversity pattern is very similar. The resulting diversity curves indicate that ophthalmosaurids underwent at least three major diversification episodes: Aalenian (Middle Jurassic), Kimmeridgian–Tithonian (Late Jurassic), and Valanginian–Hauterivian (Early Cretaceous). The period comprised in the Kimmeridgian–Tithonian interval was identified as the one in which ophthalmosaurids reached their maximum taxonomic and phylogenetic diversity. On the other hand, the transition along the Jurassic/Cretaceous boundary was characterized by the disappearance of 90% of the species of the lineage, indicating that in the course of their evolution the Ophthalmosauridae were severely affected by the great extinction event that took place towards the end of the Jurassic.

# CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

*“¡De pie! Les presento aquí por vez primera: ¡Cesare, el sonámbulo! ¡El milagroso Cesare! Tiene 23 años y 23 años ha dormido durante día y noche. Aquí mismo, delante de sus ojos, él despertará de su trance de muerte...”*

El Gabinete del Dr. Caligari (1920) Robert Wiene

## 1.1. LOS ICHTHYOSAURMORPHA

Uno de los fenómenos que más dramáticamente afectó a los ecosistemas marinos fue el surgimiento de los tetrápodos secundariamente adaptados a estos (Vermeij y Motani 2018). En los últimos 250 millones de años más de 30 linajes de tetrápodos se diversificaron y colonizaron de forma independiente el mar (Kelley y Pyenson 2015). Durante el Mesozoico (252–66 Ma) esta colonización fue liderada por los reptiles no avianos, con varios grupos que se originaron tempranamente luego del evento de extinción masiva que marcó el límite Pérmico/Triásico (e.g. Rieppel 1999; McGowan y Motani 2003; Müller 2005). Los ictiosauriomorfos representan uno de los linajes de reptiles marinos más exitosos y cuyo registro fósil da cuenta de una historia evolutiva de aproximadamente 158 millones de años. Los registros más tempranos corresponden a formas del hemisferio norte: *Chaohusaurus* Young y Dong, 1972, *Sclerocormus* Jiang *et al.*, 2016 y *Cartorhynchus* Motani *et al.*, 2015, del Olenekiano (Triásico Temprano) de China; *Utatsusaurus* Shikama *et al.*, 1978, del Olenekiano de Japón; *Grippidia* Motani, 1999a, del Triásico Temprano de Canadá y Svalbard (Brinkman *et al.*, 1992; Maisch y Matzke 2002; Cuthbertson *et al.*, 2013). Todas las revisiones sistemáticas de este linaje coinciden en que los registros más modernos del grupo corresponden al Cenomaniano (Cretácico Tardío) (Bardet 1992, 1994; McGowan y Motani 2003), aunque las causas de la extinción final del grupo siguen siendo objeto de debate (e.g. Motani 2016). Tradicionalmente se consideraba a la extinción de este linaje como un evento aislado, relacionado a la competencia con peces teleósteos (e.g. Lingham-Soliar 2003) u otros tetrápodos marinos (e.g. Kear *et al.*, 2003; Schumacher 2011), o al descenso en su principal fuente de alimento, los belemnites (Bardet 1992). Los análisis más recientes sobre este fenómeno indican que dicha extinción tuvo lugar en dos fases durante el Cenomaniano, asociada a tasas de originación y evolución fenotípica lentas y también a cambios importantes en los niveles del mar y del dióxido de carbono en la atmósfera (Fischer *et al.*, 2016).

Muy probablemente el aspecto general de su arquitectura corporal, similar a la de un tiburón o un delfín, hace de estos reptiles un grupo icónico y ejemplo clásico en los libros de texto al explicar el fenómeno de la evolución convergente (Gould 1993). Esta arquitectura comprende un cuerpo fusiforme, miembros transformados en aletas, la elongación del rostro y el desarrollo de aletas dorsal y caudal (Fig. 1.1) (McGowan y

Motani 2003). Sin embargo, ese patrón corporal o *bauplan*, que refleja la adaptación más extrema al medio acuático por parte de un grupo de reptiles, no siempre estuvo presente en el linaje (Motani 2005). Las formas más antiguas de ictiosaurios, como *Chaohusaurus*, presentaban un cuerpo elongado y anguiliforme, carente de aleta dorsal (Motani *et al.*, 1996), mientras que otros como *Cartorhynchus* eran habitantes de aguas someras y retenían una proporción típica de los reptiles terrestres en cuanto a las dimensiones de sus miembros (Motani *et al.*, 2015). Pese a esto, recientemente se ha descubierto que algunas características típicas del *bauplan* con “forma de pez” (e.g. desarrollo de una aleta dorsal) ya estaban presentes en formas del Anisiano (Triásico Medio) como *Mixosaurus cornalianus* Bassani, 1886 procedentes del norte de Italia (Renesto *et al.*, 2020).

Las condiciones y limitantes impuestas por el medio marino han conducido también a la evolución convergente de estrategias reproductivas. Así como los mosasaurios y sauropterigios, las hembras de ictiosaurios parían crías vivas (e.g. Boettcher 1990; Deeming *et al.*, 1993; Brinkmann 1996; Caldwell y Lee 2001; Maxwell y Caldwell 2003; Renesto *et al.*, 2003; Organ *et al.*, 2009; O’Keefe y Chiappe 2011).

Tempranamente en su historia evolutiva, durante el Triásico, los ictiosauromorfos alcanzaron una amplia distribución geográfica encontrándose restos de los mismos en Eurasia y América del Norte (e.g. Mazin y Sander 1993; Sander 2000), Oceanía (Kear *et al.*, 2018) y América del Sur (Suárez y Bell 1992). Durante ese periodo los ictiosauriomorfos estaban representados por taxones muy dispares encontrándose formas de tamaño modesto que no superaban los dos metros de largo, como *Cartorhynchus* y *Sclerocormus* (Triásico Temprano), hasta verdaderos gigantes marinos que alcanzaban un largo aproximado de 20 metros como los Shastasauridae (Camp 1976; Nicholls y Manabe 2004; Motani *et al.*, 2015; Jiang *et al.*, 2016). Además del tamaño corporal, durante las etapas tempranas de su historia evolutiva, los ictiosauromorfos exhibieron una gran disparidad de modos y adaptaciones para la alimentación (Dick y Maxwell 2015). De esta manera, durante el Triásico, existieron formas especializadas en la durofagia, con el rostro corto y dentición molariforme como *Cartorhynchus*, *Omphalosaurus* Merriam, 1906 (Triásico Temprano) y *Xinminosaurus* Jiang *et al.*, 2008 (Triásico Medio) (e.g. Sander y Faber 2003; Motani *et al.*, 2015; Ekeheien *et al.*, 2018), formas hipercarnívoras y depredadoras tope como *Thalattoarchon* Fröbisch *et al.*, 2013 (Triásico Medio), “generalistas” que poseían dentición heterodonta como *Grippia* Wiman, 1929 (Triásico Temprano), *Mixosaurus* Baur, 1887 y *Phalarodon* Merriam, 1910 (Massare y Callaway

1990) e inclusive formas con una marcada reducción de la dentición como *Shastasaurus* Merriam, 1895 (Triásico Tardío) (Sander *et al.*, 2011).

Los estudios macroevolutivos más recientes indican que el evento de extinción que tuvo lugar en la transición Triásico–Jurásico y que eliminó el 50% de los géneros de animales (e.g. Raup y Sepkoski Jr. 1982; Sepkoski Jr. 1994), también afectó severamente a los ictiosaurios (Thorne *et al.*, 2011; Dick y Maxwell 2015; Moon y Stubbs 2020). Este período de la historia de la tierra estuvo marcado por un fuerte vulcanismo, eventos de acidificación y anoxia de los mares (Schaller *et al.*, 2011; Blackburn *et al.*, 2013; Ikeda *et al.*, 2015).

Durante el Jurásico Temprano las formas dominantes de ictiosaurios estuvieron representadas por grandes depredadores tope como *Temnodontosaurus* Lydekker, 1889 (Massare 1987; Godefroit 1996) aunque hay evidencias de al menos una especie del Toarciense, *Temnodontosaurus azerguensis* Martin *et al.*, 2012, con dentición reducida y probablemente especialista en presas de cuerpo blando. Este periodo también contó con formas especializadas y análogas a los actuales peces espada, como *Eurhinosaurus* Abel, 1909 y *Excalibosaurus* McGowan, 1986 (McGowan 1979, 1988) y generalistas que perseguían activamente a sus presas como *Stenopterygius* Jaekel, 1904 (Dick *et al.*, 2016). Junto a *Stenopterygius*, *Ichthyosaurus* De la Beche y Conybeare, 1821 representa uno de los taxones mejor conocidos de este periodo, incluyendo series ontogenéticas completas y cientos de ejemplares colectados en yacimientos de Inglaterra y Alemania (Sander 2000; Massare y Lomax 2019).

A partir del Jurásico Medio, la mayor parte de las formas presentes en el Jurásico Temprano desaparecen. De esta manera durante el Aaleniano se registra un único género de ictiosaurio, *Stenopterygius*, presente en el Jurásico Temprano pero representado por una única especie *Stenopterygius aalenensis* Maxwell *et al.*, 2012a. Es precisamente durante comienzos del Jurásico Medio, en el intervalo Aaleniano–Bajociano, que el linaje objeto de estudio de esta tesis, los Ophthalmosauridae, hace su primera aparición en el registro fósil (Fernández 2003).

## 1.2. INTRODUCCIÓN A LOS OPHTHALMOSAURIDAE

El surgimiento de los oftalmosáuridos representa unos de los eventos más importantes en la historia evolutiva de los ictiosaurios. Desde su aparición en el intervalo Aaleniano–Bajociano, hasta su extinción en el Cenomaniano, los oftalmosáuridos se convirtieron casi exclusivamente en los únicos representantes de los ictiosaurios (Fernández 2003; Druckenmiller y Maxwell 2014; Fischer *et al.* 2016, 2021).

Hasta la fecha, el origen del grupo está marcado por un gran grado de incertidumbre. Los registros de ictiosaurios aalenianos y bajocianos, y de reptiles marinos en general, son muy escasos a nivel mundial lo cual se ve reflejado en el bajo número de colecciones científicas que alojan dichos restos (Fischer *et al.*, 2021). En la actualidad el espécimen más antiguo corresponde al límite Aaleniano/Bajociano (~170 Ma), y proviene de la provincia de Mendoza, Argentina (Fig. 1.2) (Fernández 2003). Los siguientes registros, en antigüedad, corresponden a niveles bajocianos de Alaska y Luxemburgo, contabilizando uno y dos especímenes respectivamente (Druckenmiller y Maxwell 2014; Fischer *et al.*, 2021). Aunque extremadamente escasos, la distribución geográfica de estos ejemplares es evidencia de que tempranamente en su historia evolutiva los oftalmosáuridos alcanzaron una distribución muy amplia. A la fecha sólo se reconocen dos taxones de oftalmosáuridos del Jurásico Medio, *Mollesaurus periallus* Fernández, 1999 del Bajociano de la provincia de Neuquén, Argentina y aquel que probablemente sea el taxón más conocido entre los oftalmosáuridos, *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 del Calloviano de Inglaterra (Moon y Kirton 2016). Los taxones restantes de ictiosaurios del Jurásico Medio son los “no-oftalmosáuridos” *Chacaicosaurus cayi* Fernández, 1994 y *Stenopterygius? grandis* Cabrera, 1939 del Bajociano de la provincia de Neuquén, Argentina y *Stenopterygius aaleniensis* del Aaleniano de Alemania (Maxwell *et al.*, 2012a). Existen también unos pocos restos de oftalmosáuridos del Batoniano de Inglaterra, pero insuficientes para ser diagnósticos a nivel de especie o género (e.g. Delair 1986). Una de las causas posibles para la escasez de registros es que ninguna región conserva una sucesión fosilífera relativamente completa que comprenda el intervalo Aaleniano–Calloviano, como resultado de una regresión generalizada de los océanos que redujo el volumen de ecosistemas marinos epicontinentales (Bardet 1994).

Durante el Jurásico Tardío los oftalmosáuridos alcanzaron una distribución cosmopolita, con registros en todos los continentes incluyendo Antártida (Campos *et al.*, 2021a). Es en este período que los registros del linaje dan cuenta no sólo de una amplia distribución, sino también de un gran aumento en la diversidad taxonómica (e.g. Fischer

*et al.*, 2013, 2016). La prospección paleontológica de nuevas localidades fosilíferas (e.g. Druckenmiller *et al.*, 2012; Delsett *et al.*, 2017, 2019; Prasad *et al.*, 2017; Fernández *et al.*, 2019) y la revisión de colecciones históricas a lo largo del mundo (e.g. Fischer *et al.*, 2014a; Moon y Kirton 2016, 2018; Zverkov y Efimov 2019; Jacobs y Martill 2020) han arrojado una gran cantidad de nueva información, reflejada en un crecimiento considerable del número de taxones nominados. Así también se han identificado ejemplares en niveles berriasianos que son referibles a taxones del Jurásico Tardío, y que evidencian la supervivencia de los mismos a lo largo del límite Jurásico/Cretácico (e.g. Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya 2019). De esta forma, la idea de que los Ophthalmosauridae eran un grupo en declive, pobremente representado durante el Jurásico Tardío y todo el Cretácico (e.g. Sander 2000; Lingham-Soliar 2003), ha sido casi abandonada en la actualidad (Fernández y Campos 2015; Delsett y Alsen 2020). Esta visión, ha llevado a propuestas que sugieren que estos no se vieron severamente afectados por el evento de extinción del límite Jurásico/Cretácico (Fischer *et al.*, 2012, 2013).

El Cretácico Temprano representa otro de los intervalos en los cuales la información disponible sobre los Ophthalmosauridae es relativamente escasa (Fischer *et al.*, 2012). Pese a que nuevos registros, hallados principalmente en el hemisferio norte, dan cuenta de que algunos taxones del Jurásico Tardío lograron atravesar el límite Jurásico/Cretácico, estos se circunscriben a niveles berriasianos (e.g. Fernández 2007a; Delsett *et al.*, 2017; Zverkov y Prilepskaya 2019). De esta forma, la concepción general de los ictiosaurios cretácicos, era la de un grupo poco diverso representado por pocos taxones cercanamente relacionados entre sí. Similarmente a lo ocurrido con los ictiosaurios jurásicos, esta idea ha sido cuestionada en los últimos años debido en parte al reestudio de colecciones históricas (e.g. Fischer *et al.*, 2012, 2014a) y de ejemplares tradicionalmente considerados como representantes del género polifilético “*Platypterygius*” von Huene, 1922 (e.g. Fischer 2016; Cortés *et al.*, 2021; Zverkov y Grigoriev 2020).

El registro de ictiosaurios durante el Cretácico Tardío abarca únicamente el Cenomaniano y en esa edad los oftalmosáuridos estuvieron representados por 2-3 géneros hallados hasta el momento sólo en el hemisferio norte (Bardet *et al.*, 2016; Fischer *et al.*, 2016; Zverkov y Grigoriev 2020).

### 1.3. DE “LAGARTOS ANGUILIFORMES” A OJOS COLOSALES: CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL PATRÓN CORPORAL DE LOS OFTALMOSÁURIDOS

Al considerar el hecho de que los Ophthalmosauridae son el clado más joven de ictiosaurios, es claro que su anatomía indica que éstos eran formas altamente especializadas y adaptadas a la vida en el medio marino. Por este motivo resulta útil hacer un breve *racconto* del tiempo y modo en el que los distintos morfotipos han ido evolucionando

Motani (2005), en su revisión sobre la evolución de los ictiosaurios, reconoció que ciertos taxones presentaban un patrón morfológico común aunque estos no conformasen un grupo monofilético. A lo largo de la evolución de los ictiosaurios, el autor reconoció la aparición de tres morfotipos a los que denominó “grados”. El más antiguo de estos, el grado “basal” o “con forma de lagarto”, corresponde a los ictiosaurios del Triásico Temprano, que eran formas de cráneo pequeño, tronco elongado con un promedio de 40 centros vertebrales pre-sacos, húmero y elementos del zeugopodio de dimensiones similares y cola relativamente corta (Fig. 1.3A-B). Los géneros *Utatsusaurus* y *Grippia* son claros ejemplos de este grado y han sido recuperados formando parte de un mismo clado, los Grippioidea (Ji *et al.*, 2016). Sin embargo, los análisis cladísticos llevados a cabo por Moon (2019) incorporando las formas más antiguas de Ichthyosauriformes como *Cartorhynchus* y *Sclerocormus*, no recuperan a los Grippioidea como clado, lo que pone de manifiesto la utilidad del concepto de “grado”.

El segundo plan corporal aparece a partir del Triásico Medio y según Motani (2005) los Cymbospondylidae y Mixosauridae pertenecen a este grado “intermedio”. Este plan corporal se caracteriza por un cráneo más alargado, un mayor número de vértebras pre-sacas y la presencia de una flexura caudal ventral en la cola (Motani 2005, 2008). La región caudal de la columna posterior a la flexura de estos ictiosaurios contaba un número muy alto de centros vertebrales, una característica ausente en el morfotipo siguiente, el grado “con forma de pez” (Motani 2008). Moon (2019), agrega a esta caracterización la tendencia a presentar un número mucho mayor de elementos óseos que conforman los miembros y separa al grado ‘intermedio’ en dos subgrupos: el grado ‘intermedio temprano’ cuyos representantes corresponden a los señalados por Motani (2005) como pertenecientes al grado “intermedio”, y el grado “intermedio tardío” en el cual se incluyen

a los ictiosaurios de mayor tamaño como los Shastasauridae, y que presentan tendencia a la pérdida de dígitos y acortamiento y redondeamiento de las falanges (Fig. 1.3C-F).

Por último, el plan corporal ‘con forma de pez’, abarca al clado Parvipelvia, aquel que representa la máxima convergencia con los peces pelágicos (Fig. 1.3G-J) (Motani 2005; Moon 2019). Como su nombre lo indica (del latín *parvus*= pequeño y *pelvis*= pelvis), los ictiosaurios parvipelvianos exhiben una cintura pélvica muy reducida, con sus elementos ya no en forma de placas ensanchadas como en los anteriores grados, sino muy adelgazados y con forma de cuerda (Motani 1999a, 2005, 2008). Asimismo, en este clado, también se verifica una marcada reducción del tamaño del fémur (Motani 2005). Estas características fueron interpretadas por Motani (2005) como evidencia de un cambio en la mecánica del desplazamiento ya que indican que la mayoría de la musculatura de la región caudal no se insertaba en la pelvis o en el fémur, y que la musculatura relacionada al desplazamiento se asociaba probablemente a la región del tronco, sugiriendo un movimiento de tipo oscilatorio durante el nado. A su vez, el largo del pedúnculo caudal (región de la columna posterior a las vértebras sacras y anterior a la flexura caudal) aumenta considerablemente en los Parvipelvia variando entre 30 y 50 centros vertebrales (Motani 2005).

Los Ophthalmosauridae son un clado anidado dentro de Parvipelvia (e.g. Motani 1999a; Fischer *et al.*, 2016; Moon 2019). Las características que permiten distinguirlos del resto de los ictiosaurios parvipelvianos se encuentran principalmente en la mandíbula, el basicráneo y los miembros. La mandíbula de los oftalmosáuridos se distingue de la de cualquier otro ictiosaurio por poseer una exposición lateral del surangular mayor a la del angular (Fig. 1.4A) (Motani 1999a; Fernández y Campos 2015; Moon 2019). Los oftalmosáuridos también presentan una fuerte tendencia a la reducción del área extracondilar del basioccipital (Fig. 1.4B) (Motani 1999a; McGowan y Motani 2003). En el caso de las formas más antiguas en las cuales se conoce el basioccipital, como *Mollesaurus periallus* y un individuo proveniente del Bajociano de Alaska, esta reducción no es tan extrema ya que esta área es aún claramente visible lateral y ventralmente al cóndilo (Fernández 1999; Fernández y Talevi 2014; Druckenmiller y Maxwell 2014). A partir del Jurásico Tardío y durante el Cretácico esta tendencia se hace aún más marcada, habiendo casos extremos de reducción (= área extracondilar no visible en vista posterior) entre los oftalmosáuridos (e.g. Maxwell 2010; Roberts *et al.*, 2014; Delsett *et al.*, 2018; Campos *et al.*, 2020).

La otra tendencia importante durante la evolución de los Ophthalmosauridae radica en el miembro anterior. Una de las sinapomorfías que define al grupo es la presencia de un proceso dorsal sobre la superficie del húmero, fuertemente desarrollado y con forma de placa (e.g. Motani 1999a; Moon 2019). Asociado a la aparición de dicho proceso, otra región aparece altamente modificada en los oftalmosáuridos, la que comprende la articulación estilopodio-zeugopodio (Fernández *et al.*, 2021). Desde su registro más antiguo, los oftalmosáuridos presentan en la región distal del húmero una faceta anterior a la del radio, con la cual articula un elemento que distalmente lleva asociado un dígito (Fig. 1.5A) (Fernández 2003). La faceta anterior al radio puede reducirse y perderse secundariamente aunque el elemento anterior al radio persiste (Fig. 1.5B) (e.g. Druckenmiller *et al.*, 2012; Zverkov y Efimov 2019). En otros taxones, como “*Platypterygius*” *americanus* (Nace, 1939), esta faceta se pierde secundariamente y se desarrolla otra posterior a la faceta ulnar del húmero que articula distalmente con un elemento accesorio posterior (Fig. 1.5C) (e.g. Maxwell y Kear 2010). Ocurre también que en algunos taxones, como *Aegirosaurus* (Wagner, 1853) y *Brachypterygius* von Huene, 1922, el húmero articula distalmente con tres elementos pero en este caso son el radio, la ulna y el intermedio que se desplaza proximalmente separando radio y ulna, y contactando con el húmero (Fig. 1.5D) (e.g. Bardet y Fernández 2000; Zverkov *et al.*, 2015a; Moon y Kirton 2018). Otros taxones llevan esta tendencia al extremo y presentan una faceta anterior a la del radio y otra posterior a la de la ulna, ambas articulando con un elemento accesorio (Fig. 1.5E) (e.g. Zammit *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2021). De esta manera, puede verse que la tendencia a la complejización de la articulación estilopodio-zeugopodio es característica de los oftalmosáuridos.

#### **1.4. ANTECEDENTES EN EL ESTUDIO DE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS OPHTHALMOSAURIDAE**

El primer antecedente en la exploración de las relaciones internas de los ictiosaurios fue llevado a cabo por Kiprijanoff (1881) quien los dividió en dos grandes grupos basándose en características de los miembros. De esta forma los ictiosaurios quedaban separados en Latipinnados, con miembros cortos y anchos, y Longipinnados con miembros largos y estrechos. Posteriormente, Baur (1887) propuso un esquema sistemático para los Ichthyopterygia, el cual dividía al grupo en tres familias (Mixosauridae, Ichthyosauridae y Baptonodontidae) basándose en la morfología del

zeugopodio. La división propuesta por Kiprijanoff (1881) fue modificándose en sucesivas contribuciones (e.g. Merriam 1908; von Huene 1922) sumando diferentes taxones en dichos grupos y se mantuvo inclusive hasta la década de 1970. McGowan (1972a) argumentó en favor de un origen incierto de los ictiosaurios durante el Pérmico–Triásico, y que tempranamente en su evolución estos se habrían separado en dos grupos, uno originado a partir del linaje de los Mixosauridae del cual habrían surgido formas como *Ichthyosaurus* y *Ophthalmosaurus*, y otro originado a partir del linaje de *Cymbospondylus* Leidy, 1868, que habría dado lugar a “*Platypterygius*” (Fig. 1.6).

A partir de la década de 1980, las relaciones filogenéticas de los ictiosaurios comenzaron a ser evaluadas implementando métodos cladísticos (e.g. Mazin 1982; Callaway 1989). Sin embargo, no sería hasta finales de la década de 1990 y principios de la del 2000, que aparecen los primeros análisis empleando conjuntos de datos a gran escala (e.g. empleando más de cien caracteres). Motani (1999a) publicaría el primer trabajo en el cual los Ophthalmosauridae serían reconocidos como grupo monofilético (Fig. 1.7). Un año más tarde Maisch y Matzke (2000) y Sander (2000) presentaron sus resultados con conjuntos de datos independientes, los cuales coincidían mayoritariamente con los resultados reportados por Motani (1999a).

Con el subsecuente descubrimiento de nuevos ejemplares y la descripción de nuevas especies en los años siguientes, los análisis filogenéticos han tendido a abocarse a clados anidados dentro de Ichthyosauria antes que en el grupo completo (Moon 2019). Así encontramos en el trabajo de Fernández (2007a) la primera filogenia de los Thunnosauria en la cual los Ophthalmosauridae eran el grupo mayormente representado (Fig. 1.8). En los años siguientes varias propuestas filogenéticas sobre los Ophthalmosauridae fueron presentadas de forma consecuente al incremento de la nominación de nuevos taxones (e.g. Maxwell 2010; Fischer *et al.*, 2011, 2012; Roberts *et al.*, 2014; Delsett *et al.*, 2017, 2019; Zverkov y Efimov 2019; Campos *et al.*, 2020, 2021b; Fernández *et al.*, 2021). Una de las principales novedades, como resultado de los análisis filogenéticos de la última década, es la dicotomía que separa internamente a los oftalmosáuridos en dos grupos (Fischer *et al.*, 2012): los Ophthalmosaurinae y los Platypterygiinae. Esta división se ha mantenido en varios análisis filogenéticos posteriores (e.g. Roberts *et al.*, 2014; Zverkov *et al.*, 2015a; Delsett *et al.*, 2017;) aunque también varias contribuciones han reportado esquemas filogenéticos alternativos (e.g. Maxwell *et al.*, 2016; Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2021b; Fernández *et al.*, 2021).

Las principales problemáticas en los análisis realizados en los últimos años son la falta de resolución interna del clado, el soporte relativamente bajo de sus ramas y el alto grado de inestabilidad de las relaciones internas, lo que ha resultado en una falta de consenso generalizado entre los especialistas (Fernández y Campos 2015; Delsett *et al.*, 2019, Fernández *et al.*, 2021). A esto se suma la falta de una delimitación clara de varias de las unidades taxonómicas operativas (e.g. “*Platypterygius*”, *Undorosaurus* Efimov, 1999a, *Brachypterygius-Grendelius* McGowan, 1976) y regiones del esqueleto que están submuestreadas en las matrices filogenéticas (e.g. región articular cráneo-mandibular).

Las problemáticas mencionadas anteriormente serán abordadas en los capítulos 4 y 5 de esta tesis. En el capítulo 4 se da una descripción detallada de los Ophthalmosauridae del Jurásico Tardío-Cretácico Temprano de Argentina a fin de delimitar apropiadamente las unidades taxonómicas operativas, brindando así una base sólida para los análisis cladísticos que se ejecutan en el capítulo 5.

## **1.5. ANTECEDENTES EN EL ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD Y DISPARIDAD DE LOS OPHTHALMOSAURIDAE**

Los primeros estudios sobre diversidad en los cuales se han incluido a los ictiosaurios corresponden a Benton (1988). En esa contribución el autor exploró la fluctuación en la diversidad de diferentes linajes de amniotas extintos y también de linajes con representantes actuales. Sin embargo, ninguna inferencia sobre las dinámicas de la diversidad de los ictiosaurios es brindada allí.

En 1992, Bardet llevó a cabo una contribución importante para los estudios de diversidad de los ictiosaurios. En dicho trabajo la autora presenta una revisión del material post-Cenomaniano históricamente atribuido a ictiosaurios, y concluye en que todos estos son o bien muy escasos para ser asignados a un linaje en particular de reptiles marinos, o que se trata de restos de otros reptiles marinos que no son ictiosaurios. De esta forma el biocrón de los ictiosaurios quedaba circunscripto al intervalo Olenekiano–Cenomaniano, descartando las hipótesis previas que argumentaban a favor de la extinción de los ictiosaurios en el límite Cretácico/Paleógeno (e.g. McGowan 1978; Sullivan 1987). Posteriormente, Bardet (1994) exploró los cambios en la diversidad de los ictiosaurios en el marco del estudio de los eventos de extinción sufridos por los reptiles marinos mesozoicos. Para ello la autora empleó un conjunto de datos nuevo cuya información

sobre los diferentes linajes de reptiles marinos mesozoicos estaba resuelta a nivel de familias, géneros y especies. Para cuantificar la variación de la diversidad empleó dos métricas: las tasas de extinción y de aparición (número de familias que desaparecen/aparecen en un intervalo de tiempo  $x$  dividido por la duración del intervalo de tiempo en millones de años). Entre las conclusiones, la autora señala dos eventos de extinción que afectaron severamente a varios grupos y tuvieron lugar en el límite Jurásico/Cretácico y en el límite Cenomaniano/Turoniano.

Sander (2000) propuso un escenario en el cual la máxima diversidad de los ictiosaurios había ocurrido durante el Triásico y el Jurásico Temprano. En ese escenario, la diversidad de ictiosaurios del Jurásico Medio y Tardío estaba severamente disminuida y durante el Cretácico el linaje estaba representado por un único género de amplia distribución, "*Platypterygius*". En este caso no se utilizó ningún índice para evaluar cuantitativamente la diversidad y la caracterización de la misma fue llevada a cabo mediante el conteo de especies presentes durante cada periodo. En congruencia con lo propuesto por Sander (2000), Lingham-Soliar (2003) argumentaba a favor un escenario evolutivo en el cual los ictiosaurios del Cretácico presentaban baja diversidad y disparidad.

En los años siguientes, la aparición de un gran cantidad de publicaciones dando a conocer nuevos taxones/ejemplares de ictiosaurios cretácicos comenzaron a cambiar radicalmente las ideas sobre la diversidad de los mismos (e.g. Maxwell y Caldwell 2006; Fernández 2007a; Druckenmiller y Maxwell 2010; Fischer *et al.*, 2011). De esta manera Zammit (2012) y Fischer *et al.* (2012, 2016) propusieron que los ictiosaurios cretácicos no solamente eran diversos, sino también altamente dispares y que ocuparon diferentes nichos ecológicos.

Fischer *et al.* (2016) estudiaron en profundidad las dinámicas macroevolutivas de los ictiosaurios parvipelvianos, con énfasis en los representantes cretácicos, tanto en términos de disparidad como de diversidad. Estos autores sugirieron que la historia evolutiva de los Ophthalmosauridae estuvo marcada por dos eventos de radiación. El primero de ellos, la "radiación ophthalmosaurida", habría tenido lugar en una serie de "picos" o "pulsos" durante el Jurásico Medio y Jurásico Tardío, y se vincula a la aparición de los Ophthalmosauridae. La segunda radiación vinculada con la aparición de los platypterygiinos, habría ocurrido durante el intervalo Berriasiano–Hauteriviano. Estos resultados son parcialmente consistentes con los de Fischer *et al.* (2013) donde los autores

identifican dos episodios mayores de radiación, el primero de ellos durante el Aaleniano (Jurásico Medio) y el segundo en el Kimmeridgiano (Jurásico Tardío) y no durante el Cretácico Temprano. Asimismo, Fischer *et al.* (2016) encuentran el pico de máxima disparidad en el intervalo Hauteriviano–Barremiano.

El trabajo más reciente sobre la diversidad y disparidad de los ictiosaurios, en el cual los Ophthalmosauridae son incluidos, corresponde a Moon y Stubbs (2020). Los autores reportan que el máximo de disparidad de los ictiosaurios sucedió durante el Triásico y que posteriormente la disparidad se mantuvo comparativamente baja. Por otro lado, si bien la disparidad habría descendido significativamente a partir del Jurásico Temprano y nunca recuperó los niveles del Triásico, la diversidad taxonómica de los ictiosaurios sí lo hizo.

El repaso por las últimas contribuciones tratando diferentes aspectos macroevolutivos de los ictiosaurios, pone de manifiesto la necesidad de explorarlos poniendo el foco en los Ophthalmosauridae. Si bien este linaje ha sido incluido en varios análisis previos, nunca se ha puesto el foco en ellos. Estos análisis se tornan aún más imperiosos al considerar que más de la mitad de la historia evolutiva de los ictiosaurios es contada casi exclusivamente por los oftalmosáuridos. Por estos motivos y con el objetivo de brindar una imagen más completa de su evolución, en los capítulos 6 (disparidad) y 7 (diversidad) se tratarán estas problemáticas con énfasis especial en las formas del Jurásico Tardío–Cretácico Temprano del margen suroriental de Gondwana.

## **1.6. BREVE HISTORIA DEL ESTUDIO DE LOS OPHTHALMOSAURIDAE DEL JURÁSICO TARDÍO–CRETÁCICO TEMPRANO DE ARGENTINA**

Los primeros restos de oftalmosáuridos de Argentina fueron documentados durante la primera mitad del siglo XX. Si bien el estudio y los reportes de ictiosaurios en Argentina datan de la última década del siglo XIX (Bodenbender 1892; Dames 1893), no es hasta la década de 1920 cuando Friedrich von Huene da a conocer los primeros restos referibles a un Ophthalmosauridae (von Huene 1925, 1927). Dichos restos provienen de la Formación Río Belgrano, provincia de Santa Cruz y corresponden al Barremiano (Cretácico Temprano) (Fernández y Aguirre-Urreta 2005).

En lo que resta de la primera mitad del siglo XX, el conocimiento de los oftalmosáuridos de Argentina fue incrementando principalmente gracias a la labor de Rusconi. Este autor describió entre las décadas de 1930 y 1940 varios ejemplares

colectados por él mismo y asistido por personal de la Dirección de Vialidad de la Provincia de Mendoza y del Museo de Mendoza (e.g. Rusconi 1938, 1940, 1942, 1948). La mayor parte de las especies de ictiosaurios y otros reptiles marinos nominadas por Rusconi son consideradas como *nomina dubia* y/o reasignadas a otros linajes (Fernández *et al.*, 2019).

Desde entonces, y a partir de la década de 1980, Gasparini llevaría a cabo numerosas contribuciones al conocimiento de los ictiosaurios del Jurásico y Cretácico de Argentina, indagando aspectos sistemáticos (e.g. Gasparini 1985, 1988; Gasparini y Goñi 1990) paleobiogeográficos y paleoambientales (e.g. Gasparini y Fernández 1997, 2005; Gasparini *et al.*, 1997, 2007, 2015). Desde la década de 1990 en adelante, Fernández continuó con esta línea de investigación sobre las faunas de tetrápodos marinos mesozoicos de la Argentina, y en el caso de los oftalmosáuridos, temas relativos a nuevos registros, sistemática, filogenia (e.g. Fernández 1997, 1998, 1999, 2000, 2007a, b; Fernández y Maxwell 2012; Fernández y Campos 2015; Fernández *et al.*, 2019), ontogenia y paleobiología (e.g. Fernández *et al.*, 2005, 2021).

Es en el lapso de las últimas cuatro décadas de investigación acerca de las faunas de reptiles marinos mesozoicos de Argentina, donde este trabajo de tesis se enmarca y busca continuar con su prolífica tradición paleontológica.

## **1.7. OBJETIVO E HIPÓTESIS GENERAL: ESTRUCTURA DE ESTA TESIS**

El objetivo general de este proyecto es, sobre la base del registro fósil patagónico y cuyano de Argentina (fundamentalmente de la Formación Vaca Muerta, Titoniano Temprano–Valanginiano Temprano), lograr una comprensión más profunda de la última radiación de los ictiosaurios (los oftalmosáuridos) a través del análisis de la disparidad morfológica, y de la diversidad taxonómica y filogenética.

La hipótesis general que se construyó para este objetivo es que subsecuentemente a su primera radiación, los oftalmosáuridos alcanzaron su máxima diversificación en el Jurásico Tardío y que la transición Jurásico/Cretácico estuvo caracterizada por un pasaje transicional y paulatino, y no por una crisis de recambio faunístico.

El contenido de la tesis está organizado en ocho capítulos de los cuales los tres primeros representan la introducción y marco teórico en los que se basa esta tesis:

- **Capítulo 1: Introducción.**
- **Capítulo 2: Materiales y métodos.** En este capítulo se detallan las metodologías y protocolos seguidos en la tesis y los materiales estudiados en la misma.
- **Capítulo 3: Contexto geológico.** En este capítulo se brinda un breve resumen del marco geológico del cual provienen los ejemplares estudiados.

Los cuatro capítulos siguientes constan de una breve introducción, los objetivos e hipótesis particulares puestos a prueba, los resultados de los análisis efectuados y la discusión de dichos resultados:

- **Capítulo 4: Sistemática paleontológica.** En este capítulo se brindan las descripciones osteológicas y las diagnósicos de los taxones estudiados.
- **Capítulo 5: Filogenia.** En este capítulo se desarrolla el análisis filogenético de los Ophthalmosauridae, con foco en los taxones del Jurásico Tardío–Cretácico Temprano de Patagonia (Argentina).
- **Capítulo 6: Disparidad.** En este capítulo se desarrolla el análisis de la disparidad y los patrones de ocupación de morfoespacios de los Ophthalmosauridae a lo largo de su historia evolutiva.
- **Capítulo 7: Diversidad.** En este capítulo se procede a explorar los patrones de diversidad taxonómica y filogenética de los Ophthalmosauridae.
- **Capítulo 8: Integración y conclusiones.** En este capítulo se brinda una discusión integradora de los resultados obtenidos y se detallan las conclusiones a las cuales se ha arribado al finalizar esta tesis.

## CAPÍTULO 2: MATERIAL Y MÉTODOS

*“El mundo del hombre contemporáneo se funda sobre los resultados de la ciencia: el dato reemplaza al mito, la teoría a la fantasía, la predicción a la profecía.”*

Mario Bunge

## 2.1. MATERIAL

### 2.1.1. Material estudiado de primera mano

Para el desarrollo de este trabajo de tesis se revisaron de primera mano los materiales correspondientes a ictiosaurios depositados en colecciones paleontológicas de Argentina y Colombia que a continuación se detallan:

#### Argentina

Instituto Antártico Argentino, San Martín, Buenos Aires:

-**IAA-PV 358**: ejemplar referido como Ichthyosauria indet., Cabo Longing (península Antártica), Fm. Ameghino (=Nordenskjöld), Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por elementos apendiculares.

-**IAA-PV 359**: ejemplar referido como Ichthyosauria indet., Cabo Longing (península Antártica), Fm. Ameghino (=Nordenskjöld), Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por centros vertebrales caudales.

-**IAA-PV 712**: ejemplar referido como cf. Platypterygiinae, Cabo Longing (península Antártica), Fm. Ameghino (=Nordenskjöld), Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por elementos de la cintura escapular y del miembro anterior derecho.

Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, CABA, Buenos Aires:

- **MANC-N-32**: holotipo de *Caypullisaurus bonapartei*, Cerro Lotena (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano temprano. El ejemplar está constituido por el cráneo, parte de la columna vertebral, cintura escapular, miembros anteriores y cintura pélvica.

Museo de la Plata, La Plata, Buenos Aires:

-**MLP 79-I-30-1**: holotipo de “*Platypterygius*”/*Myobradypterygius hauthali*, Cerro Belgrano (Santa Cruz, Argentina), Fm. Río Belgrano, Barremiano temprano. El ejemplar está constituido por el húmero izquierdo y elementos del zeugopodio y autopodio.

-**MLP 79-I-30-2**: ejemplar referido a “*Platypterygius*”/*Myobradypterygius hauthali*, Cerro Belgrano (Santa Cruz, Argentina), Fm. Río Belgrano, Barremiano

temprano. El ejemplar está constituido por centros vertebrales, y elementos del zeugopodio y autopodio de uno de los miembros anteriores.

**-MLP 83-XI-15-1:** ejemplar referido como cf. *Sumpalla*, Cerro Lotena (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano. El ejemplar está constituido por el cráneo, dientes, centros vertebrales, elementos de la cintura escapular y miembro anterior derecho.

**-MLP 83-XI-16-1:** ejemplar referido a *Caypullisaurus bonapartei*, Cerro Lotena (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano temprano. El ejemplar está constituido por centros vertebrales, parte de ambos miembros anteriores y miembro posterior derecho.

**-MLP 85-I-14-1:** ejemplar referido como Ophthalmosauridae indet., Cerro Lotena (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano. El ejemplar está constituido por rostro y mandíbula.

**-MLP 85-I-15-1:** ejemplar referido como Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A, Chacay Melelhue (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por el cráneo y miembro anterior derecho.

Museo Provincial de Ciencias Naturales “Dr. Prof. Juan A. Olsacher”, Dirección Provincial de Minería, Zapala, Neuquén:

**-MOZ-PV 0062:** ejemplar referido como Ichthyosauria indet., Cerro Mallín Quemado (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Berriasiano. Ejemplar compuesto por una serie de tres vértebras articuladas.

**-MOZ-PV 0068:** ejemplar referido como Ichthyosauria indet., Cerro Granito (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano. Ejemplar compuesto por una vértebra dorsal posterior.

**-MOZ-PV 103:** ejemplar referido a *Catutosaurus gasparinae*, Yesera del Tromen–Pampa Tril (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano. El ejemplar está constituido por parte del rostro, la mandíbula y dientes.

**-MOZ-PV 1168:** ejemplar referido como Ichthyosauria indet., Cantera “El Ministerio”, Los Catutos (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano temprano

tardío–Titoniano tardío temprano. Ejemplar compuesto por elementos del rostro/mandíbula y dientes.

**-MOZ-PV 1854:** holotipo de *Catutosaurus gasparinae*, Cantera “El Ministerio”, Los Catutos (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano temprano tardío–Titoniano tardío temprano. El ejemplar está constituido por el cráneo, parte de la columna vertebral, elementos de la cintura escapular y de ambos miembros anteriores.

**-MOZ-PV 2281:** ejemplar referido como Ichthyosauria indet., Chacaico Sur (Neuquén, Argentina), Fm. Los Molles, Bajociano. Ejemplar compuesto por tres costillas incompletas.

**-MOZ-PV 2282:** holotipo de *Mollesaurus periallus*, Chacaico Sur (Neuquén, Argentina), Fm. Los Molles, Bajociano temprano. El ejemplar está constituido por el cráneo, parte de la columna vertebral y elementos de la cintura escapular.

**-MOZ-PV 2616:** ejemplar referido como Ichthyosauria indet., Cantera “El Ministerio”, Los Catutos (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano temprano tardío–Titoniano tardío temprano. Ejemplar compuesto por parte del rostro, mandíbula y dientes.

**-MOZ-PV 4730:** ejemplar referido como Ichthyosauria indet., Cajón de Almaza (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano. Ejemplar compuesto por costillas, centros vertebrales, elementos de la cintura escapular y de los miembros anteriores.

**-MOZ-PV 5415:** ejemplar referido como Ichthyosauria indet., Cantera “El Ministerio”, Los Catutos (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano temprano tardío–Titoniano tardío temprano. Ejemplar compuesto por un elemento correspondiente al rostro.

**-MOZ-PV 5788:** holotipo de *Sumpalla argentina*, Cantera “El Ministerio”, Los Catutos (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano temprano tardío–Titoniano tardío temprano. El ejemplar está constituido por el cráneo, parte de la columna vertebral, elementos de la cintura escapular, restos de ambos miembros anteriores, elementos de la cintura pélvica y fémur izquierdo.

**-MOZ-PV 5803:** holotipo de *Chacaicosaurus cayi*, Chacaico Sur (Neuquén, Argentina), Fm. Los Molles, Bajociano temprano. El ejemplar está constituido por el cráneo, parte de la columna vertebral, interclavícula y restos de los miembros anterior y posterior.

**-MOZ-PV 6097:** ejemplar referido a *Caypullisaurus bonapartei*, Yesera del Tromen–Pampa Tril (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta. El ejemplar está constituido por el cráneo y parte de la columna vertebral.

**-MOZ-PV 6139:** ejemplar referido a *Caypullisaurus bonapartei*, Arroyo Trincajuera (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Berriasiano. El ejemplar está constituido por el cráneo.

**-MOZ-PV 6145:** holotipo de *Arthropterygius thalassonotus*, Yesera del Tromen–Pampa Tril (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por elementos del cráneo, mandíbula y miembro anterior derecho.

**-MOZ-PV 6997/1:** ejemplar referido como *Platypterygiinae* indet., Pichaihue (Neuquén, Argentina), Fm. Agrio, Valanginiano tardío. Ejemplar compuesto por un fragmento de costilla, un carpal proximal y falanges.

**-MOZ-PV 6997/2:** ejemplar referido como *Platypterygiinae* indet., Pichaihue (Neuquén, Argentina), Fm. Agrio, Valanginiano tardío. Ejemplar compuesto por una barra isquiopúbica y un fémur incompleto.

**-MOZ-PV 7260:** ejemplar referido a *Catutosaurus gaspariniaie*, Cerro Lotena (Neuquén, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano. El ejemplar está constituido por parte del rostro, la mandíbula y un diente.

Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “J.C. Moyano”, Mendoza, Mendoza:

**-MCNAM-PV 106:** holotipo de “*Ancanamunia mollense*”, espécimen colectado a 4 kilómetros al este del “puente del ictiosaurio”, Departamento de Malargüe (Mendoza, Argentina). El ejemplar está constituido por centros vertebrales y dos costillas.

**-MCNAM-PV 107:** holotipo de “*Ichthyosaurus saladensis*”, Bajada de las Vacas, Departamento de Malargüe (Mendoza, Argentina), Jurásico tardío. El ejemplar está constituido por elementos mandibulares/rostrales y cuatro dientes.

**-MCNAM-PV 119:** holotipo de “*Ancanamunia mendozana*”, Bardas Blancas, Departamento de Malargüe (Mendoza, Argentina), Jurásico tardío. El ejemplar está constituido por elementos del basicráneo, centros vertebrales y parte del miembro anterior izquierdo.

**-MCNAM-PV 5089:** ejemplar referido como *Platypterygiinae* indet., Arroyo Paulino, Departamento de Malargüe (Mendoza, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por centros vertebrales, costillas, elementos de la cintura pélvica y de los miembros posteriores.

**-MCNAM-PV 5097:** ejemplar referido como *Platypterygiinae* indet., Arroyo Durazno, Departamento de Malargüe (Mendoza, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por dientes, centros vertebrales incluyendo el complejo atlas-axis y el húmero derecho.

**-MCNAM-PV 5098:** ejemplar referido como *Ophthalmosauridae* indet., Arroyo Durazno, Departamento de Malargüe (Mendoza, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por el húmero izquierdo.

**-MCNAM-PV 5102:** ejemplar referido como *Ophthalmosauridae* indet., Arroyo Durazno, Departamento de Malargüe (Mendoza, Argentina), Fm. Vaca Muerta, Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por el húmero izquierdo.

## **Colombia**

Centro de Investigaciones Paleontológicas, Villa de Leyva, Boyacá:

**-CIP-FCG-CBP-74:** holotipo de *Muiscasaurus catheti*, Vereda Llanitos, Sáchica (Boyacá, Colombia), Fm. Paja, Aptiano temprano. El ejemplar está constituido por el cráneo, dientes, centros vertebrales y costillas.

**-CIP-GA-01042014:** ejemplar referido a *Kyhytysuka sachicarum*, El Roble, Villa de Leyva (Boyacá, Colombia), Fm. Paja, Barremiano tardío. El ejemplar está constituido por el cráneo, dientes, parte de la columna vertebral, elementos de la cintura escapular y de los miembros anteriores.

-**FCG-CBP-87**: ejemplar referido a "*Platypterygius*", Loma La Cabrera, Villa de Leyva (Boyacá, Colombia), ?Fm. Paja. El ejemplar está constituido por costillas, elementos de la cintura escapular y de los miembros anteriores.

-**FCG-CBP-16**: ejemplar referido a *Miscasaurus catheti*, Loma La Catalina, Villa de Leyva (Boyacá, Colombia), Fm. Paja, Aptiano tardío. El ejemplar está constituido por el cráneo, dientes, centros vertebrales y costillas.

Museo Geológico Nacional "José Royo y Gómez", Servicio Geológico Colombiano, Bogotá:

-**DON-19761**: holotipo de *Kyhytysuka sachicarum*, Loma Pedro Luís, Villa de Leyva (Boyacá), Fm. Paja, Aptiano temprano. El ejemplar está constituido por el cráneo, mandíbula, dientes y centros vertebrales.

### **2.1.2. Material estudiado a través de imágenes**

Con fines comparativos también se trabajó con material fotográfico de alta resolución, así como también con modelos tridimensionales digitales de ejemplares correspondientes a ictiosaurios depositados en colecciones del exterior. A continuación se detallan dichos ejemplares:

#### **Inglaterra:**

Natural History Museum, Londres:

-**NHMUK PV R1158**: ejemplar referido a *Temnodontosaurus platyodon*, Lyme Regis (Dorset, Inglaterra), Fm. Blue Lias, Hettangino–Sinemuriano. El ejemplar está constituido por el cráneo, mandíbula y centros vertebrales.

-**NHMUK PV R2133**: holotipo de *Ophthalmosaurus icenicus*, Peterborough (Cambridgeshire, Inglaterra), Fm. Oxford Clay, Calloviano medio. El ejemplar está constituido por el cráneo, complejo atlas-axis y elementos de la cintura escapular.

-**NHMUK PV R3177**: holotipo de *Brachypterygius extremus*, Smallmouth Sands (Dorset, Inglaterra), Fm. Kimmeridge Clay, Kimmeridgiano. El ejemplar está constituido por el miembro anterior derecho.

**-NHMUK PV R4753:** ejemplar referido a *Ophthalmosaurus icenicus*, Peterborough (Cambridgeshire, Inglaterra), Fm. Oxford Clay, Calloviano medio. El ejemplar está constituido por un esqueleto casi completo.

**-NHMUK PV R11185N:** paratipo de *Acamptonectes densus*, Filey (North Yorkshire, Inglaterra), Fm. Speeton Clay, Hauteriviano. El ejemplar está constituido por parte del rostro, mandíbula, costillas y el húmero derecho.

Bristol City Museum and Art Gallery, Bristol:

**-BRSMG Ce 16696:** ejemplar referido a *Brachypterygius extremus*, Kimmeridge Bay (Dorset, Inglaterra), Fm. Kimmeridge Clay, Kimmeridgiano. El ejemplar está constituido por el cráneo, mandíbula, centros vertebrales y elementos de ambos miembros anteriores.

Sedgwick Museum of Earth Sciences, Cambridge:

**-CAMSM J68516:** ejemplar referido a *Brachypterygius extremus*, Stowbridge (Norfolk, Inglaterra) Fm. Kimmeridge Clay, Kimmeridgiano. El ejemplar está constituido por el cráneo y mandíbula.

**-CAMSM B57955:** ejemplar referido a *Acamptonectes*, Cambridge (Cambridgeshire, Inglaterra), Fm. Speeton Clay, Hauteriviano. El ejemplar está constituido por el basioccipital.

**Noruega:**

Svalbard Museum, Longyearbyen (Svalbard):

**-SVB 1451:** holotipo de *Palvennia hoybergeti*, Janusfjellet (Svalbard, Noruega), Fm. Agardhfjellet, Titoniano. El ejemplar está constituido por el cráneo, mandíbula, complejo atlas-axis, costillas y fragmentos de un húmero.

University of Oslo Natural History Museum (Oslo):

**-PMO 214.578:** holotipo de *Undorosaurus? kristiansenae*, Janusfjellet (Svalbard, Noruega), Fm. Agardhfjellet, Titoniano. El ejemplar está constituido por un esqueleto casi completo.

-**PMO 222.669**: ejemplar referido a *Palvennia hoybergeti*, Janusfjellet (Svalbard, Noruega), Fm. Agardhfjellet, Titoniano. El ejemplar está constituido por el cráneo, mandíbula, dientes, centros vertebrales, elementos de la cintura escapular y de los miembros anteriores.

-**PMO 222.654**: holotipo de *Janusaurus lundi*, Janusfjellet (Svalbard, Noruega), Fm. Agardhfjellet, Titoniano. El ejemplar está constituido por el cráneo, mandíbula, elementos de la cintura escapular y de los miembros anteriores y posteriores.

-**PMO 222.655**: holotipo de *Keilhauia nui*, Janusfjellet (Svalbard, Noruega), Fm. Agardhfjellet, Berriasiano. El ejemplar está constituido por elementos del rostro, dientes, elementos de la cintura escapular, ambos húmeros, elementos de la cintura pélvica y de los miembros posteriores.

-**PMO 222.667**: ejemplar referido a *Keilhauia*, Janusfjellet (Svalbard, Noruega), Fm. Agardhfjellet, Titoniano. El ejemplar está constituido por elementos del rostro y basicráneo, dientes, centros vertebrales, costillas, cintura pélvica y elementos del miembro anterior derecho.

## **Bélgica**

Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Bruselas:

-**IRSNB R269**: holotipo de *Sveltonectes insolitus*, región de Ul'yanovsk, Rusia. El ejemplar está compuesto por el cráneo, mandíbula, dientes, centros vertebrales, elementos de la cintura escapular, miembros anteriores, cintura pélvica y miembros posteriores.

## **Canadá**

Canadian Museum of Nature, Ottawa:

-**CMN 40608**: holotipo de *Arthropterygius chrisorum*, Cape Grassy (Isla Melville, Canadá), Fm. Ringes, Oxfordiano–Kimmeridgiano. El ejemplar está constituido por elementos del basicráneo y la mandíbula, centros vertebrales incluyendo el complejo atlas-axis, elementos de la cintura escapular y de ambos miembros anteriores y posteriores.

University of Alberta Laboratory for Vertebrate Palaeontology, Alberta:

-**UALVP 45635**: holotipo de *Maiaspondylus lindoei*, sitio de colecta (60° 01' N, 116° 57' O) sobre el Río Hay (Territorios del Noroeste, Canadá), Fm. Loon River, Albiano. El ejemplar se compone de elementos del cráneo y la mandíbula, y de ambos miembros anteriores.

**Estados Unidos:**

Wyoming University, Wyoming:

-**UW 24804**: ejemplar referido a *Baptanodon natans*, condado de Natrona (Wyoming, Estados Unidos), Fm. Sundance, Oxfordiano. El ejemplar está constituido por algunos elementos del cráneo y parte del miembro anterior derecho.

-**UW 24816**: ejemplar referido a *Baptanodon natans*, condado de Natrona (Wyoming, Estados Unidos), Fm. Sundance, Oxfordiano. El ejemplar está constituido por el cráneo y mandíbula.

-**UW 39961**: ejemplar referido a *Baptanodon natans*, condado de Big Horn (Wyoming, Estados Unidos), Fm. Sundance, Oxfordiano. El ejemplar está constituido por parte del miembro anterior derecho.

-**UW 5547**: holotipo de "*Platypterygius*" *americanus*, Condado de Crook (Wyoming, Estados Unidos), Fm. Graneros, Albiano. El ejemplar está compuesto por el basioccipital, centros vertebrales incluyendo el complejo atlas-axis, las escápulas y elementos de los miembros anteriores y posteriores.

Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania:

-**CMNH 878**: ejemplar referido a *Baptanodon natans*, (Wyoming, Estados Unidos), Fm. Sundance, Oxfordiano. El ejemplar está constituido por el cráneo, mandíbula, centros vertebrales y costillas.

-**CMNH 919**: holotipo de *Baptanodon robustus* Gilmore 1905, (Wyoming, Estados Unidos), Fm. Sundance, Oxfordiano. El ejemplar está constituido por centros vertebrales, costillas y la cintura escapular.

-**CMNH 47524**: ejemplar referido como Ophthalmosauridae indet., Mitia (Tulear), Madagascar. El ejemplar está constituido por centros vertebrales incluyendo el complejo atlas-axis, elementos de la cintura escapular, el húmero derecho y un fémur.

-**CMNH 47525**: ejemplar referido como Ophthalmosauridae indet., Ankilivalo (Tulear), Madagascar. El ejemplar está constituido por el basioccipital, centros vertebrales caudales y una escápula.

-**CMNH 47526**: ejemplar referido como cf. Ophthalmosauridae, Ampilobe (Tulear), Madagascar. El ejemplar está constituido por elementos del zeugopodio y autopodio de uno de los miembros anteriores.

### **México**

Colección Paleontológica de Coahuila, Museo del Desierto, Saltillo, Estado Libre y Soberano de Coahuila de Zaragoza:

-**CPC 307**: holotipo de *Parrassaurus yacahuitztli*, Sierra de Parras (Coahuila, México), Fm. La Caja, Titoniano tardío. El ejemplar está constituido por el cráneo, mandíbula, dientes, centros vertebrales, elementos de la cintura escapular y de ambos miembros anteriores.

Colección Nacional de Paleontología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México:

-**IGM 9519**: holotipo de *Acuetzpalin carranzai*, Cerro de Palotes (Durango, México), Fm. La Casita, Kimmeridgiano. El ejemplar está constituido por el cráneo, mandíbula, dientes, centros vertebrales, elementos de la cintura escapular y del miembro anterior izquierdo.

### **2.1.3. Abreviaturas institucionales**

**AM**, Australian Museum, Sydney, Australia.

**BRSMG**, Bristol City Museum and Art Gallery, Bristol, Reino Unido.

**CAMSM**, Sedgwick Museum of Earth Sciences, Cambridge, Reino Unido.

**CCMGE**, Chernyshev's Central Museum of Geological Exploration, San Petersburgo, Rusia.

**CIP**, Centro de Investigaciones Paleontológicas, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia.

**CMNH**, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania, Estados Unidos.

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

**DON**, Museo Geológico Nacional "José Royo y Gómez", Servicio Geológico Colombiano, Bogotá, Colombia.

**GLAHM**, The Hunterian Museum, Universidad de Glasgow, Glasgow, Reino Unido.

**IAA**, Instituto Antártico Argentino, San Martín, Buenos Aires, Argentina.

**IGM**, Colección Nacional de Paleontología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

**IRSNB**, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Bruselas, Bélgica.

**MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

**MLP**, Museo de la Plata, La Plata, Argentina.

**MOZ**, Museo Provincial de Ciencias Naturales "Dr. Prof. Juan A. Olsacher", Dirección Provincial de Minería, Zapala, Argentina.

**MCNAM**, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "J.C. Moyano", Mendoza, Argentina.

**NHMUK**, Natural History Museum, Londres, Reino Unido.

**PMO**, Natural History Museum, Universidad de Oslo (Palaeontological collection), Oslo, Noruega.

**QM**, Queensland Museum, Brisbane, Australia.

**SMSS**, Städtisches Museum Schloss Salder, Salzgitter, Alemania.

**SVB**, Svalbard Museum, Longyearbyen, Noruega.

**UALVP**, University of Alberta Laboratory for Vertebrate Palaeontology, Edmonton, Alberta, Canada.

**UW**, University of Wyoming, Laramie (Wyoming), Estados Unidos.

**ZIN**, Institute of the Russian Academy of Sciences, San Petersburgo, Rusia.

## **2.2. MÉTODOS**

### **2.2.1. Métodos utilizados en las descripciones anatómicas**

#### **2.2.1.1. Terminología anatómica**

La terminología empleada en la descripción y discusión de los Ophthalmosauridae en esta tesis se basa principalmente en aquella utilizada por McGowan y Motani (2003). Debido a que los términos empleados en dicha contribución no son los únicos usados en la literatura científica, a continuación se procede a detallar e ilustrar algunas estructuras osteológicas, y mencionar (de existir) los términos equivalentes.

**Cresta sagital:** eminencia que se desarrolla en dirección dorsal en la línea media de la superficie dorsal del cráneo (Fig. 2.1). En los Ophthalmosauridae está restringida, cuando presente, únicamente al contacto en la línea media entre los parietales, pero en las formas más antiguas dicha cresta podía extenderse ocupando además el contacto entre los frontales y parte del contacto entre los nasales (e.g. Mixosauridae) (McGowan y Motani 2003). Este término es equivalente a la ‘eminencia sagital’ empleado por Motani (1999a).

**Dígito accesorio:** dígito cuya región proximal se ubica por fuera del margen distal de la hilera de los carpales/tarsales distales (McGowan y Motani 2003) (Fig. 2.2).

**Elemento accesorio (anterior o posterior):** es un elemento proximal que yace en contacto con, o muy cerca del margen, pre- o postaxial del extremo distal del húmero/fémur (McGowan y Motani 2003) (Fig. 2.2). El elemento accesorio anterior es equivalente al “elemento extrazeugopodial” de Motani (1999a, b) y al pisiforme de Andrews (1910).

**Excavatio internasalis:** es una depresión que se ubica en la superficie posterodorsal de los nasales, anterior a la órbita y dorsal a la narina (Fig. 2.3).

**Foramen parietal:** foramen localizado en la superficie dorsal del neurocráneo, cuya delimitación puede estar dada únicamente por los parietales, por los parietales y frontales o exclusivamente por los frontales (Fig. 2.3). Varios autores utilizan el término “foramen pineal” como equivalente a “foramen parietal” (e.g. Moon y Kirton 2016; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega 2021).

**Pisiforme:** el pisiforme es el elemento postaxial más proximal del miembro anterior, el cual se localiza posterior a la ulna (Johnson 1979; Moon y Kirton 2016). En aquellos casos en los que el término sea empleado entrecomillado (“pisiforme”) se estará haciendo referencia al elemento postaxial más proximal del miembro posterior que se posiciona posterior a la fíbula.

**Processus postnarialis:** proceso que se desarrolla en dirección dorsal a partir del maxilar y que se localiza, cuando presente, en el margen posterior de la narina externa (Fig. 2.4). Este término es equivalente a la “*dorsal lamina*” de Motani (1999a).

**Processus subnarialis y supranarialis:** son proyecciones en dirección posterior del margen posterior de los premaxilares, que se localizan por debajo y encima de la narina externa respectivamente (Fig. 2.4). Estos términos son equivalentes al proceso dorsal y al proceso ventral del premaxilar empleados por Motani (1999a).

**Rostrum:** porción anterior del neurocráneo que va desde el margen anterior de la órbita hasta el extremo anterior del cráneo (Fig. 2.5).

## 2.2.1.2. Orientación e identificación de estructuras anatómicas

### 2.2.1.2.1. Términos para la orientación

A continuación se procede a detallar los términos empleados para la orientación de los elementos óseos en esta tesis (Fig. 2.6):

**Anterior y posterior:** estos términos hacen referencia al eje cráneo-caudal que indica las direcciones hacia el cráneo y hacia la región caudal respectivamente.

**Dorsal y ventral:** estos términos hacen referencia al eje vertical que indica las direcciones hacia arriba y hacia abajo respectivamente.

**Proximal y distal:** estos términos hacen referencia al plano sagital que divide al cuerpo en las mitades izquierda y derecha, e indican proximidad y lejanía a dicho plano respectivamente.

### **2.2.1.2.2. Orientación del húmero y del fémur**

#### ***Húmero***

La orientación del húmero sigue los criterios propuestos por Kirton (1983) (Fig. 2.7A-C):

- El proceso dorsal del húmero surge desde la región proximal y posterior o desde la región proximal y media de la superficie dorsal del húmero.
- La cresta deltopectoral surge de la región proximal y anterior de la superficie ventral del húmero.

#### ***Fémur***

La orientación del fémur sigue los criterios propuestos por Maxwell *et al.* (2012b) (Fig. 2.7D-G):

- En vista proximal el margen anterior del fémur es cóncavo o casi recto, mientras que el margen posterior es convexo.
- En vista dorsal o ventral la faceta tibial, que es anterior a la fibular, forma un ángulo de aproximadamente 90° con respecto al eje largo del hueso, mientras que la faceta fibular forma un ángulo agudo.
- El proceso dorsal se localiza más cercanamente al margen anterior del fémur que el proceso ventral.
- En aquellos Ophthalmosauridae en los cuales los procesos ventral y dorsal están bien desarrollados y con forma de placa (e.g. "*Platypterygius*" *australis*), el proceso dorsal es marcadamente más estrecho en vista proximal que el proceso ventral.

### **2.2.1.2.3. Identificación de los centros vertebrales**

Para identificar las diferentes zonas de la columna vertebral de los ejemplares aquí estudiados, se siguieron los criterios de reconocimiento propuestos por McGowan y Motani (2003). Según este esquema, los centros vertebrales pueden ser incluidos dentro de las diferentes regiones de la columna que a continuación se detallan:

- Centros vertebrales cervicales: son aquellos ubicados por detrás del complejo atlas-axis y presentan dos apófisis laterales la diapófisis de posición dorsal y anterior, y la parapófisis que se ubica ventralmente con respecto a la diapófisis. Característicamente,

en los centros cervicales, la diapófisis se encuentra asociada a las facetas para los arcos neurales (Fig. 2.8A-B).

-Centros dorsales anteriores: son aquellos que presentan ambas apófisis laterales sobre la mitad dorsal de la superficie lateral del centro, aunque en este caso las diapófisis carecen de conexión con las facetas para los arcos neurales (Fig. 2.8C-D).

-Centros dorsales posteriores: son aquellos en los que ambas apófisis están presentes y ubicadas sobre la mitad ventral de la superficie lateral del centro (Fig. 2.8E-F).

-Centros caudales anteriores: son aquellos que presentan una única apófisis lateral, la sinapófisis, sobre la mitad ventral de la superficie lateral del centro (Fig. 2.8G-H)

-Centros apicales: son los únicos centros procélicos (= superficie anterior cóncava y posterior convexa) de toda la columna. La sipófisis se ubica aproximadamente a la altura de la línea media de la superficie lateral del centro. La región dorsal de estos centros está más desarrollada anteroposteriormente que la región ventral. Sobre la superficie ventral se ubican las facetas para los arcos hemales. De forma semejante a los centros post-flexurales, estos centros presentan una forma menos circular en vistas anterior y posterior, y tienen aspecto más comprimido (Fig. 2.8I-J).

-Centros post-flexurales: son los centros de menor dimensión de la columna. Ventralmente las facetas para los arcos hemales pueden o no estar presentes, y su existencia es debatida aún en algunos taxones (e.g. McGowan y Motani 2003; Moon y Kirton 2016). Carecen completamente de apófisis laterales, y sobre su superficie dorsal aparecen las facetas para los arcos neurales (Fig. 2.8K-L).

### **2.2.1.3. Imágenes**

#### ***Fotografía***

Los ejemplares estudiados en esta tesis fueron fotografiados empleando una cámara digital réflex de lente único (SRL) Nikon D300, y objetivos Nikkor 18-200 mm F/35.5-6.3 y Macro-Nikkor 105 mm F/2.8. En los casos en que fue posible, los ejemplares fueron expuestos a luz ultravioleta con el fin de lograr una mejor visualización e interpretación de los patrones de articulación de los elementos óseos.

#### ***Tomografía computada***

El holotipo de *Arthropterygius thalassonotus* (MOZ-PV 6145) fue sometido a una tomografía helicoidal computada en el Instituto Diagnóstico de La Plata S.A. La información fue almacenada en un archivo de imagen de formato DICOM (.dcm), y la misma consiste en 316 cortes con un tamaño de pixel de 0.976 mm x 0.976 mm y un grosor de 5 mm. La matriz sedimentaria fue eliminada y los elementos óseos hallados fueron segmentados usando el software MIMICS Innovation Suite v.10.01 (Materialise Inc., Lovaina, Bélgica). Finalmente, una vez segmentados, cada elemento fue exportado individualmente a archivos de imagen 3D en formato PLY (.ply) en el software MeshLab v.2016.12 (Cingoni *et al.*, 2008).

### **Escaneos 3D**

El holotipo de “*Ancanamunia mendozana*” (MCNAM-PV 119) fue escaneado mediante el uso de un scanner láser 3D (NextEngine 3D scanner HD Desktop). Una vez escaneados, los elementos óseos fueron modelados empleando el software ScanStudio HD y exportados individualmente en formato PLY (.ply). Para la visualización de los modelos tridimensionales y su manipulación se empleó el software MeshLab v.2016.12 (Cingoni *et al.*, 2008).

#### **2.2.1.4. Abreviaturas anatómicas**

**aa**, complejo atlas-axis; **ac**, acromion; **aec**, área extracondilar; **an**, angular; **ana**, abertura nasal anterior; **anp**, abertura nasal posterior; **ar**, articular; **ard**, arco dorsal del supraoccipital; **arn**, arco neural; **bs**, basiesfenoides; **bo**, basioccipital; **bt**, barra transversal de la interclavícula; **c**, centro vertebral; **C**, cresta de la barra isquiopúbica; **car**, cóndilo articular del cuadrado; **cag**, contribución del coracoides a la fosa glenoidea; **cdp**, cresta deltopectoral; **cds**, carpal distal; **cgs**, contribución de la escápula a la fosa glenoidea; **cl**, clavícula; **co**, coracoides; **coc**, cóndilo occipital; **cos**, costilla; **c-pf**, centros vertebrales caudales-postflexurales; **cq**, cuello del cuadrado; **csa**, canal semicircular horizontal; **csva**, canal semicircular vertical anterior; **csvp**, canal semicircular vertical posterior; **cv**, centros vertebrales cervicales; **dga**, dígito accesorio; **dgp**, dígito primario; **dn**, dentario; **dp**, diapófisis; **ea**, elemento anterior accesorio; **eap**, elemento accesorio posterior; **eo**, exoccipital; **es**, escápula; **esn**, espina neural; **exi**, *excavatio internasalis*; **far**, faceta para el articular; **fbo**, faceta para el basioccipital; **fci**, foramen para la arteria carótida interna; **fco**, faceta para el coracoides; **fd**, *fossa dentalis*; **fe**, fémur; **feaa**, faceta para el elemento anterior accesorio; **fec**, faceta escapular del coracoides; **fex**, faceta para

el exoccipital; **ff**, faceta fibular; **ffr**, faceta para el frontal; **fi**, faceta iliaca de la barra isquiopúbica; **fic**, faceta intercoracoidea; **fin**, foramen internasal; **finc**, faceta para la interclavícula; **fi**p, faceta interparietal; **fn**, foramen notocordal; **fnn**, forámenes nutricios; **fm**, *foramen magnum*; **fna**, foramen nasal; **fop**, faceta para el opistótico; **foq**, foramen cuadrado; **fot**, “forámenes óticos”; **fp**, *fossa praemaxillaris*; **fpa**, faceta para el parietal; **fpfo**, faceta para el postfrontal del supratemporal; **fpt**, faceta para el pterigoides; **fq**, faceta para el cuadrado; **fqj**, faceta para el cuadrado-yugal; **fr**, frontal; **fra**, faceta radial; **fsan**, faceta para el surangular; **fsp**, faceta estapedial del basioccipital; **fsan**, faceta para el surangular; **fsu**, foramen del supraoccipital; **fsur**, foramen surangular; **fst**, faceta estapedial del cuadrado; **ft**, faceta tibial; **fts**, fenestra temporal superior; **fu**, faceta ulnar; **h**, húmero; **hy**, hioides; **I**, intermedio; **ic**, interclavícula; **ihc**, impresión del hemisferio cerebral; **il**, ilion; **is**, barra isquiopúbica; **isq**, isquion; **ju**, yugal; **lac**, lagrimal; **ld**, lamella dorsal del pterigoides; **ll**, lamella lateral del pterigoides; **lm**, lamella medial del pterigoides; **lo**, lamella occipital del cuadrado; **lpt**, lamella pterigoidea del cuadrado; **ma**, miembro anterior; **mac**, muesca anterior del coracoides; **mame**, proceso para la inserción del *musculus adductor mandibulae externus*; **mcc**, canal de Meckel; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **ne**, narina externa; **orb**, órbita; **op**, opistótico; **opf**, faceta para el opistótico; **pa**, parietal; **pac**, proceso anterior del coracoides; **paeo**, proceso anterior del exoccipital; **paf**, foramen parietal; **pah**, proceso ahorquillado del pterigoides; **pam**, proceso ascendente del maxilar; **pbt**, procesos basipterigoideos; **pd**, proceso dorsal; **pdn**, proceso descendente del nasal; **pe**, proceso estapedial del supratemporal; **peo**, proceso exoccipital del supraoccipital; **pfm**, piso del *foramen magnum*; **pi**, pisiforme; **plt**, palatino; **pm**, proceso medial de la interclavícula; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **pof**, postfrontal; **pp**, parapófisis; **ppo**, proceso paraoccipital; **pr**, prearticular; **pra**, proceso retroarticular; **pre**, prefrontal; **proo**, proótico; **psb**, *processus subnarialis* del premaxilar; **psf**, paraesfenoides; **psp**, proceso supratemporal del parietal; **psu**, *processus supranarialis* del premaxilar; **pt**, pterigoides; **pub**, pubis; **pv**, proceso ventral; **q**, cuadrado; **qj**, cuadrado-yugal; **R**, radio; **ra**, radial; **ras**, rama anterior del supratemporal; **rms**, rama medial del supratemporal; **rt**, rostro; **rvs**, rama ventral del supratemporal; **sac**, sáculo; **san**, surangular; **sc**, placa esclerótica; **sim**, sitio de inserción muscular; **sms**, surco medial del supraoccipital; **sp**, stapes; **spl**, esplénico; **sq**, escamoso; **sup**, supraoccipital; **sut**, supratemporal; **tu**, tuberosidad; **U**, ulna; **ul**, ulnar; **ut**, utrículo; **vo**, vómer; **2-4**, carpales/tarsales distales; **ii-iv**, metacarpales/metatarsales; **VII**, foramen para el pasaje de la rama palatina del nervio facial.

## 2.2.2. Métodos para los análisis filogenéticos

### 2.2.2.1. Taxones y caracteres incluidos en el análisis filogenético

Con el objetivo de explorar las relaciones internas de los Ophthalmosauridae se implementó como conjunto de datos base la matriz de datos empleada por Campos *et al.* (2020), la cual ha sido modificada mediante la inclusión de taxones y caracteres.

En cuanto al muestreo de taxones, además de los taxones empleados por Campos *et al.* (2020), se incluyen 23 especies de Neoictiosaurios, siete no oftalmosáuridos (*Protoichthyosaurus prostaxalis* Appleby, 1979; *Protoichthyosaurus applebyi* Lomax *et al.*, 2017; *Hauffiopteryx typicus* (von Huene, 1931), *Hauffiopteryx altera* Maxwell y Cortés 2020; *Suevoleviathan integer* (Bronn, 1844), *Stenpterygius aaleniensis* y *Chacaicosaurus cayi* y 16 oftalmosáuridos (*Catutosaurus gaspariniaie* Fernández *et al.*, 2021, *Arthropterygius volgensis* (Kasansky, 1903) , *Thalassodraco etchesi* Jacobs y Martill, 2020; *Nannopterygius enthekiodon* (Hulke, 1871), *Nannopterygius yasikovi* (Efimov, 1999b); *Nannopterygius saveljeviensis* (Arkhangelsky, 1997); *Nannopterygius borealis* Zverkov y Jacobs, 2021; *Undorosaurus kielanae* (Tyborowski, 2016); *Undorosaurus nessovi* Efimov, 1999a; *Sumpalla argentina* Campos *et al.*, 2021b; *Acuetzpalin carranzai* Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2020; *Grendelius? alekseevi* (Arkhangelsky, 2001); “*Platypterygius*” *americanus* (Nace, 1939); “*Platypterygius*” *platydactylus* (Broili, 1907); *Sisteronia seeleyi* Fischer *et al.*, 2014a; *Parrassaurus yacahuitztli* Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2021), además del nuevo taxón (Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A) descrito en el capítulo IV de esta tesis. Un único taxón empleado en el conjunto de datos de Campos *et al.* (2020), *Malawania anachronus* Fischer *et al.*, 2013, no fue incluido en el presente estudio. El motivo para la exclusión de *M. anachronus* es el pobre grado de preservación del holotipo (NHMUK PV R6682) y único ejemplar conocido de este taxón, resultando en la imposibilidad de codificar la mayoría de los caracteres.

El listado completo de caracteres empleado por Campos *et al.* (2020) consta de 70 caracteres: cuatro caracteres dentales, 34 cráneo-mandibulares y 32 postcraneos. Dicho listado fue expandido a los fines del presente estudio, incluyendo un total de 62 caracteres adicionales tomados de otros conjuntos de datos publicados, y diez caracteres nuevos enunciados en este trabajo de tesis. Estos caracteres adicionales constan de: un carácter dental, 43 cráneo-mandibulares y 18 postcraneos.

La matriz resultante (Tomo II, Apéndice 1) consta de 131 caracteres (Tomo II, Apéndice 2) y 51 UTOs (diez no oftalmosáuridos y 41 oftalmosáuridos) (Tomo II, Apéndice 3), y fue enraizada utilizando al taxón *Temnodontosaurus* como raíz.

#### **2.2.2.2. Búsqueda de árboles más parsimoniosos**

A partir del conjunto de datos reunido en esta tesis se construyó una matriz filogenética utilizando el software Mesquite v.3.31 (Maddison y Maddison 2018). El análisis filogenético fue llevado a cabo con el software TNT v.1.5 (Goloboff y Catalano 2016). Dicho análisis comprende una búsqueda tradicional bajo pesos iguales, con 99.999 árboles en memoria y 10.000 réplicas seguidas de un análisis de permutación de ramas (TBR) guardando 100 árboles por réplica. Todos los caracteres fueron tratados como no ordenados. La información correspondiente a los árboles más parsimoniosos (AMP) resultantes fue combinada en un árbol de consenso estricto (ACE).

#### **2.2.2.3. Medidas de soporte**

El soporte de las ramas fue calculado usando el índice de soporte de Bremer (Bremer 1994), empleando el script incluido en TNT v.1.5. Los índices de consistencia (IC, Kluge y Farris 1969) y de retención (IR, Farris 1989) también fueron calculados a partir del script incluido en TNT v.1.5.

#### **2.2.2.4. Taxones inestables**

Con motivo de identificar a aquellos taxones causantes de inestabilidad en las relaciones de los oftalmosáuridos (taxa inestables o ‘*wild card taxa*’), se empleó el protocolo de IterPCR (Pol y Escapa 2009). El objetivo de este protocolo es detectar a aquellos taxones que por motivos tales como la falta de codificación de caracteres (= *missing data*), caracteres en conflicto o una combinación de ambos factores, presentan varias posiciones alternativas a lo largo del árbol, resultando en la falta de resolución de los nodos. Dicho protocolo fue llevado a cabo usando una versión modificada del script para dicha función.

#### **2.2.2.5. Calibración de árboles**

El ACE fue calibrado cronológicamente, empleando los datos de primera y última aparición (FAD: *first appearance date* y LAD: *last appearance date*), en el registro de cada taxón. Estos datos fueron, en todos los casos, obtenidos a partir de la literatura en la que se describen los taxones. La calibración cronológica se efectuó en el entorno de

lenguaje abierto Rstudio v.1.4.1106 (Allaire 2012) y se implementó la función *TimePaleoPhy* () del paquete de Paleotree v.3.3.25 (Bapts 2012).

### 2.2.3. Métodos para los análisis de disparidad.

Para llevar a cabo los análisis de la disparidad de los ofthalmosáuridos se tomó la matriz filogenética (capítulo 5) y se implementaron los paquetes de R Claddis v.0.6.3 (Lloyd 2016) y dispRity v.1.6 (Guillerme 2018). Debido a la presencia de entradas faltantes, y la subsecuente incapacidad para producir comparaciones entre pares de taxones (Smith *et al.*, 2014), el conjunto de datos original debió ser modificado. De acuerdo con la propuesta de Fischer *et al.* (2021), los taxones con más del 45% de entradas faltantes fueron removidos de la matriz (Tomo II, Apéndice 4). Con estas modificaciones se construyó una matriz de distancias empleando la Máxima Distancia Observada Reescalada (MORD) (Lloyd 2016). Esta métrica fue seleccionada por sobre otras tales como el Coeficiente de Gower (Gower 1971) y Distancias Euclidianas Generalizadas (Wills 1998), debido a que tanto análisis de simulación como casos empíricos indican que los resultados empleando MORD son más robustos y menos sensibles a las entradas faltantes que las otras medidas mencionadas (Lloyd 2016; Lehman *et al.*, 2019). La matriz de distancia resultante se analizó mediante un análisis de coordenadas principales (PCoA; Gower 1966; Legendre y Legendre, 1998) (Tomo II, Apéndice 5) y se usó el método de corrección de Cailliez (1983) para autovalores negativos. Los valores de las dos primeras coordenadas principales (PC) fueron graficadas para visualizar los patrones de ocupación del espacio multidimensional de caracteres (morfoespacio).

Siguiendo las recomendaciones propuestas por Guillerme *et al.* (2020a, b), se han seleccionado cuatro métricas de disparidad post-ordenación, para poder explorar tres aspectos diferentes del morfoespacio: suma de varianzas y suma de rangos (tamaño del morfoespacio), distancias medias por pares (densidad en el morfoespacio) y desplazamiento promedio del centroide (posición en el morfoespacio) (Foote 1992; Guillerme *et al.*, 2020b). Previamente al cálculo de estas métricas, la matriz de distancia fue sometida a 1.000 réplicas de bootstrap para identificar diferencias significativas entre grupos usando intervalos de confianza del 95%.

Para evaluar los cambios producidos en la disparidad a lo largo de la historia evolutiva del grupo, las métricas de disparidad fueron calculadas en tres grupos

diferentes: Neoichthyosauria no-ofthalmosáuridos, ofthalmosáuridos jurásicos y ofthalmosáuridos cretácicos.

Siguiendo este mismo protocolo, se utilizaron diferentes particiones del conjunto de datos. Para ello se usó un subconjunto con caracteres cráneo-dentales y otro con caracteres del post-cráneo.

## **2.2.4. Métodos para los análisis de diversidad**

### **2.2.4.1. Análisis de la diversidad**

Es un fenómeno ampliamente aceptado que el registro fósil es inherentemente incompleto, y por dicha naturaleza el mismo presenta una muestra desigual de taxones, la cual varía entre regiones geográficas, en el tiempo geológico y entre clados (Raup 1972; Alroy *et al.*, 2001; Smith y McGowan 2011; Close *et al.*, 2018). Por estos motivos se han desarrollado varios métodos que intentan cuantificar la diversidad de organismos a lo largo del tiempo. El método más simple para la exploración de la diversidad consiste en conteos “en crudo” del número de taxones que se registran en un determinado tiempo, es decir, una interpretación literal del registro fósil (Sepkoski Jr *et al.*, 1981; Raup y Sepkoski Jr 1982). Este método trae como ventaja el hecho de que no está basado en una hipótesis filogenética, por lo cual no es necesario conocer en detalle las relaciones de parentesco internas del linaje en estudio (Mannion *et al.*, 2011). Sin embargo, este abordaje ha sido fuertemente criticado debido a que no considera la heterogeneidad del registro fósil en sus modelos de diversidad (Alroy *et al.*, 2001).

Una de las formas propuestas para corregir el conteo simple de taxones registrados es estimar la “diversidad filogenética”, considerando que el número de taxones que se conocen en cada periodo de tiempo, es decir la diversidad taxonómica, es una estimación mínima de la verdadera diversidad (Novacek y Norell 1982; Norell y Novacek 1992; Smith 1994). Este método sigue el modelo de especiación bifurcada (Henning 1965), en el cual se asume que los taxones hermanos deben de haber surgido al mismo tiempo de manera tal que la primera aparición de dichos taxones se extiende temporalmente hacia atrás, hasta la ocurrencia más antigua del taxón hermano más antiguo, de esta forma creando “linajes fantasmas”, los cuales reflejan los hiatos en el registro fósil (Norell 1992, 1993).

Así como en el caso anterior, esta aproximación también ha recibido críticas. La corrección introducida se establece sólo a partir de las primeras apariciones de los taxones, “linajes fantasmas”, por lo cual se introduce un sesgo de asimetría al no considerar la extensión del linaje que se produce al tener en cuenta la última aparición en el registro del taxón hermano más joven (Wagner 1995, 2000).

Un tercer método de estimación de la diversidad es aquel que pretende minimizar los sesgos del muestreo a través de la identificación de las formaciones portadoras del linaje de interés, y posteriormente normalizar los conteos de diversidad (Pol y Leardi 2015). Como se mencionó, el registro geológico tiene una fuerte influencia sobre nuestra percepción de la diversidad, por ejemplo limitando el hallazgo de los taxones de interés. Varios estudios han demostrado que existe una correlación entre el número de taxones que se encuentran en un periodo dado y el número de formaciones portadoras de fósiles disponibles (e.g. Barret *et al.*, 2009; Mannion *et al.*, 2011). El caso de los ictiosaurios no escapa a las problemáticas arriba mencionadas, mostrando una amplia variación en términos de cantidad y calidad de ejemplares preservados, como de localidades fosilíferas a largo del tiempo (Cleary *et al.*, 2015). Por estas razones, para poder evaluar los patrones de diversidad y radiación de los Ophthalmosauridae, se procedió a trabajar según el protocolo que se detalla a continuación.

#### **2.2.4.2. Protocolo para el análisis de la diversidad**

Para analizar la diversidad de los Ophthalmosauridae se procedió primariamente a establecer la diversidad taxonómica del grupo mediante un conteo “en crudo” de los taxones a nivel específico en cada edad del intervalo Aaleniano–Cenomaniano, tomando en cuenta los taxones presentes en la hipótesis filogenética desarrollada en el capítulo 5 de esta tesis. Este conteo fue realizado empleando la función “taxicDivDisc” del paquete Paleotree v.3.3.25 (Bapts 2012) para el software de acceso libre R (R Core Team 2020).

El análisis de la diversidad filogenética se llevó a cabo a partir de las hipótesis filogenéticas desarrolladas en el capítulo 5 de esta tesis. Primariamente se procedió a calibrar temporalmente todos los árboles más parsimoniosos obtenidos en el análisis filogenético, implementando dos métodos de calibración con el fin de explorar posibles diferencias en los resultados: “equal” (Brusatte *et al.*, 2008; Bapst 2012) y “mínimum branch length” (“mbl”) (Laurin 2004). La calibración fue realizada usando la función

“timePaleoPhy” del paquete Paleotree v.3.3.25 (Bapts 2012). Posteriormente se procedió al cálculo de la diversidad filogenética, es decir incorporando la información de los “linajes fantasmas” producidos por las relaciones de parentesco planteadas en las hipótesis filogenéticas, implementando la función “PhyloDiv” del paquete Paleotree v.3.3.25 (Bapts 2012). Esta diversidad fue expresada como diversidad filogenética mediana.

Finalmente, y con el objetivo de comparar las curvas de diversidad filogenética así obtenidas, se tomaron las más recientes propuestas filogenéticas para los Ophthalmosauridae (Fischer *et al.*, 2016; Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Jacobs 2021; Barrientos Lara y Alvarado Ortega 2021) y se calcularon las curvas de diversidad filogenética para cada uno de los árboles más parsimoniosos obtenidos con cada conjunto de datos publicado. Dichos árboles fueron obtenidos a partir de las matrices cladísticas publicadas en las contribuciones citadas, las cuales fueron analizadas siguiendo el mismo protocolo que se implementó en el análisis filogenético presentado en esta tesis.

#### **2.2.4.3. Corrección por muestreo**

Los sesgos introducidos a la exploración de la diversidad por diferencias en el número de formaciones geológicas portadoras de fósiles del linaje de interés pueden ser mitigados cuando se considera el número de las mismas en relación a los diferentes intervalos de tiempo estudiados (e.g. Butler *et al.*, 2009; Benson *et al.*, 2010; Mannion *et al.*, 2011; Pol y Leardi 2015). En el caso del presente análisis, primariamente se identificó el número de formaciones portadoras de oftalmosáuridos (NFO) alrededor del mundo para el intervalo Aaleniano–Cenomaniano. El NFO fue obtenido a partir de la base de datos en Paleobiology Database (<https://paleobiodb.org>) y la lista resultante se controló manualmente (Tomo II, Apéndice 6) con el fin de descartar datos repetidos o de registros incorrectos. Posteriormente, la diversidad obtenida en cada edad fue dividida por el NFO.

Para conocer la relación entre la variación en el NFO y la diversidad taxonómica y filogenética, se implementaron los coeficientes de correlación de Pearson, Spearman y Kendall, los cuales fueron calculados mediante la función “cor.test” del paquete stats v.4.1 (R Core Team 2020).

#### **2.2.4.4. Tasa de cladogénesis**

Un evento cladogenético es aquel que describe la ramificación de un linaje evolutivo (Emerson y Patiño 2018). El número de eventos cladogenéticos que acontecen en diferentes periodos de tiempo en un linaje, la tasa de cladogénesis (*sensu* Fischer *et al.*, 2016), se ha empleado en diferentes modelos filogenéticos de diversificación (Glor 2010). Con el objetivo de identificar los momentos de mayor diversificación del linaje de los Ophthalosauridae, la tasa de cladogénesis fue calculada a partir de los árboles más parsimoniosos obtenidos en esta tesis, los cuales fueron calibrados temporalmente con la misma metodología mencionada para el análisis de diversidad.

## CAPÍTULO 3: MARCO GEOLÓGICO

*“Que no está muerto lo que yace eternamente, y con el paso de los eones extraños incluso la muerte puede morir.”*

*La llamada de Cthulhu (1928) Howard Phillips Lovecraft*

### 3.1. INTRODUCCIÓN

Los ejemplares de ictiosaurios que son objeto de estudio de este trabajo de tesis, han sido recuperados en sedimentitas correspondientes al Jurásico Superior (163.5±1.0–145 Ma.; Cohen *et al.*, 2013), y en menor medida al Cretácico Inferior (145–100,5 Ma.; Cohen *et al.*, 2013). Los mismos fueron colectados a lo largo del S.XX, en diferentes localidades de la Patagonia Andina Argentina, en las provincias de Neuquén y Santa Cruz, y en la provincia de Mendoza, en la región de Cuyo.

La mayor parte de los ejemplares examinados provienen de exposiciones de la Formación Vaca Muerta (Titoniano temprano–Valanginiano temprano) en las provincias de Neuquén y Mendoza, en la Cuenca Neuquina. Por otro lado, un único ejemplar de los aquí examinados ha sido hallado en la Formación Río Belgrano (Barremiano–Aptiano), en la provincia de Santa Cruz, ubicada en la Cuenca Austral.

En el presente capítulo se brinda un panorama general de las características de las formaciones portadoras de ictiosaurios estudiados en el transcurso de esta tesis.

### 3.2. CUENCA NEUQUINA

La Cuenca Neuquina se localiza sobre el lado este de la cadena montañosa de los Andes en Argentina y en el centro de Chile, entre los 32° y 40° latitud sur (Howell *et al.*, 2005). Esta abarca una extensión de aproximadamente 120.000 km<sup>2</sup> (Yrigoyen 1991) y en Argentina sus exposiciones se distribuyen en las provincias de Mendoza, Neuquén, Río Negro y La Pampa (Page *et al.*, 1999) (Fig. 3.1). Dichas exposiciones representan procesos de sedimentación tanto en ambientes continentales como marinos y que abarcan un rango de edad que va desde el Triásico Tardío hasta el Cenozoico Temprano.

La cuenca presenta una morfología triangular, limitada al oeste por el arco volcánico Andino sobre el margen activo occidental de la placa de América del Sur y al noreste y sureste por las áreas mesocatónicas correspondientes al Sistema de Sierra Pintada y al Macizo Nordpatagónico respectivamente (Fig. 3.1) (Howell *et al.*, 2005).

El desarrollo y evolución de la Cuenca Neuquina puede ser dividido en tres fases diferentes:

Fase de sinrift (Triásico Tardío–Jurásico Temprano): previamente al inicio de la subducción del margen oeste de Gondwana, el área de la Cuenca Neuquina estuvo caracterizada por un régimen extensional, asociado al colapso del orógeno de Gondwana,

con el desarrollo de una serie de depocentros angostos y aislados (Vergani *et al.*, 1995; Franzese y Spalletti 2001). En esta etapa se registra la formación de grábenes y hemigrábenes, sobre los que se sucedieron depósitos clásticos y volcanoclásticos que corresponden al Ciclo Precuyano (Gulisano *et al.*, 1984). Seguido a este ciclo ocurrió una transgresión marina regional que dio lugar a los depósitos de las sucesiones marinas (Jurásico Inferior–Jurásico Medio) del Ciclo Cuyano (Legarreta y Uliana 1996).

Fase de post-rift (Jurásico Temprano–Cretácico Temprano): durante el intervalo Jurásico Temprano–Jurásico Medio se inició un régimen de subducción a lo largo del margen occidental de Gondwana (Franzese *et al.*, 2003). La subsidencia en el retroarco llevó a la expansión e ingresión marina desde el proto-Pacífico, a través de los canales formados en el arco volcánico (Spalletti *et al.*, 2000).

Posteriormente a esta etapa inicial, se sucede un periodo de subsidencia termal protraída y extensión del retroarco que incluye una serie de ciclos transgresivos-regresivos, cuyo control se asocia a los efectos combinados de los cambios en la tasa de subsidencia y oscilaciones en el nivel eustático del mar (Howell *et al.*, 2005).

Esta fase de post-rift se encuentra representada por las sucesiones incluidas en los grupos Cuyo, Lotena y Mendoza (Howell *et al.*, 2005). Fase de antepaís (Cretácico Tardío–Cenozoico): hacia finales del Cretácico, mientras se sucedían la expansión del Atlántico Sur y la reorganización de la placa del Pacífico, ocurrió la inversión de las estructuras extensionales que se habían desarrollado previamente, resultando en que la Cuenca Neuquina se volviera una cuenca de retroarco (Mpodozis y Ramos 1990; Franzece *et al.*, 2003).

Estos cambios resultaron en modificaciones en las dimensiones y forma de la cuenca, junto a la migración en dirección este de los depocentros (Legarreta y Uliana 1991; Franzese *et al.*, 2003). Los sistemas depositacionales activos dentro de la Cuenca Neuquina estuvieron fuertemente controlados por un régimen compresivo (Howell *et al.*, 2005).

Durante finales del Cretácico (Maastrichtiano) el nivel del mar creció fuertemente, resultando en una transgresión marina desde el Atlántico, que generó depósitos marinos de plataforma distribuidos ampliamente en la Cuenca Neuquina (Barrio 1990).

La Cuenca Neuquina representa el área donde se han descubierto la mayor cantidad de reptiles marinos en el hemisferio sur (Gasparini *et al.*, 2015). Dichos descubrimientos comprenden diferentes linajes de reptiles, y abarcan un rango temporal que va desde el Aaleniano hasta el Valanginiano, e incluye plesiosaurios (e.g. Gasparini y Spalletti 1993; Gasparini y O’Gorman 2014; O’Gorman *et al.*, 2015), tortugas (e.g. de la Fuente y Fernández 1989; Fernández y de la Fuente 1993; González Ruiz *et al.*, 2020), cocodrilos marinos (e.g. Gasparini y Dellapé, 1976; Herrera *et al.*, 2013, 2015, 2021; Herrera y Vennari 2015), y por supuesto ictiosaurios (e.g. Gasparini 1988; Fernández 1994, 1997, 1999, 2003, 2007a,b; Fernández y Maxwell 2012; Fernández *et al.*, 2021; Campos *et al.*, 2020, 2021b).

### **3.2.1. FORMACIÓN VACA MUERTA**

La Formación Vaca Muerta (Titoniano Temprano–Valanginiano Temprano) fue originalmente descrita por Weaver (1931) y representa una de las unidades litoestratigráficas de mayor extensión de la Cuenca Neuquina (Kietzmann y Vennari 2013). Esta unidad se encuentra entre las más ampliamente estudiadas dentro del Grupo Mendoza y se caracteriza por su uniformidad litológica, en la cual dominan las pelitas negras, calizas micríticas y micríticas arcillosas con gran cantidad de materia orgánica (Weaver 1931; Groeber 1946; Leanza 1973; Leanza y Hugo 1977; Spalletti *et al.*, 1999). La depositación tuvo lugar sobre un ambiente de rampa carbonática que evolucionó a uno de plataforma y las exposiciones registradas por el SEGEMAR (Servicio Geológico Minero Argentino) se distribuyen desde el sector cercano a Piedra del Águila (Carrín Curá) a lo largo de la comarca de Picún Leufú (Ruta Nacional 40) y Chacaico en el oeste de la provincia de Neuquén (Cucchi 1998; Leanza *et al.*, 2001; Cucchi y Leanza 2006). Hacia el norte, los afloramientos continúan por la Sierra de la Vaca Muerta, pasando por los ríos Agrio y Neuquén, hacia el este por la Yesera del Tromen en el área de Pampa Tril, y la región occidental de la provincia de Mendoza hasta el área de Sierra de Reyes (Groeber 1933).

La naturaleza altamente fosilífera de esta unidad ha permitido su datación relativa por medio de “fósiles guía”, entre los que destacan amonites, nanofósiles calcáreos y calpionéllidos (Lopez-Martínez *et al.*, 2017).

#### **3.2.1.1. Localidades de interés y paleoambiente**

Los Ophthalmosauridae estudiados en este trabajo de tesis han sido recuperados, en su mayoría en diferentes localidades de la provincia de Neuquén, a excepción de los ejemplares correspondientes a “*Ancanamunia mendozana*” (provincia de Mendoza) y “*Platypterygius*”/*Myobradypterygius hauthali* (provincia de Santa Cruz). Las principales características paleoambientales y faunísticas de la Formación Vaca Muerta en las localidades de la provincia de Neuquén de donde se han recuperado los ejemplares mencionados se resumen a continuación.

*Chacay Melehue*: el área de Chacay Melehue se ubica en el norte de la provincia de Neuquén, a 22 kilómetros de la localidad de Chos Malal (Fig. 3.1). Esta región presenta buenas exposiciones de una sucesión de incluye los grupos Precuyo, Cuyo, Lotena, Mendoza y Bajada del Agrio, expandiéndose desde el Jurásico Inferior al Cretácico Inferior (Kietzmann *et al.*, 2016). Allí las exposiciones de la Formación Vaca Muerta alcanzan los 350 metros de espesor (Capelli *et al.*, 2021).

Las condiciones paleoambientales inferidas para esta región de la cuenca dan cuenta de fondos anóxicos y reductores (Capelli *et al.*, 2021). La productividad en la zona fótica de la columna de agua habría sido alta, dado el alto contenido de sulfuros y materia orgánica en las lutitas de este sector (Capelli *et al.*, 2021). Esta observación es coincidente con los resultados del análisis de querógenos efectuados en sectores más hacia el este de la cuenca, los cuales revelan que la materia orgánica allí presente procede del fitoplancton y bacterias (Legarreta y Villar 2015).

La fauna de vertebrados recuperada de la Formación Vaca Muerta en esta área es escasa y sólo se ha reportado un único ejemplar de ictosaurio (Fernández 1998), el cual es redescrito en esta tesis.

*Cantera “El Ministerio”*: En la cantera “El Ministerio” afloran sedimentitas correspondientes al miembro Los Catutos (Titoniano temprano tardío–Titoniano tardío temprano) de la Formación Vaca Muerta (Leanza y Zeiss 1990; Scasso y Concheyro 1999; Zeiss y Leanza 2010; Parent *et al.* 2013; Leanza *et al.*, 2020), a unos 13 kilómetros de la ciudad de Zapala (Fig. 3.1). El Miembro Los Catutos fue identificado por Leanza y Zeiss (1990), quienes reconocieron que esta unidad estaba conformada por calizas litográficas, intercaladas con pelitas y margas de color castaño claro, generalmente masivas (Leanza y Zeiss 1992). El área de la cantera “El Ministerio” presenta una variación en el espesor de los depósitos que oscila entre los 70 y 90 metros y fue

identificada como aquella portadora del mayor número de restos fósiles del Miembro Los Catutos (Leanza y Zeiss 1990).

La fauna de vertebrados hallada en el Miembro Los Catutos está principalmente representada por peces óseos (Cione *et al.*, 1987; Gouiric-Cavalli y Cione 2015; Gouiric-Cavalli 2016) y, en menor medida, por tortugas (Wood y Freiberg 1977; Fernández y de la Fuente 1993), talatosuquios Metriorhynchidae (Herrera *et al.*, 2013), plesiosaurios (Gasparini *et al.*, 2015), pterosaurios (Codorniu y Gasparini 2013) e ictiosaurios (Gasparini *et al.*, 2015; Campos *et al.*, 2021b; Fernández *et al.*, 2021).

El Miembro Los Catutos fue depositado a unos 100 kilómetros al noroeste de la costa, en el sector sureste de la Cuenca Neuquina, bajo condiciones subtropicales (Leanza y Zeiss 1990, 1992; Legarreta y Uliana 1991, 1996). De acuerdo con diferentes líneas de evidencia (e.g. Cione *et al.*, 1987; Leanza y Zeiss 1990; Scasso *et al.*, 2002) este se corresponde con un ambiente de rampa externa, diferenciándose de, por ejemplo, las calizas litográficas de Solnhofen y Canjuers (Titoniano inferior), que corresponden a un ambiente de laguna costera (*lagoon*) (Barthel *et al.*, 1990; Atrops 1994). Este ambiente habría favorecido la formación de ritmitas de marga-caliza (Spalletti *et al.*, 2000).

La escasez de restos de organismos bentónicos, sugieren condiciones anóxicas o disaeróbicas (Gasparini *et al.*, 1997). Dichas condiciones podrían haber sido el resultado de un intercambio de aguas anóxicas provenientes del Pacífico (Spalletti *et al.*, 2000). Finalmente, el estudio de los microfósiles señala la abundante presencia de radiolarios, foraminíferos y nanoplancton, los cuales indican condiciones de mar abierto en las aguas superficiales (Scasso y Concheyro 1999).

Desde un punto de vista tafonómico, se asume que el enterramiento de la fauna de vertebrados fue rápido, debido a la calidad de la preservación de los mismos, la presencia de mudas muy delicadas bien preservadas de callianásidos (Aguirre-Urreta y Scasso 1998; Scasso *et al.*, 2005), y que el colapso de estructuras tales como las cámaras de amonites y los huesos largos pneumatizados de los ejemplares de pterosaurios se debió a la sobrecarga de sedimento (Scasso *et al.*, 2005; Gasparini *et al.*, 2015).

*Cerro Lotena*: el área de Cerro Lotena (Titoniano inferior–Titoniano superior) se ubica a unos 70 kilómetros al sureste de la ciudad de Zapala (Fig. 3.1). Para esta localidad el paleoambiente es inferido como cálido-templado y de aguas con poca profundidad (Leanza 1980, 1993). La abundancia significativa de formas nectónicas y bentónicas de

invertebrados sugiere una buena penetración de luz solar en la parte externa de la cuenca (Gasparini y Fernández 2005).

La fauna de vertebrados incluye condriictios de la familia Hybodontidae (Cione *et al.*, 2002), peces óseos de los órdenes Aspidorhynchiformes y Pachycormiformes (Gouiric-Cavalli 2015; Gouiric-Cavalli y Cione 2015), tortugas Thalassochelydia (Fernández y de la Fuente 1988), talatosúquios Metriorhynchidae (e.g. Gasparini y Dellapè, 1976; Herrera *et al.*, 2009; Herrera 2015), pliosaurios (Gasparini y O’Gorman 2014) e ictiosaurios Ophthalmosauridae (Fernández 1997; Gasparini y Fernández 2005).

*Yesera del Tromen–Pampa Tril*: el área de La Yesera se localiza en el noreste de la provincia de Neuquén (Fig. 3.1), sobre la falda oriental del Macizo volcánico del Tromen. Allí, la sucesión de la Formación Vaca Muerta se compone de más de 500 metros de lutitas bituminosas y margas oscuras, y se dispone concordantemente sobre los depósitos de la Formación Tordillo (Kimmeridgiano) y por debajo de la Formación Mulichinco (Valanginiano) (Spalletti *et al.*, 1999).

Esta región de la Cuenca Neuquina, estuvo caracterizada por condiciones de anoxia uniforme y persistente en la interfase agua-sedimento. Spalletti y colaboradores (1999) adjudican dichas condiciones al aislamiento de la cuenca, al relieve circundante bajo y a un clima predominantemente seco. La anoxia se habría vinculado con la estratificación del agua y el desarrollo de una fuerte termopicloclina por debajo de la base de olas de tormenta. Las aguas que se encontraban por encima de la termopicloclina estaban bien oxigenadas, lo que permitió sostener una abundante fauna de organismos nectónicos y planctónicos.

En el área de La Yesera se han recuperado una gran cantidad de vertebrados entre los que se incluyen talatosuquios Metriorhynchidae, pliosáuridos e ictiosaurios (Gasparini y Fernández 2005). En la mayoría de los casos los ejemplares, independientemente del tamaño de los individuos, muestran un alto grado de preservación y articulación (Spalletti *et al.*, 1999; Gasparini y Fernández 2005). Este modo de preservación es atribuido en parte a la falta de organismos carroñeros debido a las condiciones de anoxia y, por otro lado, a condiciones de baja energía en el fondo marino (Spalletti *et al.*, 1999).

*Arroyo Trincajuera*: el área de Arroyo Trincajuera donde varios restos de reptiles marinos han sido hallados (38° 06' 45" S, 70° 29' 45" O) se ubica aproximadamente a 12 kilómetros de la localidad de Loncopué, en el oeste de la provincia de Neuquén (Fig. 3.

1). Allí, las exposiciones de la Formación Vaca Muerta corresponden al Titoniano tardío (Gasparini *et al.*, 1997).

La fauna de vertebrados recuperados de Arroyo Trincajuera consta de talatosuquios Metriorhynchidae (Gasparini *et al.*, 1997), tortugas Thalassochelydia como *Neusticemys neuquina* (De la Fuente y Fernández 2011), pliosaurios (Gasparini *et al.*, 1997) e ictiosaurios (Fernández 2007). En la mayoría de los casos, los ejemplares presentan un buen grado de preservación y una ausencia completa de restos de organismos epibiontes (Gasparini *et al.*, 1997). De forma similar, la fauna de invertebrados asociada a los restos de reptiles marinos es muy escasa, y principalmente representada por moldes.

Los modos de preservación exhibidos por vertebrados e invertebrados allí encontrados, sumados a la gran cantidad de materia orgánica, y la alta concentración de fosfatos sugieren la presencia de un medio euxínico, es decir, fondos anóxicos y de condiciones reductoras (Gasparini *et al.*, 1997).

### 3.3. CUENCA AUSTRAL

La Cuenca Austral es una cuenca de retroarco que se localiza sobre el borde suroccidental de la placa Sudamericana, abarcando un área mayor a los 23.000 km<sup>2</sup> de los territorios de Argentina y Chile (Peroni *et al.*, 2002). Ésta limita hacia el norte con el Macizo del Deseado, al este con el Alto del Río Chico y hacia el oeste y sur con la Cordillera Patagónica y los Andes Patagónicos Fueguinos (Fig. 3.2). El relleno de la cuenca está representado por sedimentitas pertenecientes al intervalo Jurásico Tardío–Paleógeno (Riccardi 1988). Hacia el sector oeste la cuenca estuvo conectada con el océano Pacífico, aunque dicha conexión estuvo parcialmente limitada por el arco volcánico (Aguirre-Urreta y Rawson 1998). Por este motivo, las primeras transgresiones tuvieron lugar desde el sector sur de la cuenca.

La evolución tectónica de la cuenca se divide en tres etapas principales: rift, subsidencia termal y antepaís (Biddle *et al.*, 1986; Ghiglione *et al.*, 2014; Cuitiño *et al.*, 2019). En la etapa de *rifting* se depositaron las secuencias correspondientes al Jurásico Medio y Jurásico Tardío, lo cual se vincula con la ruptura de Gondwana (Pankhurst *et al.*, 2000). Estas secuencias conforman el complejo El Quemado en Argentina y la Formación Tobífera en Chile. Estos depósitos son de origen volcánico, y se intercalan con otros de origen piroclástico y epiclástico (Uliana *et al.*, 1989). Durante la etapa de subsidencia termal (Cretácico Temprano) se registra la mayor transgresión marina en la cuenca, la

cual da comienzo al depósito de los sedimentos de la Formación Springhill (Titoniano–Hauteriviano) y termina con las facies profundas pertenecientes a la Formación Río Mayer (Kraemer y Riccardi 1997). Los depósitos formados en esta etapa son muy variados y representan ambientes continentales hasta marinos profundos (Arbe 2002; Richiano *et al.*, 2012). Finalmente, durante la etapa de antepaís (Cretácico Tardío–Paleógeno), se sucede un cambio importante en el régimen tectónico, que pasa de uno extensional a uno compresional, en relación al levantamiento de la Cordillera de los Andes y al cierre de la Cuenca de Rocas Verdes (Ramos *et al.*, 1982).

### 3.3.1. FORMACIÓN RÍO BELGRANO

La Formación Río Belgrano fue definida por Ramos (1979) reuniendo las sedimentitas descritas por Hatcher (1897, 1900) como “*Belgrano Beds*”, ubicadas en el Cañón del Río Tarde, en el sudoeste del lago Pueyrredón (Fig. 3.2). La sección que Hatcher (1900) denominaría “*Ghio Beds*” también sería incluida en esta unidad (Ramos 1982).

Esta formación corresponde a una sucesión de vaques, arenitas y limolitas verdosas de edad barremiana–aptiana (Aguirre-Urreta y Ramos 1981; Arbe 2002), que se extiende desde el área del lago Pueyrredón hasta el Río Tucu-Tucu (Ghiglione *et al.*, 2015). El paleoambiente inferido para esta unidad es deltaico-marino (Arbe 2002). La presencia de areniscas verdosas indica la continuidad con la regresión marina que se iniciara hacia el tramo superior de la Formación Río Mayer, señalando un ambiente transicional cercano a la línea de costa (Aramendia *et al.*, 2018).

El contenido fosilífero de la Formación Río Belgrano está principalmente representado por una abundante fauna de cefalópodos y bivalvos (Aguirre-Urreta 2002). Por otro lado, los restos de vertebrados son muy escasos, habiéndose encontrado sólo restos muy fragmentarios de un pterosaurio (Kellner *et al.*, 2003) y aquellos pertenecientes a ictiosaurios (von Huene 1925, 1927; Fernández y Aguirre-Urreta 2005), que son parte de los materiales estudiados en esta tesis.

# CAPÍTULO 4: SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

*“Sé que las piezas encajan, porque yo las vi  
caer (...) encuentro belleza en la  
disonancia.”*

*Schism (2001) Tool*

## 4.1. INTRODUCCIÓN

El presente capítulo expone la revisión sistemática y el estudio anatómico de los ictiosaurios del Jurásico Tardío—Cretácico Temprano del margen suroccidental de Gondwana. En el mismo se procede a detallar la osteología de los ejemplares asignables a Ophthalmosauridae así como una discusión sobre la asignación taxonómica de los mismos y/o sobre aspectos específicos que han suscitado debates o interpretaciones contrapuestas en cuanto a la anatomía de dichos ejemplares.

Los objetivos específicos e hipótesis de trabajo del presente capítulo son:

1) Realizar la revisión taxonómica y describir en detalle la anatomía de los ejemplares referidos a *Caypullisaurus bonapartei*.

Hipótesis de trabajo 1: Los especímenes MACN-N-32, MLP 83-XI-16-1, MOZ-PV 6097 y MOZ-PV 6139 recuperados del Jurásico Superior—Cretácico Inferior de Patagonia son referibles a *Ca. bonapartei*.

2) Revisión sistemática de los ejemplares de oftalmosáuridos recuperados del Jurásico Superior—Cretácico Inferior de Patagonia y que no son referibles a *Caypullisaurus*.

Hipótesis de trabajo 2: Los especímenes MOZ-PV 103, MOZ-PV 1854, MOZ-PV 5788, MOZ-PV 6145, MOZ-PV 7260, MLP 79-I-30-1, MLP 79-I-30-2, MLP 83-XI-15-1, MLP 85-I-14-1, MLP 85-I-15-1 y MCNAM-PV 119 no son referibles a *Caypullisaurus*.

## 4.2. EJEMPLARES

Para los estudios anatómicos y diagnosis revisada de *Caypullisaurus bonapartei* se tomaron los siguientes ejemplares referidos a dicho género: MACN-N-32 (holotipo), MLP 83-XI-16-1 (paratipo), MOZ-PV 6097 y MOZ-PV 6139.

Para el segundo objetivo se estudiaron los siguientes ejemplares: MOZ-PV 6145 (holotipo de *Arthropterygius thalassonotus*); MOZ-PV 103, MOZ-PV 1854 y MOZ-PV 7260 (holotipo y ejemplares referidos de *Catutosaurus gasparinae*); MOZ-PV 5788 (holotipo de *Sumpalla argentina*); MLP 85-I-15-1 [holotipo de un nuevo género y especie (gen. et sp. nov A)]; MCNAM-PV 119 (holotipo de “*Ancanamunia mendozana*”); MLP 79-I-30-1 y MLP 79-I-30-2 (holotipo y ejemplar referido de “*Platypterygius*”/*Myobradypterygius hauthali*); MLP 83-XI-15-1 y MLP 85-I-14-1 (Ophthalmosauridae indet.).

### 4.3. RESULTADOS

#### 4.3.1. *Caypullisaurus bonapartei*

##### *Breve reseña histórica*

*Caypullisaurus bonapartei* es el primer taxón asignable a la familia Ophthalmosauridae descrito de Patagonia y que en la actualidad se considera válido (Fernández y Campos 2015). Originalmente, este taxón fue descrito sobre la base de dos ejemplares, el MACN-N-32 (holotipo) y el MLP 83-XI-16-1 (paratipo), recuperados de la Formación Vaca Muerta. El ejemplar MLP 83-XI-16-1 fue el primero en ser colectado y depositado en las colecciones de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata. El mismo fue descubierto y colectado por la cátedra de Paleontología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata en el año 1972. El ejemplar tipo (MACN-N-32) fue colectado en 1989 durante un viaje de campo bajo la dirección del Dr. José Bonaparte, y se encuentra depositado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Ambos especímenes provienen de la localidad de Cerro Lotena en la provincia de Neuquén.

En una primera publicación, Gasparini y Goñi (1990) refieren estos ejemplares al género *Ophthalmosaurus*, pero no les asignan una especie. Posteriormente, Fernández (1997) redescubre los materiales estudiados por Gasparini y Goñi (1990) y concluye que estos representaban un nuevo género de ictiosaurio, diferente tanto de *Ophthalmosaurus* como del resto de los ictiosaurios conocidos hasta ese momento para el Jurásico Superior. Por dicho motivo Fernández (1997) erige el género y especie *Caypullisaurus bonapartei*. En esa misma publicación *C. bonapartei* es incluido dentro de la familia Ichthyosauridae y de la subfamilia Stenopterygiinae. Las características que se emplearon para diagnosticar a *C. bonapartei* respecto de otros ictiosaurios del Jurásico Superior fueron: la gran longitud y delgadez del rostro; la degeneración de la dentición al estado adulto; la presencia de tres facetas distales en el húmero siendo la medial la más grande de todas y articulando con un elemento poligonal; la presencia de dígitos accesorios pre y postaxiales; el alto número de elementos (24) conformando el dígito más largo; la presencia de falanges poligonales con un arreglo empaquetado.

En una siguiente contribución, Fernández (1998) describe un nuevo ejemplar (MLP 85-I-15-1) recuperado de la localidad de Chacay Melehue (provincia de Neuquén)

y lo refiere a *Caypullisaurus bonapartei*. Este ejemplar había sido previamente asignado con dudas al género “*Platypterygius*” por Gasparini y Goñi (1990). En este caso, la asignación del ejemplar MLP 85-I-15-1 se basó en la gracilidad del rostro, la morfología de la narina externa y del radio. Sin embargo, la revisión de este ejemplar por parte del autor de esta tesis, permiten concluir que el mismo no representa un espécimen de *C. bonapartei*, sino que se trata de un nuevo género. La descripción de este ejemplar y argumentación acerca del mismo como un nuevo género serán tratadas más adelante en este capítulo (ver sección 4.3.4).

Hacia el año 1999, Motani realiza dos contribuciones que abordan aspectos tanto filogenéticos como anatómicos. En el primer caso, Motani (1999a) analizó las relaciones filogenéticas internas de los ictiosaurios y, por vez primera, se recuperó en un análisis filogenético a *Caypullisaurus bonapartei* junto con *Ophthalmosaurus*, *Brachypterygius* y “*Platypterygius*”, formando el clado Ophthalmosauria (= Ophthalmosauridae) y como taxón hermano de “*Platypterygius*”. En esta contribución se obtuvo además a *Stenopterygius* como taxón hermano del clado Ophthalmosauria.

En la segunda contribución Motani (1999b) estudió aspectos relativos a la homología primaria de los elementos que conforman los miembros anteriores de los ictiosaurios. Entre sus varias conclusiones, la mayoría vigentes hoy en día, destacó la posibilidad de que el miembro anterior izquierdo del holotipo de *Caypullisaurus bonapartei* hubiese sido erróneamente orientado en el trabajo de Fernández (1997). Posteriormente, Fernández (2001) contraargumentaría la interpretación sobre el miembro anterior de *C. bonapartei* realizada por Motani, demostrando que la interpretación original era la adecuada.

En 2001 en el marco de una contribución dando a conocer un nuevo género de ictiosaurio proveniente del Jurásico Superior de Rusia, Arkhangelsky propuso una nueva interpretación para el zeugopodio de *Caypullisaurus*, contra las interpretaciones propuestas por Fernández (1997) y Motani (1999b). La interpretación de Arkhangelsky (2001) fue posteriormente retomada por Zverkov y Efimov (2019). Dichas interpretaciones serán discutidas al final de la descripción osteológica.

Nuevos ejemplares recuperados de niveles titonianos (MOZ-PV 6097) y titoniano–berriasianos (MOZ-PV 6139) de la Formación Vaca Muerta, fueron referidos por Fernández (2007) a *Caypullisaurus bonapartei*. Estos ejemplares resultaron de cabal

importancia para el conocimiento de la región postorbital de *C. bonapartei*, dado lo inaccesible de la misma en el material tipo, el cual había sido protegido por una laca plástica que tornaba casi indistinguibles las suturas/contactos de la región postorbital.

Por lo anteriormente expuesto, y dado que los ejemplares referibles a *Caypullisaurus bonapartei* representan los restos más completos de ictiosaurios del Jurásico de América del Sur, la revisión y redescrición de los mismos es de suma importancia tanto desde un punto de vista anatómico como filogenético.

## SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

**Ichthyosauria** Blainville, 1835

**Parvipelvia** Motani, 1999a

**Neoichthyoasuria** Sander, 2000

**Baracromia** Fischer, Appleby, Naish, Liston,

Riding, Brindley y Godefroit, 2013

**Ophthalmosauridae** Baur, 1887

***Caypullisaurus*** Fernández, 1997

*Ophthalmosaurus* Seeley, 1874: Gasparini y Goñi, 1990: 302, lam. 3, fig. 2.

**Especie tipo por monotipia**—*Caypullisaurus bonapartei* Fernández, 1997.

**Diagnosis**—igual a la de la especie tipo.

***Caypullisaurus bonapartei*** Fernández, 1997

Figuras 4.1-4.23

**Diagnosis enmendada**—Oftalmosáurido caracterizado por la siguiente combinación única de estados de caracteres (las autapomorfias se indican con el signo de asterisco\*): proceso anterior del maxilar largo sobrepasando ampliamente el margen anterior de la narina externa; exposición posterolateral del maxilar amplia; premaxilar y lagrimal contactando ventralmente a la narina externa; presencia de un proceso supranarial del premaxilar; escamoso de forma cuadrangular; región postorbital anteroposteriormente

larga, superando un tercio de la extensión anteroposterior de la órbita; exposición lateral del cuadrado yugal amplia; proceso retroarticular de la mandíbula robusto; húmero con tres facetas articulares distales para la articulación con un elemento anterior accesorio, el radio y la ulna; presencia de un elemento epipodial (pisiforme) posterior a la ulna que no contacta con el húmero; elemento anterior accesorio de forma redondeada; al menos un dígito accesorio postaxial en el miembro anterior; al menos un dígito accesorio preaxial en el miembro anterior; elemento intermedio subhexagonal, con márgenes proximal y distal paralelos soportando un único dígito (III)\*; falanges de morfología rectangular y dispuestas en un patrón “empaquetado”; fémur con dos facetas articulares distales para la tibia y la fibula; procesos dorsal y ventral del fémur marcadamente desarrollados, siendo el ventral el más prominente; presencia de un elemento epipodial postaxial (“pisiforme”) posterior a la fibula que no contacta con el fémur; al menos dos dígitos postaxiales en el miembro posterior\*.

**Holotipo**—**MACN-N-32**, esqueleto casi completo incluyendo el cráneo expuesto sobre su cara lateral izquierda, columna vertebral completa hasta la vértebra número 53 con costillas asociadas, cintura escapular, miembros anteriores y cintura pélvica (Figs. 4.1-4.11, 4.20A-B, 4.21A-B, 4.22A-B)

**Localidad tipo**—Cerro Lotena (39° 11' 40"S, 69° 40' 03"O), Neuquén.

**Procedencia estratigráfica y edad**—Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior, Titoniano temprano, biozona de *Virgatosphinctes andesensis* (Leanza 1980, 1981).

**Especímenes referidos**—**MLP 83-XI-16-1**, columna vertebral incompleta con costillas asociadas, elementos de la cintura escapular y miembro anterior derecho, elementos de la cintura pélvica y miembro posterior derecho (Figs. 4.12-4.14); **MOZ-PV 6139**, cráneo expuesto en vista lateral izquierda y columna vertebral incompleta con costillas asociadas (Figs. 4.15-4.18, 4.20C-D, 4.21C-D, 4.22C-D); **MOZ-PV 6097**, cráneo expuesto en vista lateral derecha (Figs. 4.19, 4.20E-F, 4.21E-F, 4.22E-F).

**Procedencia geográfica, estratigráfica y edad de los especímenes referidos**—**MLP 83-XI-16-1**, Cerro Lotena, Neuquén. Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior, Titoniano temprano, biozona de *Virgatosphinctes andesensis* (Leanza 1980, 1981); **MOZ-PV 6139**, Yesera del Tromen, Neuquén. Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Titoniano tardío–Berriasiano temprano (Spalletti *et al.*, 1999); **MOZ-PV 6097**,

Arroyo Trincajuera, Neuquén. Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Titoniano tardío (Gasparini *et al.*, 1997; Fernández 2007a).

## DESCRIPCIÓN

**Estado de preservación.** El ejemplar tipo de *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32) mide 4,8 metros y se encuentra relativamente completo. El cráneo tiene un largo aproximado de 134 centímetros y está comprimido dejando expuesta la superficie lateral izquierda y parte del techo craneano (Figs. 4.1-4.2). La región occipital está pobremente preservada y consta únicamente de fragmentos de los supratemporales, el supraoccipital expuesto en vista posterior y del exoccipital izquierdo (Fig. 4.3). La columna vertebral se encuentra articulada e incompleta y el complejo atlas-axis se encuentra desplazado de su posición anatómica (Figs. 4.2, 4.4-4.6). La cintura escapular se preservó articulada (Figs. 4.7-4.8), aunque varios elementos, sobre todo los coracoides, están incompletos. Ambos miembros anteriores están preservados sin signos de deformación y articulados (Figs. 4.9-4.10). La cintura pélvica consta de uno de los iliones y de la barra isquiopúbica derecha que se preservaron asociados a las vértebras (x52-x53) (Figs. 4.6, 4.11).

El ejemplar MLP 83-XI-16-1 no preserva restos craneales. La columna consta de 48 centros vertebrales parcialmente articulados, preservados en varios bloques en algunos casos con sus correspondientes costillas asociadas. Uno de los bloques contiene elementos de la cintura escapular y parte del húmero izquierdo (Fig. 4.12). El miembro anterior derecho se preserva incompleto y articulado (Fig. 4.13). Los restos apendiculares no presentan signos de deformación. Otro de los bloques contiene el miembro posterior derecho incompleto, el cual preserva el fémur en tres dimensiones y los elementos distales a este en su posición anatómica, encontrándose el dígito más anterior levemente desplazado proximalmente (Fig. 4.14).

El ejemplar MOZ-PV 6139 preserva el cráneo y la columna vertebral (Figs. 4.15-4.18). La longitud del cráneo es de 1,5 metros y la porción preservada de la columna tiene un largo de 3,3 metros. La preservación es similar a la del ejemplar tipo, con el cráneo comprimido mediolateralmente y con la superficie lateral izquierda expuesta (Fig. 4.15). La porción más anterior del rostro está incompleta. La región occipital del cráneo preserva únicamente al basioccipital expuesto sobre su cara ventral y desplazado de su posición anatómica (Fig. 4.17).

El ejemplar MOZ-PV 6097 únicamente preserva el cráneo, el cual se encuentra comprimido, dejando expuesta la superficie lateral derecha y parte del techo craneano (Fig. 4.19). La longitud total preservada del cráneo es de 1,2 metros.

### **Cráneo—**

*Premaxilar.* El premaxilar, en vista lateral, es un elemento alargado y robusto cuya altura se va incrementando gradualmente desde el extremo anterior del rostro hasta la región de las narinas externas (Figs. 4.2, 4.15, 4.19). Sobre la superficie lateral del extremo anterior, en el holotipo, la fosa premaxilar aparece como una serie discontinua de pequeños orificios ovoides alineados, que posteriormente convergen para formar una fosa continua y poco profunda. Dicha fosa se prolonga en sentido posterior hasta sobrepasar el extremo anterior de los nasales y desaparece previo a la aparición de la narina externa (Figs. 4.2, 4.15, 4.19).

El extremo posterior del premaxilar forma el margen anterior de la narina externa en vista lateral. Dicho extremo posee una morfología ahorquillada debido al desarrollo de dos procesos alargados en dirección posterior (Fig. 4.20). El proceso dorsal o *processus supranarialis* (*sensu* Maisch y Matzke 2000), forma la mitad anterior del margen dorsal de la narina externa y es menos robusto que el proceso ventral o *processus subnarialis*. El proceso dorsal no está preservado en el ejemplar MOZ-PV 6097. La extensión posterior del *processus subnarialis* es mayor que la del *processus supranarialis*. Esta condición se confirma en el ejemplar tipo y en el ejemplar MOZ-PV 6139, aunque en el holotipo el proceso dorsal no se preserva completo (Fig. 4.20A-D). El proceso ventral del premaxilar forma la mitad anterior del margen ventral de la narina externa. Su extremo posterior articula con el lagrimal de forma tal que, al menos en vista lateral, el maxilar queda excluido del margen ventral de la narina externa.

*Maxilar.* En el ejemplar tipo la morfología del maxilar es difícil de describir dada la pobre preservación de este elemento (Figs. 4.2, 4.20A-B). En los ejemplares MOZ-PV 6139 y MOZ-PV 6097 el maxilar tiene forma triangular en vista lateral, con sus extremos anterior y posterior terminados en procesos ahusados (Figs. 4.15, 4.19-4.20C-F). El extremo anterior se ubica ventral al premaxilar y forma un largo proceso anterior que sobrepasa ampliamente el borde anterior de la narina externa (Fig. 4.15, 4.19). La porción posterior del maxilar forma el proceso posterior o proceso yugal del maxilar, el cual se desarrolla ventralmente al lagrimal y a la porción anterior del yugal. Contrario al caso del

proceso anterior del maxilar, la extensión del proceso yugal varía entre los ejemplares: en el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6097 el proceso yugal es relativamente corto, el extremo posterior no sobrepasa el margen posterior del lagrimal y está cubierto en casi toda su extensión por el yugal (Figs. 4.2, 4.19); en el ejemplar MOZ-PV 6139 el proceso está muy desarrollado, el extremo posterior sobrepasa el margen posterior del lagrimal casi llegando a alcanzar la línea media de la órbita (Fig. 4.15).

*Nasal.* Los nasales se preservaron cercanamente a su posición anatómica, aunque sólo puede apreciarse en su totalidad el nasal izquierdo en el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6139, y nasal derecho en el ejemplar MOZ-PV 6097 (Figs. 4.2, 4.15, 4.19). En vista dorsal los nasales tienen forma triangular, se adelgazan anteriormente y en su extremo anterior son cubiertos por los premaxilares. Estos elementos forman aproximadamente la mitad posterior de la superficie dorsal del rostro. La contribución de los nasales a la porción prenarial del rostro es menor que la de los premaxilares. Posteriormente contactan con los frontales, prefrontales y postfrontales (Figs. 4.2, 4.19). El contacto preciso entre los nasales y los elementos previamente aludidos es difícil de discernir por motivos de preservación, sin embargo en el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6097, puede observarse que la articulación naso-frontal tiene un patrón interdigitado (Figs. 4.2, 4.19).

En vista lateral, en el ejemplar tipo y en el MOZ-PV 6139, los nasales forman parte de los márgenes dorsal de las narinas externas (Fig. 4.20A-D). En el espécimen MOZ-PV 6097 el margen dorsal de las narinas externas está dañado aunque no hay indicios de que los nasales estuviesen excluidos de dicho margen (Fig. 4.20E-F). En el espécimen MOZ-PV 6139, la porción del nasal que forma el borde posterodorsal de la narina externa presenta un proceso digitiforme que protruye dentro de la abertura y que se orienta de manera oblicua al eje anteroposterior de la misma (Fig. 4.20C-D). No es posible evaluar la presencia de este proceso en el holotipo o en el ejemplar MOZ-PV 6097, dado que esta región de las narinas externas no está bien preservada.

*Lagrimal.* El lagrimal está preservado de forma casi completa y en su posición anatómica en el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6097 y carece de su región más anterior en el ejemplar MOZ-PV 6139 (Figs. 4.2, 4.15, 4.19-4.20).

En vista lateral el lagrimal es trirradiado, con un proceso anterior alto que contacta con el *processus subnarialis* del premaxilar y forma parte del borde ventral de la narina

externa; una porción dorsal ancha y robusta cuyo margen anterior forma parte del borde posterior de la narina externa y que dorsalmente articula con la rama anteroventral del prefrontal y un proceso posteroventral que articula ventralmente con la región anterior de la barra suborbital del yugal (Figs. 4.2, 4.15, 4.19-4.20). En el ejemplar MOZ-PV 6097 el contacto entre el proceso anterior del lagrimal y el *processus subnarialis* se produce aproximadamente a la altura de la mitad posterior de la narina externa (Fig. 4.20E-F).

El margen posterior del lagrimal forma, junto con el prefrontal, el borde anterior de la órbita. Allí la superficie lateral del lagrimal forma una cresta que copia la forma del borde anterior de la órbita y se continúa sobre la superficie lateral del prefrontal (Fig. 4.20A-D). El proceso posteroventral presenta una extensión variable entre los especímenes: en el material tipo y en el ejemplar MOZ-PV 6139 este proceso supera el tercio anterior de la órbita (Figs. 4.2, 4.15), mientras que en el ejemplar MOZ-PV 6097 es más corto y desaparece antes de alcanzar el tercio anterior de la órbita (Fig. 4.19).

*Prefrontal.* El prefrontal izquierdo está parcialmente preservado en el ejemplar tipo (Fig. 4.2). En el ejemplar MOZ-PV 6097 el prefrontal derecho se encuentra en su posición natural, mientras que en el ejemplar MOZ-PV 6139 los prefrontales no pueden identificarse por motivos de preservación (Fig. 4.15, 4.19). Este hueso consta de dos regiones: una hoja o lámina dorsal delgada que forma parte del margen dorsal de la órbita y una rama o porción anteroventral, la cual forma el margen anterodorsal de la misma. La rama anteroventral es robusta y el extremo ventral está suturado ampliamente con el lagrimal (Fig. 4.20A-B, E-F). La extensión de dicha rama difiere entre el ejemplar tipo y el MOZ-PV 6097. En el primer caso, y aunque la narina externa y la rama anteroventral están incompletas, se observa que el margen anterodorsal del lagrimal delimita posteriormente la narina externa por lo cual es poco probable que el prefrontal tuviese participación en su delimitación (Fig. 4.20A-B). Por otro lado, en el MOZ-PV 6097, se observa claramente que el prefrontal derecho está excluido del borde de las narinas externas dado el contacto entre nasales y lagrimales (Fig. 4.20E-F).

*Frontal.* Los frontales se preservan únicamente en el ejemplar tipo (Fig. 4.2). Tres estructuras en las que estos elementos participan son reconocibles en vista dorsal: la sutura naso-frontal, la sutura fronto-parietal y el foramen parietal (Fig. 4.2). El borde anterior de los frontales forma una sutura compleja con los nasales, de aspecto interdigitado con procesos delgados y alargados. El margen posteromedial de los frontales forma un receso en dirección anterior que representa la porción anterior del foramen

parietal, mientras que los márgenes posterolaterales forman las suturas fronto-parietales. Esta sutura es similar a la naso-frontal, aunque los procesos son más cortos.

*Parietal.* Los parietales sólo se han preservado, parcialmente articulados entre sí, en el holotipo (Fig. 4.2). Cada hueso puede ser dividido en dos regiones: un cuerpo principal de forma rectangular de posición anterior que articula con los frontales y el proceso supratemporal para la articulación con la rama medial del supratemporal. El margen anterior de los parietales contacta anteriormente con los frontales y forman la porción posterior del foramen parietal, por medio de un receso de posición medial que toma lugar entre la sínfisis parietal. Los bordes laterales del cuerpo principal están curvados medialmente y forman la porción medial de la fenestra temporal superior. Solamente la porción más proximal del proceso supratemporal izquierdo está preservada. La superficie articular presenta una serie de surcos y costillas bajas sobre las cuales articula la rama medial del supratemporal.

*Postfrontal.* En el holotipo el postfrontal derecho está preservado y desplazado de su posición anatómica (Fig. 4.2), mientras que éste se preserva en articulación en el ejemplar MOZ-PV 6097 (Fig. 4.19). En el caso del holotipo, el postfrontal derecho se fracturó en dos partes quedando su porción posterior aún articulada sobre la rama anterior del supratemporal derecho y la parte anterior desplazada hacia el interior de la fenestra temporal superior derecha (Fig. 4.2). Morfológicamente se asemeja al postfrontal típico de los ofthalmosáuridos, presentando forma de “J” con su extremo anterior más ancho y recurvado en dirección medial y la región posterior paralela al eje anteroposterior del cráneo (Fig. 4.19).

En el caso del ejemplar MOZ-PV 6097 el postfrontal contacta anteriormente con el prefrontal, con una sutura interdigitada y forma la mayor parte del borde dorsal de la órbita en vista lateral. Dorsalmente, el extremo anterior de este elemento articula con el nasal a través de una sutura interdigitada con procesos alargados y muy delgados (Fig. 4.19). Posterolateralmente, el postfrontal cubre gran parte de la superficie del supratemporal y articula con éste mediante una sutura simple (Fig. 4.14). Cabe destacar que pese a que esta región del postfrontal cubre una gran extensión de la rama lateral del supratemporal, aún se puede apreciar un contacto amplio entre este último y el postorbital (Fig. 4.21C-F).

*Supratemporal.* En el ejemplar tipo se preservan el supratemporal izquierdo, comprimido y desarticulado debido al colapso de la fenestra temporal superior izquierda, y una porción de la superficie dorsal del supratemporal derecho (Fig. 4.2). En el ejemplar MOZ-PV 6139 se preserva el supratemporal izquierdo (Fig. 4.15), mientras que en el ejemplar MOZ-PV 6097 se preservó el supratemporal derecho (Fig. 4.19). En los ejemplares MOZ-PV 6139 y MOZ-PV 6097, si bien está comprimido, este elemento se preserva en posición anatómica.

El cuerpo principal del supratemporal se ubica en la región posterolateral del cráneo y presenta tres ramas: una rama anterior orientada anterolateralmente, que forma parte del borde posterolateral de la fenestra temporal superior y sobre la que articulan el postfrontal dorsolateralmente y el postorbital y el escamoso lateralmente; una rama medial que contacta anteromedialmente con el proceso supratemporal del parietal, ventralmente con el supraoccipital y forma parte del borde posteromedial de la fenestra temporal superior; y una rama ventral que desciende medialmente con respecto al cuadrado. La rama anterior es la más desarrollada de todas y su superficie lateral presenta un aspecto rugoso (Fig. 4.3). En vista lateral, en el ejemplar MOZ-PV 6139, el postfrontal no se preserva dejando visible un surco longitudinal sobre la superficie del supratemporal que llega hasta su extremo anterior y que representa la faceta de articulación para el postfrontal (Figs. 4.15, 4.21C-D). Cuando se encuentran articulados (MOZ-PV 6097) la rama anterior del supratemporal y el postfrontal describen una sutura simple (Fig. 4.16E-F). La rama medial en vista dorsal es una estructura amplia y robusta. En el holotipo se encuentra aún, aunque aplastada, yaciendo sobre parte del proceso supratemporal del parietal izquierdo (Fig. 4.3). La rama ventral se ha preservado expuesta únicamente en el holotipo y es la que presenta el menor desarrollo (Fig. 4.3). Tanto para la rama medial como para la ventral, la preservación impide dar una descripción más profunda.

*Escamoso.* El escamoso se preservó parcialmente en el ejemplar tipo y completo en los ejemplares MOZ-PV 6139 y MOZ-PV 6097. En todos los casos se encuentra aún en su posición natural (Figs. 4.2, 4.15, 4.19, 4.21).

Este elemento es una lámina ósea delgada, que se ubica en la región postorbital del cráneo, justo por detrás del borde posterodorsal del postorbital y lateralmente a la rama anterior del supratemporal (Fig. 4.21). En el holotipo es poco lo que puede apreciarse de la superficie lateral, dado que parte de la misma está cubierta por la porción más posterior del proceso supratemporal del parietal izquierdo, producto del colapso de

la fenestra temporal superior. En vista lateral, en los ejemplares MOZ-PV 6139 y MOZ-PV 6097, el escamoso presenta forma rectangular siendo más largo que alto. En ambos ejemplares la morfología del escamoso es virtualmente idéntica (Fig. 4.21C-F).

*Postorbital.* El postorbital se preserva en su posición anatómica en todos los ejemplares (Figs. 4.2, 4.15, 4.19, 4.21). Este elemento con forma de medialuna constituye la mayor parte de la región postorbital del cráneo y la totalidad del borde posterior de la órbita (Fig. 4.16). Anterodorsalmente, el postorbital desarrolla un proceso que contacta dorsalmente con la porción posterior del postfrontal y que termina en una punta aguda que no alcanza la mitad anterior de la órbita (Figs. 4.15, 4.19). El margen posterior del postorbital articula en su porción más dorsal con la rama anterior del supratemporal y, en una posición posterior, con el escamoso y el cuadrado yugal (Figs. 4.2, 4.15, 4.19, 4.21). El extremo ventral del postorbital presenta en todos los especímenes un desarrollo escaso en dirección anterior, siendo casi completamente excluido del borde ventral de la órbita por el yugal (Fig. 4.21).

*Cuadrado yugal.* El cuadrado yugal se preserva en su posición anatómica en el espécimen tipo y en los ejemplares MOZ-PV 6097 y MOZ-PV 6139 (Figs. 4.2, 4.15, 4.19, 4.21). Este hueso contacta anteriormente con el postorbital y el yugal, dorsalmente con el escamoso y ventralmente con el cuadrado. Forma una parte considerable de la región postorbital del cráneo y presenta una gran exposición lateral y un desarrollo anteroposterior similar al del postorbital a la altura de la línea media de la órbita. El borde ventral levemente cóncavo recibe la porción dorsal del cóndilo articular del cuadrado y está alargado anteroposteriormente (Fig. 4.21). El margen posteroventral de este elemento forma un pequeño proceso orientado en dirección posterior (Fig. 4.21).

*Yugal.* El yugal se encuentra preservado articulado en todos los ejemplares analizados. En el caso del espécimen tipo, sólo falta parte del extremo anterior de dicho elemento, mientras que en los especímenes MOZ-PV 6139 y MOZ-PV 6097 está completo (Figs. 4.2, 4.15, 4.19, 4.21).

En vista lateral el yugal tiene forma de “J” y se divide en una barra horizontal, orientada anteroposteriormente, formando la mayor parte del margen ventral de la órbita (barra suborbital), y un proceso ascendente posterior que constituye junto con el postorbital, el borde posterior de la órbita. La barra suborbital es una estructura baja, que gradualmente crece dorsoventralmente y se comprime mediolateralmente a medida que

avanza en dirección anterior. En los ejemplares MOZ-PV 6139 y MOZ-PV 6097, el extremo anterior no alcanza el borde posterior de la narina externa y no contacta con el premaxilar (Fig. 4.20C-F). Anteriormente el yugal articula con el proceso yugal del maxilar, cubriendo la mayor parte de la superficie lateral del mismo (Fig. 4.20). Dorsalmente, el extremo rostral de la barra suborbital articula con el proceso posteroventral del lagrimal (Figs. 4.2, 4.15, 4.19-4.20). En vista lateral el proceso ascendente es redondeado y está comprimido. La curvatura ventral, a medida que el proceso asciende, está poco marcada y no se desarrolla de manera angulosa (Figs. 4.2, 4.15, 4.19, 4.21). En todos los ejemplares la parte dorsal del proceso articula con la región ventral del postorbital y del cuadrado yugal (Fig. 4.21).

*Anillo y placas escleróticas.* El anillo esclerótico izquierdo se ha preservado en el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6139, mientras que en el ejemplar MOZ-PV 6067 se preservó el derecho (Fig. 4.22). En todos los casos el anillo esclerótico ha sufrido cierto grado de compresión. En el holotipo la compresión fue menos intensa por lo cual parte del anillo conserva aún su estructura tridimensional, contrario a los otros ejemplares donde el anillo se aprecia casi plano (Fig. 4.22A-B). Desafortunadamente el anillo esclerótico del holotipo fue cubierto con laca para su protección, por lo cual los detalles de superficie son inaccesibles.

La superficie expuesta de los anillos presenta estriaciones finas que se disponen de forma radial (Fig. 4.22). El margen interno tiene un borde sutilmente crenulado, mientras que el externo es simple y no cuenta con estructuras conspicuas. Aunque no es posible identificar las placas por separado, en los sitios donde ha preservado parte del contacto entre dos placas contiguas se observa que dicho contacto es ondulado. En el caso del holotipo la superficie protruye en dirección lateral, otorgándole al anillo un aspecto de “domo” (Fig. 4.20A-B).

*Cuadrado:* En el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6139 se preservó el cuadrado izquierdo (Figs. 4.2, 4.15), en tanto que en el ejemplar MOZ-PV 6097 se preservó el cuadrado derecho (Fig. 4.19). En los tres casos este elemento se preserva en su posición anatómica. En el ejemplar MOZ-PV 6139 el cuadrado derecho está desarticulado y parcialmente expuesto (Figs. 4.16-4.17). Dada la naturaleza de la articulación cráneo-mandibular y la preservación que presentan los ejemplares mencionados, la descripción de este hueso se basa principalmente en el cuadrado derecho del MOZ-PV 6139.

El cuadrado es un hueso de forma compleja, con múltiples estructuras y superficies de articulación. Este elemento puede dividirse en dos regiones diferentes: una lamela occipital de posición dorsal y una lamela pterigoidea que se ubica medialmente y que en su porción ventral lleva el cóndilo articular. En vista posterior el cuadrado del ejemplar MOZ-PV 6139 presenta forma de “C” con su región cóncava dirigida lateralmente y formando el foramen cuadrado (Figs. 4.16-4.17). El borde dorsal del foramen cuadrado está formado por la lamela occipital, la cual está bien desarrollada y presenta un aspecto triangular. En el ejemplar MOZ-PV 6097 dicha lamela se preserva con características muy similares a las del MOZ-PV 6139, aunque aplastada (Fig. 4.16E-F). Es escasa la información que puede darse sobre la lamela pterigoidea, ya que en todos los ejemplares se encuentra cubierta por sedimento o bien por otros huesos. En vista lateral o medial, el cóndilo articular es una estructura masiva que se apoya sobre la porción anterior de la fosa glenoidea (formada por el surangular). También se observa una gran cobertura de cartílago sobre la superficie del cóndilo (Fig. 4.16).

*Supraoccipital.* El supraoccipital se preserva únicamente en el holotipo, con la superficie posterior expuesta (Figs. 4.2-4.3). La forma general de este elemento es la de una “U” invertida, formando la porciones dorsal y parte de los laterales del *foramen magnum*, y se divide en un arco dorsal y dos procesos exoccipitales descendentes bien desarrollados y dirigidos ventralmente. El arco dorsal tiene la forma de una barra horizontal casi recta y cuyos márgenes laterales forman un ángulo de aproximadamente 90° con respecto al eje dorsoventral de los procesos exoccipitales. El ancho de estos procesos es igual a la altura del arco dorsal. La abertura que representa el *foramen magnum* presenta una morfología digitiforme (Fig. 4.3).

*Exoccipital.* En el holotipo únicamente se preservó el exoccipital izquierdo parcialmente expuesto en vista medial y desplazado de su posición natural, a escasos centímetros del supraoccipital. En el resto de los ejemplares referidos este elemento no se preserva. El exoccipital tiene forma triangular, con una base alargada anteroposteriormente (Fig. 4.3). El largo de la base es aproximadamente el doble que el de la porción dorsal e igual al alto máximo del hueso, debido a la presencia de un proceso anterior de morfología triangular.

*Basioccipital.* El basioccipital sólo se preservó en el ejemplar MOZ-PV 6139 (Fig. 4.15) y desplazado de su posición anatómica, de manera que el cóndilo occipital quedó orientado en dirección dorsal y la superficie ventral en dirección lateral.

Sobre los laterales del basioccipital el área extracondilar está moderadamente desarrollada, siendo visible en vista ventral (Fig. 4.17). La superficie ventral está dañada, pero aún se puede observar que ventralmente el área extracondilar también está desarrollada aunque en menor grado que la porción lateral (Fig. 4.17). El cóndilo occipital es una estructura masiva y con una superficie rugosa. Ventralmente el cóndilo está incompleto pero se puede observar que su forma es más bien esférica en vista ventral.

### **Mandíbula—**

*Dentario.* El dentario izquierdo está preservado en el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6139, mientras que en el ejemplar MOZ-PV 6097 está preservado el dentario derecho. En todos los casos la exposición de este hueso es en vista lateral (Figs. 4.2, 4.15, 4.19).

El dentario es alargado anteroposteriormente y forma la mayor parte de la porción anterolateral de la mandíbula. Ventralmente contacta con el angular y el surangular. El extremo anterior es agudo y redondeado. Anteroposteriormente el dentario va aumentando de altura hasta alcanzar su altura máxima previo a la altura del tercio anterior del hueso. La altura se mantiene constante desde este punto hasta la aparición del margen anterior del angular, punto en el cual empieza a decrecer hasta su extremo posterior. Sobre la superficie lateral aparece un surco horizontal continuo y poco profundo, la *fossa dentalis*, que se extiende desde el extremo anterior del dentario hasta desaparecer aproximadamente a la altura del margen posterior de la narina externa. El extremo posterior del dentario forma una punta aguda que es flanqueada ventralmente por el surangular.

*Surangular.* Así como en el caso del dentario, en el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6139, el surangular izquierdo está preservado en su posición anatómica y su contralateral derecho se preservó en el ejemplar MOZ-PV 6097. En todos los casos la exposición es en vista lateral (Figs. 4.2, 4.15, 4.19).

El extremo anterior del surangular es agudo y se extiende hasta alcanzar el tercio posterior del dentario, superando la altura del margen anterior de la narina externa (Figs. 4.2, 4.15, 4.19). Sobre la superficie lateral, cercanamente al extremo posterior del dentario, hay un surco que se va profundizando en sentido posterior y que termina formando el foramen surangular, que permite el pasaje de nervios y vasos sanguíneos hacia el lado medial de la mandíbula (Figs. 4.15, 4.19).

*Angular.* El angular izquierdo está preservado en posición anatómica y expuesto en vista lateral en el holotipo y en el espécimen MOZ-PV 6139 (Figs. 4.2, 4.15). De forma similar el angular derecho se preserva en el ejemplar MOZ-PV 6097 (Fig. 4.19).

El angular es un elemento alargado anteroposteriormente, cuyo extremo anterior se extiende hasta sobrepasar anteriormente al surangular. Posteriormente contacta con la mitad ventral del surangular y junto con este se curvan ligeramente dorsalmente para formar un robusto proceso retroarticular (Figs. 4.2, 4.15, 4.19).

### **Columna vertebral y costillas—**

#### *Aspectos generales*

Restos de la columna vertebral de *Caypullisaurus bonapartei* se preservan en el holotipo y en los ejemplares MLP 83-XI-16-1 y MOZ-PV 6139. La serie más completa, con los centros vertebrales articulados aunque con cierto grado de rotación y desplazamiento, corresponde a la columna del holotipo, siendo las regiones caudal posterior y postflexural las porciones faltantes (Figs. 4.1, 4.4-4.6). Ninguno de los ejemplares referidos preserva la serie vertebral continua, por lo cual la comparación entre ejemplares se ve obstaculizada. Por este motivo, la siguiente descripción está basada mayormente en el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6139 (Fig. 4.18). La numeración de los centros vertebrales empleada a continuación refleja el orden anteroposterior en el cual se preservan estos elementos y no el orden anatómico real de los mismos.

*Atlas-axis.* El complejo atlas-axis está preservado desplazado de su posición anatómica en el holotipo, asociado a la parte posterior del cráneo y con su superficie anterior expuesta. La mayor parte de los detalles anatómicos de este complejo son inaccesibles por su estado de preservación. Sin embargo, cabe destacar, que la porción ventral forma una prominente quilla de aspecto triangular (Fig. 4.2).

*Columna vertebral postaxial.* En el holotipo y en el ejemplar MOZ-PV 6139 la región posterior al complejo atlas-axis de la columna vertebral se ha preservado de forma casi continua, mientras que en el ejemplar MLP 83-XI-16-1 se preservaron varios centros vertebrales, aunque no de forma continua. Por este motivo, la descripción de la columna vertebral está basada principalmente en el holotipo y en el espécimen MOZ-PV 6139.

El holotipo preserva un total de 53 centros vertebrales y el espécimen MOZ-PV 6139 preserva 38. En el holotipo al menos las primeras 22 vértebras corresponden a

centros “cervicales”, dado que al menos en la vértebra x22 aún se aprecia la asociación entre las diapófisis y las facetas para los arcos neurales (Fig. 4.5). En el caso del espécimen MOZ-PV 6139, las primeras 18 vértebras corresponden a centros “cervicales” (Fig. 4.18). En ambos ejemplares se observa una tendencia al crecimiento del alto de los centros vertebrales hacia la región posterior de la columna (Figs. 4.1, 4.18). En aquellos centros “cervicales” donde ambas apófisis están bien preservadas, la diapófisis es siempre la de mayor tamaño (Fig. 4.4). Dichas apófisis tienen forma ovalada en vista lateral y se posicionan sobre la mitad dorsal de la superficie lateral del centro vertebral, con la parapófisis en una posición levemente más anterior que la diapófisis (Fig. 4.4).

El holotipo presenta entre 18-20 centros vertebrales que se ubican posteriormente a los centros “cervicales” y que son atribuibles a la región dorsal dada la presencia de diapófisis y parapófisis separadas entre sí y de las facetas para los arcos neurales. En el espécimen MOZ-PV 6139 se contabilizaron un total de 19 centros dorsales (Fig. 4.18). En ninguno de los dos casos es posible identificar la transición entre la región dorsal anterior y dorsal posterior por motivos de preservación.

Los restantes centros vertebrales en el holotipo corresponden a la región caudal anterior de la columna. Como es característico de esta región, estos centros son los de mayor altura en la columna, y a sus laterales diapófisis y parapófisis fusionadas, formando las sinapófisis (Fig. 4.6).

*Arcos y espinas neurales.* El holotipo presenta arcos y espinas neurales parcialmente preservados correspondientes a la región cervical de la columna (Fig. 4.4), mientras que en el ejemplar MOZ-PV 6139 se preservaron arcos y espinas, en todos los casos incompletos, correspondientes a las regiones “cervical” y dorsal (Fig. 4.18). En el holotipo, el arco y la espina que se posicionan más cercanamente al centro vertebral x15 (Fig. 4.4), son los más completos de todos los preservados. Los arcos neurales tienen un desarrollo dorsoventral equivalente a la mitad del alto de la espina neural. La espina neural tiene forma tabular en vista lateral y un margen dorsal aproximadamente recto.

*Costillas.* Tanto en el holotipo como en los ejemplares MLP 83-XI-16-1 y MOZ-PV 6139 se preservan algunas costillas, aunque únicamente dos costillas presentes en el holotipo asociadas a vértebras dorsales anteriores están completas (Figs. 4.1, 4.12A-B, 4.18).

Todas las costillas, en los tres ejemplares, son delgadas, con una región proximal bicípita y una región distal fuertemente arqueada. Proximalmente, la cabeza de las costillas presenta un capítulo robusto y de mayor tamaño, tanto dorsoventral como anteroposteriormente, que el tubérculo. En las costillas que no están deformadas, el desarrollo del capítulo coincide con el eje del arco que describe la porción distal de la costilla y el tubérculo aparece levemente deflectado en dirección dorsal. Sobre las superficies anterior y posterior de la región proximal de las costillas más anteriores hay dos surcos poco profundos, que desaparecen distalmente, y que les dan a las costillas una sección transversal en forma de “8”.

### **Cintura escapular—**

#### *Aspectos generales*

Los restos de la cintura escapular de *Caypullisaurus bonapartei* se conocen en el ejemplar tipo y en el MLP 83-XI-16-1. En el caso del ejemplar tipo, la cintura escapular está articulada, siendo la interclavícula y parte de los coracoides los elementos faltantes (Figs. 4.7-4.8). Cabe destacar que las superficies internas de los elementos que componen la cintura escapular del holotipo son inaccesibles debido a que el ejemplar está montado sobre una pared. En el espécimen MLP 83-XI-16-1 se preservan completos, aunque desarticulados, varios elementos como la escápula y clavícula derechas, la interclavícula y un coracoides que se encuentra parcialmente cubierto por la matriz sedimentaria (Fig. 4.12).

*Clavícula.* Las clavículas son alargadas, con una porción medial alta y convexa anteriormente y una lateral más delgada y de aspecto acintado (Figs. 4.7-4.8, 4.12A-B). No es posible establecer la naturaleza de la articulación entre las clavículas dado que los márgenes mediales se encuentran dañados.

La porción lateral de las clavículas posee una sección transversal lenticular y se curva dorsalmente copiando la forma del margen anterior de la escápula sobre la cual articula (Figs. 4.7-4.8, 4.12A-B). En el holotipo la clavícula izquierda está parcialmente articulada con la correspondiente escápula (Figs. 4.7-4.8), pero la porción medial no contacta con ningún otro elemento, por lo cual se establece que la misma se ha desplazado. Debido a esto es posible observar la superficie posterior de la clavícula en la región medial, la cual presenta un surco profundo y continuo que se continúa lateralmente

hasta el punto donde la clavícula contacta el proceso acromion de la escápula (Figs. 4.7-4.8). Dicho surco recibe la superficie anterior de la barra transversal de la interclavícula.

*Interclavícula.* La interclavícula es un elemento en forma de “T”, conformado por una barra transversal anterior y un tallo o proceso medial que *in vivo* se orienta en dirección posteroventral (Fig. 4.12A-B,D). La barra transversal es aproximadamente el doble de larga que el tallo medial y presenta una superficie anterodorsal convexa sobre la cual articula la superficie posterior de las clavículas (Fig. 4.12D). El extremo lateral derecho de la interclavícula del ejemplar MLP 83-XI-16-1 se preserva íntegro, siendo más alto que la porción medial de la barra transversal (Fig. 4.12D), un rasgo inusual en los oftalmosáuridos. La porción medial de la barra transversal presenta, sobre su superficie anteroventral, un proceso o tuberosidad que sobresale anteroventralmente (Fig. 4.12D). En los taxones donde dicha tuberosidad está presente (e.g. Moon y Kirton 2016), esta sobresale y es visible entre los procesos que forman la articulación interclavicular.

El tallo medial es corto y de aspecto espatulado. Anteriormente se une a la barra transversal por medio de una porción comprimida formando un cuello, el cual se va ensanchando en dirección posterior. El extremo posterior del tallo medial termina en una punta roma (Fig. 4.12D).

*Coracoides.* El coracoides es un hueso de forma aproximadamente oval con bordes laterales y mediales engrosados dorsoventralmente (Figs. 4.7, 4.12A-B).

Anterolateralmente, el coracoides presenta un receso o concavidad (i.e. la muesca anterior del coracoides) que abarca aproximadamente la mitad del ancho del margen anterior del elemento. También sobre margen anterolateral, el coracoides presenta una faceta escapular y posteriormente a esta aparece la contribución del coracoides a la fosa glenoidea, la cual es de mayor extensión que la faceta escapular. Sobre el extremo anteromedial, los coracoides presentan un proceso muy desarrollado dirigido anteriormente. La superficie medial de ambos procesos no presenta la misma textura que el resto de la superficie medial de los coracoides, por lo cual se infiere que la superficie de articulación entre los coracoides no se extendía hasta esta región. La superficie medial engrosada, la faceta intercoracoidea, es altamente rugosa e irregular, indicando la presencia de una cobertura cartilaginosa que intervenía en la articulación intercoracoidea. La forma de esta faceta es lenticular. La superficie ventral presenta dos concavidades

amplias aunque poco profundas, que se ubican una en la mitad anterior y la otra en la mitad posterior.

*Escápula.* La escápula presenta dos regiones anatómicas diferenciadas: una hoja o porción ventral y una rama o porción ascendente que se ubica dorsalmente. La hoja ventral es una estructura ensanchada anteroposteriormente que, en vista lateral, tiene forma de abanico y presenta una profunda concavidad hacia su margen anterior (Figs. 4.8, 4.12C). En vista lateral, por encima de esta concavidad, aparece una protuberancia en el lugar en donde la hoja ventral y la rama ascendente se unen, cerca del margen posterior de la escápula (Figs. 4.4, 4.12C).

La región más ventral de la hoja ventral se divide en tres regiones: un acromion o proceso acromial de posición anterior, una zona articular que se ubica en la zona media, en donde la escápula contacta con la faceta escapular del coracoides y la contribución a la fosa glenoidea de posición posterior. El acromion en el holotipo está severamente dañado (Fig. 4.8), pero en el ejemplar MLP 83-XI-16-1 se conserva casi completo en vista lateral (Fig. 4.12C). Este proceso presenta un desarrollo discreto y de poca extensión. La faceta de articulación con el coracoides y la contribución a la fosa glenoidea tienen la misma extensión anteroposterior. La rama ascendente de la escápula es una estructura de morfología tabular, con márgenes anterior y posterior paralelos y un extremo dorsal recto (Figs. 4.8, 4.12C).

## **Miembro anterior—**

### *Aspectos generales*

Los miembros anteriores de *Caypullisaurus bonapartei* se preservaron articulados y expuestos en vista dorsal en el ejemplar tipo (Figs. 4.9-4.10). En el ejemplar MLP 83-XI-16-1 se preservó el miembro anterior derecho en vista dorsal y la porción proximal del húmero izquierdo (Figs. 4.12A-B, 4.13).

*Húmero.* El húmero es un elemento corto y robusto que en los dos ejemplares presenta una morfología virtualmente idéntica (Figs. 4.10, 4.13). En vista proximal este elemento presenta forma rectangular, con una superficie de textura marcadamente rugosa, evidenciando la amplia cobertura de cartílago *in vivo*.

Dorsalmente, la estructura más distintiva del húmero es la cresta o proceso dorsal (Figs. 4.10, 4.13). Esta cresta tiene forma de placa, se origina en la esquina próximo-

posterior del húmero y se desarrolla de forma oblicua con respecto al eje próximo-distal del mismo, en dirección anterodistal. En el ejemplar tipo esta estructura está levemente más desarrollada en dirección distal que en el ejemplar MLP 83-XI-16-1 (Figs. 4.10, 4.13). En vista dorsal, el extremo distal del hueso está ensanchado anteroposteriormente, resultando en un extremo distal más ancho que el extremo proximal y en una diáfisis con una marcada constricción anteroposterior (Figs. 4.10, 4.13). Dicha constricción es más evidente en el húmero derecho del holotipo que en el izquierdo, aunque en ambos casos los bordes anterior y posterior de la diáfisis son cóncavos. En vista posterior, cerca del borde anterior del húmero, se ubica la cresta deltopectoral (Fig. 4.10B). Ésta presenta, en términos de extensión próximo-distal, un desarrollo menor que el proceso dorsal. Tanto en vista anterior como posterior, la epífisis proximal del húmero está marcadamente ensanchada y presenta forma de abanico (Figs. 4.10B, 4.13C-D). Dicha forma deriva del desarrollo tanto del proceso dorsal como de la cresta deltopectoral. Distalmente, el húmero presenta tres facetas articulares: una anterior sobre la cual articula el elemento anterior accesorio, una media sobre la cual articula el radio y una posterior para la articulación con la ulna (Figs. 4.10, 4.13). En vista dorsal la faceta anterior aparece como la menos desarrollada anteroposteriormente y su superficie está deflectada en dirección proximal en un ángulo de aproximadamente  $25^\circ$  con respecto a la faceta radial (Figs. 4.10, 4.13). La faceta radial está netamente orientada en dirección distal y la ulnar está deflectada proximalmente formando un ángulo de aproximadamente  $40^\circ$  con respecto a la faceta radial.

Las únicas diferencias apreciables entre el húmero derecho del holotipo y del ejemplar MLP 83-XI-16-1 se encuentran en la extensión anteroposterior de las facetas radial y ulnar: en el caso del espécimen tipo la faceta radial es levemente más larga que la ulnar, en tanto que en el ejemplar MLP 83-XI-16-1 esta relación se invierte. Sin embargo, dicha diferencia es despreciable dado que refleja una variación de escasos milímetros entre dos ejemplares cuyos húmeros difieren también en su extensión máxima en el eje próximo-distal. En el caso del ejemplar tipo dicha extensión es de 200 mm y en el ejemplar MLP 83-XI-16-1 es de 160 mm.

*Zeugopodio.* El zeugopodio de *Caypullisaurus bonapartei* no se preserva completo en ninguno de los ejemplares descritos. Los elementos preservados en el holotipo son el elemento anterior accesorio, el radio y la ulna, aunque en ninguno de los dos miembros se encuentran completos a excepción del elemento anterior accesorio

izquierdo (Fig. 4.9C-D). En el ejemplar MLP 83-XI-16-1 el radio y la ulna están preservados completos, así como también la mayor parte de los elementos distales a estos, mientras que el elemento anterior accesorio se preservó parcialmente (Fig.4.13).

Tanto el radio como la ulna son elementos cortos y poligonales (Figs. 4.9, 4.13A-B). En vista dorsal el radio es más corto que la ulna, aunque es anteroposteriormente más extenso, y presenta cinco facetas articulares: una proximal para el húmero, una anteroproximal para el elemento anterior accesorio, una anterodistal para el radial, una distal para el intermedio y una posterior para la ulna. La faceta para el radial está más desarrollada que aquella para el elemento anterior accesorio. La ulna articula proximalmente con el húmero, anteriormente con el radio, anterodistalmente con el intermedio y distalmente con el ulnar y el pisiforme (Fig. 4.9). En el caso del ejemplar MLP 83-XI-16-1 se confirma también la presencia de un elemento accesorio postaxial que articula posteriormente con la ulna (Fig. 4.13A-B).

El elemento anterior accesorio es subpentagonal y presenta cuatro facetas articulares: una proximal para húmero, una posterior para el radio, una posterodistal para el radial y una anterodistal para el primer elemento del dígito preaxial (Fig. 4.5C-D).

*Carpales.* En el holotipo el único carpal proximal que se preserva completo es el intermedio derecho (Fig. 4.9A-B). Los restantes carpales proximales están incompletos en ambos miembros. El miembro derecho preserva de manera casi completa, aunque en algunos casos fracturados, los carpales distales 2, 3 y 4 (Fig. 4.9A-B). El miembro izquierdo presenta distalmente al zeugopodio una cobertura de masilla epoxi donde se intentó restaurar parte de los elementos allí faltantes (e.g. los carpales). Lamentablemente no se cuenta con información sobre los criterios empleados para dicha reconstrucción y dada la forma atípica de los elementos reconstruidos lo más probable es que la misma sea meramente “cosmética” y no una representación realista de los elementos faltantes.

En el ejemplar MLP 83-XI-16-1 los carpales proximales que se preservan completos son el ulnar y el intermedio (Fig. 4.13A-B). Adicionalmente, una pequeña porción de hueso preservado anteroventralmente al radio es interpretada como el radial, aunque debido a lo fragmentario de este no pueden precisarse detalles anatómicos. También se preservan los carpales distales 3 y 4, aunque el carpal distal 3 está incompleto (Fig. 4.13A-B).

El intermedio es un elemento de forma subhexagonal, más ancho que largo, y se posiciona distalmente al radio y anterodistalmente a la ulna, con los cuales articula con su faceta proximal. Los bordes anterior y posterior son angulosos y convexos y articulan con el radial anteriormente y con el ulnar posteriormente. Distalmente, el intermedio contacta en casi toda su extensión con el carpal distal 3, dejando sólo una pequeña faceta de articulación para el carpal distal 4, que es de posición posterodistal (Figs. 4.9A-B, 4.13A-B). Este margen se orienta de forma paralela con respecto al margen proximal, característica única de *Caypullisaurus bonapartei* entre los Ophthalmosauridae.

En el ejemplar MLP 83-XI-16-1 el ulnar presenta una forma muy similar al intermedio, con los bordes anterior y posterior ligeramente convexos y angulosos (Fig. 4.13A-B). Esta misma característica se observa en el ulnar derecho del espécimen tipo, aunque en este caso el elemento está fracturado. Proximalmente, el ulnar articula con la ulna, anteriormente con el intermedio, distalmente con el carpal distal 4, posterodistalmente con el metacarpal v y posteriormente con el pisiforme.

Los carpales distales son de morfología similar a la de los carpales proximales, aunque se observa una leve reducción de tamaño con respecto a los elementos más proximales del miembro. Todos estos tienen una morfología rectangular, o en “forma de ladrillo” y se posicionan a la misma altura en el miembro formando una hilera más o menos continua (Figs. 4.9, 4.13A-B).

*Metacarpales.* En el holotipo, los metacarpales ii, iii y iv tienen forma de “ladrillo”, siendo esta morfología muy similar entre ellos y con los carpales distales (Fig. 4.9). En el ejemplar MLP 83-XI-16-1 la forma del metacarpal v difiere significativamente de la del resto de los metacarpales, es hexagonal, con los bordes isométricos y contacta anteroproximalmente con el ulnar y anterodistalmente con el carpal distal IV (Fig. 4.13A-B). En el miembro izquierdo del ejemplar tipo hay un elemento de morfología similar al metacarpal v del ejemplar MLP 83-XI-16-1, aunque no puede confirmarse su identidad como tal de manera inequívoca, dada la falta de elementos más proximales.

*Pisiforme.* En el ejemplar MLP 83-XI-16-1 el pisiforme presenta forma hexagonal, siendo más largo que ancho. Articula proximoanteriormente con la ulna, anteriormente con el ulnar y proximalmente con un elemento de neoformación el cual se ubica posterior a la ulna (Fig. 4.13A-B).

*Falanges.* A medida que se avanza distalmente en el miembro anterior del holotipo es posible apreciar un cambio gradual en la forma de los elementos constituyentes, los cuales van perdiendo la convexidad de los bordes anterior y posterior, tornándose planos y paralelos entre sí, lo que resulta en una forma netamente rectangular o de “ladrillo” (Fig. 4.9). Dicho cambio se aprecia desde la hilera de los metacarpales en adelante y es acompañado por una gradual disminución en el tamaño de los elementos. Todas las falanges se encuentran marcadamente empaquetadas formando un patrón similar al de una “pared de ladrillos”, casi sin dejar espacios entre ellas.

### **Cintura pélvica—**

#### *Aspectos generales*

Restos de la cintura pélvica de *Caypullisaurus bonapartei* se conocen únicamente en el ejemplar tipo en el cual se preservan un ilion y una barra isquiopúbica (Figs. 4.6, 4.11).

*Ilion.* El ilion derecho se preserva parcialmente expuesto, con su porción distal aún cubierta por la matriz sedimentaria (Figs. 4.6, 4.11). Este es un hueso baciliforme y delgado, cuyo extremo proximal presenta una superficie rugosa, evidenciando la presencia de una cobertura cartilaginosa *in vivo*. Dicha porción del ilion es interpretada como la faceta de articulación para la barra isquiopúbica.

*Barra isquiopúbica.* La barra isquiopúbica derecha está expuesta lateralmente en tanto que la superficie medial está incluida en la matriz sedimentaria (Figs. 4.6, 4.11). Es alargada próximodistalmente y presenta una forma espatulada, con el extremo distal redondeado y anteroposteriormente más ancho que el proximal. El extremo proximal está fracturado, sin embargo, aún se aprecia que la faceta de articulación para el ilion es ovalada. La fusión entre el isquion y el pubis es completa y no hay signos de la presencia de un foramen obturador o líneas de sutura. Desde la región próximoposterior corre una cresta baja, en dirección anterodistal, que abarca casi el largo total del hueso.

### **Miembro posterior—**

#### *Aspectos generales*

El miembro posterior de *Caypullisaurus bonapartei* se conoce únicamente en el ejemplar MLP 83-XI-16-1 (Fig. 4.14). El miembro posterior derecho se preservó con el fémur yaciendo sobre la columna vertebral y con la región anteroventral expuesta.

Aunque el miembro está desplazado de su posición anatómica, los elementos distales al fémur conservan aproximadamente su relación espacial entre ellos, encontrándose los elementos del dígito anterior levemente desplazados del resto. El conteo máximo de dígitos es de cinco, siendo los tres más anteriores los dígitos primarios y los dos más posteriores los dígitos postaxiales accesorios. Esta última característica es única entre los oftalmosáuridos.

*Fémur.* El fémur tiene forma similar a la del húmero, con los extremos proximal y distal expandidos anteroposteriormente y una constricción anteroposterior a la altura de la diáfisis (Fig. 4.14). Este es notoriamente más corto que el húmero, presentando un 0,6 del largo total del húmero. Sobre la superficie ventral se desarrolla una estructura en forma de cresta la cual se posiciona de forma equidistante a los bordes anterior y posterior. Dicha cresta se extiende en dirección distal hasta llegar a la mitad del largo del hueso (Fig. 4.14). Distalmente el fémur presenta dos facetas articulares para la tibia y la fibula. La faceta tibial es ligeramente más pequeña que la fibular y está deflectada en dirección anteroproximal (Fig. 4.14).

*Zeugopodio.* Tanto la tibia como la fibula están expuestas ventralmente (Fig. 4.14). La tibia carece de su parte anterior, aunque puede apreciarse que es anteroposteriormente más corta que la fibula. Proximalmente la tibia articula con el fémur, posteriormente con la fibula, distalmente con el astrágalo (intermedio) y anterodistalmente con el tarsal 2. La fibula tiene forma rectangular siendo más ancha que larga. Proximalmente articula con el fémur, posteriormente con el “pisiforme”, distalmente con el calcáneo, anterodistalmente con el astrágalo y anteriormente con la tibia. Además de la tibia y la fibula, el “pisiforme” se posiciona en la hilera del zeugopodio. Está preservado completo, es subcuadrangular con los bordes más redondeados y las aristas menos marcadas que las de la tibia y la fibula. Es más corto proximodistalmente que los restantes elementos del zeugopodio y tiene aproximadamente la mitad del ancho de la fibula. Este elemento no contacta proximal ni anteriormente con el fémur y se encuentra soportando al primer dígito postaxial.

*Tarsales.* El tarsal 2 se preservó incompleto y así como el resto de los elementos distales a este sólo se conserva su mitad posterior (Fig. 4.14C-D). Proximalmente este elemento articula con la tibia, posteriormente con el astrágalo y distalmente con el metatarsal II.

El astrágalo es el elemento de mayor dimensión del tarso y presenta forma rectangular con sus vértices redondeados, siendo más ancho que largo. El borde proximal es levemente cóncavo y en este se distinguen una faceta anterproximal para la articulación con la tibia y una faceta próximoposterior para la articulación con la fibula. De ambas facetas, aquella para la fibula presenta un mayor desarrollo anteroposterior. El margen distal es cóncavo y tiene dos facetas articulares, similar al borde proximal. La faceta anterodistal para la articulación con el metatarsal II y la posterodistal para el metatarsal III (Fig. 4.14).

El calcáneo es subrectangular y levemente más ancho que el astrágalo. Proximalmente articula con la fibula, posteriormente con el “pisiforme” y el elemento más proximal del primer dígito postaxial, distalmente con el tarsal distal 4 y anteriormente con el astrágalo.

A partir de la fila de los metatarsales y en dirección distal, la morfología de todos los elementos es muy semejante entre sí, siendo todos ellos rectangulares y decreciendo gradualmente en sus proporciones. Sin embargo, este no es el caso de los elementos que conforman los dos dígitos postaxiales. En el caso del dígito postaxial más anterior, sus tres elementos más proximales son subhexagonales, con aristas rectas bien definidas y ángulos marcados. No es hasta que se alcanza el cuarto elemento de dicho dígito, que la morfología cambia de subhexagonal a redondeada. En el caso del segundo dígito postaxial, todos los elementos constituyentes son de aspecto redondeado.

## DISCUSIÓN

### *Asignación taxonómica de los ejemplares referidos y comparación*

Durante la última década varias localidades fosilíferas han revelado una alta riqueza taxonómica para los oftalmosáuridos en el intervalo Titoniano–Berriasiano (e.g. Druckenmiller *et al.*, 2012; Roberts *et al.*, 2014; Delsett *et al.*, 2017, 2018, 2019; Zverkov y Efimov 2019; Zverkov y Prilepskaya 2019). En la actualidad dicho intervalo cuenta con 22 especies distribuidas en 14 géneros: *Ophthalmosaurus icenicus*, *Catutosaurus gasparinae*, *Palvennia hoybergeti*, *Janusaurus lundi*, *Arthropterygius chrisorum*, *Arthropterygius thalassonotus*, *Arthropterygius volgensis*, *Keilhauia nui*, *Thalassodraco etchesi*, *Nannopterygius enthekiodon*, *Nannopterygius yasikovi*, *Nannopterygius salveljeviensis*, *Nannopterygius borealis*, *Undorosaurus gorodischensis*, *Undorosaurus? kristiansenae*, *Undorosaurus? kielanae*, *Undorosaurus nessovi*, *Gengasaurus nicosiai*,

*Brachypterygius extremus*, *Aegirosaurus leptospondylus*, *Grendelius? alekseevi* y *Caypullisaurus bonapartei*.

Partiendo de la presencia de un largo proceso anterior del maxilar, el cual excede el largo total de la narina externa, los ejemplares MOZ-PV 6097 y MOZ-PV 6169 pueden ser referidos a *Caypullisaurus bonapartei*, a *Brachypterygius extremus* (Kimmeridgiano–Titoniano de Inglaterra, Rusia y posiblemente México) o a *Undorosaurus? kristiansenae* (Titoniano de Svalbard, Noruega), los únicos tres taxones presentes en el intervalo Titoniano–Berriasiano que muestran dicha característica (Fernández 2007a; Bucky y López Oliva 2009; Druckenmiller *et al.*, 2012; Moon y Kirton 2018). En los restantes taxones de dicho intervalo el maxilar tiene una exposición anterolateral mucho más discreta (Bardet y Fernández 2000; Druckenmiller *et al.*, 2012; Moon y Kirton 2016, 2018; Zverkov y Efimov 2019; Campos *et al.*, 2020). Pese a presentar una morfología similar en el maxilar, es necesario destacar que la morfología del lagrimal en el material tipo de *C. bonapartei*, como así también la de los ejemplares MOZ-PV 6097 y MOZ-PV 6169, no es consistente con la de *Undorosaurus? kristiansenae*, que presenta como una de sus autapomorfias un margen orbital del lagrimal formando un ángulo de casi 90° (Zverkov y Efimov 2019). En el caso de *Brachypterygius extremus*, si bien el lagrimal presenta una forma semejante a la de *Caypullisaurus bonapartei*, la región postorbital de estos dos taxones es muy disímil: en *C. bonapartei* es anteroposteriormente amplia, con un postorbital prominente y con una marcada exposición lateral del cuadrado yugal, el cual a su vez presenta un margen ventral que es más largo que el alto total del hueso, característica únicamente presente en *Caypullisaurus* y en el taxón Barremiano *Kyhytysuka sachicarum* (observación personal sobre el holotipo DON-19671). En contraste, *Brachypterygius extremus* presenta una región postorbital estrecha y con un postorbital grácil (Moon y Kirton 2018).

La región postorbital del cráneo de los ejemplares MOZ-PV 6097 y MOZ-PV 6139 es virtualmente idéntica a la del material tipo de *Caypullisaurus bonapartei* (Fig. 4.21). En los tres ejemplares puede darse cuenta de su gran amplitud anteroposterior, de las proporciones particulares del cuadrado yugal, del contacto entre este último y el yugal, del contacto amplio entre el postorbital y el postfrontal y de la morfología rectangular del escamoso (Fig. 4.21). Más aún, la combinación de las características del cuadrado yugal y del escamoso son exclusivas de estos tres ejemplares. De forma similar, en vista lateral, los elementos de la mandíbula presentan una morfología consistente en los tres

especímenes, exhibiendo un proceso retroarticular alto y robusto y con contribuciones iguales del angular y del surangular.

Basándose en las comparaciones realizadas, los ejemplares MOZ-PV 6097 y MOZ-PV 6139 presentan una morfología coincidente con la del ejemplar tipo de *Caypullisaurus bonapartei*, así como una procedencia geográfica y estratigráfica consistente con la de este taxón, motivo por el cual estos ejemplares son referidos a éste.

En el caso del ejemplar MLP 83-XI-16-1, los únicos elementos comparables con el ejemplar tipo de *Caypullisaurus bonapartei* son las costillas, la escápula y el miembro anterior (Figs. 4.12-4.13). El húmero de ambos especímenes tiene una forma idéntica, incluyendo un proceso dorsal con un grado de desarrollo similar en cuanto a su extensión próximo-distal. La extensión y disposición de las facetas articulares distales es la misma, con una faceta anterior para el elemento anterior accesorio inclinada en dirección próximoanterior, una faceta radial orientada distalmente y una faceta ulnar inclinada próximoposteriormente.

Los elementos del zeugopodio comparables entre los ejemplares citados son el radio y la ulna. El radio de ambos especímenes tiene idénticas características. Este presenta sobre su margen anterior dos facetas articulares, una de posición más proximal para el elemento anterior accesorio y otra ubicada distalmente a la primera para el radial. La segunda de estas facetas está más desarrollada que la primera. Así también, en ambos ejemplares, se observa que la ulna es anteroposteriormente más corta que el radio. Cabe destacar que también el elemento intermedio presenta una forma idéntica en ambos ejemplares, con sus márgenes proximal y distal dispuestos paralelamente uno con respecto al otro. Como se ha mencionado con anterioridad, esta característica es exclusiva del intermedio de *Caypullisaurus bonapartei*.

Los restantes elementos distales del miembro anterior del espécimen MLP-83-XI-16-1 y del holotipo de *Caypullisaurus bonapartei* presentan una misma arquitectura, encontrándose estos compactamente dispuestos entre ellos formando columnas paralelas, a modo de “muro de ladrillos”. De gran importancia resulta señalar que este patrón de disposición espacial se conoce en algunos taxones jurásicos y ciertas comparaciones son necesarias para dar cuenta de la afinidad del ejemplar MLP-83-XI-16-1 con *Caypullisaurus* antes que con otros taxones descritos.

Durante el Jurásico Tardío al menos tres taxones presentan una disposición similar de los elementos del zeugo-autopodio de *Caypullisaurus bonapartei*, que puede ser caracterizado como “fuertemente empaquetado”, es decir, elementos cercanamente rectangulares y dispuestos de forma tal que el espacio entre ellos resulta mínimo. Estos taxones son *Aegirosaurus leptospondylus* (Titoniano de Alemania), *Brachypterygius extremus* y *Undorosaurus? kristiansenae*. En los dos primeros casos, la referencia del ejemplar MLP-83-XI-16-1 a cualquiera de estos taxones es poco consistente, dado que en estos se confirma sin lugar a ambigüedades el contacto entre el húmero y el intermedio (Bardet y Fernández 2000; Moon y Kirton 2018). Por otro lado, la falta de dígitos postaxiales en el miembro anterior del excelentemente preservado holotipo de *Undorosaurus? kristiansenae* (Druckenmiller *et al.*, 2012), impide que el ejemplar MLP-83-XI-16-1 sea referido a ese taxón.

Las escápulas son remarcablemente similares en el holotipo y el ejemplar MLP-83-XI-16-1, en cuanto a forma y proporciones. Sin embargo, las características generalizadas de la escápula en *Caypullisaurus bonapartei* resultan de poca ayuda para distinguirla de las de otros Ophthalmosauridae, a excepción de aquellos con características autapomórficas como lo es *Nannopterygius* (Moon y Kirton 2018).

El resto de los elementos comparables, como son las costillas y centros vertebrales, carecen de características diagnósticas a nivel de género (a excepción de un único taxón bajociano, *Mollesaurus periallus*), y su comparación no resulta de utilidad para argumentar a favor o en contra de las posibles afinidades del ejemplar MLP-83-XI-16-1. También es importante señalar que aunque en el holotipo de *Caypullisaurus bonapartei* no se han preservado los miembros posteriores, impidiendo su comparación con los del espécimen MLP-83-XI-16-1, los de este último presentan características únicas entre los Ophthalmosauridae.

Dadas estas comparaciones, y los datos de la procedencia geográfica y estratigráfica, es posible asignar al ejemplar MLP-83-XI-16-1 a *Caypullisaurus bonapartei*.

### ***Identidad de los elementos del miembro anterior***

La morfología y el patrón de articulación del miembro anterior de *Caypullisaurus bonapartei* ha sido motivo de debate entre los especialistas. Tanto Arkhangelsky (2001) como Zverkov y Efimov (2019) y Zverkov y Grigoriev (2020) han argumentado en contra

de la propuesta de Fernández (1997, 2001) sobre las identidades de los elementos que componen el zeugopodio en este taxón. En sus contribuciones estos autores interpretan al radio como el intermedio (Fig. 4.23B, D). Dicha interpretación pretende estar sustentada en la hipótesis del “arco digital” propuesta por Shubin y Alberch (1986). La misma propone que durante el desarrollo embrionario, los elementos que componen el miembro de los tetrápodos siguen un patrón común iterativo de ramificación y segmentación. Motani (1999b) resume los aspectos principales de dicho patrón en los siguientes pasos: (1) en una primera instancia del desarrollo condrogénico del miembro anterior aparece el húmero como una condensación *de novo*; (2) el húmero se bifurca distalmente dando origen al radio y a la ulna; (3) el radio se segmenta dando origen al radial, y usualmente no ocurren más segmentaciones a lo largo de esta serie (preaxial); (4) la ulna se bifurca dando origen al ulnar y al intermedio; (5) los elementos centrales surgen a partir del intermedio; (6) a partir del ulnar surgen el carpal distal 4; (7) el carpal distal 4 se bifurca dando lugar al carpal distal 3 y al metacarpal 4, y el resto de los carpales distales se van bifurcando para dar origen a los metacarpales de los dígitos correspondientes; (8) la base del quinto dígito aparece como una condensación *de novo*. La serie compuesta por la ulna, el ulnar, el carpal distal 4, el metacarpal 4 y los elementos distales a este último, componen lo que Burke y Alberch (1985) llamaron “eje primario”.

El estudio llevado a cabo por Motani (1999b) reveló que la topología del eje primario está conservada en los ictiosaurios y concluye en el siguiente esquema topológico de la región proximal del zeugopodio-autopodio: (a) el ulnar se ubica distalmente a la ulna, contactando a los elementos basales de los dígitos 4 y 5 (usualmente el carpal distal 4 y el metacarpal v); (b) el intermedio se ubica anteriormente al ulnar, en una posición entre el la ulna y el radio; y (c) el carpal distal 4 es distal y ligeramente anterior al ulnar, contactando con el intermedio.

Según Zverkov y Efimov (2019) un patrón topológico en el cual el húmero contacta distalmente con la ulna, el radio y el elemento anterior accesorio, resulta en una “disrupción en la base del arco digital” de *Caypullisaurus*. Por dicho motivo, los autores mencionados consideran al elemento medial como el intermedio en lugar del radio. El problema con dicha hipótesis radica fundamentalmente en que se basa en reconstrucciones erróneas del miembro anterior de *Caypullisaurus*, el cual como se ha ilustrado en esta tesis, preserva de forma incompleta varios elementos proximales. En resumen la reconstrucción planteada por Zverkov y Efimov (2019), y posteriormente por

Zverkov y Grigoriev (2020), no puede ser aceptada debido a que presenta los problemas comentados a continuación:

- 1) Asume la completitud de elementos incompletos y/o pobremente preservados.
- 2) Le otorga una “forma” a los elementos incompletos y/o faltantes y asume sus proporciones. Más aún, dichas formas y proporciones difieren en su representación (Zverkov y Grigoriev 2020: fig. 1J-K) entre ambos miembros anteriores de un mismo individuo.
- 3) La interpretación de Zverkov y Efimov (2019) y Zverkov y Grigoriev (2020) no toma en cuenta ni menciona otro tipo de topología posible en el área del zeugopodio y autopodio proximal, por lo que interpretaciones alternativas son ignoradas y consecuentemente no son discutidas. Zverkov y Efimov (2019) llevan este hecho un paso más adelante afirmando (sic): “*In fact, the only **reasonable** interpretation for Caypullisaurus is the humerus distally contacting the radius, intermedium and ulna*” (Zverkov y Efimov 2019:28).
- 4) El desarrollo del argumento presentado por Zverkov y Efimov (2019) y sostenido por Zverkov y Grigoriev (2020), se limita a mencionar que la interpretación de Motani (1999b) está en contradicción con la hipótesis del “arco digital” y que esta genera una disrupción en la base de dicho arco. Estos autores no explicitan en qué consiste la aludida “disrupción”, y tampoco discuten o comentan sobre las interpretaciones propuestas por Fernández (1997, 2001).
- 5) La interpretación en la cual el elemento medial del zeugopodio es identificado como el intermedio (Fig. 4.23B, D), implica una separación entre los carpales distales 3 y 4, y la intrusión del metacarpal iii entre estos. La posición del metacarpal iii separando a los carpales distales 3 y 4 es inconsistente con el desarrollo arquetípico del “arco digital”, debido a que el carpal distal 3 nace como una ramificación del carpal distal 4.

Como puede observarse en la Figura 4.23A y C, donde se ilustra la interpretación del autor del presente trabajo, se observa que el arco digital se mantiene íntegro y es posible trazar la secuencia de ramificación del miembro a partir de este, sin contradecir la hipótesis de Shubin y Alberch (1986) y sin necesidad de explicar la topología presentada con el agregado de supuestos *ad-hoc* (e.g. el intermedio en el miembro izquierdo del holotipo no sólo articula con el húmero sino que también, y de manera

excepcional entre los oftalmosáuridos, es el elemento de mayor tamaño (ancho y largo) de todo el zeugopodio; la discrepancia morfológica a nivel del zeugopodio y del autopodio proximal entre los dos miembros anteriores del mismo individuo representa un fenómeno que, aunque no se ha estudiado en otros oftalmosáuridos, es real y no se explica mediante una preservación diferencial). Por los motivos expuestos, la interpretación aquí presentada sobre la identidad y topología de los elementos que forman el miembro anterior de *Caypullisaurus bonapartei* (Fig. 4.23A, C) es preferida por sobre las anteriores.

#### **4.3.2. *Arthropterygius thalassonotus***

##### *Breve reseña histórica*

El material tipo y único ejemplar conocido de *Arthropterygius thalassonotus* (MOZ-PV 6145) fue mencionado por primera vez en la literatura por Fernández (2007b). En dicha contribución este ejemplar es referido al género *Ophthalmosaurus* sobre la base de la morfología del basioccipital y del miembro anterior.

En 2010, Maxwell realiza la redescrición de un ejemplar proveniente del Oxfordiano–Kimmeridgiano de la isla Melville (norte de Canadá) el cuál había sido originalmente descrito como una nueva especie del género *Ophthalmosaurus* en este caso *Ophthalmosaurus chrisorum* (Rusell, 1993). En su contribución Maxwell (2010) concluye en que la asignación genérica dada por Rusell es inconsistente con *Ophthalmosaurus*, dadas las diferencias a nivel del basicráneo y del húmero. Por este motivo crea el género *Arthropterygius* para la recepción del ejemplar descrito por Rusell. El nuevo género presentaba como autapomorfias: la posición del foramen para la arteria carótida interna ubicado sobre la superficie posterior del basiesfenoides y morfología angulosa de las regiones proximales de los elementos del zeugopodio del miembro anterior.

En 2012 Fernández y Maxwell vuelven a describir al ejemplar MOZ-PV 6145 y concluyen en que este presenta características diagnósticas de *Arthropterygius* y consecuentemente lo asignan a este género. En esa misma contribución, las autoras proponen que se trata de una especie diferente de *A. chrisorum*, pero no crean una especie nueva y el MOZ-PV 6145 es referido sólo como *Arthropterygius* sp. Esto se debe

principalmente a lo incompleto del ejemplar y a que este se encontraba incompletamente preparado.

En 2015(b) Zverkov *et al.* describen un ejemplar proveniente de la Formación Paromes (Titoniano) en la República Komi, noroeste de Rusia. Dicho ejemplar presenta las características diagnósticas de *Arthropterygius* y, así como en el caso del espécimen argentino, es sólo referido como *Arthropterygius* sp. debido a lo incompleto del material.

Recientemente, Zverkov y Prilepskaya (2019) describieron ejemplares nuevos hallados en los niveles superiores de la Formación Hofer (Berriasiano temprano) en la Tierra de Francisco José (Rusia) y de colecciones históricas de diferentes instituciones de Rusia. En dicha contribución los autores identifican una nueva especie dentro del género, *Arthropterygius volgensis* y presentan una diagnosis enmendada del género. Bajo ese contexto, proponen la sinonimia de tres de los cuatro géneros de ofthalmosáuridos conocidos para el Jurásico Tardío–Cretácico Temprano del archipiélago Svalbard (Noruega) con *Arthropterygius*, a saber, *Janusaurus*, *Palvennia* y *Keilhauia*. Este nuevo esquema taxonómico para gran parte de los ofthalmosáuridos del reino boreal no carece de controversias y desacuerdos (ver Zverkov y Prilepskaya 2019; Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020; Zverkov y Grigoriev 2020), por lo cual será tratado como parte de la discusión que sigue a la descripción de *Arthropterygius thalassonotus*.

Finalmente, el autor de esta tesis y colaboradores (Campos *et al.*, 2020), redesciben al ejemplar MOZ-PV 6145, el cual se encontraba en una etapa ulterior de preparación y mediante la implementación de tomografías computadas. Las nuevas observaciones permitieron concluir que el MOZ-PV 6145 representa una especie diferente de *A. chrisorum*, de acuerdo con lo propuesto por Fernández y Maxwell (2012), y que dadas las características únicas dentro del género que presenta este espécimen se justifica la creación de una nueva especie, *A. thalassonotus*.

A pesar de que la descripción del espécimen MOZ-PV 6145 es reciente, y que diferentes técnicas fueron empleadas en la descripción osteológica del mismo (e.g. tomografías computadas), la situación taxonómica del género vuelve necesaria una revisión de la diagnosis genérica, así como de la especie *A. thalassonotus*. Igualmente importante para este fin y para la redescipción de la especie, es la reciente identificación de elementos pertenecientes al MOZ-PV 6145, que no habían sido identificados previamente.

*Arthropterygius* Maxwell, 2010

**Especie tipo**— *Arthropterygius chrisorum* (Russell, 1993).

**Otras especies válidas**— *Arthropterygius volgensis* (Kasansky, 1903); *Arthropterygius thalassonotus* Campos, Fernández y Herrera, 2020.

**Diagnosis enmendada**— Oftalmosáurido caracterizado por la siguiente combinación única de estados de caracteres (las autapomorfias se indican con el signo de asterisco\*): proceso supratemporal del parietal delgado (parietal desconocido en *A. chrisorum*); cuadrado con cuello no demarcado y región ventral redondeada y convexa (cuadrado desconocido en *A. chrisorum*); lamela occipital del cuadrado reducida; proceso angular del cuadrado ausente; cóndilo del cuadrado pobremente desarrollado y comprimido; procesos basipterigoideos del basiesfenoides poco desarrollados o ausentes; *plateau* dorsal del basiesfenoides ocupando una superficie igual o menor a la de la faceta para el basioccipital en vista dorsal; foramen para la carótida interna localizado sobre la superficie posterior del basiesfenoides; área extracondilar del basioccipital extremadamente reducida siendo esta no visible en vista posterior; área extracondilar anteroposteriormente más larga que la exposición del cóndilo occipital en vista lateral; facetas opistóticas del basioccipital elevadas; facetas para el opistótico y el stapes del basioccipital desplazadas en dirección anterior de forma tal que se aprecian pobremente en vista lateral; húmero con cresta deltopectoral poco desarrollada y fuertemente desplazada en dirección anterior; húmero casi tan largo como alto y con una constricción mínima de la diáfisis\*; húmero con faceta anterodistal para un elemento anterior accesorio bien desarrollada y formando una superficie triangular; tercio posterior del húmero fuertemente comprimido.

**Procedencia geográfica y edad**— Ártico (Canadá), República Komi y Tierra de Francisco José (Rusia), Svalbard (Noruega), Neuquén (Argentina). Oxfordiano–Berriasiano (Jurásico Tardío–Cretácico Temprano).

*Arthropterygius thalassonotus* Campos, Fernández y Herrera, 2020

Figuras 4.24-4.30

*Ophthalmosaurus* sp. Fernández, 2007b: 283, fig. 11.4f.

*Arthropterygius* sp. Fernández y Maxwell, 2012: 536, figs. 2-3.

**Diagnosis enmendada**— *Arthropterygius thalassonotus* puede ser diferenciado de las otras especies de *Arthropterygius* mediante la siguiente combinación de caracteres: basiesfenoides cuadrangular en vista ventral (similar a *A. volgensis*, trapezoide en *A. chrisorum*); márgenes anterior y posterior del basiesfenoides con el mismo desarrollo medio-lateral (margen anterior más ancho en *A. chrisorum* y margen posterior más ancho en *A. volgensis*); superficie ventral de la mitad posterior del basiesfenoides con una marcada protrusión ventral en la línea media (superficie ventral de la mitad posterior del basiesfenoides plana en *A. chrisorum* y *A. volgensis*); procesos basipterigoideos del basiesfenoides con extremos dirigidos anterolateralmente (procesos basipterigoideos dirigidos lateralmente en *A. chrisorum* y muy pobremente desarrollados en *A. volgensis*); basioccipital con fosa de la notocorda ubicada en la mitad dorsal del cóndilo occipital (fosa ubicada en la mitad del cóndilo en *A. chrisorum*; basioccipital desconocido en *A. volgensis*); húmero sin constricción ventral entre las facetas radial y ulnar (constricción presente en *A. chrisorum*; húmero desconocido en *A. volgensis*).

**Holotipo y único ejemplar**— **MOZ-PV 6145**, cráneo con porción anterior del rostro faltante y miembro anterior derecho.

**Localidad tipo**— Yesera del Tromen-Pampa Tril, noroeste de Neuquén, Argentina.

**Procedencia estratigráfica y edad**— Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior, Titoniano tardío.

## DESCRIPCIÓN

**Estado de preservación.** En el ejemplar MOZ-PV 6145 el cráneo conserva mayoritariamente su cara lateral derecha. Parte de los huesos del basicráneo y de la serie ótica se han desplazado y desarticulado debido al colapso de la caja craneana. A su vez, el cráneo presenta dos tipos diferentes de preservación. Los elementos del basicráneo, de la serie ótica y del paladar se preservaron de manera casi completa y sin evidencias de deformación *post mortem*. Por otro lado, la porción preservada del rostro se ha conservado como molde natural de las superficies internas de los huesos que lo componían, en el cual hay pequeñas porciones de hueso aún embebidas en la matriz sedimentaria (Fig. 4.24).

El miembro anterior derecho se ha preservado de forma incompleta y parcialmente articulado. El húmero se conservó casi íntegro y sin deformar, faltándole

únicamente una parte del proceso dorsal. De los elementos constituyentes del zeugopodio se conservaron el radio y la ulna de forma completa, aunque ambos presentan fracturas a lo largo del eje anteroposterior. De los elementos distales al zeugopodio se preservaron el radial y el intermedio, así como carpales y falanges. Cabe destacar que aunque el zeugopodio y los elementos distales a este no están en articulación estrecha, el desplazamiento *post mortem* ha sido mínimo (Fig. 4.30G-H).

### **Cráneo—**

*Premaxilar.* Únicamente se ha preservado la impresión sobre la matriz sedimentaria de la región posterior del premaxilar derecho. Sobre el lado izquierdo del rostro no se preservó ningún resto del premaxilar. Sobre el lateral derecho se aprecia en que el premaxilar formaba el margen anterior y parte del borde dorsal de la narina externa. La porción ubicada dorsalmente a la narina externa constituye el *processus supranarialis*. Este proceso es delgado y se extiende en dirección posterior hasta casi alcanzar el margen posterior del lóbulo anterior de la narina externa (Fig. 4.24A-B, E). Desafortunadamente, la región ventral del extremo posterior del premaxilar no se ha preservado y no es posible evaluar la presencia o ausencia del *processus subnarialis*.

*Maxilar.* Las impresiones de ambos maxilares, junto a pequeños fragmentos óseos, se han conservado a ambos lados del rostro, siendo la del lado derecho la mejor preservada (Fig. 4.24). En vista lateral, el maxilar se extiende anteriormente formando un proceso anterior largo que va decreciendo a medida que se acerca al extremo anterior del rostro (Fig. 4.24B, E).

A ambos lados del rostro, los márgenes dorsales de los maxilares delimitan ventralmente las narinas externas y las dividen en dos lóbulos. Dicha separación está dada por el desarrollo de un proceso dorsal ascendente el cual contacta con el proceso descendente del nasal, conformando un robusto pilar óseo. La contribución del maxilar a este pilar presenta un desarrollo dorsoventral igual al del proceso descendente del nasal (Fig. 4.24E-F).

*Nasal.* Así como en el caso de los maxilares, ambos nasales se preservan a modo de impresiones sobre la matriz sedimentaria, con pequeñas porciones de hueso aún incluidas dentro de esta.

En vista lateral, los nasales forman a ambos lados del rostro los márgenes dorsales de las narinas externas y contribuyen a su división en dos lóbulos por medio de un robusto proceso descendente que contacta con el proceso ascendente del maxilar (Fig. 4.18E-F). Sobre el lateral derecho del rostro, se aprecia que el lóbulo posterior de la narina externa es de morfología circular y presenta un largo 1,6 veces mayor que el del lóbulo anterior, que presenta una forma más ovalada y más baja (Fig. 4.24E). Sobre la cara dorsal del rostro puede apreciarse, justo a la altura de las narinas externas, que la superficie de la impresión de los nasales presenta una ligera depresión que se hace más profunda hacia la sutura internasal y que representa el *excavatio internasalis* (Fig. 4.24E).

*Parietal.* Los parietales están preservados incompletos, el parietal izquierdo se encuentra suelto y accesible para su descripción. El parietal derecho está fracturado en múltiples partes que aún permanecen dentro de la matriz sedimentaria.

Tanto en vista dorsal como ventral, el cuerpo principal del parietal presenta una forma rectangular, con un margen anterior redondeado (Fig. 4.25). Dorsalmente, sobre dicho margen, se ubica la faceta para la recepción del frontal. Esta faceta ocupa una mayor superficie de la región anterior del parietal en su porción más medial y desaparece hacia el lateral izquierdo (Fig. 4.25A). El margen lateral del parietal es cóncavo y forma el margen lateral de la fenestra temporal superior (Fig. 4.25A). Posteriormente al cuerpo principal del parietal se desarrolla el proceso supratemporal del parietal, el cual presenta un ancho de aproximadamente la mitad del ancho del cuerpo principal (Fig. 4.25). Este proceso se orienta de forma oblicua con respecto al cuerpo principal del parietal y sobre este articula la rama medial del supratemporal. En el margen medial, el parietal es más alto en la región anterior y la altura va decreciendo en sentido posterior (Fig. 4.25A). No hay signos que indiquen la presencia de una cresta sagital. La superficie ventral del cuerpo principal del parietal es completamente lisa a excepción de la porción más anterior. Sobre esta superficie hay una depresión poco profunda, la cual es interpretada como la impresión del hemisferio cerebral izquierdo (Fig. 4.25B).

*Supratemporal.* El supratemporal derecho está preservado casi completo, aunque presenta cierto grado de compresión mediolateral. Este presenta sus tres ramas bien desarrolladas y se encuentra formando la esquina posterior y el margen lateral de la fenestra temporal superior derecha. En vista ventral el supratemporal tiene forma de “V”, con la rama anterior orientada anterolateralmente (Fig. 4.26A) y siendo esta más del doble de larga que la rama medial que se orienta anteromedialmente. La rama ventral de

supratemporal es la más robusta de las tres y, sobre la superficie medial de la misma, aparece una depresión profunda que marca el sitio de articulación con el proceso paraoccipital del opistótico (Fig. 4.26B). Medialmente a la rama ventral, no hay signos de la presencia de un proceso estapedial. Por otro lado, en esta región, la rama ventral desarrolla dos lamelas de orientación anteroposterior que rodeaban la porción dorsal del cuadrado *in vivo* (Fig. 4.26A).

*Placas escleróticas.* Sólo tres placas escleróticas se encuentran aún articuladas y relativamente completas. Estas, si bien aún articuladas, se han desplazado dorsalmente luego de la muerte del individuo. Las placas escleróticas presentan la morfología de una hoja obovada, con un margen interno (margen de la córnea) crenulado y menos desarrollado que el externo (Fig. 4.26C). Sobre la superficie lateral, todas las placas presentan una serie de finas estriaciones dispuestas de forma radial.

*Pterigoides.* Ambos pterigoides se preservan de forma tridimensional y, en ambos casos, la región anterior no se ha conservado, incluyendo la mayor parte de las ramas palatales. En vista ventral, la región preservada de la rama palatal presenta márgenes rectos y la superficie es levemente cóncava, marcando un sitio de inserción muscular (Moon y Kirton 2016) (Fig. 4.26D). Posteriormente a la rama palatal, aparece la rama cuadrada a partir de la cual se desarrollan lateral y medialmente las lamellas lateral y ventromedial, siendo esta última la de mayor tamaño. En vista posterior se aprecian las tres lamellas (lateral, ventromedial y dorsal) las cuales le dan al pterigoides forma trirradiada (Fig. 4.26E). También se aprecia que posteriormente la lamella ventromedial y dorsal son continuas y forman un proceso ahorquillado sobre el límite posterior del pterigoides (Fig. 4.26E).

*Cuadrado.* El cuadrado derecho se preserva casi de forma completa, y únicamente carece de una porción de la lamela occipital. En vista posteromedial, el cuadrado presenta forma de “L” y es más alto que largo. La lamella pterigoidea tiene una superficie rugosa y a la altura media de la misma se ubica una depresión circular que marca el sitio de articulación del stapes (Fig. 4.26F). Ventralmente a esta faceta, se localiza un pequeño tubérculo que marca el sitio de anclaje ligamentoso para el pterigoides. En vista lateral, en la región ventral del cuadrado, se ubica el cóndilo articular. El mismo es comprimido y está conformado por dos tubérculos redondeados (Fig. 4.26G). El tubérculo externo o lateral articula dorsalmente con el surangular mientras que el tubérculo interno o medial hace lo respectivo con el articular. Ambos tubérculos presentan un desarrollo similar.

Anteriormente al cóndilo articular, el cuerpo del cuadrado presenta una constricción dorsoventral que define el “cuello del cuadrado”.

*Parabasiesfenoides.* El complejo parabasiesfenoides se preservó con sus superficies ventral y posterior expuestas (Figs. 4.27A-B, 4.28A). En vista ventral, se aprecia que la fusión entre el paraesfenoides y el basiesfenoides es completa, sin signos de suturas visibles (Fig. 4.27A). La ausencia de sutura entre el paraesfenoides y el basiesfenoides se confirma también en la exploración mediante tomografías (Fig. 4.28). El paraesfenoides sólo preserva la porción más posterior, apenas sobrepasando anteriormente el cuerpo del basiesfenoides. La porción conservada presenta una morfología basiliforme y en corte transversal presenta una silueta redondeada. Por su parte, el basiesfenoides es cuadrangular, con sus márgenes anterior y posterior con anchos equivalentes. En el centro de la superficie ventral se ubica una depresión circular, la cual se posiciona justo por detrás del paraesfenoides (Fig. 4.27A).

La región medial del basiesfenoides protruye ventralmente a lo largo de la línea media, dando un aspecto de “techo a dos aguas/pagoda” a este elemento (Fig. 4.27A). A ambos lados de la línea media, en la mitad posterior de la superficie ventral, aparecen las facetas para la recepción de las lamellas ventromediales de la rama cuadrada de los pterigoides. En la región anterior del basiesfenoides se desarrollan los procesos basipterigoideos. Los mismos son de pequeño tamaño y apenas sobrepasan los laterales del basiesfenoides, contribuyendo a la forma cuadrada de este elemento. Estos procesos se orientan a 40° con respecto a la línea media del basiesfenoides, presentan una base ancha y terminan en puntas romas (Fig. 4.27A). Justo por detrás de estos, se ubica una depresión leve a cada lado del basiesfenoides, las cuales representan el pasaje para la rama palatina del nervio facial (VII) (Fig. 4.27A). La región posterior del basiesfenoides es pentagonal, con el margen ventral más ancho que el dorsal (Fig. 4.27B). En el centro de la superficie se ubica el foramen para la arteria carótida interna, el cual está formado por un canal circular que se adentra en el hueso. Aunque el recorrido exacto de la carótida interna no pudo ser reconstruido, se aprecia que la salida de esta arteria se da en el margen anterior del basiesfenoides, probablemente justo por encima del paraesfenoides (Fig. 4.28B-C). Por encima de este foramen, se ubican las facetas para el basioccipital, las cuales son rectangulares y están separadas por medio de un surco vertical (Fig. 4.27B).

*Proótico.* El proótico izquierdo está completo, con la superficie posterior expuesta (Fig. 4.27C). En vista posterior, el proótico tiene forma subhexagonal y en el centro se

ubican las impresiones de los canales horizontal y vertical de la cápsula ótica, presentando forma de “V” (Fig. 4.27C). El surco que representa el canal vertical se va estrechando hacia el margen dorsal del proótico. Lateralmente a este surco se desarrolla un pequeño proceso en forma de punta, que marca el sitio de inserción del *musculus adductor mandibulae externus*. En la región cercana a la confluencia de ambos canales, sobre el surco que representa el canal horizontal, hay una pequeña depresión oval que representa la impresión del sáculo.

*Opistótico*. El opistótico derecho se preserva con las superficies posterior y medial expuestas (Fig. 4.27D).

En vista posterior, el opistótico tiene forma de “mortero” con una porción medial masiva y bien desarrollada a partir de la cual surge lateralmente un corto y robusto proceso paraoccipital. Sobre la región medial se desarrollan las facetas para el basioccipital y el stapes, las cuales forman un ángulo recto entre ellas y están separadas por una cresta baja orientada longitudinalmente. La faceta de posición más ventral es la faceta para el stapes y presenta forma triangular, mientras que la faceta del basioccipital es rectangular y de mayor superficie que la primera.

*Supraoccipital*. Únicamente se preserva la mitad derecha del supraoccipital. La morfología general de este elemento es la de un arco dorsalmente curvo o de letra omega, en vistas anterior y posterior (Fig. 4.29A-B). Anteriormente, la superficie del hueso presenta un surco poco profundo que se orienta anteroposteriormente y se ubica sobre la línea media (Fig. 4.29A). En vista lateral, el supraoccipital presenta un foramen circular en la superficie, que se ubica en la mitad ventral del hueso, y que es visible tanto en la cara lateral como en la medial. Dicho foramen representa el pasaje para la vena *capitis dorsalis* (*sensu* Kirton 1983; Moon y Kirton 2016). Posteriormente, los procesos exoccipitales del supraoccipital se encuentran bien desarrollados y dispuestos de forma paralela (Fig. 4.29B). El grado de desarrollo de estos procesos permite observar que la contribución del supraoccipital a los márgenes laterales del *foramen magnum* es igual o mayor que la contribución de los exoccipitales. Sobre la superficie ventral de los procesos exoccipitales están las facetas de articulación para los exoccipitales, las cuales tienen una forma triangular. Sobre la superficie anterolateral, están las impresiones de la cápsula ótica, las cuales tienen una forma triangular (Fig. 4.29C-D). En el margen medial de esta impresión se ubican dos forámenes diminutos, cuyo origen/función es desconocida, y su presencia es desconocida en el resto de los Ophthalmosauridae (Fig. 4.29D).

*Exoccipital.* Solamente se preserva el exoccipital derecho, el cual se encuentra desplazado hacia la región de la fenestra temporal superior derecha (Fig. 4.24C-D). Tanto en vista lateral como medial, el exoccipital presenta una base anteroposteriormente más larga que la región dorsal, debido a la presencia de un pequeño proceso que se ubica anteriormente en la base del hueso (Fig. 4.29E). No pueden precisarse más detalles anatómicos sobre este elemento dado que la mayor parte de las estructuras reconocibles y típicas del exoccipital en los ofthalmosáuridos constan de forámenes, los cuales se encuentran colapsados o bien rellenos por matriz sedimentaria. La exploración vía tomografías computadas tampoco revela detalles sobre las estructuras mencionadas.

*Basioccipital.* El basioccipital se preserva de forma casi completa, careciendo únicamente de parte de la superficie anterior y anterodorsal. Este es un elemento masivo y de morfología aproximadamente esférica.

En vista lateral, el área extracondilar está representada por un surco poco profundo, continuo a lo largo de toda la superficie lateral y ventral del hueso (Fig. 4.29F). Dicho surco separa las facetas para el opistótico y el stapes del cóndilo occipital. Estas facetas se encuentran desplazadas en dirección anterior y son poco visibles lateralmente (Fig. 4.29F). La faceta estapedial presenta un mayor desarrollo dorsoventral que la faceta del opistótico, siendo más del doble de alta que esta última. Por encima de la faceta para el opistótico se ubica el piso del *foramen magnum*, el cual en vista lateral es plano y no presenta elevaciones. Dorsalmente, el piso del *foramen magnum* tiene forma de canal o surco simple y recto, que es más estrecho en el margen anterior que en el posterior. El mismo está flanqueado por los bordes mediales de las facetas para los exoccipitales, las cuales tienen una morfología ovalada (Fig. 4.29G). En vista posterior la característica más distintiva del basioccipital está dada por la extrema reducción del área extracondilar, la cual no se puede observar en dicha vista. De esta forma, la totalidad de la superficie posterior del basioccipital está ocupada por el cóndilo occipital (Fig. 4.29H). El cóndilo es aproximadamente circular (relación alto/ancho= 0,9) y presenta sobre su mitad dorsal una depresión diminuta, que representa el pasaje de la notocorda (Fig. 4.29H).

*Stapes.* Únicamente se ha preservado la superficie dorsal del stapes derecho (Fig. 4.29I). De forma similar al opistótico, el stapes presenta una región medial bien desarrollada y masiva a partir de la cual se desarrolla ventrolateralmente un proceso articular. En el caso del stapes, este proceso es más bien recto y delgado, y articula sobre la cara medial del cuadrado. La porción medial del stapes presenta una faceta bipartita

sobre su superficie dorsal, la cual corresponde a la faceta para el opistótico (Fig. 4.29I). Ambas porciones de la faceta para el opistótico presentan una morfología rectangular, aunque la de posición más anterior se encuentra menos desarrollada en sentido anteroposterior.

### **Mandíbula—**

*Esplénial.* Los espléniales están representados únicamente por impresiones sobre la matriz y una pequeña porción de hueso del lado izquierdo de la mandíbula (Fig. 4.24A-E). En vista lateral el alto de estos elementos es máximo a la altura de la región suborbital, siendo el doble que en el extremo posterior de la sínfisis mandibular.

### **Miembro anterior—**

*Húmero.* El húmero derecho se encuentra preservado de forma tridimensional y carece únicamente de la porción proximal del proceso dorsal. El húmero es un elemento de gran tamaño y dorsoventralmente aplanado. En vista proximal, presenta una forma subrectangular, ensanchándose hacia su margen anterior, producto del desplazamiento anterior de la cresta deltopectoral (Fig. 4.30A). El margen distal levemente más largo que el proximal. La superficie dorsal es irregular, y presenta una textura lisa. La región más distal del proceso dorsal sobrepasa la mitad proximal del húmero (Fig. 4.30B). En vista ventral, la cresta deltopectoral está desplazada sobre el margen anteroproximal del húmero y su extensión distal no sobrepasa la mitad proximal del mismo (Fig. 4.30C). En vista anterior, esta cresta aparece pobremente desarrollada ventralmente (Fig. 4.30E). En vista posterior, se observa que el tercio posterior de la diáfisis presenta una fuerte compresión dorsoventral, resultando en un margen posterior tabular o en forma de “placa” delgada (Fig. 4.30F). Distalmente, el húmero presenta tres facetas articulares bien desarrolladas: una anterior para el elemento anterior accesorio, una media para el radio y una posterior para la ulna (Fig. 4.30D). La faceta para el elemento anterior accesorio es la más pequeña de las tres y presenta una forma triangular. Se encuentra separada de la faceta radial por medio de una cresta baja que se desarrolla en dirección dorsoventral. La faceta radial tiene forma cuadrada y es la más alta de las tres. El margen posterior está delimitado por una cresta que la separa de la faceta ulnar. La faceta ulnar es la más larga de las tres, tiene forma triangular con el margen posterior terminado en punta. En vista ventral, la faceta ulnar aparece deflectada proximalmente a 40° respecto de la superficie de la faceta radial.

*Zeugopodio*. Sólo se preservan el radio y la ulna del miembro derecho (Fig. 4.30G-H). Ambos son elementos discoidales y de márgenes redondeados. En vista proximal, el margen anterior del radio está comprimido dorsoventralmente, mientras que en la ulna es el margen posterior el que presenta esa compresión.

*Carpales*. Los únicos carpales proximales preservados son el radial y el intermedio derechos. El radial está incompleto, carece de su región anterior, sin embargo se observa que es más largo que ancho (Fig. 4.30G). El intermedio es tan largo como ancho, con los márgenes anterior y posterior redondeados. El margen proximal forma una punta roma que encaja entre el radio y la ulna, el margen distal es recto. Un único elemento, ovalado y más largo que ancho, está preservado inmediatamente distal al intermedio. Dada su posición distal y levemente anterior al intermedio, es probable que este elemento sea el carpal distal 3 (Fig. 4.30G).

## DISCUSIÓN

En una reciente contribución Zverkov y Prilepskaya (2019) propusieron la sinonimia de *Palvennia*, *Janusaurus* y *Keilhauia* con *Arthropterygius*. La propuesta filogenética allí presentada (Zverkov y Prilepskaya 2019: fig. 19) indica que estos taxones forman un clado monofilético, el “clado *Arthropterygius*”. De acuerdo con la diagnosis enmendada de *Arthropterygius* brindada por estos autores, se mencionan ocho autapomorfias:

- “*jugal fuertemente arqueado ventralmente*”.
- “*cuadrado grácil con un cóndilo pobremente desarrollado*”.
- “*facetras del basioccipital para el opistótico y el stapes desplazadas anteriormente y pobremente visibles en vista lateral*”.
- “*faceta del basiesfenoides para el basioccipital con la superficie orientada posterodorsalmente, ocupando un área igual o incluso mayor que la que ocupa el ‘dorsal plateau’*”.
- “*foramen para la arteria carótida interna del basiesfenoides localizado posteriormente*”.
- “*clavículas anchas y extremadamente robustas*”.
- “*protuberancia en medio del tallo medial de la interclavícula*”.

- “ángulo pronunciado (entre 90° y 100°) entre los coracoides articulados”.

Uno de los aspectos problemáticos con estos caracteres es que varios de ellos no pueden ser observados (porque no se preservaron o porque están mal preservados) en todos los ejemplares que estos autores sinonimizaron con *Arthropterygius* (PMO 222.654, holotipo y único ejemplar conocido de *Janusaurus lundii*; SVB 1451 y PMO.222.669, holotipo y ejemplar referido de *Palvennia hoybergeti*; PMO 222.655 y PMO 222.667, holotipo de *Keilhauia nui* y espécimen referido como *Keilhauia* sp.) (Delsett *et al.*, 2019). Además, es importante señalar que estos caracteres también son, en algunos casos, problemáticos de identificar en los ejemplares que Zverkov y Prilepskaya (2019) refieren a *A. chrisorum* (CCMGE 3-16/13328 y CCMGE 17-44/13328) y que son empleados para soportar autapomorfias del género. Un ejemplo de esto es el caso del cuadrado, el cual, según Zverkov y Prilepskaya (2019), está caracterizado por ser grácil y tener un cóndilo articular pobremente desarrollado en *Arthropterygius*. Esta autapomorfia no puede confirmarse en los ejemplares citados, dado que en ambos casos la región del cóndilo articular está completamente comprimida y deformada (Zverkov y Prilepskaya 2019: 24). A su vez, este carácter fue malinterpretado en el ejemplar PMO 222.669, en el cual se puede observar un alto grado de desarrollo del cóndilo articular del cuadrado (ver Delsett *et al.*, 2018: fig. 9H-I). Finalmente, cabe destacar que la presencia de estas características en el cuadrado es muy difícil, sino imposible, de corroborar en los demás ejemplares que señalan Zverkov y Prilepskaya (2019) como referibles a *Arthropterygius* y que preservan el cuadrado: PMO 222.654 (cuadrados inaccesibles en el material); SVB 1451 (cuadrados inaccesibles o con la región del cóndilo articular severamente deformada). El único ejemplar donde dicha característica es posible evaluar es en el holotipo y único ejemplar de *Arthropterygius volgensis* (ver Zverkov y Prilepskaya 2019: fig. 16N, O).

En una siguiente publicación, Zverkov y Jacobs (2021) realizaron una revisión del género *Nannopterygius*, encontrando varias semejanzas entre este taxón y *Arthropterygius*. Este hecho se refleja también en la propuesta filogenética que dichos autores presentaron, en la cual recuperan a *Nannopterygius* y *Arthropterygius* como taxones hermanos (Zverkov y Jacobs 2021: fig. 23). Allí, los autores señalan que la comparación con *Nannopterygius* revela que la única sinapomorfia<sup>1</sup> no ambigua de

---

<sup>1</sup> Zverkov y Jacobs (2021) emplearon la expresión (sic): ‘*The Arthropterygius clade is now supported by only four autapomorphies, only one of which is unambiguous (...)*’.

*Arthropterygius* está dada por el pronunciado ángulo que se forma entre los coracoides cuando estos se encuentran articulados, no obstante esta característica sólo está presente en *Janusaurus lundi* y *A. volgensis*.

Por lo anteriormente expuesto se considera que *A. volgensis* debe ser referido con dudas como perteneciente al género, dada la falta de material diagnóstico más allá del basiesfenoides. En el caso de las sinonimias de *Janusaurus lundi* y *Palvennia hoybergeti* con *Arthropterygius* la falta de material debidamente preservado que permita comparar sin ambigüedad las características entre estos taxones, no hace posible aceptar la propuesta de Zverkov y Prilepskaya (2019). Más aún, entre los argumentos problemáticos brindados por estos últimos autores, tal vez el mayor problema sea que muchas diferencias morfológicas entre los ejemplares asignados al mismo taxón son probablemente atribuibles a variación ontogenética.

Finalmente, el alto grado de solapamiento y similitud morfológica compartida entre *A. chrisorum*, *A. thalassonotus* y *Keilhauia*, sugieren que *Keilhauia* es sinónimo de *Arthropterygius*. Sin embargo, las diferencias a nivel del basiesfenoides, cómo lo es la ausencia total de procesos basipterigoideos en *Keilhauia* (Delsett *et al.*, 2019), indican que este representa una especie diferente de *A. chrisorum* y *A. thalassonotus*.

#### **4.3.3. *Sumpalla argentina***

##### *Breve reseña histórica*

El holotipo (MOZ-PV 5788) y único ejemplar conocido de *Sumpalla argentina* fue recuperado de las calizas litográficas del Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta.

Este ejemplar fue brevemente descrito por primera vez y referido como *Aegirosaurus* sp. por Gasparini *et al.* (2015). La asignación del espécimen MOZ-PV 5788 a *Aegirosaurus* se realizó sobre la base de características tales como un rostro grácil y elongado, dientes delgados dispuestos de forma “empaquetada” y un intermedio separando el radio y la ulna, las cuales son consistentes con *Aegirosaurus* (Gasparini *et al.*, 2015).

Más recientemente, el autor de esta tesis y colaboradores (Campos *et al.*, 2021b) describieron en detalle el ejemplar MOZ-PV 5788 y concluyeron que este representaba

un nuevo género y especie, contando con numerosas autapomorfias (Campos *et al.*, 2021b).

*Sumpalla* Campos, Fernández, Herrera y Garrido 2021

*Aegirosaurus* sp. Gasparini *et al.*, 2015, 8, fig. 4.

**Especie tipo por monotipia**— *Sumpalla argentina* Campos, Fernández, Herrera y Garrido, 2021b.

**Diagnosis**—igual a la de la especie tipo y única conocida.

*Sumpalla argentina* Campos, Fernández, Herrera y Garrido, 2021b.

Figuras 4.31-4.35

**Diagnosis enmendada**—Oftalmosáurido caracterizado por la siguiente combinación única de estados de caracteres (las autapomorfias se indican con el signo de asterisco\*): ausencia de contacto entre nasales y postfrontales\*; proceso supratemporal de los parietales anteroposteriormente más largos que el cuerpo principal de los parietales\*; escamoso de forma triangular; extenso desarrollo lateral del margen anterior del basiesfenoides (relación ancho/largo= 1,8, excediendo la de cualquier otro oftalmosáurido conocido)\*; procesos basipterigoideos del basiesfenoides bien desarrollados lateralmente dando al basiesfenoides forma de trapecio isósceles/pentágono en vista ventral/dorsal; foramen para el pasaje de la arteria carótida interna localizado sobre el tercio posterior de la superficie ventral del basiesfenoides; barra transversal de la interclavícula muy delgada, de mayor tamaño que el tallo medial y con extremos aciculares\*; protuberancia ventral en la interclavícula presente; patrón único de articulación del zeugopodio en el cual radio y ulna se encuentran separados y rotados, apenas contactando en su región proximal, y con intermedio con forma subhexagonal ubicado entre radio y ulna\*; pisiforme presente; intermedio articulando distalmente con los carpales 3 y 4; barra isquiopúbica no fusionada distalmente, con la porción púbica más corta que la isquiática\*; presencia de una faceta anterodistal en el fémur anterior a la faceta tibial para la articulación de un elemento anterior accesorio.

**Holotipo y único ejemplar**—MOZ-PV 5788, esqueleto casi completo incluyendo el cráneo expuesto dorsalmente, mandíbula incompleta, dientes, columna vertebral parcialmente completa con costillas asociadas, elementos de la cintura escapular y pélvica, elementos de los miembros anteriores y fémur izquierdo.

**Localidad tipo**—Cantera “El Ministerio”, Los Catutos, departamento de Zapala, Neuquén, Argentina.

**Procedencia estratigráfica y edad**—Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Miembro Los Catutos, Jurásico Superior, Titoniano temprano tardío–Titoniano tardío temprano, biozona de *Aulacosphinctes proximus* y *Windhausenicerias internispinosum* (Scasso y Concheyro 1999).

## DESCRIPCIÓN

**Estado de preservación.** El ejemplar MOZ-PV 5788 está preservado en siete lajas, que contienen la mayor parte del esqueleto y varias contralajas con impresiones de algunas estructuras (Figs. 4.31-4.32). El rostro está preservado en tres dimensiones. Una de las lajas contiene el techo craneano, la región anterior de la columna vertebral, la cintura escapular y elementos de los miembros anteriores (Figs. 4.31, 4.33). Esta laja muestra diferentes grados de articulación entre los elementos que contiene: el techo del cráneo está casi enteramente articulado, a excepción de la región de la fenestra temporal superior derecha. De forma similar, los elementos del miembro derecho están completamente articulados y sólo está levemente desplazado el elemento anterior accesorio. La columna vertebral presenta pocos centros faltantes y en esta laja se preservó con la superficie dorsolateral expuesta. Los arcos neurales están levemente desplazados de sus respectivos centros. Los elementos de la cintura escapular son aquellos que presentan mayor grado de desarticulación, aunque la interclavícula y una porción del coracoides derecho se han preservado juntos y la clavícula derecha se ha desplazado levemente de la interclavícula. La contralaja correspondiente a la anteriormente mencionada, muestra varias porciones pequeñas de huesos, el contorno del techo craneano, y además conserva perfectamente definidos los límites de las fenestras temporales y de la porción supraoccipital del *foramen magnum*. Dichas estructuras sólo pueden apreciarse cuando este material es sometido a exposición UV (Fig. 4.32).

Las lajas restantes que preservan el resto de la columna vertebral, las costillas, la cintura pélvica y el fémur izquierdo, muestran una mayor variabilidad en la preservación, con zonas en las cuales los centros vertebrales aún están en contacto con sus correspondientes costillas, hasta zonas donde los mismos no contactan con ningún otro elemento y presentan únicamente la superficie anterior/posterior expuesta (Fig. 4.31)

**Cráneo**—

*Premaxilar.* Ambos premaxilares se preservaron en su posición anatómica y casi completos, faltando sólo la porción más posterior (Fig. 4.33). Sobre la región anterior, en vista lateral, la *fossa praemaxillaris* aparece como un surco poco profundo y continuo, que desaparece anteriormente antes de alcanzar el extremo de los premaxilares. Posteriormente, este surco se vuelve discontinuo y crece dorsoventralmente hasta desaparecer luego de sobrepasar el margen anterior de los nasales. También en vista lateral, cerca de los bordes ventrales de los premaxilares, aparecen una serie de forámenes nutricios de forma ovoide (Fig. 4.33B).

El premaxilar forma el margen ventral y parte del margen anterior de la narina externa, preservada sobre el lado izquierdo del rostro. El premaxilar carece del *processus supranarialis* en tanto que, por falta de preservación, la extensión del *processus subnarialis* no puede confirmarse (Fig. 4.33A,C).

*Nasal.* Ambos nasales están preservados casi completos y articulados. En vista dorsal son triangulares, con el ápice dirigido en dirección anterior y alargados anteroposteriormente, superando anteriormente la mitad posterior del rostro prenarial (Fig. 4.33). La sutura internasal está poco definida, aunque se puede apreciar que forma una línea recta orientada anteroposteriormente. Los nasales forman una sutil depresión ubicada dorsal y medialmente con respecto a las narinas externas, que representa el *excavatio internasalis*. Los márgenes de esta estructura están poco definidos y la superficie de la depresión es lisa. Justo por detrás del *excavatio internasalis*, los nasales se expanden lateralmente y contactan con los prefrontales en tanto que posteriormente contactan con los frontales formando una sutura interdigitada (Fig. 4.33A,C). Los nasales no contactan con los postfrontales, característica única de *Sumpalla* entre los oftalmosáuridos, y que está presente en algunos taxones del Jurásico Temprano (Maxwell y Cortés 2020; Campos *et al.*, 2021b). Los nasales forman el margen dorsal de la narina externa y presentan un robusto proceso descendente que protruye dentro de la abertura de la narina. Debido a la falta de preservación se desconoce si este proceso alcanzaba a dividir completamente la narina externa o no.

*Prefrontal.* Los frontales están aplastados dorsoventralmente, de forma tal que la superficie lateral ha quedado expuesta junto a la superficie dorsal. Estos elementos se encuentran en su posición anatómica. La superficie lateral forma el margen anterodorsal de la órbita y está ensanchada anteriormente. La superficie dorsal contacta medialmente

con los nasales y posteriormente con los frontales y postfrontales, de forma tal que el contacto entre nasales y postfrontales se ve impedido (Fig. 4.33A,C).

*Frontal.* Los frontales están preservados en posición anatómica y expuestos en vista dorsal, son aproximadamente cuadrangulares, con el margen anterior levemente más ancho que el posterior. La sutura de los márgenes anteriores con los nasales es interdigitada. Medialmente, los márgenes anteriores de los frontales convergen y forman un receso en forma de “V” orientado en dirección posterior, que probablemente representa la porción posterior del foramen internasal. La contribución de los frontales a las fenestras temporales es mínima, ya que parietales y postfrontales están apenas separados por el proceso temporal de los frontales (Fig. 4.33A,C).

*Parietal.* Los parietales se preservan completos, expuestos dorsalmente y no presentan signos de deformación (Fig. 4.33A,C). La superficie del cuerpo principal anterior es lisa y plana, volviéndose levemente estriada a medida que se desarrollan los procesos supratemporales posteriormente. Los márgenes anteriores son levemente cóncavos anteriormente y forman una sutura interdigitada con los frontales. En la región media de esta sutura se encuentra el foramen parietal, el cual tiene una forma romboidal (Fig. 4.33A,C). Anterolateralmente, los parietales contactan con los postfrontales. La región posterior de los parietales está conformada por los procesos supratemporales, de los cuales sólo el derecho se preserva completo. Estos procesos son robustos y se disponen de forma oblicua con respecto al plano sagital del cráneo, para la recepción de los supratemporales (Fig. 4.33A,C). La extensión anteroposterior de los mismos supera a la del cuerpo principal de los parietales, una característica única entre los ofthalmosáuridos.

*Postfrontal.* Ambos postfrontales están parcialmente preservados y no presentan signos de deformación. Son cortos, con el margen anterior ancho y con forma de abanico. Forman la mitad anterior del margen lateral de las fenestras temporales y están recurvados en dirección medial (Fig. 4.33A,C).

*Escamoso.* El escamoso derecho está preservado completo y expuesto en vista lateral (Fig. 4.33A,C). Tiene forma triangular, con márgenes rectos, y se encuentra más desarrollado anteroposteriormente que dorsoventralmente.

*Postorbital.* Únicamente se ha preservado el postorbital izquierdo, aunque parte de la región dorsal está cubierta por el supratemporal (Fig. 4.33A,C). En vista lateral el postorbital tiene forma de medialuna y es anteroposteriormente corto (Fig. 4.33A,C). El

margen ventral es recto, aunque presenta unas delicadas ondulaciones. Posteriormente, sobre el margen ventral, el postorbital desarrolla un pequeño proceso orientado posteroventralmente. La parte más anterior de la región dorsal del postorbital está expuesta en vista lateral y forma un corto y fino proceso anterior para la recepción del postfrontal. Ventralmente el postorbital articula con el yugal mediante un proceso levemente más elongado que el proceso dorsal y forman el margen posterior de la órbita (Fig. 4.33A,C).

*Yugal.* Sólo el yugal izquierdo está parcialmente preservado (Fig. 4.33A,C). En vista lateral la barra suborbital del yugal es recta y extremadamente grácil, presentando un alto máximo de 5,5 mm. Sobre la porción anterior de la superficie dorsal, una cresta baja se prolonga posteriormente y representa el sitio de articulación para el lagrimal (Fig. 4.33A,C). El proceso ascendente del yugal está cubierto lateralmente, en casi toda su extensión, por el postorbital. Una pequeña porción del yugal sobresale por detrás del postorbital, la cual es identificada como la faceta de articulación para el cuadrado yugal (Fig. 4.33A,C).

*Basiesfenoides.* La región ventral del basiesfenoides está parcialmente expuesta, parte de la misma está cubierta por el supratemporal izquierdo (Fig. 4.4.33A,C). El basiesfenoides tiene forma trapezoidal, con el margen anterior ensanchado lateralmente, márgenes laterales orientados posteromedialmente y el margen posterior más estrecho que el anterior. La relación entre el ancho del margen anterior y la longitud total del basiesfenoides, es la más alta conocida para los oftalmosáuridos (1,8 en *Sumpalla*, mientras que en otros oftalmosáuridos dicha relación oscila entre 1,7 y 1,2; Zverkov y Efimov 2019; Campos *et al.*, 2021b). Sobre el margen anterior se desarrollan los procesos basipterigoideos, orientados lateralmente y con una base ancha, escasamente diferenciada del resto del cuerpo del hueso. Estos procesos tienen forma cónica, con los extremos terminados en punta redondeada. El tercio posterior de la superficie ventral del basiesfenoides presenta el foramen para la arteria carótida interna, el cual se localiza sobre la línea media del hueso (Fig. 4.33A,C).

*Supraoccipital.* El supraoccipital está expuesto en vista posterior y, anteriormente, se encuentra parcialmente cubierto por los parietales (Fig. 4.33A,C). El aspecto general de este elemento es el de un arco con una porción dorsal redondeada y con los laterales formados por dos procesos exoccipitales bien desarrollados y paralelos. Estas estructuras definen la porción dorsal del *foramen magnum*, el cual presenta una leve constricción a

la altura de los extremos ventrales de los procesos exoccipitales y una porción dorsal redondeada (Figs. 4.32-4.33A,C). Sobre la superficie posterolateral del proceso exoccipital izquierdo se preserva un pequeño foramen que servía como pasaje de la vena *capitis dorsalis* (Kirton 1983; Moon y Kirton 2016).

*Stapes*. El stapes derecho carece de su extremo lateral y se preservó con la superficie posterior expuesta (Fig. 4.33A,C). El extremo medial del hueso forma una estructura masiva (cabeza) y un eje o porción lateral relativamente delgada (Fig. 4.33A,C), siendo esta la forma típica del stapes en los oftalmosáuridos (e.g. Fischer *et al.*, 2012; Moon y Kirton 2016). Sobre la cabeza aparecen las facetas de articulación para el basioccipital en posición medial y para el opistótico en posición mediodorsal. La primera de estas facetas es la que presenta mayor extensión en vista posterior. El eje del hueso, aunque incompleto, permite ver que este era grácil y recto.

### **Mandíbula—**

*Dentario*. Solamente está preservada parte de la porción medial del dentario izquierdo expuesto en vista lateral (Fig. 4.33). Lateralmente, el dentario presenta un surco profundo, la *fossa dentalis*, que crece en altura en dirección posterior y corre a lo largo de toda la porción preservada. El surco alveolar, con un ancho máximo de 20 mm, contiene contiene varios dientes parcialmente preservados (Fig. 4.33B).

*Surangular*. Como en el caso del angular, sólo la porción posterior del surangular está preservada, con parte de la superficie lateral expuesta y con la región más ventral cubierta por el angular (Fig. 4.33A,C). Este elemento forma, junto al angular, el proceso retroarticular de la mandíbula. Sobre la mitad ventral de la superficie lateral, el surangular presenta un surco poco profundo, que representa la faceta de articulación para el angular. Dada esta localización, es posible inferir que la mayor parte de la pared lateral del proceso retroarticular estaba constituida por el angular.

*Angular*. Únicamente la porción posterior del angular derecho está preservada con la superficie lateral expuesta (Fig. 4.33A,C). Este elemento está mediolateralmente comprimido y presenta un borde posterior cóncavo y crenado. Dado lo incompleto de este elemento, no es posible dar más detalles sobre el mismo.

### **Columna vertebral y costillas—**

*Columna vertebral.* Se identificaron 68 centros vertebrales (Fig. 4.31). El estado de preservación de los mismos varía a lo largo de la columna vertebral, con regiones con centros perfectamente preservados y articulados, y regiones faltantes o con centros vertebrales aislados y erodados. Debido a que no se puede tener seguridad del número total de centros faltantes en la región anterior de la columna (incluyendo atlas-axis), los números dados a cada vértebra reflejan su posición con respecto al extremo anterior de la columna y no indican la posición anatómica real. Los primeros cinco centros están pobremente preservados, con la superficie dorsolateral expuesta y aplastada (Fig. 4.31). Sobre el lado derecho de estos centros hay fragmentos de arcos neurales, yaciendo por encima del coracoides izquierdo. Los siguientes seis centros vertebrales están preservados articulados y expuestos en vista lateral y anterior. A diferencia de los más anteriores, estos centros preservan articulados los arcos neurales, varios de los cuales conservan las espinas neurales completas. Los últimos tres centros de esta serie están rotados, dejando expuesta la superficie anterior y lateralmente en articulación con las costillas derechas. A partir del centro número x21 las diapófisis y facetas para los arcos neurales están separadas, por lo cual se infiere que esta vértebra marca la transición en la columna desde la región cervical a la dorsal. Posterior a esta vértebra, la mayor parte de los centros preservados están desarticulados y desplazados de su posición anatómica. Dadas las características de preservación no es posible identificar la región sacra de la columna. Los últimos x34 centros vertebrales permanecen articulados y corresponden a la región caudal de la columna. Con base en la presencia de sinapófisis en los laterales de las 22 vértebras más anteriores de esta serie, estas son identificadas como centros caudales anteriores. Las restantes vértebras de la serie son identificadas como postflexurales, a juzgar por el marcado decrecimiento en el alto de estos elementos y la ausencia de sinapófisis.

*Costillas.* Varias costillas torácicas y fragmentos de las mismas se preservaron en casi todas las lajas y contralajas, aunque ninguna está completa (Figs. 4.31-32). Las costillas mejor preservadas son bicípitas, con el tubérculo y el capítulo con márgenes proximales aplanados. El tubérculo está levemente inclinado dorsalmente, mientras que el capítulo, que es más prominente, se encuentra alineado con el eje proximal de la costilla.

### **Cintura escapular—**

*Clavícula.* La clavícula derecha está parcialmente preservada, con la superficie anterior expuesta y yaciendo sobre el extremo derecho de la barra transversal de la

interclavícula (Figs. 4.31, 4.34A-B). El margen medial de la clavícula es alto y presenta una serie de proyecciones mediales para la articulación con su contralateral izquierda (Fig. 4.34A-B). A medida que se desarrolla lateralmente, la clavícula se torna gradualmente más baja y delgada, con el margen dorsal recto y el ventral levemente curvado ventralmente (Fig. 4.34A-B).

*Interclavícula.* La interclavícula es el elemento mejor preservado de la cintura escapular. Está parcialmente conservada, con la superficie ventral expuesta y carece de parte de la porción posterior del proceso medial (Fig. 4.34C-D). Este elemento tiene forma de “T” y está conformado por una barra transversal de posición anterior y por un proceso medial orientado posteriormente. La unión de estas estructuras ocurre mediante unas delicadas láminas de hueso, con forma de arcos cóncavos (Fig. 4.34C-D). La barra transversal presenta una morfología única entre los Ophthalmosauridae: las ramas laterales son extremadamente delgadas y alargadas, y sus extremos definen puntas aciculares. Sobre la línea media de la barra transversal se desarrolla también una protuberancia pequeña, flanqueada por dos depresiones (Fig. 4.34C-D). El proceso medial presenta un ancho constante a lo largo de casi todo su eje principal hasta finalmente ensancharse levemente en la porción más posterior, dando a esta estructura una forma espatulada. A su vez, este proceso, es más corto que la barra transversal.

## **Miembro anterior—**

### *Aspectos generales*

Los miembros anteriores de *Sumpalla argentina* están preservados incompletos. Del miembro anterior izquierdo se preservó, aplastado e incompleto, el húmero (Fig. 4.31). El miembro derecho está expuesto en vista dorsal y los elementos que lo componen están articulados. Este consta del húmero, del zeugopodio completo y de los carpales proximales y distales (Figs. 4.31, 4.34). La descripción del miembro anterior se basa en este último.

*Húmero.* El húmero es corto y robusto, con las epífisis del mismo ancho y con superficies lisas (Fig. 4.34E-F). Cerca de la epífisis proximal, la región próximoposterior del húmero está levemente erodada. Sin embargo, puede apreciarse que la región proximal del proceso dorsal es casi tan ancha como la epífisis proximal. Este proceso, aunque aplastado, está muy desarrollado, con el eje mayor orientado anterodistalmente y con el extremo distal sobrepasando la mitad proximal del húmero (Fig. 4.34E-F).

Distalmente, el húmero presenta tres facetas articulares para los elementos del zeugopodio. La más anterior es la más pequeña y articula con el elemento anterior accesorio a través de una superficie inclinada anteroproximalmente. La faceta radial es ligeramente cóncava, con la superficie articular orientada distalmente. La faceta ulnar es la que presenta la mayor extensión anteroposterior, y la superficie articular está inclinada próximoposteriormente (Fig. 4.34E-F).

*Zeugopodio.* El elemento anterior accesorio tiene forma de gota, con la faceta articular proximal para el húmero muy estrecha y el extremo distal más ensanchado y redondeado (Fig. 4.34E-F). Este elemento es también próximodistalmente más largo que cualquier otro elemento del zeugopodio, una característica poco común, aunque no única, entre los Ophthalmosauridae (ver Paparella *et al.*, 2016).

El radio tiene forma cuadrangular y los márgenes proximal y distal son aproximadamente paralelos. Anteriormente, articula con el elemento anterior accesorio, ventralmente con el radial, posteroventralmente con el intermedio y posteriormente con la ulna. Esta última articulación es única entre los Ophthalmosauridae, ya que el contacto radio-ulna es casi inexistente debido a la presencia del intermedio entre estos dos elementos, lo que resulta en la separación y rotación de los mismos. Este contacto entre radio y ulna coincide aproximadamente con la línea media del húmero (Fig. 4.34E-F).

La ulna es elemento del zeugopodio con mayor desarrollo anteroposterior y tiene forma pentagonal. Anterodistalmente, casi todo el margen de la ulna está en contacto con el intermedio, a excepción de la porción más proximal, en la cual se produce el contacto ulna-radio. Posterodistalmente, la ulna presenta dos facetas cóncavas para la articulación del ulnar y del pisiforme, de las cuales la última es la más pequeña (Fig. 4.34E-F).

*Carpales.* El único carpal enteramente preservado es el intermedio, el cual tiene forma hexagonal. Siguiendo el sentido horario, este elemento articula con el radio, el radial, el carpal distal 3, el carpal distal 4, el ulnar y la ulna. Dada la articulación con los carpales distales 3 y 4, el miembro anterior de *Sumpalla argentina* puede ser descrito como de arquitectura “latipinnada”, es decir, con dos dígitos sostenidos a partir del intermedio.

### **Cintura pélvica—**

*Barra isquiopúbica.* La barra isquiopúbica derecha está preservada con la superficie lateral expuesta. Esta barra es mediolateralmente comprimida y de morfología tabular. La región medial de esta estructura es única entre los Ophthalmosauridae, ya que está incompletamente fusionado y la porción púbica es más corta que la isquiática. El margen medial de la porción isquiática es recto (Fig. 4.35A-B).

### **Miembro posterior—**

#### *Aspectos generales*

El único elemento preservado de los miembros posteriores de *Sumpalla argentina* es el fémur izquierdo, el cual está preservado completo pero desplazado de su posición anatómica, de forma tal que se encuentra yaciendo sobre un centro vertebral y expuesto dorsalmente.

*Fémur.* La forma general del fémur es similar a la del húmero, con los extremos proximal y distal con un desarrollo anteroposterior equivalente (Fig. 4.35C-D). La epífisis proximal es plana y, a partir de su región anterior, se desarrolla el proceso dorsal (Fig. 4.35C-D). Este proceso tiene forma triangular y alcanza la altura media del fémur (Fig. 4.35C-D). Distalmente, el fémur presenta tres facetas articulares, que se disponen en dos planos diferentes. Las dos facetas más anteriores para la tibia y un elemento preaxial accesorio, tienen su superficie inclinada anteroproximalmente, mientras que la faceta de mayor tamaño, que articula con la fibula, está inclinada posteroproximalmente (Fig. 4.35C-D).

#### **4.3.4. Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A**

##### *Breve reseña histórica*

El ejemplar referido a un nuevo género y especie (MLP 85-I-15-1) fue colectado en la localidad de Chacay Melehue (Neuquén) en exposiciones de la Formación Vaca Muerta correspondientes a niveles del Titoniano superior (Fernández 1998, 2007b). Este ejemplar fue mencionado por primera vez por Gasparini y Goñi (1990), quienes lo asignaron con dudas al género “*Platypterygius*”. Posteriormente Fernández (1998) volvería a describir este espécimen, refiriéndolo a *Caypullisaurus bonapartei* sobre la base de características compartidas del miembro anterior y del rostro.

El reestudio del ejemplar MLP 85-I-15-1 por parte del autor de esta tesis permitió observar características que no habían sido mencionadas en descripciones previas, así como algunas diferencias con respecto de estas. Dichas observaciones sugieren que la anatomía del cráneo del espécimen MLP 85-I-15-1, en especial de la región postorbital, no es consistente con la descrita en esta tesis para *Caypullisaurus bonapartei*. Más aún, la nueva evidencia aquí aportada, demuestra que este ejemplar representa un nuevo género y especie.

**nov. gen.**

?*Platypterygius* Gasparini y Goñi, 1990: 303, lam. 2, fig. 4.

**Especie tipo y única conocida por monotipia**— nov. gen. et sp.

**Diagnosis**— igual a la de la especie tipo y única conocida.

**nov. sp.**

*Caypullisaurus bonapartei* Fernández, 1998: 22, figs. 1-2.

Figuras. 4.36-4.41

**Diagnosis**— Oftalmosáurido caracterizado por la siguiente combinación única de estados de caracteres (las autapomorfias se indican con el signo de asterisco\*): exposición anterolateral del maxilar corta; margen anterior del yugal contactando el margen posterior del premaxilar; amplia contribución del postorbital al margen ventral de la órbita, alcanzando la mitad anterior de la misma\*; escamoso ausente; región postorbital anteroposteriormente corta, siendo menor a un tercio del largo total de la órbita; exposición lateral del cuadrado yugal corta, encontrándose este ampliamente cubierto por el yugal, el postorbital y el supratemporal; lamella occipital del cuadrado bien desarrollada, dando a la superficie lateral del cuadrado forma de “U”; contribución del surangular al proceso retroarticular de la mandíbula grácil y fuertemente inclinado en dirección dorsal\*; dientes con raíz redonda en corte transversal y coronas delgadas con surcos longitudinales poco profundos; húmero con tres facetas articulares distales para el elemento anterior accesorio, el radio y la ulna; faceta ulnar del húmero inclinada próximoposteriormente y faceta radial orientada distalmente; elemento anterior accesorio con forma de medialuna o gota; miembro anterior de condición “longipinnada” con intermedio sosteniendo un único dígito.

**Holotipo y único ejemplar**— MLP 85-I-15-1, cráneo preservado en vista lateral derecha, mandíbula derecha y miembro anterior derecho.

**Localidad tipo**— Chacay Melelhue (37° 17' 20" S; 70° 20' 45" O) provincia de Neuquén, Argentina.

**Procedencia estratigráfica y edad**— Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior, Titoniano tardío.

## DESCRIPCIÓN

**Estado de preservación.** En el ejemplar MLP 85-I-15-1 el cráneo está fuertemente comprimido y expuesto principalmente sobre la cara lateral derecha (Fig. 4.36A-B). La región postorbital y parte de la mandíbula se encuentran articuladas. Como resultado de la compresión tanto el premaxilar como el nasal izquierdo están desplazados por encima del nasal derecho. También, como resultado de la compresión, el cuadrado derecho rotó sobre su eje, dejando parte de la cara anterior expuesta en vista lateral derecha. La narina externa derecha está parcialmente preservada (Fig. 4.37). Del lado izquierdo del cráneo está preservado parte del complejo palatal, con ambos pterigoides y palatino izquierdo conservados en tres dimensiones (Fig. 4.36C-D). De la mandíbula sólo algunos elementos del lado derecho están parcialmente preservados y articulados (Fig. 4.36). Dientes premaxilares y dentarios, en su mayoría severamente incompletos, están preservados en el extremo anterior del rostro (Fig. 4.38). El miembro anterior derecho está preservado incompleto, en tres dimensiones y parcialmente articulado (Fig. 4.41). El húmero está incompleto y carece de parte del proceso dorsal. El zeugopodio se preserva completo, aunque la ulna está desplazada. Distalmente al zeugopodio se preservaron los carpales proximales y parte de los distales. Por encima de los carpales distales, en vista ventral, se preservaron una serie de elementos alargados, con forma de bastón, aquí identificados como costillas.

### Cráneo—

*Premaxilar.* Ambos premaxilares están preservados, el derecho en posición anatómica en tanto que el izquierdo está desplazado (Fig. 4.36). Del premaxilar derecho falta únicamente una parte de la región supranarial. Hay preservados varios dientes premaxilares tanto dentro como fuera del surco dental (Figs. 4.36, 4.38).

Los premaxilares son alargados y gráciles, la altura varía mínimamente a lo largo del eje anteroposterior (Fig. 4.36). En vista lateral, el extremo anterior termina en punta. Sobre la superficie lateral de la porción anterior del premaxilar la *fossa praemaxillaris* forma un surco poco profundo y continuo, que se extiende posteriormente hasta desaparecer previamente a la narina externa (Fig. 4.36A-B). Esta fosa se localiza aproximadamente a 20 mm del borde ventral del premaxilar. En la región narial el premaxilar derecho preserva parte del *processus subnarialis*, el cual sobrepasa la mitad anterior de la narina externa, aunque su extensión total es desconocida dado que su extremo posterior no se preservó (Figs. 4.36A-B, 4.37).

Sobre la superficie ventral está el surco dental, que es continuo y profundo, aunque carece de constricciones en sus paredes internas que marquen sitios de implantación.

*Maxilar.* El maxilar derecho se encuentra parcialmente preservado, gran parte de la porción anterior no se conserva (Fig. 4.36). En vista lateral, el maxilar forma parte de los márgenes ventral y posterior de la narina externa (Fig. 4.37). En la porción ventral de la narina externa el maxilar forma un proceso ascendente bajo (Fig. 4.37). Ventrolateralmente a este proceso, la porción posterior del *processus subnarialis* del premaxilar cubre al maxilar (Fig. 4.37). El maxilar forma parte del margen posterior de la narina externa, en esta región el lagrimal se encuentra dañado y no es posible saber si se veía excluido de este margen, o no, por la contribución del maxilar (Fig. 4.37). La contribución del maxilar al margen posterior de la narina externa representa el *processus postnarialis*. La porción anterior del yugal está rota y desplazada dorsalmente dejando expuesto el proceso yugal del maxilar (Figs. 4.36A-B, 4.37). Este proceso tiene una corta extensión por debajo de la órbita.

*Nasal.* Únicamente el nasal derecho está preservado con casi toda su extensión en posición anatómica, a excepción de su región posterodorsal (Fig. 4.36A-B).

El nasal tiene forma triangular alargada con una extensión anterior mayor a la mitad del largo total del rostro (Fig. 4.30A-B). Aunque la narina externa se encuentra severamente dañada, puede apreciarse que los nasales formaban parte del margen dorsal de la misma (Fig. 4.37). Posterodorsalmente a la narina externa, sobre la superficie lateral, el nasal presenta un pequeño foramen de forma ovalada (Fig. 4.37).

*Lagrimal.* Únicamente está preservado incompleto el lagrimal derecho. Este tiene parcialmente cubierta la región anterior por el yugal derecho (Figs. 4.36A-B, 4.37). El

margen posterior del lagrimal forma más de la mitad del margen anterior de la órbita (Fig. 4.36A-B). El proceso posterior del lagrimal se extiende posteroventralmente contribuyendo al margen ventral de la órbita junto al yugal. Este proceso termina antes de alcanzar la mitad del borde ventral de la órbita (Fig. 4.36A-B).

*Supratemporal.* Únicamente está preservado el supratemporal derecho, con el cuerpo principal en posición anatómica, aunque las ramas que se desarrollan a partir de este están parcialmente deformadas (Figs. 4.36, 4.39). En vista lateral, la rama anterior del supratemporal está severamente dañada y carece de la mayor parte de su superficie. El margen ventral contacta con el cuadrado yugal y con el postorbital (Fig. 4.36A-B). La extensión anterior de esta rama no pudo ser determinada con certeza. En vista posterior, la rama ventral es corta y contacta medialmente con la lamela occipital del cuadrado y la lamella dorsal del pterigoides, aunque en este caso el cuadrado se ha desplazado. El proceso estapedial del supratemporal es una proyección ventral de la rama medial el cual, de forma similar a la rama ventral, se desarrolla ventralmente (Fig. 4.39). Este proceso es más alto y robusto que la rama ventral del supratemporal, aunque no es posible determinar si llegaba o no a contactar con la superficie dorsal del stapes, debido al colapso y pérdida de la mayor parte de los elementos del basicráneo, entre ellos el stapes. También en vista posterior puede observarse que en el sitio de unión entre el proceso estapedial y la rama medial del supratemporal, hay una pequeña depresión que marca el sitio de contacto del supratemporal con el proceso paraoccipital del opistótico (Fig. 4.39). La región anterodorsal de las ramas medial y anterior no pudieron ser descritas debido a la falta de preservación.

*Postorbital.* El postorbital derecho está preservado en posición anatómica, con la cara lateral expuesta (Fig. 4.36A-B). Presenta la típica forma de medialuna y forma parte de los márgenes posterior y ventral de la órbita. El desarrollo anteroposterior del postorbital a la altura de la línea media de la órbita es discreto (Fig. 4.36A-B). Dorsalmente articula con el supratemporal y el postfrontal, aunque la relación entre los elementos es difícil de discernir ya que la mayor parte de las suturas en esa región no se pueden identificar o dejaron marcas muy sutiles. Posteriormente, el postorbital articula mediante una sutura vertical, simple y rectilínea con el cuadrado yugal. La porción ventral del postorbital es única entre los Ophthalmosauridae, debido a su extensión anterior, la cual alcanza a superar la mitad de la extensión anteroposterior de la órbita (Fig. 4.36A-B).

*Cuadrado yugal.* El cuadrado yugal articula anteriormente con el postorbital, medialmente con el cuadrado y dorsalmente con el supratemporal. La exposición lateral del mismo es muy discreta y su extensión anteroposterior es corta. Ventralmente, la superficie lateral del cuadrado yugal se encuentra cubierta casi por completo por el proceso ascendente del yugal. La superficie lateral es completamente lisa al igual que la del postorbital (Fig. 4.36A), por lo cual es poco probable que el hueso escamoso estuviese presente en la región postorbital de este ejemplar. Por este motivo la ausencia de este elemento es considerada por el autor como una característica verdadera, antes que un artefacto de la preservación.

*Yugal.* El yugal derecho está preservado incompleto y expuesto en vista lateral derecha (Fig. 4.36A-B). Este elemento se encuentra en posición anatómica en casi toda su extensión, desarticulado y desplazado dorsalmente hacia el extremo anterior, cubriendo parte del lagrimal, del nasal derecho y de la narina externa (Fig. 4.37). El yugal tiene forma de “J”, con una barra horizontal que se extiende anteroposteriormente ventral a la órbita y un proceso ascendente en la región postorbital. La mayor parte del proceso ascendente está preservado a modo de impresión sobre el postorbital y el cuadrado yugal (Fig. 4.36A-B). La barra horizontal es baja y recta a lo largo de toda su extensión, con la superficie lateral plana (Fig. 4.36A-B). La región anterior de la porción suborbital de la barra articula ventralmente con el proceso posterior del lagrimal. El proceso ascendente es amplio, con un margen dorsal redondeado y cóncavo, que contacta con el postorbital y con el cuadrado yugal (Fig. 4.36A-B). La curvatura formada por la unión de la barra horizontal y el proceso ascendente presenta una muesca profunda y larga (Fig. 4.36A-B).

*Pterigoides.* Ambos pterigoides se preservaron casi completos, siendo inaccesibles para su descripción únicamente los márgenes anteriores (región inmediatamente anterior a las vacuidades interpterigoideas). El pterigoides derecho se encuentra cercanamente a su posición anatómica, dado que aún conserva el contacto con la lamella pterigoidea del cuadrado derecho (Figs. 4.39-4.40B). El pterigoides izquierdo se encuentra desarticulado y localizado por encima del pterigoides derecho, preservando aún en el extremo anterior la articulación con el palatino izquierdo (Fig. 4.36C-D). En vista ventral el pterigoides se divide en dos regiones, una rama anterior o palatal y otra posterior o cuadrada, las cuales están separadas por una constricción mediolateral (Fig. 4.40B). La rama palatal se divide anteriormente en dos regiones: una medial y de mayor extensión anteroposterior y una lateral más corta (Fig. 4.36C-D). Ambas regiones se

vuelven progresivamente más estrechas hacia su extremo anterior. La región medial de la rama palatal forma un largo proceso anterior que se curva medialmente definiendo los márgenes anterior y laterales de las vacuidades interpterigoideas. El borde medial de esta región se va haciendo más alto y grueso en dirección posterior, desde el extremo anterior del proceso anterior hasta llegar a la constricción que separa ambas ramas del pterigoides. La región lateral de la rama palatal se forma a partir de la expansión lateral que comienza a desarrollarse anteriormente a la constricción que separa las ramas palatal y cuadrada. El extremo anterior de esta región contacta con los palatinos a través de una sutura interdigitada (Fig. 4.36C-D). Posteriormente a esta unión, la superficie ventral del pterigoides es sutilmente cóncava, marcando el sitio de inserción para el *Musculus adductor mandibulae internus pterygoideus* (Fig. 4.40B). En vista posterior la rama cuadrada tiene forma trirradiada debido al desarrollo de tres lamelas que se orientan en dirección dorsal, lateral y medioventral (Fig. 4.39). En vista lateral o medial, la lamela dorsal tiene forma rectangular, con el extremo dorsal redondeado (Fig. 4.36C-D). En vista posterior, el pterigoides derecho es el mejor preservado y en este se aprecia que la lamela dorsal es la que presenta mayor longitud y grosor. La lamela lateral tiene forma triangular en vista posterior y una base amplia. La superficie que comprende a las lamelas dorsal y lateral, es marcadamente cóncava para recibir al cuadrado lateralmente. La lamela medioventral es la de menor desarrollo de las tres en vista posterior (Fig. 4.39). La superficie dorsal es irregular y rugosa, evidenciando la presencia de cartílago en vida. En esta región se produce el contacto entre el pterigoides, la cara ventral del basiesfenoides y los procesos basipterigoideos.

*Cuadrado.* El cuadrado derecho está preservado completo, aunque levemente rotado sobre su propio eje, de forma tal que parte de la superficie anterior queda expuesta en vista lateral (Figs. 4.36, 4.39). El cuadrado izquierdo está preservado desarticulado, quedando expuesta la superficie medial del mismo (Figs. 4.36C-D, 4.40A). Tanto en vista lateral como medial, el cuadrado presenta forma de “C”, con una lamella occipital de posición dorsal bien desarrollada y una lamella pterigoidea anterior y ventral con respecto a la occipital, que en la región ventral lleva el cóndilo articular. Cuando el cuadrado se ubica en su posición anatómica, la lamella occipital se orienta en dirección posterolateral y la lamella pterigoidea en dirección medial. Entre estas estructuras hay una gran concavidad lateral, que representa el foramen cuadrado (Fig. 4.40A). Gran parte de la superficie medial del cuadrado derecho se encuentra cubierta por la rama cuadrada del

ptergoides derecho, dejando visibles sólo la porción dorsal de la misma y el cóndilo articular (Fig. 4.39). Por otro lado, esta superficie está totalmente expuesta en el cuadrado izquierdo, lo que permite verificar la presencia de un surco vertical poco profundo que corre desde la región dorsal hasta la faceta estapedial y que marca el contacto entre el cuadrado y el supratemporal. La faceta estapedial es circular y está formada por una depresión ubicada a la altura media de la superficie medial (Fig. 4.40A).

El cóndilo articular es una estructura masiva y robusta, cuya superficie es irregular y rugosa, evidenciando la cobertura de cartílago en vida (Fig. 4.40B). Debido al desplazamiento sufrido durante la compresión, el cóndilo quedó ubicado por encima del proceso para el *Musculus adductor mandibulae externus* del surangular (Fig. 4.40B). En una posición inmediatamente anterior al cóndilo, el margen ventral del cuadrado se vuelve cóncavo marcando el cuello del cuadrado (Fig. 4.40A).

### **Mandíbula—**

*Dentario.* El dentario derecho está preservado incompleto y fracturado en varias partes (Fig. 4.36). En vista lateral, en el extremo anterior del dentario hay una fosa continua y poco profunda que corre en sentido anteroposterior. Esta fosa se localiza más cercanamente al margen dorsal del dentario que al ventral y es reconocible a lo largo de los dos tercios anteriores de la superficie lateral (Fig. 4.36A-B). En vista medial la superficie está severamente dañada, aunque aún puede trazarse aproximadamente el surco correspondiente al canal de Meckel debido a que el esplenial derecho no se ha preservado (Fig. 4.36C-D). Este canal corre en sentido anteroposterior a lo largo de la superficie medial del dentario, siendo más bajo en el extremo anterior y volviéndose más alto en sentido posterior (Fig. 4.36C-D). En vista dorsal, el dentario presenta un surco alveolar profundo y continuo, en el cual no se aprecia la formación de alveolos distinguibles. Únicamente un diente se ha preservado dentro del surco, aunque desplazado de su posición anatómica, ya que se preserva en posición horizontal con el extremo apical de la corona apuntando en dirección anterior (Fig. 4.38).

*Surangular.* El surangular derecho está preservado casi completo, faltando únicamente la porción ventral más anterior. Se encuentra en posición anatómica, articulando ventralmente con el angular y posterodorsalmente con el articular (Fig. 4.36). En vista lateral el surangular se desarrolla de forma recta en sentido anteroposterior a lo largo de casi toda su extensión, excepto en la porción posterior que está inclinada y

fuertemente curvada posterodorsalmente, formando parte del proceso retroarticular. Producto de esta curvatura, la superficie anterodorsal del proceso forma una profunda fosa glenoidea junto con el articular (Fig. 4.39). Inmediatamente anterior a esta fosa, sobre la superficie medial del surangular, se encuentra el proceso para la inserción del *Musculus adductor mandibulae externus*. Este proceso es robusto y cónico, y se orienta en dirección dorsomedial (Figs. 4.36C-D, 4.40B). Sobre la superficie lateral, aproximadamente a la altura de la mitad anteroposterior de la órbita, tiene origen un surco poco profundo y continuo (*fossa surangularis*) que se desarrolla anteriormente hasta desaparecer previo al contacto del extremo anterior del surangular con el dentario (Fig. 4.36A-B).

*Angular.* Únicamente se ha preservado la porción medial del angular derecho y un fragmento de la superficie lateral, expuesto ventrolateralmente al surangular (Fig. 4.36). En vista medial el angular está levemente separado de la superficie medial del surangular, generando un surco sobre el cual en vida articulaba el prearticular (Fig. 4.36C-D). Anteriormente, el angular se extiende sobrepasando el proceso paracoroideo del surangular, aunque la extensión visible del mismo no puede conocerse con certeza, ya que en vida la mayor parte de la región anterior del angular está cubierta por el esplenial. Aunque los espleniales no se han preservado y el margen ventral del angular está dañado, aún es posible observar la faceta para el esplenial sobre el margen ventral preservado del angular. Esta faceta tiene aspecto triangular elongado, y termina posteriormente formando una punta aguda (Fig. 4.36C-D).

### **Dentición—**

Se han preservado un total de 21 dientes, de los cuales 14 se encuentran aún asociados a los premaxilares, uno al dentario izquierdo y los seis restantes se encuentran sueltos. Ninguno de estos elementos está completo y en varios casos están representados por un fragmento de la raíz aún asociada a los surcos alveolares, o por la región apical aislada (Fig. 4.38).

La corona se caracteriza por ser cónica, delgada y con una leve curvatura en dirección posterior. La superficie de la misma está cubierta por una capa fina de esmalte, la cual define una serie de surcos poco profundos y delicadas estrías que corren en sentido apicobasal. El límite basal de esta capa de esmalte es difuso y no hay una transición marcada entre esta capa y el anillo de cemento acelular. El anillo de cemento acelular presenta una superficie suave, y carece de cualquier tipo de ornamentación u otras

estructuras (Fig. 4.38). La superficie de la raíz está cubierta por una serie de estriaciones muy delicadas y finas, que corren de forma paralela en dirección apicobasal, pero en este caso el espacio entre estas es mucho menor que en el de las estrías de la corona. En sección transversal la raíz presenta forma circular (Fig. 4.38).

### **Miembro anterior—**

#### *Aspectos generales*

Únicamente se ha preservado parte del miembro derecho parcialmente articulado con parte del zeugopodio y en posición anatómica. Además, asociado al miembro derecho, se encuentra un elemento de aspecto elongado y recurvado, el cual es interpretado como un fragmento de costilla (Fig. 4.41).

*Húmero.* El húmero derecho está preservado en tres dimensiones, sin signos de deformación plástica y sólo carece de la región proximal de la superficie dorsal incluyendo parte del proceso dorsal. Los extremos proximal y distal presentan un desarrollo anteroposterior similar. La epífisis proximal es de forma aproximadamente rectangular y su superficie tiene una textura rugosa, indicando una cobertura cartilaginosa *in vivo* (Fig. 4.41).

En vista dorsal, la superficie del húmero presenta la porción proximal severamente dañada. Sin embargo, las partes distal y posterior del proceso dorsal están preservadas. Este proceso tiene su origen en el margen posteroproximal de la superficie dorsal y se desarrolla diagonalmente en dirección anterodistal. De forma similar a la cresta deltopectoral, este proceso es robusto y su extensión distal alcanza la mitad de la extensión del húmero (Fig. 4.41A). La cresta deltopectoral tiene forma triangular, se origina en el extremo proximal de la mitad anterior de la superficie ventral y se desarrolla distalmente hasta superar la mitad proximal del húmero (Fig. 4.41B). En vista anterior, la epífisis proximal se encuentra marcadamente ensanchada por el desarrollo del proceso dorsal y la cresta deltopectoral. Así mismo también se aprecia que la faceta ulnar del húmero se encuentra fuertemente desplazada en dirección ventral (Fig. 4.41C).

Distalmente, el húmero presenta tres facetas articulares: una anterior para el elemento anterior accesorio, una media para el radio y una posterior para la ulna (Fig. 4.41). La única faceta cuya superficie puede observarse es la ulnar, debido a la desarticulación de la ulna. Esta faceta tiene forma redondeada, y su superficie es rugosa

y fuertemente cóncava. Así mismo esta faceta no sólo se encuentra desplazada ventralmente con respecto a las facetas radial y el elemento anterior accesorio, sino que además está inclinada en dirección proximal, formando un ángulo agudo de aproximadamente 40° con respecto a la faceta radial, la cual presenta su superficie apuntando en dirección distal (Fig. 4.41-B).

*Zeugopodio.* El elemento anterior accesorio y el radio se encuentran articulados, mientras que la ulna y la hilera de elementos distal a esta se han desplazado de su posición anatómica (Fig. 4.41A-C). Por este motivo, la ulna sólo es visible en vista dorsal mientras que el ulnar sólo es visible en vista ventral (Fig. 4.41A-B).

El elemento anterior accesorio se localiza anteriormente al radio y presenta forma de gota, resultando en una faceta articular proximal para el húmero muy estrecha y un extremo distal más amplio y cóncavo (Fig. 4.41A-B). Anteriormente este elemento está fuertemente comprimido, definiendo un margen anterior muy delgado (Fig. 4.41C).

El radio tiene forma pentagonal, es más ancho que largo y sólo es visible en vista ventral (Fig. 4.41A-B). Proximalmente, la faceta de articulación para el húmero es horizontal y recta. La faceta de articulación para el elemento anterior accesorio es recta y se orienta verticalmente. El margen distal de este elemento se compone de dos facetas, una para el intermedio y otra para el radial, las cuales convergen hacia la línea media, definiendo un margen ventral convexo. El margen posterior del radio es convexo, definiendo dos facetas articulares: una más proximal para la ulna y una ventral para el intermedio (Fig. 4.41A).

La ulna es rectangular, con márgenes levemente convexos y redondeados (Fig. 4.41B). Anteroposteriormente es más corta que el radio (Fig. 4.41A-B).

*Carpales.* Los carpales proximales están preservados desplazados de su posición anatómica. Todos ellos muestran una forma muy similar a las del radio y la ulna, excepto por el intermedio. El intermedio presenta forma pentagonal, con un margen proximal casi recto y orientado horizontalmente. El margen distal comprende dos facetas orientadas de manera oblicua una con respecto a la otra y que se encuentran hacia la línea media, resultando en un borde distal anguloso (Fig. 4.41B). Dichas facetas articulares corresponden a los carpales distales 2 y 3.

## **DISCUSIÓN**

***El ejemplar MLP 85-I-15-1 como un nuevo género y especie***

Originalmente el espécimen MLP 85-I-15-1 fue referido con dudas por Gasparini y Goñi (1990) al género “*Platypterygius*”. Una década más tarde, Fernández (1997) daría a conocer dos ejemplares de ofthalmosáuridos sobre los cuales crearía el género y especie *Caypullisaurus bonapartei*. Al año siguiente, Fernández (1998) redescibiría al ejemplar asignado a “*Platypterygius*” por Gasparini y Goñi (1990) y concluiría en que este espécimen pertenece a *Caypullisaurus bonapartei*. La reasignación del ejemplar MLP 85-I-15-1 se basó en características comunes del rostro, la forma de la narina externa y el miembro anterior (Fernández 1998). Sin embargo, el reestudio de los materiales correspondientes al ejemplar MLP 85-I-15-1 por parte del autor de esta tesis, ha arrojado varias diferencias con *Caypullisaurus bonapartei*.

La narina externa de *Caypullisaurus bonapartei* se caracteriza por ser elongada y simple, sin estructuras que indiquen algún tipo de división de la misma, a excepción posiblemente del ejemplar MOZ-PV 6139, el cual como se ha descrito en este mismo capítulo, presenta un pequeño proceso descendente del nasal sobre el borde dorsal de la narina externa (Fig. 4.20). Sin embargo, la morfología de la narina externa del ejemplar MLP 85-I-15-1 difiere sustancialmente de la de *Caypullisaurus*. En el ejemplar MLP 85-I-15-1 el maxilar presenta un proceso ascendente robusto y, aunque fragmentario, se puede apreciar que este protruía en la narina externa desde el margen ventral (Fig. 4.37). De forma similar, el nasal también presenta un proceso descendente que protruye desde la región dorsal de la narina externa (Fig. 4.37). Así mismo, la exposición lateral del proceso anterior del maxilar es corta en el espécimen MLP 85-I-15-1, mientras que en *Caypullisaurus* dicha exposición es muy amplia (Figs. 4.2, 4.15, 4.19).

Las mayores diferencias a nivel del cráneo con *Caypullisaurus* se localizan en la región postorbital. *Caypullisaurus* se caracteriza por una región postorbital muy desarrollada anteroposteriormente, con una exposición lateral amplia del cuadrado yugal y un margen ventral muy desarrollado, un postorbital robusto restringido al margen posterodorsal de la órbita y un escamoso rectangular. En el caso del espécimen MLP 85-I-15-1 esta región presenta características muy diferentes: la región postorbital tiene un escaso desarrollo anteroposterior, el cuadrado yugal está muy pobremente expuesto en vista lateral y el margen ventral está poco desarrollado, el postorbital presenta una contribución al borde ventral de la órbita que supera la mitad de la extensión

anteroposterior de la misma, y no hay ningún indicio de la presencia del escamoso, como ocurre en otros ofthalmosáuridos (e.g. Kear 2005).

La mandíbula del ejemplar MLP 85-I-15-1 también difiere sustancialmente de la de *Caypullisaurus*, en cuanto a la morfología de su región posterior. En *Caypullisaurus* la región del proceso retroarticular es robusta y se orienta casi horizontalmente en vista lateral, mientras que en el ejemplar MLP 85-I-15-1 esta región es grácil y está fuertemente inclinada en dirección dorsal (Figs. 4.2, 4.15, 4.19, 4.36, 4.39).

Si bien los restos preservados del miembro anterior del ejemplar MLP 85-I-15-1 son más escasos que los que se conocen en *Caypullisaurus*, es posible señalar diferencias a nivel del zeugopodio. En el caso de *Caypullisaurus* el elemento anterior accesorio presenta forma cuadrangular, revelando un amplio contacto con el húmero, mientras que en el ejemplar MLP 85-I-15-1 dicho elemento tiene forma de gota y su contacto con el húmero es estrecho.

Finalmente, cabe destacar que el elemento intermedio del miembro anterior del espécimen MLP 85-I-15-1 presenta distalmente dos facetas de extensión anteroposterior similar, indicando que este elemento contactaba con dos carpales distales, sosteniendo dos dígitos (Fig. 4.41A). En el caso de *Caypullisaurus* el intermedio sostiene únicamente al dígito 3 (Fig. 4.23A,C).

#### **4.3.4. *Catutosaurus gaspariniaie***

##### *Breve reseña histórica*

El ejemplar más completo referido a *Catutosaurus gaspariniaie* corresponde al ejemplar MOZ-PV 1854 (Figs. 4.42-4.44). Dicho espécimen fue hallado a comienzos de la década de 1980, en exposiciones de la Formación Vaca Muerta que afloran en canteras cercanas a la localidad de Los Catutos, cercana a la ciudad de Zapala (Neuquén, Argentina). Este ejemplar fue donado a las colecciones del MOZ por el Sr. José M. Jalil y posteriormente tomado a préstamo y transportado al Museo de La Plata, donde fue preparado mecánicamente.

La primera descripción de este ejemplar fue realizada por Gasparini (1988) y en ella la autora concluye en que este era referible a la especie *Ophthalmosaurus monocharactus* Appleby, 1956 (= *O. icenicus*).

En el año 2000, Maisch y Matzke refirieron al ejemplar MOZ-PV 1854 al género *Aegirosaurus*, basándose en las ilustraciones proporcionadas por Gasparini (1988). Años más tarde, Fernández (2007b) indicaría que la asignación brindada por Maisch y Matzke (2000) fue realizada sin ninguna argumentación explícita y por lo tanto no podía ser aceptada. En esa misma contribución Fernández (2007b) considera al ejemplar MOZ-PV 1854 como un Ophthalmosauridae indeterminado.

En 2015, en el marco de una contribución referente a los reptiles hallados en las calizas litográficas del Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta, Gasparini y colaboradores vuelven a describir brevemente al ejemplar MOZ-PV 1854, nuevamente argumentando *contra* la asignación dada por Maisch y Matzke (2000) y señalando la presencia de características del cráneo afines a géneros como *Ophthalmosaurus* y *Aegirosaurus*, y del miembro anterior que son afines a las especies del género “*Platypterygius*”. Dada esa combinación de características, los autores concluyen en que probablemente el ejemplar MOZ-PV 1854 es un juvenil que representa un nuevo género y especie.

Recientemente, Fernández *et al.* (2021), entre los que se encuentra el autor de esta tesis, vuelven a describir al ejemplar MOZ-PV 1854, junto con dos ejemplares nuevos e inéditos para la ciencia hasta el momento. Uno de estos ejemplares (MOZ-PV 103; Fig. 4.45A-F) fue colectado durante la última década en la Formación Vaca Muerta, en el área de Yesera del Tromen-Pampa Tril (norte de Neuquén) por estudiantes de geología de la Universidad Nacional del Sur (Argentina). El otro ejemplar (MOZ-PV 7260; Fig. 4.45G-H) fue recuperado de niveles titonianos de la Formación Vaca Muerta en la localidad de Cerro Lotena, y forma parte de la colección histórica del MOZ. En esta contribución los autores concluyeron en que los tres ejemplares son consistentes en su anatomía y que representaban individuos del mismo género y especie, creando así el nombre *Catutosaurus gasparinia*.

Dado lo reciente de la descripción de este nuevo taxón (Fernández *et al.*, 2021), en la presente sección se procederá a brindar una diagnosis ampliada para el mismo.

***Catutosaurus*** Fernández, Campos, Maxwell y Garrido, 2021

**Especie tipo por monotipia**— *Catutosaurus gasparinia* Fernández, Campos, Maxwell y Garrido, 2021.

**Diagnosis**—igual a la de la especie tipo y única conocida.

*Catutosaurus gasparinia* Fernández, Campos, Maxwell y Garrido, 2021

Figuras 4.42-4.45

*Ophthalmosaurus monocharactus* Appleby, 1956: Gasparini, 1988: 3, fig. I.

*Aegirosaurus* sp.: Maisch y Matzke, 2000: 118, fig. 8.

Ophthalmosauridae indet.: Fernández, 2007b: 284, fig. 8; Gasparini *et al.*, 2015: 9, fig. 5.

**Diagnosis ampliada**—Oftalmosáurido caracterizado por la siguiente combinación única de estados de caracteres: narinas externas separadas de forma incompleta en un lóbulo anterior horizontal y un lóbulo posterior vertical; maxilar con contribución reducida al margen ventral de la narina externa; nasales con un proceso descendente en forma de espina, que protruye dorsalmente en la narina externa hasta casi alcanzar al maxilar; *processus supranarialis* del premaxilar reducido o ausente; *processus subnarialis* bien desarrollado y formando el margen ventral de la narina externa; *excavatio internasalis* extremadamente profundo; escamoso presente y de forma triangular; dientes pequeños, de corona en punta, con cobertura de esmalte con estriaciones muy finas y raíz de sección transversal circular; húmero con cuatro facetas distales para la articulación del elemento anterior accesorio, el radio, la ulna y un elemento posterior accesorio; intermedio de forma hexagonal y articulando distalmente con dos dígitos; carpales, metacarpales y falanges proximales dispuestos de forma empaquetada.

**Holotipo**—**MOZ-PV 1854**, esqueleto casi completo preservado en dos dimensiones, incluyendo el cráneo expuesto en vista lateral derecha, dientes, columna vertebral, cintura escapular y restos de ambos miembros anteriores (Figs. 4.42-4.44).

**Localidad tipo**—Cantera El Ministerio, Los Catutos (38° 47 '40'' S, 70° 10' 05'' O), Zapala, Neuquén, Argentina.

**Procedencia estratigráfica y edad**— Miembro Los Catutos (Titoniano temprano tardío–Titoniano tardío temprano), Formación Vaca Muerta, Jurásico Tardío (Gasparini *et al.*, 2015).

**Especímenes referidos**— **MOZ-PV 103**, porción tridimensional del rostro y mandíbula con dientes (Fig. 4.45A-F); **MOZ-PV 7260**, porción tridimensional del rostro (Fig. 4.45G-H).

**Procedencia geográfica, estratigráfica y edad de los especímenes referidos**— **MOZ-PV 103**, Pampa Trill-Yesera del Tromen, Neuquén. Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior, Titoniano; **MOZ-PV 7260**, Cerro Lotena (39° 10' 52.23''S, 69° 38' 60'' O), Neuquén. Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior, Titoniano.

#### 4.3.6. “*Ancanamunia mendoza*”

##### *Breve reseña histórica*

Desde finales de la década de 1930 hasta fines de los años '50, Carlos Rusconi realizó numerosas exploraciones en diferentes localidades del sur de la provincia de Mendoza. En 1938 fueron hallados restos de ictiosaurios por parte del personal de la Dirección de Vialidad de Mendoza (Rusconi 1938, 1948). Los primeros ejemplares reportados corresponden a dos individuos, uno de ellos representado por 46 centros vertebrales y arcos neurales y el otro por restos mandibulares y de dientes fragmentarios (Rusconi 1938). Sobre la base del primer ejemplar y su comparación con materiales provenientes de la Formación Río Belgrano (Santa Cruz) descritos por von Huene (1925), el autor erigió la especie *Myobradypterygius mollensis*. La información sobre procedencia geográfica de estos ejemplares es muy escasa ya que Rusconi (1938) sólo detalla que los restos vertebrales “fueron encontrados a pocos de metros del puente o pasarela, situado a 12 kilómetros antes de los baños de Los Molles, en el departamento de Malalhué”, y que los restos mandibulares “fueron encontrados a unos 4 kilómetros más al Este del puente en construcción, o ‘Puente del ictiosaurio’”.

En 1940 Rusconi da a conocer una nueva especie de ictiosaurio del Jurásico de Mendoza. Esta nueva especie, *Myobradypterygius mendozanus* Rusconi, 1940, fue creada a partir de restos más completos que los de *Myo. mollensis*, y consta de 40 centros vertebrales, costillas y elementos del miembro anterior. Nuevamente, Rusconi (1940) vuelve a comparar estos restos con los de *Myobradypterygius hauthali* von Huene, 1927, concluyendo en que la nueva especie difería de la descrita por von Huene en la forma y tamaño del húmero. Lamentablemente, la procedencia del holotipo de *Myo. mendozanus*

también es imprecisa, habiendo indicado Rusconi (1940) que este fue hallado en “Bardas Blancas, a 200 metros al Norte del Puente del Río Grande, distrito de Malalhué”.

En 1942, Rusconi presenta nuevos detalles sobre la anatomía del ejemplar correspondiente a *Myobradypterygius mendozanus*, el cual para ese entonces se encontraba en un estado de preparación más avanzado. Estas nuevas características llevaron a Rusconi a reasignar las especies halladas en el sur de Mendoza del género *Myobradypterygius*, al nuevo género *Ancanamunia* Rusconi, 1942. Allí también designa a la especie *Ancanamunia mendozana* (= *Myobradypterygius mendozanus*) como la especie tipo del género.

Finalmente en 1948, Rusconi da a conocer el material completo correspondiente al holotipo de *Ancanamunia mendozana*. Cabe destacar que en las contribuciones de los años 1940 y 1942, el material referido a *An. mendozana* fue parcialmente ilustrado, pero su número de colección no fue brindado. De acuerdo con Fernández (1997:480), las ilustraciones y medidas proporcionadas para el tipo de *An. mendozana* en 1940 por Rusconi, parecen indicar que se trata del ejemplar N°119 de la publicación del año 1948. Allí, además de las vértebras y miembro anterior, se detalla la anatomía de restos craneanos, dentales y de la cintura escapular, y además se da a conocer un individuo juvenil de la misma especie.

Fernández (1997), basándose en la morfología del miembro anterior del ejemplar N°119, sinonimizó *Ancanamunia* con *Ophthalmosaurus*. Posteriormente, McGowan y Motani (2003) consideraron que *An. mendozana* corresponde a un sinónimo de *Baptanodon natans*.

Esta hipótesis de *Ancanamunia mendozana* como sinónimo de *Ophthalmosaurus/Baptanodon* se ha mantenido en la literatura posterior (e.g. Fernández 2007b), aunque su argumentación requiere de una revisión exhaustiva por diferentes motivos. Entre estos cabe destacar la reciente revisión y redescrición del material británico referible a *Ophthalmosaurus* efectuada por Moon y Kirton (2016), y el hecho de que durante el transcurso de este proyecto de tesis doctoral, el autor ha revisado de primera mano el material tipo correspondiente a *An. mendozana*. La revisión de este ejemplar permite soportar la idea sugerida por Fernández (2007b) de que el holotipo podría estar compuesto por más de un individuo (=quimera).

En este contexto, en la presente sección se procederá a redescubrir el holotipo de *An. mendozana* y discutir las evidencias que señalan que estos materiales corresponden a un oftalmosáurido que hasta el momento no puede ser determinado a nivel genérico.

### **Ophthalmosauridae indet.**

Figuras 4.46-4.51

*Myobradypterygius mendozanus* Rusconi, 1940: 3, fig. 1.

*Ancanamunia mendozana* Rusconi, 1942: 3.

*Ancanamunia mendozana*: Rusconi 1948: 78, figs. 13-67.

*Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874: Fernández 1997: 480.

*Ophthalmosaurus natans* Marsh, 1879: McGowan y Motani 2003:115.

*Ophthalmosaurus* sp.: Fernández 2007b:283.

### **DESCRIPCIÓN**

#### *Consideraciones sobre el estado y composición del ejemplar N°119*

El estudio de los materiales que componen el ejemplar N°119 (MCNAM-PV 119 de aquí en adelante) depositado en la colección de paleontología del Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “J.C. Moyano” (Mendoza) fue realizado por parte del autor de esta tesis durante el mes de abril de 2018.

Durante el trabajo de reconocimiento de los elementos óseos preservados, se observó que varios han sido reconstruidos y/o completados con diferentes sustancias, tales como resina plástica y yeso. Lamentablemente en algunos casos estas reconstrucciones indican más bien un criterio estético que anatómico, lo cual se evidencia en la morfología atípica de ciertos elementos.

De forma semejante, el estado de preservación varía entre los diferentes elementos, en un rango que abarca una excelente preservación tridimensional como el caso del cuadrado a elementos severamente deformados y sólo preservados en dos dimensiones, como en el caso de la mandíbula. Este hecho parece estar indicando que la hipótesis planteada por Fernández (2007b) de que el MCNAM-PV 119 es una “quimera” compuesta por al menos dos individuos es correcta.

**Cráneo—**

*Rostro/mandíbula.* Un bloque rotulado bajo el número de colección N°119 contiene varios fragmentos de forma tabular y preservados en dos dimensiones (Fig. 4.46). Este bloque fue originalmente ilustrado por Rusconi (1948: fig. 15) y del mismo no se encuentran menciones en trabajos previos. En esa misma contribución, dicho bloque contiene dientes ilustrados junto a los fragmentos del rostro y/o mandíbula (Fig. 4.46A). La inspección detallada de este ejemplar revela que dichos dientes no existen en este material, y no hay ningún indicio de que estos se hayan perdido en algún momento posterior a su publicación (Fig. 4.46B-C). También cabe destacar que la ilustración de los dientes (Rusconi 1948: fig. 16) muestra una morfología de la corona atípica para un oftalmosáurido, siendo ésta extremadamente aguda y de aspecto acicular.

*Cuadrado.* El cuadrado izquierdo está preservado completo en tres dimensiones (Fig. 4.47). Este elemento presenta la forma típica de “C”. Sobre la superficie lateral, por encima de la región correspondiente al surangular del cóndilo articular, aparece una pequeña muesca que representa a la faceta para el cuadrado yugal (Fig. 4.47A). La lamela occipital, de forma triangular, está bien desarrollada en la región dorsal del cuadrado (Fig. 4.47A-B, D). En vista posteromedial, aproximadamente a la altura media del elemento y cercanamente al foramen cuadrado, hay una profunda depresión en la superficie que representa la faceta estapedial (Fig. 4.47B). En la región ventral, el cóndilo articular presenta un desarrollo discreto y se encuentra diferenciado en dos regiones: una medial de mayor tamaño para la articulación con el hueso articular y una lateral menos desarrollada para la articulación con el surangular (Fig. 4.47C).

*Supraoccipital.* El supraoccipital está casi completo, de manera tridimensional y fracturado en cuatro partes (Fig. 4.48). Tanto en vista anterior como posterior el supraoccipital presenta la forma típica de arco redondeado y convexo dorsalmente, a partir del cual se desarrollan ventralmente dos procesos para la articulación con los exoccipitales (Fig. 4.48A-D). La superficie anterior presenta dos surcos profundos y de textura rugosa, correspondientes a las facetas de articulación para los parietales (Fig. 4.48A, C). Anterolateralmente, la superficie presenta una depresión triangular que representa la impresión de la cápsula ótica (Fig. 4.48E-F). Los procesos exoccipitales están bien desarrollados, presentando un ancho equivalente a la altura del arco dorsal. Estos se disponen de forma divergente uno con respecto del otro (Fig. 4.48A-D). Sobre las superficies laterales, aproximadamente a la altura media, el supraoccipital presenta un

par de forámenes de forma circular, que son continuos hasta llegar a la superficie interna (medial) del elemento (Fig. 4.48D).

### **Cintura escapular—**

*Escápula.* La escápula izquierda está preservada parcialmente, gran parte de la misma ha sido reconstruida con resina plástica (Fig. 4.49). Las únicas regiones que parecen intactas son los extremos proximal y distal, lamentablemente al momento de unir las con resina fueron orientadas incorrectamente resultando en una morfología atípica para este elemento. Así también, el grosor y forma de la región distal (Fig. 4.49C) resultan incompatibles con la de cualquier otro ofthalmosáurido, pudiendo ésta no corresponder a un fragmento de escápula. Por dicho motivo sólo la región proximal puede ser descrita con seguridad.

La región proximal de la escápula está expandida anteroposteriormente, tomando la forma de un abanico (Fig. 4.49A-B). La superficie ventral de esta región es fuertemente rugosa, indicando la presencia de una gruesa capa de cartílago *in vivo*. En esta superficie se distinguen tres zonas: una posterior que representa la contribución de la escápula a la fosa glenoidea, una media que es la faceta articular para el coracoides y una anterior que forma el margen ventral del acromion. La contribución a la fosa glenoidea de la escápula es la más ancha de estas tres zonas y la que presenta mayor extensión anteroposterior (Fig. 4.49D). La faceta para la articulación con el coracoides es la región más estrecha y corta de las tres. Estas dos zonas no presentan límites definidos y sus superficies son continuas. Finalmente, la región anterior que comprende al acromion, está fuertemente inclinada en dirección lateral con respecto a las otras dos, resultando en una forma de “S” para la superficie ventral de la escápula.

### **Miembro anterior—**

#### *Aspectos generales*

Los elementos preservados del miembro anterior en el ejemplar MCNAM-PV 119 fueron encontrados y extraídos de un único bloque (Rusconi 1948: 127).

*Húmero.* El húmero izquierdo se encuentra parcialmente preservado gran parte de la diáfisis y la superficie dorsal fueron reconstruidas con yeso y resina plástica (Fig. 4.50). A diferencia de la escápula, aquí las extremidades del elemento corresponden sin lugar a dudas al húmero. En vista proximal, el extremo proximal del húmero tiene forma

rectangular y la superficie es densamente irregular y rugosa, indicando una cobertura cartilaginosa que se extiende sobre la superficie proximal de la cresta deltopectoral (Fig. 4.50A). En vista anterior, el húmero presenta su mitad proximal fuertemente expandida a modo de abanico, debido al conspicuo desarrollo de la cresta deltopectoral sobre la cara ventral (Fig. 4.50E). En el extremo distal se puede apreciar parte de la superficie de la faceta articular para el elemento anterior accesorio, como resultado de la inclinación en dirección proximal de la misma (Fig. 4.50B, E). El extremo distal del húmero tiene un mayor desarrollo anteroposterior que el extremo proximal (Fig. 4.50C-D). Sobre la superficie ventral, la robusta cresta deltopectoral se ubica en la región anteroproximal y tiene forma triangular. La extensión en dirección distal de esta cresta es relativamente corta, desaparece antes de alcanzar la mitad distal del húmero (Fig. 4.50D). En vista distal, el húmero presenta tres facetas articulares: una anterior para el elemento anterior accesorio, una media para el radio y una posterior para la ulna (Fig. 4.50B). Las tres facetas están separadas por medio de crestas bajas que corren en sentido dorsoventral y la superficie de las mismas es irregular, marcando una capa cartilaginosa sobre estas facetas (Fig. 4.50B). La faceta para el elemento anterior accesorio es triangular y en vista ventral o dorsal se aprecia que la misma presenta una inclinación en dirección proximal (Fig. 4.50C-D). Dicha faceta es la de menor extensión anteroposterior. La faceta radial es la de mayor extensión tanto dorsoventral como anteroposterior (Fig. 4.50B). Esta tiene forma subrectangular y la superficie está orientada en dirección distal (Fig. 4.50B-C). Finalmente, la faceta ulnar tiene forma de “D” con el margen posterior convexo y redondeado (Fig. 4.50B, F). En vista dorsal o ventral, esta faceta está inclinada en dirección proximal (Fig. 4.50C-D).

*Zeugopodio.* Sólo se preservaron completos el radio y la ulna (Fig. 4.51). El radio es ovalado, con el eje anteroposterior más largo que el próximodistal. A excepción de las superficies dorsal y ventral, el resto del elemento está cubierto por una gruesa capa de tejido conectivo (Fig. 4.51A-B). La región proximal presenta un desarrollo dorsoventral levemente mayor que la porción distal (Fig. 4.51B). La ulna presenta mayores dimensiones que el radio y, a diferencia de éste, el eje anteroposterior es equivalente al próximodistal, lo que le otorga forma circular (Fig. 4.51C). En vista proximal, el desarrollo dorsoventral de la región anterior es marcadamente mayor que el de la región posterior. El margen posterior de la ulna está sumamente comprimido y toma el aspecto de una delgada hoja de hueso (Fig. 4.51D).

## DISCUSIÓN

### *MCNAM-PV 119 como ejemplar de Ophthalmosaurus icenicus/ Baptanodon natans*

Desde la década de 1990 en adelante, todas las publicaciones en las que se ha hecho alusión a “*Ancanamunia mendozana*”, han coincidido en que este taxón representa un sinónimo junior de *Ophthalmosaurus icenicus* (Kirton 1983; Fernández 1997, 2007b; Moon y Kirton 2016) o de *Baptanodon natans* (= *O. natans*) (McGowan y Motani 2003). También ha de señalarse que *O. icenicus* y *B. natans* son formas muy similares y su separación en géneros diferentes sigue siendo motivo de debate (e.g. McGowan y Motani 2003; Fernández y Campos 2015; Moon y Kirton 2016; Paparella *et al.*, 2017). Independientemente de dicha discusión taxonómica, es importante notar que la argumentación (cuando presente) a favor de la sinonimia de “*An. mendozana*” con *O. icenicus/B. natans* se basó en regiones del esqueleto, como el miembro anterior, que se consideran de gran plasticidad morfológica (Campos *et al.*, 2021b) y que además no han sido citadas como fuente de caracteres que permitan la distinción entre *O. icenicus* y *B. natans* (Moon y Kirton 2016, 2018). Por este motivo y a los fines de esta discusión, hacer una distinción sobre a cuál de las dos especies citadas es más afín el ejemplar MCNAM-PV 119 carece de relevancia. Kirton (1983) sugirió que en la contribución de Rusconi (1948) el autor mostró que el miembro anterior de “*Ancanamunia*” presentaba caracteres diagnósticos de *Ophthalmosaurus*. Sin embargo, esta afirmación no fue argumentada explícitamente. Siguiendo un razonamiento similar, Fernández (1997) sugirió que la morfología del miembro anterior de “*Ancanamunia mendozana*” era equivalente a la de *O. icenicus*. En este caso, la autora hace especial referencia al radio y las falanges. El problema con este argumento es que la morfología de estos elementos no es diagnóstica de ningún género o especie. Cabe destacar que si bien Rusconi (1948: fig. 69) figuró una falange y mencionó que son muy pocos los restos que se han encontrado de las mismas, el autor de esta tesis no fue capaz de dar con dicho material durante su estadía en el Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “J. C. Moyano”. McGowan y Motani (2003) consideraron que “*Ancanamunia mendozana*” era un sinónimo junior de *B. natans* y que los materiales descritos por Rusconi (1940, 1942) representaban la extensión geográfica de este taxón sobre las márgenes suroccidentales del Paleopacífico. Sin embargo, no presentan ningún argumento para considerar esta propuesta taxonómica. Adicionalmente, mencionan que dichos restos son de edad calloviana, extendiendo el biocrón de la especie *B. natans* desde el Jurásico Medio al Jurásico Superior. Fernández (2007b), menciona que

el húmero, los elementos del zeugopodio y las falanges del MCNAM-PV 119 muestran las características diagnósticas de *Ophthalmosaurus*. Nuevamente, esta afirmación no es considerada válida, ya que los elementos del miembro anterior por separado no son diagnósticos a nivel genérico o específico en ningún oftalmosáurido. Finalmente, Moon y Kirton (2016) consideran que “*An. mendozana*” es sinónimo junior de *O. icenicus*, aunque no brindan una justificación explícita para esta observación.

Como puede apreciarse, las opiniones sobre la afinidad del ejemplar MCNAM-PV 119 giran alrededor de sólo dos candidatos posibles, aunque la justificación de las mismas es escasa o nula. Otros factores tales como el desconocimiento sobre partes figuradas en los trabajos de Rusconi (1940, 1942, 1948) que no pudieron ser halladas (falanges, dientes), reconstrucción errónea de ciertos elementos (escápula, húmero), la posibilidad de que el MCNAM-PV 119 sea una “quimera” o la identificación errónea de algunos elementos [Rusconi (1948) malinterpretó al cuadrado como un coracoides y al supraoccipital como la región posterior de los dos supratemporales] posiblemente guiaron estas observaciones.

#### *MCNAM-PV 119 como un Ophthalmosauridae*

Los elementos analizados aquí comprenden restos craneales y apendiculares. Lamentablemente, los restos craneales son escasos y no permiten una identificación por debajo del nivel de familia. Los restos apendiculares, aunque más abundantes que los craneales, presentan dos aspectos conflictivos al momento de buscar la afinidad taxonómica de los mismos. Por un lado, como ya se ha mencionado, tanto la escápula como el húmero están reconstruidos lo cual limita en gran parte la búsqueda e identificación de caracteres diagnósticos. Por otro lado, aquellos elementos o parte de los mismos sobre cuya anatomía no se tienen dudas, no son diagnósticos. Tal vez el más importante de estos es el húmero, el cual es una fuente importante de caracteres taxonómicos, pero que por sí mismo no es diagnóstico de ningún género (Delsett *et al.*, 2019), con *Arthropterygius* como posible excepción. Asimismo, recientemente el autor de esta tesis y colaboradores, han sugerido que diferentes linajes de oftalmosáuridos han evolucionado formas muy semejantes de húmeros, lo cual reduce la utilidad taxonómica de los restos cuando aislados (Campos *et al.*, 2021b).

#### **4.3.7. “*Platypterygius*”/*Myobradypterygius hauthali***

*Historia taxonómica*

“*Platypterygius*” *hauthali* von Huene, 1927 representa la primera y única especie de ictiosaurio oftalmosáurido descrita en Argentina cuyos restos han sido recuperados de la Formación Río Belgrano (Santa Cruz, Argentina).

La primera mención en la literatura de los materiales sobre los cuales este taxón fue erigido corresponde a von Huene (1925). Allí el autor describe restos de la columna vertebral y miembros anteriores (MLP 79-I-30-2) de un individuo hallado en el Cerro Belgrano, cercano al Lago Belgrano (Santa Cruz). A partir de la forma y disposición de los elementos de los miembros anteriores, von Huene reconstruyó gran parte del miembro anterior (von Huene 1925: fig. 5) e identificó dos características principales: la presencia de al menos siete dígitos y un elemento intermedio que distalmente poseía dos facetas articulares a partir de las cuales se desarrollaban dos dígitos. Con base en esta última característica, von Huene (1925) sugirió que el material argentino era afín al género *Myopterygius* von Huene, 1922, debido a que la especie *Ichthyosaurus kokeni* Broili, 1908 (= *Myopterygius kokeni sensu* von Huene 1922: 98) del Hauteriviano de Alemania, presentaba un intermedio de igual condición. Sin embargo, von Huene se abstuvo de asignar formalmente estos materiales a algún género o especie. Dos años más tarde, von Huene (1927) describiría nuevos restos apendiculares, que en esta ocasión contaba con un húmero (MLP 79-I-30-1). Debido a que los elementos distales al húmero de este ejemplar eran virtualmente idénticos a los del MLP 79-I-30-2, incluyendo un intermedio que llevaba distalmente dos facetas articulares, von Huene concluyó en que pertenecían al mismo género. Sin embargo, las características del húmero, en específico el número de facetas articulares distales, eran incompatibles con las del húmero de *Myopterygius*. Por este motivo, el autor erigiría el nombre *Myobradypterygius hauthali* von Huene, 1927 para la recepción de estos materiales.

Las siguientes contribuciones en las cuales esta especie sería mencionada, estaban abocadas a temáticas tales como la diversidad de los reptiles marinos mesozoicos o los tetrápodos de la Argentina (Bonaparte 1978; Gasparini y Goñi 1990), o la sistemática de los ictiosaurios (e.g. Maisch y Matzke 2000), algunas de ellas con especial atención a las formas cretácicas (McGowan 1972). Fue en esta última contribución, que la especie *Myobradypterygius hauthali* fue reasignada al género “*Platypterygius*” (McGowan 1972b: 17). Cabe destacar que en ninguna de las publicaciones mencionadas existe una

argumentación explícita o redescipción que abogue por considerar a los materiales estudiados por von Huene (1925, 1927) como pertenecientes a dicho género.

Finalmente, Fernández y Aguirre-Urreta (2005) redescibieron los materiales estudiados por von Huene (1925, 1927) y concluyeron en que esta especie posee una combinatoria única de caracteres que permiten diferenciarla del resto de las especies del género.

En la presente sección se redescibe el ejemplar tipo y el ejemplar referido y se brinda una discusión presentando los argumentos a favor de la retención de este taxón como válido, y aquellos que abogan por retener *Myobradypterygius hauthali*.

***Myobradypterygius* von Huene, 1927**

*Platypterygius* von Huene, 1922: McGowan 1972: 17; Maisch y Matzke 2000: 81; McGowan y Motani 2003: 118.

**Especie tipo por monotipia**— *Myobradypterygius hauthali* von Huene, 1927.

**Diagnosis**—igual a la de la especie tipo y única conocida.

***Myobradypterygius hauthali* von Huene, 1927**

Figuras 4.52-4.54

*Platypterygius hauthali* McGowan 1972b: 17.

*Platypterygius hauthali* Gasparini y Goñi 1990: 17.

*Platypterygius hauthali* Fernández y Aguirre-Urreta 2005: 584.

**Diagnosis revisada**— Oftalmosáurido caracterizado por la siguiente combinación única de estados de caracteres: húmero con tres facetas distales para la articulación de un elemento anterior accesorio al radio, el radio y la ulna; intermedio de forma hexagonal articulando distalmente con dos carpales distales; al menos siete dígitos en el miembro anterior.

**Holotipo**— **MLP 79-I-30-1**, húmero izquierdo y parte del zeugopodio y autopodio de los miembros anteriores (Figs. 4.52-4.53)

**Localidad tipo**—Cerro Belgrano, provincia de Santa Cruz, Argentina.

**Procedencia estratigráfica y edad**—Formación Río Belgrano, Cretácico Inferior, Barremiano temprano (Aguirre-Urreta 2002).

**Especímenes referidos**—MLP 79-I-30-2, centros vertebrales y laja conteniendo a ambos lados restos de los miembros anteriores (Fig. 4.54).

**Procedencia geográfica, estratigráfica y edad de los especímenes referidos**—MLP 79-I-30-2, Cerro Belgrano, provincia de Santa Cruz. Formación Río Belgrano, Cretácico Inferior, Barremiano temprano (Aguirre-Urreta 2002).

## DESCRIPCIÓN

**Estado de preservación.** Los materiales preservados en lajas se han conservado principalmente como impresiones sobre el sedimento, incluyendo en algunos casos porciones de hueso (Figs. 4.53-4.54). El húmero se preservó tridimensionalmente y casi completo, faltando parte de la superficie del proceso dorsal y de la cresta deltopectoral (Fig. 4.52).

### **Miembro anterior**—

*Húmero.* En vista proximal, la superficie del húmero es completamente irregular, evidenciando la presencia de tejido cartilaginoso en vida (Fig. 4.52A). En vista dorsal, el proceso dorsal nace cercanamente al margen posterproximal del húmero y se extiende de forma oblicua en dirección anterodistal hasta superar la mitad proximal del mismo. Dicho proceso está muy bien desarrollado, ocupando gran parte de la superficie dorsal del húmero (Fig. 4.52C). Ventralmente, la superficie de la cresta deltopectoral está erodada. Sin embargo, es posible apreciar que la misma se ubica cercanamente al margen anterior del húmero (Fig. 4.52D). En vista distal, este elemento presenta tres facetas articulares que se disponen de forma anteroposterior: una anterior para el elemento anterior accesorio, una media para el radio y una posterior para la ulna (Fig. 4.52B). En todos los casos estas facetas presentan mayor extensión dorsoventral que anteroposterior. La faceta anterior es la que presenta el menor desarrollo anteroposterior y tiene forma de “D”, con su margen anterior convexo. La faceta radial es la de mayor extensión dorsoventral y anteroposterior y presenta una forma cuadrangular. Finalmente, la faceta ulnar presenta una forma similar a aquella para el elemento anterior accesorio, pero con el margen posterior convexo. Tanto en vista ventral como dorsal, la faceta ulnar presenta

la superficie articular orientada en dirección distal y no se encuentra inclinada en dirección posteroproximal.

*Zeugopodio.* El zeugopodio se ha preservado parcialmente en ambos ejemplares (MLP 79-I-30-1 y MLP 79-I-30-2). Sin embargo la región más proximal del mismo así como el elemento anterior accesorio completo, no se están preservados, por lo cual no es posible identificar los elementos zeugopodiales de forma inequívoca.

En el ejemplar tipo solamente se ha preservado la región proximal de un único elemento del zeugopodio, que articula distalmente con el intermedio y con otro carpal proximal, y posterior/anteriormente articula con otro elemento del zeugopodio o con el pisiforme (Fig. 4.53). En el ejemplar MLP 79-I-30-2 se han preservado dos elementos que con seguridad pertenecen al zeugopodio, de los cuales uno preserva el contorno casi completo y el otro sólo de forma parcial. El elemento mejor preservado tiene forma hexagonal y se encuentra más desarrollado en sentido anteroposterior que proximodistal. Este elemento preserva cinco facetas articulares: una proximal y de mayor tamaño para articular con el húmero, una medial para el otro elemento del zeugopodio y tres distales para el intermedio, un carpal proximal (radial/ulnar) y el elemento inmediatamente distal al elemento anterior accesorio o el pisiforme (Fig. 4.54). Es interesante notar que además de estas facetas articulares, este elemento presenta un margen libre, es decir, que no articula con ningún otro elemento, por lo cual tentativamente podría inferirse que se trata de la ulna. Esto se debe a que el húmero presenta tres facetas articulares distales (Fig. 4.52B), de las cuales una es anterior al radio, lo que indica que cuando el miembro estaba completo, el radio estaba completamente rodeado por otros elementos (húmero, elemento anterior accesorio, radial, intermedio y ulna). En el caso de la ulna, esta debería de haber quedado con parte de su margen posterior libre y sin contactos. Lamentablemente, la laja que contiene estos elementos está incompleta en la región libre del elemento zeugopodial que podría ser la ulna, por lo cual la identidad del mismo no puede ser precisada con seguridad.

*Carpales proximales.* En el ejemplar MLP 79-I-30-1 se preservó un carpal proximal completo, correspondiente al radial o al ulnar, con forma subpentagonal, y el intermedio de forma incompleta (Fig. 4.46). El intermedio carece de parte de la región proximal, aunque puede apreciarse que tenía una forma hexagonal y un mayor desarrollo en sentido anteroposterior que proximodistal (Fig. 4.53). Distalmente presenta dos facetas

articulares, de desarrollo equivalente, sobre las cuales articulan dos carpales distales (Fig. 4.53).

En el caso del ejemplar MLP 79-I-30-2 tanto el intermedio como un carpal proximal correspondiente al radial o al ulnar se preservaron de forma completa. Tanto la morfología como la disposición de estos carpales son idénticas a las del ejemplar MLP 79-I-30-1 (Fig. 4.47).

*Carpales distales.* En ambos ejemplares los carpales distales preservados son el 2, 3 y 4, aunque dada la imposibilidad de identificar la polaridad anteroposterior del miembro, no es factible identificarlos. Estos elementos son semejantes en tamaño, aunque aquellos dos que articulan con el intermedio presentan un margen proximal convexo, mientras que el que no contacta con el intermedio presenta un margen proximal recto (Figs. 4.53-4.54).

*Dígitos.* El ejemplar MLP 79-I-30-1 presenta evidencias de que el número mínimo de dígitos era de siete (Fig. 4.53). En el caso de los dígitos primarios, las falanges presentan forma rectangular, con un mayor desarrollo en sentido anteroposterior que proximodistal. En todos los casos se encuentran con una disposición a modo de “*muro de ladrillos*”, casi sin dejar espacios entre una falange y sus elementos inmediatamente adyacentes. Además, cada dígito se encuentra dispuesto de forma columnar, en la cual el metacarpal de cada dígito y las falanges distales a este se disponen formando una hilera. La morfología de las falanges y demás elementos que componen los dígitos accesorios, varía con respecto a la de los dígitos primarios. En este caso los elementos presentan un mayor desarrollo en sentido próximodistal que anteroposterior y tienen en la mayoría de los casos forma subhexagonal (Figs. 4.53-4.54).

## DISCUSIÓN

### ***MLP 79-I-30-1 y MLP 79-I-30-2 como ejemplares de “Platypterygius”***

Muy probablemente, “*Platypterygius*” sea el género de ofthalmosáurido más comúnmente discutido, y un “equivalente” cretácico de los géneros *Ichthyosaurus* y *Ophthalmosaurus*, en lo que concierne al número de especies/ejemplares que históricamente se le han atribuido (e.g. von Huene 1922; Kuhn 1946; Romer 1968; McGowan 1972b; Mazin 1982; Wade 1984, 1990; Efimov 1997; Páramo 1997;

Arkhangelsky 1998; Arkhangelsky *et al.*, 2008; Kolb y Sander 2009; Maisch 2010; Páramo *et al.*, 2021).

“*Platypterygius*” ha sido tradicionalmente el género al cual se han asignado la mayoría de las especies cretácicas de ictiosaurios, principalmente por motivos de practicidad a la hora de clasificar material fragmentario proveniente de Eurasia (Bardet *et al.*, 2016). De forma similar, muchos ejemplares provenientes de Gondwana fueron asignados a este taxón, incluyendo nuevas especies (e.g. McGowan 1972b; Páramo 1997; Fernández y Aguirre-Urreta 2005; Pardo Pérez *et al.*, 2012, 2015; Cortés y Páramo 2018; Maxwell *et al.*, 2019). Así, la ocurrencia más antigua de este género es en el Barremiano temprano (“*Platypterygius*” *hauthali*) y las más reciente a finales del Cenomaniano (“*Platypterygius*” *kiprijanoffi*), resultando en un biocrón de aproximadamente 35 millones de años. Al obviar la “ventaja pragmática” de esta forma “tradicional” de proceder al momento de discutir las afinidades de un ejemplar cretácico incompleto, no existen argumentos robustos que permitan sostenerla. Esto se debe principalmente a dos motivos. En primer lugar, la no-monofilia de “*Platypterygius*” ha sido recuperada en todos los análisis filogenéticos llevados a cabo en la última década, a excepción de la contribución desarrollada por Maxwell *et al.* (2019). Adicionalmente, los resultados del análisis filogenético llevados a cabo en esta tesis, argumentan en contra de la monofilia de “*Platypterygius*” (ver capítulo 5).

Por otra parte, si bien se siguen asignando o reestudiando ejemplares de “*Platypterygius*”, ninguna de las contribuciones más recientes brinda una diagnosis del género (e.g. Fischer 2012, 2016; Cortés y Páramo 2018; Maxwell *et al.*, 2019).

Maisch y Matzke (2000) diagnosticaron a “*Platypterygius*” con la siguiente combinatoria de caracteres: adulto de gran tamaño, mayores a los 9 metros; cráneo bajo; rostro largo; órbita pequeña; región postorbital del cráneo grande; maxilar extremadamente largo anteriormente; dentición fuerte; raíces de los dientes de forma cuadrangular en sección transversal; narina externa subdividida; septomaxilar bien osificado; escamoso ausente; cóndilo occipital semiesférico; área extracondilar extremadamente reducida; atlas-axis co-osificado con un tercer centro cervical; intercentros no diferenciados; húmero con proceso dorsal muy desarrollado; dos o tres facetas distales en el húmero; dígitos accesorios anteriores y posteriores bien desarrollados; todos los elementos apendiculares fuertemente engrosados formando un

patrón de mosaico compacto como en *Ichthyosaurus*; pelvis y miembro posterior poco conocidos, pero aparentemente extremadamente reducidos; pedúnculo caudal corto.

Todas estas características se encuentran ampliamente distribuidas entre los ofthalmosáuridos cretácicos de Eurasia y Gondwana (e.g. Páramo 1997; Fischer *et al.*, 2011a, 2014a, 2014c, 2016; Zammit 2012; Fischer 2016; Cortéz y Páramo 2018). Un patrón semejante de caracteres también fue propuesto por Fischer *et al.* (2012), para la diagnosis del grupo *Platypterygiinae*, lo cual refleja la amplitud en la distribución de estas características que, adicionalmente, también se encuentran en *platypterygiinos* jurásicos (e.g. Druckenmiller *et al.*, 2012; Zverkov y Efimov 2019).

McGowan y Motani (2003) brindaron una diagnosis diferente a la mencionada previamente: húmero con dos facetas distales para el radio y la ulna; faceta radial, la más pequeña, inclinada oblicuamente con respecto a la faceta ulnar, de modo que su margen posterior queda en una posición más proximal que su margen anterior; ulna más ancha que el radio; no menos de siete dígitos; más de un dígito accesorio preaxial y postaxial; elementos pre y postaxiales con forma de medialuna, posiblemente contactando el húmero por medio de pequeñas facetas; el intermedio no contacta al húmero; falanges característicamente rectangulares, excepto las de la región distal; entre 25 y 30 elementos conformando el dígito más largo; numerosos dientes robustos, no reducidos y bien implantados en el surco alveolar; órbita pequeña, con un índice orbital  $<0,20$ ; rostro largo, con índice rostral  $>0,66$ ; maxilar largo y delgado, extendiéndose anteriormente más allá de las narinas externas; narinas externas retraídas, con índice prenarial  $>0,52$ ; pequeño foramen prenarial, posiblemente presente, anterior a las narinas externas; área extracondilar del basioccipital no extensa y pobremente diferenciada del cóndilo; superficie anterior del basioccipital plana, oblicua e inclinada anteroventralmente; proceso anterior del basioccipital ausente.

Los caracteres propuestos por McGowan y Motani (2003) tampoco son exclusivos de las especies señaladas por estos autores como pertenecientes a "*Platypterygius*" (e.g. Fischer *et al.*, 2011a; Zverkov y Grigoriev 2020), o no están presentes en todas las especies. Por ejemplo, en el caso de "*Pl.*" *hauthali* si bien existen al menos siete dígitos (Figs. 4.53-4.54), el húmero presenta tres facetas distales bien desarrolladas (Fig. 4.52B), la faceta radial, que es la más desarrollada, no está inclinada y su superficie apunta en dirección distal. De esta forma, sólo dos de las características del esqueleto apendicular de la diagnosis de "*Platypterygius*" de McGowan y Motani (2003) están presentes en los

ejemplares MLP 79-I-30-1 y MLP 79-I-30-2 (siete dígitos en el miembro anterior y ausencia de contacto entre el intermedio y el húmero). Estos caracteres también están presentes en *Sveltonectes insolitus*, *Maiaspondylus lindoei* y *Caypullisaurus bonapartei*, por lo cual son insuficientes para referir un ejemplar a “*Platypterygius*”.

Sumado a estas problemáticas, otro de los inconvenientes y dificultades para definir a “*Platypterygius*” es que el holotipo y único ejemplar de su especie tipo del género, “*Platypterygius platydactylus* (Broili, 1907), fue destruido durante la Segunda Guerra Mundial.

Finalmente, cabe destacar que la taxonomía de “*Platypterygius*” también se ve obstaculizada desde un punto de vista de la convergencia ecológica, debido a que hacia finales del Cretácico Temprano y comienzos del Cretácico Tardío (Albiano–Cenomaniano) los ofthalmosáuridos estaban mayoritariamente representados por el gremio de los “predadores tope”, grupo cuyas características distintivas también se presentan en casi todas las especies de “*Platypterygius*” (Fischer 2016; Fischer *et al.*, 2016).

En este contexto, es que la mayoría de los grupos de trabajo abocados al estudio de los Ophthalmosauridae considera a dicho género como un taxón “cesto de basura” (Fernández y Campos 2015; Bardet *et al.*, 2016; Fischer 2016; Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020, 2021b). Consecuentemente y, de acuerdo con las opiniones más recientes sobre este tópico, la referencia de cualquier ejemplar al género “*Platypterygius*” ha de ser evitada, hasta no brindarse las definiciones filogenética y estratigráfica para el mismo (Fischer 2016; Fischer *et al.*, 2016).

#### ***MLP 79-I-30-1 y MLP 79-I-30-2 como Myobradypterygius hauthali***

La combinatoria de caracteres presente en el húmero y los elementos distales a éste en *Myobradypterygius hauthali* es única y no se ha reportado en ningún ofthalmosáurido jurásico o cretácico. Ninguna de las especies actualmente posicionadas dentro del género “*Platypterygius*” presenta un intermedio hexagonal con dos facetas distales subiguales, aunque algunas de ellas si presentan tres facetas distales en el húmero, como “*Pl.*” *americanus* y “*Pl.*” *australis* (Fig. 4.55A-B), aunque, en el primer caso, la faceta para un elemento accesorio es posterior a la ulna y no anterior al radio como en *Myo. hauthali* (Fernández y Aguirre-Urreta 2005; Maxwell y Kear 2010; Zammit *et al.*, 2010). A su vez, la especie “*Pl.*” *platydactylus* cuenta únicamente con dos facetas distales en el húmero y la especie “*Pl.*” *hercynicus* presenta cuatro (Fig. 4.55C-D) (Broili 1907;

Kolb y Sander 2009; Maxwell *et al.*, 2019). Finalmente, la especie “*Pl.*” *ochevi* presenta las mismas facetas que *Myo. hauthali*, pero su elemento intermedio sostiene únicamente un dígito (Fig. 4.55E).

Por otro lado, ninguno de los taxones cretácicos fuera de aquellos considerados como especies de “*Platypterygius*” presenta la combinación de caracteres apendiculares de *Myobradypterygius hauthali*.

Actualmente se reconocen tres géneros de ofthalmosáuridos que vivieron durante el Berriasiano: *Caypullisaurus*, *Keilhauia* y *Nannopterygius*. El intermedio de *Caypullisaurus* es hexagonal como en el caso de *Myobradypterygius*, aunque en el primero de estos la región distal presenta una única faceta de articulación para el carpal distal 3. En el caso de *Keilhauia*, el húmero presenta tres facetas distales de igual desarrollo (Delsett *et al.*, 2019), mientras que en *Myobradypterygius* la faceta para el elemento anterior accesorio está menos desarrollada que las restantes. Finalmente, *Nannopterygius* presenta un intermedio pentagonal (Moon y Kirton 2018; Zverkov y Jacobs 2021), contrariamente a *Myobradypterygius*.

En el intervalo Hauteriviano–Barremiano sólo se conocen restos apendiculares de los taxones *Sveltonectes* y *Acamptonectes*. El miembro anterior de *Sveltonectes* presenta un intermedio con dos facetas que contactan con dos carpales distales, además de falanges rectangulares dispuestas en un patrón de “*muro de ladrillos*” y dígitos accesorios (Fischer *et al.*, 2011a). Sin embargo, el húmero presenta únicamente dos facetas articulares distales, el intermedio es pentagonal, y el número de dígitos accesorios es menor al de *Myobradypterygius* (Fischer *et al.*, 2011a). El húmero es el único elemento bien preservado y conocido del miembro anterior de *Acamptonectes*. Este elemento presenta tres facetas distales (Fischer *et al.*, 2012), al igual que *Myobradypterygius*, aunque en el primer caso la faceta para el elemento anterior accesorio es notoriamente más pequeña que las dos restantes para el radio y la ulna, y la faceta ulnar está fuertemente inclinada en dirección proximoposterior (Fischer *et al.*, 2012). Adicionalmente, la única falange preservada en el holotipo de *Acamptonectes* (GLAHM 132588) presenta una morfología ovalada y con márgenes curvos, la cual es inconsistente con cualquier elemento del autopodio conocido en *Myobradypterygius* (Figs. 4.53-4.54).

Finalmente, durante el intervalo Aptiano–Cenomaniano, los taxones que preservan restos comparables con *Myobradypterygius* son *Sisteronia* y *Maiaspondylus*.

El húmero de *Sisteronia* conserva al menos tres facetas distales, dado que su margen distal está incompleto (Fischer *et al.*, 2014a). Además de las facetas para el radio y la ulna, este taxón muestra una faceta posterior a la ulnar para un elemento postaxial (Fischer *et al.*, 2014a), la cual no está presente en *Myobradypterygius* (Fig. 4.52B). Adicionalmente, en *Sisteronia* la faceta ulnar está mucho más desarrollada anteroposteriormente que la radial (Fischer *et al.*, 2014a), mientras que en *Myobradypterygius*, la faceta radial está más desarrollada tanto anteroposterior como dorsoventralmente (Fig. 4.52B).

El género *Maiaspondylus* ha sido recientemente revisado y rediagnosticado por Zverkov y Grigoriev (2021). Allí los autores incluyen en la diagnosis del género la presencia de cuatro facetas distales en el húmero de la especie tipo, *Maiaspondylus lindoei*, lo cual difiere de las tres presentes el húmero de *Myobradypterygius* (Fig. 4.52B). La especie *Maiaspondylus? cantabrigiensis* (Lydekker, 1888) presenta tres facetas distales en el húmero para el elemento anterior accesorio, el radio y la ulna (Fischer 2014; Zverkov y Grigoriev 2020), al igual que *Myobradypterygius*. Sin embargo, el intermedio de este taxón articula distalmente con un único carpal distal (Zverkov y Grigoriev 2020), a diferencia de *Myobradypterygius* (Fig. 4.52B).

Finalmente, cabe destacar especímenes de gran importancia y que potencialmente argumentan a favor del restablecimiento de *Myobradypterygius hauthali*, los cuales fueron hallados en el glaciar Tyndall (Parque Nacional Torres del Paine, región de Magallanes, Chile). En 2012, Pardo Pérez y colaboradores describieron un ejemplar proveniente de la Formación Zapata, el cual consistía en el miembro anterior izquierdo de un oftalmosáurido. Dicho ejemplar fue referido como “*Platypterygius*” sp. basándose en la presencia de varias características presentes en el mismo, que son consistentes con la diagnosis para “*Platypterygius*” propuesta por McGowan y Motani (2003). Posteriormente, Stinnesbeck *et al.* (2014) reportaron un total de 46 individuos hallados en el área del glaciar Tyndall, en estratos correspondientes al intervalo Valanginiano–Hauteriviano. De estos ejemplares varios fueron referidos, la mayoría con dudas, a “*Platypterygius*” *hauthali* (ver Stinnesbeck *et al.*, 2014: tab.1). En dicha contribución, los autores sólo mencionan las interpretaciones acerca de la identidad de los elementos hallados, aunque no hay una descripción e ilustración en detalle de los materiales que justifiquen la afinidad de los mismos con “*Platypterygius*”/*Myobradypterygius hauthali*.

Posteriormente, Pardo Pérez *et al.* (2015) describirían en detalle algunos de los ejemplares mencionados por Stinnesbeck *et al.* (2014). Entre estos, un ejemplar que se

encuentra *in situ* (TY11), tiene preservados restos de los miembros anteriores (Pardo Pérez *et al.*, 2015: fig. 10). Dicho ejemplar fue referido con dudas a “*Platypterygius hauthali*”, sobre la base de la morfología y el patrón de disposición de los elementos recuperados (“*muro de ladrillos*”) y la presencia de numerosos dígitos accesorios pre y postaxiales. Este espécimen preserva la región proximal del miembro cubierta por matriz sedimentaria (Pardo Pérez *et al.*, 2015), por lo cual de momento no es posible evaluar la morfología del húmero y del zeugopodio, y de esta forma confirmar la identidad taxonómica sugerida por los autores.

#### 4.3.8. Ophthalmosauridae cf. *Sumpalla*

**Material**—MLP 83-XI-15-1 (Figs.4.56-4.63). Cráneo parcialmente preservado y articulado, mandíbula derecha articulada, dientes, complejo atlas-axis y centros cervicales, elementos de la cintura escapular y miembro anterior incompleto.

**Procedencia geográfica y edad**—Cerro Lotena, Neuquén. Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior, Titoniano.

#### DESCRIPCIÓN

**Estado de preservación.** El ejemplar MLP 83-XI-15-1 consiste en un cráneo articulado, la mandíbula derecha y parte del postcráneo representado por centros vertebrales y arcos neurales, elementos de la cintura escapular y uno de los miembros anteriores. El largo total preservado del cráneo es de 26 cm, aunque la porción anterior del rostro está incompleta. Se encuentra fuertemente comprimido mediolateralmente dejando expuesta la superficie lateral derecha y parte del techo craneano. Dentro de la órbita, el anillo esclerótico está casi completo, faltando sólo una parte de la región ventral (Fig. 4.56). La mayor parte de la mitad izquierda del cráneo no se ha conservado, por lo que en vista lateral izquierda se aprecia la superficie medial de varios elementos craneanos y mandibulares (Figs. 4.57-4.58). La mandíbula es un poco más larga que el cráneo, con un largo total preservado de 30 cm (Figs. 4.56-4.57). En la región anterior del rostro se preservan varios dientes muy pequeños, varios aún en posición anatómica (Figs. 4.56-4.57, 4.59). Los centros vertebrales preservados se encuentran parcialmente desplazados y contenidos en un bloque que también presenta restos apendiculares (Fig. 4.60). La cintura escapular se preserva incompleta, aunque las clavículas y parte de los coracoides están articulados (Fig. 4.61). El miembro anterior está representado por la mitad posterior

del húmero y elementos del zeugopodio y autopodio (Figs. 4.62-4.63). Cabe destacar que este ejemplar fue preparado con ácido, lo cual afectó negativamente el estado de conservación del mismo, especialmente en la región del cráneo.

### **Cráneo—**

*Premaxilar.* El premaxilar derecho está pobremente preservado, fracturado en múltiples partes, aunque se encuentra aún en posición anatómica. La porción anterior del premaxilar izquierdo también se preserva, aunque está desarticulado de modo tal que se ubica por encima del nasal derecho y con parte de su superficie medial expuesta. Este elemento es alargado y desde su superficie ventral emergen varios dientes pequeños (Figs. 4.56-4.57). Debido a la preservación, la mayor parte de los rasgos anatómicos distintivos de este elemento, como procesos y la *fossa praemaxillaris*, no pueden ser descriptos.

*Maxilar.* El maxilar derecho está expuesto lateralmente debido a que parte del premaxilar derecho no se preservó. La pared lateral del maxilar tiene forma triangular, con un proceso anterior de un largo equivalente al de la narina externa y sobre el cual articula el premaxilar (Fig. 4.56). No es posible indicar si el premaxilar cubría enteramente o no la superficie lateral del proceso anterior. El proceso dorsal ascendente del maxilar (parcialmente conservado) es robusto y en forma de pilar y probablemente contactaba con el nasal dividiendo en dos lóbulos a la narina externa (Fig. 4.56). La superficie lateral del proceso posterior del maxilar está parcialmente cubierta por la porción anterior del yugal por debajo del cuál puede observarse que este proceso alcanza la mitad de la órbita en vista lateral (Fig. 4.56). La extensión del proceso posterior se confirma en vista medial, donde también se aprecia que el lagrimal articula dorsalmente y en una posición justo por detrás de la narina externa. En vista medial el contacto entre el nasal y el maxilar aún se mantiene en la región inmediatamente anterior a la narina externa. Sobre la superficie medial, a la altura de la narina externa, aparecen asociados varios fragmentos delgados de hueso, que aquí son interpretados como parte del palatino derecho (Fig. 4.57). El surco alveolar, que se ubica ventralmente, está relleno de sedimento por lo cual su descripción no es posible, principalmente debido a la naturaleza delicada y frágil del maxilar. Sin embargo, en vista lateral y medial, pueden apreciarse varios fragmentos de dientes maxilares que aún se preservan emergiendo desde dicho surco (Figs. 4.56-4.57).

*Nasal.* El nasal derecho se encuentra relativamente bien preservado en la zona de la narina externa. Su extremo posterior está incompleto mientras que el extremo anterior sólo es visible en vista medial (Figs. 4.56-4.57). En vista lateral este elemento forma el margen dorsal de la narina externa y, a partir de éste, desarrolla un proceso descendente que protruye en la narina externa y que junto con el proceso ascendente del maxilar divide la narina en dos lóbulos (Fig. 4.56). La falta de contacto entre los procesos citados se debe a que el nasal se ha desplazado levemente en dirección posterior. En vista medial la porción anterior del nasal se va haciendo más baja hacia el extremo anterior del rostro, hasta terminar en una punta aguda (Fig. 4.57).

*Lagrimal.* El lagrimal derecho se preserva articulado sobre el maxilar correspondiente, aunque la mayoría de este elemento se vió seriamente deteriorada por la preparación con ácidos. En vista lateral, en la región de la narina externa, la porción anterior del lagrimal forma parte del borde posterior de la misma (Fig. 4.56). En vista medial, el lagrimal se extiende en dirección posterior por debajo de la órbita, mediante un proceso corto que no llega a representar un tercio de la longitud de la órbita (Fig. 4.57).

*Prefrontal.* El prefrontal derecho se preserva parcialmente y en posición anatómica. Este elemento forma la porción anterodorsal del margen de la órbita. La porción dorsal es una lámina de hueso delgada que se dispone dorsalmente en la órbita y que anteriormente se curva en dirección ventral para dar origen a la lámina anterior. Una fractura en el elemento marca aproximadamente el punto de transición entre una lámina y la otra. Sobre la superficie lateral de la porción anterior, se desarrolla una cresta conspicua, que se preserva incompleta y se orienta siguiendo la curvatura del margen de la órbita (Fig. 4.56). La lámina anterior termina antes de alcanzar la narina externa.

*Frontal y parietal.* Partes de ambos elementos se preservan articulados entre sí. Lamentablemente, poco o nada es lo que se conserva de los márgenes de estos huesos, por lo cual la mayoría de sus características anatómicas no pueden evaluarse. En vista medial puede apreciarse que el frontal articula por encima del parietal (Figs. 4.56-4.57).

*Postfrontal.* El postfrontal derecho está fracturado en múltiples partes. La región posterior de este elemento contacta lateralmente con la rama anterior del supratemporal (Fig. 4.56). Esta porción del postfrontal tiene forma ahorquillada, con un proceso dorsal y uno ventral, siendo este último el de mayor desarrollo en dirección posterior. El margen

ventral contacta con el margen dorsal del postorbital. En vista lateral puede apreciarse que una pequeña porción del postfrontal contacta lateralmente con el fragmento preservado del frontal derecho, por lo cual puede inferirse que el frontal participaba del borde anterior de la fenestra temporal superior, al no existir contacto entre el postfrontal y el parietal (Fig. 4.56).

*Supratemporal.* El supratemporal derecho se preserva parcialmente y en posición anatómica. En vista lateral la rama anterior se extiende anteriormente hasta la mitad de la órbita junto con el postfrontal, sobre el cual esta rama articula. La porción posterior de esta rama está cubierta lateralmente por el escamoso y el postfrontal. De esta manera, en vista lateral, no se aprecia contacto entre el supratemporal y el margen posterodorsal del postorbital (Fig. 4. 56). Las restantes ramas de este elemento no se han preservado.

*Escamoso.* El escamoso se preserva articulado, aunque carece de su parte anterior. Este elemento se constituye de una lámina de hueso muy delgada, que contacta lateralmente al supratemporal, ventralmente al cuadrado yugal y anteroventralmente al postorbital (Fig. 4.56). En vista lateral, tiene una forma aproximadamente triangular.

*Postorbital.* El postorbital derecho está completo y articulado. En vista lateral este elemento tiene forma de medialuna y contribuye a formar los márgenes posterior y dorsal de la órbita y, en menor medida, parte del margen ventral. La porción dorsal del postorbital se extiende anteriormente formando un proceso alargado que culmina al alcanzar la mitad de la órbita. Este proceso contacta al postfrontal a lo largo de todo su margen dorsal. La porción ventral del postorbital presenta un desarrollo en dirección anterior menor a la del proceso dorsal, restringiéndose a la región más posterior del margen ventral de la órbita. La mitad dorsal del margen posterior del postorbital contacta con el escamoso y el cuadrado yugal, mientras que la porción ventral lo hace con el yugal. Sobre la superficie lateral de la mitad dorsal del postorbital, se desarrolla una cresta que, de forma similar a la cresta del prefrontal, se curva adoptando la forma general de la órbita (Fig. 4.56).

*Cuadrado yugal.* El cuadrado yugal derecho está completo y articulado, quedando expuesto únicamente en vista lateral (Fig. 4.56). Este elemento se encuentra cubierto dorsalmente por el escamoso, anteriormente por el postorbital y el yugal y ventralmente por el cuadrado. Debido a esto la exposición lateral del cuadrado yugal es muy reducida,

lo cual sumado al poco desarrollo anteroposterior de la porción media del postorbital, resulta en una región postorbital muy estrecha. El margen posterior está libre y forma un borde anguloso que apunta en dirección posterior.

*Yugal.* El yugal derecho está articulado y casi completo, faltándole únicamente una parte del extremo anterior. Los extremos anterior y posterior del mismo no presentan signos de deformación, pero parte de la barra suborbital está deformada, resultando en un yugal atípicamente recurvado ventralmente en esta región de la órbita y con la superficie ventral parcialmente expuesta en vista lateral (Fig. 4.56). El extremo anterior, aunque incompleto, es delgado y articula sobre la superficie lateral del maxilar, cubriendo la mayor parte del proceso yugal de este último. El proceso ascendente muy delgado y se desarrolla en dirección posterodorsal, contactando ampliamente con el postorbital y de forma muy reducida con el cuadrado yugal. La exposición lateral del proceso ascendente es muy reducida.

*Anillo y placas escleróticas.* El anillo esclerótico derecho está muy bien preservado, y sólo carece de unas pocas placas ventrales. Esta estructura se encuentra ocupando la mayor parte del espacio visible lateral de la órbita, y de la misma se han preservado 12/13 placas escleróticas. Estas placas están constituidas por finas láminas de hueso que se disponen de forma imbricada entre sí (Fig. 4.56). El margen interno de las placas es ligeramente curvo y no presenta ondulaciones u otras estructuras distintivas (Fig. 4.49). Por otro lado, la superficie lateral de las placas presenta varias estrías muy pequeñas dispuestas de forma radial (Fig. 4.56). En la región más externa del anillo, las placas se curvan medialmente dándole a este un aspecto de “domo”.

*Cuadrado.* El cuadrado derecho se preserva en posición anatómica y está expuesto tanto en vista lateral como medial (Figs. 4.56-4.57). Este tiene forma de “C”, conformada por la lamella occipital de posición dorsal y la lamella pterigoidea que, junto al cóndilo articular, se ubican en la mitad ventral del cuadrado (Fig. 4.57). La lamella occipital está expuesta en vista lateral, inmediatamente posterior al cuadrado yugal y al escamoso (Fig. 4.49). Allí aparece como una lámina de hueso triangular y, por debajo, se encuentra el proceso anterolateral, que forma parte del cóndilo articular. Este proceso articula con la porción de la fosa glenoidea formada por el surangular. En vista medial la mayor parte de la superficie del cuadrado es inaccesible debido a que está cubierta por porciones de otros elementos, posiblemente del pterigoides derecho. La región anterior del cóndilo articular

contacta con el surangular, mientras que la posterior se inclina en dirección posterodorsal y contacta con la superficie anterior del articular (Fig. 4.57).

*Proótico.* El proótico derecho se preserva parcialmente, con la superficie posterior expuesta en vista medial (Figs. 4.57-4.58). La impresión de la cápsula ótica está muy bien preservada y tiene forma de “V”. El canal más ancho es aquel correspondiente al canal semicircular horizontal, mientras que el más estrecho es el canal semicircular vertical anterior. Ambos canales confluyen medialmente formando una depresión más amplia, donde se encuentran las impresiones del sáculo y del utrículo (Fig. 4.58).

### **Mandíbula—**

*Dentario.* El dentario derecho está incompleto y expuesto tanto en vista lateral como medial (Figs. 4.56-4.57). En vista lateral la superficie del dentario es lisa, sin indicios de la presencia de la *fossa dentalis* (Fig. 4.56). La superficie medial no está preservada o está cubierta por otros elementos que conforman la mandíbula. En el extremo anterior del dentario se preservan algunos dientes de pequeño tamaño dentro del surco alveolar (Fig. 4.59).

*Esplénial.* El esplénial derecho está incompleto y articulado. Este forma la mayor parte de la superficie medial de la mandíbula cubriendo al resto de los elementos. En vista lateral sólo una pequeña porción está expuesta, por debajo de la región anterior del dentario (Fig. 4.56). En vista medial, el extremo anterior del esplénial está dañado aunque aún puede observarse que dicho extremo era ahorquillado y que rodeaba dorsal y ventralmente al canal de Meckel. Este elemento va creciendo en altura en dirección posterior hasta llegar casi al borde posterior de la órbita, punto a partir del cual se encuentra muy dañado. El extremo posterior preservado, tiene una altura mucho menor a la del resto del hueso y se localiza entre el prearticular y el angular (Fig. 4.57).

*Surangular.* El surangular derecho está completo y en posición anatómica (Figs. 4.56-4.57). En vista lateral, este elemento tiene un extremo anterior terminado en punta que encaja entre el dentario y el angular. El extremo posterior forma la porción dorsal del proceso retroarticular, el cual casi no presenta inclinación en dirección dorsal (Fig. 4.56). En vista medial, el margen dorsal del extremo posterior forma la fosa glenoidea, delimitada posteriormente por el articular y anteriormente por el proceso para la inserción del *musculus adductor mandibulae externus* (Fig. 4.57).

*Angular.* El angular derecho está completo y articulado. En vista lateral presenta una forma general muy similar a la del surangular y difiere sólo en su extensión anterior, la cual es mayor que la del surangular. La contribución del angular al proceso retroarticular es levemente mayor que la del surangular. En esta región la superficie del angular presenta una serie de finas estriaciones paralelas que se orientan en dirección posterodorsal (Fig. 4.56). En vista medial, la exposición del angular está limitada al margen posteroventral de la mandíbula, donde contacta con el prearticular dorsalmente y con el esplenial en una posición más anterior (Fig. 4.57).

*Prearticular.* El prearticular derecho se preserva en posición anatómica, aunque la superficie expuesta está dañada. Este elemento aparece en el extremo posterior de la mandíbula y es visible sólo en vista medial (Fig. 4. 57). Allí el prearticular tiene forma tabular y se inclina levemente en dirección posterodorsal, de forma tal que su extremo posterior contacta al articular a lo largo de todo su margen ventral (Fig. 4. 57).

*Articular.* El articular derecho está completo y articulado (Figs. 4.56-4.57). En vista lateral, la exposición del articular es muy discreta y se limita a una pequeña porción de hueso convexa que sobresale por encima del extremo posterodorsal del surangular (Fig. 4.56). En vista medial el articular tiene forma rectangular, con el margen anterior más alto que el posterior (Fig. 4.57). La región anterior es convexa y representa la contribución del articular a la fosa glenoidea, la cual es delimitada posteriormente por una cresta baja que surge de la superficie lateral del articular y que se orienta verticalmente (Fig. 4.56).

### **Dentición—**

Varios dientes completos o parcialmente completos se conservan en el maxilar y en el dentario (Figs. 4.45-4.57, 4.59). Los dientes son muy pequeños, ninguno supera los 15 mm de altura. La corona es cónica y presenta una serie de estrías muy delicadas, aproximadamente paralelas entre sí, que se disponen en sentido apicobasal (Fig. 4.59). La base de la capa de esmalte sobre la corona está bien definida y se observa una transición marcada entre la corona y el cuello del diente, presentando este último una superficie prácticamente lisa (Fig. 4.59). Las características de la raíz son inaccesibles ya que aquellos que la conservan están implantados en el maxilar y el dentario.

### **Columna vertebral—**

*Atlas-axis y centros cervicales.* El complejo atlas-axis se conserva completo, aunque parte del mismo está incluido en la matriz sedimentaria. La fusión de estos centros vertebrales es completa, sin signos de sutura entre estos. En vista anterior y posterior, el complejo tiene forma aproximadamente triangular, con una profunda concavidad central en ambas superficies y hacia su margen ventral desarrolla una quilla. La concavidad anterior es más profunda que la posterior para de esta forma acomodar el cóndilo articular del basioccipital. El margen ventral del atlas-axis desarrolla una quilla roma con la superficie lateral lisa. Sobre la porción dorsal de la superficie lateral hay una protuberancia baja que es identificada como la parapófisis del atlas (Fig. 4.60).

Inmediatamente por detrás del atlas-axis se han preservado al menos tres centros vertebrales que, dada su posición, son considerados como centros cervicales. Los dos más anteriores presentan la superficie lateral derecha expuesta, en la cual se identifican las parapófisis y diapófisis, las cuales ocupan gran parte de la superficie de ambos centros y contactan los márgenes anterior y posterior de los mismos. El tercer centro cervical presenta ambas apófisis con características semejantes a las de los centros más anteriores, aunque están más separadas entre sí (Fig. 4.60). El largo de estos centros es aproximadamente tres cuartos el del complejo atlas-axis.

### **Cintura escapular—**

*Clavícula.* Ambas clavículas se han preservado casi completas y articuladas entre sí. Son elementos alargados que en vista ventral se encuentran medialmente definiendo una sutura interdigitada. A partir de esta porción medial, las clavículas se hacen más bajas a medida que se desarrollan lateralmente y se curvan en dirección posterodorsal (Fig. 4.61A-B). En la superficie ventral, aunque dañada, pueden verse múltiples estrías que se disponen siguiendo la forma recurvada de las clavículas.

*Coracoides.* Restos de ambos coracoides se conservaron en posición anatómica con respecto a las clavículas. El coracoides derecho es el más completo y está representado por la mitad anterior de este elemento. En vista ventral presenta un proceso anterior con un desarrollo anteroposterior escaso (Fig. 4.61A-B). Lateralmente a este proceso, el margen anterior del coracoides está incompleto por lo cual no puede evaluarse la presencia de la muesca anterior. En vista lateral, el coracoides presenta un aspecto

lenticular con una porción media muy desarrollada dorsoventralmente y una porción anterior ahusada (Fig. 4. 61C).

*Escápula.* Una de las escápulas está preservada incompleta, careciendo de la región anterior de la hoja ventral (Fig. 4.61). Debido a esto y a que la rama ascendente no presenta signos de curvatura, no es posible identificar si se trata de la escápula izquierda o derecha. La porción preservada de la hoja distal tiene forma de abanico, con un margen ventral convexo, y comprende la contribución de la escápula a la fosa glenoidea y a la faceta para el coracoides (Fig. 4.61D). En vista lateral/medial la contribución a la fosa glenoidea está inclinada en dirección posterodorsal. La rama ascendente tiene forma tabular, con los márgenes anterior y posterior paralelos y dirigidos posterodorsalmente (Fig. 4.61D). El margen dorsal es recto y apenas más largo que el resto de la rama ascendente.

#### **Miembro anterior—**

*Húmero.* La mitad posterior del húmero derecho se preservó sin signos de deformación. La superficie proximal es fuertemente convexa, con una superficie fuertemente irregular y rugosa cubierta de pequeños orificios (Figs. 4.62-4.63). En vista dorsal la superficie del húmero está dañada, sin embargo la marca y orientación del proceso dorsal aún son identificables, por lo cual el elemento puede ser orientado con seguridad (Fig. 4.62). El proceso dorsal se origina desde el margen posteroproximal de la superficie dorsal y se desarrolla de forma oblicua en dirección anterodistal, alcanzando mínimamente la mitad proximal del húmero (Fig. 4.62). La superficie distal presenta una gran faceta ulnar inclinada posteroproximalmente. La superficie de esta faceta es irregular y porosa y por delante de la misma se ubica la faceta radial que está incompleta (Figs. 4.62-4.63).

*Zeugopodio.* Dos elementos del zeugopodio están preservados. Uno de ellos, de posición anterodistal respecto del húmero, es identificado como el radio derecho, mientras que por detrás de este aparece otro fragmento de hueso cuya posición inmediatamente distal a la faceta ulnar permite identificarlo como la ulna derecha (Fig. 4.62). El radio está severamente dañado e incompleto para brindar detalles anatómicos del mismo. El margen posterior de la ulna es recto y en vista posterior está comprimido

dorsoventralmente (Fig. 4.63). En vista dorsal, el margen distal contacta con el ulnar y, en una posición más posterior, con el pisiforme (Figs. 4. 62A-B, 4.63).

*Carpales.* Los carpales proximales que se preservaron son el intermedio y el ulnar, mientras que de los carpales distales sólo se preservó el carpal distal 4 (Figs. 4.62A-B, 4.63). Todos estos elementos están expuestos principalmente en vista dorsal.

El intermedio está ligeramente desplazado en dirección anterior y es aproximadamente pentagonal, con el margen proximal en forma de cuña sobre el cual articulan el radio y la ulna. El ulnar es anteroposteriormente más largo que el intermedio y también presenta forma pentagonal, aunque en este caso es el margen distal aquel que presenta forma de cuña baja, para la articulación con el carpal distal 4 y el metacarpal V. La faceta articular para el metacarpal V está menos desarrollada que aquella para el carpal distal 4 (Fig. 4.62A-B).

La porción proximal del carpal distal 4 presenta dos facetas articulares de igual desarrollo. La de posición más anterior para el intermedio y la más posterior para el ulnar (Fig. 4.62A-B).

*Pisiforme.* Este elemento está preservado articulado y expuesto en vista dorsal. Se localiza posterodistalmente a la ulna y posteriormente al ulnar (Figs. 4.62A-B, 4.63). Presenta mayor desarrollo en sentido proximodistal que anteroposterior y el margen proximal es más corto que el distal lo cual le otorga forma de “gota” (Fig. 4.62A-B). Al igual que la ulna el margen posterior está comprimido (Fig. 4.62). El margen distal articula con otro elemento incompleto.

## **DISCUSIÓN**

### *Afinidad taxonómica del ejemplar MLP 83-XI-15-1*

En la literatura reciente, el ejemplar MLP 83-XI-15-1 siempre fue considerado como perteneciente a la especie *Caypullisaurus bonapartei* (Fernández *et al.*, 2005; Talevi *et al.*, 2012, 2021). Sin embargo, en ninguna de esas contribuciones se incluyó una argumentación explícita que permita aceptar la identidad taxonómica del ejemplar en cuestión. El estudio detallado de este ejemplar permite señalar las diferencias y similitudes, tanto a nivel del cráneo como del postcráneo, con respecto a los ejemplares

identificados en esta tesis como pertenecientes a *Caypullisaurus bonapartei*, como así también respecto de otros taxones de ofthalmosáuridos de la Formación Vaca Muerta.

Una de las diferencias más importantes se encuentra en la narina externa, que en *Caypullisaurus* carece de división por medio de un pilar óseo formado por procesos del maxilar y el nasal (Fig. 4.20). Como se ha señalado, la narina externa del ejemplar MLP 83-XI-15-1 muestra la presencia de ambos procesos (Fig. 4.56). *Catutosaurus gaspariniaie* tiene un proceso descendente del nasal que divide parcialmente la narina externa (Fernández *et al.*, 2021), pero este proceso termina en una punta aguda y delgada, contrariamente al proceso robusto del ejemplar MLP 83-XI-15-1. Esta diferencia en la morfología de los procesos no puede ser explicada como variación ontogenética, dado que estos procesos presentan la morfología del adulto inclusive en embriones (Kear y Zammit 2014). Una narina externa dividida a través de un robusto proceso descendente del nasal se encuentra en *Arthropterygius thalassonotus*, el Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A y probablemente en *Sumpalla argentina*.

La región postorbital del ejemplar MLP 83-XI-15-1 también es significativamente diferente de la de *Caypullisaurus*, dado que en el MLP 83-XI-15 esta región es estrecha, el cuadrado yugal está pobremente expuesto en vista lateral y el postorbital poco desarrollado en sentido anteroposterior a nivel de la altura media de la órbita. Esa última condición también se observa en el Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A (Figs. 4.36A-B). En cambio en *Caypullisaurus* la región postorbital es amplia, el cuadrado yugal presenta una exposición extensa en vista lateral y el postorbital está bien desarrollado a la altura media de la órbita (Fig. 4.21) (Fernández 1997, 2007b). Cabe destacar también la presencia de un elemento escamoso rectangular en *Caypullisaurus* (Fig. 4.21) mientras que el mismo es triangular en el ejemplar MLP 83-XI-15-1, *Sumpalla argentina* y *Catutosaurus gaspariniaie* (Figs. 4.33A,C, 4.43) (Campos *et al.*, 2021b; Fernández *et al.*, 2021).

En cuanto al postcráneo, las mayores diferencias respecto de *Caypullisaurus* se encuentran a nivel de la cintura escapular y del zeugopodio-autopodio del miembro anterior. El coracoides de *Caypullisaurus* tiene un proceso anterior bien desarrollado, mientras que en el ejemplar MLP 83-XI-15-1 este proceso está reducido y apenas sobresale anteriormente del margen anterior del coracoides (Figs. 4.7, 4.61A-B). Sin embargo, de momento no es posible descartar la variación ontogenética en la forma y

proporciones de los coracoides de los Ophthalmosauridae. Adicionalmente, Moon y Kirton (2016) han sugerido que al menos en el género *Ophthalmosaurus* el coracoides presenta una gran variación en el grado de osificación y en la forma resultante, disminuyendo de esta forma su utilidad taxonómica. Esta misma observación fue confirmada mediante análisis morfométricos por Delsett *et al.* (2018).

En cuanto a los elementos del miembro anterior comparables entre el ejemplar MLP 83-XI-15-1 y *Caypullisaurus*, la diferencia más notable se encuentra en el intermedio. En *Caypullisaurus*, el intermedio presenta los márgenes proximal y distal rectos y paralelos entre sí (Fig. 4.23A,C), mientras que en el ejemplar MLP 83-XI-15-1 el margen proximal tiene forma de cuña (Fig. 4.62A-B). Esta morfología del intermedio está presente en *Sumpalla argentina* y *Catutosaurus gaspariniaie* (Campos *et al.*, 2021; Fernández *et al.*, 2021).

Dadas las diferencias encontradas no es posible referir al ejemplar MLP 83-XI-15-1 a *Caypullisaurus*. La evidencia arrojada por el estudio osteológico señala que *Sumpalla argentina* es el taxón con el cual comparte la mayor cantidad de características (morfología del escamoso, un proceso descendente del nasal robusto y la morfología del intermedio). Sin embargo, no es posible referir al ejemplar MLP 83-XI-15-1 de forma inequívoca a *Sumpalla*, ya que el primero no preserva elementos tales como la interclavícula y la barra isquiopúbica, cuyas características son diagnósticas del género (Campos *et al.*, 2021b).

#### **4.3.9. Ophthalmosauridae indet.**

##### *Introducción*

El ejemplar MLP 85-I-14-1 fue recuperado de exposiciones de la Formación Vaca Muerta en Cerro Lotena, provincia de Neuquén. Este fue descrito por primera vez por Gasparini y Goñi (1990), quienes lo refirieron con dudas al género “*Platypterygius*”. En 2007(b) Fernández, basándose en la morfología de la narina externa y el contacto amplio entre los elementos premaxilar y lagrimal, lo reasignó a *Caypullisaurus bonapartei*.

Desde la descripción realizada por Fernández (2007b), el ejemplar MLP 85-I-14-1 no ha vuelto a ser mencionado en la literatura. Sin embargo, el mismo ha sido sujeto a nuevas instancias de preparación mecánica que han revelado nuevas características

previamente inaccesibles. Por este motivo en la presente sección se pretende redescibir al ejemplar MLP 85-I-14-1 y discutir las afinidades taxonómicas del mismo.

**Material—MLP 85-I-14-1.** Rostro y mandíbula.

**Procedencia geográfica y edad—**Cerro Lotena, Neuquén. Grupo Mendoza, Formación Vaca Muerta, Jurásico Superior, Titoniano.

## DESCRIPCIÓN

**Estado de preservación del material.** El ejemplar MLP 85-I-14-1 se ha preservado en tres dimensiones y articulado (Figs. 4.64-4.66).

### Cráneo—

*Premaxilar.* Ambos premaxilares están articulados y sin signos de deformación, siendo el izquierdo el más completo (Figs. 4.64-4.65). Estos elementos alargados forman la mayor parte de los laterales del rostro y van creciendo en altura en dirección posterior. En vista lateral, la *fossa praemaxillaris* está representada por un surco poco profundo y bajo en la región preservada más anterior del rostro y que se va profundizando en la región media del mismo para luego desaparecer antes de que el premaxilar alcance la nariz externa (Fig. 4.64). La porción posterior del premaxilar forma parte del margen ventral y anterior de la nariz externa. Allí desarrolla un robusto y largo *processus subnarialis* que está incompleto posteriormente aunque su extensión puede ser inferida dada la marca que dejó sobre la superficie lateral del maxilar derecho. Este proceso contactaba lateralmente la porción anteroventral del lagrimal, pero en este caso el contacto fue rellenado por sedimento que separó esta región del premaxilar de la superficie lateral del lagrimal. De manera similar, la porción más dorsal de la región posterior del premaxilar también se separó del nasal por el relleno de sedimento, aunque en este caso el *processus supranarialis* es inexistente (Fig. 4.64).

*Maxilar.* El maxilar izquierdo se preservó casi completo aunque el extremo posterior está cubierto por resina. En vista lateral, el proceso anterior corre ventralmente al premaxilar y presenta un largo equivalente al de la nariz externa. La contribución del maxilar a la nariz externa se desarrolla medialmente con respecto al contacto premaxilar-lagrimal. Dicha contribución está representada por un proceso ascendente que, junto con

el proceso descendente del nasal, divide a la narina externa en dos aberturas. Este proceso se encuentra fragmentado en dos láminas de hueso (Fig. 4.64).

*Nasal.* Ambos nasales se preservan articulados y forman la mayor parte de la región dorsal del rostro pero dado que la porción anterodorsal de los premaxilares no está preservada, la exposición dorsal de los nasales es mayor de lo que era realmente (Fig. 4.65). En vista lateral, los nasales forman parte de los márgenes posterior y dorsal de la narina externa (Fig. 4.64). El margen posterior de la narina externa está definido por una proyección ventral del nasal que contacta con el proceso dorsal del lagrimal, de esta forma excluyendo al prefrontal del borde de la narina externa. A partir del margen dorsal de la narina externa el nasal desarrolla un proceso que protruye dentro de la narina en dirección ventral hasta contactar al proceso ascendente del maxilar y formar un pilar robusto que divide a la narina externa en dos aberturas (Fig. 4.64). En vista dorsal, los nasales presentan una amplia y profunda concavidad, el *excavatio internasalis*. La superficie de esta estructura es completamente lisa. En su parte más posterior la sutura internasal se hace indistinguible (Fig. 4.65).

*Lagrimal.* El lagrimal izquierdo se preserva casi completo (Figs. 4.64-4.65). La exposición lateral de la proyección anterior del lagrimal es extensa y junto al premaxilar, forma el margen ventral de la narina externa. Justo por detrás del pilar que divide a la narina externa en dos aberturas, el lagrimal también desarrolla una pequeña proyección que protruye en la narina externa. Casi todo el margen posterior de la abertura nasal posterior está conformado por el proceso dorsal del lagrimal, el cual es digitiforme y contacta con el nasal (Fig. 4.64). Por detrás del proceso dorsal, el lagrimal contacta con el prefrontal junto con el cual forman el margen anterior de la órbita. En vista lateral, la superficie lateral del lagrimal cercana al margen de la órbita forma una cresta que se curva siguiendo la forma de este margen (Fig. 4.64). La porción posterior (suborbital) del lagrimal no se preservó.

*Prefrontal.* Sólo se ha preservado la mitad anterior del prefrontal izquierdo en vista lateral (Fig. 4.64). Esta porción del prefrontal está curvada anteroventralmente definiendo junto al lagrimal el margen anterior de la órbita. La porción dorsal preservada contacta lateralmente al nasal, en la región de las elevaciones que flanquean al *excavatio internasalis* (Fig. 4.64).

## Mandíbula

*Dentario.* Los dentarios se han preservado articulados aunque de forma incompleta, faltando la región posterior y parte de la superficie ventral anterior. En vista lateral son alargados y desarrollan sobre la superficie lateral un surco longitudinal (*fossa dentalis*). En vista ventral, la participación de los dentarios en la sínfisis mandibular es reducida, aunque buena parte de la superficie ventral anterior de los dentarios se perdió y dejó expuestos a los espleniales, dando la impresión de que dicha participación es más reducida de lo que realmente lo fue (Fig. 4.66).

*Esplenial.* Los espleniales se encuentran expuestos principalmente en vista ventral y al igual que los dentarios la región posterior de los mismos no se preservó. Es poca la información accesible sobre estos elementos ya que aún se encuentran articulados. En vista ventral los espleniales se curvan medialmente hasta unirse y tomar parte en la sínfisis mandibular. La contribución de estos a la sínfisis es mayor que aquella formada por el contacto de los dentarios (Fig. 4.66).

## DISCUSIÓN

### *Afinidades taxonómicas del ejemplar MLP 85-I-14-1*

El ejemplar MLP 85-I-14-1 presenta al menos una característica que lo señala indudablemente como un Ophthalmosauridae: una narina externa completamente dividida por medio de un pilar óseo (Fig. 4.64). Esta morfología no se encuentra en ningún otro grupo de ictiosaurios, aunque algunos taxones del Jurásico Temprano tales como *Ichthyosaurus*, *Temnodontosaurus* y *Protoichthyosaurus* presentan estructuras más discretas que asemejan a la de los oftalmosáuridos (Massare *et al.*, 2021).

La información anatómica MLP 85-I-14-1 vuelven la identificación del mismo problemática por varios aspectos. Gasparini y Goñi (1990) lo refirieron con dudas al género “*Platypterygius*”. Como se ha discutido con anterioridad este género dista mucho de tener una diagnosis que permita la inclusión justificada de cualquier ejemplar, y su uso en el pasado estaba basado en un aspecto netamente pragmático (Bardet *et al.*, 2014; Fischer 2016). La inclusión del ejemplar MLP 85-I-14-1 dentro de “*Platypterygius*” adicionalmente implicaría que esta es la ocurrencia más antigua para este taxón y que el

biocrón improbablemente extenso del mismo (Barremiano–Cenomaniano) se volviese aún mayor (Titoniano–Cenomaniano).

Fernández (2007b) propuso que el ejemplar MLP 85-I-14-1 correspondía a la especie *Caypullisaurus bonapartei* basándose en las similitudes de la narina externa y del contacto premaxilar-lagrimal bajo la misma. Sin embargo, la narina externa del ejemplar MLP 85-I-14-1 difiere sustancialmente de la de *Caypullisaurus*. En el ejemplar MLP 85-I-14-1 el premaxilar no desarrolla el *processus supranarialis* (Fig. 4.64), mientras que en *Caypullisaurus* este proceso está bien desarrollado (Fig. 4.20A). Por otro lado, ninguno de los ejemplares referidos a *Caypullisaurus* muestra evidencias de una división completa de la narina externa. El margen dorsal del lagrimal en *Caypullisaurus* se caracteriza por ser amplio y robusto, mientras que el ejemplar MLP 85-I-14-1 dicha porción del lagrimal es estrecha (Figs. 4.20, 4.64).

Por los motivos señalados y hasta que no se cuente con un mayor número de ejemplares que exhiban la combinatoria de caracteres presentes en el rostro del ejemplar MLP 85-I-14-1, no es posible determinarlo a niveles taxonómicos menos inclusivos.

## CAPÍTULO 5: FILOGENIA

*“Por mí se va a la ciudad del llanto; por mí se va al eterno dolor; por mí se va hacia la gente condenada (...) Antes que yo no hubo nada creado, a excepción de lo inmortal, y yo duro eternamente. ¡Oh vosotros los que entráis, abandonad aquí toda esperanza!”*

*Inferno (c. III), Dante Alighieri.*

## 5.1. INTRODUCCIÓN

Los Ophthalmosauridae representan la última radiación de ictiosaurios, la cual tuvo lugar durante el Jurásico Medio (Fischer *et al.*, 2013, 2016), muy probablemente en el intervalo Aaleniano–Bajociano (Fernández 2003). Dicho intervalo reviste cabal importancia en la historia del grupo puesto que no sólo da cuenta de los registros más antiguos conocidos de oftalmosáuridos (Fernández 2003; Maxwell y Druckenmiller 2014; Fischer *et al.*, 2021) sino que también provee uno de los dos únicos registros a nivel mundial que demuestran la coexistencia de oftalmosáuridos y no oftalmosáuridos (ver Fernández 1994, 1999; Fischer *et al.*, 2013; Fernández y Talevi 2014).

Los primeros estudios en los cuales se exploraron las relaciones filogenéticas de los Ichthyosauria con métodos cladísticos, esto es, introduciendo la noción de caracteres derivados compartidos, corresponden a las contribuciones de Mazin (1982) y Callaway (1989). En el caso de Mazin (1982) el autor empleó una matriz de datos compuesta por un total de 14 caracteres y 51 taxones terminales, de los cuales 10 estaban representadas por oftalmosáuridos distribuidos en tres géneros: *Ophthalmosaurus*, “*Platypterygius*” y *Grendelius* (Fig. 5.1A). Por otro lado, el análisis llevado a cabo por Callaway (1989) se basó en un conjunto de datos de 33 caracteres y nueve taxones terminales, que no incluye ningún género de oftalmosáurido, dado que este estudio estaba abocado a explorar las relaciones internas de la familia triásica Shastasauridae.

Es importante destacar que aún entrada la década de 1980, hasta finales de la década de 1990, la exploración de las relaciones filogenéticas de los Ophthalmosauridae, y de los ictiosaurios en general, se había visto dificultada dada la falta de consenso sobre la identidad de algunos elementos del cráneo y sobre la homología primaria de los elementos del miembro anterior. Hasta ese momento, la identidad de los huesos escamoso y supratemporal se había visto oscurecida por diferentes motivos, tales como la pérdida secundaria del escamoso en algunos géneros de oftalmosáuridos (e.g. Kear 2005). De forma similar, la identidad y homologías del miembro anterior de los ictiosaurios no fue establecida ni definida hasta la aparición de los trabajos de Caldwell (1997a,b) y Motani (1999b). Las discrepancias y opiniones contrapuestas acerca del miembro anterior de los Ichthyosauria cobran sentido teniendo en cuenta la intrincada y compleja historia evolutiva de esta estructura, sobre la cual hasta el día de hoy se continúan testeando las homologías primarias de algunos elementos y/o explorando los complejos patrones de conectividad de los mismos (e.g. Fernández *et al.*, 2020)

Los Ophthalmosauridae fueron definidos como clado por primera vez por Motani (1999a). En este caso el análisis filogenético se realizó tomando un total de 103 caracteres y 32 UTO (unidades taxonómicas operativas) a nivel genérico, dentro de las cuales los oftalmosáuridos estaban representados por cuatro géneros: *Brachypterygius*, *Ophthalmosaurus*, “*Platypterygius*” y *Caypullisaurus* (Fig. 5.1B). Allí, los oftalmosáuridos fueron recuperados como un grupo monofilético definido como “*el ancestro común más reciente de Brachypterygius extremus y Ophthalmosaurus icenicus, y todos sus descendientes*”, y diagnosticado con base en la siguiente combinación de caracteres: área extracondilar del basioccipital reducida; exposición lateral del angular amplia alcanzando el extremo anterior del surangular; presencia de un elemento extrazeugopodial anterior al radio y con un dígito asociado (Fig. 5.2A-C).

En el marco de la descripción anatómica de *Mollesaurus periallus*, el primer y único taxón de oftalmosáurido bajociano conocido hasta la fecha, Fernández (1999) llevó a cabo un análisis cladístico basado en la matriz de datos de Godefroit (1993), con el objetivo de explorar las relaciones filogenéticas de dicho taxón dentro de los Ichthyosauria. Los resultados allí presentados, señalaban a *Ophthalmosaurus icenicus* como taxón hermano de *Mo. periallus*, con base en dos sinapomorfias: la reducción del área extracondilar del basioccipital y la presencia de dos grandes áreas deprimidas a los laterales de este mismo elemento. Dichos resultados fueron considerados preliminares por la autora, lo que se explica dada la falta de inclusión de otros taxones del Jurásico Superior como *Brachypterygius extremus* y *Caypullisaurus bonapartei* y del Cretácico como “*Platypterygius*”.

Un año más tarde, Maisch y Matzke (2000) dan a conocer el resultado de su análisis cladístico. Estos autores incluyeron en su conjunto de datos 33 taxones terminales de nivel genérico, cinco de ellos actualmente reconocidos como oftalmosáuridos y 128 caracteres del esqueleto (Fig. 5.1C). Allí los autores recuperan a los Ophthalmosauridae como grupo monofilético, soportado por tres caracteres derivados: reducción del área extracondilar del basioccipital, presencia de dígito(s) preaxial(es) en miembros anteriores, presencia de elementos “gruesos” en el propodio de los miembros anteriores (este último carácter hace referencia a elementos del zeugopodio y del autopodio con un alto dorsoventral equivalente al diámetro de estos elementos en vista dorsal o ventral; Maisch y Matzke 2000: 50). Caracterizados de esta forma, los oftalmosáuridos incluían únicamente cuatro géneros (*Ophthalmosaurus*, *Brachypterygius*, *Caypullisaurus* y

“*Platypterygius*”) y excluían al en ese entonces recientemente descrito *Aegirosaurus leptospondylus*.

Fernández (2007a) realiza la redescrición de *Caypullisaurus bonapartei* a partir del estudio de dos nuevos ejemplares referibles a dicho taxón (ver Capítulo 4). Con la nueva información adquirida también llevó a cabo un análisis cladístico con el objetivo de explorar la posición filogenética de *Ca. bonapartei*, basándose en tres diferentes conjuntos de datos: uno nuevo y conformado por un total de nueve taxones terminales de nivel genérico (seis oftalmosáuridos) y 24 caracteres (Fig. 5.1D); otro correspondiente a una versión modificada del empleado por Motani (1999a) y otro de una versión modificada del empleado por Maisch y Matzke (2000). Los resultados obtenidos coincidían en la identificación de los taxones *Mollesaurus*, *Brachypterygius*, *Ophthalmosaurus*, *Aegirosaurus*, *Caypullisaurus* y “*Platypterygius*” como oftalmosáuridos y sólo difieren en las relaciones internas entre dichos taxones. Nuevamente, se confirma la monofilia de los Ophthalmosauridae, la cual es soportada por tres sinapomorfias: una exposición lateral del angular mayor que la del surangular, la presencia de un elemento extrazeugopodial anterior al radio en el miembro anterior y la presencia de un proceso en forma de placa sobre la superficie dorsal del húmero (Fig. 5.2A, C, E).

Maxwell (2010) realiza un nuevo estudio sobre las relaciones filogenéticas de los oftalmosáuridos, en el contexto de la redescrición del material tipo de *Arthropterygius chrisorum* (Fig. 5.1E). Dicho estudio tomó el conjunto de datos de Fernández (2007a) y lo amplió incluyendo dos dos taxones terminales, *Arthropterygius* y *Maiaspondylus*, y nueve caracteres nuevos, contabilizando un total de 33 caracteres. Los resultados de este análisis nuevamente recuperaron a los oftalmosáuridos como grupo natural, soportado por cinco caracteres derivados: exposición lateral del angular amplia y mayor que la del surangular, reducción de la muesca basioccipital y del área extracondilar del basioccipital, la presencia de un elemento extrazeugopodial anterior al radio en el miembro anterior, presencia de un proceso en forma de placa sobre la superficie dorsal del húmero y contacto amplio entre los premaxilares y los lagrimales (Fig. 5.2).

En 2011 Fischer y colaboradores presentaron un nuevo estudio sobre las relaciones filogenéticas de los oftalmosáuridos, a partir de un conjunto de datos que contenía un total de 50 caracteres de los cuales 33 surgen de los implementados por Godefroit (1993), Motani (1999a), Maisch y Matzke (2000), Fernández (2007a) y

Maxwell (2010) y 17 eran introducidos por vez primera. En este caso los autores usaron un total de 15 taxones terminales, contando con ocho taxones de oftalmosáuridos de nivel genérico, y tres de nivel específico (*Ophthalmosaurus icenicus*, *Platypterygius hercynicus* y *Platypterygius australis*) (Fig. 5.3A). Cabe destacar que este es el primer estudio en el cual algunos caracteres fueron considerados como ordenados, como la reducción del área extracondilar del basioccipital, el aumento del número de dígitos postaxiales del miembro anterior y la fusión de los elementos de la cintura pélvica. Los resultados obtenidos por los autores nuevamente coinciden en la monofilia de los oftalmosáuridos y, en este caso, el grupo está soportado por tres sinapomorfias: reducción del área extracondilar del basioccipital, presencia de un trocánter dorsal en forma de placa sobre el húmero y la ausencia de muescas en el borde anterior de los elementos del miembro anterior.

Fischer *et al.* (2012) vuelven a analizar las relaciones internas de los oftalmosáuridos sobre el conjunto de datos empleado por Fischer y colaboradores (2011) y con la inclusión de nuevos taxones como *Acamptonectes densus* (taxón dado a conocer en ese mismo trabajo) y *Baptanodon natans* (taxón ya conocido, pero hasta el momento nunca incluido en un estudio cladístico como un taxón terminal independiente de *Ophthalmosaurus icenicus*) (Fig. 5.3B). En este caso, los taxones terminales fueron considerados a nivel específico. Entre los resultados de dicho análisis destaca la separación de los oftalmosáuridos en dos grandes linajes, dejando a *Ar. chrisorum* como taxón hermano de estos últimos: los Ophthalmosaurinae Baur, 1887 y los Platypterygiinae Arkhangelsky, 2001. Los oftalmosaurinos fueron definidos *sensu* Fischer *et al.* (2012) como “*todos aquellos taxones más cercanos a Ophthalmosaurus icenicus que a Platypterygius hercynicus*”. La diagnosis brindada en esa contribución para este linaje incluye las siguientes características derivadas: presencia de una gran área extracondilar del basioccipital en forma de una gruesa y cóncava banda periférica; superficie distal de la faceta ulnar del húmero inclinada en dirección posterodistal; ulna de gran tamaño y con borde posterior cóncavo y presencia de un foramen obturador en el isquiopubis. Por su parte, los Platypterygiinae fueron definidos como “*todos los taxones más cercanos a Platypterygius hercynicus que a Ophthalmosaurus icenicus*”. Este linaje fue caracterizado por la presencia de las siguientes características derivadas: sección transversal de la raíz de los dientes de forma cuadrada; reducción extrema del área extracondilar del

basioccipital; presencia de trocánteres prominentes sobre las caras dorsal y ventral del húmero y ausencia de foramen obturador en el isquiopubis.

Durante la última década, las exploraciones de los depósitos marinos correspondientes al Jurásico Superior y al Cretácico alrededor del mundo resultaron en un considerable aumento del número de especies nominales de oftalmosáuridos (e.g. Roberts *et al.*, 2014; Maxwell *et al.*, 2016; Delsett *et al.*, 2017, 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega 2020, 2021). Este fenómeno es a su vez producto del intenso trabajo de revisión de colecciones históricas, principalmente de Inglaterra (e.g. Fischer *et al.*, 2014a; Moon y Kirton 2016, 2018; Zverkov y Jacobs 2020) y de Rusia (e.g. Zverkov y Efimov 2019; Zverkov y Prilepskaya 2019). Aparejados a este aumento en el número de especies, los análisis cladísticos e hipótesis filogenéticas se han multiplicado, y señalado varios aspectos conflictivos entre ellas.

Las topologías y relaciones obtenidas por los diferentes autores difieren considerablemente, en parte debido a los diferentes conjuntos de datos implementados y por otro lado debido a diferencias en cuanto a la delimitación de las UTOs. Dichas relaciones propuestas presentan un alto grado de inestabilidad y poco soporte. Estas discrepancias ponen de manifiesto la necesidad de revisar y redefinir varios de los caracteres usados hasta la fecha, así como de una clara delimitación de las UTOs, no dejando sitio a ambigüedades en lo que refiere a los ejemplares sobre los cuales se codifica cada una de ellas.

Bajo este contexto y considerándose de suma importancia la generación de hipótesis filogenéticas más robustas que a su vez permitan derivar en otros análisis para explorar la historia evolutiva de los Ophthalmosauridae (e.g. exploración del morfoespacio, pruebas de convergencia, análisis de diversidad filogenética y táxica), en el presente capítulo se procederá a explorar la posición filogenética y relaciones de los taxones del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de Argentina.

El objetivo específico y las hipótesis de trabajo del presente capítulo son:

1) Analizar las relaciones filogenéticas internas de los oftalmosáuridos ampliando el muestreo de caracteres y los “*outgroups*”, e incorporando los taxones patagónicos y la nueva información concerniente a estos.

Hipótesis de trabajo 1: Los Ophthalmosauridae forman un grupo monofilético.

Hipótesis de trabajo 2: Los taxones de oftalmosáuridos que habitaron los márgenes australes del este del Paleopacífico durante el Jurásico Superior–Cretácico Inferior no conforman un grupo monofilético sino que forman parte de diferentes linajes dentro de los oftalmosáuridos.

## 5.2. RESULTADOS

### 5.2.1. Análisis filogenético

El análisis filogenético arrojó como resultado de la búsqueda tradicional un total de dos árboles más parsimoniosos (AMP) con un largo de 586 pasos. Los valores de los índice de consistencia (IC) e índice de retención (IR) para ambos árboles son de 0,261 y 0,575 respectivamente. El árbol de consenso estricto (ACE) está representado en la Figura 5.6 con los valores de soporte sobre las ramas y en la Figura 5.7 donde se ilustra la calibración temporal del mismo junto a las extensiones de rango de los taxones. Los IC e IR para el ACE son de 0,259 y 0,572 respectivamente.

En ambos AMP (Figs. 5.4-5.5) se recuperó a los Ophthalmosauridae como grupo monofilético y al taxón *Chacaicosaurus cayi* como grupo hermano.

Los Ophthalmosauridae presentan un buen valor de soporte de Bremer soportado por las siguientes sinapomorfías:

- Exposición lateral del angular extensa (carácter 79, estado 1).
- Cresta dorsal en forma de placa en el húmero (carácter 103, estado 1).
- Presencia de una faceta anterodistal en el húmero, anterior a la faceta radial, bien desarrollada y formando una superficie triangular/cuadrangular (carácter 107, estado 2).
- Ausencia de muescas en el borde anterior en los elementos del miembro anterior en adultos (carácter 114, estado 1).
- Presencia de un elemento preaxial accesorio de morfología cuadrada/redonda (carácter 116, estado 2).
- Presencia de al menos un dígito preaxial (carácter 118, estado 1).
- Presencia de procesos dorsal y ventral en forma de cresta, diferenciados de la epífisis proximal del fémur y extendiéndose distalmente hasta el punto medio de la diáfisis (carácter 125, estado 1).

En la base de los Ophthalmosauridae se presenta una dicotomía que divide al grupo en dos grandes clados: los Ophthalmosaurinae (nodo 65 en el ACE, Fig. 5.6) y los Panplatypterygiinae Fernández *et al.*, 2021 (nodo 74 en el ACE, Fig. 5.6).

El clado de los Ophthalmosaurinae contiene cuatro taxones jurásicos (*O. icenicus* y *Mo. periallus* del Jurásico Medio–Jurásico Superior, y *Cat. gasparinae* y *Ba. natans* del Jurásico Superior) y un único taxón cretácico (*Le. stellans*, Cretácico Inferior). Estos están caracterizados por cuatro sinapomorfias:

- Lamela medial del pterigoides de mayor tamaño que la lamela lateral (carácter 9, estado 0).
- Ausencia de contacto externo entre el supratemporal y el postorbital en vista lateral (carácter 34, estado 0).
- Presencia de una muesca ventral en el área extracondilar del basioccipital (carácter 55, estado 0).
- Ulna con un borde posterior cóncavo y delgado (carácter 111, estado 1).

Por otro lado, los Panplatypterygiinae contienen al resto de los taxones de oftalmosáuridos y son diagnosticables por seis sinapomorfias:

- Presencia de un proceso descendente del nasal sobre el borde posterior de la narina externa (carácter 14, estado 1).
- Presencia de contacto entre el jugal y el premaxilar (carácter 26, estado 1).
- Arco dorsal del supraoccipital dorsoventralmente bajo, resultando más delgado que el ancho mediolateral de los procesos exoccipitales (carácter 71, estado 1).
- Articular con forma rectangular (carácter 74, estado 1).
- Fusión completa del isquion y pubis sin dejar rastro del foramen obturador (carácter 123, estado 2).
- Extremo distal del fémur de igual o menor expansión anteroposterior que el extremo proximal (carácter 129, estado 1).

En la base de los panplatypterygiinos se presenta una dicotomía que separa dos grupos, a saber, el nodo 77 [“clado *Arthropterygius*” *sensu* Zverkov y Efimov (2019) y Barrientos-Lara y Alvarado Ortega (2020)] y el nodo 73 [Platypterygiinae *sensu* Fernández *et al.* (2021)] (Fig. 5.6).

El nodo 77 reúne formas restringidas al Titoniano–Berriasiano, *J. lundi*, *Keilhauia* y *Pa. hoybergeti* pertenecientes al archipiélago noruego Svalbard y a las especies de *Arthropterygius* consideradas como válidas en esta tesis (*Ar. chrisorum*, *Ar. thalassonotus* y *Ar. volgensis*). Este grupo está caracterizado por tres sinapomorfias:

- Ausencia del escamoso (carácter 38, estado 2).
- Facetas opistóticas del basioccipital elevadas (carácter 56, estado 1).
- Facetas estapediales y opistóticas del basioccipital desplazadas en dirección anterior (carácter 57, estado 1).

Internamente, este clado se encuentra completamente resuelto, ubicando a *Pa. hoybergeti* como taxón hermano del nodo 76. Este nodo está soportado por dos sinapomorfias:

- Facetas glenoidea y escapular del coracoide no demarcadas (carácter 94, estado 1).
- Tercio posterior del húmero extremadamente comprimido (carácter 109, estado 1).

En lo que respecta al grupo de mayor tamaño, los Platypterygiinae (nodo 73), este se encuentra definido por cinco sinapomorfias:

- Presencia del *processus supranarialis* del premaxilar (carácter 18, estado 0).
- Fosa notocordal del basioccipital ubicada en la mitad dorsal del cóndilo del basioccipital (carácter 59, estado 1).
- Proceso para el *M. adductor mandibulae externus* bien desarrollado y orientado horizontalmente (carácter 81, estado 1).
- Húmero con extremos proximal y distal con igual desarrollo anteroposterior, o con el extremo proximal más desarrollado que el distal en vista dorsal (carácter 106, estado 1).
- Elemento preaxial en el miembro anterior presente y con forma de gota/selenoide (carácter 116, estado 1).

La base del nodo 73 se separa en dos clados, el nodo 84 y el nodo 72. El nodo 84 está completamente resuelto, contiene a dos de los taxones de Argentina (*Ca. bonapartei* y el Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A), a *Ae. leptospondylus* y a *Sv. insolitus*. Este clado está soportado por dos sinapomorfias:

- Base de la capa de esmalte en los dientes poco definida y pobremente visible (carácter 2, estado 0).
- Lamela medial del pterigoides de mayor tamaño que la lamela lateral (carácter 9, estado 0).

El nodo 72 se encuentra completamente resuelto y está definido por cinco sinapomorfías:

- Ausencia del *processus postpalatinis pterygoidei* (carácter 6, estado 0).
- Reducción de la lamela occipital del cuadrado (carácter 42, estado 1).
- Presencia de un proceso ventral en la interclavícula (carácter 102, estado 1).
- Faceta anterodistal del húmero para un elemento preaxial anterior al radio presente y pobremente desarrollada (carácter 107, estado 0).
- Presencia de una faceta anterodistal para un elemento accesorio del zeugopodio anterior a la tibia (carácter 128, estado 1).

A partir del nodo 72 se presenta una nueva dicotomía, dando lugar a los nodos 92 y 71. El nodo 92 comprende a todas las especies asignadas al género *Nannopterygius* y al taxón *Thalassodraco etchesi* como hermano a todos ellos. Este clado es diagnosticado con base en seis sinapomorfías:

- Presencia del *processus narialis* del prefrontal (carácter 21, estado 1).
- Foramen parietal enteramente rodeado por los frontales (carácter 31, estado 0).
- Ausencia de contacto externo entre el supratemporal y el postorbital en vista lateral (carácter 34, estado 0).
- Proceso estapedial curvado (carácter 66, estado 1).
- Ulna con un borde posterior cóncavo y delgado (carácter 111, estado 1).
- Fusión del isquiopubis incompleta, presentando un foramen obturador (carácter 123, estado 1).

El nodo 71 está caracterizado por cuatro sinapomorfías:

- Sección transversal de las raíces de los dientes de forma cuadrada (carácter 3, estado 1).
- Exposición lateral amplia del maxilar, presentando un proceso anterior elongado que se extiende anteriormente 1,5 veces o más una distancia equivalente al largo total de la narina externa (carácter 10, estado 0).

- Proceso anteromedial del supratemporal bien desarrollado y alcanzando a los parietales (carácter 36, estado 2).
- Espinas neurales del complejo atlas-axis no fusionadas (carácter 87, estado 1).

A partir del nodo 71, las formas cretácicas *Muiscasaurus catheti* y *Athabascasaurus bitumineus* aparecen a modo de sucesivos taxones hermanos al nodo 69. Este nodo está definido por cuatro sinapomorfias:

- Procesos supratemporales de los parietales robustos (carácter 28, estado 1).
- Proceso anteromedial del supratemporal ausente o más corto que el proceso anterolateral (carácter 36, estado 0).
- Región postorbital del cráneo amplia, siendo mayor a 1/3 del diámetro de la órbita (carácter 39, estado 0).
- Exposición lateral del cuadrado-yugal extensa (carácter 40, estado 0).

Desde la base del nodo 69 aparece una dicotomía que da lugar a los nodos 68 y 80. El nodo 68 está definido por seis sinapomorfias:

- *Processus supranarialis* del premaxilar ausente o reducido (carácter 18, estado 1).
- Contacto postfrontal-postorbital reducido o ausente (carácter 37, estado 0).
- Área extracondilar del basioccipital desarrollada, pero más pequeña que el alto del cóndilo occipital (carácter 51, estado 1).
- Arco dorsal del supraoccipital dorsoventralmente alto, resultando más alto que el ancho mediolateral de los procesos exoccipitales (carácter 71, estado 1).
- Proceso para el *M. adductor mandibulae externus* escasamente desarrollado y orientado verticalmente (carácter 81, estado 1).
- Fusión del isquion y pubis incompleta, sólo presente en la región proximal (carácter 123, estado 0).

Este nodo se dicotomiza dando lugar a otros dos: uno completamente resuelto correspondiente a las especies de *Undorosaurus* (nodo 87) y el otro (nodo 67) representado por una politomía conteniendo a *Sumpalla argentina*, *Gengasaurus nicosiai* y *Acamptonectes densus*. El clado de *Undorosaurus* está soportado por tres sinapomorfias:

- Presencia de un surco supratemporal en el cuadrado (carácter 46, estado 1).
- Reducción del acromion en la escápula (carácter 97, estado 0).

- Ausencia de dígitos completos postaxiales (carácter 107, estado 0).

Por otro lado las sinapomorfias que definen al nodo 80 son:

- Dientes con coronas con profundas crestas longitudinales (carácter 1, estado 0).
- Ausencia de proceso descendente del nasal sobre el borde dorsal de la narina externa (carácter 15, estado 0).
- Supraoccipital de forma cuadrangular en vista posterior (carácter 73, estado 1).
- Extremo anterior de los dentarios redondeado (carácter 76, estado 1).
- Ausencia de faceta anterodistal del húmero para un elemento preaxial anterior al radio (carácter 107, estado 0).
- Ausencia de deflexión posterior de la faceta ulnar del húmero (carácter 108, estado 0).
- Contacto entre el húmero y el intermedio (carácter 110, estado 1).

A partir del nodo 80 aparecen a modo de sucesivos taxones hermanos: *Brachypterygius extremus*, *Parrasaurus yacahuitzli*, *Grendelius? alekseevi* y *Acuetzpalin carranzai*.

Finalmente el nodo 94, que sólo contiene formas cretácicas, está dividido en dos subclados: por un lado el nodo 97, que contiene a *Kyhytysuka sachicarum*, “*Platypterygius*” *hercynicus* y al pobremente conocido *Sisteronia seeleyi*. Por otra parte, el nodo 93 (no resuelto) está compuesto por las restantes especies de “*Platypterygius*” (“*Pl.*” *platydactylus*, “*Pl.*” *australis* y “*Pl.*” *americanus*), y por *Maiaspondylus lindoei* y *Simbirskiasaurus birjukovi*.

### **5.2.2. Análisis de taxones inestables.**

Los resultados del análisis de taxones inestables identificaron como taxones inestables a “*Pl.*” *americanus* y a “*Pl.*” *platydactylus*. En ambos casos la inestabilidad de los taxones es debida a entradas faltantes (Tomo II, Apéndice 7). Cuando los taxones en cuestión son removidos del consenso, la politomía formada por los taxones restantes (“*Pl.*” *australis* + *Ma. lindoei* + *S. birjukovi*) no se resuelve.

### **5.3. DISCUSIÓN**

Los resultados del análisis filogenético y la resolución interna de los clados de ofthalmosáuridos coinciden, de forma parcial, con las propuestas realizadas previamente

por otros investigadores (e.g. Fischer *et al.*, 2016; Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020; Zverkov y Grigoriev 2020; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega 2021; Fernández *et al.*, 2021). Como en todos los análisis mencionados, se recuperó la monofilia de los Ophthalmosauridae con un buen valor de soporte, y con base en seis sinapomorfias no-ambiguas y una ambigua representada por la ausencia de muescas en el borde anterior en los elementos del miembro anterior en adultos [ausentes también en ictiosaurios no oftalmosáuridos como *Ichthyosaurus* spp., *Protoichthyosaurus applebyi* y *Suevolevithan integer* (Lomax *et al.*, 2017; Maxwell 2018)].

Desde el punto de vista de la definición filogenética del clado (“stem-based”), los taxones recuperados dentro de Ophthalmosauridae son consistentes con la definición brindada por Moon (2019): “*Todos los taxones más cercanamente relacionados con Ophthalmosaurus icenicus y con Platypterygius australis, que con Chacaicosaurus cayi*”.

El clado de los Ophthalmosaurinae es recuperado en el presente análisis con un soporte relativamente bueno (soporte de Bremer =2), coincidiendo con las propuestas de Fischer *et al.* (2012, 2016), Campos *et al.* (2020), Zverkov y Grigoriev (2020) y Barrientos-Lara y Alvarado Ortega (2021), y difiriendo con lo propuesto por Delsett *et al.* (2019), Maxwell *et al.* (2019), Fernández *et al.* (2021) y Campos *et al.* (2021b), donde los taxones aquí identificados como oftalmosaurinos o bien fueron hallados como sucesivos taxones hermanos de los Panplatypterygiinae (e.g. Fernández *et al.*, 2021) o recuperados en politomías (e.g. Delsett *et al.*, 2019; Maxwell *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2021b). Cabe destacar que la composición interna de los Ophthalmosaurinae presenta variaciones con respecto a aquellas propuestas donde fueron recuperados como clado. En el presente estudio las especies válidas de *Arthropterygius* y formas afines como *Janusaurus* y *Palvennia*, no fueron recuperadas como oftalmosaurinos, sino como un linaje tempranamente divergente dentro de Panplatypterygiinae, mientras que en las contribuciones de Barrientos-Lara y Alvarado Ortega (2020) y Zverkov y Grigoriev (2020) este linaje es identificado como perteneciente al grupo de los oftalmosaurinos.

Los taxones aquí recuperados como oftalmosaurinos son consistentes con la definición filogenética del grupo (“stem-based”) presentada por Fischer *et al.* (2012): “*Todos los oftalmosáuridos más cercanamente relacionados con Ophthalmosaurus icenicus que con Platypterygius australis*”.

En lo concerniente a la diagnosis de este clado, dos caracteres previamente no identificados en la diagnosis propuesta por Fischer *et al.* (2012) modifican parcialmente la caracterización del grupo: la ausencia de contacto entre el postorbital y el supratemporal en vista lateral y la presencia de una muesca ventral en el área extracondilar del basioccipital. El primero de estos caracteres puede confirmarse en todos las UTOs que conforman el clado, a excepción de *Mo. periallus* en cuyo holotipo y único ejemplar conocido, la porción dorsal de la región postorbital aún presenta una cobertura plástica para su protección durante la preparación (Fernández 1999). Sin embargo, esta característica ha evolucionado independientemente, al menos cinco veces, en los Ophthalmosauridae bajo la presente hipótesis filogenética (Fig. 5.8). El segundo carácter se confirma en todas las UTOs del clado y es desconocido únicamente en *Cat. gaspariniaie*. Esta característica sólo está presente en no-oftalmosáuridos tales como *Temnodontosaurus* ssp. e *Ichthyosaurus communis* (McGowan y Motani 2003; Massare y Lomax 2018) y en los Ophthalmosaurinae (Fig. 5.9).

El clado de los Panplatypterygiinae es recuperado también con un valor de soporte relativamente bueno y es casi completamente consistente con la reciente propuesta de Fernández *et al.* (2021). En este aspecto, la inclusión de los taxones *Ac. densus* y Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A como Panplatypterygiinos, es la única diferencia con respecto a la composición interna de este clado.

Las mayores diferencias encontradas con la propuesta de Fernández *et al.* (2021) se encuentran en los caracteres aquí hallados como diagnósticos del grupo. Fernández *et al.* (2021) identificaron tres sinapomorfias para los Panplatypterygiinae:

- Foramen para la arteria carótida interna apareciendo sobre el tercio posterior de la superficie ventral del basiesfenoides.
- Contribución del supraoccipital al *foramen magnum* semejante a las de los exoccipitales.
- Porción posterior de la ulna redondeada/recta y casi tan gruesa como el resto del elemento.

Los resultados aquí obtenidos indican que este grupo está caracterizado por las seis sinapomorfias listadas en la sección de resultados. Ninguno de esos caracteres había sido identificado como diagnóstico de este grupo en la contribución de Fernández *et al.*

(2021). Sin embargo, ninguno de esos estados de caracteres es exclusivo de los Panplatypterygiinae, a excepción de la fusión completa del isquiopubis (carácter 123, estado 2). Cabe destacar que dentro de los Panplatypterygiinae ese estado de carácter ha revertido a los estados 0 y 1 de forma independiente (Fig. 5.10).

Internamente, la resolución del clado Panplatypterygiinae también ha mejorado sustancialmente con respecto a los resultados de Fernández *et al.* (2021), en los cuales la base de este clado estaba representada por una politomía que no pudo ser resuelta mediante la exclusión *a posteriori* de los taxones inestables identificados en esa contribución. En los resultados aquí obtenidos se observa que este clado está casi completamente resuelto (Fig. 5.6), con el “clado *Arthropterygius*” (nodo 77 en el consenso estricto) en su base. La posición del taxón argentino *Ar. thalassonotus* es consistente con todos los análisis previos en los cuales este taxón fue incluido, encontrándolo profundamente anidado dentro del “clado *Arthropterygius*” (Campos *et al.*, 2020; Zverkov y Jacobs 2021; Zverkov y Grigoriev 2020; Barrientos-Lara y Alvarado Ortega 2021). Es importante destacar que el género *Arthropterygius* aquí es recuperado como un conjunto parafilético (Fig. 5.6:nodo 75), bajo la condición de considerar a *Keilhauia* como un taxón no referible a *Arthropterygius*. Sin embargo, como ya se ha discutido en el capítulo 4 de esta tesis, los dos ejemplares referidos a *Keilhauia* presentan un alto grado de consistencia con los caracteres diagnósticos de *Arthropterygius*, por lo cual en opinión del autor de esta tesis *Keilhauia* representa un sinónimo de *Arthropterygius*, descartando la condición parafilética de este último género.

El clado Platypterygiinae (nodo 73) fue recuperado con un buen valor de soporte de Bremer (Fig. 5.6). En cuanto a los taxones incluidos dentro del mismo, no se han encontrado grandes diferencias con otras contribuciones recientes a excepción de la posición de *Ac. densus*, que no había sido recuperado como un Platypterygiinae previamente (e.g. Fischer *et al.*, 2012, 2016; Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Efimov 2019).

Con respecto a la diagnosis de este clado, los caracteres aquí propuestos (ver sección Resultados) para diagnosticarlo difieren de los propuestos por Fischer *et al.*, (2012):

- Dientes con raíces de morfología cuadrangular en sección transversal.
- Reducción extrema del área extracondilar del basioccipital.
- Trocánteres dorsal y ventral prominentes en el húmero.

- Isquiopubis sin foramen obturador.

Estos cuatro caracteres ocurren tanto en oftalmosáuridos oftalmosaurinos como en panplatypterygiinos, a excepción de la ausencia del foramen obturador, la cual no se registra en los oftalmosaurinos (Moon y Kirton 2016). Esto sin embargo puede ser una observación espuria, ya que de los cinco taxones encontrados como oftalmosaurinos, sólo *O. icenicus* ha preservado restos de la cintura pélvica. Cabe destacar también que este carácter hace referencia a la fusión completa del isquion y el pubis de forma tal que el foramen obturador desaparece, característica que no se presenta en varios taxones de platypterygiinos con fusión incompleta como *Nannopterygius saveljeviensis*, *Undorosaurus* spp., *Thalassodraco etchesi* y *Sumpalla argentina* (Zverkov y Efimov 2019; Jacobs y Martill 2020; Campos *et al.*, 2021b; Zverkov y Jacobs 2021). De este modo, los caracteres aquí encontrados como sinapomorfias del grupo, son en todos los casos ambiguas o están presentes en oftalmosáuridos oftalmosaurinos.

El taxón Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A es hallado como hermano del clado conformado por (*Ca. bonapartei* (*Ae. leptospondylus* + *Sv. insolitus*)). Esta posición está dada por dos sinapomorfias, aunque las mismas no pueden confirmarse en ninguno de los ejemplares referidos a *Ca. bonapartei*. Dado que el Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A es reconocido por primera vez como un taxón diferente de *Ca. bonapartei* en esta tesis, el holotipo y único ejemplar nunca había sido incluido en un análisis filogenético previo, por lo cual no es posible comparar su posición con otros resultados.

La posición de *Caypullisaurus bonapartei* es novedosa al compararla con los análisis previos, si bien aquí, como en dichos análisis (e.g. Fischer *et al.*, 2016; Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Efimov 2019; Fernández *et al.*, 2021; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega 2021), es recuperado como un panplatypterygiino. En las propuestas previas, *Ca. bonapartei* es usualmente recuperado como un taxón más cercanamente relacionado con formas exclusivamente cretácicas que con taxones jurásicos (e.g. Fischer *et al.*, 2016; Delsett *et al.*, 2019; Campos *et al.*, 2020, 2021b; Fernández *et al.*, 2021), aunque Zverkov y Efimov (2019) recuperan a este taxón junto a dos taxones jurásicos. En el último caso, los autores adjudican la posición de *Caypullisaurus* como hermano del género *Grendelius*, y las diferencias con propuestas filogenéticas previas, a la interpretación del patrón morfológico y topológico del zeugopodio de *Caypullisaurus* propuesta por Arkhangelsky (2001). Siguiendo esa hipótesis, tanto *Caypullisaurus* como *Grendelius* comparten como carácter derivado la presencia del contacto entre el húmero y el

intermedio. Sin embargo, como se ha discutido en esta tesis (Capítulo 4), dicha interpretación es errónea, por lo cual la relación entre *Caypullisaurus* y *Grendelius* carece de sustento. En el presente análisis, *Ca. bonapartei* es hallado como más cercanamente relacionado al clado conformado por *Ae. leptospondylus* y *Sv. insolitus*. Esta relación está dada por una extensión anteroposterior reducida de los nasales (carácter 13, estado 1) y la ausencia de contacto entre el premaxilar y el yugal (carácter 26, estado 0).

*Sumpalla argentina* fue recuperado anidado dentro de una politomía junto a *Gengasaurus nicosiai* y *Acamptonectes densus*. Este agrupamiento está dado por tres sinapomorfias, de las cuales sólo una puede confirmarse en los tres taxones: la forma del margen posterior de la ulna, siendo este cóncavo (carácter 111, estado 1). Este taxón sólo fue incluido en dos análisis filogenéticos previos (Fernández *et al.*, 2021; Campos *et al.*, 2021b). Allí fue recuperado como un taxón basal dentro de los Panplatypterygiinae (Campos *et al.*, 2021b) o bien en una politomía en la base de este clado (Fernández *et al.*, 2021). Esa posición difiere de la aquí encontrada y probablemente se deba a la ampliación del muestreo tanto taxonómico como de caracteres llevadas a cabo en esta tesis.

## 5.5. CONCLUSIONES

Los resultados arrojados en el presente estudio permiten aceptar ambas hipótesis de trabajo planteadas. Los Ophthalmosauridae forman un grupo monofilético y bien soportado.

Por otro lado, en la presente propuesta filogenética los taxones del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de Patagonia (Argentina) son recuperados como miembros de diferentes linajes dentro de Ophthalmosauridae, lo que se ve reflejado en la identificación de los mismos como oftalmosaurinos (*Catutosaurus gaspariniaie*), panplatypterygiinos tempranamente divergentes (*Arthropterygius thalassonotus*) y platypterygiinos (*Caypullisaurus bonapartei*, *Sumpalla argentina* y Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A). Por otro lado, la única relación cercana encontrada es aquella establecida entre el Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A y el clado que contiene a *Caypullisaurus bonapartei*. Sin embargo, esta observación es interpretada como tentativa, dado que las sinapomorfias que la sustentan no se pueden corroborar en ningún ejemplar de *Caypullisaurus* debido a la falta de preservación.

## CAPÍTULO 6: DISPARIDAD

*“Mirá en tu libro de reglas y decime lo que ves. ¿Sos tan distinto? ¿Sos lo mismo que yo?”*

*No tan distintos (1987) Luca Prodan*

## 6.1. INTRODUCCIÓN

La macroevolución es con frecuencia entendida bajo alguna de las siguientes tres categorías *sensu* Hautmann (2020): (1) como evolución de los taxones de rango supraespecífico; (2) como evolución en grandes escalas de tiempo; (3) como cambio evolutivo “guiado” por la variación interespecífica. El registro paleontológico puede proveer evidencia directa de sobre la historia evolutiva de los taxones supraespecíficos a lo largo de grandes escalas de tiempo, que no puede obtenerse implementando únicamente taxones actuales (Sepkoski 2012).

La integración del registro paleontológico y los estudios evolutivos modernos fue primariamente esbozada por Simpson en su obra “*Tempo and Mode in Evolution*” (1944). El “tiempo”, entendido como la tasa evolutiva y el “modo”, o mecanismo(s) evolutivos, representan diferentes, aunque relacionados, descriptores que pueden implementarse en la identificación y caracterización de las señales y los patrones evolutivos. Así, estos pueden ser usados para estudiar fenómenos tales como radiaciones adaptativas (e.g. Stubbs y Benton 2016; Ezcurra *et al.*, 2021), fluctuaciones en la biodiversidad a lo largo del tiempo (e.g. Marx y Fordyce 2015; Pol y Leardi 2015), eventos de extinción y supervivencia (e.g. Smithwick y Stubbs 2018), evolución del tamaño corporal (e.g. Benson *et al.*, 2018), entre otros varios tópicos. De esta forma, el estudio de la macroevolución resulta fundamental para el entendimiento de la dinámica evolutiva de los linajes a lo largo de su historia.

La diversidad fenotípica o disparidad, fue primariamente definida como “la disimilitud morfológica multidimensional a escala macroevolutiva” (Runnegar 1988; Gould 1991). Durante la última década, el estudio de la disparidad en paleontología y biología evolutiva se ha vuelto un creciente campo de investigación en el cual se utilizan datos discretos, continuos y morfométricos para responder a interrogantes acerca de cómo ha variado la diversidad morfológica a lo largo de la historia evolutiva de un linaje dado (Guillerme 2020a). La implementación de matrices cladísticas para dichos estudios se ha vuelto a la vez una de las principales fuentes de datos para la exploración de la diversidad morfológica (Lloyd 2016). Actualmente existen varias herramientas para la investigación de aspectos macroevolutivos que parten de matrices cladísticas con caracteres discretos para modelar el “modo” y el “tiempo” de la evolución morfológica (Lloyd 2016; Guillerme *et al.*, 2020a, b). En los estudios paleontológicos esto resulta de particular interés dado que las matrices cladísticas de caracteres discretos son ampliamente

utilizadas para analizar las relaciones filogenéticas de los taxones. Estas matrices han sido usadas para el análisis de la disparidad o diversidad morfológica (Foote 1999) y, en los últimos años, ha habido un creciente cuerpo de publicaciones en diferentes linajes extintos y actuales sobre este tema (e.g. Benson *et al.*, 2012; Fischer *et al.*, 2016; Ezcurra y Butler 2018). El entendimiento de la dinámica macroevolutiva de los ictiosaurios, que han sido las formas dominantes de tetrápodos marinos durante gran parte del Mesozoico, se ha vuelto un rico campo de estudio (e.g. Dick y Maxwell 2015; Fischer *et al.*, 2016; Moon y Stubbs 2020). Los patrones macroevolutivos propuestos incluyen evidencias de la reducción del ecoespacio (= diversidad funcional) en los ictiosaurios post-triásicos, picos de disparidad y diversidad durante el Cretácico Temprano de ictiosaurios parvipelvianos, así como de una gran disparidad y un modelo macroevolutivo de “*Early burst*” durante el Triásico Temprano. Sin embargo, algunos aspectos como la disparidad de los Ophthalmosauridae, las formas casi exclusivas de ictiosaurios desde el Jurásico Medio en adelante, aún no han sido evaluados.

En este capítulo, y tomando como base los resultados de los análisis filogenéticos del capítulo anterior, se analizará la disparidad de los oftalmosáuridos a lo largo de su historia evolutiva, incluyendo patrones de ocupación del morfoespacio así como particiones en sub-conjuntos de datos para comparar la disparidad entre diferentes regiones del esqueleto (e.g. esqueleto completo *vs.* esqueleto postcraneano).

Los objetivos específicos e hipótesis de trabajo del presente capítulo son:

1) Analizar la distribución de los oftalmosáuridos en los morfoespacios definidos por variables discretas (dentales y osteológicas) a lo largo de su historia evolutiva.

Hipótesis de trabajo 1: Durante el Jurásico Superior–Cretácico Inferior los oftalmosáuridos fueron morfológicamente diversos y ocuparon áreas bien diferenciadas de los morfoespacios.

Hipótesis de trabajo 2: Los oftalmosáuridos alcanzan su máxima disparidad durante el Jurásico seguida por una fuerte reducción durante el Cretácico.

## 6.2. RESULTADOS

### 6.2.1. Análisis de la matriz completa

Los resultados del análisis del conjunto de datos completo muestran una clara separación de los morfoespacios que ocuparon los Neoichthyosauria no-ofthalmosáuridos y los ofthalmosáuridos (Fig. 6.1). El porcentaje de la varianza explicada por las dos primeras coordenadas principales es bueno, alcanzando un 40,13%. El espacio ocupado por los ofthalmosáuridos presenta solapamiento entre las formas jurásicas y las cretácicas (Fig. 6.1). Las métricas de disparidad que cuantifican el tamaño del morfoespacio ocupado (suma de varianzas y suma de rangos), coinciden en señalar a los ofthalmosáuridos jurásicos como el grupo de mayor disparidad (Fig. 6.2A-B). En el caso de la suma de rangos, se observa que la diferencia con los otros grupos de ictiosaurios es estadísticamente significativa. Estas medidas arrojaron también resultados similares en cuanto a los grupos de neoictiosaurios no-ofthalmosáuridos y los ofthalmosáuridos cretácicos.

Los resultados de las distancias medias por pares también indican que el grupo de los ofthalmosáuridos jurásicos son, en promedio, el grupo de mayor disparidad (Fig. 6.2C). De los grupos restantes, los ofthalmosáuridos cretácicos presentan valores más altos que los neoictiosaurios no-ofthalmosáuridos.

El desplazamiento promedio del centroide indica que el grupo de los ofthalmosáuridos jurásicos es aquel que presenta menor separación del centroide del morfoespacio (Fig. 6.2D). En este caso, el grupo con mayor distanciamiento del centroide del morfoespacio es el de los neoictiosaurios no-ofthalmosáuridos, seguido por el de los ofthalmosáuridos cretácicos.

### **6.2.2. Análisis de la matriz datos cráneo-dentales**

Las dos primeras coordenadas principales explican un buen porcentaje de la varianza, alcanzando un 34,16%. De forma consistente con el conjunto de datos completo, el análisis del morfoespacio construido a partir del subconjunto de datos cráneo-dentales, indica que no hay superposición entre neoictiosaurios no-ofthalmosáuridos y ofthalmosáuridos (Fig. 6.3). Por su parte los dos grupos de ofthalmosáuridos presentan solapamiento del morfoespacio ocupado (Fig. 6.3.).

La suma de rangos y suma de varianzas, indican que los ofthalmosáuridos jurásicos son lo que presentan en promedio la mayor disparidad (Fig. 6.4A-B). En el caso de la suma de rangos, esta diferencia es estadísticamente significativa.

Las distancias medias por pares también indican que el grupo de mayor disparidad es el de los oftalmosáuridos jurásicos, aunque las diferencias entre los tres grupos resultan mínimas y no significativas (Fig. 6.4C).

Finalmente, el desplazamiento promedio del centroide arroja un resultado igual al obtenido con el conjunto de datos completos, mostrando a los oftalmosáuridos jurásicos como el grupo de menor desplazamiento respecto del centroide del morfoespacio (Fig. 6.4D). Nuevamente, las diferencias entre grupos resultan no significativas y mínimas.

### **6.2.3. Análisis de la matriz de datos post-craneales**

El análisis del conjunto de datos post-craneales arrojó resultados coincidentes con los conjuntos de datos utilizados previamente. La separación en los morfoespacios ocupados por los oftalmosáuridos y los neoictiosaurios no-oftalmosáuridos es clara y sin ningún tipo de solapamiento entre estos grupos, en tanto que los oftalmosáuridos jurásicos y cretácicos presentan un solapamiento parcial. Las dos primeras coordenadas principales explican un buen porcentaje de la varianza, capturando un total de 42,68% de la misma.

La suma de varianzas y suma de rangos se comportan de la misma forma que con los conjuntos de datos previamente utilizados, identificando al grupo de los oftalmosáuridos como el de mayor disparidad media, seguido por el de los oftalmosáuridos cretácicos y finalmente los neoictiosaurios no-oftalmosáuridos (Fig. 6.6A-B). En el caso de la suma de rangos, las diferencias son significativas.

Las distancias medias por pares indican que el grupo de mayor disparidad es el de los oftalmosáuridos jurásicos (Fig. 6.6C), aunque ninguna de las diferencias encontradas entre grupos resultó significativa.

Finalmente, el desplazamiento promedio del centroide señala que el grupo de menor desplazamiento desde el centroide es el de los oftalmosáuridos jurásicos (Fig. 6.6D).

## **6.3. DISCUSIÓN**

### **6.3.1. Exploración, ocupación y cambios en el morfoespacio de los Ophthalmosauridae**

Los resultados obtenidos mediante la implementación de tres diferentes conjuntos de datos han arrojado señales congruentes entre sí. Los oftalmosáuridos experimentaron durante el Jurásico Medio–Jurásico Tardío la máxima exploración del morfoespacio, como lo señalan la suma de varianzas y la suma de rangos obtenidas a partir de los tres conjuntos de datos. En ese periodo, los oftalmosáuridos alcanzaron las combinaciones de caracteres osteológicos más extremas. Allí se registran las primeras apariciones de varios caracteres tales como la reducción extrema del área extracondilar del basioccipital, la división completa de las narinas externas, la presencia de cuatro facetas articulares distales en el húmero, el contacto húmero intermedio o la presencia de tres facetas articulares distales en el fémur (Moon y Kirton 2018; Campos *et al.*, 2020, 2021b; Fernández *et al.*, 2021, Massare *et al.*, 2021).

En las gráficas de morfoespacios basadas en el conjunto de datos completo (Fig. 6.1) se observa que el taxón de oftalmosáurido más antiguo conocido a la fecha, *Mollesaurus periallus*, ocupa uno de los extremos del morfoespacio total de los oftalmosáuridos jurásicos. Es interesante notar que la morfología del cráneo de *Mo. periallus*, entendida como una combinatoria de estados de caracteres incluyendo sus autapomorfias, no volvió a repetirse en ningún punto de la historia evolutiva de los oftalmosáuridos. Esto se ve reflejado a lo largo de la primera coordenada principal (Fig. 6.1), donde se observa que *Mo. periallus* es el único oftalmosáurido jurásico mostrando valores negativos (Fig. 6.1). Cabe destacar, sin embargo, que sólo se reconocen dos taxones de oftalmosáuridos en el Jurásico Medio (*Mo. periallus* y *O. icenicus*) por lo cual esta observación es contingente, ya que durante ese lapso el registro de oftalmosáuridos si bien es abundante en términos cuantitativos, es taxonómicamente poco diverso y se restringe a principalmente al Miembro Peterborough (Calloviano inferior–Calloviano superior) de la Formación Oxford Clay en Inglaterra (Moon y Kirton 2016; Fischer *et al.*, 2021).

En términos cronológicos, el taxón de oftalmosáurido más cercano a *Mo. periallus* es *Ophthalmosaurus icenicus*, el cuál aparece claramente separado del primero a lo largo de la PC2 (Fig. 6.1). El taxón más cercano a *Mo. periallus* en el morfoespacio es *Leninia stellans*, del Albiano (Cretácico Inferior) de Rusia (Fischer *et al.*, 2014) (Fig. 6.1). Estos taxones son usualmente recuperados como miembros del clado Ophthalmosaurinae (e.g. Fischer *et al.*, 2014b, 2016; Roberts *et al.*, 2014; Delsett *et al.*, 2017). Fischer *et al.* (2014b) también identificaron las similitudes en la morfología de estos taxones y, sobre

esta base, propusieron que el clado de los Ophthalmosaurinae experimentó un “conservacionismo” en la forma general del cráneo durante aproximadamente 56 millones de años (intervalo Bajociano inferior–Albiano inferior).

Los taxones recuperados del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de Patagonia ocupan dos áreas marcadamente diferentes del morfoespacio. *Caypullisaurus bonapartei* se ubica cercanamente a *Brachypterygius extremus*, *Acamptonectes densus* y *Sveltonectes insolitus*, dentro del área que comprende el morfoespacio de los oftalmosáuridos cretácicos (Fig. 6.1). Esto indica que la anatomía de *Ca. bonapartei* es más afín a la de los taxones cretácicos que a la de los jurásicos, lo cual es consistente con las observaciones cualitativas llevadas a cabo en esta tesis y con la literatura (e.g. Fernández 2007a).

Por otro lado, los restantes taxones, incluyendo al Ophthalmosauridae gen. et sp. nov A, se agrupan cercanamente a los valores más altos de la coordenada principal 2, junto con taxones cuyo biocrón se restringe al Jurásico Tardío, como *Thalassodraco etchesi* y *Janusaurus lundii* (Fig. 6.1) (Roberts *et al.*, 2014; Jacobs y Martill 2020).

Los valores positivos extremos de la coordenada principal 2 están ocupados por el grupo del género *Nannopterygius* (Kimmeridgiano Superior–Titoniano Inferior) (Moon y Kirton 2018; Zverkov y Jacobs 2020). Dicha posición probablemente refleja los rasgos autapomórficos de la mandíbula y la cintura escapular, en particular los coracoides (Moon y Kirton 2018; Zverkov y Jacobs 2021). Interesantemente, el género *Hauffiopteryx* (Pliensbachiano–Toarciano) alcanza valores similares sobre la PC2 similares a los de *Nannopterygius* (Fig. 6.1). Estos valores y la posición en el morfoespacio probablemente reflejan un fenómeno de convergencia dado que *Hauffiopteryx* presenta muchas similitudes con *Nannopterygius* en cuanto a la morfología de la mandíbula y los coracoides (Maxwell y Cortéz 2020; Zverkov y Jacobs 2020).

Las gráficas del morfoespacio derivadas del análisis de la matriz de datos craneo-dentales muestran un patrón muy similar en cuanto a la distribución de las terminales en el morfoespacio con respecto a la matriz de datos completa. *Mollesaurus periallus* se posiciona en uno de los extremos y cercanamente a este se ubican *Arthropterygius thalassonotus* y *Leninia stellans*, formas con la región postorbital amplia (Fernández 1999; Fisher *et al.*, 2014; Campos *et al.*, 2020). Esta característica está ampliamente distribuida en los oftalmosáuridos cretácicos, aunque su ocurrencia en las formas

jurásicas es mucho menor. A medida que se avanza por los valores negativos de las coordenadas principales, se observa que esa área del morfoespacio está ocupada por taxones que también presentan una región postorbital amplia y que, además, presentan una anatomía mandibular y dental consistente con la de los “predadores tope”, la cual contrasta con las características de *Mo. periallus*, considerado como un “especialista en presas blandas” (Fischer *et al.*, 2016). Las características mandibulares y dentales son prácticamente desconocidas en *Ar. thalassonotus* y *Le. stellans* (Fischer *et al.*, 2014b; Campos *et al.*, 2020). *Caypullisaurus bonapartei* es el otro representante de los oftalmosáuridos recuperados del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de Argentina, que se ubica cercanamente a las formas de “predadores tope”, presentando una región postorbital amplia (Fernández 1997, 2007a). Los restantes taxones de oftalmosáuridos del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de Argentina (*Catutosaurus gasparinia*, *Sumpalla argentina* y Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A), se posicionan sobre los valores positivos de la PC2, área donde se ubican las formas con una región postorbital reducida, rostro y mandíbulas gráciles y una dentición típica de los especialistas en presas blandas y/o generalistas (Campos *et al.*, 2021b; Fernández *et al.*, 2021).

Durante el Cretácico, al menos la mitad de los taxones incluidos en el análisis de disparidad caen dentro del morfoespacio ya explorado durante el Jurásico. Es importante destacar que los únicos oftalmosáuridos no incluidos en el morfoespacio ocupado por los oftalmosáuridos jurásicos son aquellos reunidos en el género parafilético “*Platypterygius*” y la especie *Kyhytysuka sachicarum* (Fig. 6.3).

Las gráficas del morfoespacio construido a partir del conjunto de datos post-craneanos (Fig. 6.5) arrojan un patrón similar a los anteriores, aunque la distribución de los taxones del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de Argentina ha cambiado parcialmente en lo que refiere a su posición relativa a otros taxones. Aquí *Ca. bonapartei* aparece cercanamente posicionado a las formas cretácicas, una posición similar a las arrojadas por los análisis con los otros dos conjuntos de datos. Sin embargo, en este caso, la terminal más cercana a *Ca. bonapartei* es el Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A, el cual en los análisis con los otros conjuntos de datos, se posiciona cercano al género *Catutosaurus* (conjunto de datos completo) o al género *Nannopterygius* (conjunto de datos cráneo-dentales) (Figs. 6.1, 6.3). Este resultado es altamente consistente con el estudio de la anatomía comparada entre el Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A y *Caypullisaurus* llevado a cabo en esta tesis (Capítulo 4). Como se ha discutido, la

anatomía del postcráneo comparable entre estas terminales se circunscribe al miembro anterior, los cuales son muy similares y difieren sólo en el zeugopodio. Por otro lado, la morfología cráneo-mandibular del *Ophthalmosauridae* gen. et sp. nov. A es notoriamente diferente de la de *Caypullisaurus*, lo cual se ve reflejado en términos cuantitativos en el morfoespacio basado en datos cráneo-dentales (Fig. 6.3).

*Sumpalla argentina* y *Catutosaurus gaspariniaie* se posicionan sobre los valores positivos más altos de la coordenada principal 1 del morfoespacio correspondiente a los oftalmosáuridos jurásicos, cercanamente a *Ac. densus* y *Undorosaurus nessovi*, y *Keilhauia* respectivamente (Fig. 6.5). *Sumpalla argentina* presenta una anatomía muy similar a la de *U. nessovi* en cuanto a la cintura pélvica y el miembro anterior, aunque la arquitectura de este último difiere entre estas especies (Campos *et al.*, 2021b). De manera similar, la forma de la región distal del húmero y de los elementos del zeugopodio presenta gran semejanza con la de *Su. argentina*, aunque nuevamente su arquitectura es bastante diferente. Finalmente, la cercanía entre *Cat. gaspariniaie* y *Keilhauia* es interpretada como producto de la similitud en sus cinturas escapulares, caracterizadas por los coracoides anteroposterior y mediolateralmente isométricos, con bordes anterior y posterior rectos, sutura intercoracoidea corta y clavículas altas y robustas (Delsett *et al.*, 2017, 2019; Fernández *et al.*, 2021).

*Arthropterygius thalassonotus* se posiciona sobre el extremo negativo de la coordenada principal 2 (Fig. 6.5), agrupado junto a formas jurásicas recuperadas del archipiélago Svalbard y del Ártico de Canadá. Estos taxones son *Janusaurus lundi*, *Palvennia hoybergeti* y *Arthropterygius chrisorum*. Este resultado es altamente consistente con la evidencia arrojada por esta tesis y los últimos estudios publicados en relación a la anatomía de esas especies, las cuales exhiben un postcráneo muy similar (Maxwell 2010; Fernández y Maxwell 2012; Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Prilepskaya 2019; Campos *et al.*, 2020).

Es interesante notar el patrón que surge al observar la posición en el morfoespacio de los oftalmosáuridos del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de Argentina, cuando se observan las dos primeras PC individualmente. Si se observa la PC1, se aprecia que estos oftalmosáuridos presentan una distribución casi invariable, mientras que al observar la PC2 se aprecia que la distribución es muy amplia (Fig. 6.5).

En el caso del morfoespacio definido por variables post-craneales se observa que un solo taxón exclusivamente cretácico, *Acamptonectes*, ocupó un sitio comprendido dentro del morfoespacio de los oftalmosáuridos jurásicos. Los otros taxones allí incluidos son *Caypullisaurus* y *Keilhauia*, ambas formas que ya estaban presentes al menos desde el Titoniano (Fernández 1997, 2007a; Delsset 2019).

La transición a lo largo del límite Jurásico–Cretácico está caracterizada por un marcado descenso en el tamaño del morfoespacio ocupado por los oftalmosáuridos. Los tres conjuntos de datos empleados indican un mismo patrón, en el cual se produce la pérdida de una gran región del morfoespacio, que no vuelve a ser ocupada durante el Cretácico. Las excepciones dentro de este escenario difieren en los tres conjuntos de datos. El morfoespacio definido por variables del esqueleto entero indica que, pasado el límite Jurásico/Cretácico, únicamente *Caypullisaurus*, *Acamptonectes* y *Sveltonectes* están presentes en el morfoespacio previamente ocupado por los oftalmosáuridos jurásicos (Fig. 6.1). *Caypullisaurus* representa una de las pocas formas conocidas de oftalmosáuridos del Jurásico que atravesaron el límite Jurásico/Cretácico, por lo cual la región ocupada por este en el morfoespacio no desaparece en el Cretácico. Por otro lado, tanto *Acamptonectes* como *Sveltonectes* son formas netamente cretácicas (Fischer *et al.*, 2011, 2012), lo cual indica que la exploración del morfoespacio jurásico por parte de los oftalmosáuridos cretácicos fue un fenómeno aislado antes que una tendencia.

Desde el punto de vista de la posición de los taxones de oftalmosáuridos en el morfoespacio, los resultados obtenidos en todos los análisis indican que los oftalmosáuridos jurásicos presentan un menor desplazamiento promedio del centroide que los restantes grupos. Sin embargo, es probable que dicho resultado sea producto del muestreo desigual entre los tres grupos (Guillerme *et al.*, 2020b). Por otro lado, es importante destacar el gran cambio producido en los oftalmosáuridos cretácicos. Si bien desde comienzos del Cretácico existe una marcada disminución del tamaño ocupado del morfoespacio (valores bajos en la suma de varianzas y de rangos), todos los análisis indican que durante ese período los oftalmosáuridos exploraron áreas que no lo habían sido previamente (innovación *sensu* Vermeij 2001) presentándose así nuevas morfologías. Es interesante destacar que esa región inexplorada del Jurásico es ocupada por taxones cretácicos que son considerados desde un punto de vista paleoecológico como “predadores tope” (Fischer *et al.*, 2016). Estos taxones corresponden a “*Platypterygius*” y se distribuyen muy cercanamente entre sí en los morfoespacios derivados de los tres

conjuntos de datos (Figs. 6.1, 6.3, 6.5). Los recientes estudios llevados a cabo por Foffa *et al.* (2018) indican que, al menos de forma local en el corredor sub-boreal del Reino Unido, los oftalmosáuridos de finales del Jurásico comenzaron a ocupar regiones del morfoespacio típicamente ocupadas por diferentes taxones “predadores tope” de metriorrínquidos geosaurinos. Esto sugiere que probablemente el cambio de posición de los oftalmosáuridos en el morfoespacio comenzó hacia finales del Jurásico y que no se desarrolló como un evento exclusivo del Cretácico. Esta observación también es apoyada por la posición en los diferentes morfoespacios de *Brachypterygius extremus* del Kimmeridgiano–Tithoniano de Inglaterra, el cuál ya presenta las características típicamente asociadas a los ‘predadores tope’ (Fischer *et al.*, 2016; Moon y Kirton 2018). Este taxón se presenta en todos los análisis como más cercano a las formas cretácicas que a las jurásicas, de manera similar a como lo hacen *Ca. bonapartei* y *Grendelius? alekseevi*. Tanto *Br. extremus* como *Gr? alekseevi* presentan características mandibulares y dentales muy semejantes, y es probable que el segundo sea sinónimo a nivel genérico (ver Moon y Kirton 2018 *contra* Zverkov *et al.*, 2015a), por lo cual estas formas posiblemente representen el preludio de los caracteres dentales y mandibulares de los “predadores tope”, hacia la distribución mucho más generalizada vista en el Cretácico.

Las evidencias que surgen de este análisis, sugieren que hubo una extinción selectiva durante la transición Jurásico–Cretácico que afectó de forma menos severa a los oftalmosáuridos “predadores tope”. No obstante es necesario un mayor número de ejemplares, especialmente de la primera mitad del Cretácico Inferior, para poner a prueba esta hipótesis. Es importante destacar que este patrón de pérdida de disparidad es consistente con los modelos planteados para extinciones masivas, es decir, aquellas que “eliminan” al menos un 75% de la diversidad contemporánea (Barnosky *et al.*, 2011). Estos modelos predicen que, si la extinción es selectiva, es esperable que ésta haya eliminado áreas concretas de los morfoespacios, mientras que si la extinción no es selectiva, la pérdida de disparidad puede o no ocurrir (Foote 1997; Villier y Korn 2004; Korn *et al.*, 2013; Puttick *et al.*, 2020). Por otro lado, el hecho de que las únicas formas que cruzan el límite Jurásico–Cretácico carecen de dientes preservados (*Caypullisaurus*) o bien cuando presentes indican una preferencia por presas blandas (*Keilhauia*; ver Delsett *et al.*, 2019), sugiere que la transición hacia el Cretácico estuvo marcada por dinámicas más complejas.

El estudio más reciente de las dinámicas macroevolutivas de los Parvipelvia sugiere que el pico máximo de disparidad para el grupo tuvo lugar durante el intervalo Valanginiano–Barremiano (Cretácico Inferior) (Fischer *et al.*, 2016). Los resultados aquí obtenidos sugieren que dicho pico tuvo lugar más tempranamente, durante el Jurásico Superior. Sin embargo, las diferencias en el tamaño de los grupos de ophthalmosauridos evaluados aquí, pueden introducir una potencial fuente de sesgo hacia esta interpretación. Las métricas de disparidad son, en mayor o menor medida, afectadas por el tamaño de las muestras a comparar (Ciampaglio *et al.*, 2001; Butler *et al.*, 2012; Lehman *et al.*, 2019; Guillerme *et al.*, 2020a). El efecto del sesgo de muestreo fue compensado mediante la aplicación del método de rarefacción (Sanders 1968; Raup 1975). Con el mismo objetivo, también se calcularon cuatro métricas de disparidad en tres conjuntos de datos diferentes, las cuales arrojaron en todos los casos resultados congruentes. Por consiguiente, los patrones de disparidad obtenidos son considerados como señales e indicadores confiables.

Muy probablemente este cambio en el entendimiento de la disparidad se debe, en parte, al intenso trabajo de prospección en depósitos marinos del Jurásico Superior alrededor del mundo (e.g. Prasad *et al.*, 2017; Delsett *et al.*, 2017, 2018, 2019; Fernández *et al.*, 2019; Delsett y Alsen 2020) y a la revisión de materiales de colecciones históricas que habían permanecido inaccesibles a la mayoría de los investigadores (e.g. Zverkov y Efimov 2019; Zverkov y Prilepskaya 2019; Zverkov y Jacobs 2021).

## 6.5. CONCLUSIONES

Los resultados de los análisis de la disparidad permiten aceptar las hipótesis de trabajo planteadas. Los taxones de Ophthalmosauridae que habitaron el margen suroccidental de Gondwana, en efecto, ocuparon lugares disímiles en el morfoespacio, indicando que la diversidad fenotípica era alta.

Todos los análisis aquí realizados coinciden en que el punto de máxima disparidad de los Ophthalmosauridae fue alcanzado durante el Jurásico Medio–Jurásico Tardío y en que la transición hacia el Cretácico estuvo marcada por una pérdida en la disparidad, reflejada por la desaparición de gran parte del morfoespacio jurásico, el cuál nunca volvió a ser ocupado. En lugar de esto, los ophthalmosauridos cretácicos ocuparon áreas previamente inexploradas por los ictiosaurios jurásicos.

## CAPÍTULO 7: DIVERSIDAD

*“Toda máquina está en proceso de extinción.”*

*Guirnalda con amores* (1959) Adolfo Bioy Casares

## 7.1. INTRODUCCIÓN

La historia evolutiva de los Ophthalmosauridae abarca el intervalo Aaleniano (Jurásico Medio)–Cenomaniano (Cretácico Tardío), sumando aproximadamente 80 millones de años (Bardet 1994; Fernández 2003; Fischer *et al.*, 2016). Los cambios asociados a la estructura y abundancia de su registro fósil, como así también al número de localidades y nuevos ejemplares descubiertos hasta la fecha, reflejan la complejidad de dicha historia, la cual ha ido cambiando radicalmente durante las últimas tres décadas (Fernández y Campos 2015).

Durante la década de los noventa, y comienzos de la del 2000, la concepción tradicional de la diversidad de los ictiosaurios apuntaba a un grupo cuyo máximo esplendor había sido alcanzado durante el Triásico y el Jurásico Temprano. Por otro lado, los representantes del Jurásico Tardío y Cretácico, fueron señalados como un relictos muy disminuido de la diversidad pretérita (e.g. Bardet 1994; Sander 2000; Lingham-Soliar 2003; Benson *et al.*, 2010).

Estas ideas acerca de los ictiosaurios de finales del Jurásico han sido abandonadas progresivamente desde la última década. La imagen de una baja diversidad de ictiosaurios en el Jurásico Tardío se debió, en gran parte, a un menor número de localidades fosilíferas prospectadas y a la escasez de ejemplares articulados (Deltett y Alsen 2020).

A raíz del intenso trabajo de prospección de nuevas localidades y la redescipción de materiales históricos llevado a cabo en diferentes regiones del mundo (e.g. Fischer 2014a, b; Paparella *et al.*, 2016; Tyborowski, 2016; Deltett *et al.*, 2017, 2019, 2020; Fernández *et al.*, 2019; Zverkov y Efimov 2019; Zverkov y Prilepskaya 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega 2020, 2021) el panorama sobre la historia evolutiva de los oftalmosáuridos del Jurásico Tardío y Cretácico se ha revertido.

Los conteos de especies y géneros, así como los análisis de diversidad (ver Zammit 2012; Fischer *et al.*, 2013, 2016) han demostrado que la diversidad de ictiosaurios de finales del Jurásico no era baja. Más aún, Fischer *et al.* (2013, 2016) proponen un modelo en el cual los oftalmosáuridos experimentaron al menos dos radiaciones de diferente magnitud y en el cuál la diversidad de este linaje no se vió severamente afectada por el evento de extinción ocurrido en el límite Jurásico/Cretácico.

La primera de las radiaciones corresponde al origen del grupo y tuvo lugar durante el Aaleniano–Bajociano (Fischer *et al.*, 2013). A este intervalo corresponden los registros más antiguos de oftalmosáuridos (Fernández 2003; Druckenmiller y Maxwell 2014). Sin embargo, estos registros son aún muy escasos y fragmentarios. Esta primera radiación estuvo enmarcada en un recambio faunístico experimentado por las comunidades de reptiles marinos durante el Aaleniano (Fischer *et al.*, 2021). Dicho recambio parece encontrar su génesis, al menos en parte, a comienzos del Toarciano, durante el Evento de Anoxia Oceánica (~183 millones de años) (Maxwell y Vincent 2016). Este evento ha sido reconocido ampliamente como una de las perturbaciones ambientales más dramáticas acaecidas durante el Mesozoico (e.g. Little y Benton 1995; Gómez *et al.*, 2008). Hacia el Aaleniano–Bajociano, la mayoría de los Neoichthyosauria habían desaparecido y sólo estaban representados por *Stenopterygius aaleniensis*, *Chacaicosaurus cayi* y *Mollesaurus periallus* (Fernández 1994, 1999; Maxwell *et al.*, 2012a). Acompañando esta tendencia, los plesiosaurios Microcleididae o Rhomaleodauridae desaparecieron o se vieron severamente disminuidos (Benson *et al.*, 2015) en tanto que se “produjo” un incremento en la diversidad de los crocodilomorfos talatosuquios, plesiosauroideos cryptoclídidos y pliosaurios (Fischer *et al.*, 2021).

La segunda radiación de los Ophthalmosauridae corresponde al origen de los Platypterygiinae y probablemente tuvo lugar durante el Jurásico Tardío, durante el Kimmeridgiano (Fischer *et al.*, 2013).

Las hipótesis sobre los escenarios de diversidad de los ictiosaurios durante el límite Jurásico/Cretácico también han ido fluctuando en las últimas décadas. De forma consistente con la idea de una baja diversidad de ictiosaurios desde el Jurásico Medio hasta su extinción, varios autores han propuesto que durante el límite J/K los ictiosaurios experimentaron una drástica caída en su diversidad (e.g. Bardet 1994; Sander 2000; McGowan y Motani 2003; Benson *et al.*, 2010). Por otro lado, los estudios más recientes señalan que la crisis de diversidad de los ictiosaurios en el límite J/K no existió como tal, y que no existe evidencia que indique una reducción drástica en el número de linajes de ictiosaurios (Fischer *et al.*, 2011b, 2013).

Finalmente, Fischer *et al.* (2016) han propuesto la existencia de al menos una última radiación de los Platypterygiinae, aunque de menor magnitud que la del Jurásico Tardío, la cual habría ocurrido durante el intervalo Berriasiano–Hauteriviano.

Los nuevos descubrimientos de oftalmosáuridos del Jurásico Superior, así como las reasignaciones taxonómicas de los últimos años, sumada a la identificación y redescipción de ejemplares en este trabajo de tesis, ponen de relieve la necesidad de reanalizar la diversidad de los ictiosaurios del Jurásico Tardío–Cretácico. Más aún, todavía existen interrogantes sobre la diversidad de los ictiosaurios, como su estado durante el límite J/K, que no encuentran una única respuesta o consenso. Por este motivo, en el presente capítulo se procederá a analizar la diversidad taxonómica y filogenética de los Ophthalmosauridae, así como la tasa de cladogénesis a lo largo de toda su historia evolutiva.

Con base en lo anteriormente expuesto, los objetivos específicos e hipótesis de trabajo del presente capítulo son:

1) Analizar la diversidad taxonómica y filogenética de los oftalmosáuridos e identificar los momentos de radiación del linaje a lo largo de su historia evolutiva.

Hipótesis de trabajo 1: Los Ophthalmosauridae alcanzaron su máxima diversidad taxonómica y filogenética durante el Jurásico Tardío.

Hipótesis de trabajo 2: El límite Jurásico/Cretácico no estuvo marcado por una fuerte disminución de la diversidad de los Ophthalmosauridae, como si lo hiciese para otras formas de tetrápodos marinos.

## 7.2. RESULTADOS

### 7.2.1. Análisis de la diversidad taxonómica (Fig.7.1)

El patrón de diversidad taxonómica durante el Jurásico Medio muestra una baja diversidad a lo largo de toda esta época. En dicho intervalo sólo se reconocen dos taxones hasta la fecha: *Mollesaurus periallus* del Bajociano y *Ophthalmosaurus icenicus* con múltiples registros en el Calloviano y parte del Jurásico Superior (Moon y Kirton 2016).

Durante el Jurásico Superior, la diversidad taxonómica muestra un escaso crecimiento durante el Oxfordiano con respecto a los niveles del Jurásico Medio, y un fuerte incremento desde el Kimmeridgiano, culminando con un ‘pico’ de máxima diversidad durante el Titoniano.

Pasado el límite Jurásico/Cretácico, la diversidad taxonómica cae abruptamente, llegando a niveles similares a los del Oxfordiano, y con el punto más bajo durante el

Valanginiano. A partir de allí, la diversidad se incrementa modestamente y de forma gradual alcanzando un máximo durante el Albiano, con valores equivalentes a los del Kimmeridgiano. Finalmente, la diversidad vuelve a caer durante el Cenomaniano llegando a los niveles del Jurásico Medio.

### **7.2.2. Análisis de la diversidad filogenética**

La corrección filogenética muestra que durante el Jurásico Medio la diversidad mediana era relativamente alta en el Aaleniano y en el Calloviano, y su intervalo más bajo se registra durante el Bajociano–Bathoniano (Figs. 7.2-7.3). Este patrón se recupera consistentemente bajo ambos métodos de calibración temporal (Figs. 7.2-7.3).

Durante el Jurásico Superior, la tendencia es similar a la de la curva de diversidad taxonómica (Fig. 7.1). Sin embargo, bajo la corrección filogenética y el método de calibración “mbl”, el incremento abrupto de la diversidad se registra desde el Oxfordiano, alcanza su pico máximo durante el Kimmeridgiano y es apenas más baja en el Titoniano (Fig. 7.2). En el caso de la curva calculada bajo el método de calibración “equal”, el máximo de diversidad corresponde al intervalo Kimmeridgiano–Titoniano (Fig. 7.3).

De forma consistente con el patrón observado en la curva de diversidad taxonómica, la diversidad filogenética cae una vez atravesado el límite Jurásico/Cretácico (Figs. 7.2-7.3), aunque esta caída no es tan marcada como en el caso de la diversidad taxonómica. El punto más bajo de la misma, durante el Cretácico Inferior, corresponde al Hauteriviano, bajo la calibración con el método “mbl” (Fig. 7.2), y al intervalo Hauteriviano–Barremiano bajo el método de calibración “equal” (Fig. 7.3). Sin embargo, la diversidad se mantiene relativamente alta en estos puntos.

Finalmente, la caída más pronunciada en la diversidad comienza al finalizar el Aptiano hasta llegar al Cenomaniano (Figs. 7.2-7.3).

### **7.2.3. Corrección por muestreo**

El NFO (número de formaciones portadoras de ofthalmosáuridos) muestra una distribución heterogénea de las formaciones portadoras de ofthalmosáuridos a lo largo de su historia evolutiva (Fig. 7.4).

Durante el Jurásico Medio el NFO se mantiene relativamente bajo en el Aaleniano, y durante el intervalo Batoniano–Calloviano, alcanzando su máximo durante el Bajociano (Fig. 7.4).

Desde comienzos del Jurásico Superior, el NFO va aumentando progresivamente hasta alcanzar su máximo en el Titoniano (Fig. 7.4).

En el Cretácico Inferior el NFO se mantiene relativamente alto durante el Berriasiano, y a partir de allí comienza a decaer hasta el Hauteriviano, durante el cual se registra el mínimo para todo el Cretácico, con valores semejantes a los del Jurásico Medio (Fig. 7.4). A partir del Barremiano, el NFO incrementa hasta alcanzar el máximo comprendido en toda la historia de los oftalmosaúridos en el Albiano.

Finalmente, durante el Cretácico Superior, en el Cenomaniano, el NFO desciende a niveles similares a los del pico del Titoniano (Fig. 7.4).

La curva que representa la evolución del NFO a lo largo del tiempo presenta un patrón altamente consistente con la curva de diversidad taxonómica (Fig. 7.1). Los puntos de máxima diversidad taxonómica del Jurásico y el Cretácico, coinciden con los de la curva del NFO. Cuantitativamente, la correlación entre estos modelos se hace más evidente, resultando significativa para todas las pruebas estadísticas (Tabla 7.1). Sin embargo, las pruebas estadísticas no encuentran evidencia de correlación lineal entre el NFO y las curvas de diversidad filogenética calculadas bajo los modelos de calibración “mbl” e “equal” (Tabla 7.1).

**Tabla 7.1.** Resultados de las pruebas estadísticas de correlación entre el NFO y las estimaciones de diversidad.

	Diversidad taxonómica y número de formaciones	Diversidad filogenética (“mbl”) y número de formaciones	Diversidad filogenética (“equal”) y número de formaciones
Coeficiente correlación de Pearson	$t = 2,6747$ , $df = 12$ , <b>p-value</b> = 0,02023	$t = 0.36635$ , $df=12$ , <b>p-value</b> = 0,7205	$t = 0.24913$ , $df=12$ , <b>p-value</b> = 0,8075
Coeficiente correlación de Spearman	$S = 93,267$ , $\rho = 0,7950175$ , <b>p-value</b> = 0,0006776	$S = 514,68$ , $\rho = -0,1311742$ , <b>p-value</b> = 0,6549	$S = 451,94$ , $\rho = 0,006719435$ , <b>p-value</b> = 0,9818
Coeficiente correlación de Kendall	$z = 2,9517$ , $\tau = 0,6380488$ , <b>p-value</b> = 0,00316	$z = -0,50491$ , $\tau = -0,1065555$ , <b>p-value</b> = 0,6136	$z = 0,28011$ , $\tau = 0,0588602$ , <b>p-value</b> = 0,7794

La curva de diversidad taxonómica corregida por muestreo (Fig. 7.5), muestra un patrón consistente, aunque de forma parcial, con los “picos” de diversidad señalados por las curvas de diversidad taxonómica y filogenética sin corrección. En esta se aprecia que durante el intervalo Kimmeridgiano–Titoniano se encuentra la mayor diversidad de oftalmosáuridos (Fig. 7.5), seguida por una abrupta caída en la misma una vez atravesado el límite Jurásico/Cretácico. Sin embargo, la curva corregida por muestreo recupera un “máximo” durante el Cretácico Inferior, en el Barremiano, el cual no se recupera en ninguna de las curvas de diversidad. Esta diferencia se debe a que en edades previas (Valanginiano–Hauteriviano) el número de taxones conocidos es menor, cero y uno respectivamente, que los del Barremiano, y a su vez presentan un NFO similar al de este último.

Las curvas de diversidad filogenética corregidas por muestreo (Fig. 7.6) presentan un patrón general similar al de las curvas de diversidad taxonómica y filogenética sin corrección, aunque también muestran diferencias con estas. En este caso, la máxima diversidad de los Ophthalmosauridae es recuperada cercana al origen del grupo, en el Aaleniano (Fig. 7.6). Sin embargo, este resultado es efecto del gran número de linajes fantasmas que atraviesan completamente el Jurásico Medio, el cual presenta un bajo NFO en comparación con el Jurásico Superior (Fig. 7.5).

Otra diferencia se encuentra en el “pico” de diversidad del Jurásico Superior. Cuando se aplica la corrección por muestreo, se aprecia que el máximo de diversidad se encuentra en el Oxfordiano (Fig. 7.6) y no en el intervalo Kimmeridgiano–Titoniano, como en las curvas sin corrección. Esto se debe principalmente a que el intervalo Kimmeridgiano–Titoniano cuenta con más del triple de formaciones geológicas portadoras de oftalmosáuridos que el Oxfordiano, por lo cual una caída en la curva es esperable.

Finalmente, durante el Cretácico, ambas curvas de diversidad filogenética corregida encuentran su máximo en el intervalo Valanginiano–Hauteriviano (Fig. 7.6). A diferencia de las curvas de diversidad filogenética no corregidas, en las cuales la diversidad se mantiene constante pasado el intervalo Valanginiano–Hauteriviano hasta finales del Aptiano, cuando se aplica la corrección se observa que la diversidad empieza a caer y nunca se recupera desde el Barremiano hasta el Cenomaniano (Fig. 7.6).

#### 7.2.4. Tasa de cladogénesis

El número de eventos cladogenéticos se distribuye de forma heterogénea a lo largo de la historia evolutiva de los Ophthalmosauridae (Figs. 7.2-7.3).

A comienzos del Jurásico Medio, en el Aaleniano, la tasa de cladogénesis está representada por la aparición de los oftalmosáuridos oftalmosaurinos y desciende a lo largo del Bajociano, donde se registra un único evento cladogenético bajo el método de calibración “equal” (Fig. 7.3). En lo que resta del Jurásico Medio (Bathoniano–Calloviano), la tasa de cladogénesis aumenta nuevamente a los niveles del Aaleniano (método “mbl”) (Fig. 7.2) o bien sigue descendiendo hasta ser nula en el Calloviano (método “equal”) (Fig. 7.3). La calibración temporal del ACE (ver Capítulo 5, Fig. 5.7) muestra que en ese intervalo se produjo la primera divergencia del linaje de los Panplatypterygiinae.

El Jurásico Superior comienza con la radiación de los Platypterygiinae, con un máximo de eventos cladogenéticos en el Oxfordiano (Figs. 7.2-7.3). Dicha radiación se extiende, aunque disminuida, hasta el Kimmeridgiano. A partir del Titoniano y hasta fin del Berriasiano, no se aprecian eventos de cladogénesis bajo ambos métodos de calibración.

Los modelos de calibración temporal difieren en cuanto al momento de la última radiación de los Ophthalmosauridae. Bajo el modelo “mbl” esta radiación tuvo lugar durante el Hauteriviano, mientras que el modelo “equal” señala que la misma ocurrió durante el Valanginiano (Figs. 7.2-7.3).

A partir de esta última radiación, sólo se registran eventos de cladogénesis en el Aptiano y, posterior a este, la tasa de cladogénesis desciende progresivamente hasta el fin del Cenomaniano, a comienzos del Cretácico Superior (Figs. 7.2-7.3).

### 7.3. DISCUSIÓN

#### 7.3.1. Patrón general de diversidad de los Ophthalmosauridae y su radiación

La concepción de los Ophthalmosauridae como un linaje poco diverso en términos de riqueza específica y paleoecológica, ha sido abandonada desde hace aproximadamente una década (e.g. Fischer *et al.*, 2011b, 2016; Zammit 2012; Delsett y Alsen 2020).

Sin embargo, los patrones de diversidad para este grupo de ictiosaurios en particular no han sido discutidos en profundidad en un marco comparativo, considerando la totalidad de la historia evolutiva del grupo. Las contribuciones más recientes sobre este tópico exploran la diversidad de los Ophthalmosauridae considerando como foco de su estudio a los representantes Cretácicos (e.g. Zammit 2012; Fischer *et al.*, 2012, 2014a; 2016), o como parte de un linaje más inclusivo (e.g. Ichthyosauria) (e.g. Fischer *et al.*, 2011b; Tennant *et al.*, 2016a).

En varios de los estudios mencionados, las inferencias sobre el patrón global de diversidad de los ictiosaurios son construidas a partir de conteos “en crudo” de especies/géneros (diversidad taxonómica), por lo cual no toman en consideración los sesgos por muestreo (e.g. Zammit *et al.*, 2012; Fischer *et al.*, 2012, 2014a). Por otro lado, cuando se aplican diferentes metodologías de muestreo y submuestreo para mitigar el efecto de los sesgos, como rarefacción o SQS (Shareholder Quorum Subsampling) (e.g. Fischer *et al.*, 2016; Tennant *et al.*, 2016a), dichos análisis basan sus resultados en hipótesis filogenéticas derivadas de un único conjunto de datos, es decir, una sola matriz cladística.

Debido a la falta de resultados directamente comparables con las curvas obtenidas a partir del conjunto de datos construido para esta tesis, la comparación se realizará con aquellos derivados del análisis de la diversidad a partir de los conjuntos de datos detallados en la sección de materiales y métodos (Capítulo 2).

La diversidad filogenética de los Ophthalmosauridae sigue un mismo patrón en todos los conjuntos de datos analizados. Durante el Jurásico Medio, la diversidad era relativamente alta en el Aaleniano, cae en el Bajociano y vuelve a incrementarse durante el intervalo Bathoniano–Calloviano (Figs. 7.7-7.8). La mayor diferencia se encuentra en la curva obtenida a partir del conjunto de datos de Delsett *et al.* (2019). Dicha curva muestra que la mayor diversidad se encuentra en el Aaleniano, y cae posteriormente durante el resto del Jurásico Medio y el Oxfordiano (método “mbl”) (Fig. 7.7) o cae durante el Jurásico Medio y se incrementa fuertemente durante el Oxfordiano (método “equal”) (Fig. 7.8). Esto se debe principalmente a que las hipótesis más parsimoniosas reportadas por Delsett *et al.* (2019) recuperan a varios taxones cretácicos en la base de los Ophthalmosauridae (e.g. *Acamptonectes densus*, *Athabascasaurus bitumineus*, *Leninia stellans*) y al ser calibradas, independientemente del método empleado, generan

varios linajes fantasmas de gran extensión que encuentran su punto de divergencia en el Jurásico Medio.

El Jurásico Superior es detectado como el intervalo de mayor diversidad filogenética en todas las curvas (Figs. 7.7-7.8). La única diferencia considerable, se da en la curva obtenida a partir del conjunto de datos de Fischer *et al.* (2016). Sin embargo, dicha diferencia se explica fácilmente al considerar el gran aumento en el muestreo taxonómico que ha ocurrido desde la publicación de ese conjunto de datos, especialmente de taxones del Jurásico Superior (e.g. Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Efimov 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega 2020, 2021; Campos *et al.*, 2020, 2021b; Fernández *et al.*, 2021). Es importante destacar que, a pesar de que en esta curva los Ophthalmosauridae del Titoniano se encuentran subrepresentados, el patrón es consistente con el de las demás curvas, difiriendo sólo en la magnitud del máximo de diversidad en el intervalo Kimmeridgiano–Titoniano (Figs. 7.7-7.8).

Atravesado el límite Jurásico/Cretácico, la diversidad cae considerablemente en el Cretácico Inferior (Figs. 7.7-7.8). Nuevamente, las diferencias en el patrón de las curvas de diversidad filogenética son mínimas y atribuibles al muestreo diferencial de taxones y/o hipótesis filogenéticas que implican largos linajes fantasmas.

A partir del Valanginiano y hasta el Aptiano inclusive, la diversidad filogenética parece estabilizarse y se mantiene relativamente constante durante este intervalo. Posteriormente, la diversidad comienza a caer a partir del Albiano hasta el Cenomaniano, en el cual encuentra su punto más bajo en toda la historia de los Ophthalmosauridae. Dicho patrón es consistente en todas las curvas (Figs. 7.7-7.8). Pasado el Cenomaniano no existen registros certeros de ictiosaurios que indiquen que este linaje sobrevivió más allá del límite Cenomaniano/Turoniano (e.g. Bardet 1992; Fischer 2016).

En lo que respecta a los eventos de radiación de los oftalmosáuridos, el análisis de la tasa de cladogénesis (Figs. 7.2-7.3) indica que hay al menos tres momentos en la historia del grupo donde se sucedieron numerosos eventos cladogenéticos. El primero de ellos, y posiblemente el más complejo de observar, se dio durante el Jurásico Medio y está marcado por la aparición de los oftalmosáuridos oftalmosaurinos. Este mismo fenómeno de diversificación es consistente con la propuesta más reciente sobre la diversidad de los Ophthalmosauridae (e.g. Fischer *et al.*, 2021). No obstante, estos datos deben ser interpretados con precaución ya que hasta la fecha el material diagnóstico de

oftalmosáuridos del Jurásico Medio es muy poco diverso y está mayormente representado por aquel proveniente de Inglaterra (e.g. Formación Oxford Clay).

El evento de diversificación de mayor magnitud tuvo lugar en el Jurásico Superior, en el intervalo Oxfordiano–Kimmeridgiano, con la radiación de los Panplatypterygiinae. Este evento también ha sido ubicado temporalmente en ese intervalo por las propuestas más recientes sobre la diversidad de los Ichthyosauria (Fischer *et al.*, 2016).

Finalmente, los resultados obtenidos en esta tesis indican que (en consistencia con las propuestas de Fischer *et al.*, 2016) el intervalo Valanginiano–Hauteriviano es aquel que representa el último y único pico en la tasa de cladogénesis. Sobre este último evento de radiación, cabe aclarar que según los resultados obtenidos aquí, el mismo tendría una magnitud equiparable a la del Jurásico Medio. El intervalo Valanginiano–Hauteriviano cuenta con una duración aproximada de 10 millones de años y con número similar de formaciones geológicas portadoras de oftalmosáuridos que el Jurásico Medio en su totalidad (Apéndice 6), el cual a su vez también tiene una duración aproximada de 10 millones de años.

### **7.3.2. Diversidad a lo largo del límite Jurásico/Cretácico**

Entre los grandes eventos de extinción registrados durante el Fanerozoico (Sepkoski Jr 1982; Benton 1986; Bambach 2006), el evento de extinción ocurrido en el límite Jurásico/Cretácico había sido originalmente considerado como una de las ocho grandes extinciones masivas (Raup y Spkoski Jr 1982). Sin embargo, varios autores consideran que dicho fenómeno en realidad representa un evento de extinción menor (e.g. Hoffman 1985; Alroy 2010).

Los estudios de diversidad llevados a cabo en diferentes linajes de tetrápodos arrojan señales que dificultan la comprensión del patrón global y la magnitud de dicho evento de extinción (Tennant *et al.*, 2016a). De esta forma, la transición entre el Jurásico y el Cretácico fue testigo de una severa pérdida de la diversidad en grupos tales como los Dinosauria (Upchurch *et al.*, 2011; Mannion *et al.*, 2011), Crocodyliformes (Mannion *et al.*, 2015; Tennant *et al.*, 2016b), Pterosauria (Butler *et al.*, 2013) y Plesiosauria (Benson *et al.*, 2010). Por otro lado, otros estudios argumentan que al menos diferentes grupos de reptiles marinos o bien pasaron el límite Jurásico/Cretácico de forma relativamente

“indemne”, como los Ichthyosauria (e.g. Fischer *et al.*, 2011b, 2012) o los Metriorhynchidae (Chiarenza *et al.*, 2015). En el caso de los Plesiosauria, Benson y Druckenmiller (2014) argumentaron que este linaje sufrió una serie de extinciones “en etapas” desde comienzos del Titoniano y, pasado el límite J/K, experimentaron un recambio faunístico en lugar de una pérdida marcada en la diversidad. Sin embargo, la mayor parte de los escenarios de diversidad para los diferentes linajes de reptiles marinos aún distan de ser definitivos y son aquí interpretados como respuestas contingentes a una problemática en constante evolución.

Los patrones de diversidad filogenética de los Ophthalmosauridae aquí obtenidos han resultado altamente consistentes entre sí, mostrando una fuerte pérdida en el número de taxones que atraviesan el límite J/K. Esta consistencia indica que el evento de extinción que tuvo lugar en ese momento afectó de manera más profunda la diversidad de los oftalmosáuridos que lo que se creía con anterioridad (Fischer *et al.*, 2011b, 2012, 2014a). La idea de los Ophthalmosauridae atravesando el evento de extinción citado sin sufrir grandes reorganizaciones a niveles taxonómicos surge principalmente debido a identificaciones erróneas o dudosas de material Cretácico, el cual se pensaba correspondía a taxones Jurásicos. Ejemplos de esto son ejemplares considerados como representantes de *Ophthalmosaurus* y *Brachypterygius* hallados en el miembro Greensand de la Formación Gault en Cambridge el cual corresponde al Albiano (McGowan y Motani 2003) y de *Aegirosaurus* hallado en el Valanginiano de Francia (Fischer *et al.*, 2011b). La supuesta presencia de *Brachypterygius* u *Ophthalmosaurus* en el Albiano, implica un hiato de aproximadamente 32 millones de años en el registro de estos taxones desde su última aparición certera en el Titoniano (Moon y Kirton 2016, 2018). Sin embargo, ninguna de estas asignaciones ha sido corroborada en posteriores contribuciones, siendo incluso rechazadas en varios casos (Fischer *et al.*, 2014a).

También es necesario nombrar el fenómeno ya citado, en el cual el muestreo de ejemplares y taxones del Jurásico Superior, y en especial del Titoniano, ha aumentado considerablemente en la última década, lo cual se traduce en un panorama más completo de la diversidad durante el intervalo Titoniano–Berriasiano. El aumento en el número de especies nominales registradas en el Titoniano (24 consideradas en esta tesis) pone de relieve la caída abrupta en el número de las mismas a comienzo del Cretácico. Así, durante el Berriasiano, sólo se registran tres especies de oftalmosáuridos que están presentes también en el Titoniano, lo cual se traduce en una pérdida de aproximadamente

el 88% de las especies de oftalmosáuridos del Titoniano (Delsett *et al.*, 2019; Zverkov y Jacobs 2021). Desde el punto de vista de la diversidad filogenética el patrón es muy similar, mostrando la pérdida de al menos dos tercios de los linajes existentes en el Titoniano durante el Berriasiano. Este escenario es a su vez consistente con las tasas nulas de cladogénesis durante el intervalo Titoniano–Berriasiano.

Finalmente, cabe destacar que aunque se ha demostrado una fuerte correlación lineal entre la diversidad taxonómica y el NFO, el Titoniano sólo contiene dos formaciones más que el Berriasiano (Fig. 7.4), por lo cual no es posible atribuir el resultado observado a un sesgo de muestreo.

#### **7.4. CONCLUSIONES**

Los resultados obtenidos durante el desarrollo del presente capítulo permiten aceptar la primera de las hipótesis de trabajo, habiéndose encontrado evidencia ampliamente consistente con un escenario en el cual los Ophthalmosauridae alcanzaron su máxima diversificación en términos taxonómicos y filogenéticos en el Jurásico Tardío, específicamente en el intervalo Kimmeridgiano–Titoniano.

Por otro lado, se rechaza la segunda hipótesis de trabajo, debido a que las líneas de evidencia aquí obtenidas señalan que los Ophthalmosauridae atravesaron el límite J/K con una marcada pérdida en su diversidad, tanto en término de especies nominales, cómo de linajes.

## CAPÍTULO 8: DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

*“Allí encontraron a su padre temblando frente al fuego, delirando de dolor. ‘Mis descendientes se adornarán con oro’ decía ‘comerán las mejores carnes y montarán los mejores caballos... y olvidarán a quien se lo deben todo. Una hazaña no es gloriosa hasta que se ha completado.’ Y se negó a morir hasta que Ogatai, su tercer hijo, le prometió continuar la guerra.”*

anónimo (circa 1227)

## 8.1. DISCUSIÓN GENERAL Y PERSPECTIVAS FUTURAS

Como se ha hecho mención en los capítulos 1 (Introducción) y 5 (Filogenia) de esta tesis, buena parte de la investigación realizada en ictiosaurios de Argentina se abocó a la descripción de nuevos ejemplares y especies. En su desarrollo, estas investigaciones parecen haber seguido un rumbo análogo al de las realizadas por científicos y naturalistas del hemisferio norte.

Durante las etapas tempranas de investigación, la mayor parte de los científicos respondía a un criterio o práctica de tipo “separador” (“*splitter*”) en cuanto a decisiones taxonómicas. Esto es, por ejemplo, la tendencia a reconocer especies diferentes u otras entidades taxonómicas en los grupos de una población o en grupos separados geográficamente (Benton 2010). En la actualidad no existe un consenso generalizado para determinar el nivel en el cual deben discriminarse subespecies, especies y géneros, y el panorama dista mucho de mejorar en el caso de taxones fósiles, donde la única evidencia que permite el discernimiento son los caracteres de los tejidos mineralizados (Benton 2010; Allmon 2013).

El siglo XIX y la primera mitad del S. XX fueron testigos del nacimiento de decenas de nuevas especies de ictiosaurios (McGowan y Motani 2003) en el contexto de una disciplina que comenzaba a abrazar el paradigma evolucionista. La anatomía tan particular de estos organismos ciertamente fascinó y desconcertó en magnitudes equivalentes a los investigadores y naturalistas de la época. En este marco fue que muchas especies y géneros fueron erigidos basándose en materiales pobremente preservados o no diagnósticos (e.g. Fraas 1891; Yakowlew 1903; Broili 1908; Camp 1942), o en materiales pertenecientes a otros vertebrados (e.g. Harlan 1834; Schmid 1861; von Huene 1951).

Particularmente en Argentina el criterio “separador” también prevaleció en los comienzos de la investigación sobre los ictiosaurios. De esta manera las primeras especies en ser nominadas, *Ichthyosaurus bondenbenderi* e *Ichthyosaurus immanis* (Dames 1893; Philippi 1895), fueron descritas en base a material no diagnóstico o que hacía imposible la distinción de otras especies conocidas de un mismo género (principalmente vértebras), por lo cual son consideradas como *nomina dubia* (Gasparini 1985; McGowan y Motani 2003; Fernández 2007b; Otero *et al.*, 2015; Fernández *et al.*, 2019). Exceptuando a *Myobradypterygius hauthali*, los restantes ictiosaurios descritos en la primera mitad del S. XX también fueron nominados a partir de material no diagnóstico como los casos de

*Stenopterygius grandis*, ?*Ichthyosaurus sanjuanensis*, ?*Macropterygius incognitus* y *Ancanamunia* (Cabrera 1939; Rusconi 1942, 1948, 1949). Posteriormente, desde la década de 1970, la práctica de la taxonomía alfa se inclina a favor de un criterio “agrupador” (“*lumper*”) y todos esos taxones son considerados *nomina dubia* o sinónimos de otros (McGowan 1976; Gasparini 1985; Fernández 1997; McGowan y Motani 2003; Fernández 2007b).

Hacia 2003 se contabilizaba un total de 13 especies válidas de oftalmosáuridos (McGowan y Motani 2003), mientras que actualmente los últimos trabajos reportando nuevos taxones e hipótesis filogenéticas consideran entre 28 (e.g. Campos *et al.*, 2021b; Cortés *et al.*, 2021; Fernández *et al.*, 2021) y 35 (e.g. Moon 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega 2021; Zverkov y Grigoriev 2020). Independientemente de si se escoge un escenario más o menos conservador, lo cierto es que en las últimas dos décadas el número de especies válidas mínimamente se duplicó. Este rápido incremento en el número de especies de oftalmosáuridos no parece ser producto de la “inflación taxonómica” (Isaac *et al.*, 2004), sino el resultado esperable del trabajo de varios grupos de investigación en diferentes regiones del mundo dirigidos a los oftalmosáuridos. Los esfuerzos de revisión de material y prospección de nuevas localidades no han arrojado nuevos taxones, en la mayoría de los casos, como producto de un ejercicio taxonómico de criterio “*splitter*” (Fernández y Campos 2015). Desde los primeros análisis cladísticos enfocados en los oftalmosáuridos (Fernández 2007a) el número de caracteres empleados también aumentó progresivamente, a medida que nuevos ejemplares iban siendo encontrados o revisados y daban cuenta de una diversidad morfológica previamente desconocida. Ejemplos de este fenómeno son regiones del esqueleto que en el pasado eran submuestreadas y se consideraban “filogenéticamente no-informativas” en oftalmosáuridos, como los elementos de la región occipital del cráneo, el cuadrado, el zeugopodio o las narinas (Fernández y Campos 2015).

Los criterios empleados en la práctica de la taxonomía alfa mencionados con anterioridad presentan problemáticas de índoles similares, como lo son la sub y sobrestimación de la diversidad taxonómica, la introducción potencial de sesgos al evaluar periodos de recambio faunístico y las dificultades asociadas a la delimitación de las unidades taxonómicas (e.g. Dayrat 2005; Allmon 2013; Alroy 2014). De estas temáticas, la última es central en el estudio de la diversidad biológica ya que su ejercicio implica el uso de datos empíricos para la construcción de hipótesis explícitas acerca de

cuáles especímenes pertenecen a un determinado taxón (Sites y Marshall, 2004; De Queiroz 2007). Durante los últimos años, varios autores han remarcado la necesidad de una práctica de la taxonomía alfa que tome en cuenta todas las líneas de evidencia posibles de las disciplinas involucradas en la delimitación de las especies, una “taxonomía integradora” (e.g. Dayrat 2005; De Salle *et al.*, 2005; Schlick-Steiner *et al.*, 2010). Bajo este paradigma, se prioriza la rigurosidad de la delimitación de las especies por sobre la generación de nuevos nombres (Dayrat 2005). En el caso de los taxones fósiles, donde la morfología es la mayor fuente de información y los datos moleculares son excepcionales e infrecuentes, sería deseable por ejemplo la inclusión de información relativa a los biocrones, la paleoecología y la paleobiogeografía para caracterizar a una determinada especie. Particularmente, en los oftalmosáuridos este tipo información podría resultar de gran ayuda para resolver problemáticas taxonómicas de larga data, como el caso de *Ophthalmosaurus icenicus*, una especie que presenta un biocrón sorprendentemente largo (Calloviano–Titoniano, ~ 21 ma.) y registros en localidades de Inglaterra, México, Rusia y Francia (Moon y Kirton 2016; Arkhangelsky *et al.*, 2018).

Dentro del contexto anteriormente figurado, en el capítulo 4 (Sistemática paleontológica) se desarrollaron una serie de discusiones que esclarecen el estatus taxonómico de los ejemplares de oftalmosáuridos del Jurásico Tardío–Cretácico Temprano de la Patagonia argentina y región de Cuyo. Las consecuencias más importantes a partir de los resultados obtenidos en dicho capítulo son el aumento en el número de taxones de oftalmosáuridos y la delimitación clara de dichas entidades taxonómicas. Un ejemplo de esto es la diagnosis revisada de *Caypullisaurus bonapartei* la cual brinda un marco certero para referir un ejemplar a dicha entidad y a la vez excluir a otros previamente referidos a esta como es el caso del Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A.

Los resultados obtenidos en el capítulo 4 permitieron, no sólo una delimitación clara de las entidades taxonómicas objeto de estudio de esta tesis, sino que también tuvieron un impacto directo sobre los análisis filogenéticos (capítulo 5). El estudio en detalle de las formas patagónicas y cuyanas de oftalmosáuridos brindó la información necesaria para ampliar el muestreo de caracteres de la matriz de datos tomada como base y la modificación de varios de los caracteres. De esta forma, la propuesta filogenética resultante da cuenta de una posición novedosa de los taxones estudiados con respecto a hipótesis previas (con excepción de *Catutosaurus gasparinae*) y sugiere que la

composición de la fauna de ictiosaurios del Jurásico Tardío–Cretácico Temprano de Argentina contaba con representantes de los tres linajes mayores de oftalmosáuridos: oftalmosaurinos, panplatypterygiinos tempranamente divergentes y platypterygiinos. Más aún la Formación Vaca Muerta puede considerarse como una de las formaciones geológicas más diversas en términos de composición de especies de oftalmosáuridos en el mundo, junto a la Formación Kimmeridge Clay (Kimmeridgiano–Titoniano) (Morgans-Bell *et al.*, 2001). Cabe destacar que a diferencia de la Formación Vaca Muerta, la búsqueda y colecta de ejemplares de ictiosaurios en la Formación Kimmeridge Clay cuenta con al menos dos siglos de historia (e.g. De la Beche y Conybeare 1821; Conybeare 1822).

La particular situación de la Formación Vaca Muerta a la vez contrasta con la de otras formaciones intensamente estudiadas y que contienen estratos coetáneos, como la Formación Agardhfjellet (Bathoniano–Berriasiano) en el archipiélago Svalbard (Collington y Hammer 2012). En dicha formación, y específicamente en el Miembro Slottsmøya (Titoniano–Berriasiano temprano) el cual es considerado como un yacimiento excepcional (*lagerstätte*) (Hurum *et al.*, 2012; Delsett *et al.*, 2016), se han recuperado al menos cuatro taxones de oftalmosáuridos: *Palvennia*, *Janusaurus*, *Keilhauia* y *Undorosaurus? kristiansenae* (Druckenmiller *et al.*, 2012; Roberts *et al.*, 2014; Delsett *et al.*, 2017, 2019). Los tres primeros taxones fueron identificados aquí como panplatypterygiinos tempranamente divergentes y están estrechamente relacionados filogenéticamente, mientras que *Undorosaurus? kristiansenae* fue identificado como un platypterygiino. Así puede notarse que pese a que la diversidad taxonómica en la Formación Agardhfjellet es relativamente alta, esta es representada mayoritariamente por un linaje de oftalmosáuridos. Esta observación es consistente con hipótesis recientes que postulan la presencia grupos endémicos de ictiosaurios en el Jurásico Tardío, al menos en el Reino Boreal (Roberts *et al.*, 2014).

La revisión del material patagónico analizado en esta tesis, con la identificación de un nuevo taxón (Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A), se suma a numerosas contribuciones nuevas donde también se identifican nuevos taxones del Jurásico Tardío, principalmente del hemisferio norte (e.g. Delsett *et al.*, 2017, 2019; Zverkov y Prilepskaya 2019; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega 2020, 2021; Campos *et al.*, 2020, 2021b; Jacobs y Martill 2020; Fernández *et al.*, 2021; Zverkov y Jacobs 2021). Toda esta información reciente cambia radicalmente la percepción de la diversidad de los

oftalmosáuridos en un punto crítico de su historia evolutiva, como lo es el límite J/K. Los patrones de diversificación obtenidos en esta tesis señalan dos importantes radiaciones subsecuentes en el Jurásico Medio (Aaleniano) y Tardío (Oxfordiano). El pico diversidad taxonómica encontrada en el Titoniano obedece a la radiación oxfordiana y pone de manifiesto un escenario en el cual la mayoría de los taxones de finales del Jurásico no se registran en el Cretácico. De esta manera, y en acuerdo con las propuestas de Bardet (1994), se considera que la diversidad de los oftalmosáuridos disminuyó drásticamente durante el evento de extinción en el límite J/K.

Los análisis de disparidad (capítulo 6) arrojaron resultados consistentes con el escenario previamente planteado. La mayor diversidad fenotípica corresponde a los oftalmosáuridos jurásicos, y esta se vio severamente afectada por el evento de extinción del límite J/K. En dicho evento se produjo la pérdida de gran parte del morfoespacio explorado por los oftalmosáuridos jurásicos, y el mismo no fue ocupado por taxones cretácicos. En cambio, los oftalmosáuridos cretácicos exploraron nuevas regiones del morfoespacio (innovación) y estaban representados mayormente por formas de “predadores tope”.

Los avances realizados en esta tesis brindan el marco para nuevas investigaciones, algunas de las cuales se encuentran en proceso, sobre dos temáticas centrales que aún permanecen poco exploradas: cuál/es fueron los factores que favorecieron el florecimiento del linaje durante el Jurásico Tardío, y por otro lado, qué características de la osteología de los oftalmosáuridos pueden considerarse como correlatos fidedignos de rasgos funcionales y paleoecológicos.

La incidencia de los factores bióticos y abióticos en la distribución de la diversidad a lo largo del tiempo se ha estudiado a partir de dos modelos generales, el de la “Reina Roja” (“*Red Queen model*”) y el del “Bufón de la corte” (“*Court Jester model*”), o una mezcla de ambos (“*multilevel mixed models*”) (Benton 2009). El modelo de la “Reina Roja” postula que los patrones de diversidad son conducidos por factores bióticos como las interacciones interespecíficas (“causas intrínsecas”), mientras que el modelo del “Bufón de la corte” postula que la diversidad es conducida por factores abióticos como la fluctuación del clima (“causas extrínsecas”) (Van Valen 1973; Barnosky 2001, 2005). Actualmente es aceptado que los dos tipos de “causas” operan a diferentes escalas (Jablonski 2008; Benton 2009): las relaciones interespecíficas “regulan” a escala local la diversidad de las especies o linajes, aunque ciertamente el efecto de dichas interacciones

es sobrepasado por el de los procesos tectónicos o climáticos que acontecen en el orden de miles a millones de años.

Las características de los modelos mencionados ponen de relieve la necesidad de explorar correlatos funcionales en la osteología de los oftalmosáuridos que permitan inferencias sobre como causas intrínsecas y extrínsecas modelaron la diversidad de estos organismos. Hasta el momento la mayor parte del conocimiento de la paleobiología de los ictiosaurios recae en aspectos del nado como la velocidad del desplazamiento o flexibilidad de las “aletas” (e.g. Massare 1988; Motani *et al.*, 1996; Buchholtz 2001; Crofts *et al.*, 2019; De Blois y Motani 2019; Gutarra *et al.*, 2019), aspectos de la reproducción y el metabolismo (e.g. Böttcher 1990; Motani *et al.*, 2014; Plet *et al.*, 2017; Lindgren *et al.*, 2018) y capacidades visuales (e.g. Motani *et al.*, 1999; Fernández *et al.*, 2005b; Fischer *et al.*, 2014b). Por otro lado, hay aspectos paleobiológicos que son prácticamente desconocidos o escasamente explorados como el mecanismo de audición y los mecanismos miológicos para la maniobrabilidad de los miembros.

Asimismo, es importante hacer revisión del conocimiento de los tópicos más estudiados, debido a que por ejemplo buena parte de lo asumido sobre el nado de los ictiosaurios (y reptiles marinos en general) se basa en modelos desarrollados a partir de análogos como los peces osteíctios. Recientemente se ha demostrado que la clasificación en tipos de nado según el plan corporal en los peces es artificial, y que morfologías tan dispares como la de una anguila y un atún evolucionaron convergentemente una cinemática del nado muy semejante (Di Santo *et al.*, 2021). Precisamente, el modo de nado de los ictiosauromorfos más antiguos es asociado a un desplazamiento “anguiliforme”, mientras que el de las formas más tardíamente divergentes (e.g. Parvipelvia) se asocia con un desplazamiento de tipo “carangiforme” (e.g. Motani *et al.*, 1996; Buchholtz 2001; Motani 2002; Gutarra *et al.*, 2019).

La diversidad ecológica es otra de las temáticas que debe ser revisada a la luz de los hallazgos realizados en los últimos años. Las contribuciones más recientes sugieren la existencia de al menos tres ‘gremios alimenticios’ entre los Ophthalmosauridae (“especialistas en presas blandas”, “generalistas” y “predadores tope”), los cuales coexistieron en diferentes puntos de la historia evolutiva del grupo (Fischer 2016; Fischer *et al.*, 2016). Sin embargo, estos estudios se enfocan principalmente en los taxones cretácicos del hemisferio norte y requieren la incorporación de nueva información. Desde

la publicación de esas contribuciones, se han descrito o redescrito varios taxones que presentan características particulares de su mandíbula y dentición (e.g. Jacobs y Martill 2020; Cortés *et al.*, 2021; Zverkov y Jacobs 2021), estructuras clave para inferir dieta y métodos de predación. A estos taxones también se suma el *Ophthalmosauridae* gen. et sp. nov. A descrito en esta tesis, por lo cual es probable que la diversidad ecológica de los *Ophthalmosauridae* esté siendo subestimada.

Dentro de la temática previamente mencionada surgen nuevas preguntas relativas al registro argentino. Al menos dos taxones recuperados de la Formación Vaca Muerta, *Caypullisaurus bonapartei* y *Arthropterygius thalassonotus*, no han preservado dientes. Esto ha llevado, al menos en el caso del primer taxón, a inferir que los individuos “adultos” del mismo tenían una dentición reducida o ausente (Fernández 1997; McGowan y Motani 2003). La variación ontogenética en el tamaño y densidad de los dientes que conduce a una reducción de estos en los adultos, es conocida en no-ofthalmosáuridos como *Stenopterygius* (e.g. Dick y Maxwell 2015; Dick *et al.*, 2016) y podría ser el caso de *Caypullisaurus*. Sin embargo, la naturaleza frágil del tipo de anclaje que poseen los dientes de los ictiosaurios post-triásicos (aulacodoncia, *sensu* Mazin 1983) abre la posibilidad de que la reducción dental observada en *Caypullisaurus* sea un artefacto generado por alteración tafonómica (e.g. Nicholls y Manabe 2004; Sander *et al.*, 2011). La búsqueda de nuevos materiales referibles a *Caypullisaurus* permitirá contrastar ambas hipótesis.

Hasta la fecha el registro de ictiosaurios de Argentina cuenta con representantes de los gremios “especialista en presas blandas” y “generalista”, pero no de “predadores tope”. Dicha ausencia puede explicarse por un sesgo de muestreo, aunque factores tales como la presencia de otros grandes predadores como *Dakosaurus* y *Pliosaurus* podrían haber contribuido a la escasez o ausencia de las formas “predadoras tope” de ictiosaurios. Por este motivo es importante el estudio de los ictiosaurios en el marco de la exploración cuantitativa de la paleoecología de las comunidades de reptiles marinos que habitaron los mares del sudeste de Gondwana. Dichos estudios permitirán no sólo conocer nuevos aspectos de la composición faunística de las comunidades de reptiles marinos recuperados en Argentina, sino que también evaluar su cambio en el tiempo y comparar estos cambios con los registrados en el hemisferio norte (e.g. Foffa *et al.*, 2018).

Cabe destacar también que existen estructuras tales como el *excavatio internasalis* cuya función es incierta. Se ha propuesto que la misma era el sitio que alojaba un órgano para la ecolocalización como en los Odontoceti (Wade 1984), que alojaba un órgano relacionado a la olfacción (Maisch y Matzke 2000) o que estaba rellena de tejido adiposo y que este cambiaba de volumen durante el desplazamiento ayudando a reducir las fuerzas contrarias a este (Moon y Kirton 2016).

Como se desprende de lo anteriormente expuesto, aún hay una gran cantidad de líneas de investigación para continuar estudiando estas formas durante los próximos años.

## 8.2. CONCLUSIONES

A continuación se procede a detallar las conclusiones a las cuales se ha arribado en el marco de cada objetivo e hipótesis particular de esta tesis:

### Capítulo 4: Sistemática Paleontológica.

- Se confirma la asignación taxonómica de los ejemplares MACN-N-32, MLP 83-XI-16-1, MOZ-PV 6097 y MOZ-PV 6139 a *Caypullisaurus bonapartei*.
- Se rechaza la asignación del ejemplar MLP 85-I-15-1 a *Caypullisaurus bonapartei*. En su lugar se propone que el mismo debe ser referido a un nuevo género y especie.
- *Arthropterygius thalassonotus*, *Catutosaurus gaspariniaie* y *Sumpalla argentina* son especies válidas de ofthalmosáuridos.
- “*Ancanamunia mendozana*” no es sinónimo de *Baptanodon natans* u *Ophthalmosaurus icenicus*, y el mismo es considerado como *nomen dubium*.
- Los ejemplares MLP 79-I-30-1 y MLP 79-I-30-2 no son referibles a “*Platypterygius*” y se propone que los mismos sean referidos a *Myobradypterygius hauthali*.
- El ejemplar juvenil MLP 83-XI-15-1 no es referible a *Caypullisaurus bonapartei* y debido a la semejanza de este con *Sumpalla argentina*, se propone que el mismo sea referido como cf. *Sumpalla*.
- El ejemplar MLP 85-I-14-1 no es referible a *Caypullisaurus bonapartei* y no pudo ser determinado a un nivel taxonómico menos inclusivo que Ophthalmosauridae.

### Capítulo 5: Filogenia.

- Los Ophthalmosauridae son un grupo monofilético y bien soportado
- Los taxones del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de Argentina son recuperados como miembros de diferentes linajes dentro de Ophthalmosauridae, lo que se ve reflejado en la identificación de los mismos como oftalmosaurinos (*Catutosaurus gasparinae*), panplatypterygiinos tempranamente divergentes (*Arthropterygius thalassonotus*) y platypterygiinos (*Caypullisaurus bonapartei*, *Sumpalla argentina* y Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A).

### **Capítulo 6: Disparidad.**

- Los taxones de Ophthalmosauridae que habitaron el margen suroccidental de Gondwana ocuparon lugares disímiles en el morfoespacio, indicando que la diversidad fenotípica era alta.
- Los Ophthalmosauridae alcanzaron su máxima disparidad durante el Jurásico Tardío.
- La transición J/K estuvo marcada por una gran pérdida de la diversidad fenotípica de los Ophthalmosauridae
- Los Ophthalmosauridae cretácicos no ocuparon las mismas áreas del morfoespacio que los representantes jurásicos, sino que se distribuyeron en regiones previamente no exploradas.

### **Capítulo 7: Diversidad.**

- Los Ophthalmosauridae alcanzaron su máxima diversidad taxonómica y filogenética durante el Jurásico Tardío, durante el intervalo Kimmeridgiano–Titoniano.
- Los Ophthalmosauridae experimentaron al menos tres episodios de diversificación: a comienzos del Jurásico Medio (Aaleniano) con la aparición de los Ophthalmosaurinae, durante el Oxfordiano cuando se da la radiación de los Platypterygiinae, y el último de ellos ocurriendo en el intervalo Valanginiano–Hauteriviano con la diversificación de los platypterygiinos cretácicos.
- La transición J/K estuvo marcada por una gran pérdida de la diversidad taxonómica y filogenética de los Ophthalmosauridae.

El objetivo general de esta tesis fue lograr una comprensión más profunda de la última radiación de los ictiosaurios, los oftalmosáuridos, con base en el estudio del registro fósil patagónico y cuyano, a través del análisis de la disparidad morfológica y de la diversidad taxonómica y filogenética.

La hipótesis general de trabajo construida para dicho objetivo es que subsecuentemente a su primera radiación, los oftalmosáuridos alcanzaron su máxima diversificación en el Jurásico Tardío y que la transición Jurásico/Cretácico estuvo caracterizada por un pasaje transicional y paulatino, y no por una crisis de recambio faunístico.

Luego del análisis e interpretación de los datos y resultados obtenidos a lo largo de esta tesis, se concluye en que la hipótesis general es parcialmente aceptada. La exploración de la diversidad y la disparidad reveló que el punto máximo de ambos parámetros fue alcanzado por los oftalmosáuridos en el Kimmeridgiano o en el intervalo Kimmeridgiano–Titoniano (Jurásico Tardío). Sin embargo, la transición Jurásico/Cretácico fue testigo de la desaparición de aproximadamente el 90% de las especies jurásicas de oftalmosáuridos, y la pérdida de la mayor parte del morfoespacio explorado por dichas especies el cual no volvió a ser ocupado por las formas cretácicas. De esta manera se aprecia que la transición Jurásico/Cretácico si fue escenario de una crisis de recambio faunístico.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abel, O. 1909. Cetaceenstudien. 1. Mitteilung: Das Skelett von *Eurhinodelphis cocheteuxi* aus dem Obermiozain von Antwerpen. K. Akademie der Wissenschaften, Wien. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse Sitzungsberichte, 118, 241-253.
- Aguirre Urreta, M.B., 2002. Invertebrados del cretácico inferior. En Haller, M. J. (Ed.), Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz, 439-459. XV Congreso Geológico Argentino.
- Aguirre-Urreta, M. B., & Ramos, V. A. 1981. Crustáceos decápodos del Cretácico inferior de la Cuenca Austral, provincia de Santa Cruz, Argentina. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico: Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur, 2, 599-623.
- Aguirre-Urreta, M. B., & Rawson, P. F. 1998. The Early Cretaceous (Valanginian) ammonite *Chacantuceras* gen. nov. —a link between the Neuquén and Austral basins. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 53, 354-364.
- Aguirre-Urreta, M. B., & Scasso, R. A. 1998. Callianásidos (Crustacea, Decapoda) de la Formación Vaca Muerta (Tithoniano) del Neuquén. 7° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Bahía Blanca), Actas: 95.
- Allaire, J. 2012. RStudio: integrated development environment for R. Boston, MA, 770, 165-171.
- Allmon, W. D. 2013. Species, speciation and palaeontology up to the Modern Synthesis: persistent themes and unanswered questions. Palaeontology, 56, 1199-1223.
- Alroy, J. 2010. Fair sampling of taxonomic richness and unbiased estimation of origination and extinction rates. The Paleontological Society Papers, 16, 55-80.
- Alroy, J., Marshall, C. R., Bambach, R. K., Bezusko, K., Foote, M., Fürsich, F. T., Hansen, T. A., Holland, S. M., Ivany, L. C., Jablonski, D. et al. 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. Proceedings of the National Academy of Sciences, 98, 6261-6266.
- Andrews, C. W. 1910. A Descriptive Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay. Part I. British Museum (Natural History), London, 205 pp.

- Appleby, R. M. 1956. The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus*. Proceedings of the Zoological Society of London, 126, 403-448.
- Appleby, R. M. 1979. The affinities of Liassic and later ichthyosaurs. Palaeontology, 22, 921-46.
- Aramendía, I., Ramos, M. E., Geuna, S., Cuitiño, J. I., & Ghiglione, M. C. 2018. A multidisciplinary study of the Lower Cretaceous marine to continental transition in the northern Austral-Magallanes basin and its geodynamic significance. Journal of South American Earth Sciences, 86, 54-69.
- Arbe, H. A. 2002. Análisis estratigráfico del Cretácico de la Cuenca Austral. In Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino, 1, 103-128.
- Arkhangelsky, M. S. 1997. On a new ichthyosaurian genus from the Lower Volgian substage of the Saratov, Volga Region. Paleontological Journal, 31, 87-90.
- Arkhangelsky, M. S. 1998. On the ichthyosaurian genus *Platypterygius*. Paleontological Journal, 32, 611-615.
- Arkhangelsky, M. S. 2001. On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian stage of the Volga region near Ulyanovsk. Paleontological Journal, 35, 629-634.
- Arkhangelsky, M. S., Averianov, A. O., Pervushov, E. M., Ratnikov, V. Y., & Zozyrev, N. Y. 2008. On ichthyosaur remains from the Cretaceous of the Voronezh Region. Paleontological Journal, 42, 287-291.
- Arkhangelsky, M. S., Zverkov, N. G., Spasskaya, O. S., & Evgrafov, A. V. 2018. On the first reliable record of the ichthyosaur *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley in the Oxfordian–Kimmeridgian beds of European Russia. Paleontological Journal, 52, 49-57.
- Atrops, F., 1994. Présence d'ammonites du Tithonien inférieur dans les calcaires lithographiques de Canjuers (Var, France): conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. Geobios, 16, 137-146.
- Bambach, R. K. 2006. Phanerozoic biodiversity mass extinctions. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 34, 127-155.

- Bapst, D. W. 2012. paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 803-807.
- Bardet, N. 1992. Stratigraphic evidence for the extinction of the ichthyosaurs. *Terra Nova*, 4, 649-656.
- Bardet, N. 1994. Extinction events among Mesozoic marine reptiles. *Historical Biology*, 7, 313-324.
- Bardet, N., & Fernández, M. 2000. A new ichthyosaur from the Upper Jurassic lithographic limestones of Bavaria. *Journal of Paleontology*, 74, 503-511.
- Bardet, N., Fischer, V., & Machalski, M. 2016. Large predatory marine reptiles from the Albian–Cenomanian of Annopol, Poland. *Geological Magazine*, 153, 1-16.
- Barrett, P. M., McGowan, A. J., & Page, V. 2009. Dinosaur diversity and the rock record. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 2667-2674.
- Barrientos-Lara, J. I., & Alvarado-Ortega, J. 2020. *Acuetzpalin carranzai* gen. et sp. nov. A new ophthalmosauridae (Ichthyosauria) from the Upper Jurassic of Durango, North Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102456.
- Barrientos-Lara, J. I., & Alvarado-Ortega, J. 2021. A new Tithonian ophthalmosaurid ichthyosaur from Coahuila in northeastern Mexico. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 45, 203-216.
- Barrio, C. A. 1990. Late Cretaceous-Early Tertiary sedimentation in a semi-arid foreland basin (Neuquén Basin, western Argentina). *Sedimentary Geology*, 66, 255-275.
- Barthel, K. W., Swinburne, N. H. M., & Morris, S. C. 1990. *Solnhofen: a study in Mesozoic palaeontology*. Cambridge University Press.
- Barnosky, A. D. 2001. Distinguishing the effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene mammal evolution in the northern Rocky Mountains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(1), 172-185.
- Barnosky, A. D. 2005. Effects of Quaternary climatic change on speciation in mammals. *Journal of Mammalian Evolution*, 12, 247-264.

- Bassani, F. 1886. Sui fossili e sull'età degli schisti bituminosi riassicidi Besano in Lombardia-Comunicazione preliminare. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale*, 29, 15-17.
- Baur, G. 1887. On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. *American Naturalist*, 21, 837-840.
- Benson, R. B., Butler, R. J., Lindgren, J., & Smith, A. S. 2010. Mesozoic marine tetrapod diversity: mass extinctions and temporal heterogeneity in geological megabiases affecting vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 829-834.
- Benson, R. B., Evans, M., & Druckenmiller, P. S. 2012. High diversity, low disparity and small body size in plesiosaurs (Reptilia, Sauropterygia) from the Triassic–Jurassic boundary. *PLoS One*, 7, e31838.
- Benson, R. B., Hunt, G., Carrano, M. T., & Campione, N. 2018. Cope's rule and the adaptive landscape of dinosaur body size evolution. *Palaeontology*, 61, 13-48.
- Benson, R. B., Zverkov, N. G., & Arkhangelsky, M. S. 2015. Youngest occurrences of rhomaleosaurid plesiosaurs indicate survival of an archaic marine reptile clade at high palaeolatitudes. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60, 769-780.
- Benton, M. J. 1988. Mass extinction on the fossil record of reptiles paraphyly, patchiness and periodicity. *Systematics Association Special Volume*, 34, 269-294.
- Benton, M. J. 2009. The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *science*, 323, 728-732.
- Benton, M. J. 2010. Naming dinosaur species: the performance of prolific authors. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 1478-1485.
- Biddle, K. T., Uliana, M. A., Mitchum, R. M., Fitzgerald, M. G., & Wright, R. C. 1986. The stratigraphy and structural evolution of the central and eastern Magallanes Basin, southern South America. In Allen, A., & Homewood, P. (eds.), *Foreland Basins*, 41-61. John Wiley & Sons Press.
- Blackburn, T. J., Olsen, P. E., Bowring, S. A., McLean, N. M., Kent, D. V., Puffer, J., & Et-Touhami, M. 2013. Zircon U-Pb geochronology links the end-Triassic extinction with the Central Atlantic Magmatic Province. *Science*, 340, 941-945.

- Blainville, H. M. de. 1835. Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédé de l'analyse d'un système général d'erpétologie et d'amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 4, 233–296.
- Bodenbender, G., 1892. Sobre el terreno Jurásico y Cretáceo en Los Andes Argentinos entre el Rio Diamante y el Rio Limay. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba; República Argentina*, 13, 1-5.
- Boettcher, R. 1990. New Information on the Reproductive Biology of Ichthyosaurs (Reptilia). *Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde Serie B (Geologie und Palaeontologie)*, 164, 1–51.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295-304.
- Brinkman, D. B., Xijin, Z. H. A. O., & Nicholls, E. L. 1992. A primitive ichthyosaur from the Lower Triassic of British Columbia, Canada. *Palaeontology*, 35, 465-474.
- Brinkmann, W. 1996. Ein Mixosaurier (Reptilia, Ichthyosaurier) mit Embryonen aus der Grenbitumenzone (Mitteltrias) des Monte San Giorgio (Schweitz Kanton, Tessin). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 89, 1321–1344.
- Broili, F. 1907. Ein neuer *Ichthyosaurus* aus der norddeutschen Kreide. *Palaeontographica*, 54, 139–162.
- Broili, F. 1908. Ichthyosaurierreste aus der Kriede. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Beilage*, 25, 422-442
- Bronn, H. G. 1844. Nachträgliche Beobachtungen an Ichthyosauren. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde 1844*, 676–679.
- Brusatte, S. L., Benton, M. J., Ruta, M., & Lloyd, G. T. 2008. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science*, 321, 1485-1488.
- Buchholtz, E. A. 2001. Swimming styles in Jurassic ichthyosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21, 61-73.
- Burke, A. C., & Alberch, P. 1985. The development and homology of the chelonian carpus and tarsus. *Journal of Morphology*, 186, 119-131.

- Butler, R. J., Benson, R. B., & Barrett, P. M. 2013. Pterosaur diversity: untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 372, 78-87.
- Butler, R. J., Barrett, P. M., Nowbath, S., & Upchurch, P. 2009. Estimating the effects of sampling biases on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. *Paleobiology*, 35, 432-446.
- Cabrera A. 1939. Sobre un Nuevo ictiosaurio del Neuquén. *Notas del Museo de La Plata* 21, 485-91.
- Caldwell, M. W. 1997a. Limb ossification patterns of the ichthyosaur *Stenopterygius*, and a discussion of the proximal tarsal row of ichthyosaurs and other neodiapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 120, 1-25.
- Caldwell, M. W. 1997b. Modified perichondral ossification and the evolution of paddle-like limbs in ichthyosaurs and plesiosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(3), 534-547.
- Caldwell, M. W., & Lee, M. S. Y. 2001. Live birth in Cretaceous marine lizards (mosasauroids). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 268, 2397-2401.
- Callaway, J. M. 1989. Systematics, phylogeny, and ancestry of Triassic ichthyosaurs. Tesis Doctoral no publicada. University of Rochester, 204 pp.
- Camp, C. L. 1942. Ichthyosaur rostra from central California. *Journal of Paleontology*, 16, 362-371.
- Camp, C. L. 1976. Vorläufige Mitteilung über grosse Ichthyosaurier aus der oberen Trias von Nevada. *Sitzungsberichte der Osterreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I*, 185, 125-134.
- Cailliez F. 1983. The analytical solution of the additive constant problem. *Psychometrika*, 48, 305-308.
- Campos, L., Fernández, M. S., & Herrera, Y. 2020. A new ichthyosaur from the Late Jurassic of north-west Patagonia (Argentina) and its significance for the evolution of the narial complex of the ophthalmosaurids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 188, 180-201.

- Campos, L., Fernández, M. S., Herrera, Y., Talevi, M., Concheyro, A., Gouiric-Cavalli, S., O’Gorman, J. P., Santillana, S. N., Acosta-Burlaille, L., Moly, J. J., & Reguero, M. A. 2021a. Bridging the southern gap: First definitive evidence of Late Jurassic ichthyosaurs from Antarctica and their dispersion routes. *Journal of South American Earth Sciences*, 109, 103259.
- Campos, L., Fernández, M. S., Herrera, Y., & Garrido, A. 2021b. Morphological disparity in the evolution of the ophthalmosaurid forefin: new clues from the Upper Jurassic of Argentina. *Papers in Palaeontology*, 7, 1995-2020.
- Capelli, I. A., Scasso, R. A., Spangenberg, J. E., Kietzmann, D. A., Cravero, F., Duperron, M., & Adatte, T. 2021. Mineralogy and geochemistry of deeply-buried marine sediments of the Vaca Muerta-Quintuco system in the Neuquén Basin (Chacay Melehue section), Argentina: Paleoclimatic and paleoenvironmental implications for the global Tithonian-Valanginian reconstructions. *Journal of South American Earth Sciences*, 107, 103103.
- Chiarenza, A. A., Foffa, D., Young, M. T., Insacco, G., Cau, A., Carnevale, G., & Catanzariti, R. 2015. The youngest record of metriorhynchid crocodylomorphs, with implications for the extinction of *Thalattosuchia*. *Cretaceous Research*, 56, 608-616.
- Ciampaglio, C. N., Kemp, M., & McShea, D. W. 2001. Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity. *Paleobiology*, 27, 695-715.
- Cingoni, P., Corsini, M., & Ranzuglia G. 2008. Meshlab: an open-source 3D mesh processing system. *ERCIM News*, 63, 45–46.
- Cione, A., Gasparini, Z., Leanza, H. y Zeiss, A. 1987. Marine oberjurassische Plattenkalke in Argentinien (Ein erster Forschungsbericht). *Archaeopteryx*, 5, 13-22.
- Cione, A. L., Acosta Hospitaleche, C., Mennucci, J. A., & Cocca, S. 2002. The first shark from the Triassic-Jurassic of South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1, 9-18.
- Cleary, T. J., Moon, B. C., Dunhill, A. M., & Benton, M. J. 2015. The fossil record of ichthyosaurs, completeness metrics and sampling biases. *Palaeontology*, 58, 521-536.

- Close, R. A., Evers, S. W., Alroy, J., & Butler, R. J. 2018. How should we estimate diversity in the fossil record? Testing richness estimators using sampling-standardised discovery curves. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1386-1400.
- Codorniú, L., & Gasparini, Z. 2013. The Late Jurassic pterosaurs from northern Patagonia, Argentina. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 103, 1-10.
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., & Fan, J. X. 2013. The ICS international chronostratigraphic chart. *Episodes*, 36, 199-204.
- Conybeare, W. D. 1822. Additional notices on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London*, 1, 103–123.
- Cortés, D., Maxwell, E. E., & Larsson, H. C. 2021. Re-appearance of hypercarnivore ichthyosaurs in the Cretaceous with differentiated dentition: revision of '*Platypterygius sachicarum*' (Reptilia: Ichthyosauria, Ophthalmosauridae) from Colombia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 19, 969-1002.
- Cortés, D., & Páramo, M. E. 2018. Restos apendiculares de un ictiosaurio oftalmosáurido del Barremiano inferior de Villa de Leiva, Colombia. *Boletín de Geología*, 40, 15-30.
- Crofts, S. B., Shehata, R., & Flammang, B. 2019. Flexibility of heterocercal tails: what can the functional morphology of shark tails tell us about ichthyosaur swimming?. *Integrative Organismal Biology*, 1, obz002.
- Cucchi, R. 1998. Hoja geológica 4169-I, Piedra del Águila, provincias del Neuquén y Río Negro, Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina, escala 1: 250.000. *SEGEMAR Boletín*, 242, 1-74.
- Cucchi, R. & Leanza, H.A. 2006. Hoja Geológica 3972-IV, Junín de los Andes, provincia del Neuquén. Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina a escala 1: 250.000. Instituto de Geología y Recursos Minerales. *SEGEMAR Boletín*, 357, 1-103.
- Cuitiño, J. I., Varela, A. N., Ghigliione, M. C., Richiano, S., & Poiré, D. G. 2019. The Austral-Magallanes Basin (southern Patagonia): a synthesis of its stratigraphy and evolution. *Latin American journal of sedimentology and basin analysis*, 26, 155-166.

- Cuthbertson, R. S., Russell, A. P., & Anderson, J. S. 2013. Cranial morphology and relationships of a new grippidian (Ichthyopterygia) from the Vega-Phroso Siltstone Member (Lower Triassic) of British Columbia, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33, 831-847.
- Dames, W. 1893. Ueber das Vorkommen von Ichthyopterygiern im Tithon Argentiniens. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 45, 23–33.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological journal of the Linnean society*, 85, 407-417.
- Deeming, D. C., Halstead, L. B., Manabe, M., & Unwin, D. M. 1993. An ichthyosaur embryo from the Lower Lias (Jurassic: Hettangian) of Somerset, England, with comments on the reproductive biology of ichthyosaurs. *Modern Geology*, 18, 423–442.
- De Blois, M. C., & Motani, R. 2019. Flipper bone distribution reveals flexible trailing edge in underwater flying marine tetrapods. *Journal of Morphology*, 280, 908-924.
- De la Beche, H. T., & Conybeare, W. D. 1821. Notice of the discovery of a new Fossil Animal, forming a link between the *Ichthyosaurus* and Crocodile, together with general remarks on the Osteology of the *Ichthyosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London*, 5, 559-594.
- De la Fuente, M. S., & Fernández, M. S. 1989. *Notoemys laticentralis* Cattoi & Freiberg, 1961, from the Upper Jurassic of Argentina: a member of the infraorder Pleurodira (Cope, 1868). *Studia Geologica Salmanticensia. Studia Palaeocheloniologica*, 3, 25-32.
- De la Fuente, M. S., & Fernandez, M. S. 2011. An unusual pattern of limb morphology in the Tithonian marine turtle *Neusticemys neuquina* from the Vaca Muerta Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Lethaia*, 44, 15-25.
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56, 879-886.
- De Salle, R., Egan, M. G., & Siddall, M. 2005. The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. *Philosophical transactions of the royal society B: Biological sciences*, 360, 1905-1916.

- Delair, J. B. 1986. Some little known Jurassic ichthyosaurs from Dorset. In Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society, 107, 127-134.
- Delsett, L. L., & Alsen, P. 2020. New marine reptile fossils from the Oxfordian (Late Jurassic) of Greenland. Geological Magazine, 157, 1612-1621.
- Delsett, L. L., Druckenmiller, P. S., Roberts, A. J., & Hurum, J. H. 2018. A new specimen of *Palvennia hoybergeti*: implications for cranial and pectoral girdle anatomy in ophthalmosaurid ichthyosaurs. PeerJ, 6, e5776.
- Delsett, L. L., Novis, L. K., Roberts, A. J., Koevoets, M. J., Hammer, Ø., Druckenmiller, P. S., & Hurum, J. H. 2016. The Slottsmøya marine reptile Lagerstätte: depositional environments, taphonomy and diagenesis. Geological Society, London, Special Publications, 434, 165-188.
- Delsett, L. L., Roberts, A. J., Druckenmiller, P. S., & Hurum, J. H. 2017. A new ophthalmosaurid (Ichthyosauria) from Svalbard, Norway, and evolution of the ichthyopterygian pelvic girdle. PloS one, 12, e0169971.
- Delsett, L. L., Roberts, A. J., Druckenmiller, P. S., & Hurum, J. H. 2019. Osteology and phylogeny of Late Jurassic ichthyosaurs from the Slottsmøya Member Lagerstätte (Spitsbergen, Svalbard). Acta Palaeontologica Polonica, 64, 717-743.
- Dick, D. G., & Maxwell, E. E. 2015. The evolution and extinction of the ichthyosaurs from the perspective of quantitative ecospace modelling. Biology Letters, 11, 20150339.
- Dick, D. G., Schweigert, G., & Maxwell, E. E. 2016. Trophic niche ontogeny and palaeoecology of early Toarcian *Stenopterygius* (Reptilia: Ichthyosauria). Palaeontology, 59, 423-431.
- Di Santo, V., Goerig, E., Wainwright, D. K., Akanyeti, O., Liao, J. C., Castro-Santos, T., & Lauder, G. V. 2021. Convergence of undulatory swimming kinematics across a diversity of fishes. Proceedings of the National Academy of Sciences, 118.
- Druckenmiller, P. S., Hurum, J., Knutsen, E. M., & Nakrem, H. A. 2012. Two new ophthalmosaurids (Reptilia: Ichthyosauria) from the Agardhfjellet Formation (Upper Jurassic: Volgian/Tithonian), Svalbard, Norway. Norwegian Journal of Geology, 92, 311-339.

- Druckenmiller, P. S., & Maxwell, E. E. 2010. A new lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur genus from the Clearwater Formation, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47, 1037-1053.
- Druckenmiller, P. S., & Maxwell, E. E. 2014. A Middle Jurassic (Bajocian) ophthalmosaurid (Reptilia, Ichthyosauria) from the Tuxedni Formation, Alaska and the early diversification of the clade. *Geological Magazine*, 151, 41-48.
- Efimov, V. M. 1997. A new genus of ichthyosaurs from the Late Cretaceous of the Ulyanovsk Volga region. *Paleontological Journal*, 31, 422-426.
- Efimov, V. M. 1999a. A new family of ichthyosaurs, the Undorosauridae fam. nov. from the Volgian stage of the European part of Russia. *Paleontological Journal*, 33, 174-181.
- Efimov, V. M. 1999b. Ichthyosaurs of a new genus *Yasykovia* from the Upper Jurassic strata of European Russia. *Paleontological Journal*, 33, 92-100.
- Ekeheien, C., Delsett, L. L., Roberts, A. J., & Hurum, J. H. 2018. Preliminary report on ichthyopterygian elements from the Early Triassic (Spathian) of Spitsbergen. *Norwegian Journal of Geology*, 98, 219-238.
- Emerson, B. C., & Patiño, J. 2018. Anagenesis, cladogenesis, and speciation on islands. *Trends in ecology & evolution*, 33, 488-491.
- Ezcurra, M. D., & Butler, R. J. 2018. The rise of the ruling reptiles and ecosystem recovery from the Permo-Triassic mass extinction. *Proceedings of the Royal Society B*, 285, 20180361.
- Ezcurra, M. D., Montefeltro, F. C., Pinheiro, F. L., Trotteyn, M. J., Gentil, A. R., Lehmann, O. E., & Pradelli, L. A. 2021. The stem-archosaur evolutionary radiation in South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 105, 102935.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5, 417-419.
- Fernández, M. S. 1994. A new long-snouted ichthyosaur from the Early Bajocian of Neuquén Basin (Argentina). *Ameghiniana*, 31, 283-290.

- Fernández, M. S. 1997. A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin, northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*, 71(3), 479-484.
- Fernández, M.S. 1998. Nuevo material de *Caypullisaurus bonapartei* Fernández (Reptilia: Ichthysauridae) del Jurásico superior de la Cuenca Neuquina, Argentina: *Ameghiniana*, 35, 21-24.
- Fernandez, M. S. 1999. A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (early Bajocian), Neuquén basin, Argentina. *Journal of Paleontology*, 73, 677-681.
- Fernández, M. S. 2000. Late Jurassic ichthyosaurs from the Neuquén Basin, Argentina. *Historical Biology*, 14, 133-136.
- Fernández, M. S. 2001. Dorsal or ventral? Homologies of the forefin of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21, 515-520.
- Fernández, M. S. 2003. Ophthalmosauria (Ichthyosauria) forefin from the Aalenian-Bajocian boundary of Mendoza province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 691-694.
- Fernández, M. S. 2007a. Redescription and phylogenetic position of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). *Journal of Paleontology*, 81, 368-375.
- Fernández, M. S. 2007b. Ichthyosauria. En Gasparini, Z., Salgado, L., & Coria, R. A., (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, 271–291. Indiana University Press.
- Fernández, M., & Aguirre-Urreta, M. B. 2005a. Revision of *Platypterygius hauthali* von Huene, 1927 (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) from the Early Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25, 583-587.
- Fernández, M. S., Archuby, F., Talevi, M., & Ebner, R. 2005b. Ichthyosaurian eyes: paleobiological information content in the sclerotic ring of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria, Ophthalmosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25, 330-337.
- Fernández, M. S., & Campos, L. 2015. Ophthalmosaurids (Ichthyosauria: Thunnosauria): Alpha taxonomy, clades and names. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 15, 20–30.

- Fernández, M. S., Campos, L., Maxwell, E. E., & Garrido, A. C. 2021. *Catutosaurus gasparinae*, gen. et sp. nov. (Ichthyosauria, Thunnosauria) of the Upper Jurassic of Patagonia and the Evolution of the Ophthalmosaurids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41, e1922427.
- Fernández, M. S., & De la Fuente, M. 1988. Nueva tortuga (Cryptodira: thalassemydidae) de la formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 25, 129-138.
- Fernández, M. S., & De La Fuente, M. S. 1993. Las tortugas casiquelidias de las calizas litográficas del área Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 30, 283-295.
- Fernández, M. S., Herrera, Y., Vennari, V. V., Campos, L., De La Fuente, M., Talevi, M., & Aguirre-Urreta, B. 2019. Marine reptiles from the Jurassic/Cretaceous transition at the high Andes, Mendoza, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 92, 658-673.
- Fernández, M. S., & Maxwell, E. E. 2012. The genus *Arthropterygius* Maxwell (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic of the Neuquén Basin, Argentina. *Geobios*, 45, 535-540.
- Fernández, M. S., & Talevi, M. 2014. Ophthalmosaurian (Ichthyosauria) records from the Aalenian–Bajocian of Patagonia (Argentina): an overview. *Geological Magazine*, 151, 49-59.
- Fernández, M. S., Vlachos, E., Buono, M. R., Alzugaray, L., Campos, L., Sterli, J., Herrera, Y., & Paolucci, F. 2020. Fingers zipped up or baby mittens? Two main tetrapod strategies to return to the sea. *Biology Letters*, 16, 20200281.
- Fischer, V. 2012. New data on the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* and its implications for the validity of the genus. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57, 123-134.
- Fischer, V. 2016. Taxonomy of *Platypterygius campylodon* and the diversity of the last ichthyosaurs. *PeerJ*, 4, e2604.
- Fischer, V., Appleby, R. M., Naish, D., Liston, J., Riding, J. B., Brindley, S., & Godefroit, P. 2013. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters*, 9, 20130021.

- Fischer, V., Arkhangelsky, M. S., Naish, D., Stenshin, I. M., Uspensky, G. N., & Godefroit, P. 2014c. *Simbirskiasaurus* and *Pervushovisaurus* reassessed: implications for the taxonomy and cranial osteology of Cretaceous platypterygiine ichthyosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171, 822-841.
- Fischer, V., Arkhangelsky, M. S., Uspensky, G. N., Stenshin, I. M., & Godefroit, P. 2014b. A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae. *Geological Magazine*, 151, 60-70.
- Fischer, V., Bardet, N., Guiomar, M., & Godefroit, P. 2014a. High diversity in Cretaceous ichthyosaurs from Europe prior to their extinction. *PLoS One*, 9, e84709.
- Fischer, V., Bardet, N., Benson, R. B., Arkhangelsky, M. S., & Friedman, M. 2016. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nature communications*, 7, 1-11.
- Fischer, V., Clément, A., Guiomar, M., & Godefroit, P. 2011b. The first definite record of a Valanginian ichthyosaur and its implications on the evolution of post-Liassic Ichthyosauria. *Cretaceous Research*, 32, 155-163.
- Fischer, V., Maisch, M. W., Naish, D., Kosma, R., Liston, J. J., Joger, U., Krüger, F. J., Pérez, J. P., Tainsh, J. & Appleby, R. M. 2012. New ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary. *PLoS ONE*, 7, e29234.
- Fischer, V., Masure, E., Arkhangelsky, M. S., & Godefroit, P. 2011. A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 1010-1025.
- Fischer, V., Weis, R., & Thuy, B. 2021. Refining the marine reptile turnover at the Early–Middle Jurassic transition. *PeerJ*, 9, e10647.
- Foffa, D., Young, M. T., Stubbs, T. L., Dexter, K. G., & Brusatte, S. L. 2018. The long-term ecology and evolution of marine reptiles in a Jurassic seaway. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1548-1555.
- Foote, M. 1992. Rarefaction analysis of morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*, 18, 1–16.

- Foote, M. 1997. The evolution of morphological diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 129-152.
- Foote, M. 1999. Morphological diversity in the evolutionary radiation of Paleozoic and post-Paleozoic crinoids. *Paleobiology*, 25, 1-115.
- Fraas, E. E. 1891. *Ichthyosaurier der Süddeutschen Trias- und Jura-Ablagerungen*. H. Laupp, Tübingen, 81 pp.
- Franzese, J. R., & Spalletti, L. A. 2001. Late Triassic–early Jurassic continental extension in southwestern Gondwana: tectonic segmentation and pre-break-up rifting. *Journal of South American Earth Sciences*, 14, 257-270.
- Franzese, J., Spalletti, L., Pérez, I. G., & Macdonald, D. 2003. Tectonic and paleoenvironmental evolution of Mesozoic sedimentary basins along the Andean foothills of Argentina (32–54 S). *Journal of South American Earth Sciences*, 16, 81-90.
- Fröbisch, N. B., Fröbisch, J., Sander, P. M., Schmitz, L., & Rieppel, O. 2013. Macropredatory ichthyosaur from the Middle Triassic and the origin of modern trophic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 1393-1397.
- Gasparini, Z. 1985. Los reptiles marinos jurásicos de América del Sur. *Ameghiniana*, 22, 23–34.
- Gasparini, Z. 1988. *Ophthalmosaurus monocharactus* Appleby (Reptilia, Ichthyopterygia), en las calizas litográficas titonianas del área Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 25, 3-16.
- Gasparini, Z., Cichowolski, M., & Lazo, D. G. 2005. First record of *Metriorhynchus* (Reptilia: Crocodyliformes) in the Bathonian (Middle Jurassic) of the Eastern Pacific. *Journal of Paleontology*, 79, 801-805.
- Gasparini, Z., & Fernández, M. S. 1997. Tithonian marine reptiles of the eastern Pacific. En Callaway, J. M., & Nicholls E. L. (eds.), *Ancient marine reptiles*, 435-450. Academic Press.
- Gasparini, Z., & Fernández, M. S. 2005. Jurassic marine reptiles of the Neuquén Basin: records, faunas and their palaeobiological significance. En Veiga, G. D., Spalletti, L. A., Howell, J. A., & Schwarz, E. (eds.), *The Neuquén Basin, Argentina: a case study*

in sequence stratigraphy and basin dynamics, 279-294. Geological Society of London, Special Publication.

Gasparini, Z., Fernández, M. S., De La Fuente, M., Herrera, Y., Codorniú, L., & Garrido, A. 2015. Reptiles from lithographic limestones of the Los Catutos Member (Middle—upper Tithonian), Neuquén province, Argentina: an essay on its taxonomic composition and preservation in an environmental and geographic context. *Ameghiniana*, 52, 1-28.

Gasparini, Z., Fernández, M. S., De la Fuente, M., & Salgado, L. 2007. Reptiles marinos jurásicos y cretácicos de la Patagonia argentina: su aporte al conocimiento de la herpetofauna mesozoica. *Ameghiniana*, 11, 125-136.

Gasparini, Z., & Goñi, R. 1990. Los ictiosaurios jurásico-cretácicos de la Argentina. En W. Wolkheimer (ed.), *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de America del Sur*, 299-311. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico.

Gasparini, Z., & O'Gorman, J. P. 2014. A new species of *Pliosaurus* (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Upper Jurassic of northwestern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 51, 269-283.

Gasparini, Z., & Spalletti, L. 1993. First Callovian *Plesiosaurus* from the Neuquén Basin, Argentina. *Ameghiniana*, 30, 245-254.

Gasparini, Z., Spalletti, L., & De La Fuente, M. 1997. Tithonian marine reptiles of the Western Neuquén Basin, Argentina. Facies and palaeoenvironments. *Geobios*, 30, 701-712.

Gasparini, Z., Spalletti, L., Fernández, M. S., & De la Fuente, M. 1999. Tithonian marine reptiles from the Neuquén Basin: diversity and paleoenvironments. *Revue de Paléobiologie*, 18, 335-345.

Ghiglione, M. C., Naipauer, M., Barberón, V., Ronda, G., Pereyra-Fernández, E., Ramos, V. A., Aguirre-Urreta, B., & Valencia, V. 2014. Early Cretaceous (Aptian) uplift of Patagonia recorded on detrital zircons population from the Patagonian Andes. *Sciences*, 31, 426-431.

- Ghiglione, M. C., Naipauer, M., Sue, C., Barberón, V., Valencia, V., Aguirre-Urreta, B., & Ramos, V. A. 2015. U–Pb zircon ages from the northern Austral basin and their correlation with the Early Cretaceous exhumation and volcanism of Patagonia. *Cretaceous Research*, 55, 116-128.
- Glor, R. E. 2010. Phylogenetic insights on adaptive radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 251-270.
- Godefroit, P. 1993. The skull of *Stenopterygius longifrons* (Owen, 1881). *Revue de Paléobiologie*, 7, 67-84.
- Godefroit, P. 1996. Biodiversité des reptiles marins du Jurassique inférieur belgo-luxembourgeois. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, 104, 67-76.
- Goloboff, P. A., & Catalano, S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32, 221-238.
- Gómez, J. J., Goy, A., & Canales, M. L. 2008. Seawater temperature and carbon isotope variations in belemnites linked to mass extinction during the Toarcian (Early Jurassic) in Central and Northern Spain. Comparison with other European sections. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 258, 28-58.
- Gonzales Ruiz, P., De la Fuente, M. S., & Fernández, M. S. 2020. New cranial fossils of the Jurassic turtle *Neusticemys neuquina* and phylogenetic relationships of the only thalassochelydian known from the eastern Pacific. *Journal of Paleontology*, 94, 145-164.
- Gouiric-Cavalli, S. 2015. *Jonoichthys challwa* gen. et sp. nov., a new Aspidorhynchiform (Osteichthyes, Neopterygii, Teleostomorpha) from the marine Upper Jurassic sediments of Argentina, with comments about paleobiogeography of Jurassic aspidorhynchids. *Comptes Rendus Palevol*, 14, 291-304.
- Gouiric-Cavalli, S. 2016. A new Late Jurassic halecomorph fish from the marine Vaca Muerta Formation, Argentina, southwestern Gondwana. *Fossil Record*, 19, 119-129.
- Gouiric-Cavalli, S., & Cione, A. L. 2015. Fish faunas from the Late Jurassic (Tithonian) Vaca Muerta Formation of Argentina: one of the most important Jurassic marine ichthyofaunas of Gondwana. *Journal of South American Earth Sciences*, 63, 114-124.

- Gould, S. J. 1991. The disparity of the Burgess Shale arthropod fauna and the limits of cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace. *Paleobiology*, 17, 411-423.
- Gould, S. J. 1993. *Eight little piggies: Reflections in natural history*. Nueva York. W. W. Norton & Company.
- Gower, J. C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53, 325-338.
- Gower, J. C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27, 857-871.
- Groeber, P. 1933. Descripción geológica de la Hoja 31c, confluencia de los ríos Grande y Barrancas (Mendoza y Neuquén). *Boletín de la Dirección General de Minas, Geología e Hidrogeología*, 38, 1-72.
- Groeber, P. 1946. Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70. 1. Hoja Chos Malal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 1, 177-208.
- Guillerme, T. 2018. dispRity: a modular R package for measuring disparity. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1755-1763.
- Guillerme, T., Cooper, N., Brusatte, S. L., Davis, K.E., Jackson A. L., Gerber, S., Goswami, A., Healy, K., Hopkins, M. J., Jones, M. E. H. et al. 2020a. Disparities in the analysis of morphological disparity. *Biology Letters*, 16, 20200199.
- Guillerme, T., Puttick, M. N., Marcy, A. E., & Weisbecker, V. 2020b. Shifting spaces: Which disparity or dissimilarity measurement best summarize occupancy in multidimensional spaces?. *Ecology and evolution*, 10, 7261-7275.
- Gulisano, C. A., Gutiérrez Pleimling, A. R., & Digregorio, R. E. 1984. Análisis estratigráfico del intervalo Tithoniano-Valanginiano (Formaciones Vaca Muerta, Quintuco y Mulichinco) en el suroeste de la provincia de Neuquén. *IX Congreso Geológico Argentino*, 1, 221-235.
- Gutarra, S., Moon, B. C., Rahman, I. A., Palmer, C., Lautenschlager, S., Brimacombe, A. J., & Benton, M. J. 2019. Effects of body plan evolution on the hydrodynamic drag and energy requirements of swimming in ichthyosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*, 286, 20182786.

- Isaac, N. J., Mallet, J., & Mace, G. M. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in ecology & evolution*, 19, 464-469.
- Harlan, R. 1834. Notice of the discovery of the remains of the *Ichthyosaurus* in Missouri, NA. *Transactions of the American Philosophical Society*, 4, 405-408.
- Hatcher, J. B. 1897. On the geology of southern Patagonia. *American Journal of Science*, 4, 327-354.
- Hatcher, J. B. 1900. Sedimentary Rocks of Southern Patagonia. *American Journal of Science*, 50, 85-108.
- Hautmann, M. 2020. What is macroevolution?. *Palaeontology*, 63, 1-11.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual review of entomology*, 10, 97-116.
- Herrera, Y. 2015. Metriorhynchidae (Crocodylomorpha: Thalattosuchia) from Upper Jurassic-Lower Cretaceous of Neuquén Basin (Argentina), with comments on the natural casts of the brain. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 15, 159-171.
- Herrera, Y., & Vennari, V. V. 2015. Cranial anatomy and neuroanatomical features of a new specimen of Geosaurini (Crocodylomorpha: Metriorhynchidae) from west-central Argentina. *Historical Biology*, 27, 33-41.
- Herrera, Y., Fernández, M. S., & Varela, J. A. 2009. Morfología del miembro anterior de *Geosaurus araucanensis* Gasparini y Dellapé, 1976 (Crocodyliformes: Thalattosuchia). *Ameghiniana*, 46, 657-667.
- Herrera, Y., Fernández, M. S., & Vennari, V. V. 2021. *Cricosaurus* (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) survival across the J/K boundary in the High Andes (Mendoza Province, Argentina). *Cretaceous Research*, 118, 104673.
- Herrera, Y., Gasparini, Z., & Fernandez, M. S. 2013. A new Patagonian species of *Cricosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia): first evidence of *Cricosaurus* in Middle–Upper Tithonian lithographic limestone from Gondwana. *Palaeontology*, 56, 663-678.

- Herrera, Y., Gasparini, Z., & Fernández, M. S. 2015. *Purranisaurus potens* Rusconi, an enigmatic metriorhynchid from the Late Jurassic–Early Cretaceous of the Neuquén Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(2), e904790.
- Hoffman, A. 1986. Mass extinctions, diversification, and the nature of paleontology. *Revista Española de Paleontología*, 1, 101-107.
- Howell, J. A., Schwarz, E., Spalletti, L. A., & Veiga, G. D. 2005. The Neuquén basin: an overview. *Geological Society, London, Special Publications*, 252, 1-14.
- von Huene, F. F. 1922. Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Verlag von Gebrüder Borntraeger, 114pp.
- von Huene, F. F. 1925. Ichthyosaurier aus der Kreide Argentiniens. *Revista del Museo de La Plata*, 28, 234-242.
- von Huene, F. F. 1927. Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie B*, 27, 22–29.
- von Huene, F. F. 1931. Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 42, 345-382.
- von Huene, F. F. 1951. Eine neue Ichthyosaurier-Gattung der mittleren Trias. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 94, 80-92.
- Hurum, J. H., Nakrem, H. A., Hammer, Ø., Knutsen, E. M., Druckenmiller, P. S., Hryniewicz, K., & Novis, L. K. 2012. An Arctic Lagerstätte—the Slottsmøya Member of the Agardhfjellet Formation (Upper Jurassic–Lower Cretaceous) of Spitsbergen. *Norwegian Journal of Geology*, 92, 55-64.
- Ikeda, M., Hori, R. S., Okada, Y., & Nakada, R. 2015. Volcanism and deep-ocean acidification across the end-Triassic extinction event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440, 725-733.
- Jablonski, D. 2008. Biotic interactions and macroevolution: extensions and mismatches across scales and levels. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62, 715-739.

- Jacobs, M. L., & Martill, D. M. 2020. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic (Early Tithonian) Kimmeridge Clay of Dorset, UK, with implications for Late Jurassic ichthyosaur diversity. *PLoS One*, 15, e0241700.
- Jaekel, O. 1904. Eine neue Darstellung von *Ichthyosaurus*. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, 56, 26-34.
- Ji, C., Jiang, D-Y., Motani, R., Rieppel, O., Hao, W. C., & Sun, Z. Y. 2016. Phylogeny of the Ichthyopterygia incorporating recent discoveries from South China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36, e1025956.
- Jiang, D-Y., Motani, R., Hao, W., Schmitz, L., Rieppel, O., Sun, Y., & Sun, Z. 2008. New primitive ichthyosaurian (Reptilia, Diapsida) from the Middle Triassic of Panxian, Guizhou, southwestern China and its position in the Triassic biotic recovery. *Progress in Natural Science*, 18, 1315-1319.
- Jiang, D-Y., Motani, R., Huang, J-D., Tintori, A., Hu, Y-C., Rieppel, O., Fraser, N. C., Cheng, J., Kelley, N. P., Fu, W-L. & Zhang, R. 2016. A large aberrant stem ichthyosauriform indicating early rise and demise of ichthyosauromorphs in the wake of the end-Permian extinction. *Scientific Reports*, 6, 26232.
- Johnson, R. 1979. The osteology of the pectoral complex of *Stenopterygius* Jaekel (Reptilia: Ichthyosauria). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 159, 41–86.
- Kasansky P. 1903. Ueber die Ichthyosaurus-Knochen aus dem Sysranischem Kreise des Gouvernement Simbirsk. *Proceedings of the Naturalists Society, Kazan Imperial University*, 37, 1-33.
- Kear, B. P. 2005. Cranial morphology of *Platypterygius longmani* Wade, 1990 (Reptilia: Ichthyosauria) from the lower cretaceous of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145, 583-622.
- Kear, B. P., Boles, W. E., & Smith, E. T. 2003. Unusual gut contents in a Cretaceous ichthyosaur. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, S206-S208.

- Kear, B. P., Fordyce, R. E., Hiller, N., & Siversson, M. 2018. A palaeobiogeographical synthesis of Australasian Mesozoic marine tetrapods. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 42, 461-486.
- Kelley, N. P., & Pyenson, N. D. 2015. Evolutionary innovation and ecology in marine tetrapods from the Triassic to the Anthropocene. *Science*, 348, 301-308.
- Kellner, A. W. A., Aguirre-Urreta, M. B., Ramos, V. A. 2003. On the pterosaur remains from the Rio Belgrano Formation (Barremian), Patagonian Andes of Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 75, 487e495.
- Kietzmann, D. A., & Vennari, V. V. 2013. Sedimentología y estratigrafía de la Formación Vaca Muerta (Tithoniano-Berriasiano) en el área del cerro Domuyo, norte de Neuquén, Argentina. *Andean geology*, 40, 41-65.
- Kietzmann, D. A., Ambrosio, A. L., Suriano, J., Alonso, M. S., Tomassini, F. G., Depine, G., & Repol, D. 2016. The Vaca Muerta–Quintuco system (Tithonian–Valanginian) in the Neuquén Basin, Argentina: A view from the outcrops in the Chos Malal fold and thrust belt. *AAPG Bulletin*, 100, 743-771.
- Kiprijanoff, W. 1881. Studien über die Fossilen Reptilien Russlands. I. Theil. Gattung *Ichthyosaurus* König aus dem Severischen Sandstein oder Osteolith der Kreide-Gruppe. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg*, 28, 1-103.
- Kirton, A. M. 1983. A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. Tesis Doctoral no publicada. Universidad de Newcastle-upon-Tyne, Reino Unido, 239 pp.
- Kluge, A.G. & Farris, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 30, 1-32.
- Korn, D., Hopkins, M. J., & Walton, S. A. 2013. Extinction space—a method for the quantification and classification of changes in morphospace across extinction boundaries. *Evolution*, 67, 2795-2810.
- Kraemer, P. E., & Riccardi, A. C. 1997. Estratigrafía de la región comprendida entre los lagos Argentino y Viedma (49° 40'-50° 10'lat. S), Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 52, 333-360.

- Kolb, C. & Sander, P. M. 2009. Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (Kuhn 1946) from the Lower Cretaceous of Salzgitter (Lower Saxony, Germany). *Palaeontographica Abteilung A—Paläozoologie—Stratigraphie*, 288, 151–192.
- Kuhn, O. 1946. Ein skelett von *Ichthyosaurus hercynicus* n. sp. aus dem Aptien von Gitter. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg*, 29, 69–82.
- Laurin, M. 2004. The evolution of body size, Cope's rule and the origin of amniotes. *Systematic Biology*, 53, 594-622.
- Leanza, H. A. 1973. Estudio sobre los cambios faciales de los estratos limítrofes Jurásico-Cretácicos entre Loncopué y Picún Leufú, provincia del Neuquén, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 28, 97-132.
- Leanza, H. A. 1980. The Lower and Middle Tithonian Ammonite fauna from Cerro Lotena, Province of Neuquén, Argentina. *Zitteliana*, 5, 1-49.
- Leanza, H. A. 1981. Faunas de ammonites del Jurásico superior y del Cretácico inferior de América del Sur, con especial consideración de la Argentina. *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, 2, 559-597.
- Leanza, H. A. 1993. Estratigrafía del Mesozoico posterior a los Movimientos Intermálmicos en la comarca del Cerro Chachil, provincia del Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 48, 71-84.
- Leanza, H. A., & Hugo, C. A. 1977. Sucesión de amonites y edad de la Formación Vaca Muerta y sincrónicas entre los paralelos 35° y 40° l.s. *Cuenca Neuquina Mendocina*. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 32, 248–264.
- Leanza, H. A., & Zeiss, A. 1990. Upper Jurassic lithographic limestones from Argentina (Neuquén Basin): stratigraphy and fossils. *Facies*, 22, 169-185.
- Leanza, H. A., & Zeiss, A. 1992. On the ammonite fauna of the Lithographic Limestones from the Zapala region (Neuquén province, Argentina), with the description of a new genus. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*. Teil 1, Allgemeine, Angewandte, Regionale und Historische Geologie, 1991, 1841-1850.
- Leanza, H. A., Hugo, C. A. & Repol, D. 2001. Hoja geológica 3969-I, Zapala (escala 1: 250.000), provincia del Neuquén. Programa Nacional de Cartas Geológicas de la

- República Argentina a escala 1: 250.000. Instituto de Geología y Recursos Minerales. SEGEMAR Boletín, 275, 1-128. Buenos Aires.
- Leanza, H.A., Vennari, V.V., Aguirre-Urreta, M.B., Concheyro, A., Lescano, M., Ivanova, D., Kietzmann, D.A., López-Martínez, R., Martz, P.A., Paolillo, M.A., Guler, M.V., Pujana, I., Paz, M., 2020. Relevant marine paleobiological markers of the vaca muerta formation. En Minisini, D., Fantín, M., Lanusse Noguera, I., & Leanza, H. (Eds.), *Integrated Geology of Unconventionals: the Case of the Vaca Muerta Play, Argentina*, 61-98. AAPG Memoirs.
- Legarreta, L., & Villar, H. J. 2015. The Vaca Muerta Formation (Late Jurassic-Early Cretaceous), Neuquen Basin, Argentina: sequences, facies and source rock characteristics. Resúmen extendido en Unconventional resources technology conference.
- Legarreta, L., & Uliana, M. A. 1991. Jurassic—marine oscillations and geometry of Back-arc basin fill, central Argentine Andes. En Macdonald, D. I. (ed.), *Sedimentation, Tectonics and Eustasy: Sea-Level Changes at Active Margins*, 12, 429-450. John Wiley & Sons Press.
- Legarreta, L., & Uliana, M. A. 1996. The Jurassic succession in west-central Argentina: stratal patterns, sequences and paleogeographic evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 120, 303-330.
- Legendre, P., & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Segunda edición, Elsevier, 853 pp.
- Lehmann, O. E., Ezcurra, M. D., Butler, R. J., & Lloyd, G. T. 2019. Biases with the Generalized Euclidean Distance measure in disparity analyses with high levels of missing data. *Palaeontology*, 62, 837-849.
- Leidy, J. 1868. Notice of some reptilian remains from Nevada. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 20, 177-178.
- Lindgren, J., Sjövall, P., Thiel, V., Zheng, W., Ito, S., Wakamatsu, K., & Schweitzer, M. H. 2018. Soft-tissue evidence for homeothermy and crypsis in a Jurassic ichthyosaur. *Nature*, 564, 359-365.

- Lingham-Soliar, T. 2003. Extinction of ichthyosaurs: a catastrophic or evolutionary paradigm? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 228, 421–452.
- Little, C. T., & Benton, M. J. 1995. Early Jurassic mass extinction: a global long-term event. *Geology*, 23, 495-498.
- Lloyd, G. T. 2016. Estimating morphological diversity and tempo with discrete character-taxon matrices: implementation, challenges, progress, and future directions. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118, 131-151.
- Lydekker, R. 1889. *Palaeozoology: vertebrata*. En Nicholson, H. A. & Lydekker, R. (eds), *A manual of palaeontology for the use of students with a general introduction on the principles of palaeontology*, 889-1474. Blackwood and Sons Press.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versión 3.31. Disponible en: <http://mesquiteproject.org>.
- Maisch, M. W. 2010. Phylogeny, systematics, and origin of the Ichthyosauria—the state of the art. *Palaeodiversity*, 3, 151-214.
- Maisch, M. W., & Matzke, A. T. 2000. The Ichthyosauria. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde: Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 298, 1-59.
- Maisch, M. W., & Matzke, A. T. 2002. The skull of a large Lower Triassic ichthyosaur from Spitzbergen and its implications for the origin of the Ichthyosauria. *Lethaia*, 35, 250-256.
- Mannion, P. D., Benson, R. B., Carrano, M. T., Tennant, J. P., Judd, J., & Butler, R. J. 2015. Climate constrains the evolutionary history and biodiversity of crocodylians. *Nature communications*, 6, 1-9.
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Carrano, M. T., & Barrett, P. M. 2011. Testing the effect of the rock record on diversity: a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauropodomorph dinosaurs through time. *Biological Reviews*, 86, 157-181.
- Marsh, O. C. 1879. A new order of extinct reptiles (Sauranodonta) from the Jurassic Formation of the Rocky Mountains. *American Journal of Science*, 3, 85-86.

- Martin, J. E., Fischer, V., Vincent, P., & Suan, G. 2012. A longirostrine *Temnodontosaurus* (Ichthyosauria) with comments on Early Jurassic ichthyosaur niche partitioning and disparity. *Palaeontology*, 55, 995-1005.
- Marx, F. G., & Fordyce, R. E. 2015. Baleen boom and bust: a synthesis of mysticete phylogeny, diversity and disparity. *Royal Society Open Science*, 2, 140434.
- Massare, J. A. 1987. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7, 121-137.
- Massare, J. A. 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation. *Paleobiology*, 14, 187-205.
- Massare, J. A., & Callaway, J. M. 1990. The affinities and ecology of Triassic ichthyosaurs. *Geological Society of America Bulletin*, 102, 409-416.
- Massare, J. A., & Lomax, D. R. 2018. A taxonomic reassessment of *Ichthyosaurus communis* and *I. intermedius* and a revised diagnosis for the genus. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16, 263-277.
- Massare, J. A., & Lomax, D. R. 2019. Hindfins of *Ichthyosaurus*: effects of large sample size on ‘distinct’ morphological characters. *Geological Magazine*, 156, 725-744.
- Massare, J. A., Wahl, W. R. & Lomax, D. R. 2021. Narial structures in *Ichthyosaurus* and other Early Jurassic ichthyosaurs as precursors to a completely subdivided naris. *Paludicola* 13, 128–139.
- Maxwell, E. E. 2010. Generic reassignment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, northwest territories, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 403-415.
- Maxwell, E. E. 2018. Redescription of the ‘lost’ holotype of *Suevoleviathan integer* (Bronn, 1844) (Reptilia: Ichthyosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38, e1439833.
- Maxwell, E. E., & Caldwell, M. W. 2003. First record of live birth in Cretaceous ichthyosaurs: closing an 80 million year gap. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270, S104–S107.

- Maxwell, E. E., & Caldwell, M. W. 2006. A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology*, 49, 1043-1052.
- Maxwell, E. E., & Cortés, D. 2020. A revision of the Early Jurassic ichthyosaur *Hauffiopteryx* (Reptilia: Ichthyosauria), and description of a new species from southwestern Germany. *Palaeontologia Electronica*, 23, a31.
- Maxwell, E. E., Cortés, D., Patarroyo, P., & Ruge, M. L. P. 2019. A new specimen of *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) from the Early Cretaceous of Colombia and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39, e1577875.
- Maxwell, E. E., Dick, D., Padilla, S., & Parra, M. L. 2016. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia. *Papers in Palaeontology*, 2, 59-70.
- Maxwell, E. E., Fernández, M. S., & Schoch, R. R. 2012a. First diagnostic marine reptile remains from the Aalenian (Middle Jurassic): a new ichthyosaur from southwestern Germany. *PLoS ONE* 7: e41692.
- Maxwell, E. E., & Kear, B. P. 2010. Postcranial anatomy of *Platypterygius americanus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Cretaceous of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 1059-1068.
- Maxwell, E. E., & Vincent, P. 2016. Effects of the early Toarcian Oceanic Anoxic Event on ichthyosaur body size and faunal composition in the Southwest German Basin. *Paleobiology*, 42, 117-126.
- Maxwell, E. E., Zammit, M., & Druckenmiller, P. S. 2012b. Morphology and orientation of the ichthyosaurian femur. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32, 1207-1211.
- Mazin, J. M. 1983. L'implantation dentaire chez les Ichthyopterygia (Reptilia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, 406-418.
- Mazin, J. M. 1982. Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. *Geobios*, 6, 85-98.
- Mazin, J. M., & Sander, P. M. 1993. Palaeobiogeography of the Early and Late Triassic ichthyopterygia. *Paleontologia Lombarda NS*, 2, 93-107.

- McGowan, C. 1972a. Evolutionary trends in longipinnate ichthyosaurs with particular reference to the skull and forefin. *Life Science Contributions Royal Ontario Museum*, 83, 1–38.
- McGowan, C. 1972b. The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America. *Rocky Mountain Geology*, 11, 9-29.
- McGowan, C. 1976. The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 13, 668-683.
- McGowan, C. 1979. A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with descriptions of two new species. *Palaeontographica A*, 166,12–135.
- McGowan, C. 1986. A putative ancestor for the swordfish-like ichthyosaur *Eurhinosaurus*. *Nature*, 322, 454-456.
- McGowan, C. 1988. Differential development of the rostrum and mandible of the swordfish (*Xiphias gladius*) during ontogeny and its possible functional significance. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 496-503.
- McGowan, C., & Motani, R. 2003. *Handbook of Paleoherpptology, Part 8 Ichthyopterygia*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 175pp.
- Merriam, J. C. 1895. On some reptilian remains from the Triassic of Northern California. *American Journal of Science*, 50, 55-57.
- Merriam, J. C. 1906. Preliminary note on a new marine reptile from the Middle Triassic of Nevada. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geology*, 5, 71–79.
- Merriam, J. C. 1908. Triassic Ichthyosauria, with special reference to the American forms. *Memoirs of the University of California*, 1, 1–252.
- Moon, B. C. 2019. A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, 17, 129-155.
- Moon, B. C., & Kirton, A. M. 2016. Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic Part 1, *Ophthalmosaurus*. *Monographs of the Palaeontographical Society*, 170, 1-84.

- Moon, B. C., & Kirton, A. M. 2018. Ichthyosaurs of the British Middle and Upper Jurassic. Part 2. *Brachypterygius*, *Nannopterygius*, *Macropterygius* and Taxa invalida. Monographs of the Palaeontographical Society, 172, 85-177.
- Moon, B. C., & Stubbs, T. L. 2020. Early high rates and disparity in the evolution of ichthyosaurs. *Communications biology*, 3, 1-8.
- Morgans-Bell, H. S., Coe, A. L., Hesselbo, S. P., Jenkyns, H. C., Weedon, G. P., Marshall, J. E., & Williams, C. J. 2001. Integrated stratigraphy of the Kimmeridge Clay Formation (Upper Jurassic) based on exposures and boreholes in south Dorset, UK. *Geological Magazine*, 138, 511-539.
- Motani, R. 1999a. Phylogeny of the Ichthyopterygia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 473-496.
- Motani, R. 1999b. On the evolution and homologies of ichthyopterygian forefins. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 28-41.
- Motani, R. 2002. Scaling effects in caudal fin propulsion and the speed of ichthyosaurs. *Nature*, 415, 309-312.
- Motani, R. 2005. Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 33, 395–420.
- Motani, R. 2008. Combining uniformitarian and historical data to interpret how Earth environment influenced the evolution of Ichthyopterygia. *The Paleontological Society Papers*, 14, 147-164.
- Motani, R. 2016. Palaeobiology: born and gone in global warming. *Current Biology*, 26, R466-R468.
- Motani, R., Jiang, D. Y., Tintori, A., Rieppel, O., & Chen, G. B. 2014. Terrestrial origin of viviparity in Mesozoic marine reptiles indicated by Early Triassic embryonic fossils. *PloS one*, 9, e88640.
- Motani, R., Jiang, D-Y., Chen, G., Tintori, A., Rieppel, O., Ji, C. & Huang, J-D. 2015. A basal ichthyosauriform with a short snout from the Lower Triassic of China. *Nature*, 517, 485–488.

- Motani, R., You, H. & McGowan, C. 1996. Eel-like swimming in the earliest ichthyosaurs. *Nature*, 382, 347-348.
- Mpodozis, C., & Ramos, V. 1990. The Andes of Chile and Argentina. *Circum-Pacific Council for Energy and Mineral Resources Earth Science Series*, 11, 59–90.
- Müller, J. 2005. The anatomy of *Askeptosaurus italicus* from the Middle Triassic of Monte San Giorgio and the interrelationships of thalattosaurs (Reptilia, Diapsida). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 42, 1347-1367.
- Nace, R. L. 1939. A new ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry Formation of Wyoming. *American Journal of Science*, 237, 673-686.
- Nicholls, E. L., & Manabe, M. 2004. Giant ichthyosaurs of the Triassic—a new species of *Shonisaurus* from the Pardonet Formation (Norian: Late Triassic) of British Columbia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24, 838-849.
- Norell MA. 1992. Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny. En Novacek M. J., & Wheeler, Q. D. (eds.), *Extinction and phylogeny*, 89–118. Columbia University Press.
- Norell, M. A. 1993. Tree-based approaches to understanding history; comments on ranks, rules and the quality of the fossil record. *American Journal of Science*, 293, 407.
- Norell, M. A., & Novacek, M. J. 1992. Congruence between superpositional and phylogenetic patterns: comparing cladistic patterns with fossil records. *Cladistics*, 8, 319-337.
- Novacek, M. J., & Norell, M. A. 1982. Fossils, phylogeny, and taxonomic rates of evolution. *Systematic Biology*, 31, 366-375.
- O’Gorman, J. P., Lazo, D. G., Luci, L., Cataldo, C. S., Schwarz, E., Lescano, M., & Aguirre-Urreta, M. B. 2015. New plesiosaur records from the Lower Cretaceous of the Neuquén Basin, west-central Argentina, with an updated picture of occurrences and facies relationships. *Cretaceous Research*, 56, 372-387.
- O’Keefe, R. F., & Chiappe, L. M. 2011. Viviparity and K-Selected life history in a Mesozoic marine plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia). *Science*, 333, 870–873.
- Organ, C. L., Janes, D. E., Meade, A., & Pagel, M. 2009. Genotypic sex determination enabled adaptive radiations of extinct marine reptiles. *Nature*, 461, 389-392.
- Otero, R. A., Soto-Acuña, S., & Salazar, C. 2015. Revisión taxonómica de *Ichthyosaurus immanis* Philippi 1895, del Jurásico Superior de la Cuenca Andina. *Actas del Congreso Geológico Chileno*, 686-689.

- Page, R., Ardolino, A., De Barrio, R. E., Franchi, M., Lizuain, A., Page, S., & Silva Nieto, D. 1999. Estratigrafía del jurásico y cretácico del Macizo de Somún Curá, Provincias de Río Negro y Chubut. *Geología argentina*, 29, 460-488.
- Pankhurst, R. J., Riley, T. R., Fanning, C. M., & Kelley, S. P. 2000. Episodic silicic volcanism in Patagonia and the Antarctic Peninsula: chronology of magmatism associated with the break-up of Gondwana. *Journal of Petrology*, 41, 605-625.
- Paparella, I., Maxwell, E. E., Cipriani, A., Roncace, S., & Caldwell, M. W. 2017. The first ophthalmosaurid ichthyosaur from the Upper Jurassic of the Umbrian–Marchean Apennines (Marche, Central Italy). *Geological Magazine*, 154, 837-858.
- Páramo, M. E. 1997. *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia. *Revista Ingeominas*, 6, 1-12.
- Páramo, M. E., Garcia-Guerrero, J., Benavides-Cabra, C. D., Padilla-Bernal, S., & Castañeda-Gómez, A. J. 2021. A benchmark specimen of *Muisecasaurus catheti* from the upper Aptian of Villa de Leiva, Colombia: New anatomical features and phylogenetic implications. *Cretaceous Research*, 119, 104685.
- Pardo-Pérez, J., Frey, E., Stinnesbeck, W., Fernández, M. S., Rivas, L., Salazar, C., & Leppe, M. 2012. An ichthyosaurian forefin from the Lower Cretaceous Zapata Formation of southern Chile: implications for morphological variability within *Platypterygius*. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92, 287-294.
- Pardo Pérez, J., Otero, R. A., Suárez, M. E., Rubilar-Rogers, D., Otero, R., Vargas, A., & Sallaberry, M. 2015. Síntesis del registro fósil de ictiosaurios (Reptilia: Ichthyosauria) en Chile. *Publicación ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 63, 113-150.
- Parent, H., Garrido, A.C., Schweigert, G., & Scherzinger, A. 2013. The Tithonian stratigraphy and ammonite fauna of the transect Portada Covunco-Cerrito Caracoles (Neuquén Basin, Argentina). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 269, 1–50.
- Peroni, G.; Cagnolatti, M.; Pedrazzini, M. 2002. Cuenca Austral: Marco geológico y reserva histórica de la actividad petrolera. En Schiuma, M., Hinterwimmer, G., & Vergani, G. (eds.), *Rocas Reservorio de las cuencas productivas de la Argentina*, 11-26. Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos.
- Philippi, R., 1895. *Ichthyosaurus immanis* Ph. nueva especie Sud-Americana de este género. *Anales de la Universidad de Chile*, 90, 837–841.

- Plet, C., Grice, K., Verrall, M., Coolen, M. J., Ruebsam, W., Rickard, W. D., & Schwark, L. 2017. Palaeobiology of red and white blood cell-like structures, collagen and cholesterol in an ichthyosaur bone. *Scientific Reports*, 7, 1-10.
- Pol, D., & Escapa, I. H. 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics* 25, 515-527.
- Pol, D., & Learidi, J. M. 2015. Diversity patterns of Notosuchia (Crocodyliformes, mesoeucrocodylia) during the cretaceous of Gondwana. En Fernández, M. S. & Herrera Y. (eds.), *Reptiles Extintos–Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*, 172-186. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina
- Prasad, G. V., Pandey, D. K., Alberti, M., Fürsich, F. T., Thakkar, M. G., & Chauhan, G. D. 2017. Discovery of the first ichthyosaur from the Jurassic of India: implications for Gondwanan palaeobiogeography. *PLoS One*, 12, e0185851.
- Puttick, M. N., Guillerme, T., & Wills, M. A. 2020. The complex effects of mass extinctions on morphological disparity. *Evolution*, 74, 2207-2220.
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Ramos, V.A. 1979. Tectónica de la región del Río y Lago Belgrano, Cordillera Patagónica, Argentina. *Congreso Geológico Chileno*, 2, B1-B32.
- Ramos, V., 1982. Las ingresiones Pacíficas del terciario del norte de la Patagonia (Argentina). *Congreso geológico Chileno*, 1, 262-288.
- Ramos, V. A., Niemeyer, H., Skarmeta, J., & Mun, J. 1982. Magmatic evolution of the austral patagonian Andes. *Earth-Science Reviews*, 18, 411-443.
- Raup, D. M. 1972. Taxonomic Diversity during the Phanerozoic: The increase in the number of marine species since the Paleozoic may be more apparent than real. *Science*, 177, 1065-1071.
- Raup, D. M. 1975. Taxonomic diversity estimation using rarefaction. *Paleobiology*, 1, 333-342.
- Raup, D. M., & Sepkoski Jr, J. J. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, 215, 1501-1503.
- Renesto, S., Dal Sasso, C., Fogliazza, F., & Ragni, C. 2020. New findings reveal that the Middle Triassic ichthyosaur *Mixosaurus cornalianus* is the oldest amniote with a dorsal fin. *Acta Palaeontologica Polonica*, 65, 511-522.

- Renesto, S., Lombardo, C., Tintori, A., & Danini, G. 2003. Nothosaurid embryos from the Middle Triassic of northern Italy: An insight into the viviparity of nothosaurs? *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 957–960.
- Riccardi, A. C. 1988. The Cretaceous system of southern South America. *Geological Society of America Memoir*, 168, 1-161.
- Richiano, S., Varela, A. N., Cereceda, A., & Poiré, D. G. 2012. Evolución paleoambiental de la formación Río Mayer, cretácico inferior, cuenca austral, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Latin American journal of sedimentology and basin analysis*, 19, 3-26.
- Rieppel, O. 1999. Phylogeny and paleobiogeography of Triassic Sauropterygia: problems solved and unresolved. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 153, 1-15.
- Roberts, A. J., Druckenmiller, P. S., Sætre, G. P., & Hurum, J. H. 2014. A new Upper Jurassic ophthalmosaurid ichthyosaur from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation of central Spitsbergen. *PloS one*, 9, e103152.
- Romer, A. S. 1968. An ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming. *Contributions to Geology, Wyoming University*, 7, 27–41.
- Runnegar, B. 1987. Rates and modes of evolution in the Mollusca. En Campbell, K. S. W. and Day, M. F. (eds.), *Rates of Evolution*, 39-60. Allen and Unwin Press.
- Rusconi, C. 1938. Restos de ictiosaurios del Jurásico superior de Mendoza. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires*, 10, 1–4.
- Rusconi, C. 1940. Nueva especie de ictiosaurio del Jurásico de Mendoza. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires*, 11, 1–4.
- Rusconi, C. 1942. Nuevo género de ictiosaurio argentino. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires*, 13, 1–2.
- Rusconi, C. 1948. Ictiosaurios del Jurásico de Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza*, 2, 17–160.
- Russell, D. A. 1993. Jurassic marine reptiles from Cape Grassy, Melville Island, Arctic Canada. *Geological Survey of Canada Bulletin*, 450, 195-201.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, 102, 243-282.
- Sander, P. M. 2000. Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontologische Zeitschrift*, 74, 1-35.

- Sander, P. M., & Faber, C. 2003. The Triassic marine reptile *Omphalosaurus*: osteology, jaw anatomy, and evidence for ichthyosaurian affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 799-816.
- Sander, P. M., Chen, X., Cheng, L., & Wang, X. 2011. Short-snouted toothless ichthyosaur from China suggests Late Triassic diversification of suction feeding ichthyosaurs. *PLoS One*, 6, e19480.
- Scasso, R., & Concheyro, A. 1999. Nanofósiles calcáreos, duración y origen de ciclos caliza-marga (Jurásico Tardío de la Cuenca Neuquina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54, 290-297.
- Scasso, R.A., Alonso, M.S., Lanés, S., Villar, H.J., & Laffitte, G. 2005. Geochemistry and petrology of a Middle Tithonian limestonemarl rhythmite in the Neuquén Basin, Argentina: depositional and burial history. En Veiga, G. D., Spalletti, L., Howell, A., & Schwarz, E. (Eds.), *The Neuquén Basin, Argentina: a case study in sequence stratigraphy and basin dynamics*, 207–229. Geological Society of London, Special Publication.
- Scasso, R. A., Alonso, M. S., Lanés, S., Villar, H. J., & Lippai, H. 2002. Petrología y geoquímica de una ritmita marga-caliza del Hemisferio Austral: El Miembro Los Catutos (Formación Vaca Muerta), Tithoniano medio de la Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 57, 143-159.
- Schaller, M. F., Wright, J. D., & Kent, D. V. 2011. Atmospheric pCO<sub>2</sub> perturbations associated with the Central Atlantic magmatic province. *Science*, 331, 1404-1409.
- Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E., & Crozier, R. H. 2010. Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. *Annual review of entomology*, 55, 421-438.
- Schmid, E. E. 1861. Die Fischzähne der Trias bei Jena. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae*, 9, 1-42.
- Schumacher, B. A. 2011. A 'woollgari-zone mosasaur' (Squamata; Mosasauridae) from the Carlile Shale (Lower Middle Turonian) of central Kansas and the stratigraphic overlap of early mosasaurs and pliosaurid plesiosaurs. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 114, 1-14.
- Seeley, H. G. 1874. On the pectoral arch and fore limb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 30, 696-707.

- Sepkoski, D. 2012: Re-reading the Fossil Record. The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline. University of Chicago Press, 440 pp.
- Sepkoski JR, J. J. 1994. Extinction and the fossil record. *Geotime*, 39, 15-17.
- Sepkoski JR, J. J., Bambach, R. K., Raup, D. M., & Valentine, J. W. 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature*, 293, 435-437.
- Shikama, T., Kamei, T., & Murata, M. 1978. Early Triassic Ichthyosaurs, *Utatsusauurs hataii* gen. et sp. nov., from the Kitakami Massif, northeast Japan. *Science Reports of the Tohoku University, Second Series (Geology)*, 48, 77-97.
- Shubin, N. H. & Alberch, P. 1986. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evolutionary biology*, 20, 319-387.
- Sites Jr, J. W., & Marshall, J. C. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 199-227.
- Smith, A. B. 1994. *Systematics and the fossil record: Documenting evolutionary patterns*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Simpson, G. G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.
- Smith, A. B., & McGowan, A. J. 2011. The ties linking rock and fossil records and why they are important for palaeobiodiversity studies. *Geological Society, London, Special Publications*, 358, 1-7.
- Smith, A. J., Rosario, M. V., Eiting, T. P., & Dumont, E. R. 2014. Joined at the hip: linked characters and the problem of missing data in studies of disparity. *Evolution*, 68, 2386-2400.
- Smithwick, F. M., & Stubbs, T. L. 2018. Phanerozoic survivors: actinopterygian evolution through the Permo-Triassic and Triassic-Jurassic mass extinction events. *Evolution*, 72, 348-362.
- Spalletti, L. A., Franzese, J. R., Matheos, S. D., & Schwarz, E. 2000. Sequence stratigraphy of a tidally dominated carbonate-siliciclastic ramp; the Tithonian-Early Berriasian of the Southern Neuquén Basin, Argentina. *Journal of the Geological Society*, 157, 433-446.
- Spalletti, L. A., Gasparini, Z., Veiga, G., Schwarz, E., Fernandez, M., & Matheos, S. 1999. Facies anóxicas, procesos deposicionales y herpetofauna de la rampa marina titoniano-berriasiana en la Cuenca Neuquina (Yesera del Tromen), Neuquén, Argentina. *Revista geológica de Chile*, 26, 109-123.

- Stubbs, T. L., & Benton, M. J. 2016. Ecomorphological diversifications of Mesozoic marine reptiles: the roles of ecological opportunity and extinction. *Paleobiology*, 42, 547-573.
- Suarez, M., & Bell, C. M. 1992. The oldest South American ichthyosaur from the Late Triassic of northern Chile. *Geological Magazine*, 129, 247-249.
- Sullivan, R. M. 1987. A reassessment of reptilian diversity across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Contributions in science of the Natural history museum of Los Angeles County*, 391, 1-26.
- Stinnesbeck, W., Frey, E., Rivas, L., Pérez, J. P., Cartes, M. L., Soto, C. S., & Lobos, P. Z. 2014. A Lower Cretaceous ichthyosaur graveyard in deep marine slope channel deposits at Torres del Paine National Park, southern Chile. *Bulletin*, 126, 1317-1339.
- Talevi, M., Campos, L., & Fernández, M. S. 2021. Microanatomy and histology of the distal limb elements of ophthalmosaurids from the Middle Jurassic to the Lower Cretaceous of the Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 121, 104737.
- Talevi, M., Fernández, M. S., & Salgado, L. 2012. Variación ontogenética en la histología ósea de *Caypullisaurus bonapartei* Fernández, 1997 (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). *Ameghiniana*, 49, 38-46.
- Tennant, J. P., Mannion, P. D., & Upchurch, P. 2016a. Sea level regulated tetrapod diversity dynamics through the Jurassic/Cretaceous interval. *Nature Communications*, 7, 1-11.
- Tennant, J. P., Mannion, P. D., & Upchurch, P. 2016b. Environmental drivers of crocodyliform extinction across the Jurassic/Cretaceous transition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20152840.
- Thorne, P. M., Ruta, M., & Benton, M. J. 2011. Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic-Jurassic boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 8339-8344.
- Tyborowski, D. 2016. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Late Jurassic of Owadów-Brzezinki Quarry, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61, 791-803.
- Uliana, M., K. Biddle & J. Cerdán. 1989. Mesozoic extension and the formation of Argentina sedimentary basins. En Tankard, A. J., & Balkwill, H. R. (eds.), *Extensional Tectonics and Stratigraphy of the North Atlantic Margin*, 599-613. AAPG Memoirs.
- Upchurch, P., Mannion, P. D., Benson, R. B., Butler, R. J., & Carrano, M. T. 2011. Geological and anthropogenic controls on the sampling of the terrestrial fossil record:

- a case study from the Dinosauria. Geological Society, London, Special Publications, 358, 209-240.
- Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, 1-30.
- Vermeij, G. J. 2001. Innovation and evolution at the edge: origins and fates of gastropods with a labral tooth. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72, 461-508.
- Vermeij, G. J., & Motani, R. 2018. Land to sea transitions in vertebrates: the dynamics of colonization. *Paleobiology*, 44, 237-250.
- Vergani, G. D., Tankard, A. J., Belotti, H. J., & Welsink, H. J. 1995. Tectonic evolution and paleogeography of the Neuquén Basin, Argentina. En Tankard, A. J., Suárez Soruco, R., & Welsink, H. J. (eds.), *Petroleum Basins of South America*, 383-402. AAPG Memoirs.
- Villier, L., & Korn, D. 2004. Morphological disparity of ammonoids and the mark of Permian mass extinctions. *Science*, 306, 264-266.
- Wade, M. 1984. *Platypterygius australis*, an Australian Cretaceous ichthyosaur. *Lethaia*, 17, 99-113.
- Wade, M. 1990. A review of the Australian Cretaceous longipinnate ichthyosaur *Platypterygius* (Ichthyosauria, Ichthyopterygia). *Memoirs of the Queensland Museum*, 28, 115-37.
- Wagner, A. 1853. Die Characteristic einer neuen Art von Ichthyosaurus aus den lithographischen Schiefern und eines Zahnes von Polyptychodon aus dem Grünsandsteine von Kelheim. *Bulletin der königliche Akademie der Wissenschaft, Gelehrte Anzeigen*, 3, 25-35.
- Wagner, P. J. 1995. Stratigraphic tests of cladistic hypotheses. *Paleobiology*, 21, 153-178.
- Wagner, P. J. 2000. The quality of the fossil record and the accuracy of phylogenetic inferences about sampling and diversity. *Systematic Biology*, 49, 65-86.
- Weaver, Ch. 1931. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of west central Argentina. *Memoir University of Washington*, 1, 1-469.
- Wills, M. A. 1998. Crustacean disparity through the Phanerozoic: comparing morphological and stratigraphic data. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65, 455-500.
- Wiman, C. 1929. Eine neue Reptilien-Ordnung aus der Trias Spitzbergens. *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Upsala*, 22, 183-196.

- Wood, R., and Freiberg, M. 1977. Redescription of *Notoemys laticentralis* the oldest fossil turtle from South America. *Acta Geologica Lilloana*, 13, 187–204.
- Yakowlew, N. V. 1903. Neue Funde von Trias-Sauriern auf Spitzbergen. *Zapiski Imperatoskago S. Peterburgskago mineralog iche skago obshchestva Ser*, 2, 179-202.
- Young, C., & Dong, Z. 1972. *Chaohusaurus geishanensis* from Anhui Province. Academia Sinica, Institute of Vertebrate Paleontology and Palaeoanthropology, *Memoir*, 9, 11-14.
- Yrigoyen, M. R. 1991. Hydrocarbon resources of Argentina. *Petrotecnia*, 13, 38-54.
- Zammit, M. 2012. Cretaceous ichthyosaurs: dwindling diversity, or the Empire strikes back? *Geosciences*, 2, 11-24.
- Zammit, M., Norris, R. M., & Kear, B. P. 2010. The Australian Cretaceous ichthyosaur *Platypterygius australis*: a description and review of postcranial remains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 1726–1735.
- Zeiss, A., & Leanza, H.A. 2010. Upper Jurassic (Tithonian) ammonites from the lithographic limestones of the Zapala region, Neuquén Basin, Argentina. *Beringeria* 41, 23-73.
- Zverkov, N. G., Arkhangelsky, M. S., Pardo, P. J., & Beznosov, P. A. 2015b. On the Upper Jurassic ichthyosaur remains from the Russian North. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 319, 81-97.
- Zverkov, N. G., Arkhangelsky, M. S., & Stenshin, I. M. 2015a. A review of Russian Upper Jurassic ichthyosaurs with an intermedium/humeral contact: reassessing *Grendelius* McGowan, 1976. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 319, 558–588.
- Zverkov, N. G., & Efimov, V. M. 2019. Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17, 963-993.
- Zverkov, N. G., & Grigoriev, D. V. 2020. An unrevealed lineage of platypterygiines (Ichthyosauria) with peculiar forefin structure and semiglobal distribution in the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian). *Cretaceous Research*, 115, 104550.
- Zverkov, N. G., & Jacobs, M. L. 2021. Revision of *Nannopterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae): reappraisal of the ‘inaccessible’ holotype resolves a taxonomic tangle and reveals an obscure ophthalmosaurid lineage with a wide distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191, 228-275.

Zverkov, N. G., & Prilepskaya, N. E. 2019. A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic—earliest Cretaceous of the Boreal Realm. PeerJ, 7, e6799.

# Oftalmosáuridos (Ichthyosauromorpha: Ichthyosauria) del Jurásico Tardío–Cretácico Temprano de Patagonia Argentina: disparidad, diversidad y evolución

Lic. Lisandro Campos

Trabajo de Tesis  
para optar al Título de Doctor en Ciencias Naturales  
Dirigido por las Dras. Marta Fernández  
y  
Yanina Herrera



TOMO II

  
Facultad de Ciencias  
Naturales y Museo

**ÍNDICE**

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN ..... 6

    Figura 1.1. .... 7

    Figura 1.2. .... 8

    Figura 1.3. .... 9

    Figura 1.4. .... 10

    Figura 1.5. .... 11

    Figura 1.6. .... 12

    Figura 1.7. .... 13

    Figura 1.8. .... 14

CAPÍTULO 2: MATERIAL Y MÉTODOS ..... 15

    Figura 2.1. .... 16

    Figura 2.2. .... 17

    Figura 2.3. .... 18

    Figura 2.4. .... 19

    Figura 2.5. .... 20

    Figura 2.6. .... 21

    Figura 2.7. .... 22

    Figura 2.8. .... 23

CAPÍTULO 3: MARCO GEOLÓGICO ..... 24

    Figura 3.1. .... 25

    Figura 3.2. .... 26

CAPÍTULO 4: SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA ..... 27

    Figura 4.1. .... 28

    Figura 4.2. .... 29

    Figura 4.3. .... 30

    Figura 4.4. .... 31

    Figura 4.5. .... 32

    Figura 4.6. .... 33

    Figura 4.7. .... 34

    Figura 4.8. .... 35

    Figura 4.9. .... 36

    Figura 4.10. .... 37

    Figura 4.11. .... 38

    Figura 4.12. .... 39

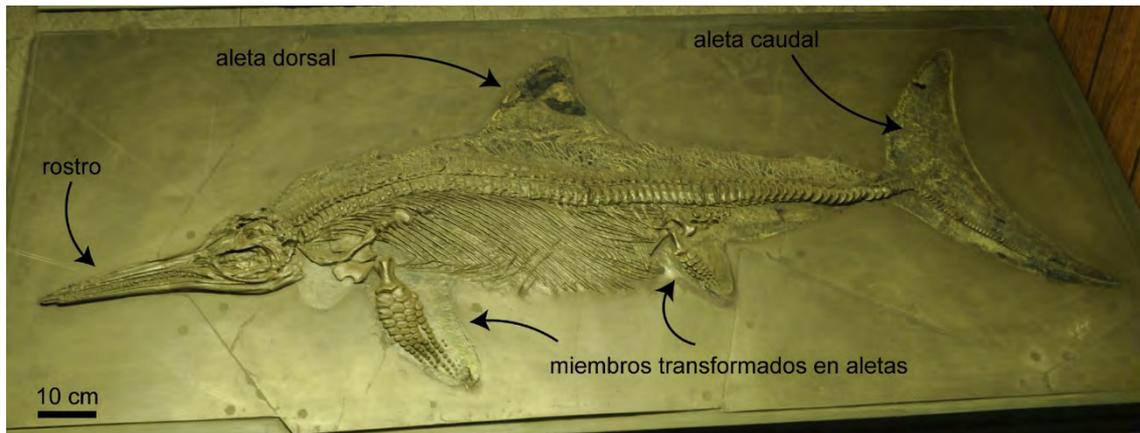
Figura 4.13.....	40
Figura 4.14.....	41
Figura 4.15.....	42
Figura 4.16.....	43
Figura 4.17.....	44
Figura 4.18.....	45
Figura 4.19.....	46
Figura 4.20.....	47
Figura 4.21.....	48
Figura 4.22.....	49
Figura 4.23.....	50
Figura 4.24.....	52
Figura 4.25.....	53
Figura 4.26.....	54
Figura 4.27.....	55
Figura. 4.28.....	56
Figura. 4.29.....	57
Figura 4.30.....	58
Figura 4.31.....	59
Figura 4.32.....	60
Figura 4.33.....	61
Figura 4.34.....	63
Figura 4.35.....	64
Figura 4.36.....	65
Figura 4.37.....	67
Figura 4.38.....	68
Figura 4.39.....	69
Figura 4.40.....	70
Figura 4.41.....	71
Figura 4.42.....	72
Figura 4.43.....	73
Figura 4.44.....	74
Figura 4.45.....	75
Figura 4.46.....	76
Figura 4.47.....	77

Figura 4.48.....	78
Figura 4.49.....	79
Figura 4.50.....	80
Figura 4.51.....	81
Figura 4.52.....	82
Figura 4.53.....	83
Figura 4.54.....	84
Figura 4.55.....	85
Figura 4.56.....	86
Figura 4.57.....	87
Figura 4.58.....	88
Figura 4.59.....	89
Figura 4.60.....	90
Figura 4.61.....	91
Figura 4.62.....	92
Figura 4.63.....	93
Figura 4.64.....	94
Figura 4.65.....	95
Figura 4.66.....	96
CAPÍTULO 5: FILOGENIA.....	97
Figura 5.1.....	98
Figura 5.2.....	99
Figure 5.3.....	100
Figure 5.4.....	101
Figure 5.5.....	102
Figure 5.6.....	103
Figura 5.7.....	104
Figura 5.8.....	105
Figura 5.9.....	106
Figura 5.10.....	107
CAPÍTULO 6: DISPARIDAD.....	108
Figura 6.1.....	109
Figura 6.2.....	110
Figura 6.3.....	111
Figura 6.4.....	112

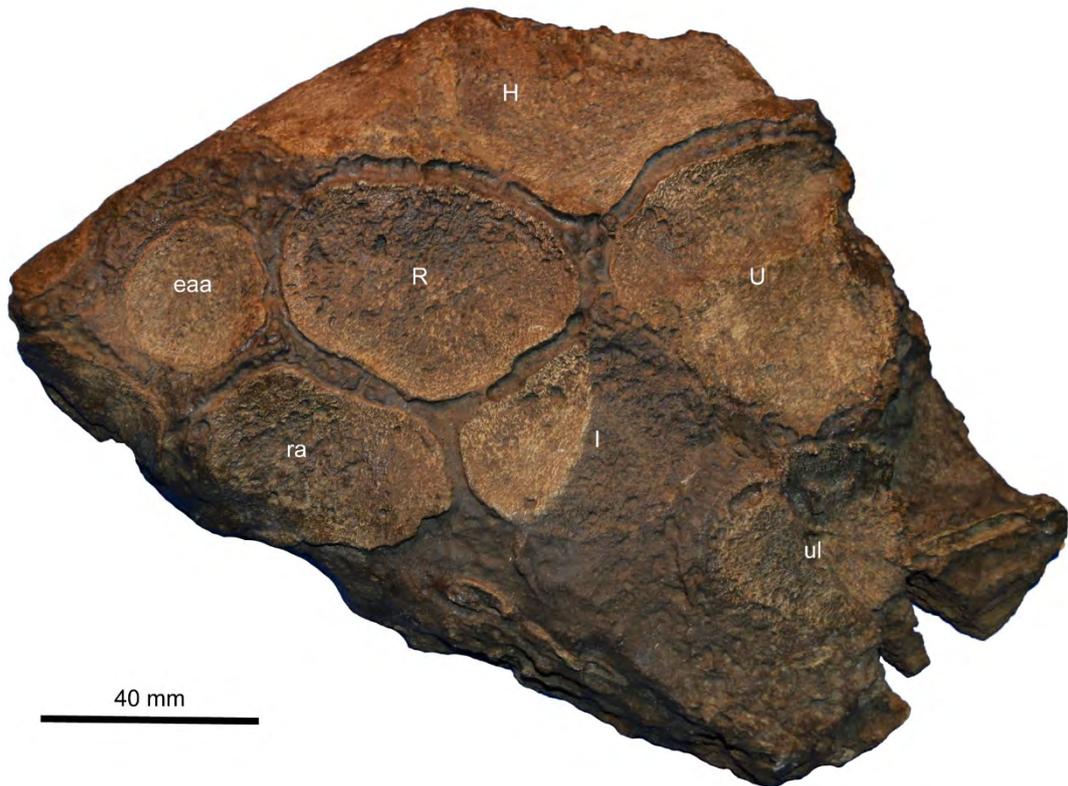
Figura 6.5.....	113
Figura 6.6.....	114
CAPÍTULO 7: DIVERSIDAD.....	115
Figura 7.1.....	116
Figura 7.2.....	117
Figura 7.3.....	118
Figura 7.4.....	119
Figura 7.5.....	120
Figura 7.6.....	121
Figura 7.7.....	122
Figura 7.8.....	123
APÉNDICES.....	124
Apéndice 1.....	125
Apéndice 2.....	128
Apéndice 3.....	140
Apéndice 4.....	142
Apéndice 5.....	143
Apéndice 6.....	158
Apéndice 7.....	160

# CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

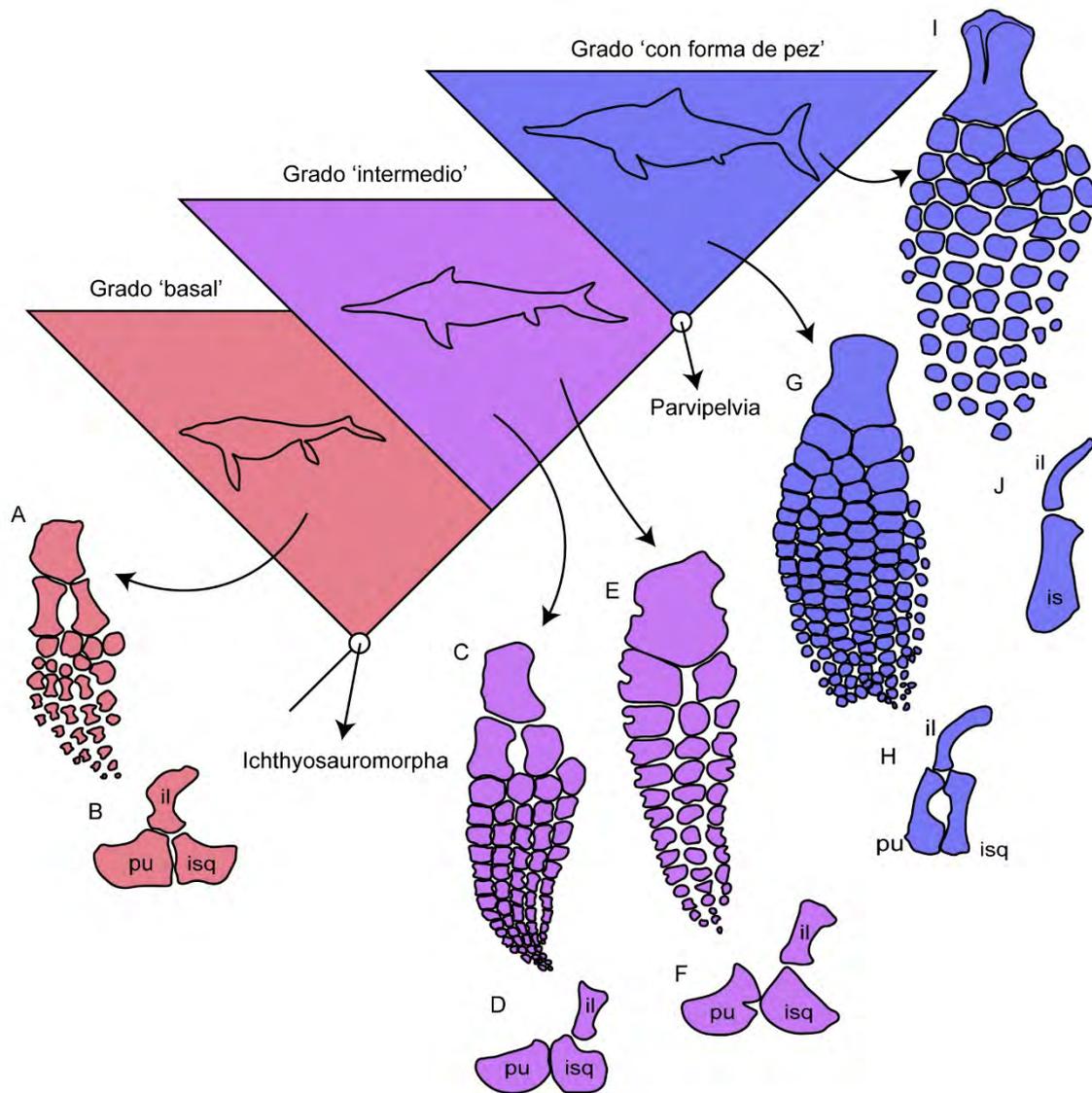




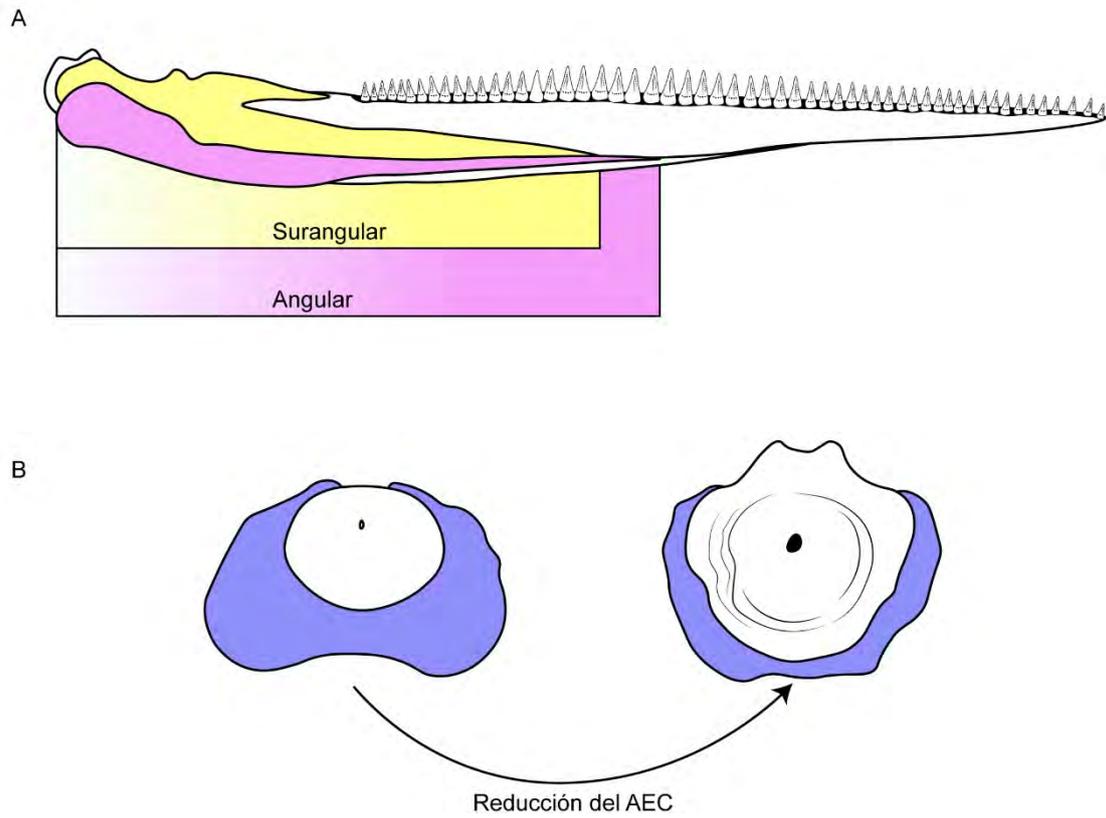
**Figura 1.1.** Plan corporal del ictiosaurio *Stenopterygius quadriscissus* (SMF 457) que preserva impresiones de los tejidos blandos en la zona de las aletas dorsal y caudal, tronco y miembros. Material en exposición en el Museo Senckenberg de Historia Natural (Frankfurt, Alemania).



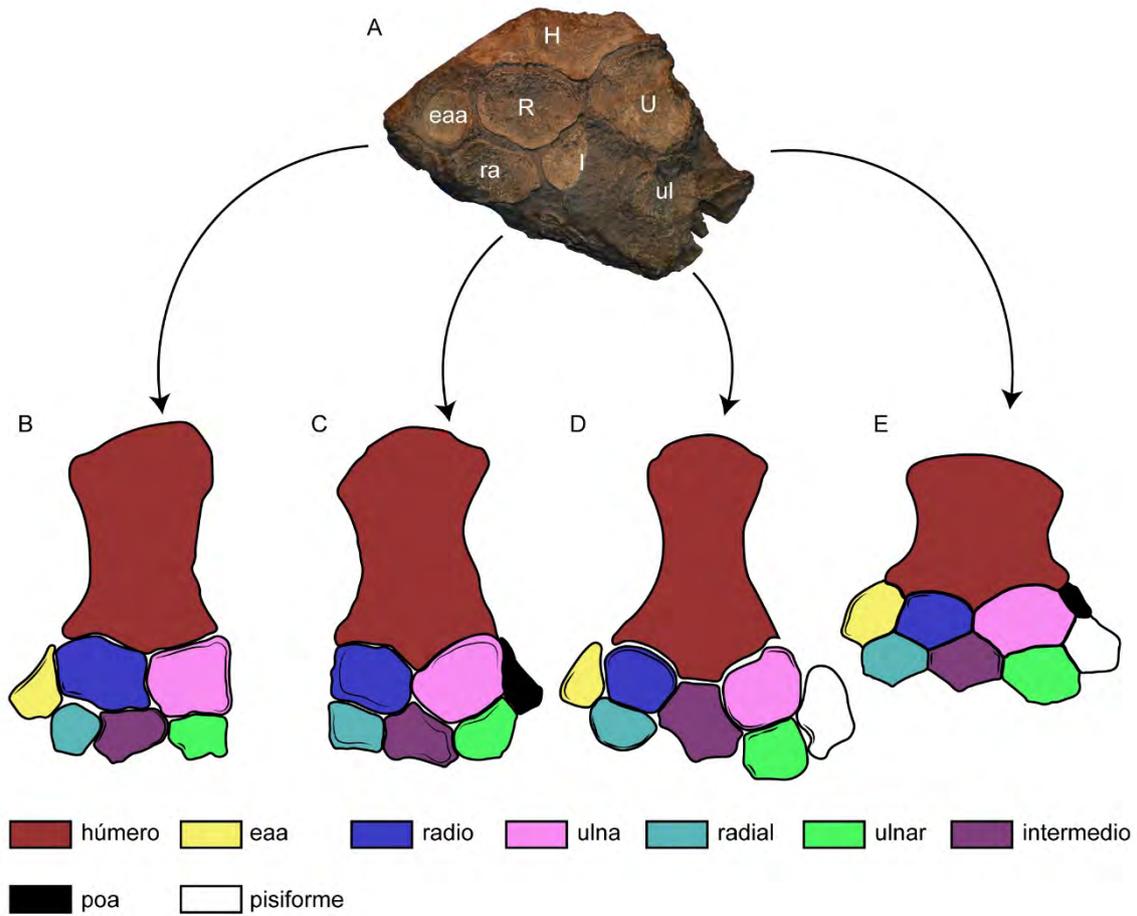
**Figura 1.2.** Miembro anterior del ejemplar MLP 92-III-2-1 (Ophthalmosauridae) recuperado del límite Aaleniano/Bajociano, Mendoza, Argentina. Abreviaturas: **eaa**, elemento accesorio anterior; **H**, húmero; **I**, intermedio; **R**, radio; **ra**, radial; **U**, ulna; **ul**, ulnar.



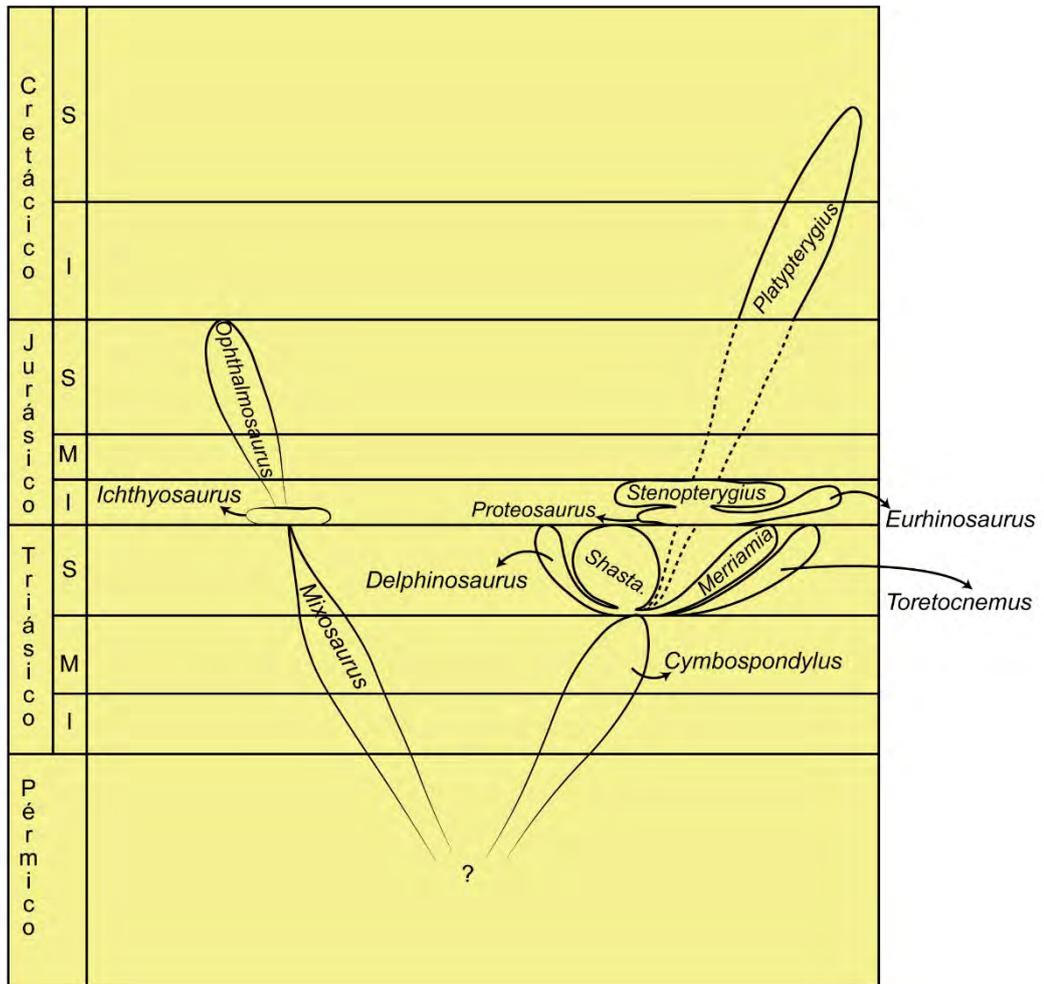
**Figura 1.3.** Grados morfológicos dentro de Ichthyosauromorpha según Motani (2005, 2008). **A-B**, grado “basal”. **A**, miembro anterior de *Utatusaurus*; **B**, cintura pélvica de *Utatusaurus*. **C-F**, grado “intermedio”. **C**, miembro anterior de *Mixosaurus*; **D**, cintura pélvica de *Mixosaurus*; **E**, miembro anterior de *Shastasaurus*; **F**, cintura pélvica de *Shastasaurus*. **G-J**, grado “con forma de pez”. **G**, miembro anterior de *Ichthyosaurus*; **H**, cintura pélvica de *Ichthyosaurus*; **I**, miembro anterior de *Ophthalmosaurus*; **J**, cintura pélvica de *Ophthalmosaurus*.



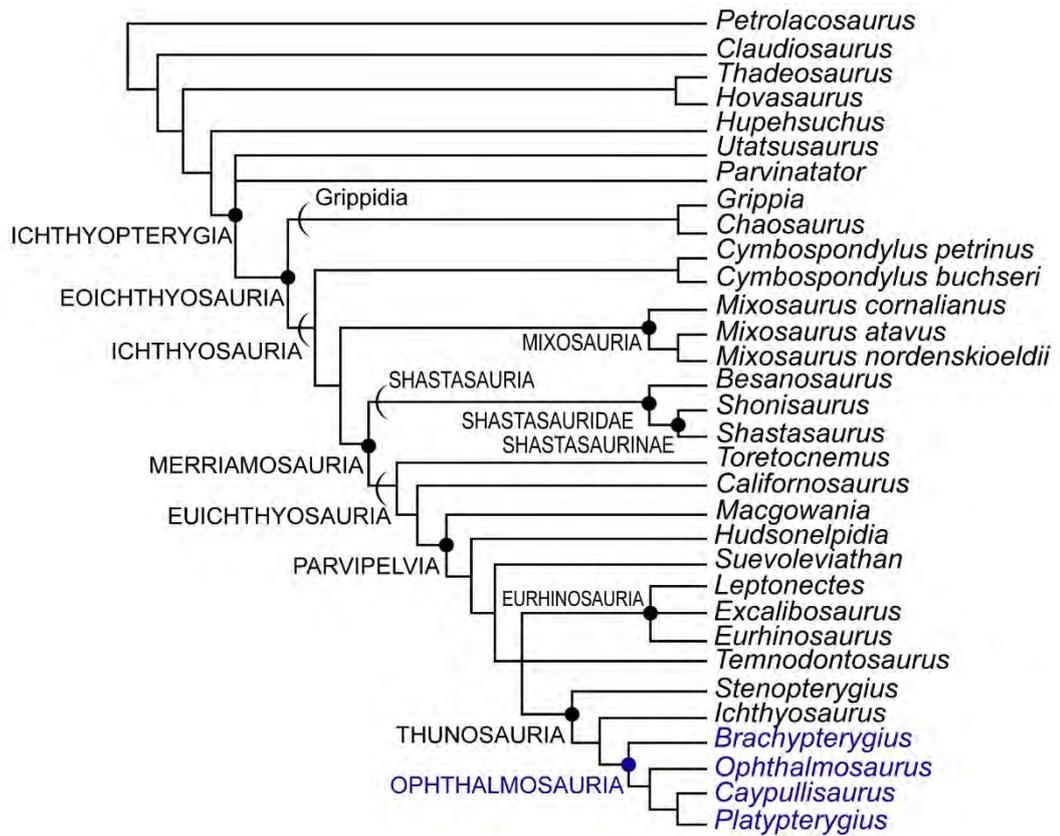
**Figura 1.4.** Dos de las sinapomorfias cráneo-mandibulares de Ophthalmosauridae. **A**, Mandíbula en vista lateral de un Ophthalmosauridae. **B**, Basioccipital en vista posterior. Abreviatura: **AEC**, área extracondilar.



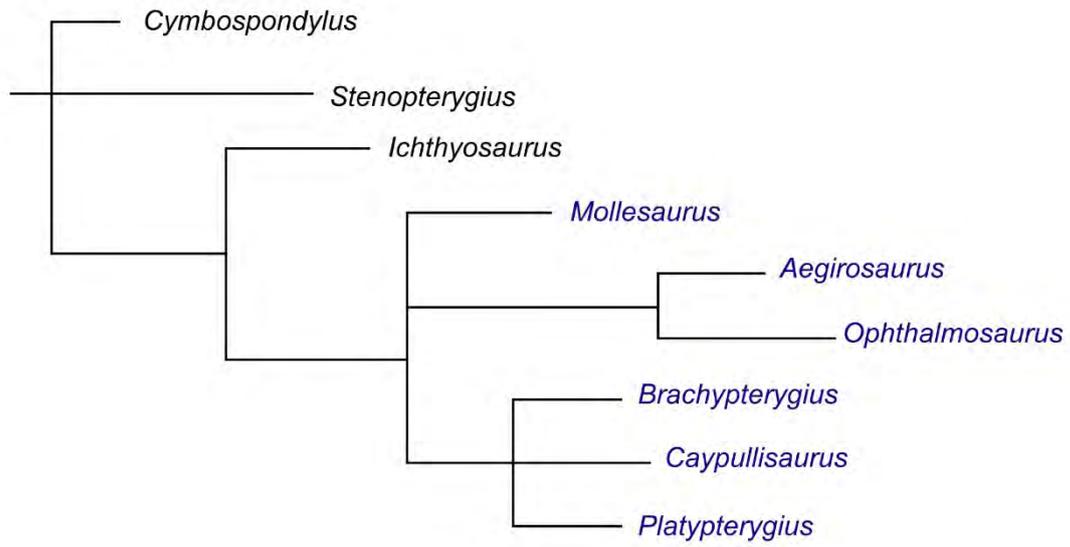
**Figura 1.5.** Diversidad morfológica de la región estilopodio-zeugopodio del miembro anterior de los Ophthalmosauridae. **A**, Ophthalmosauridae indet. (MLP 92-III-2-1). **B**, *Undorosaurus? kristiansenae* (modificado de Druckenmiller *et al.*, 2012). **C**, “*Platypterygius*” *americanus*. **D**, *Brachypterygius extremus* (modificado de Kirton 1983). **E**, *Catutosaurus gaspariniaie*.



**Figura 1.6.** Filogenia de los ictiosaurios según McGowan (1972). Abreviatura: **Shasta**, *Shastasaurus*.



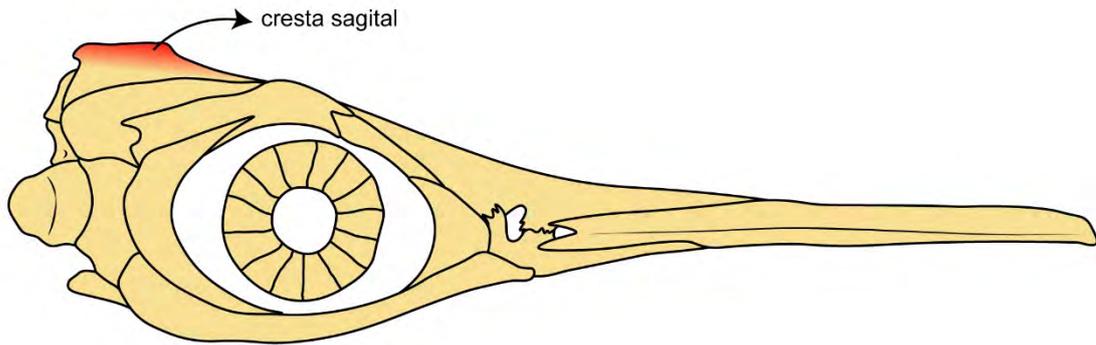
**Figura 1.7.** Filogenia de los ictiosaurios según Motani (1999a).



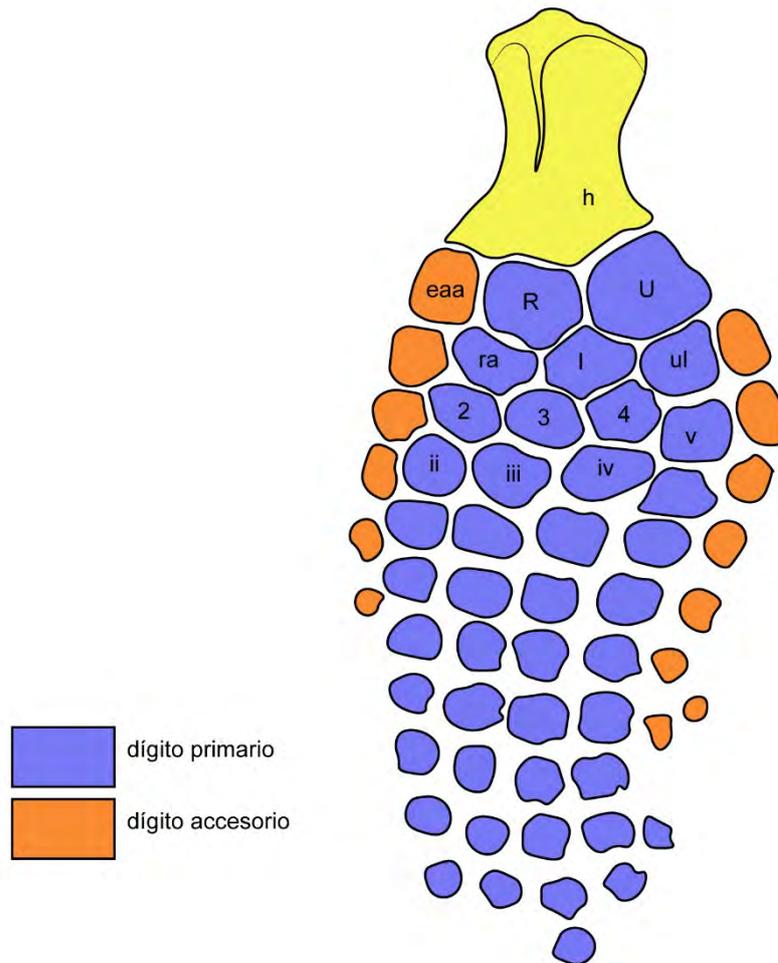
**Figura 1.8.** Filogenia de los Ophthalmosauridae según Fernández (2007a).

## CAPÍTULO 2: MATERIAL Y MÉTODOS

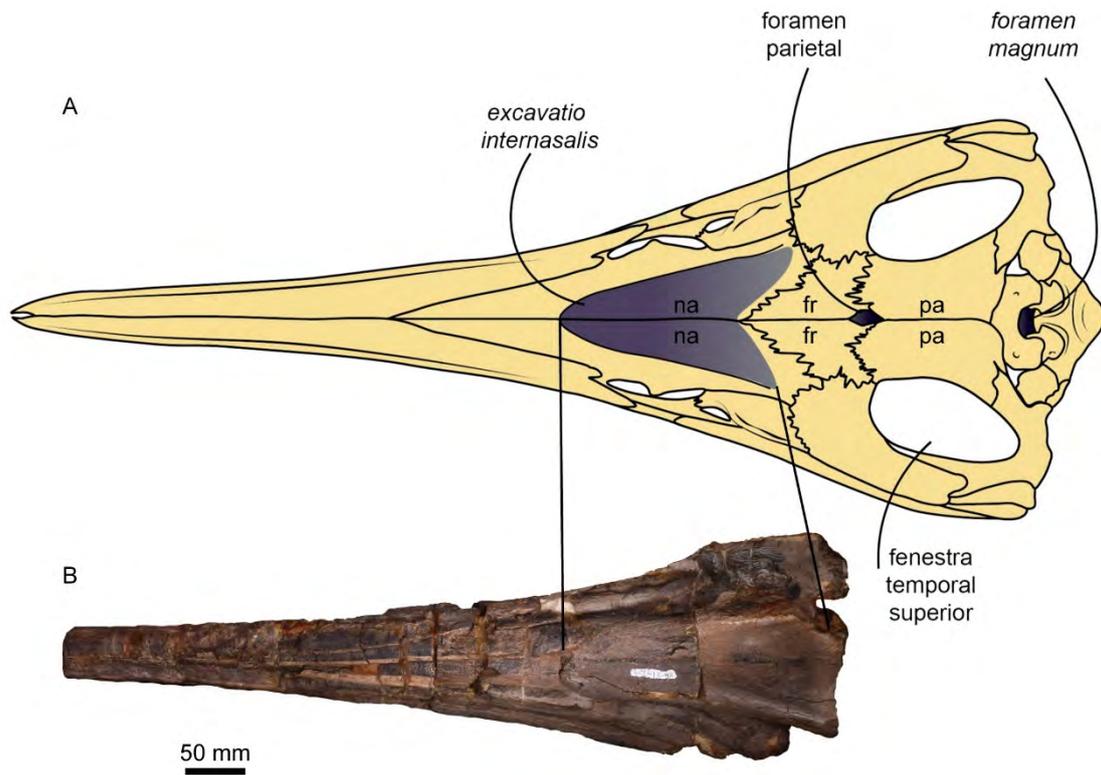




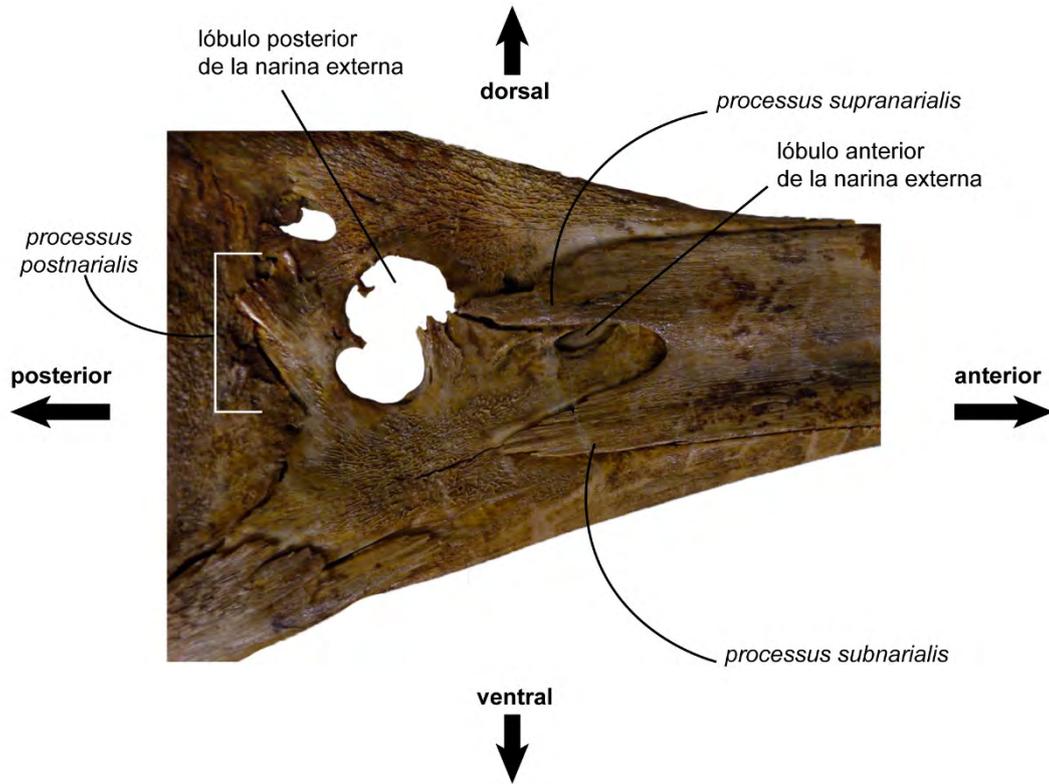
**Figura 2.1.** Esquema del cráneo de un Ophthalmosauridae en vista lateral derecha indicando la posición de la cresta sagital (redibujado de Kear 2005: fig. 1A).



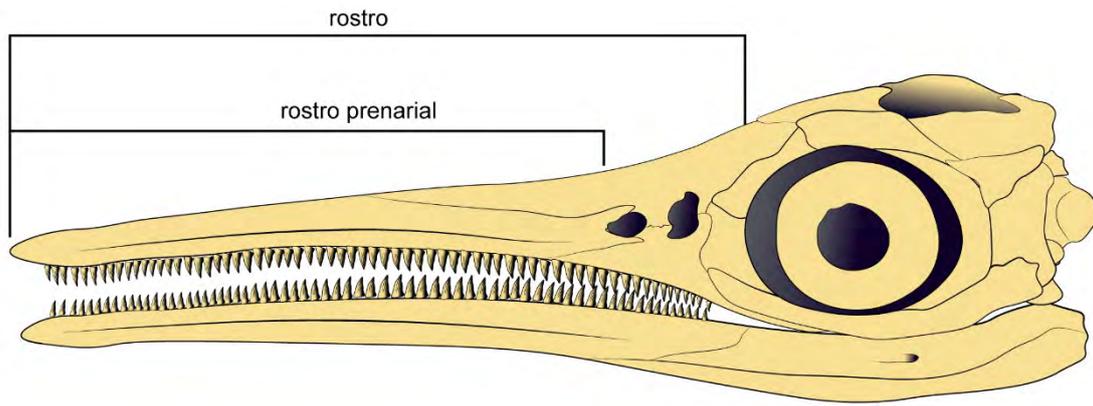
**Figura 2.2.** Esquema del miembro anterior izquierdo de un Ophthalmosauridae en vista dorsal, indicando dígitos primarios y accesorios (redibujado de Kirton 1983: fig. 30). Abreviaturas: **eaa**, elemento anterior accesorio; **h**, húmero; **I**, intermedio; **R**, radio; **ra**, radial; **U**, ulna; **ul**, ulnar; **2-4**, carpales distales; **ii-iv**, metacarpales.



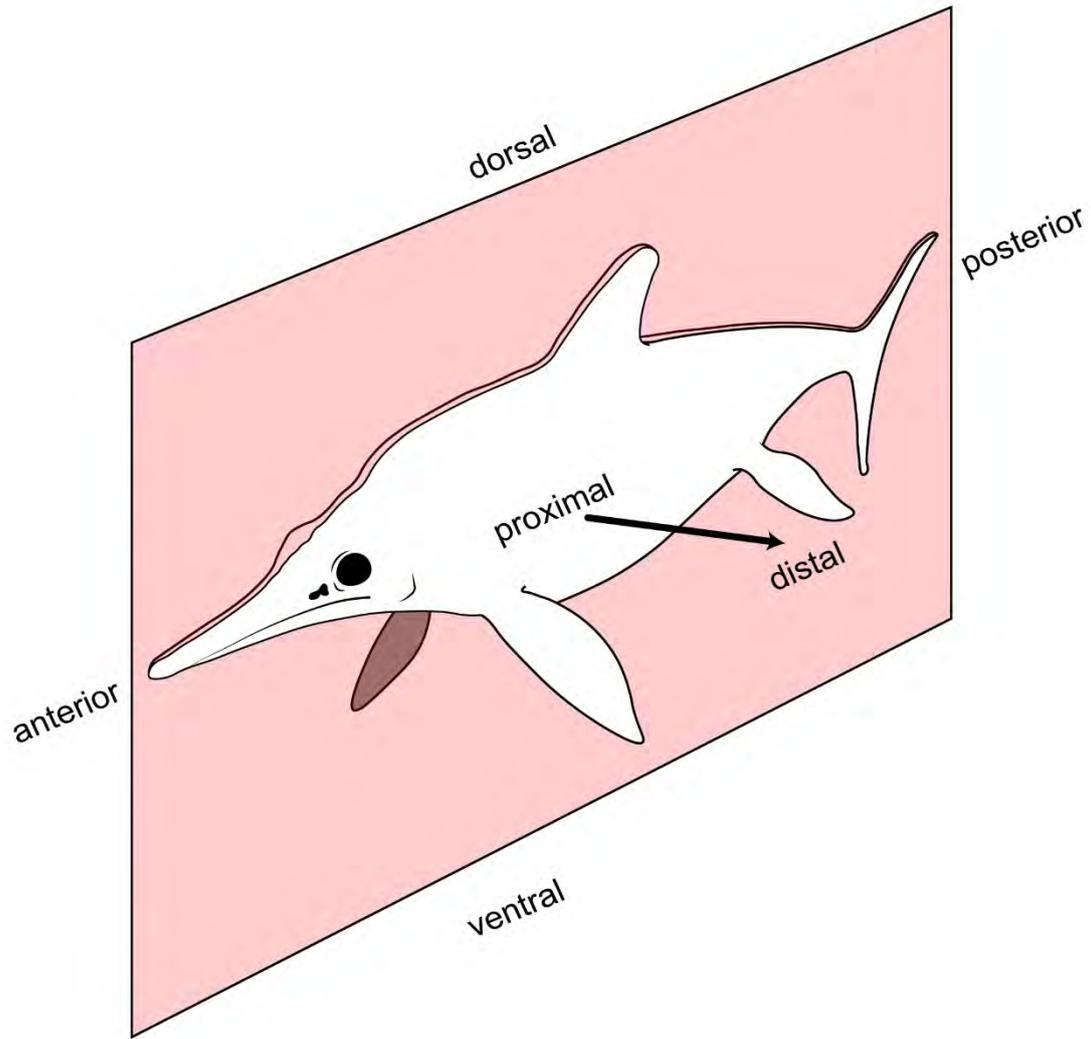
**Figura 2.3.** *Excavatio internasalis* y foramen parietal. **A**, esquema del cráneo de un Ophthalmosauridae en vista dorsal (redibujado de Kirton 1983: fig. 12). **B**, MLP 85-I-14-1 (Ophthalmosauridae indet.) rostrum en vista dorsal indicando la posición del *excavatio internasalis*. Abreviaturas: **fr**, frontal; **na**, nasal; **pa**, parietal.



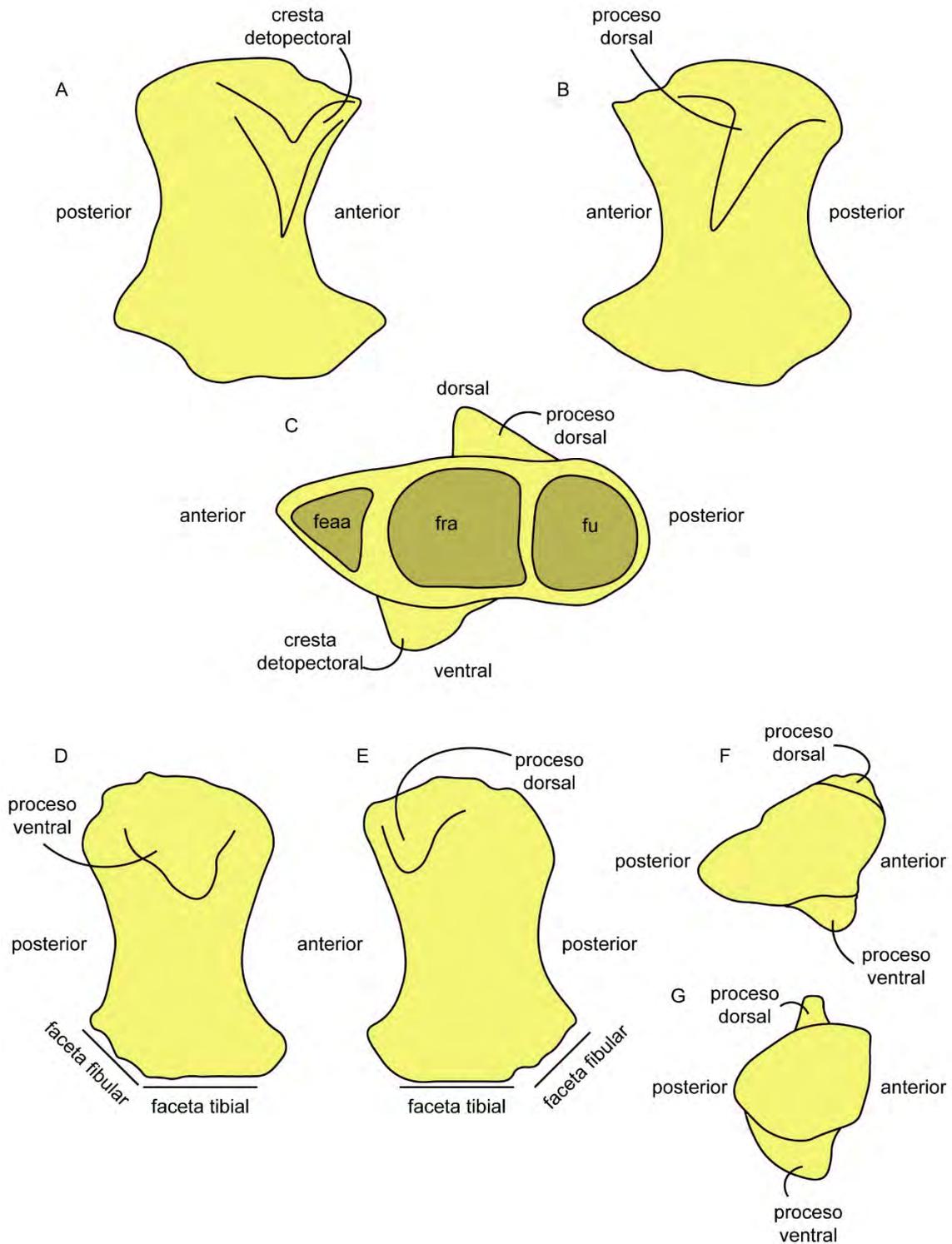
**Figura 2.4.** Región narial de un Ophthalmosauridae (AM F98273, “*Platypterygius*” *australis*) indicando procesos del premaxilar y del maxilar.



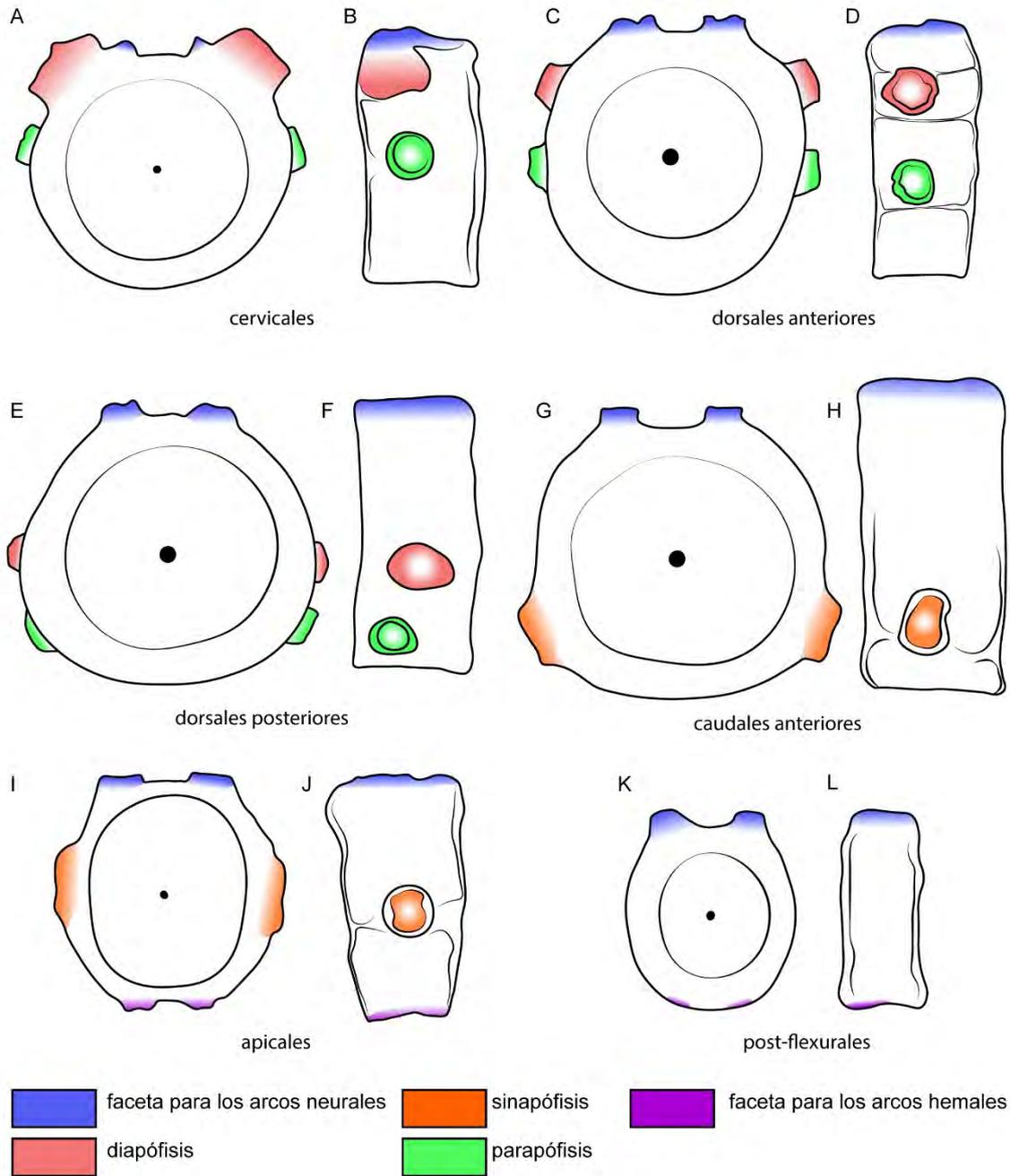
**Figura 2.5.** Cráneo de un Ophthalmosauridae en vista lateral izquierda indicando la región del rostro.



**Figura 2.6.** Esquema de un ictiosaurio para su orientación en el espacio.



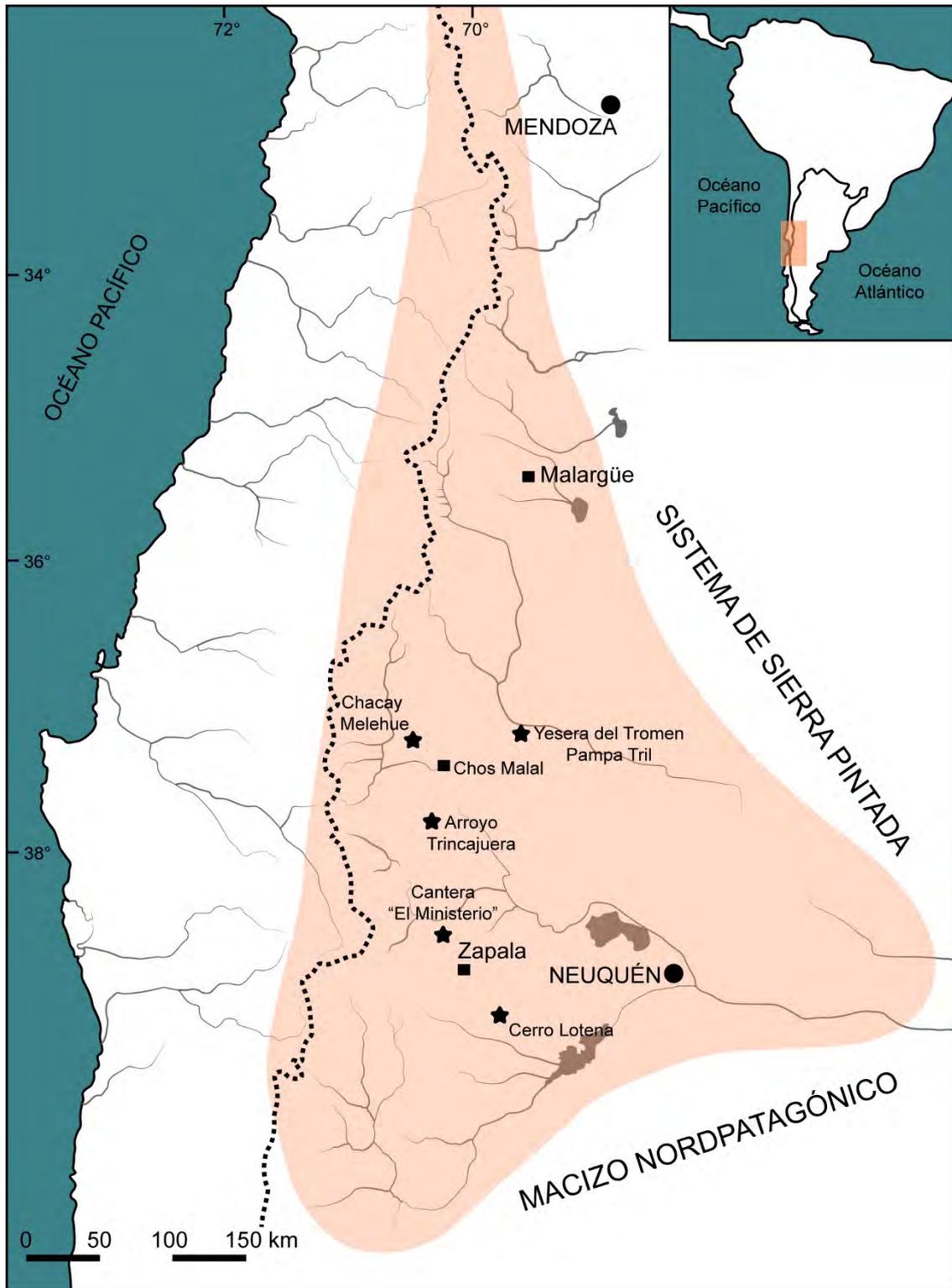
**Figura 2.7.** Orientación del húmero y fémur de un Ophthalmosauridae en el espacio. **A-C**, esquema del húmero izquierdo en vista ventral (**A**), vista dorsal (**B**) y vista distal (**C**). **D-F**, esquema del fémur izquierdo en vista ventral (**D**), vista dorsal (**E**) y vista proximal (**F**). **G**, esquema del fémur de “*Platypterygius*” *australis* en vista proximal. Abreviaturas: **feaa**, faceta para el elemento anterior accesorio; **fra**, faceta radial; **fu**, faceta ulnar.



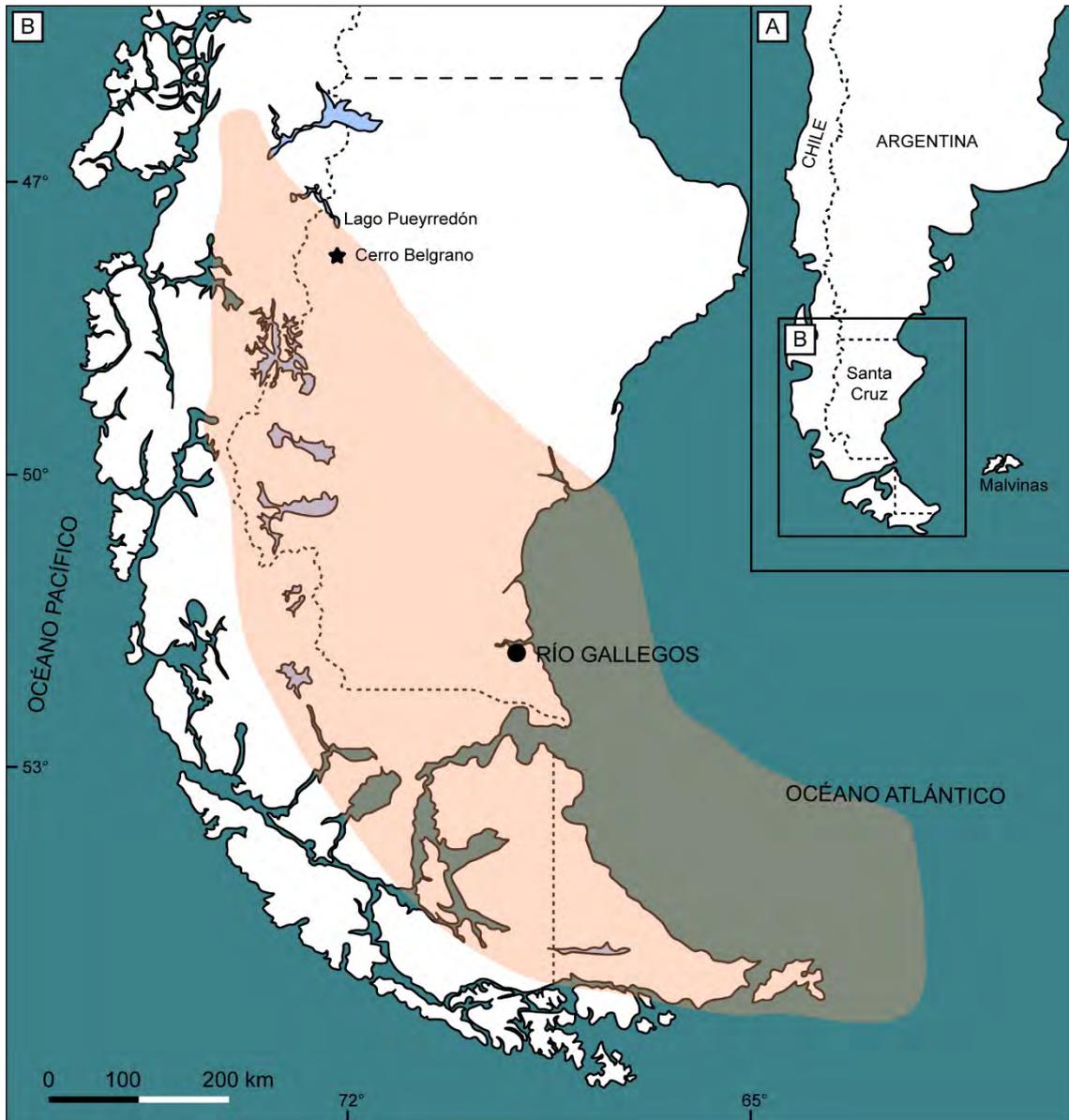
**Figura 2.8.** Esquema ilustrando los caracteres que permiten distinguir los centros vertebrales de las diferentes regiones de la columna de un Ophthalmosauridae. **A-B**, centro vertebral cervical en vista anterior (**A**) y vista lateral izquierda (**B**). **C-D**, centro vertebral dorsal anterior en vista anterior (**C**) y vista lateral izquierda. **E-F**, centro vertebral dorsal posterior en vista anterior (**E**) y vista lateral izquierda (**F**). **G-H**, centro vertebral caudal anterior en vista anterior (**G**) y vista lateral izquierda (**H**). **I-J**, centro vertebral apical en vista anterior (**I**) y vista lateral izquierda (**J**). **K-L**, centro vertebral postflexural en vista anterior (**K**) y vista lateral izquierda (**L**).

# CAPÍTULO 3: MARCO GEOLÓGICO





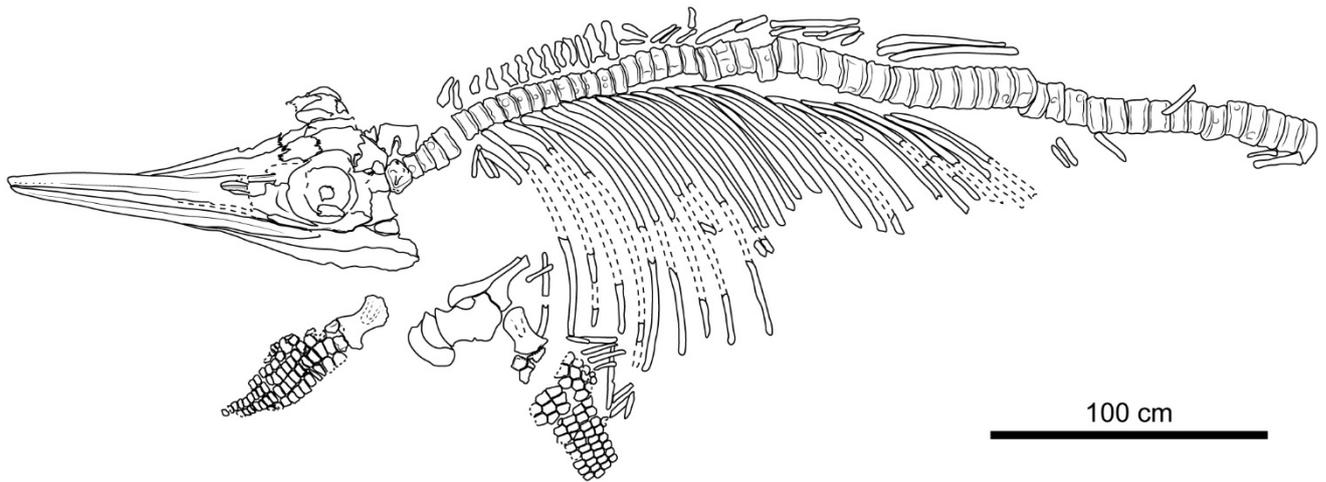
**Figura 3.1.** Localización geográfica de la Cuenca Neuquina y localidades de las cuales se han recuperado los ejemplares estudiados en esta tesis (modificado de Howell et al., 2005).



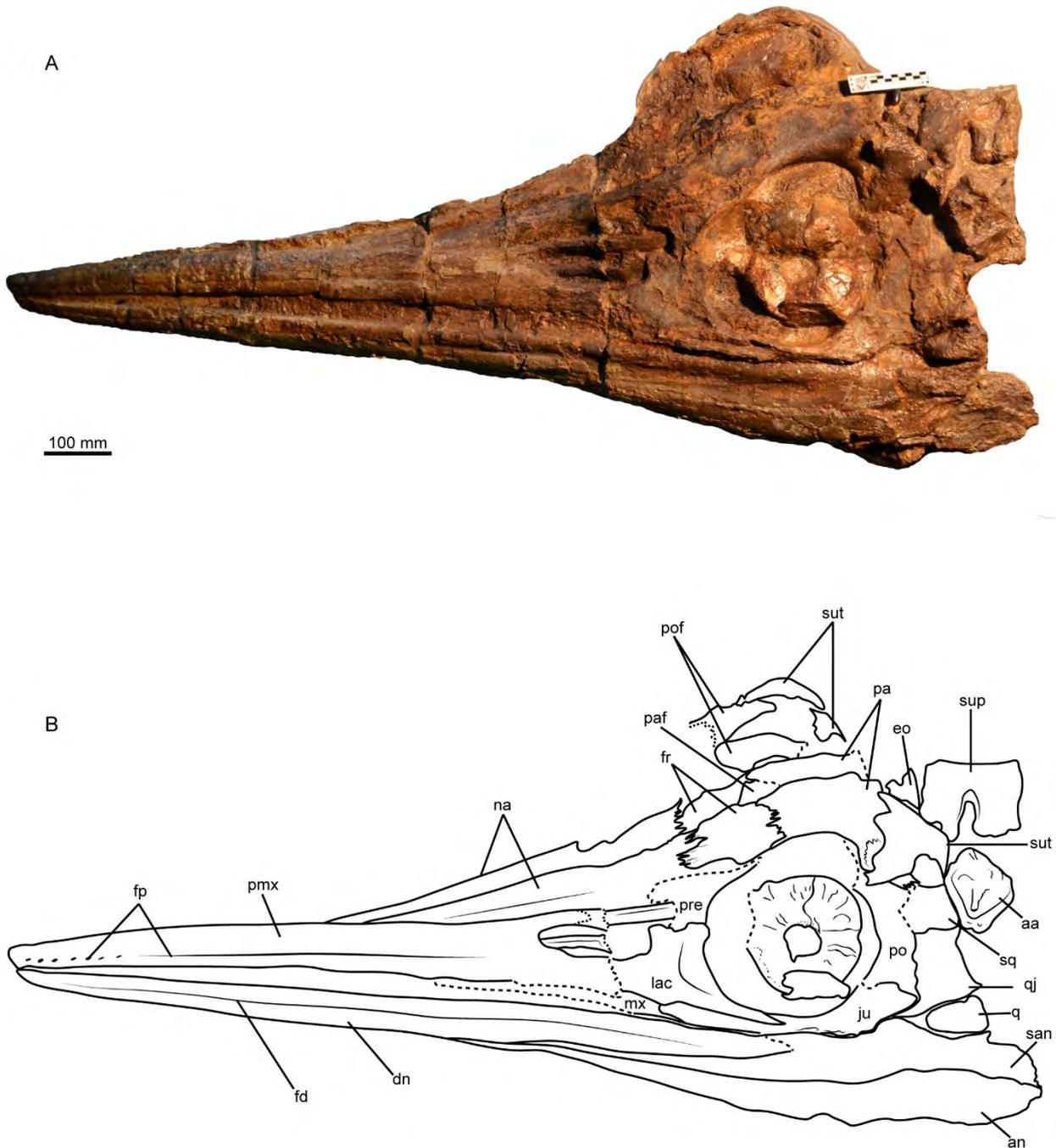
**Figura 3.2. A-B.** Localización geográfica de la Cuenca Austral y el Cerro Belgrano (modificado de Cuitiño *et al.*, 2019).

# CAPÍTULO 4: SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

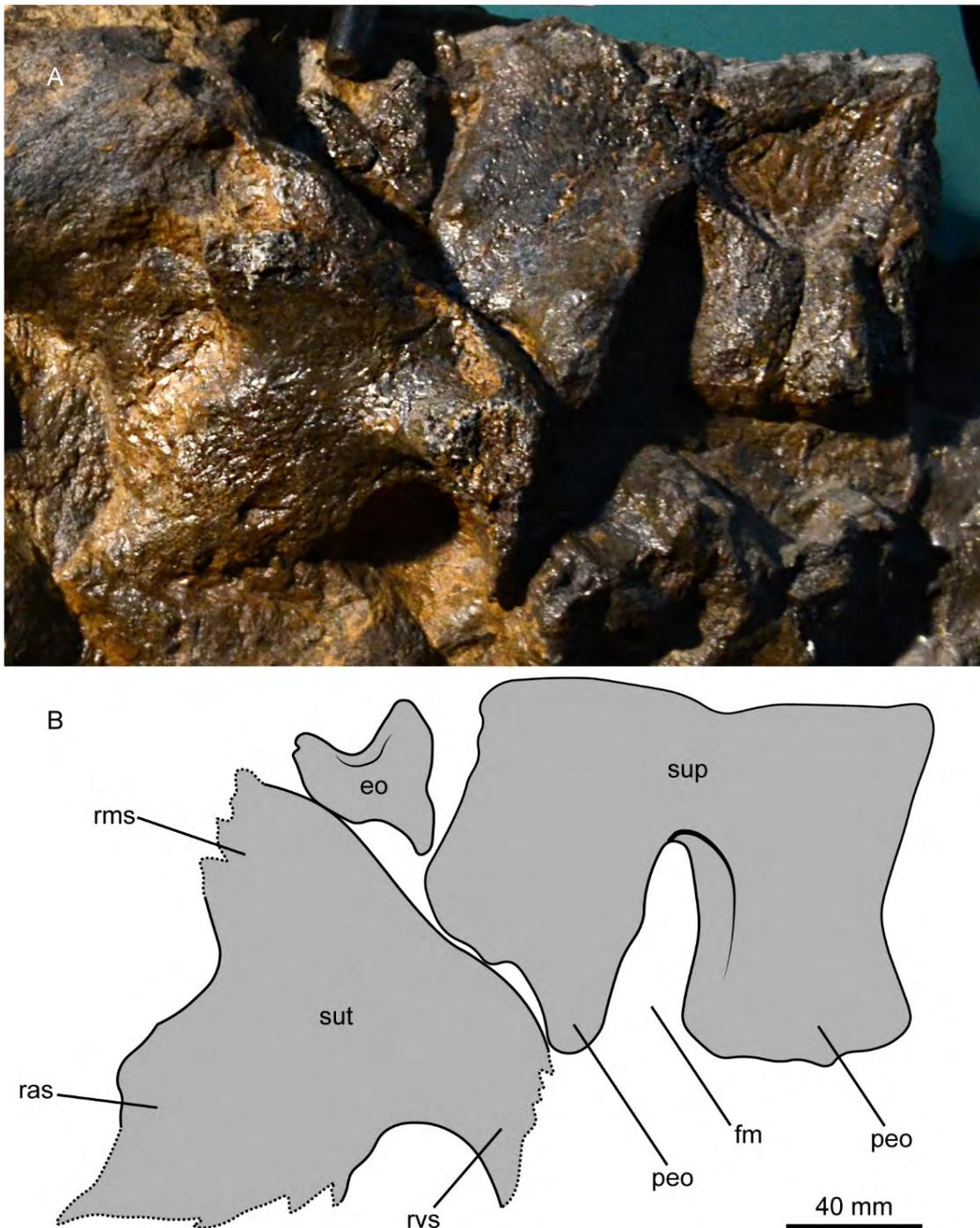




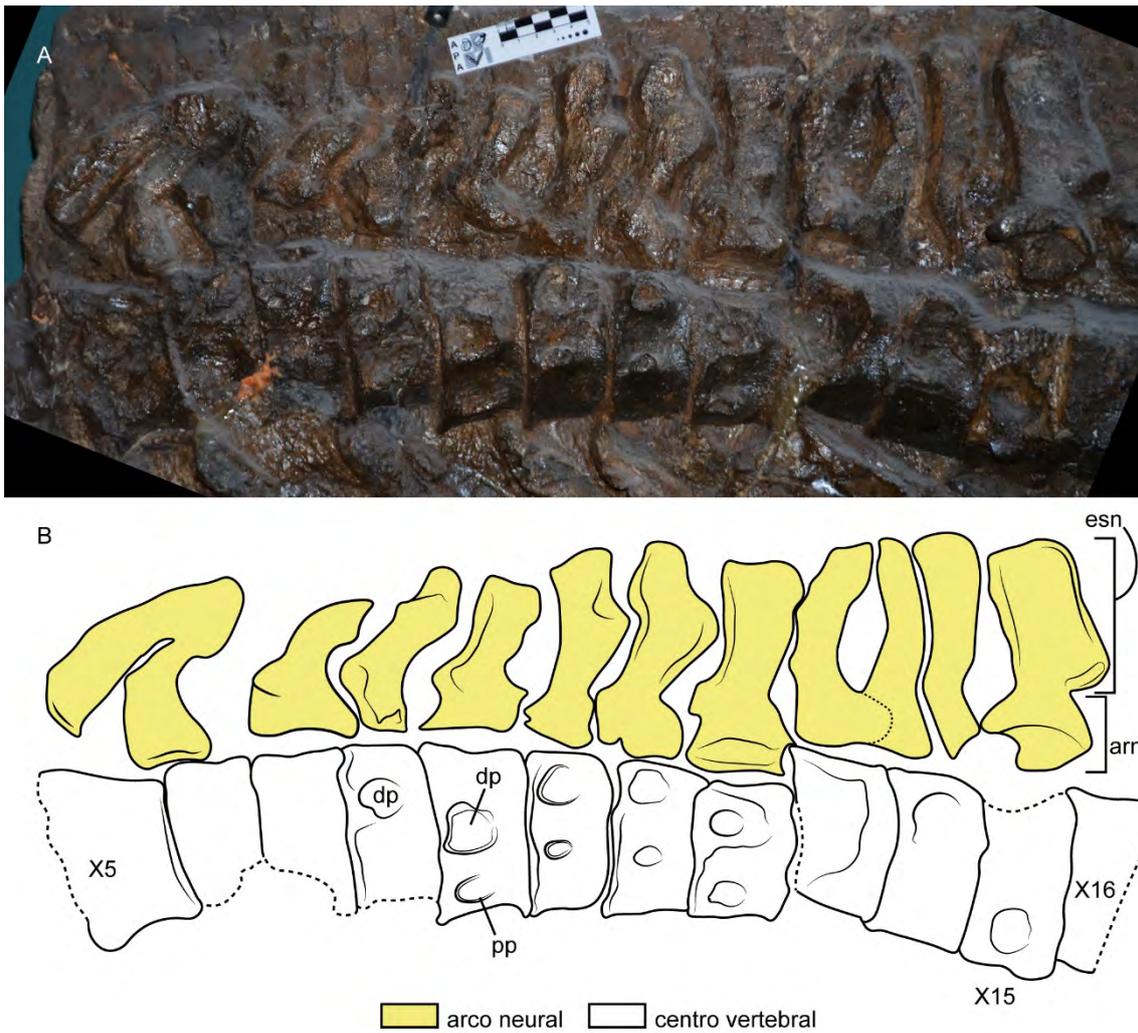
**Figura 4.1.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32) en vista lateral izquierda. La línea punteada indica regiones incompletas del esqueleto.



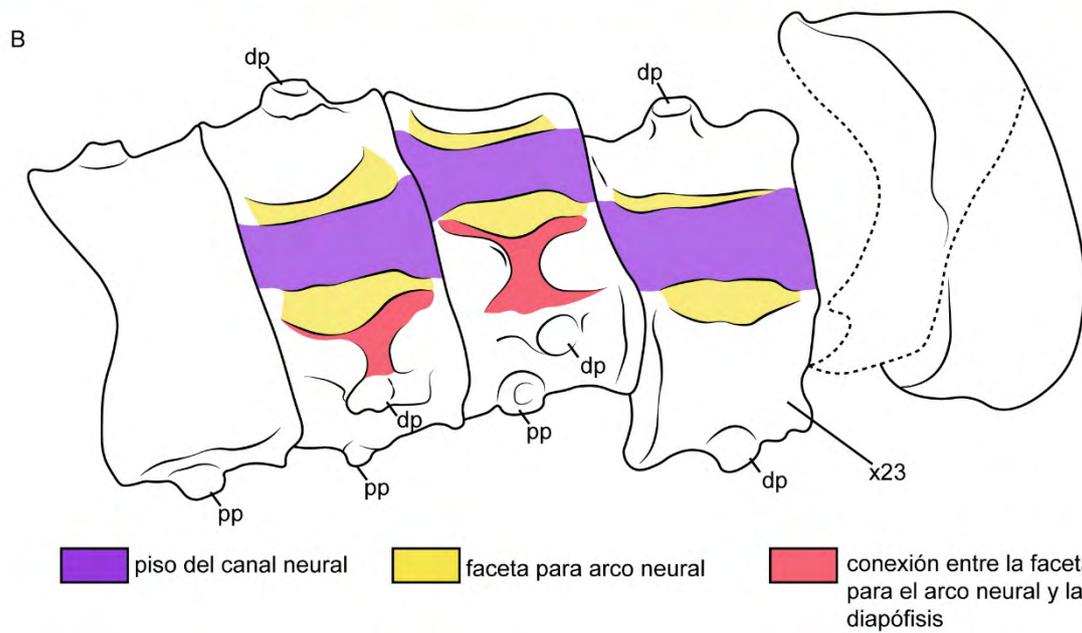
**Figura 4.2.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32). **A-B**, cráneo en vista lateral izquierda. Abreviaturas: **aa**, complejo atlas-axis; **an**, angular; **dn**, dentario; **eo**, exoccipital; **fd**, *fossa dentalis*; **fp**, *fossa praemaxillaris*; **fr**, frontal; **ju**, yugal; **lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **pa**, parietal; **paf**, foramen parietal; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **pof**, postfrontal; **pre**, prefrontal; **q**, cuadrado; **qj**, cuadrado-yugal; **san**, surangular; **sq**, escamoso; **sup**: supraoccipital; **sut**, supratemporal.



**Figura 4.3.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32). Elementos de la región occipital. **A-B**, supratemporal fragmentario izquierdo, supraoccipital en vista posterior y exoccipital izquierdo en vista medial. Abreviaturas: **eo**, exoccipital; **fm**, *foramen magnum*; **peo**, proceso exoccipital del supraoccipital; **ras**, rama anterior del supratemporal; **rms**, rama medial del supratemporal; **rvs**, rama ventral del supratemporal; **sup**: supraoccipital; **sut**, supratemporal.



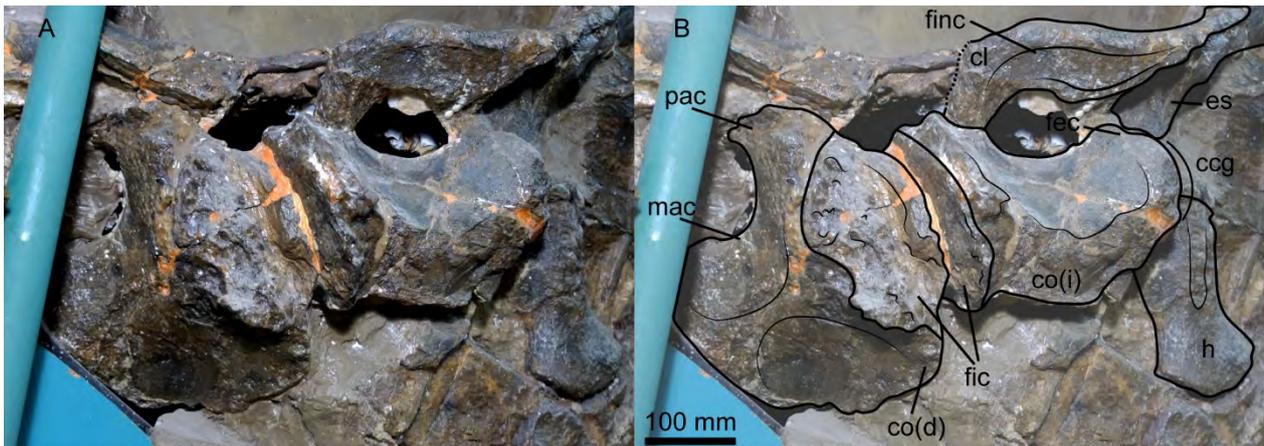
**Figura 4.4.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32). **A-B**, centros vertebrales cervicales, arcos y espinas neurales en vista lateral izquierda. Abreviaturas: **arn**, arco neural; **dp**, diapófisis; **esn**, espina neural; **pp**, parapófisis.



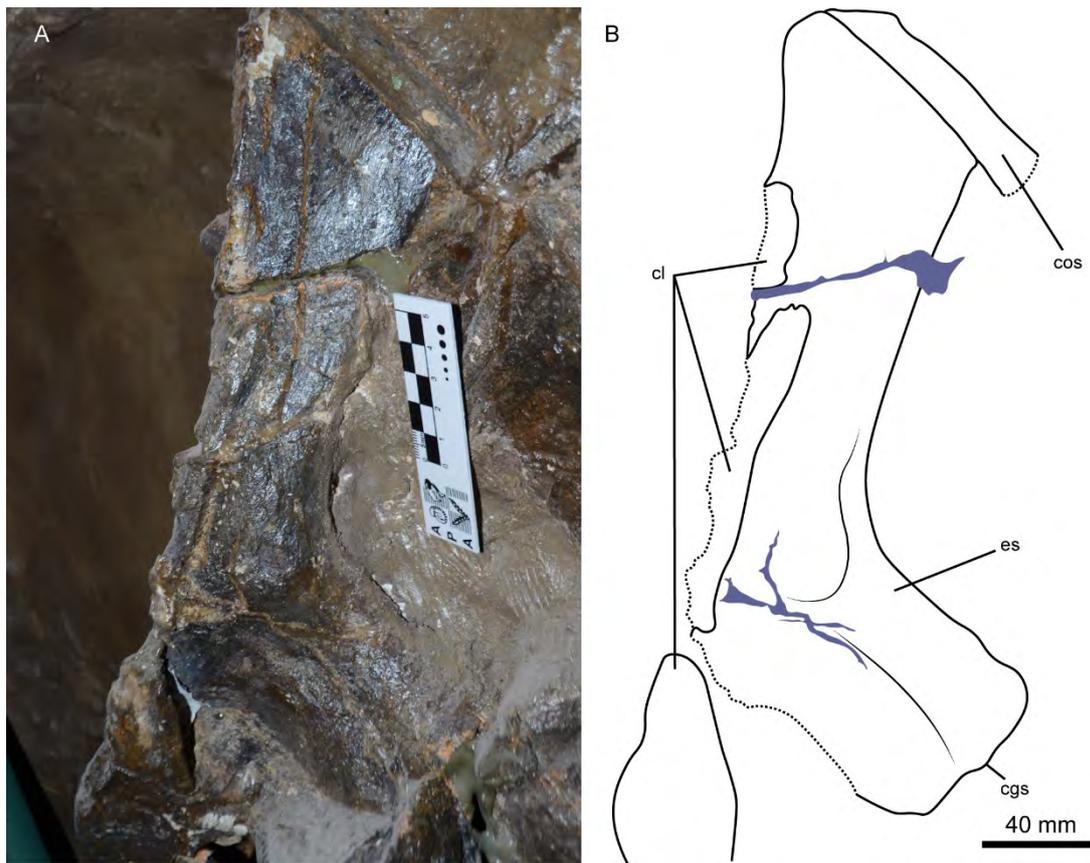
**Figura 4.5.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32). **A-B**, centros vertebrales cervicales y dorsales anteriores. Abreviaturas: **dp**, diapófisis; **pp**, parapófisis.



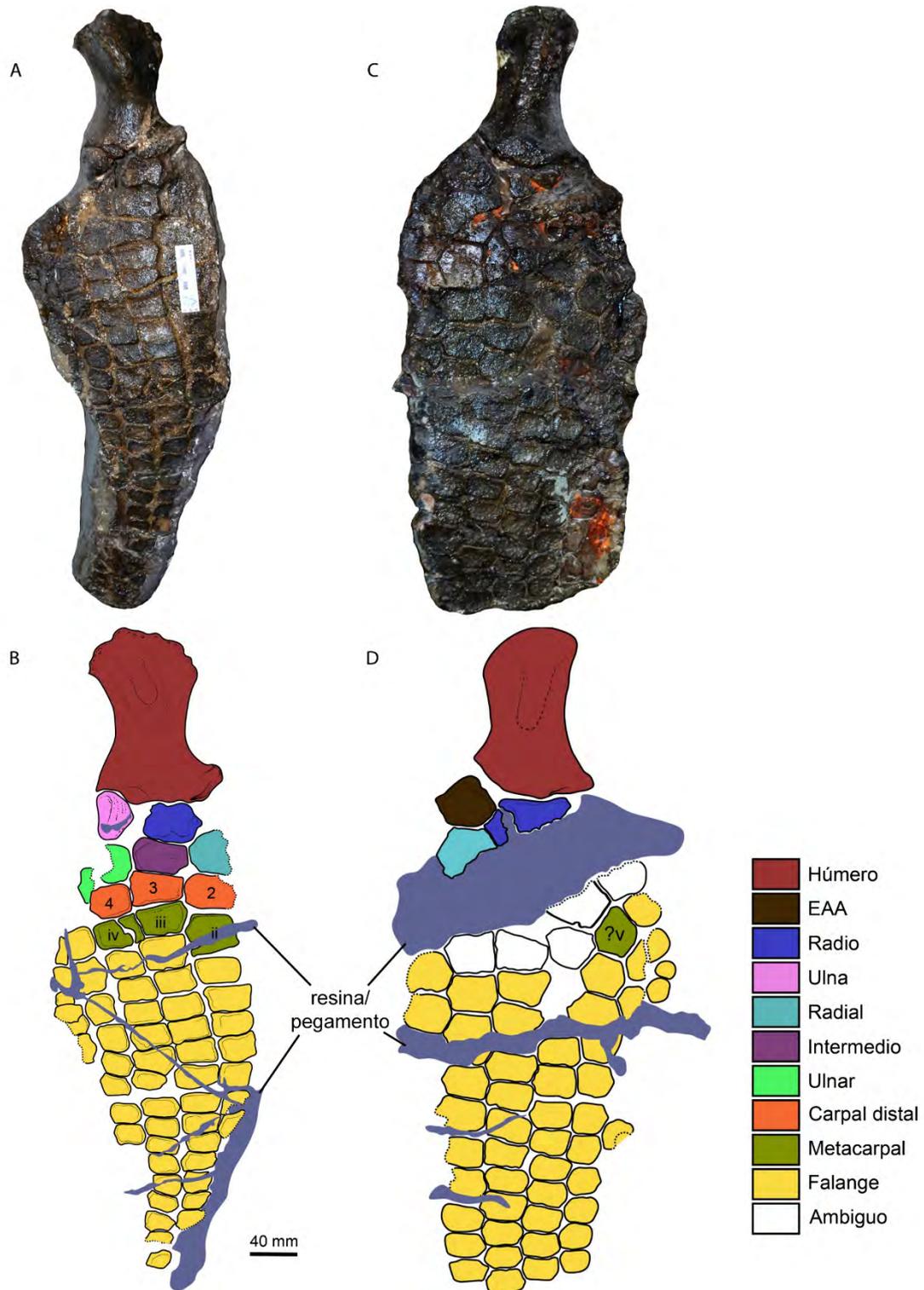
**Figura 4.6.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32). Centros vertebrales caudales y parte de la cintura pélvica. Abreviaturas: **il**, ilion; **is**, barra isquiopúbica.



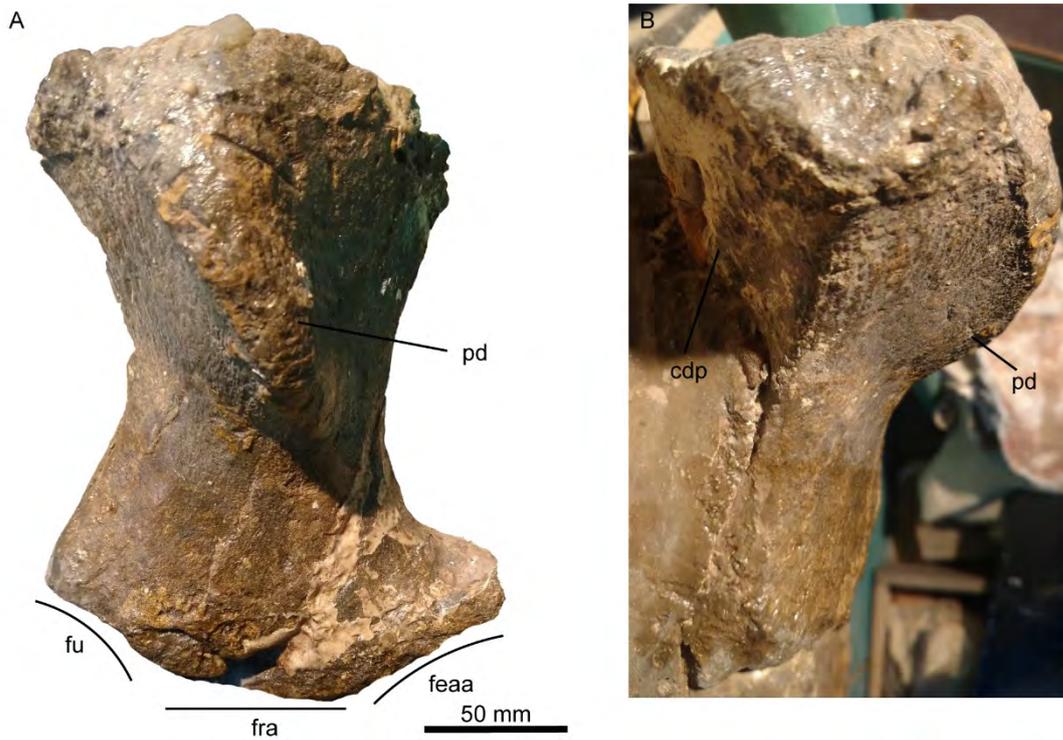
**Figura 4.7.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32). **A-B**, cintura escapular. Abreviaturas: **ccg**, contribución del coracoides a la fosa glenoidea; **cl**, clavícula; **co**, coracoides; **es**, escápula; **fec**, faceta escapular del coracoides; **fic**, faceta intercoracoidea; **finc**, faceta para interclavícula; **h**, húmero; **mac**, muesca anterior del coracoides; **pac**, proceso anterior del coracoides.



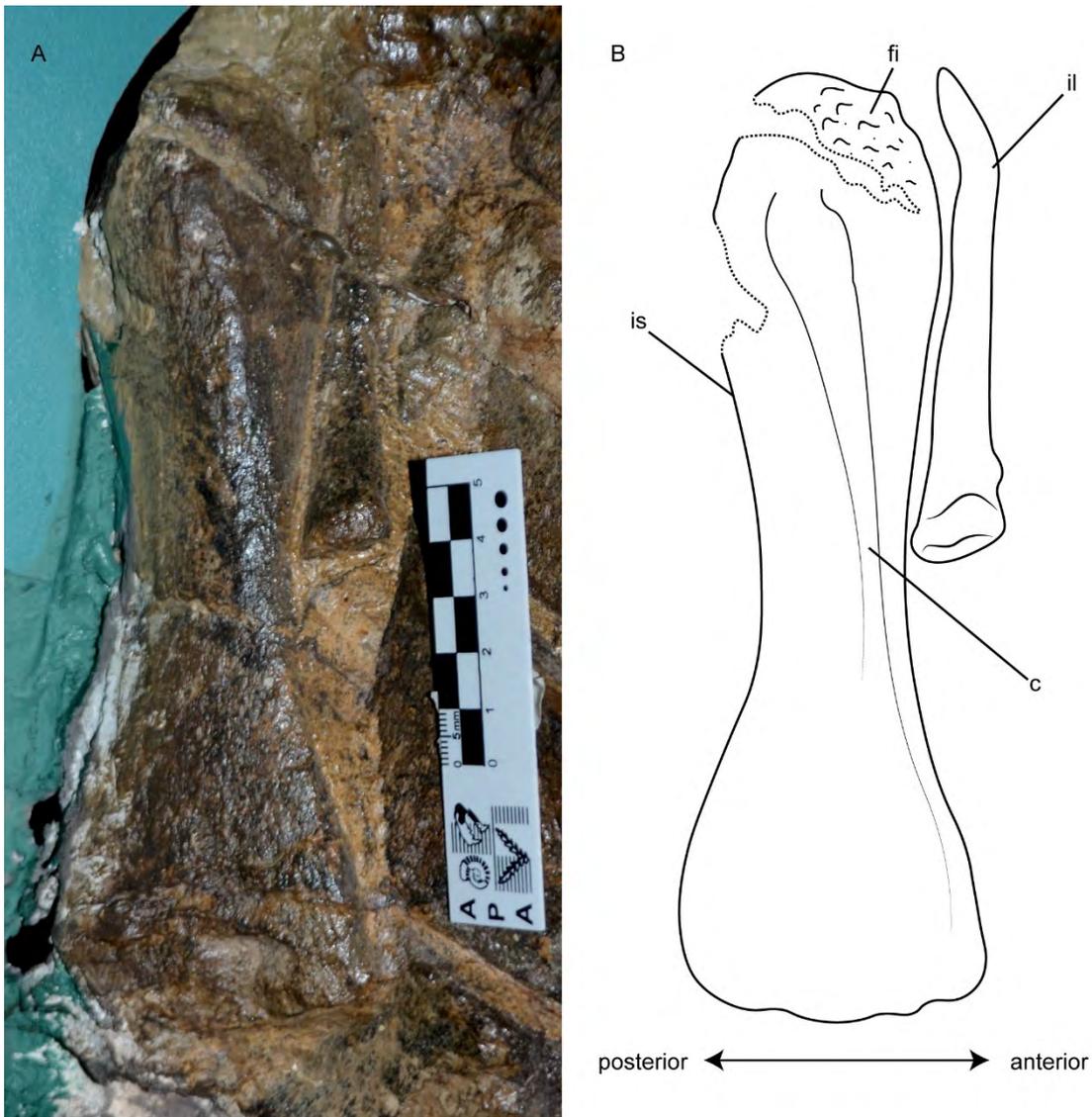
**Figura 4.8.** *Caypullisaurus bonapartei* (holotipo, MACN-N-32). Elementos de la cintura escapular. **A-B**, escápula y clavícula izquierdas en vista lateral. Abreviaturas: **cgs**, contribución de la escápula a la fosa glenoidea; **cl**, clavícula; **cos**, costilla; **es**, escápula. En violeta se indican las regiones que fueron rellenadas con resina/pegamento.



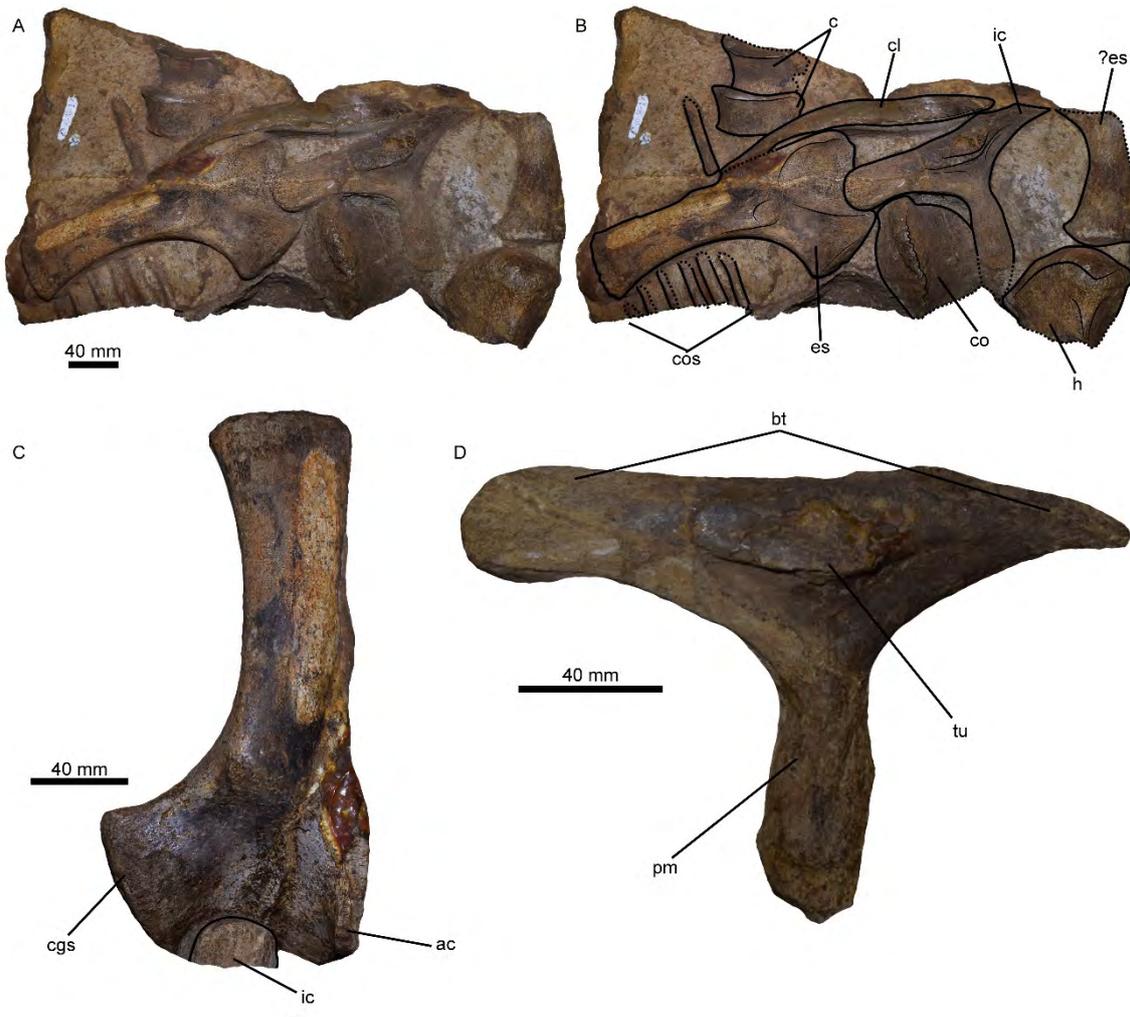
**Figura 4.9.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32). Miembros anteriores. **A-B**, miembro anterior derecho en vista dorsal. **C-D**, miembro anterior izquierdo en vista dorsal.



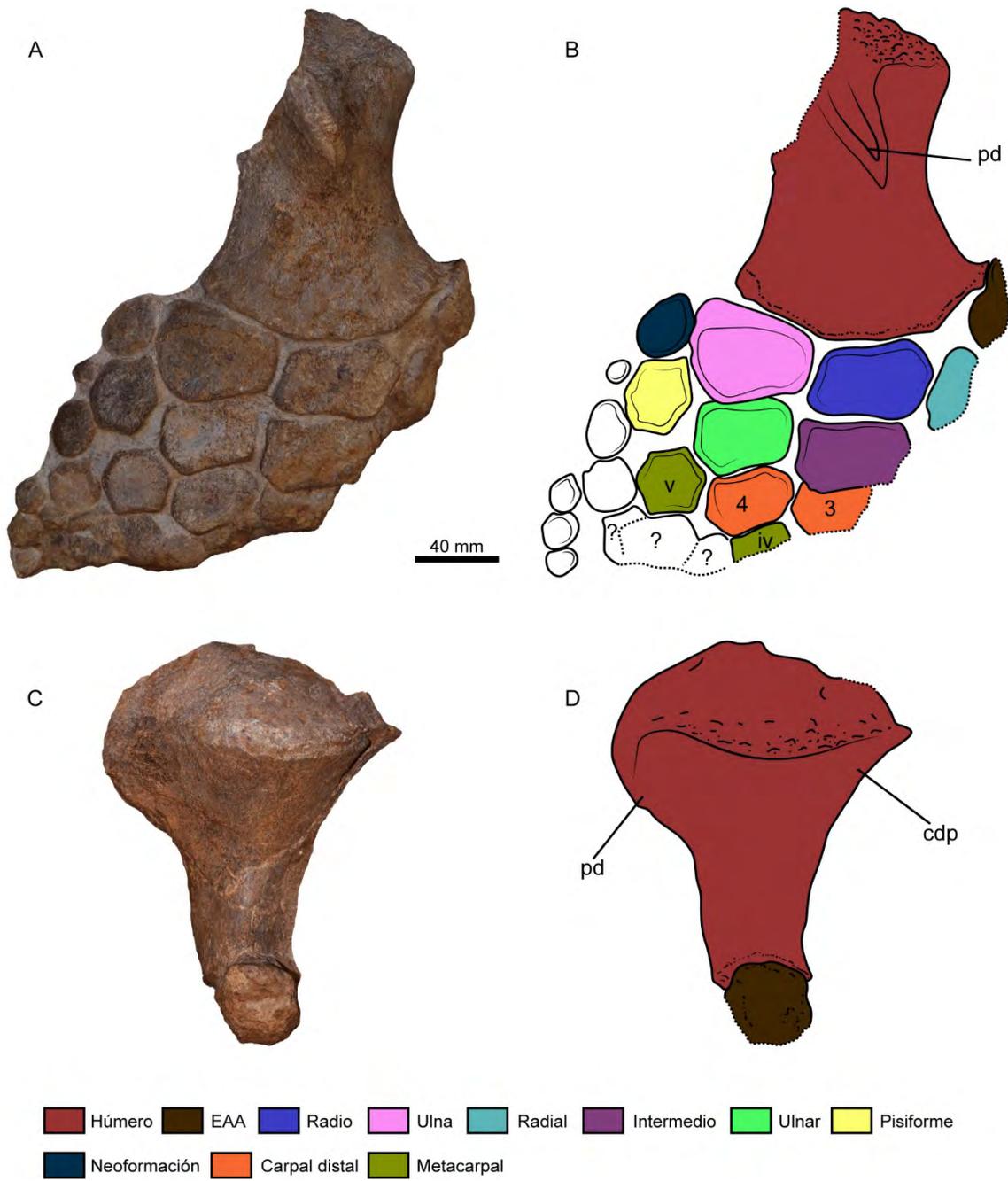
**Figura 4.10.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32). **A-B**, Húmero derecho en vistas dorsal (**A**) y posterior (**B**). Abreviaturas: **cdp**, cresta deltopectoral; **feaa**, faceta para el elemento anterior accesorio; **fra**, faceta radial; **fu**, faceta ulnar; **pd**, proceso dorsal.



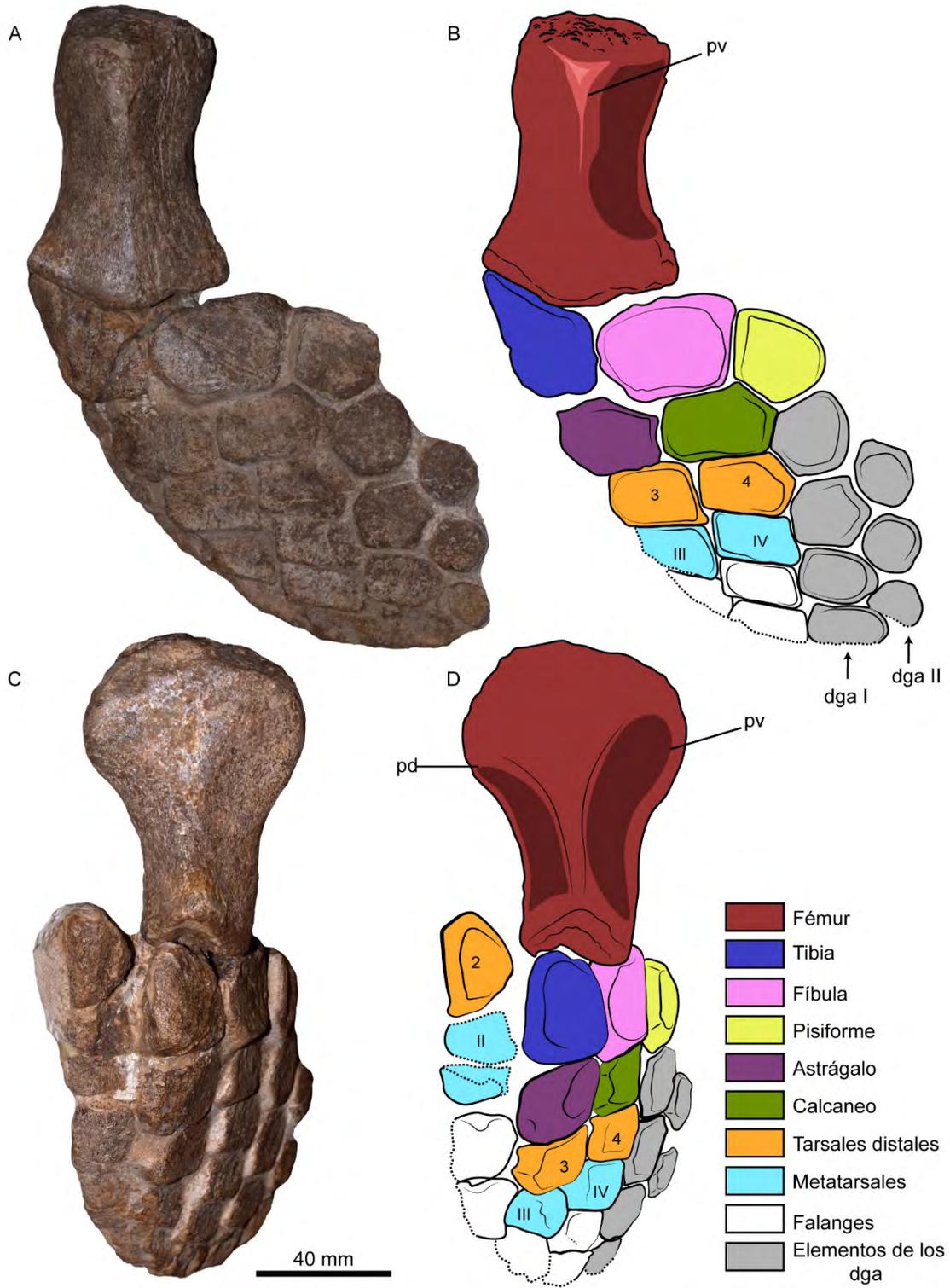
**Figura 4.11.** *Caypullisaurus bonapartei* (MACN-N-32). **A-B,** Cintura p lvica. Abreviaturas: **C,** cresta de la barra isquiop blica; **fi,** faceta il aca de la barra isquiop blica; **il,** ilion; **is,** barra isquiop blica.



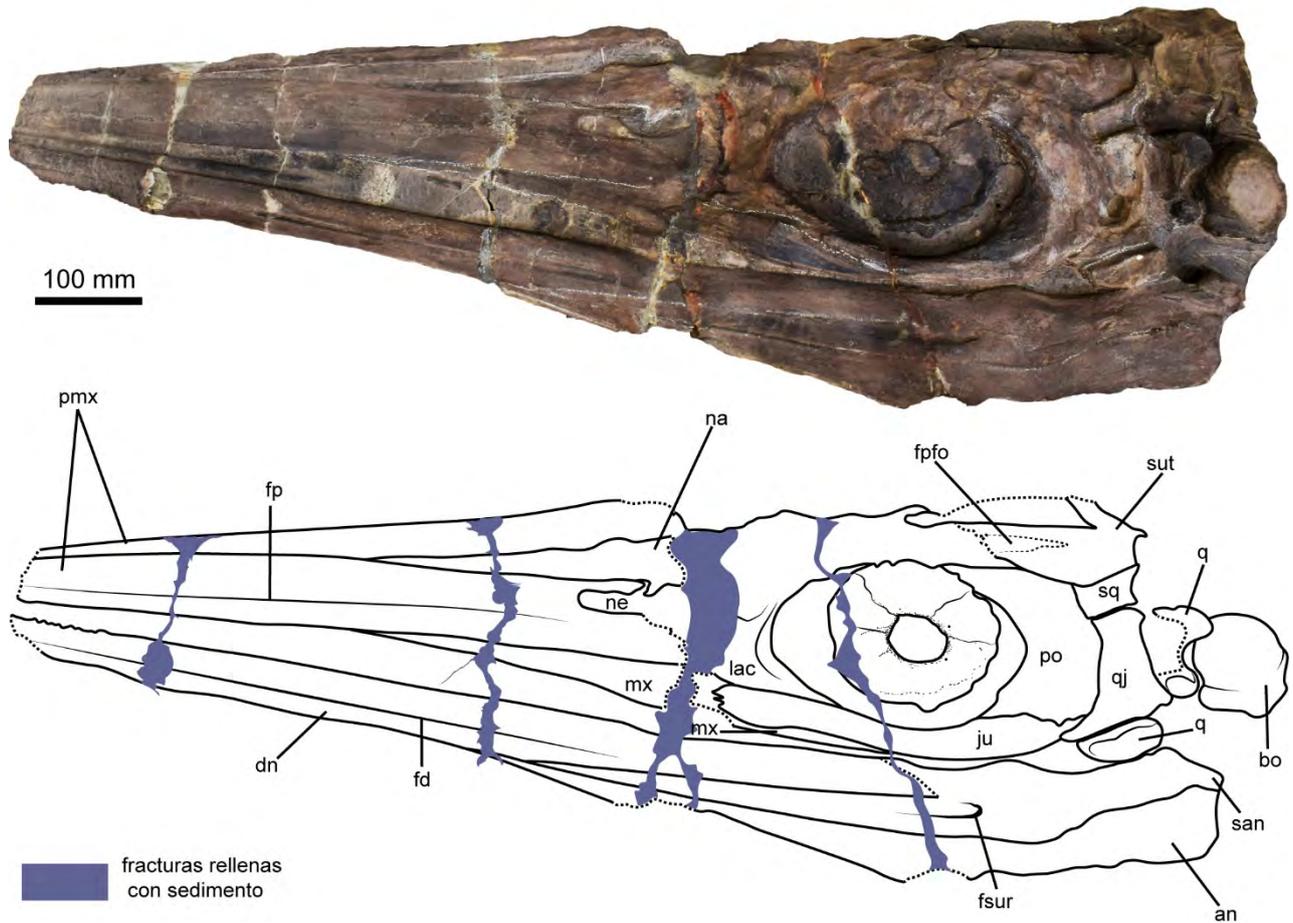
**Figura 4.12.** *Caypullisaurus bonapartei* (MLP 83-XI-16-1). **A-B**, bloque conteniendo elementos de la cintura pélvica y parte del húmero izquierdo. **C**, escápula derecha en vista lateral. **D**, interclavícula en vista ventral. Abreviaturas: **ac**, acromion; **bt**, barra transversal de la interclavícula; **c**, centro vertebral; **cgs**, contribución de la escápula a la fosa glenoidea; **cl**, clavícula; **co**, coracoides; **cos**, costilla; **es**, escápula; **h**, húmero; **ic**, interclavícula; **pm**, proceso medial de la interclavícula; **tu**, tuberosidad de la interclavícula.



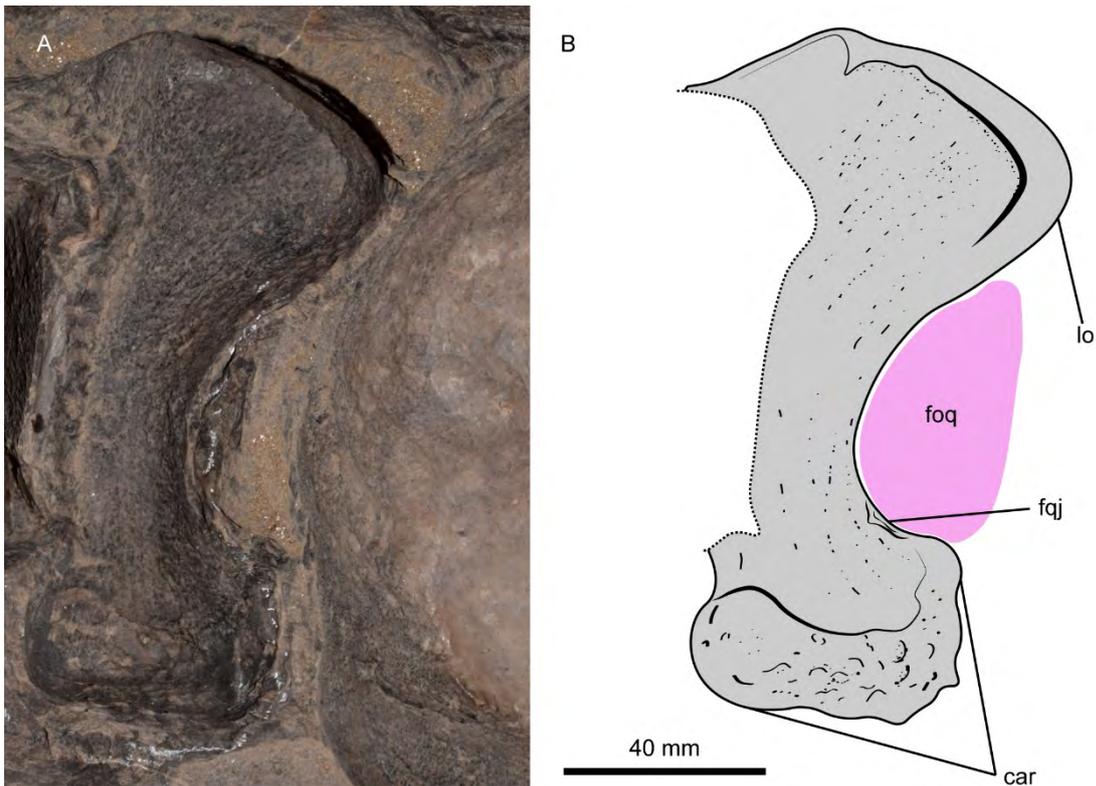
**Figura 4.13.** *Caypullisaurus bonapartei* (MLP 83-XI-16-1). **A-B**, miembro anterior derecho en vista dorsal. **C-D**, miembro anterior en vista anterior. Abreviaturas: **cdp**, cresta deltopectoral; **pd**, proceso dorsal.



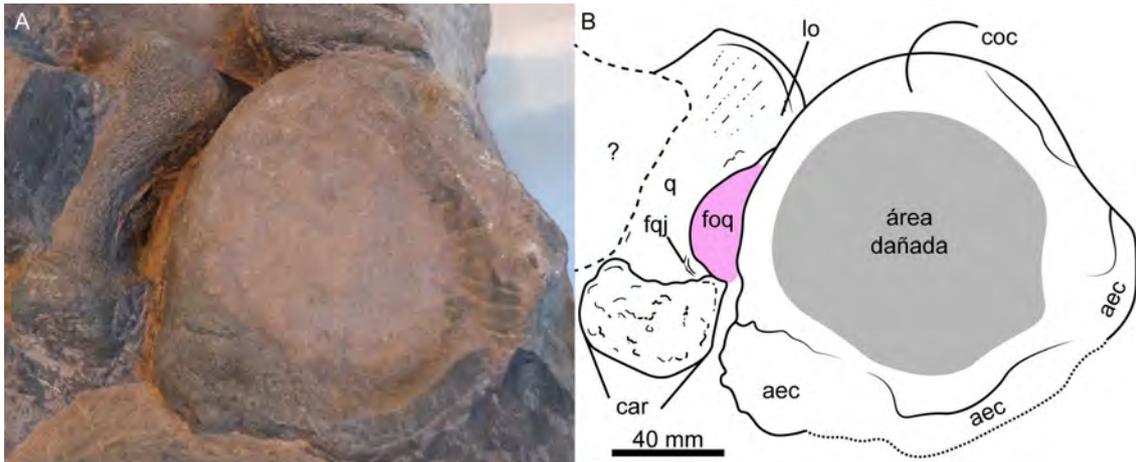
**Figura 4.14.** *Caypullisaurus bonapartei* (MLP 83-XI-16-1). **A-B**, miembro posterior derecho en vista ventral. **C-D**, miembro posterior derecho en vista anterior. Abreviaturas: **dga**, dígito accesorio; **pd**, proceso dorsal; **pv**, proceso ventral.



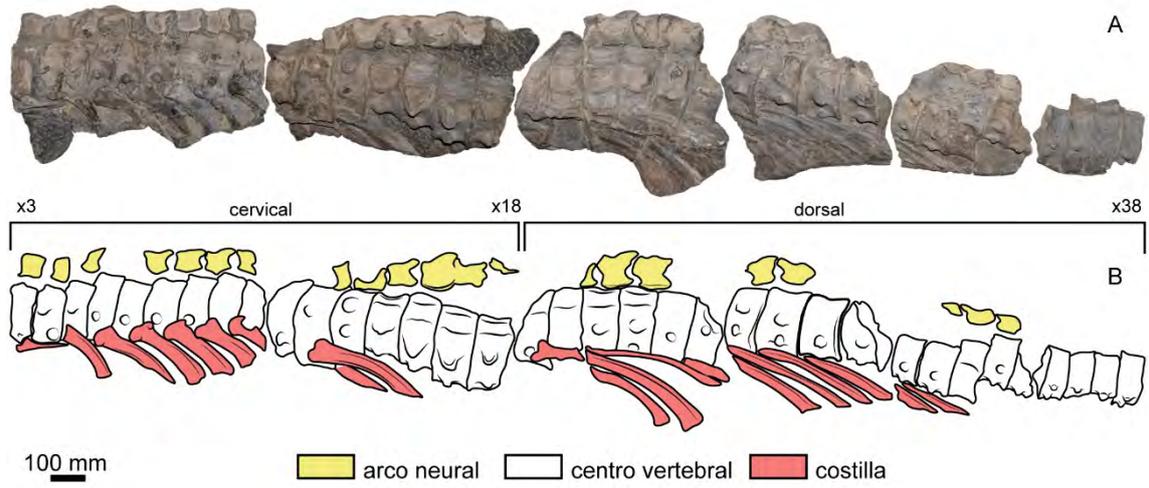
**Figura 4.15.** *Caypullisaurus bonapartei* (MOZ-PV 6139). **A-B**, cráneo en vista lateral izquierda. Abreviaturas: **an**, angular; **bo**, basioccipital; **dn**, dentario; **fd**, *fossa dentalis*; **fp**, *fossa praemaxillaris*; **fpfo**, faceta para el postfrontal del supratemporal; **fsur**, foramen surangular; **ju**, yugal; **lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **ne**, narina externa; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **q**, cuadrado; **qj**, cuadrado yugal; **san**, surangular; **sq**, escamoso; **sut**, supratemporal.



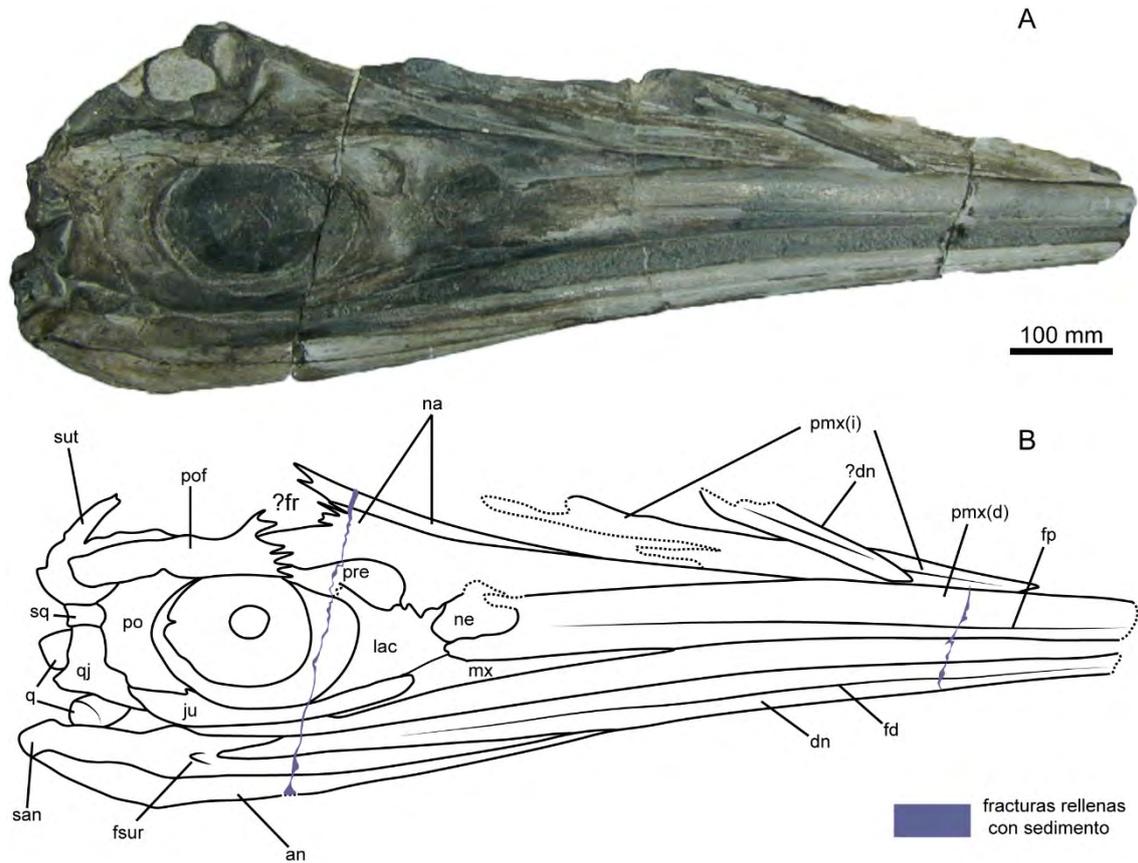
**Figura 4.16.** *Caypullisaurus bonapartei* (MOZ-PV 6139). Cuadrado derecho. **A-B**, Cuadrado derecho en vista posteromedial. Abreviaturas: **car**, cóndilo articular del cuadrado; **foq**, foramen cuadrado; **fqj**, faceta para el cuadrado yugal; **lo**, lamella occipital del cuadrado. El área de color rosado delimita aproximadamente el espacio del foramen cuadrado.



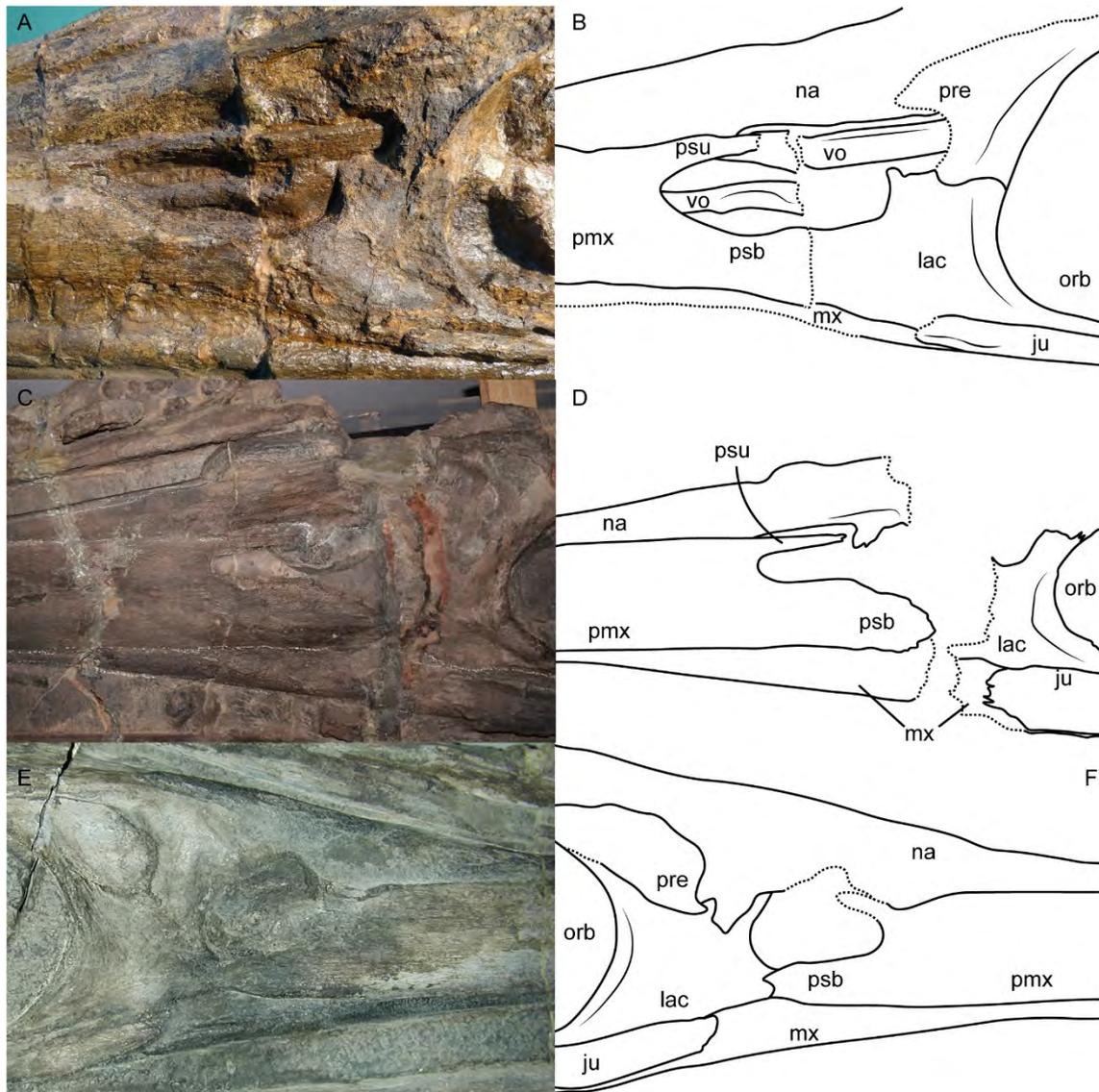
**Figura 4.17.** *Caypullisaurus bonapartei* (MOZ-PV 6139). **A-B**, basioccipital en vista ventral y cuadrado derecho en vista posteromedial. Abreviaturas: **aec**, área extracondilar; **car**, cóndilo articular del cuadrado; **coc**, cóndilo occipital; **foq**, foramen cuadrado; **fqj**, faceta para el cuadrado yugal; **lo**, lamella occipital del cuadrado; **q**, cuadrado. El área de color rosado delimita aproximadamente el espacio del foramen cuadrado.



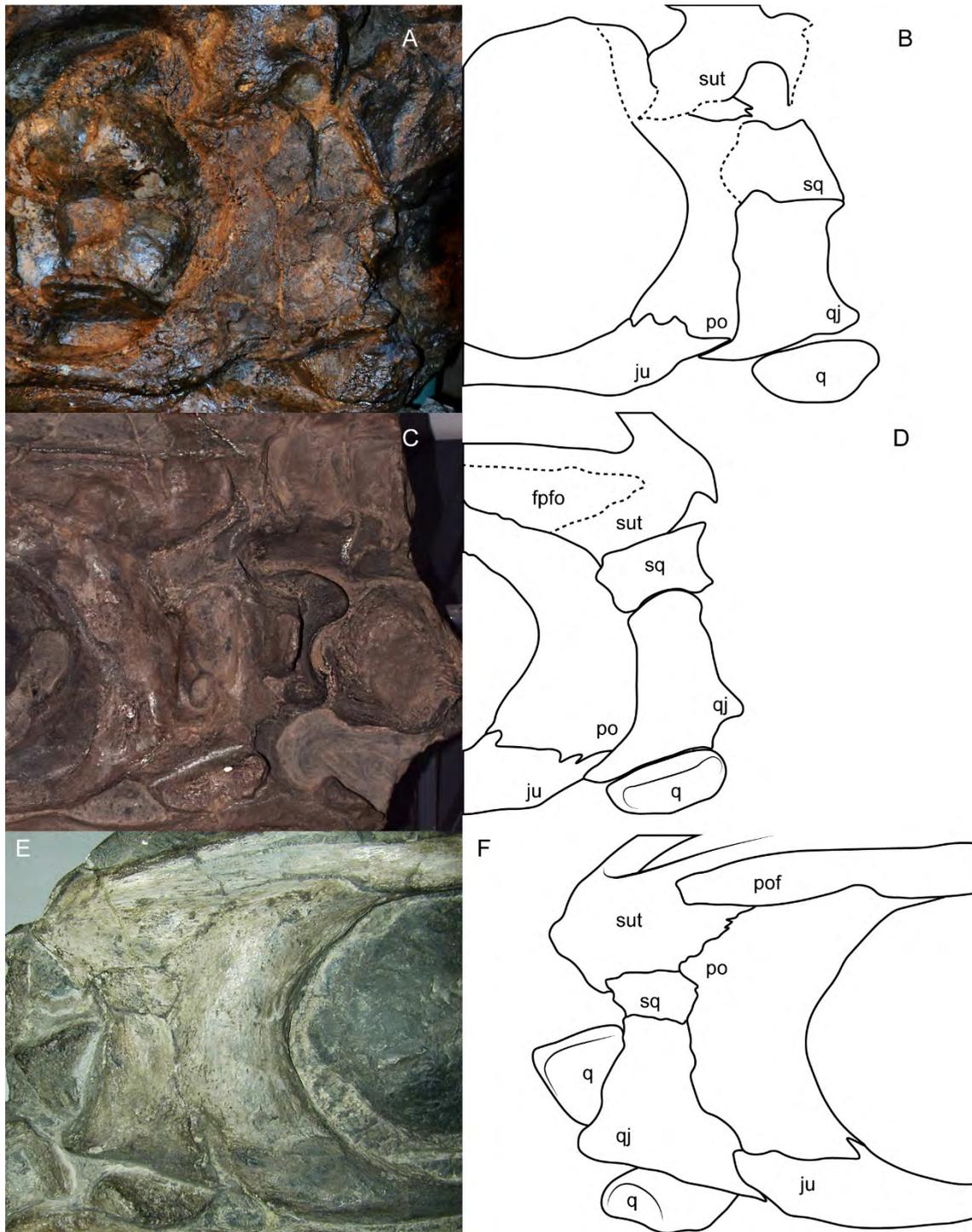
**Figura 4.18.** *Caypullisaurus bonapartei* (MOZ-PV 6139). **A-B**, regiones “cervical” y dorsal anterior de la columna vertebral y costillas.



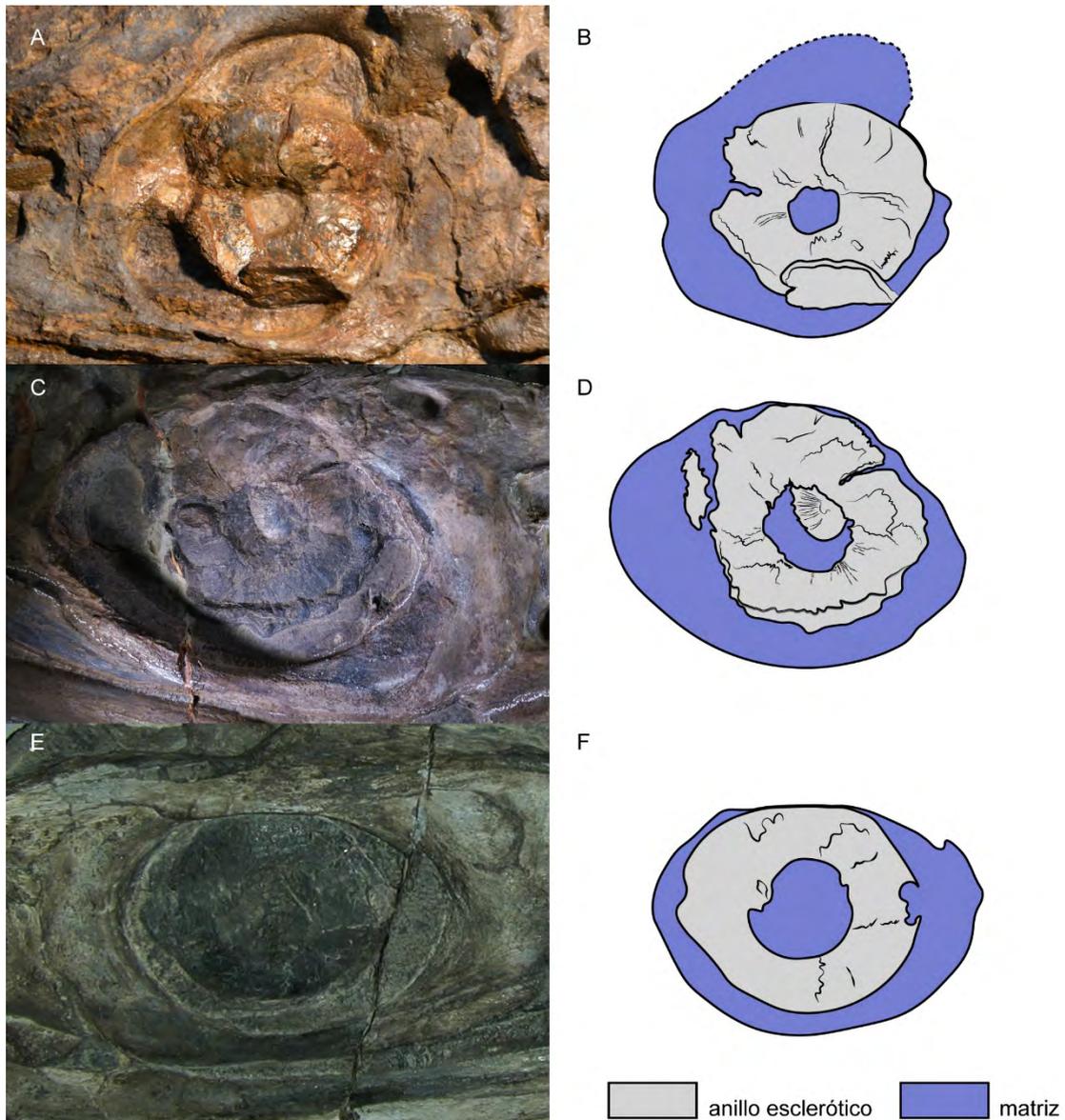
**Figura 4.19.** *Caypullisaurus bonapartei* (MOZ-PV 6097). **A-B**, cráneo en vista lateral derecha. Abreviaturas: **an**, angular; **dn**, dentario; **fd**, *fossa dentalis*; **fp**, *fossa praemaxillaris*; **?fr**, frontal; **fsur**, foramen surangular; **ju**, yugal; **lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **ne**, narina externa; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **pof**, postfrontal; **pre**, prefrontal; **q**, cuadrado; **qj**, cuadrado yugal; **san**, surangular; **sq**, escamoso; **sut**, supratemporal.



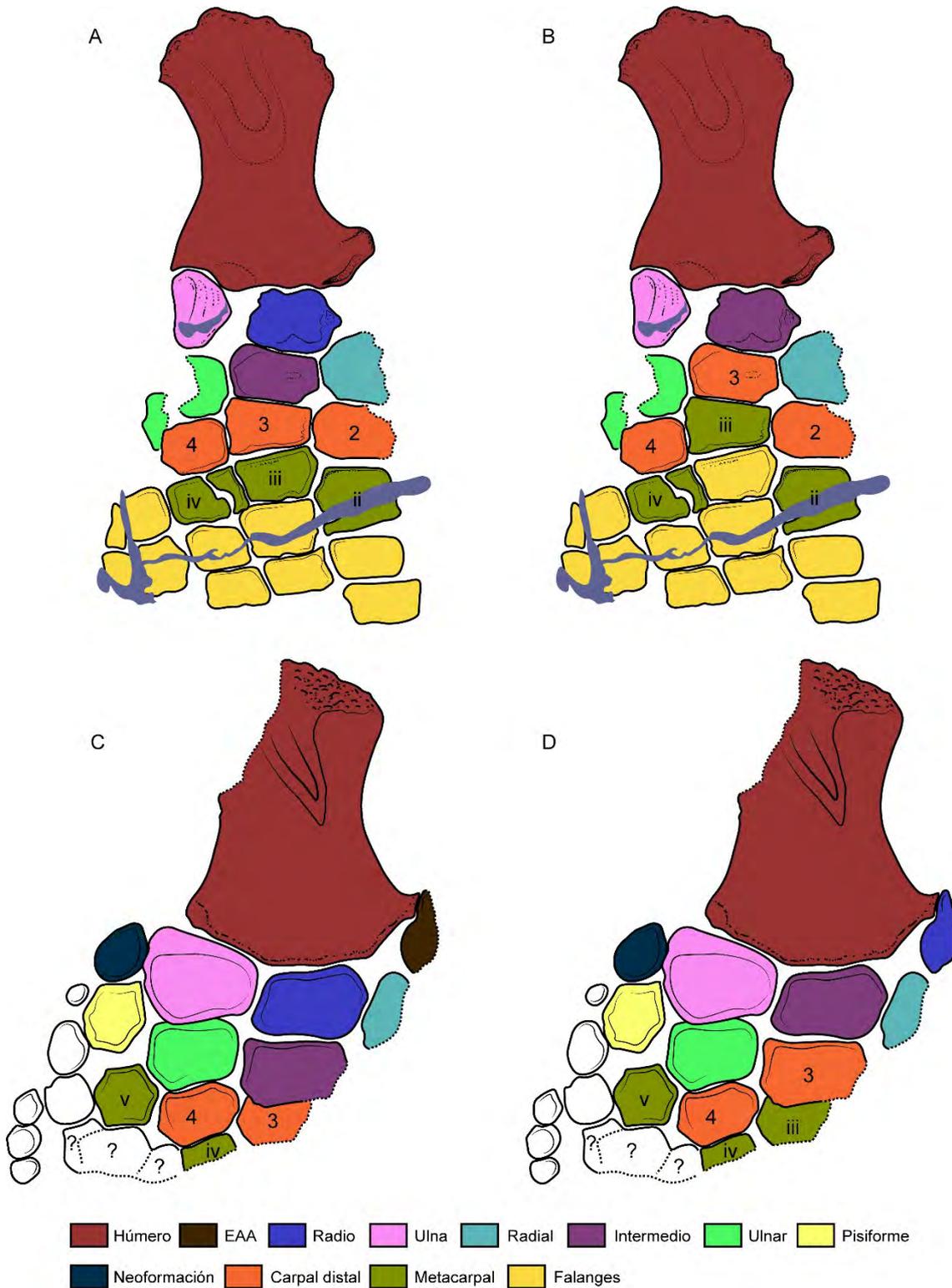
**Figura 4.20.** Comparación de las narinas externas de los ejemplares de *Caypullisaurus bonapartei*. **A-B**, MACN-N-32 en vista lateral izquierda. **C-D**, MOZ-PV 6139 en vista lateral izquierda. **E-F**, MOZ-PV 6097 en vista lateral derecha. Abreviaturas: **ju**, yugal; **lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **orb**, órbita; **pmx**, premaxilar; **pre**, prefrontal; **psb**, *processus subnarialis* del premaxilar; **psu**, *processus supranarialis* del premaxilar; **vo**, vómer. Sin escala.



**Figura 4.21.** Comparación de la región postorbital de los ejemplares de *Caypullisaurus bonapartei*. **A-B**, MACN-N-32 en vista lateral izquierda. **C-D**, MOZ-PV 6139 en vista lateral izquierda. **E-F**, MOZ-PV 6097 en vista lateral derecha. Abreviaturas: **fpfo**, faceta para el postfrontal del supratemporal; **ju**, yugal; **po**, postorbital; **pof**, postfrontal; **q**, cuadrado; **qj**, cuadrado yugal; **sq**, escamoso; **sut**, supratemporal. Sin escala.

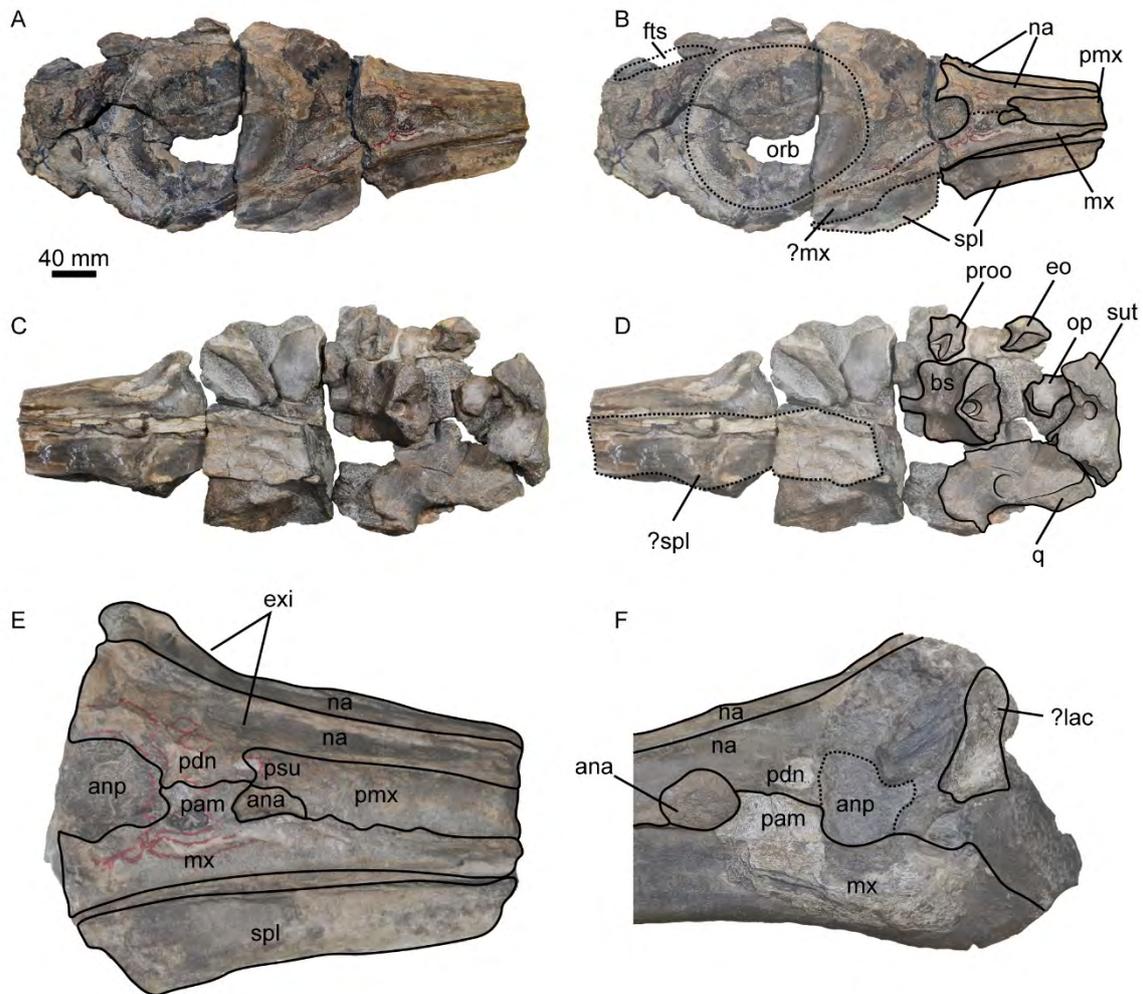


**Figura 4.22.** Comparación del anillo esclerótico de los ejemplares de *Caypullisaurus bonapartei*. **A-B**, MACN-N-32 en vista lateral izquierda. **C-D**, MOZ-PV 6139 en vista lateral izquierda. **E-F**, MOZ-PV 6097 en vista lateral derecha. Sin escala.

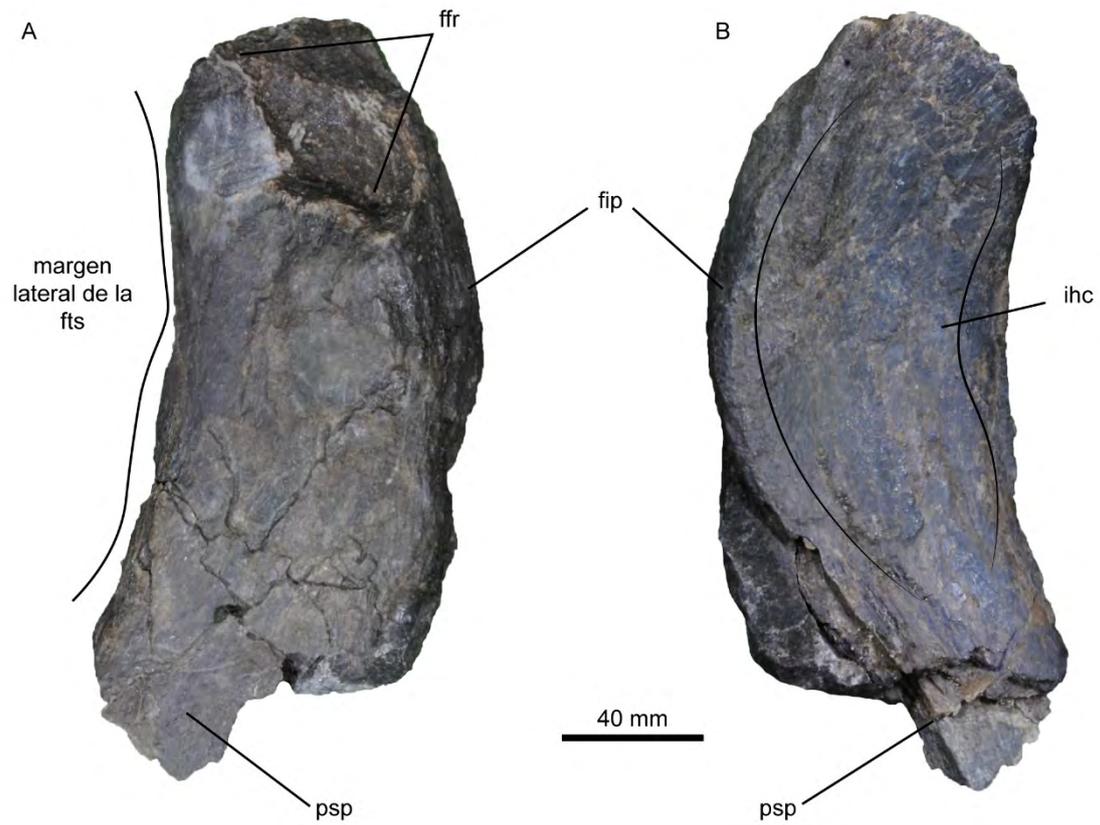


**Figura 4.23.** Interpretaciones del patrón morfológico del miembro anterior de *Caypullisaurus bonapartei*. **A**, interpretación del autor de esta tesis sobre el miembro anterior del ejemplar MACN-N-32. **B**, interpretación de Arkhangelsky (2001) y Zverkov y Efimov (2019) sobre el miembro anterior del ejemplar MACN-N-32. **C**, interpretación del autor de esta tesis sobre el miembro anterior del ejemplar MLP 83-XI-16-1. **D**,

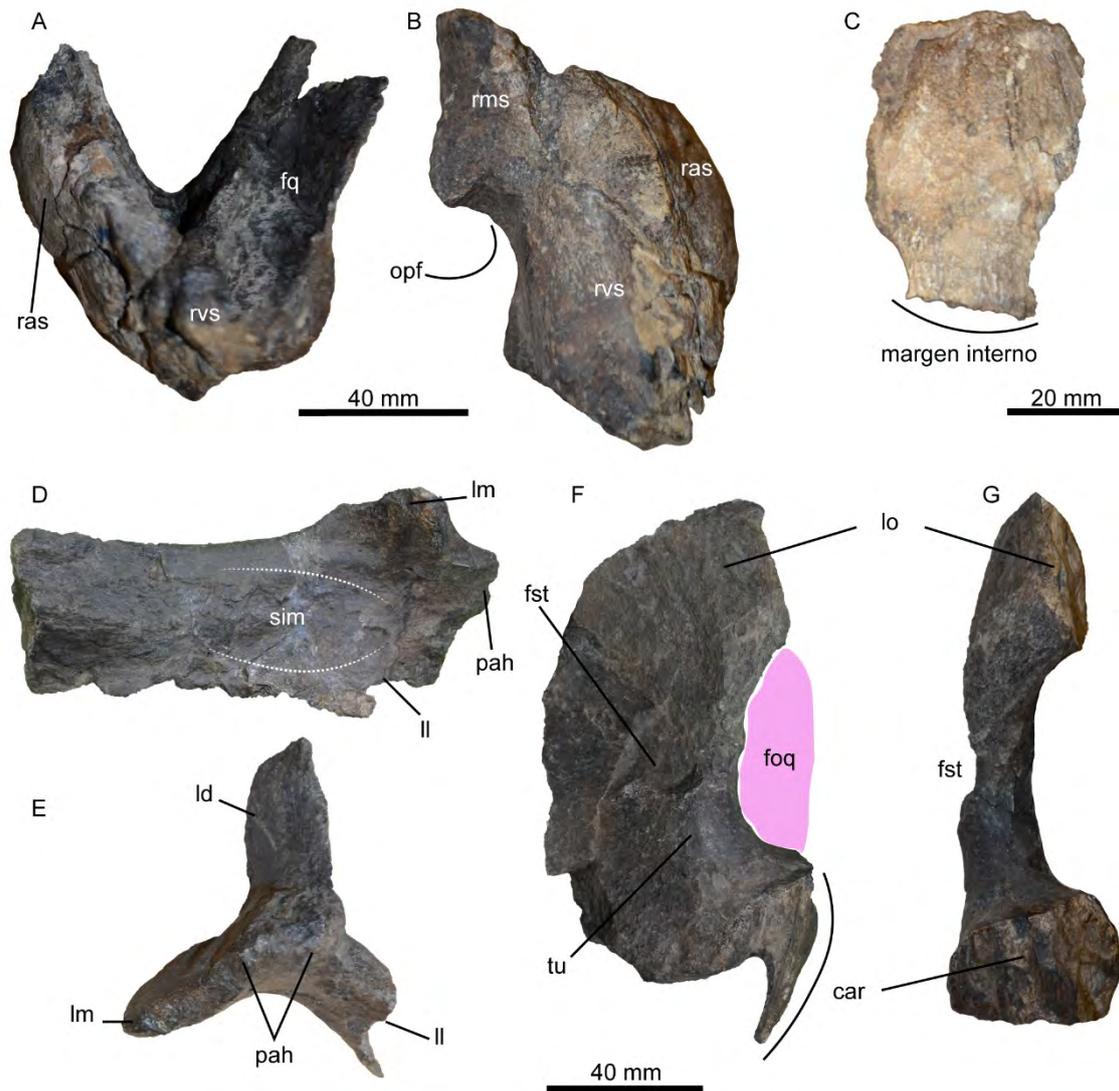
interpretación de Arkhangelsky (2001) y Zverkov y Grigoriev (2021) sobre el miembro anterior del ejemplar MLP 83-XI-16-1. Sin escala.



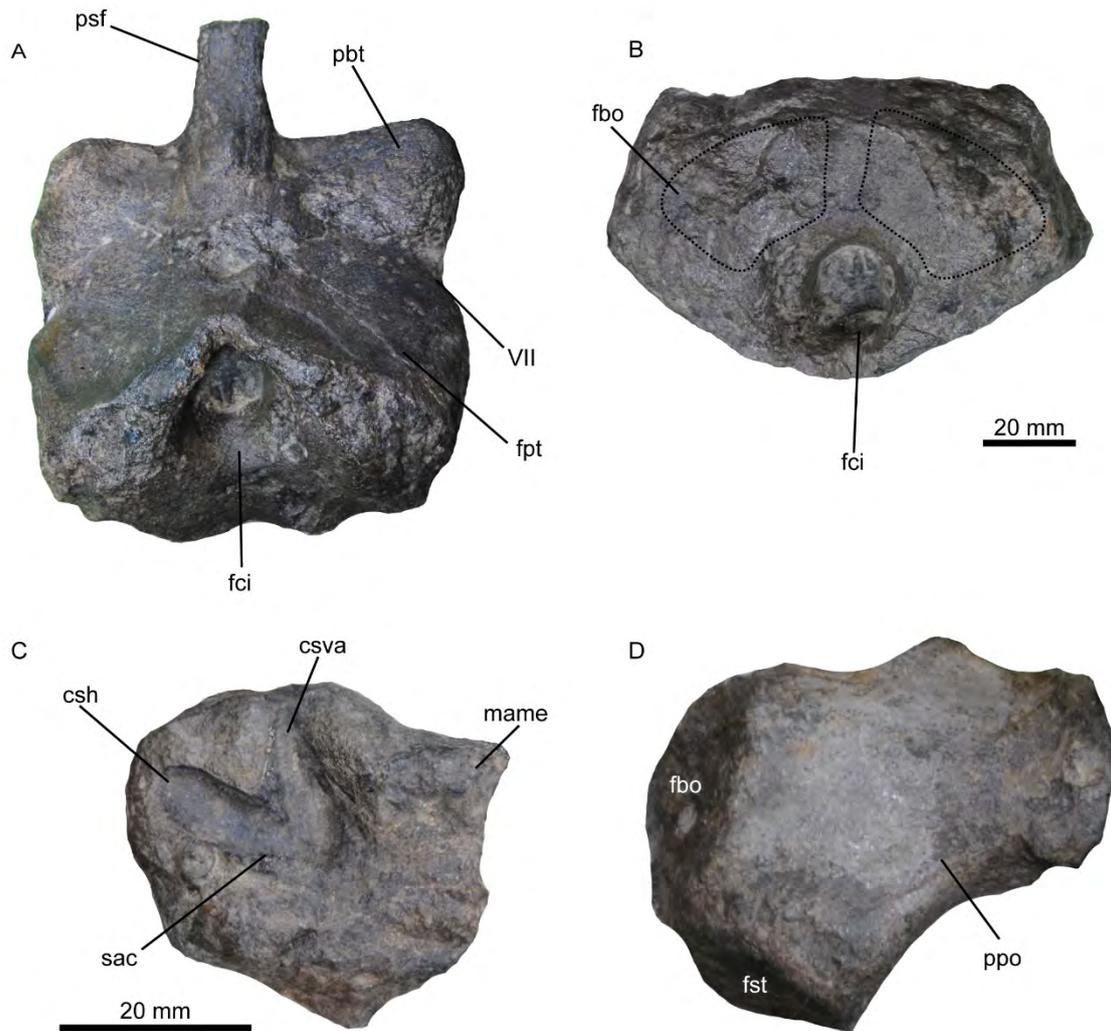
**Figura 4.24.** *Arthropterygius thalassonotus* (MOZ-PV 6145). **A-B**, cráneo y mandíbula en vista lateral derecha. **C-D**, cráneo y mandíbula en vista lateral izquierda. **E**, región narial en vista lateral derecha. **F**, región narial en vista lateral izquierda. Abreviaturas: **ana**, abertura nasal anterior; **anp**, abertura nasal posterior; **bs**, basiesfenoides; **eo**, exoccipital; **exi**, *excavatio internasalis*; **fts**, fenestra temporal superior; **?lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **op**, opistótico; **pam**, proceso ascendente del maxilar; **pdn**, proceso descendente del nasal; **pmx**, premaxilar; **proo**, proótico; **psu**, *processus supranarialis* del premaxilar; **q**, cuadrado; **spl**, esplenial; **sut**, supratemporal.



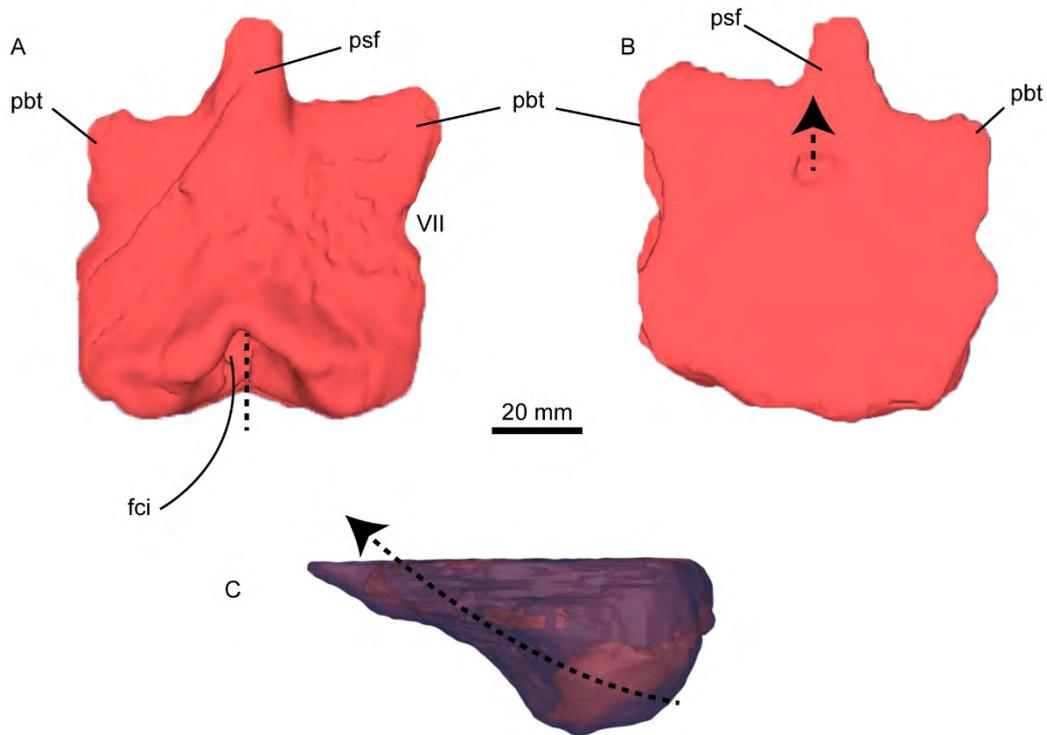
**Figura 4.25.** *Arthropterygius thalassonotus* (MOZ-PV 6145). **A-B**, Parietal izquierdo en vistas dorsal (**A**) y ventral (**B**). Abreviaturas: **fip**, faceta interparietal; **ffr**, faceta para el frontal; **ihc**, impresión del hemisferio cerebral; **psp**, proceso supratemporal del parietal.



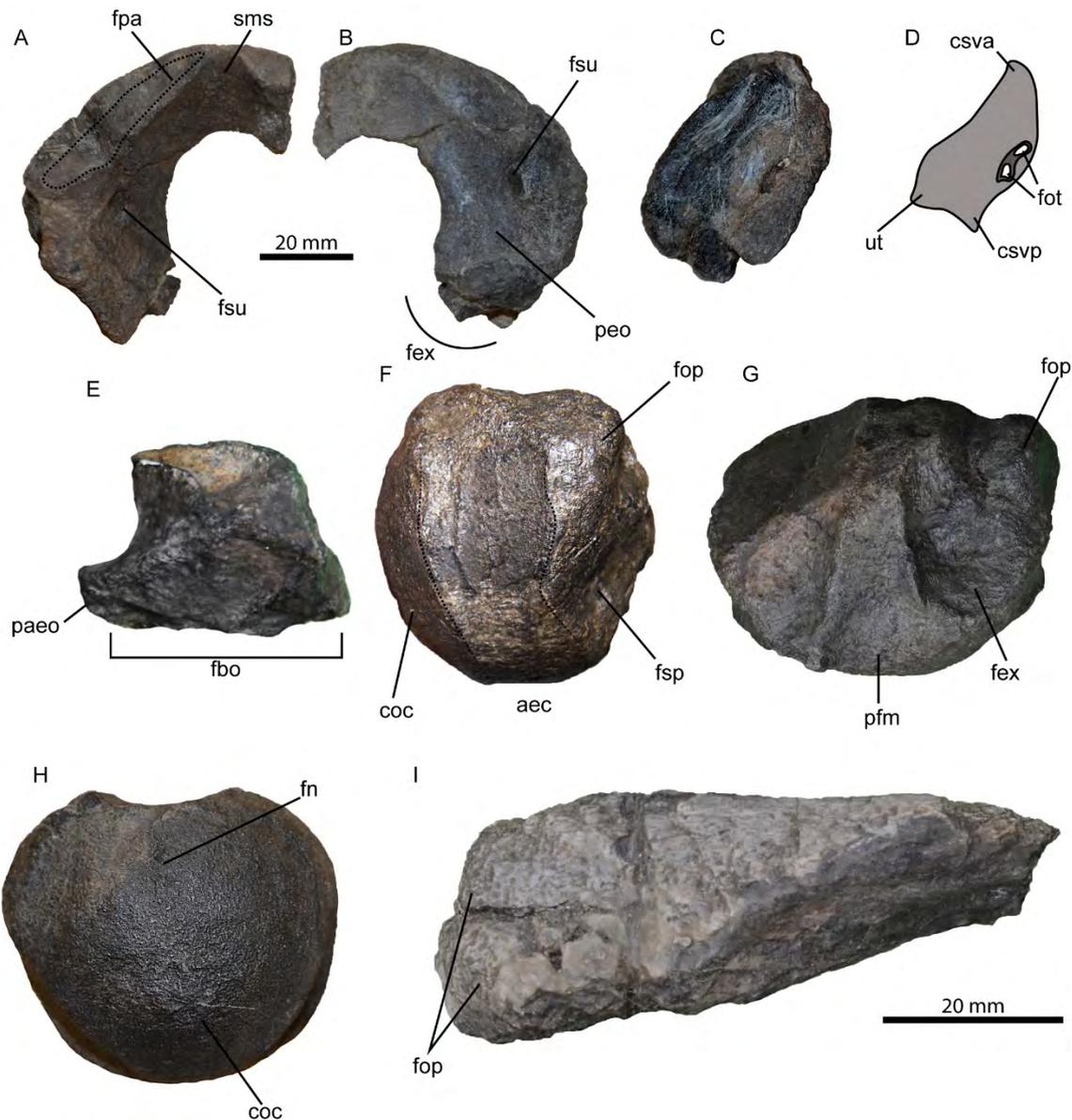
**Figura 4.26.** *Arthropterygius thalassonotus* (MOZ-PV 6145). **A-B**, supratemporal derecho en vistas ventral (**A**) y posterior (**B**). **C**, placa esclerótica en vista lateral (externa). **D-E**, pterigoides derecho en vistas ventral (**D**) y posterior (**E**). **F-G**, cuadrado derecho en vistas posteromedial (**F**) y lateral (**G**). Abreviaturas: **car**, cóndilo articular del cuadrado; **foq**, foramen cuadrado; **fq**, faceta para el cuadrado; **fst**, faceta estapedial; **ld**, lamella dorsal del pterigoides; **ll**, lamella lateral del pterigoides; **lm**, lamella medial del pterigoides; **lo**, lamella occipital del cuadrado; **opf**, faceta para el opistótico; **pah**, proceso ahorquillado del pterigoides; **ras**, rama anterior del supratemporal; **rms**, rama medial del supratemporal; **rvs**, rama ventral del supratemporal; **sim**, sitio de inserción muscular; **tu**, tuberosidad.



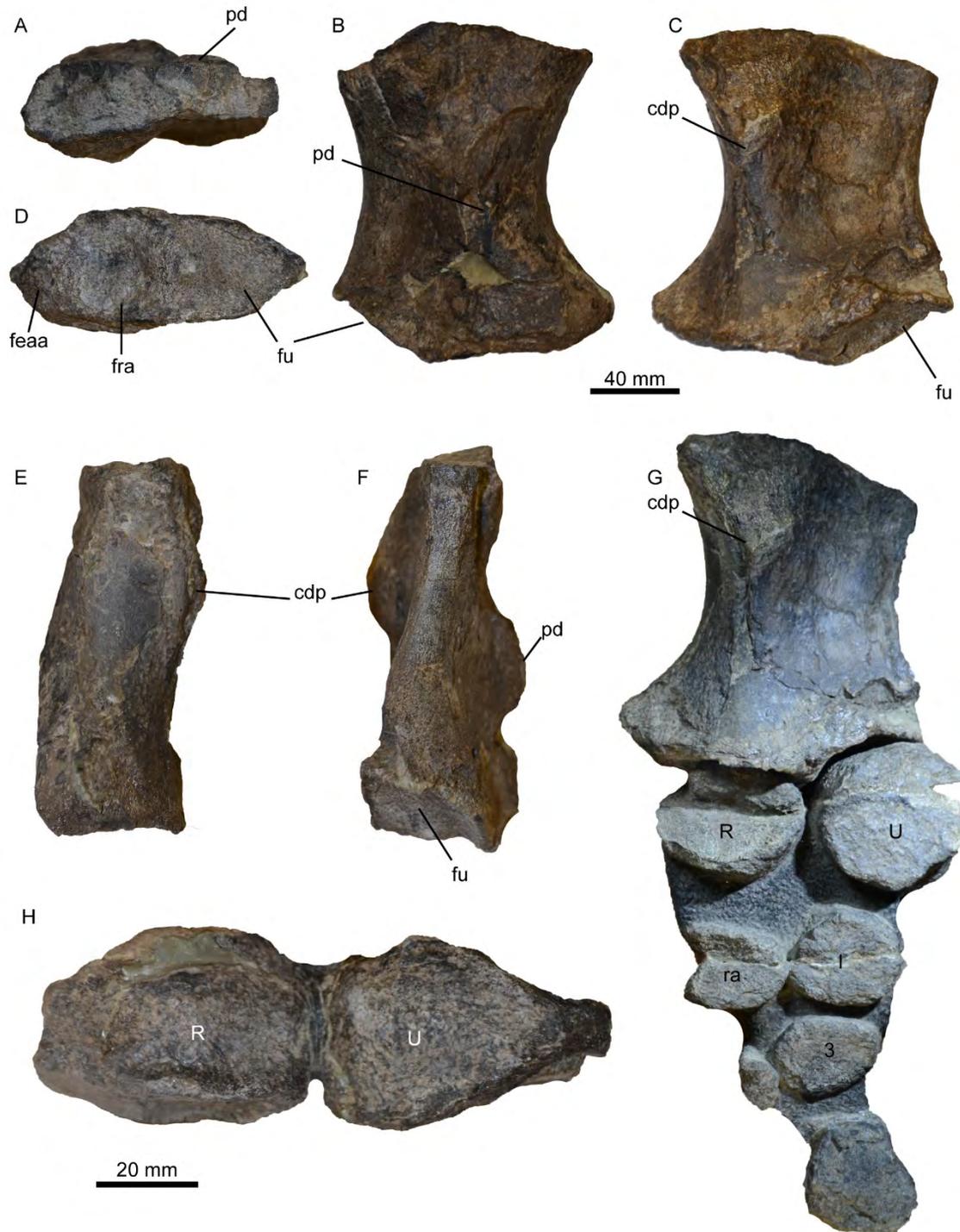
**Figura 4.27.** *Arthropterygius thalassonotus* (MOZ-PV 6145). Elementos del basicráneo y serie ótica. **A-B**, basiesfenoides en vistas ventral (**A**) y posterior (**B**). **C**, proótico izquierdo en vista posterior. **D**, opistótico derecho en vista posterior. (**C**). **D-E**, basiesfenoides en vistas ventral (**D**) y posterior (**E**). Abreviaturas: **csh**, canal semicircular horizontal; **csva**, canal semicircular vertical anterior; **fbo**, faceta para el basioccipital; **fci**, foramen para la arteria carótida interna; **fpt**, faceta para el pterigoides; **fst**, faceta estapedial; **mame**, proceso para la inserción del *Musculus adductor mandibulae externus*; **pbt**, procesos basipterigoideos; **ppo**, proceso paraoccipital; **psf**, paraesfenoides; **sac**, sáculo; **VII**, foramen para el pasaje de la rama palatina del nervio facial.



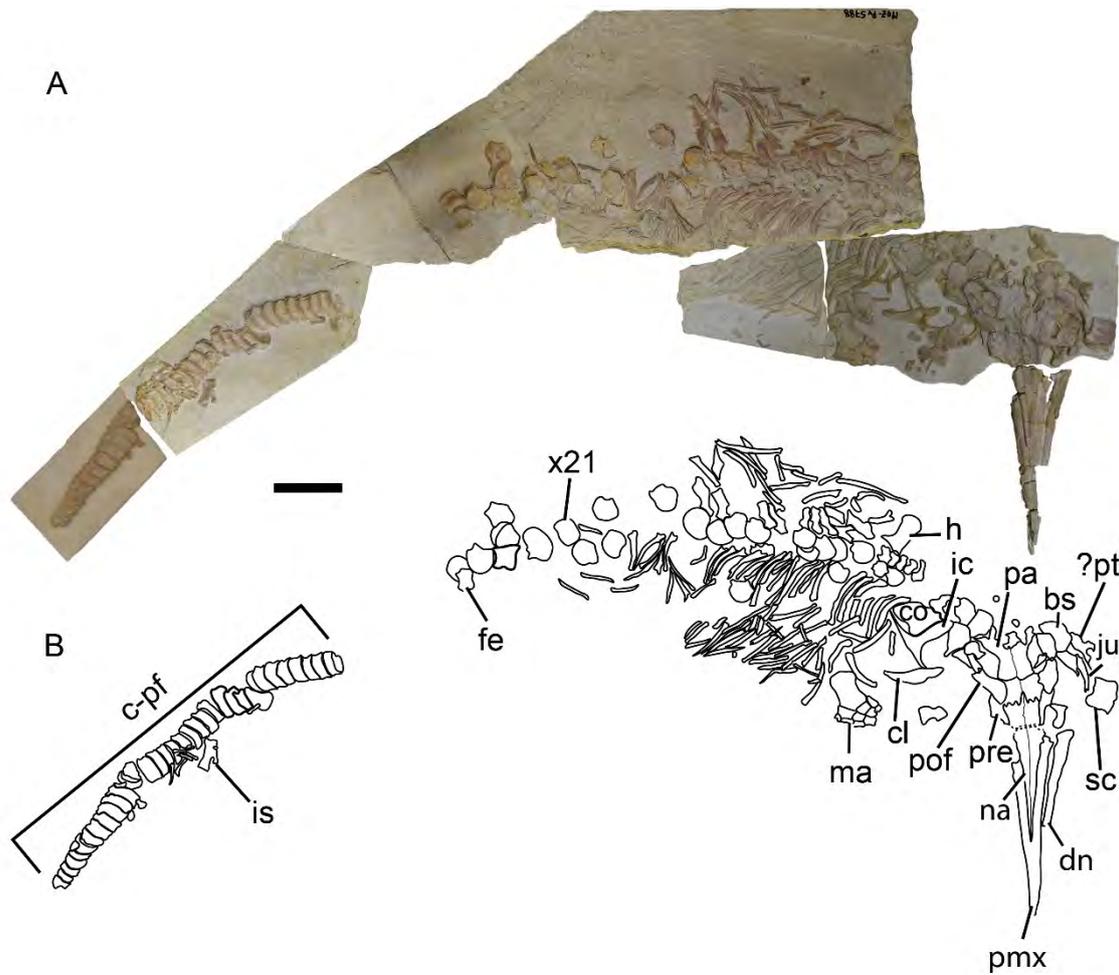
**Figura. 4.28.** *Arthropterygius thalassonotus* (MOZ-PV 6145). Modelo tridimensional del parabasiesfenoides. **A-C**, basiesfenoides en vista ventral (**A**), vista dorsal (**B**) y vista lateral izquierda (**C**). La flecha punteada indica el recorrido aproximado de la arteria carótida interna. Abreviaturas: **fci**, foramen para la arteria carótida interna; **pbt**, procesos basipterigoideos; **psf**, paraesfenoides; **VII**, foramen para el pasaje de la rama palatina del nervio facial.



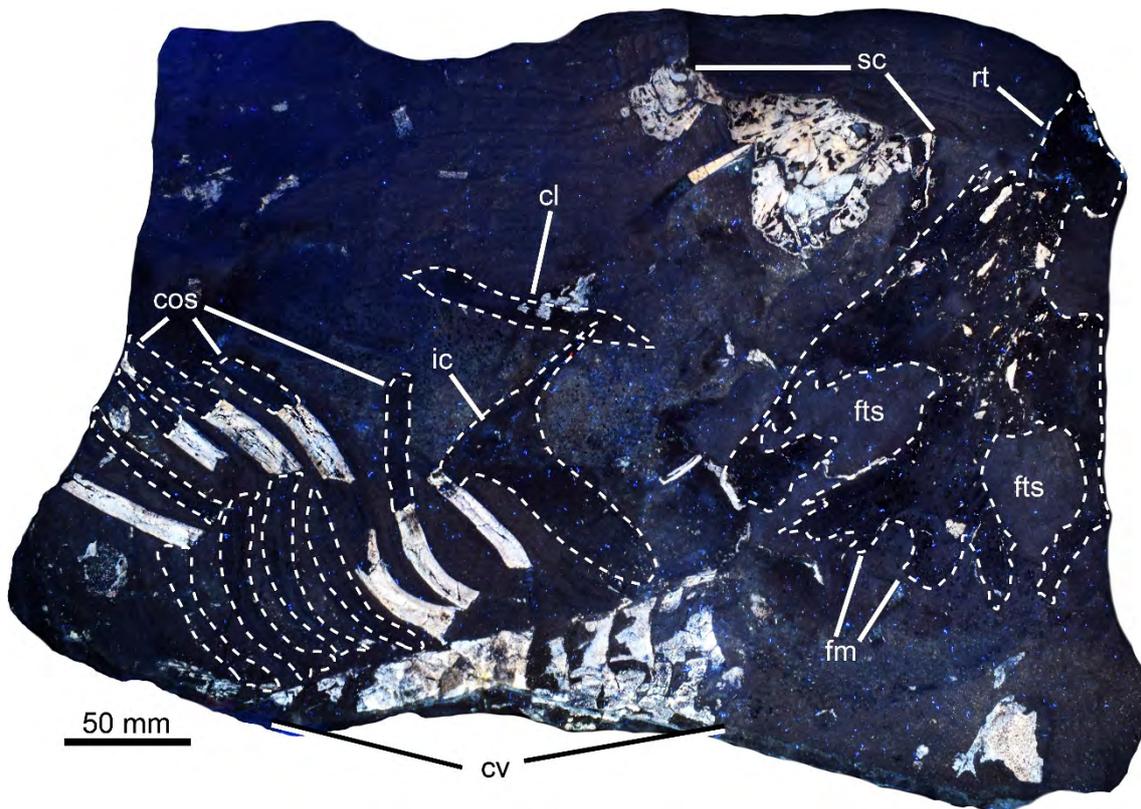
**Figura. 4.29.** *Arthropterygius thalassonotus* (MOZ-PV 6145). Elementos de la región occipital. **A-D**, supraoccipital en vistas anterior (**A**), posterior (**B**) y anterolateral (**C-D**). **E**, exoccipital derecho en vista medial. **F-H**, basioccipital en vistas lateral (**F**), dorsal (**G**) y posterior (**H**). **I**, opistótico derecho en vista posterior. Abreviaturas: **aec**, área extracondilar; **coc**, cóndilo occipital; **csva**, canal semicircular vertical anterior; **csvp**, canal semicircular vertical posterior; **fbo**, faceta para el basioccipital; **fex**, faceta para el exoccipital; **fn**, foramen notocordal; **fop**, faceta para el opistótico; **fot**, “forámenes óticos”; **fpa**, faceta para el parietal; **fsp**, faceta estapedial del basioccipital; **fsu**, foramen del supraoccipital; **paeo**, proceso anterior del exoccipital; **peo**, proceso exoccipital del supraoccipital; **pfm**, piso del *foramen magnum*; **sms**, surco medial del supraoccipital; **ut**, utrículo.



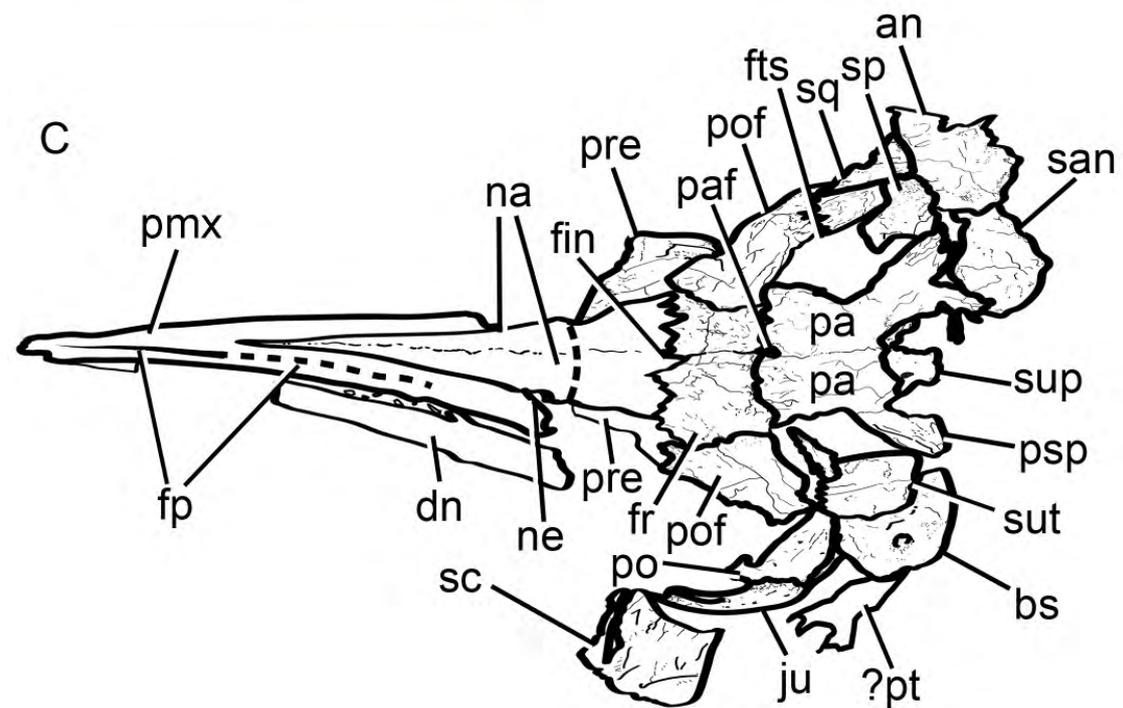
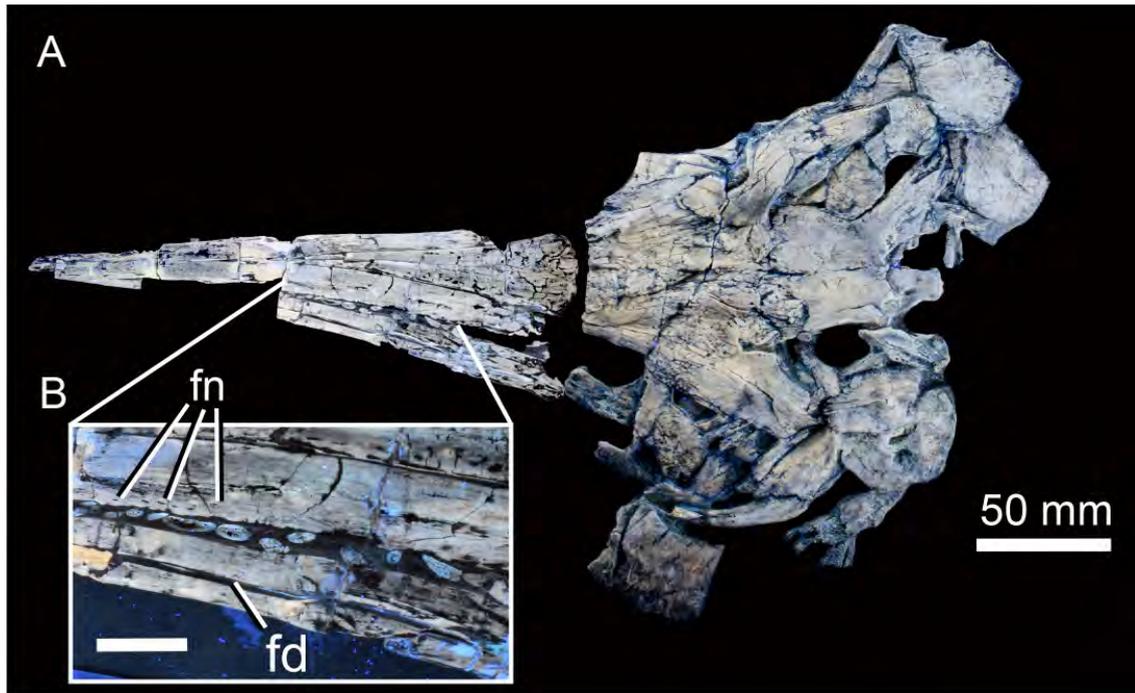
**Figura 4.30.** *Arthropterygius thalassonotus* (MOZ-PV 6145). Miembro anterior derecho. **A-F**, húmero derecho en vista proximal (**A**), vista dorsal (**B**), vista ventral (**C**), vista distal, (**E**) vista anterior y posterior (**F**). **G**, miembro anterior derecho articulado en vista ventral. **H**, elementos del zeugopodio en vista proximal. Abreviaturas: **cdp**, cresta deltopectoral; **feaa**, faceta para el elemento anterior accesorio; **fra**, faceta radial; **fu**, faceta ulnar; **I**, intermedio; **pd**, proceso dorsal; **R**, radio; **ra**, radial; **U**, ulna; **3**, carpal proximal 3.



**Figura 4.31.** *Sumpalla argentina* (MOZ-PV 5788). **A-B**, lajas conteniendo el holotipo en vista dorsal. Abreviaturas: **bs**, basiesfenoides; **cl**, clavícula; **co**, coracoides; **c-pf**, centros vertebrales caudales-postflexurales; **dn**, dentario; **fe**, fémur; **h**, húmero; **ic**, interclavícula; **is**, barra isquiopúbica; **ju**, yugal; **ma**, miembro anterior; **na**, nasal; **pa**, parietal; **pmx**, premaxilar; **pof**, postfrontal; **pre**, prefrontal; **?pt**, pterigoides; **sc**, anillo esclerótico; x21, centro vertebral número 21.

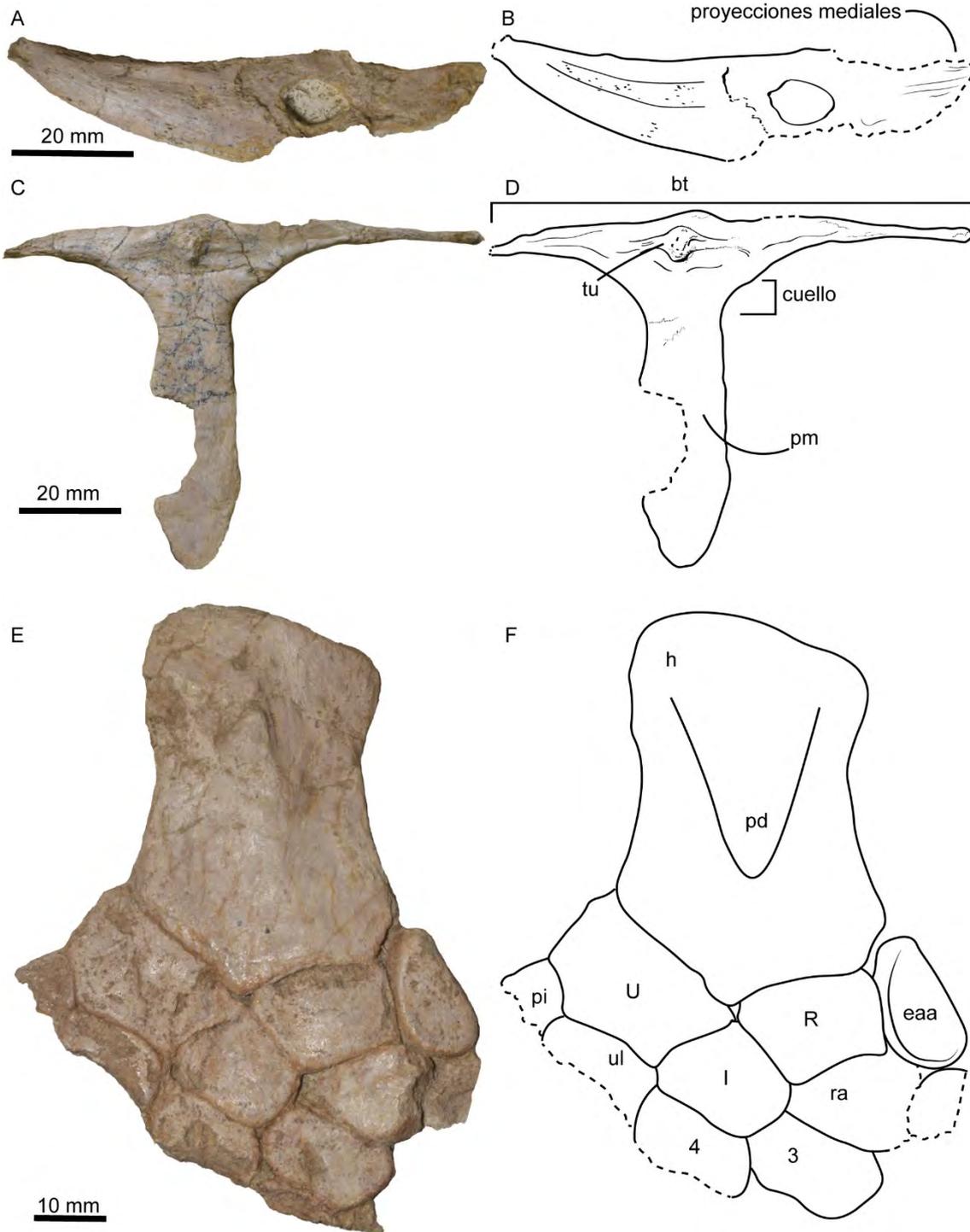


**Figura 4.32.** *Sumpalla argentina* (MOZ-PV 5788). Contralaja del cráneo expuesta a luz UV. Abreviaturas: **cl**, clavícula; **cv**, centros vertebrales cervicales; **cos**, costilla; **fm**, *foramen magnum*; **fts**, fenestra temporal superior; **ic**, interclavícula; **rt**, rostrum; **sc**, placa esclerótica.

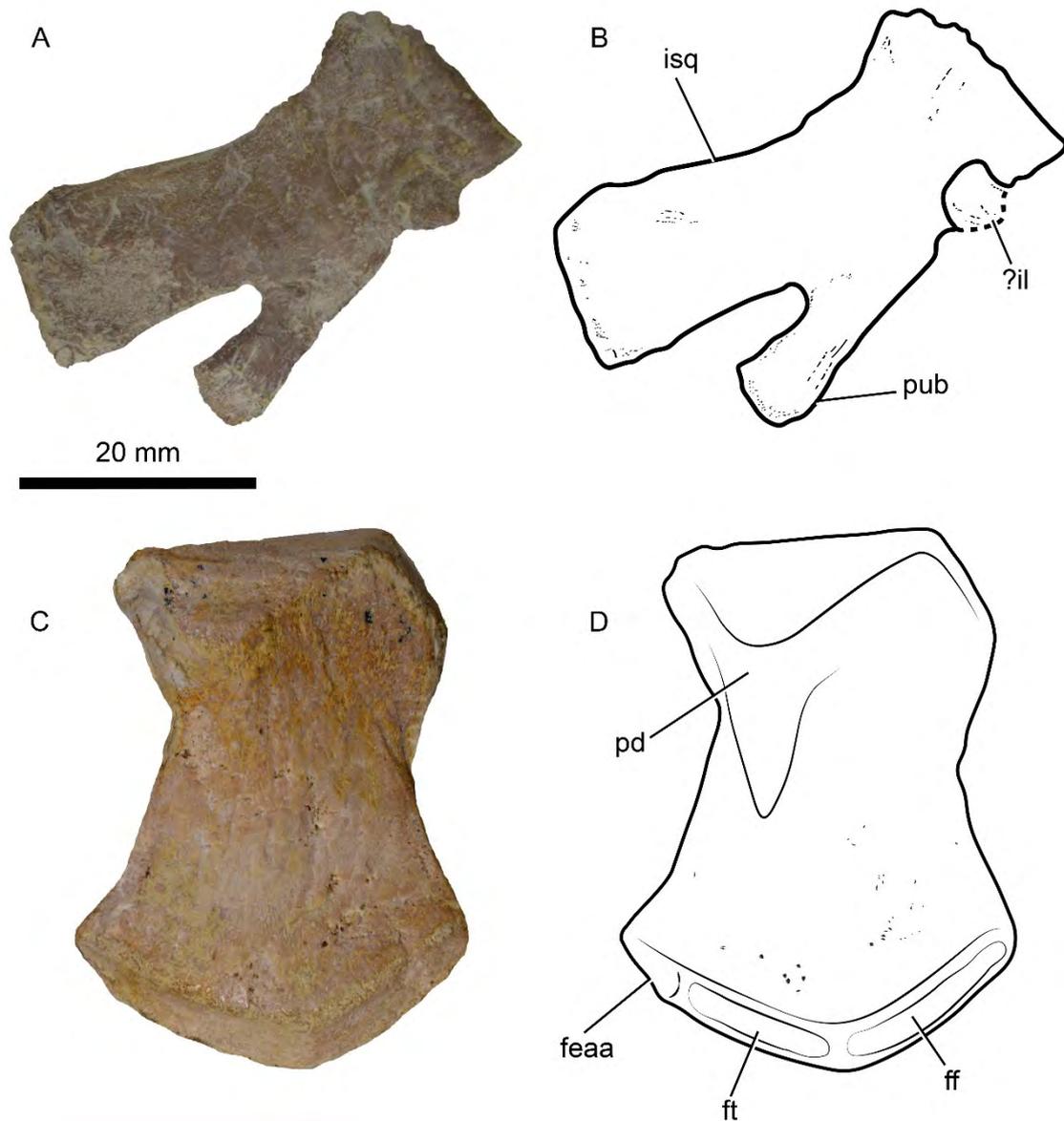


**Figura 4.33.** *Sumpalla argentina* (MOZ-PV 5788). Cráneo y mandíbula expuestos a luz UV. **A**, cráneo y mandíbula en vista dorsal. **B**, detalle de los dientes mostrando la sección transversal de las raíces. **C**, interpretación del patrón de suturas del cráneo y mandíbulas. Abreviaturas: **an**, angular; **bs**, basiesfenoides; **dn**, dentario; **fd**, *fossa dentalis*; **fin**, foramen internasal; **fp**, *fossa praemaxillaris*; **fr**, frontal; **fts**, fenestra temporal superior; **ju**, yugal; **na**, nasal; **ne**, narina externa; **pa**, parietal; **paf**, foramen parietal; **pmx**,

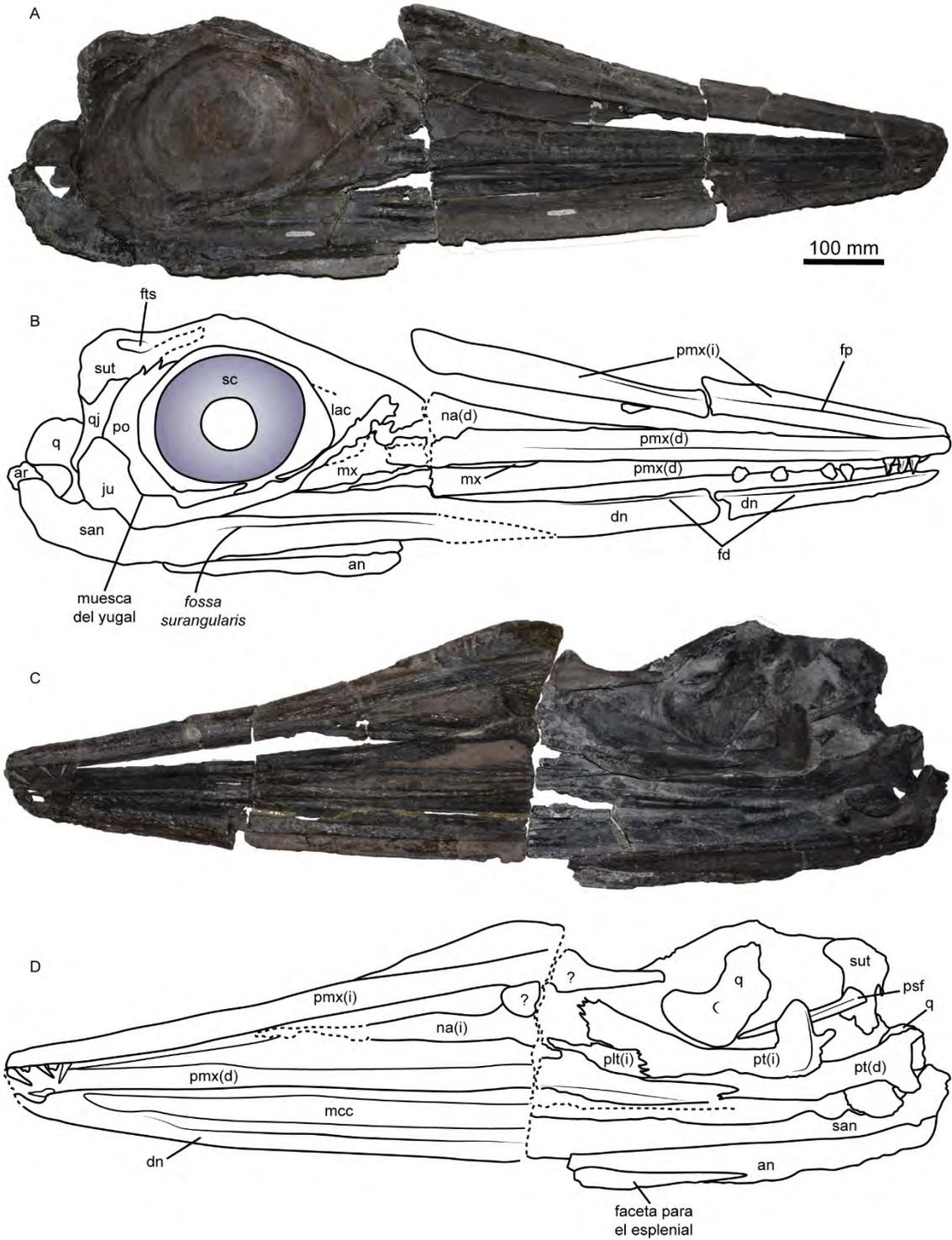
premaxilar; **po**, postorbital; **pof**, postfrontal; **pre**, prefrontal; **psp**, proceso supratemporal del parietal; **?pt**, pterigoides; **san**, surangular; **sc**, placa esclerótica; **sp**, stapes; **sq**, escamoso; **sup**: supraoccipital; **sut**, supratemporal. La línea punteada indica regiones incompletas de los elementos.



**Figura 4.34.** *Sumpalla argentina* (MOZ-PV 5788). Elementos de la cintura escapular y miembro anterior. **A-B**, clavícula en vista anterior. **C-D**, interclavícula en vista ventral. **E-F**, miembro anterior derecho en vista dorsal. Abreviaturas: **bt**, barra transversal de la interclavícula; **eaa**, elemento anterior accesorio; **h**, húmero; **I**, intermedio; **pd**, proceso dorsal; **pi**, pisiforme; **pm**, proceso medial de la interclavícula; **R**, radio; **ra**, radial; **tu**, tuberosidad; **U**, ulna; **ul**, ulnar; **3-4**, carpales distales. La línea punteada indica regiones incompletas de los elementos.

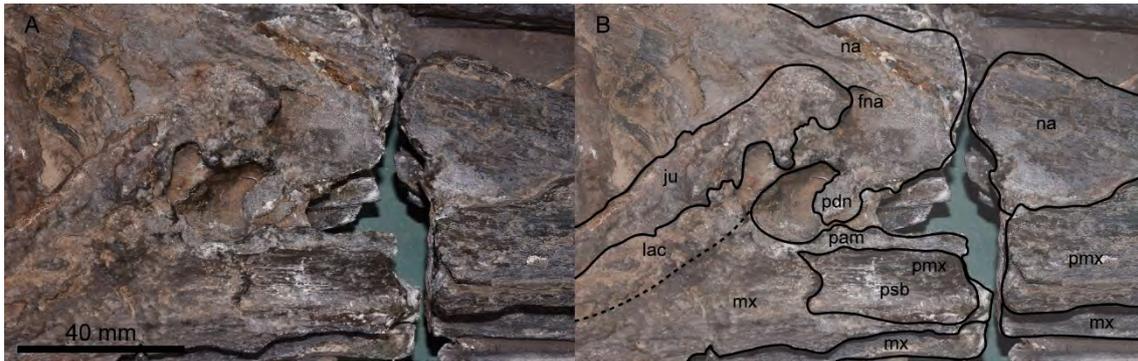


**Figura 4.35.** *Sumpalla argentina* (MOZ-PV 5788). Elementos de la cintura pélvica y miembro posterior. **A-B**, barra isquiopúbica derecha en vista lateral. **C-D**, fémur izquierdo en vista dorsal. Abreviaturas: **feaa**, faceta para el elemento anterior accesorio; **ff**, faceta fibular; **ft**, faceta tibial; **?il**, ilion; **isq**, isquion; **pd**, proceso dorsal; **pub**, pubis. La línea punteada indica regiones incompletas de los elementos.

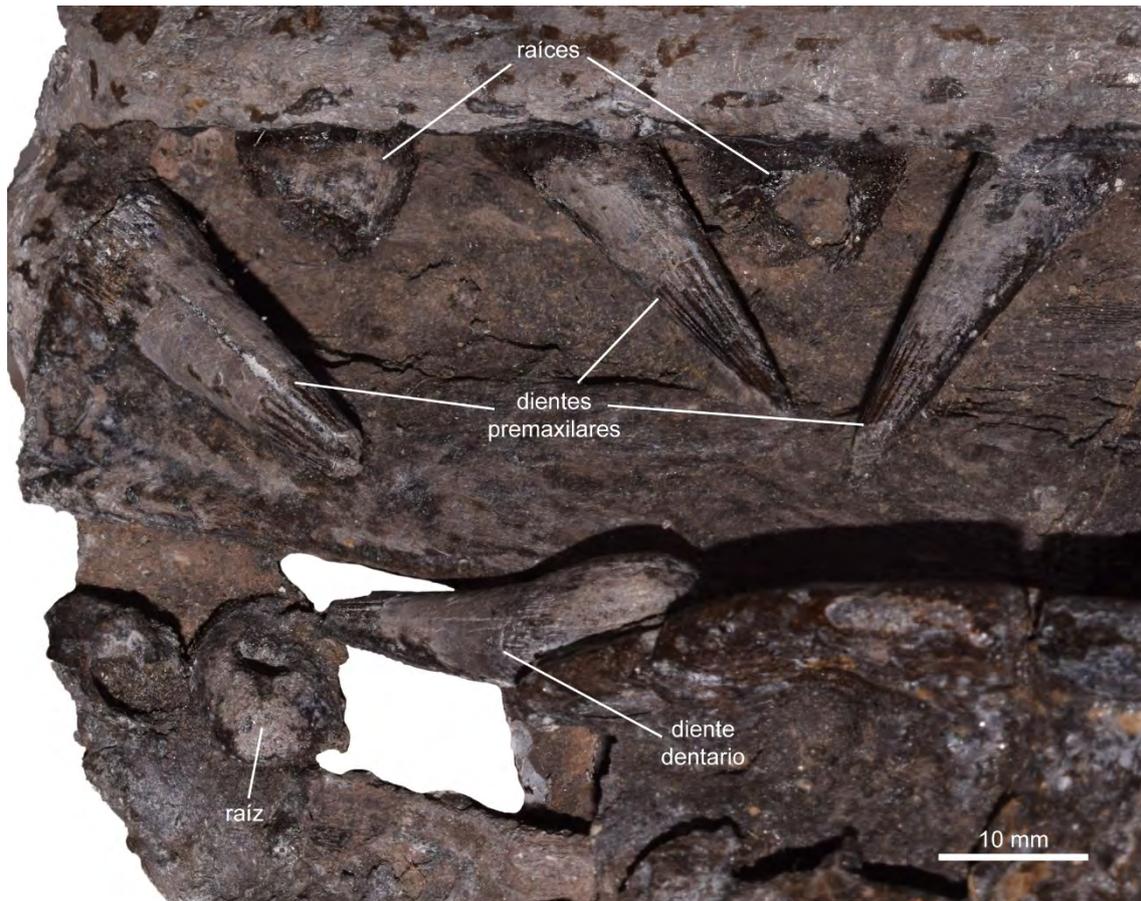


**Figura 4.36.** Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A (MLP 85-I-15-1). Cráneo y mandíbula. **A-B**, cráneo y mandíbula en vista lateral derecha. **C-D**, cráneo y mandíbula en vista lateral izquierda. Abreviaturas: **an**, angular; **ar**, articular; **dn**, dentario; **fd**, *fosa dentalis*; **fp**, *fosa praemaxillaris*; **fts**, fenestra temporal superior; **ju**, yugal; **lac**, lagrimal; **mcc**, canal de Meckel; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **plt**, palatino; **pmx**, premaxilar; **po**,

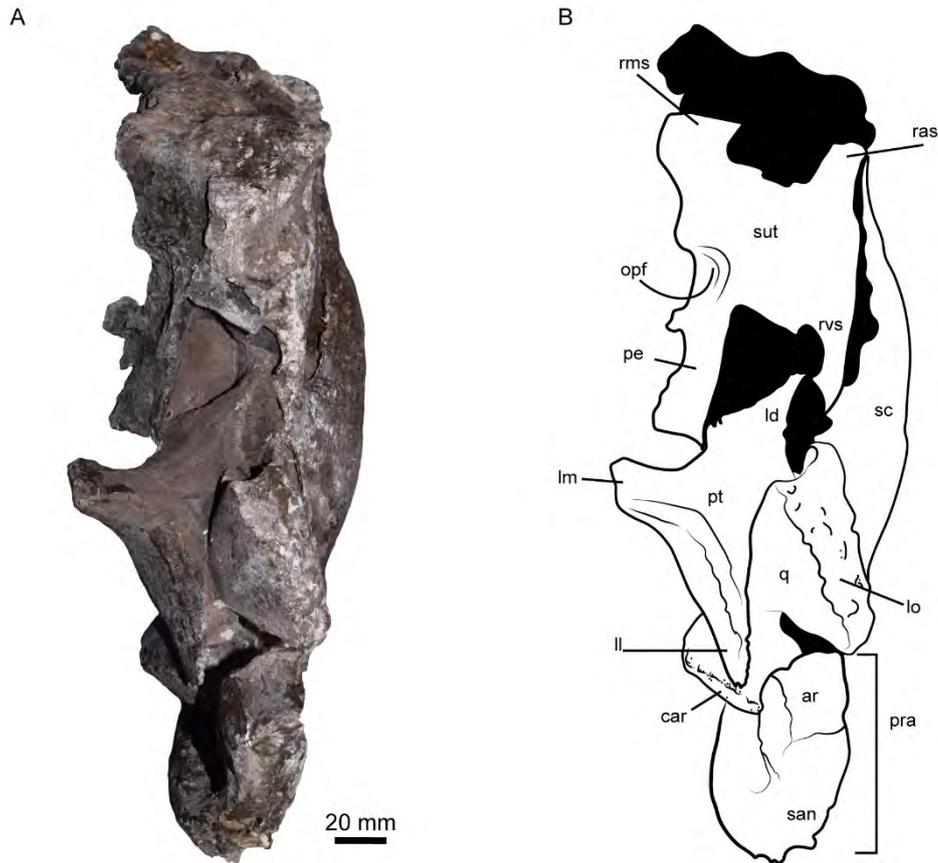
postorbital; **psf**, paraesfenoides; **pt**, pterigoides; **q**, cuadrado; **qj**, cuadrado-yugal; **san**, surangular; **sc**, anillo esclerótico; **sut**, supratemporal. La línea punteada indica regiones incompletas de los elementos.



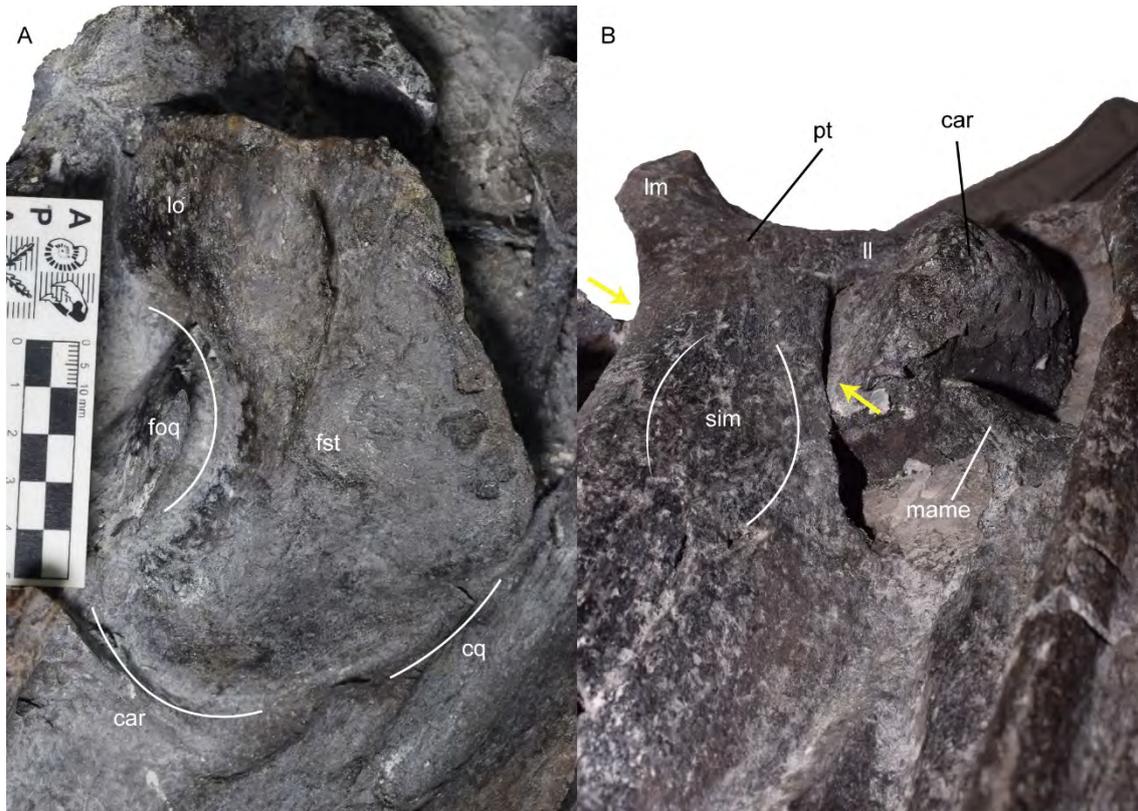
**Figura 4.37.** Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A (MLP 85-I-15-1). **A-B**, región narial. Abreviaturas: **fna**, foramen nasal; **ju**, yugal; **lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **pam**, proceso ascendente del maxilar; **pdn**, proceso descendente del nasal; **pmx**, premaxilar; **psb**, *processus subnarialis* del premaxilar. La línea punteada indica el contacto/sutura aproximado entre los elementos.



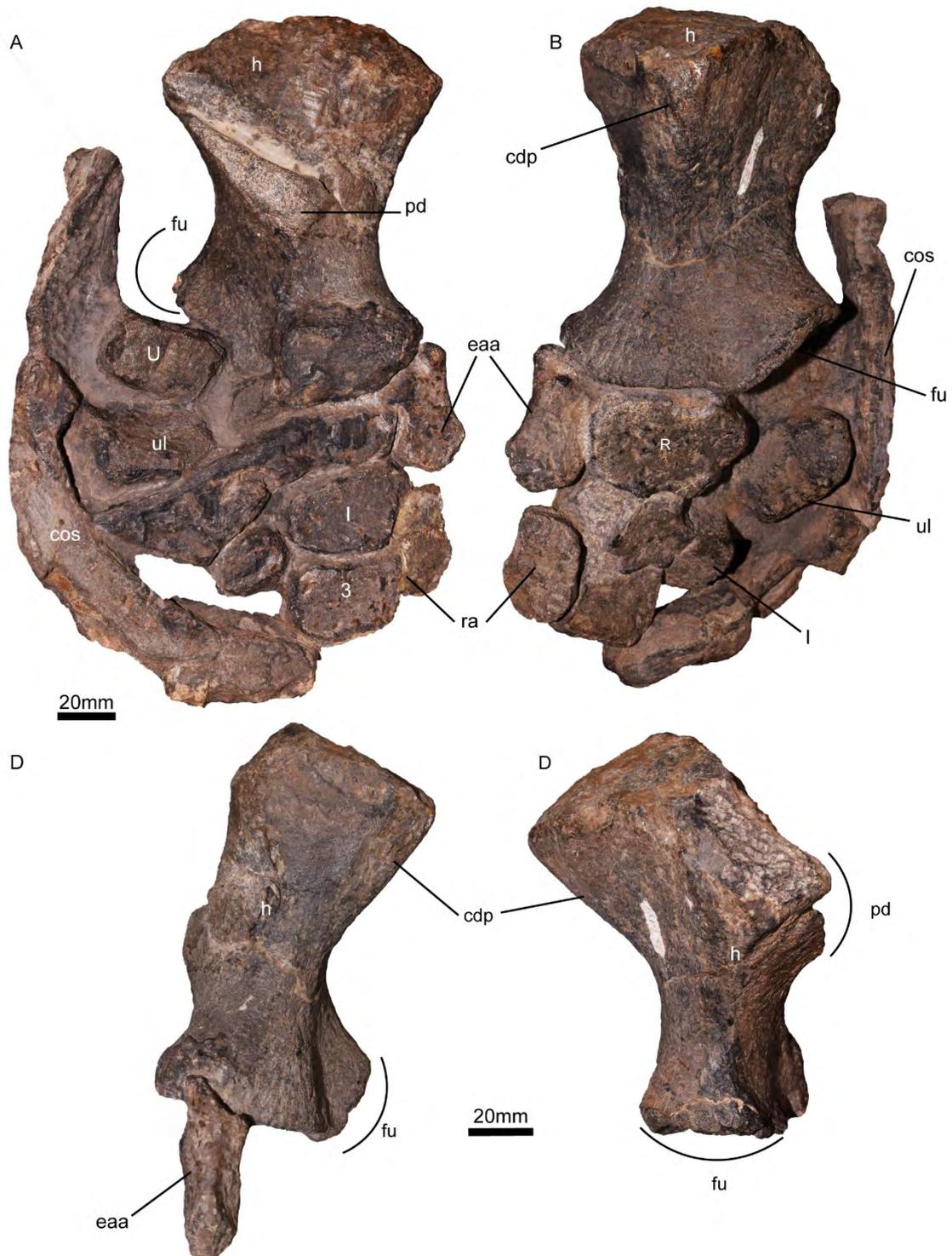
**Figura 4.38.** Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A (MLP 85-I-15-1). Dientes premaxilares y dentales.



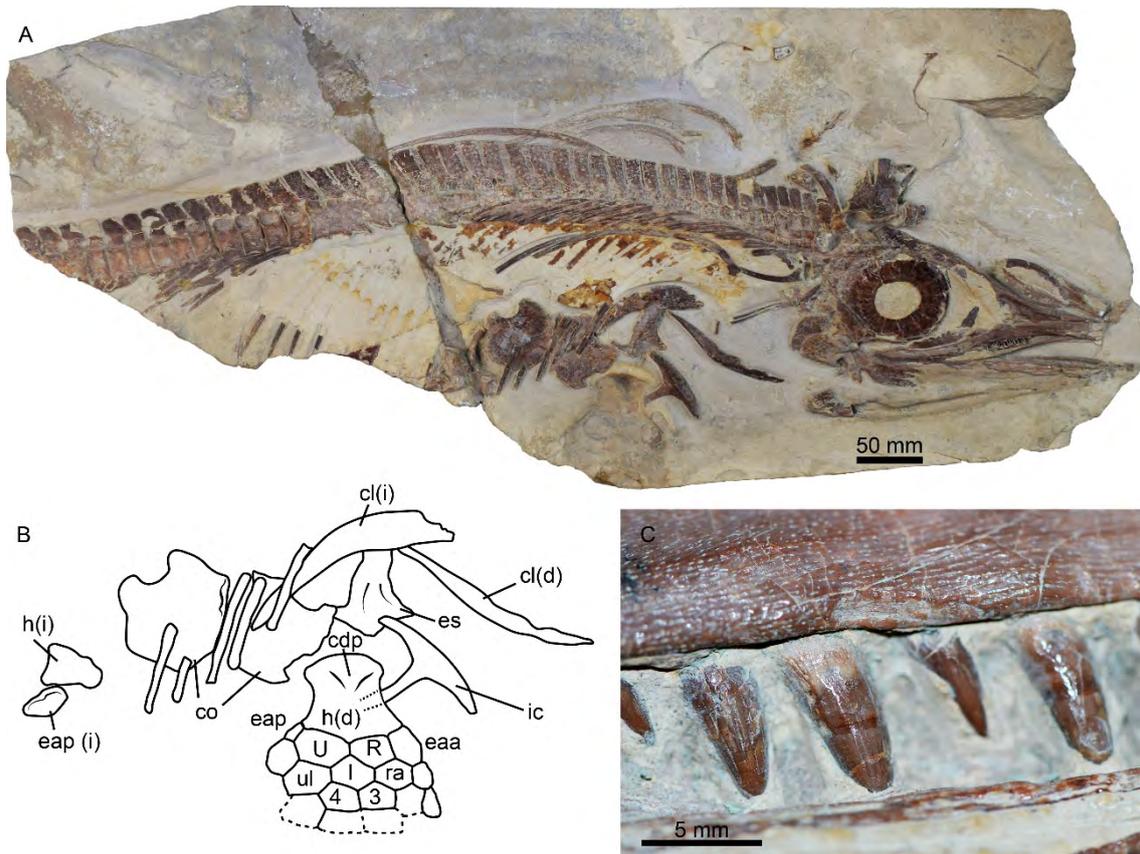
**Figura 4.39.** Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A (MLP 85-I-15-1). **A-B,** Cráneo en vista posterior con elementos de la región occipital y del complejo palatal. Abreviaturas: **ar**, articular; **car**, cóndilo articular del cuadrado; **ld**, lamella dorsal del pterigoides; **ll**, lamella lateral del pterigoides; **lm**, lamella medial del pterigoides; **lo**, lamella occipital del cuadrado; **opf**, faceta para el opistótico; **pe**, proceso estapedial del supratemporal; **q**, cuadrado; **ras**, rama anterior del supratemporal; **rms**, rama medial del supratemporal; **rvs**, rama ventral del supratemporal; **sut**, supratemporal.



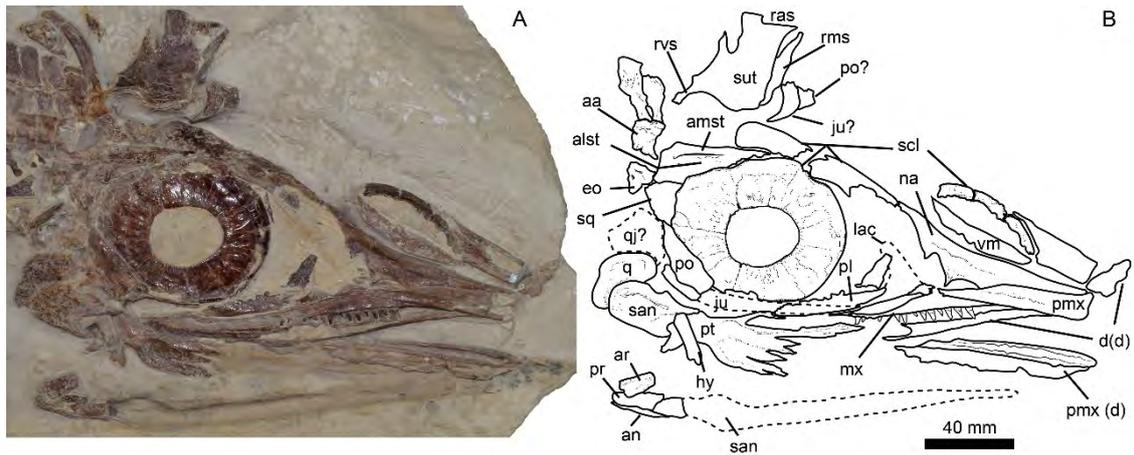
**Figura 4.40.** Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A (MLP 85-I-15-1). Elementos del complejo palatal. **A**, cuadrado izquierdo en vista posteromedial. **B**, pterigoides derecho y cuadrado derecho articulados en vista ventral. Abreviaturas: **car**, cóndilo articular del cuadrado; **cq**, cuello del cuadrado; **foq**, foramen cuadrado; **fst**, faceta estapedial del cuadrado; **ll**, lamella lateral del pterigoides; **lm**, lamella medial del pterigoides; **lo**, lamella occipital del cuadrado; **mame**, proceso para la inserción del *Musculus adductor mandibulae externus*; **pt**, pterigoides; **sim**, sitio de inserción muscular. Las flechas amarillas indican la constricción que marca la separación entre la rama palatal y la rama cuadrada del pterigoides.



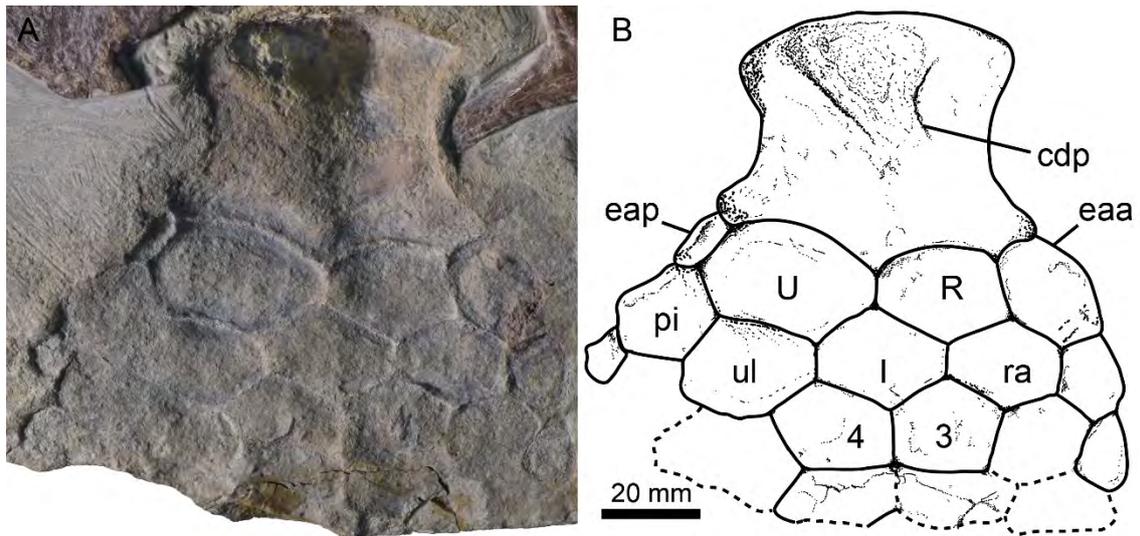
**Figura 4.41.** Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A (MLP 85-I-15-1). Miembro anterior derecho. **A-D**, miembro anterior derecho en vistas dorsal (**A**), ventral (**B**), anterior (**C**) y posterior (**D**). Abreviaturas: **cdp**, cresta deltopectoral; **cos**, costilla; **eaa**, elemento anterior accesorio; **fu**, faceta ulnar; **h**, húmero; **I**, intermedio; **pd**, proceso dorsal; **R**, radio; **ra**, radial; **U**, ulna; **ul**, ulnar; **3**, carpal distal.



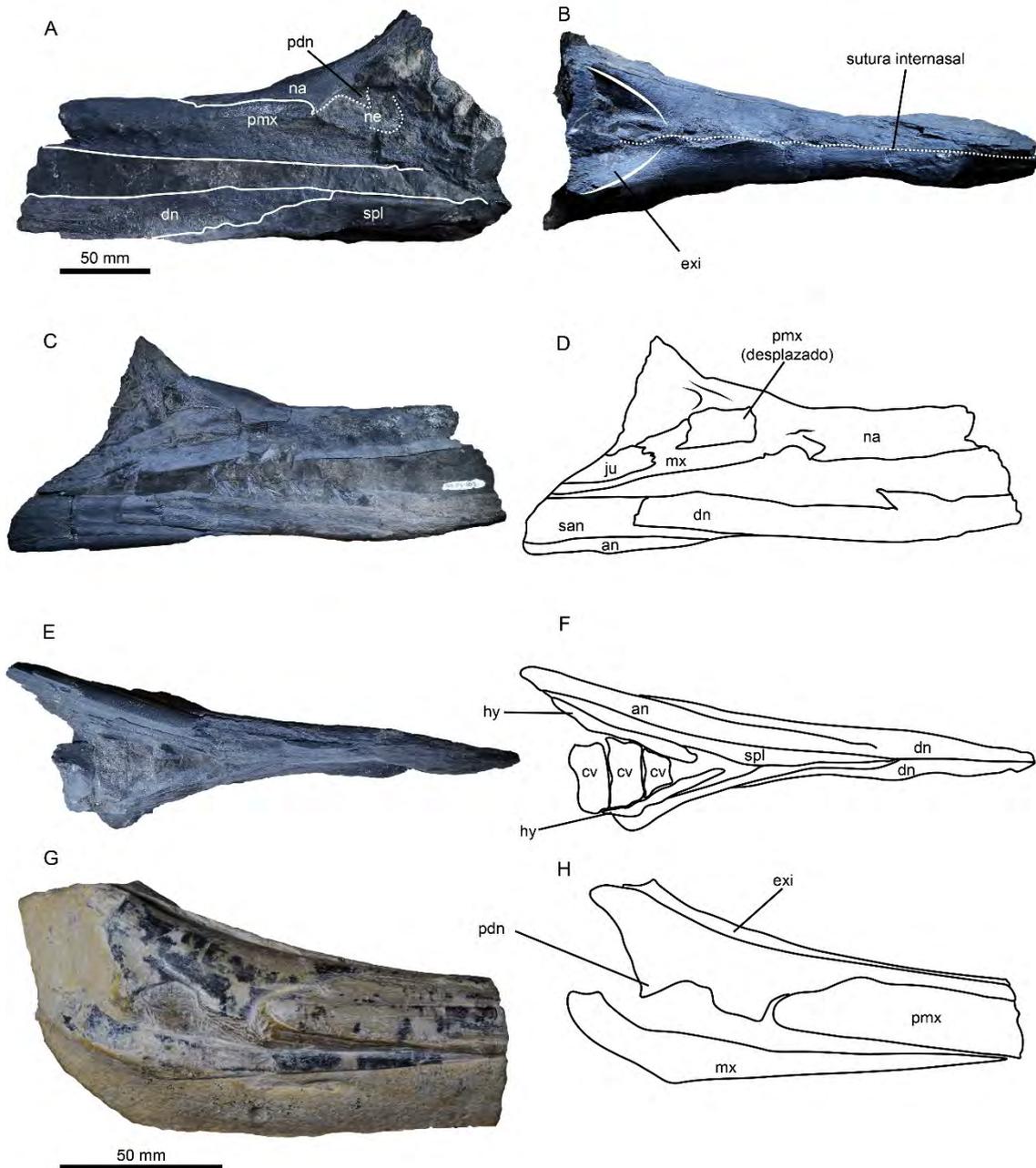
**Figura 4.42.** *Catutosaurus gaspariniai* (MOZ-PV 1854). **A**, esqueleto completo en vista lateral derecha. **B**, elementos del esqueleto apendicular. **C**, detalle de los dientes maxilares. Abreviaturas: **cdp**, cresta deltopectoral; **cl**, clavícula; **co**, coracoides; **eaa**, elemento anterior accesorio; **eap**, elemento accesorio posterior; **es**, escápula; **h**, húmero; **I**, intermedio; **ic**, interclavícula; **R**, radio; **ra**, radial; **U**, ulna; **ul**, ulnar; **3-4**, carpales distales.



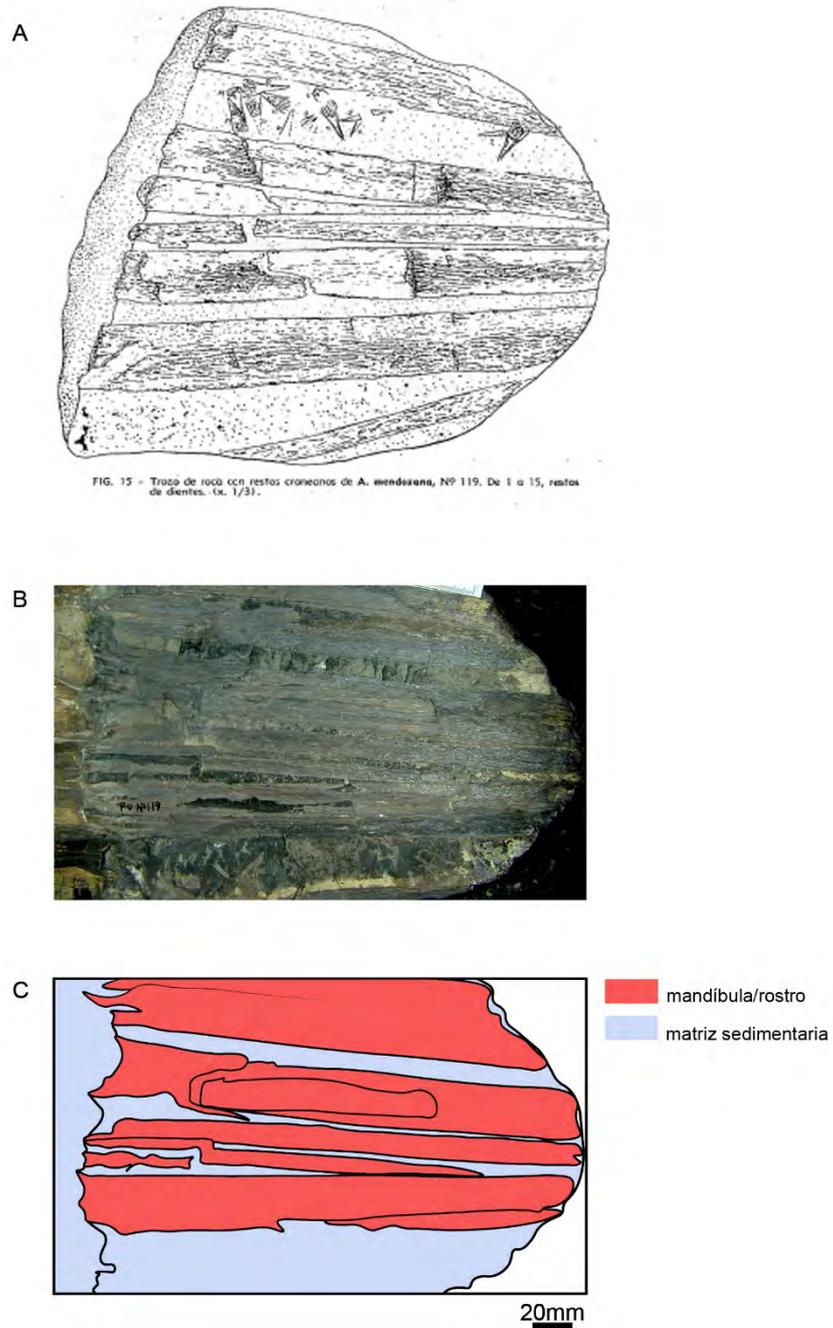
**Figura 4.43.** *Catutosaurus gasparinae* (MOZ-PV 1854). **A-B**, cráneo en vista lateral derecha. Abreviaturas: **aa**, complejo atlas-axis; **an**, angular; **ar**, articular; **dn**, dentario; **eo**, exoccipital; **hy**, hioides; **ju**, yugal; **lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **plt**, palatino; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **pr**, prearticular; **pt**, pterigoides; **q**, cuadrado; **?qj**, cuadrado yugal; **ras**, rama anterior del supratemporal; **rms**, rama medial del supratemporal; **rvs**, rama ventral del supratemporal; **san**, surangular; **sc**, placa esclerótica; **sq**, escamoso; **sut**, supratemporal; **vo**, vómer. La línea punteada indica regiones incompletas de los elementos que se preservaron como impresiones sobre el sedimento.



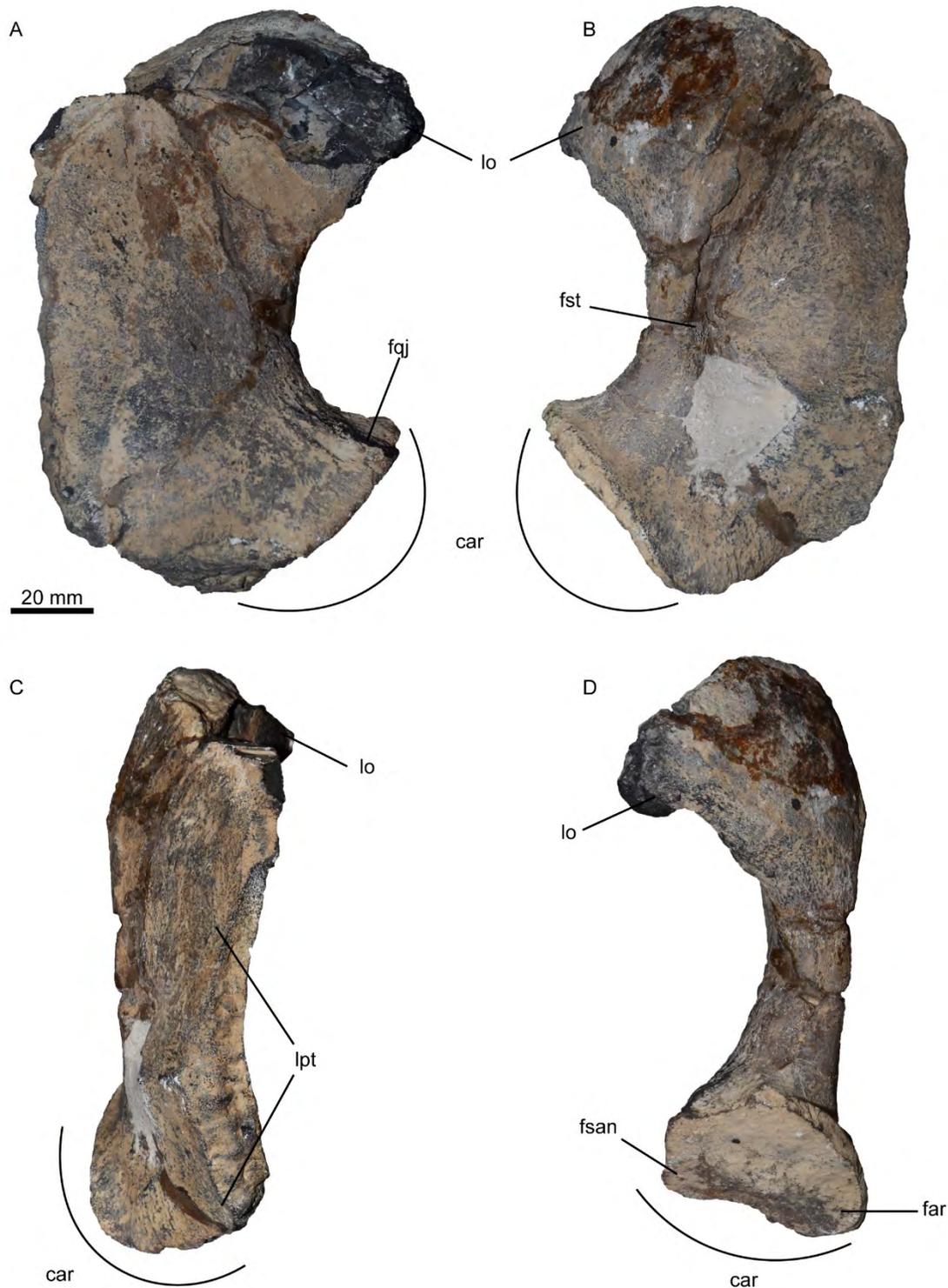
**Figura 4.44.** *Catutosaurus gaspariniaie* (MOZ-PV 1854). **A-B**, impresión de la superficie ventral del miembro anterior izquierdo. Abreviaturas: **cdp**, cresta deltopectoral; **eaa**, elemento anterior accesorio; **eap**, elemento accesorio posterior; **I**, intermedio; **pi**, pisiforme; **R**, radio; **ra**, radial; **U**, ulna; **ul**, ulnar; **3-4**, carpales distales. La línea punteada indica regiones incompletas de los elementos que se preservaron como impresiones sobre el sedimento.



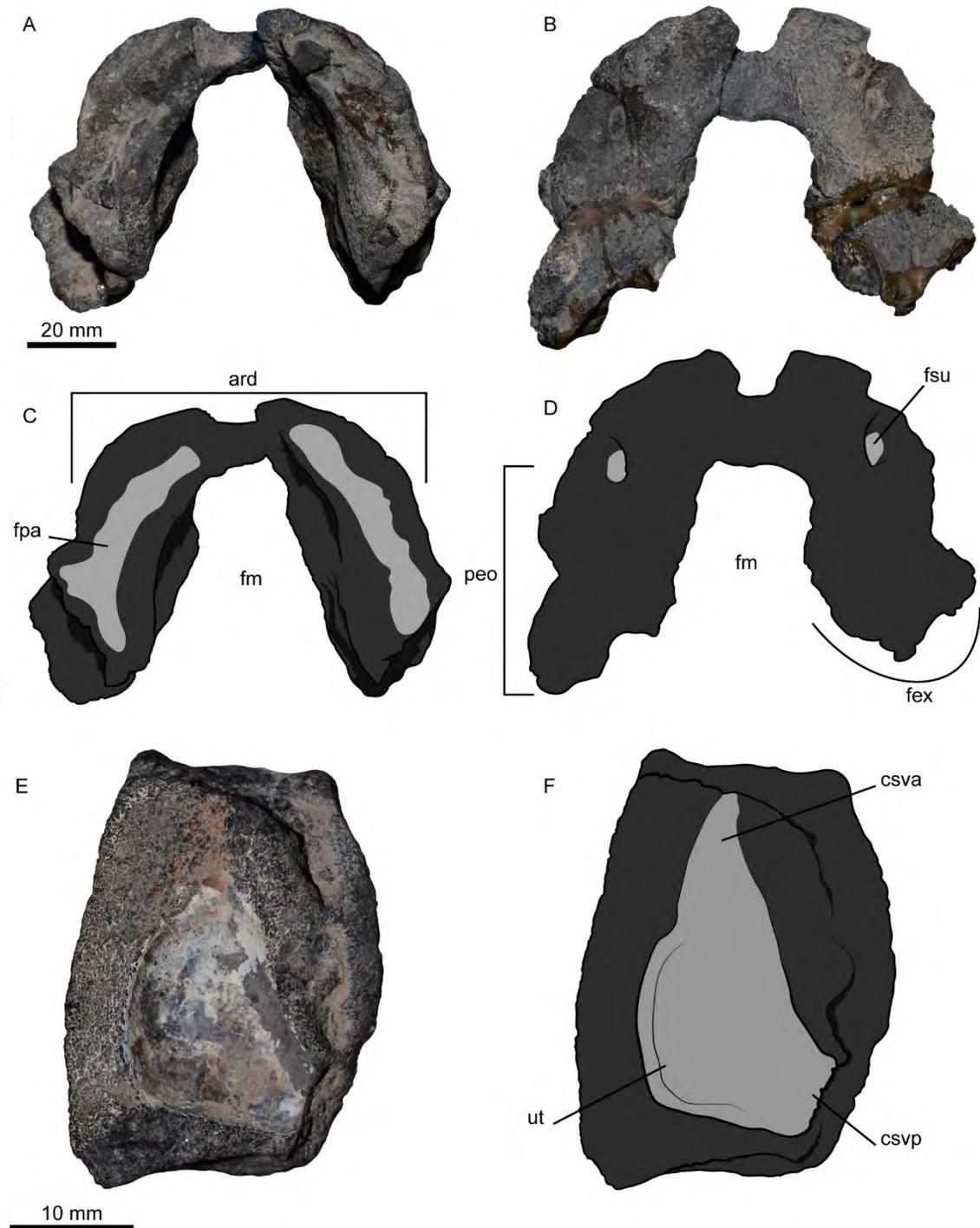
**Figura 4.45.** *Catutosaurus gasparinia*. **A-F**, rostro y mandíbula (MOZ-PV 103) en vistas lateral izquierda (**A-B**), lateral derecha (**C-D**) y ventral (**E-F**). **G-H**, rostro (MOZ-PV 7260) en vista lateral derecha. Abreviaturas: **an**, angular; **cv**, centros vertebrales cervicales; **dn**, dentario; **exi**, *excavatio internasalis*; **hy**, hioides; **ju**, yugal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **ne**, narina externa; **pdn**, proceso descendente del nasal; **pmx**, premaxilar; **san**, surangular; **spl**, esplenial.



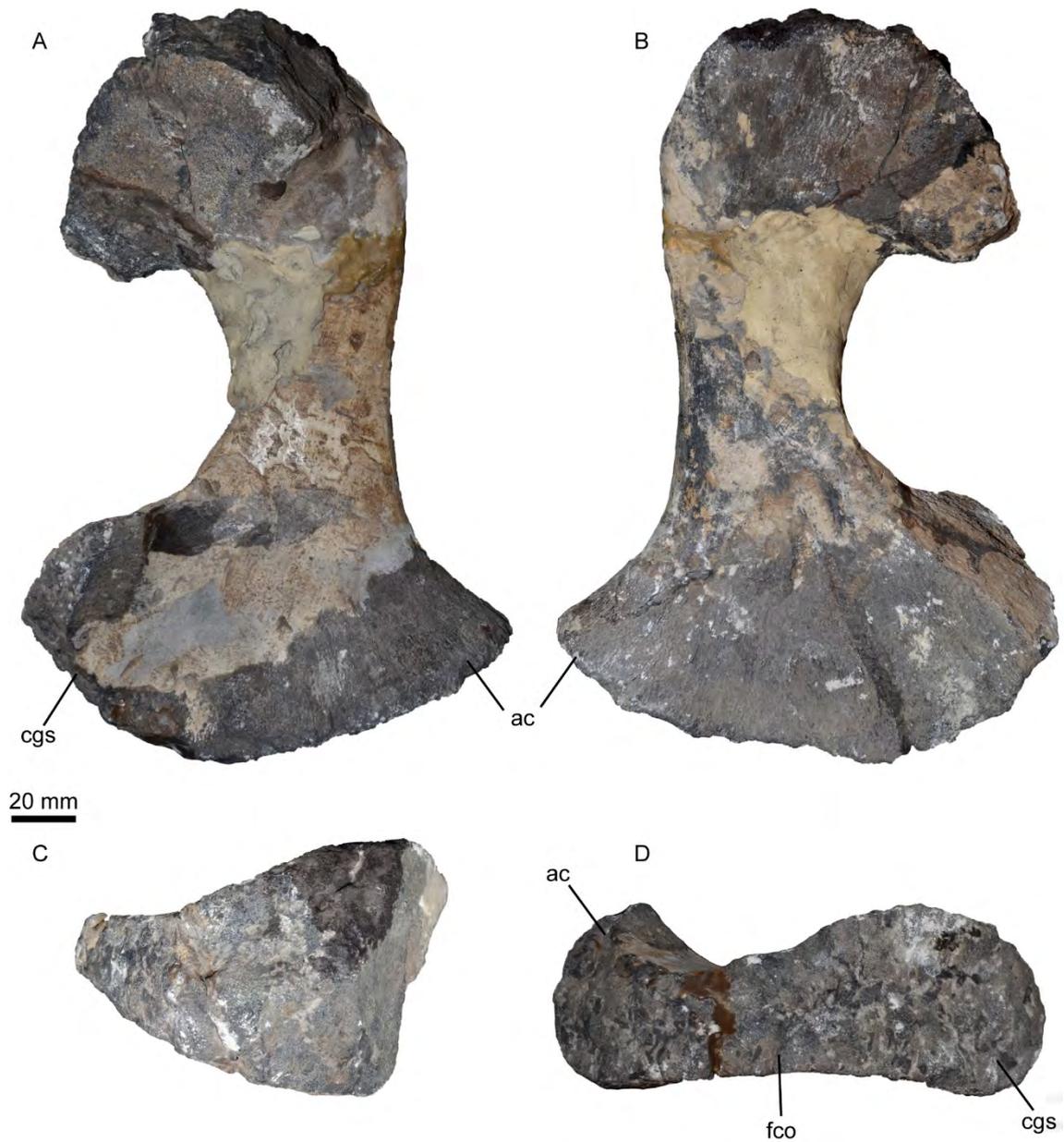
**Figura 4.46.** Ophthalmosauridae indet. (MCNAM-PV 119). Bloque conteniendo elementos del rostro/mandíbula. **A**, ilustración original tomada de Rusconi (1948). **B**, fotografía actual del bloque. **C**, interpretación.



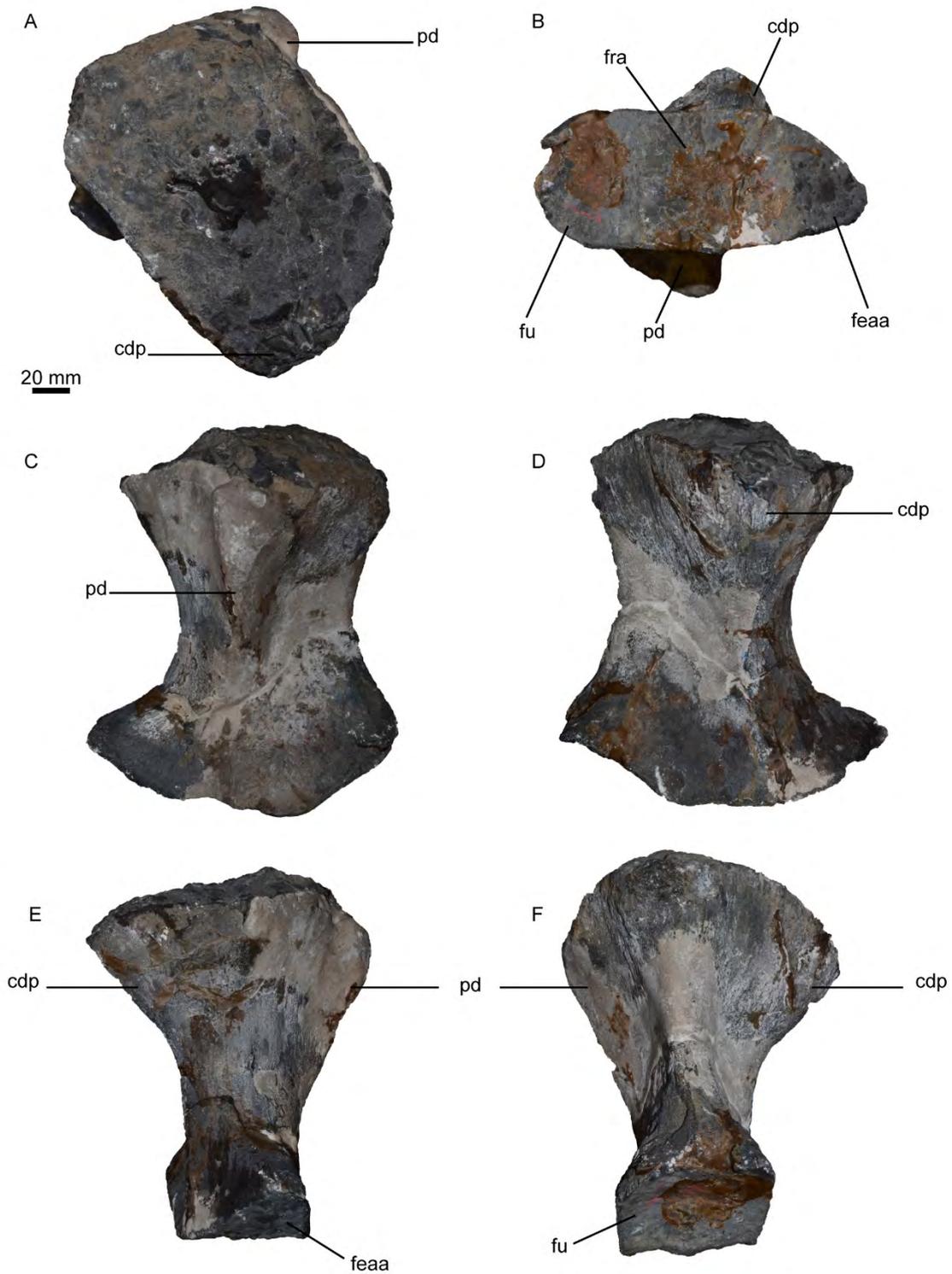
**Figura 4.47.** Ophthalmosauridae indet. (MCNAM-PV 119). **A-D**, cuadrado izquierdo en vistas lateral (**A**), medial (**B**), anterior (**C**) y posterior (**D**). Abreviaturas: **car**, cóndilo articular del cuadrado; **far**, faceta para el articular; **fqj**, faceta para el cuadrado yugal; **fsan**, faceta para el surangular; **fst**, faceta estapedial; **lo**, lamella occipital del cuadrado; **lpt**, lamella pterigoidea del cuadrado.



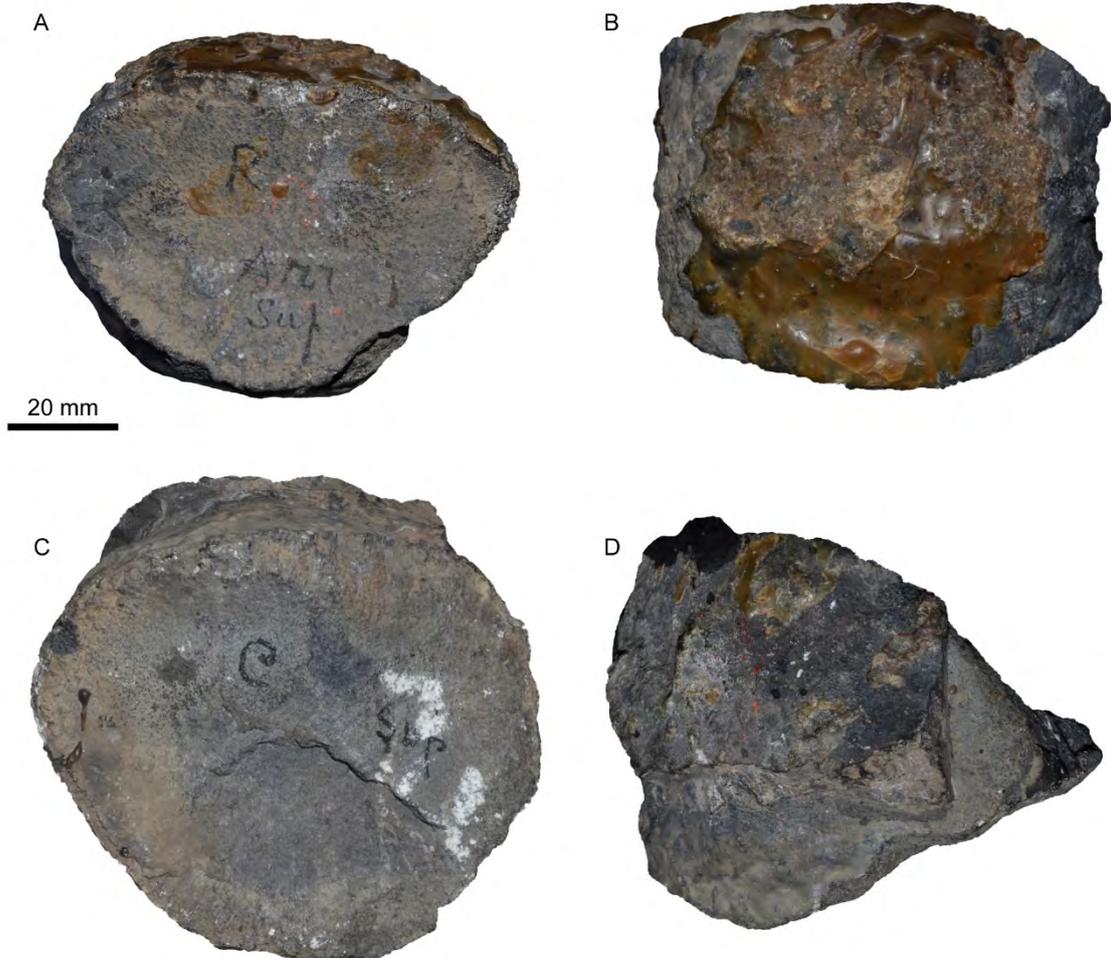
**Figura 4.48.** Ophthalmosauridae indet. (MCNAM-PV 119). **A-F**, supraoccipital en vistas anterior (**A-B**), posterior (**C-D**) y anterolateral mostrando la impresión de la cápsula óptica (**E-F**). Abreviaturas: **ard**, arco dorsal del supraoccipital; **csva**, canal semicircular vertical anterior; **csvp**, canal semicircular vertical posterior; **fex**, faceta para el exoccipital; **fm**, *foramen magnum*; **fpa**, faceta para el parietal; **fsu**, foramen del supraoccipital; **peo**, proceso exoccipital del supraoccipital; **ut**, utrículo.



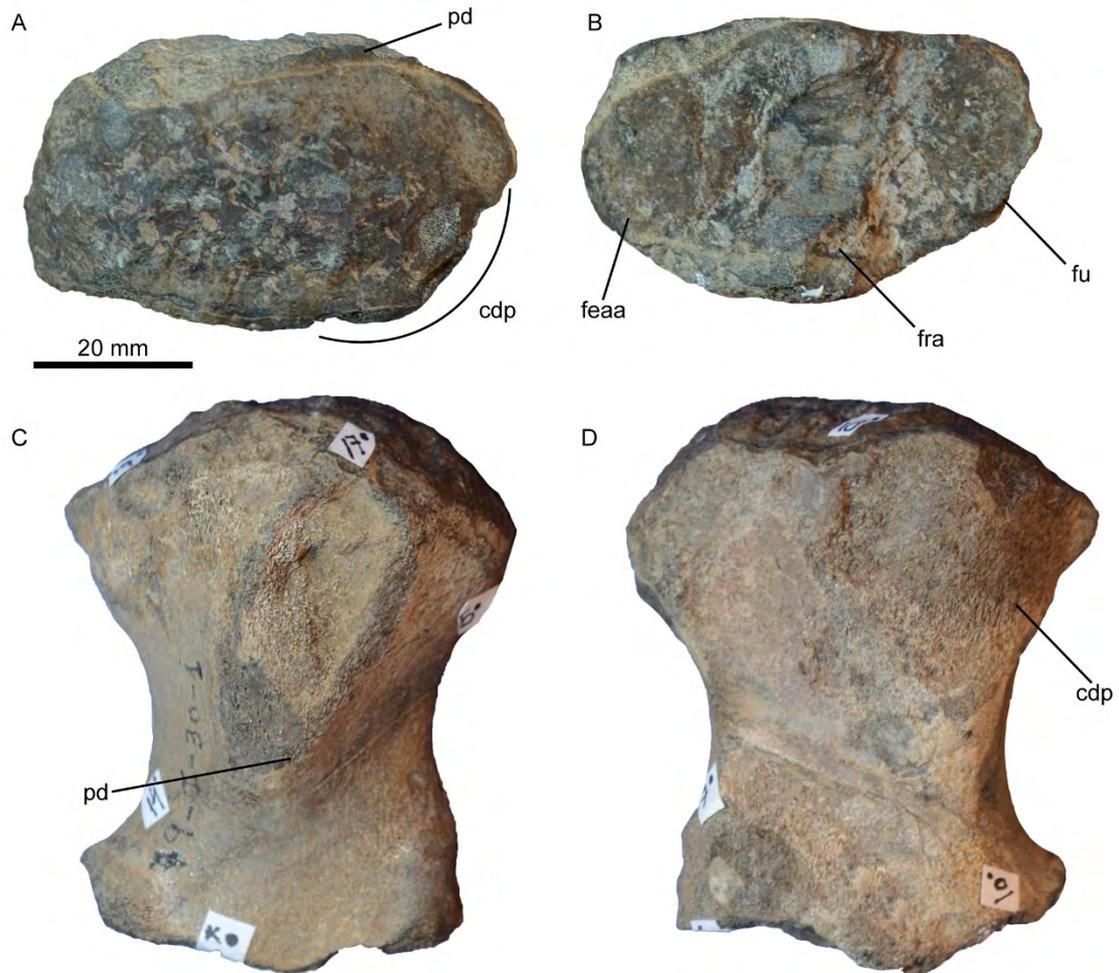
**Figura 4.49.** Ophthalmosauridae indet. (MCNAM-PV 119). **A-D**, escápula izquierda en vistas medial (**A**), lateral (**B**), dorsal (**C**) y ventral (**D**). Abreviaturas: **ac**, acromion; **cgs**, contribución de la escápula a la fosa glenoidea; **fco**, faceta para el coracoides.



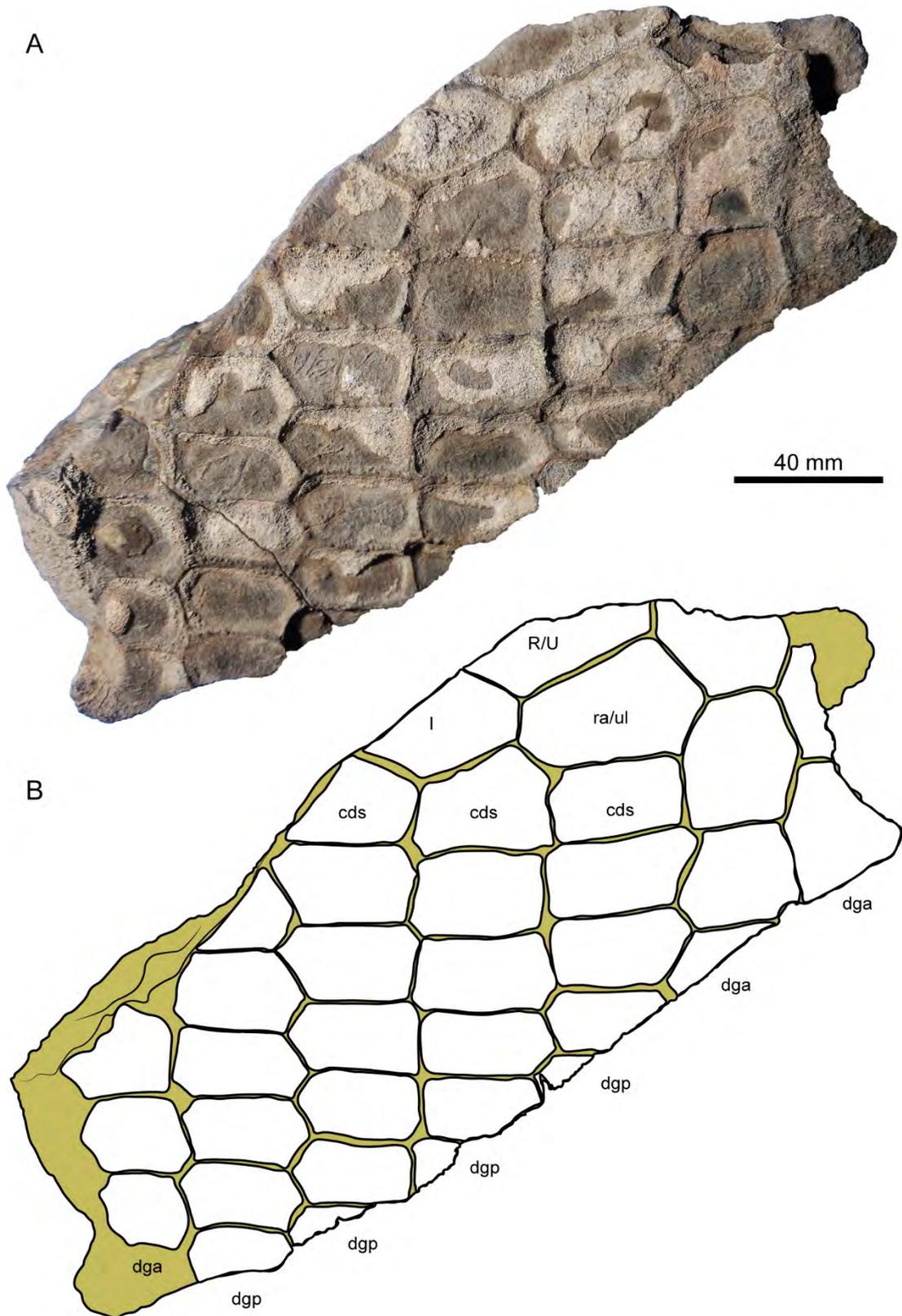
**Figura 4.50.** Ophthalmosauridae indet. (MCNAM-PV 119). Húmero izquierdo en vistas proximal (A), distal (B), dorsal (C), ventral (D), anterior (E) y posterior (F). Abreviaturas: **cdp**, cresta deltopectoral; **feaa**, faceta para el elemento anterior accesorio; **fra**, faceta radial; **fu**, faceta ulnar; **pd**, proceso dorsal.



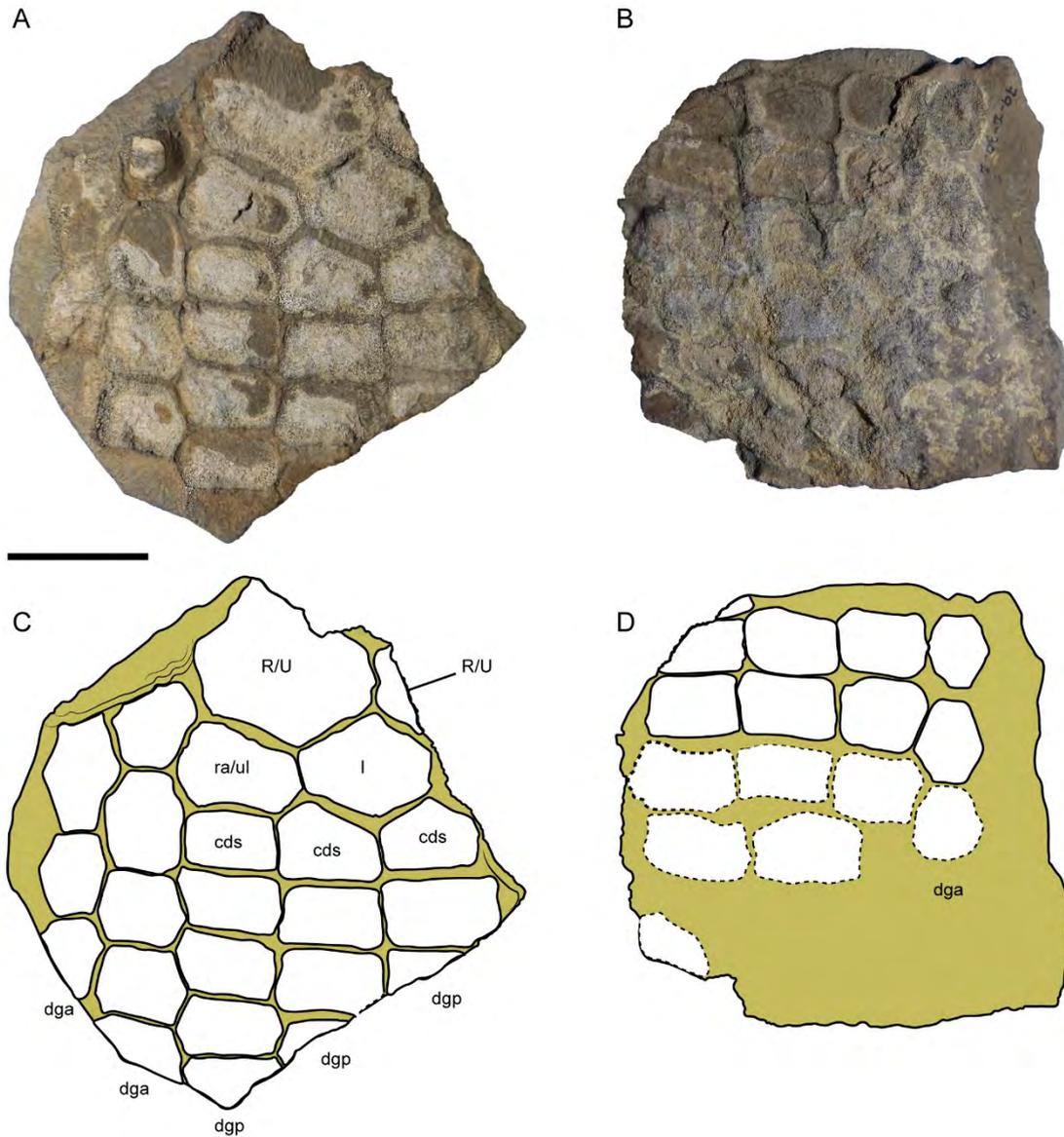
**Figura 4.51.** Ophthalmosauridae indet. (MCNAM-PV 119). Elementos del zeugopodio izquierdo. **A-B**, radio en vistas dorsal (**A**) y proximal (**B**). **C-D**, ulna en vistas dorsal (**C**) y proximal (**D**).



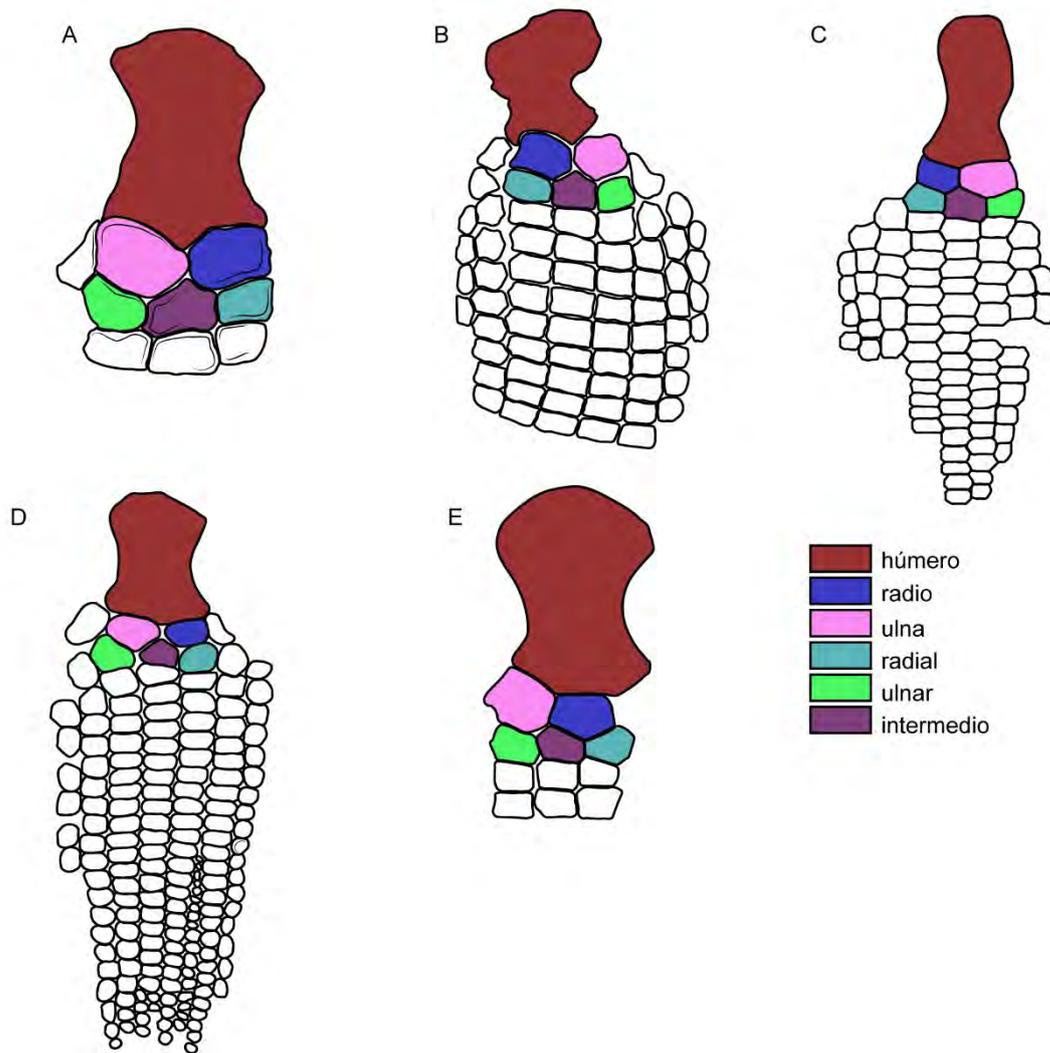
**Figura 4.52.** “*Platypterygius*”/*Myobradypterygius hauthali* (MLP-79-I-30-1). **A-D**, húmero izquierdo en vistas proximal (**A**), distal (**B**), dorsal (**C**) y ventral (**D**). Abreviaturas: **cdp**, cresta deltopectoral; **feaa**, faceta para el elemento anterior accesorio; **fra**, faceta radial; **fu**, faceta ulnar; **pd**, proceso dorsal.



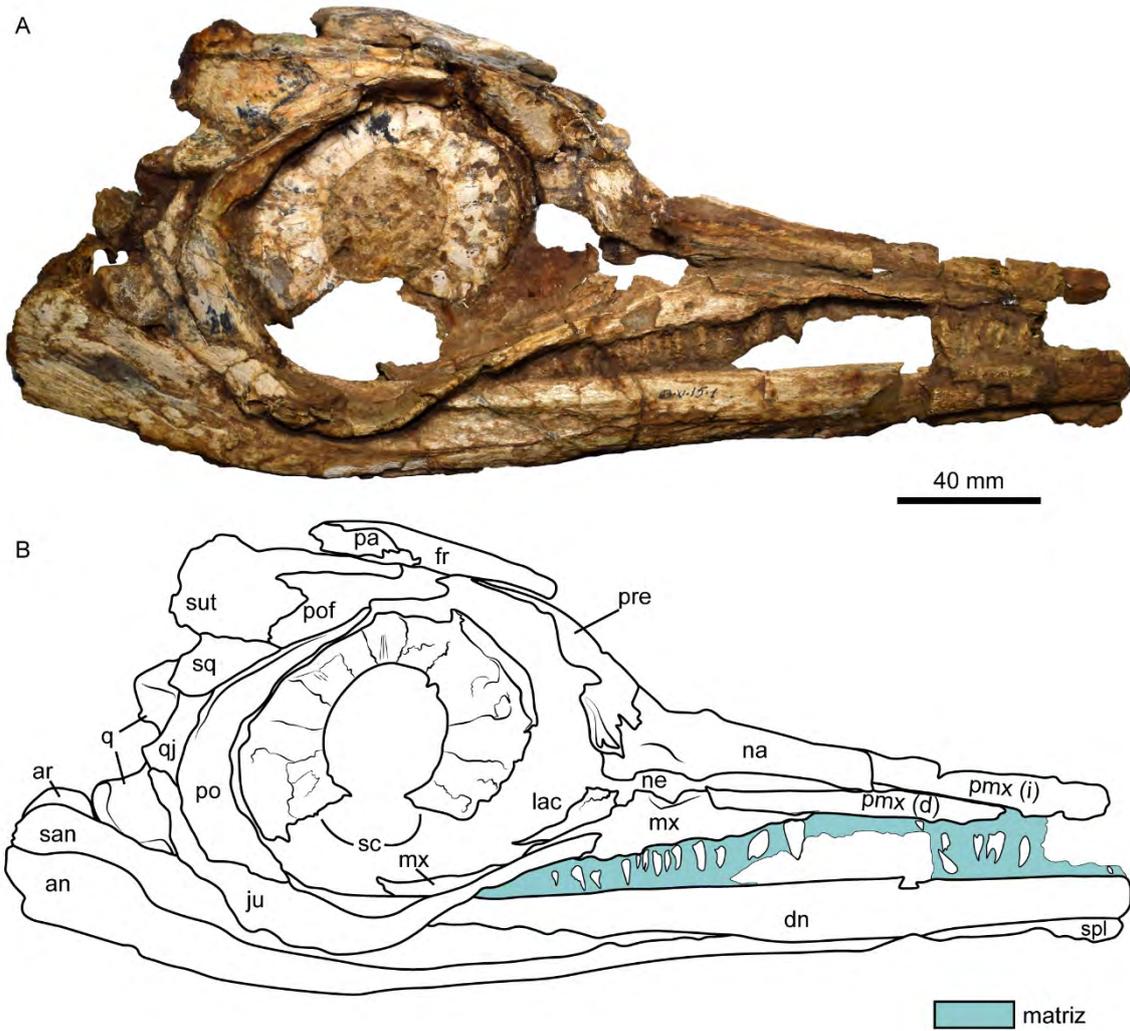
**Figura 4.53.** *“Platypterygius”/Myobradypterygius hauthali* (MLP-79-I-30-1). **A-B**, laja con elementos del zeugopodio y del autopodio. Abreviaturas: **cds**, carpal distal; **dga**, dígito accesorio; **dgp**, dígito primario; **I**, intermedio; **R**, radio; **ra**, radial; **U**, ulna; **ul**, ulnar.



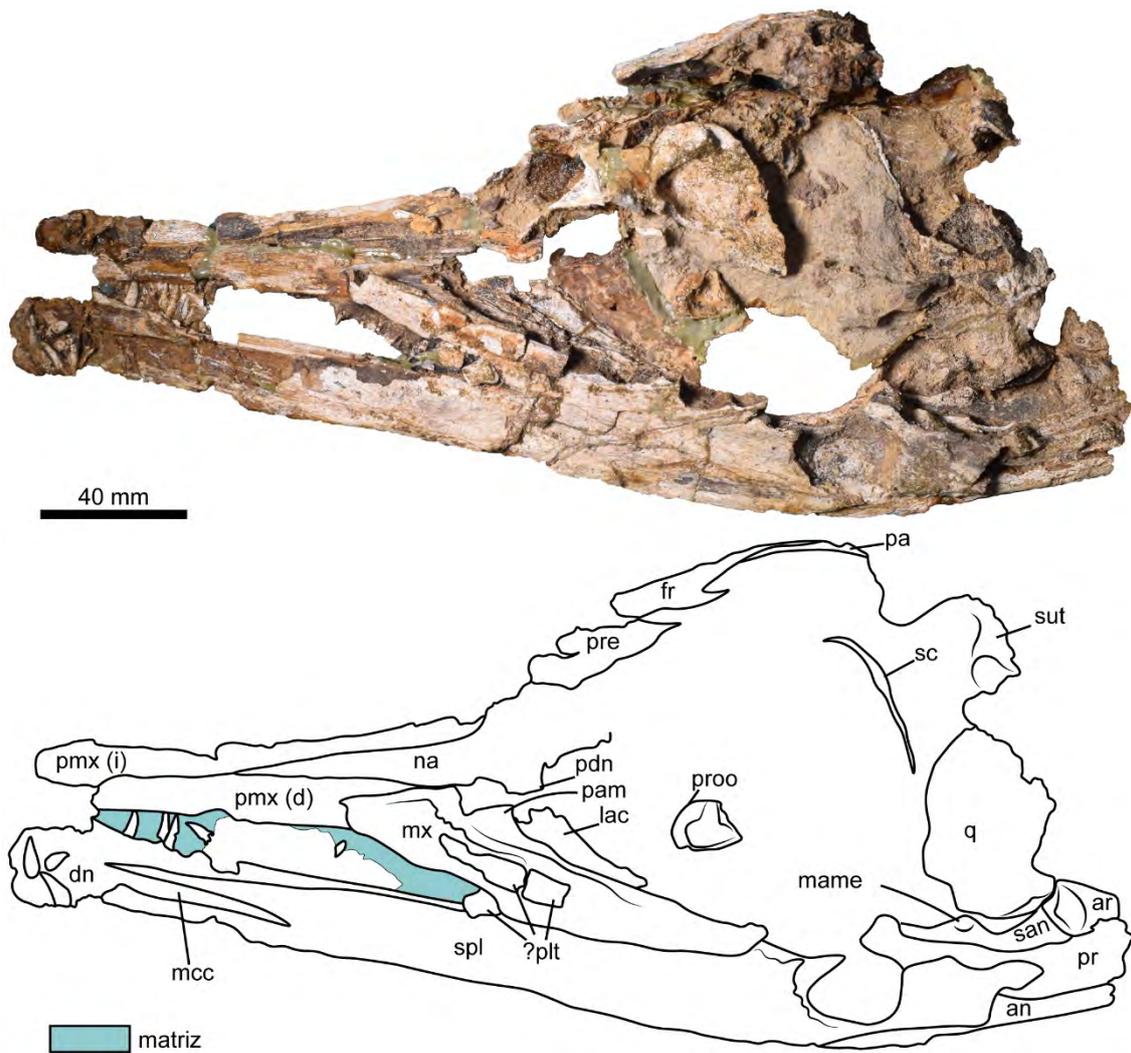
**Figura 4.54.** “*Platypterygius*”/*Myobradypterygius hauthali* (MLP-79-I-30-2). **A-D**, laja conteniendo elementos del zeugopodio y del autopodio. Abreviaturas: **cds**, carpal distal; **dga**, dígito accesorio; **dgp**, dígito primario; **I**, intermedio; **R**, radio; **ra**, radial; **U**, ulna; **ul**, ulnar.



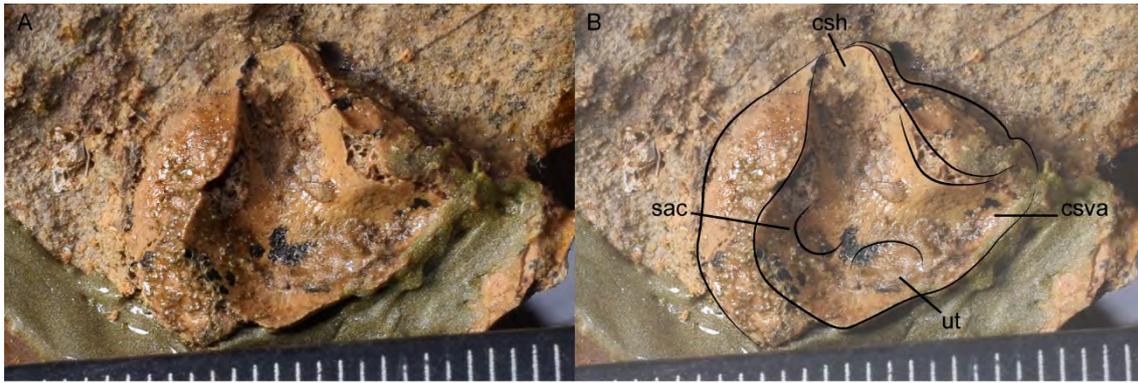
**Figura 4.55.** Miembro anterior de las especies de “*Platypterygius*” que preservan restos apendiculares. **A**, “*Platypterygius*” *americanus* (UW 2421). **B**, “*Platypterygius*” *australis* (QM F10686). **C**, “*Platypterygius*” *platydactylus* (ejemplar perdido). **D**, “*Platypterygius*” *hercynicus* (SMSS “SGS”). **E**, “*Platypterygius*” *ochevi* (ZIN PH 1/71).



**Figura 4.56.** Cf. *Sumpalla* (MLP 83-XI-15-1). **A-B**, cráneo en vista lateral derecha. Abreviaturas: **an**, angular; **ar**, articular; **dn**, dentario; **fr**, frontal; **ju**, yugal; **lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **ne**, narina externa; **pa**, parietal; **pmx**, premaxilar; **po**, postorbital; **pof**, postfrontal; **pre**, prefrontal; **q**, cuadrado; **qj**, cuadrado yugal; **san**, surangular; **sc**, anillo esclerótico; **spl**, esplencial; **sq**, escamoso; **sut**, supratemporal.



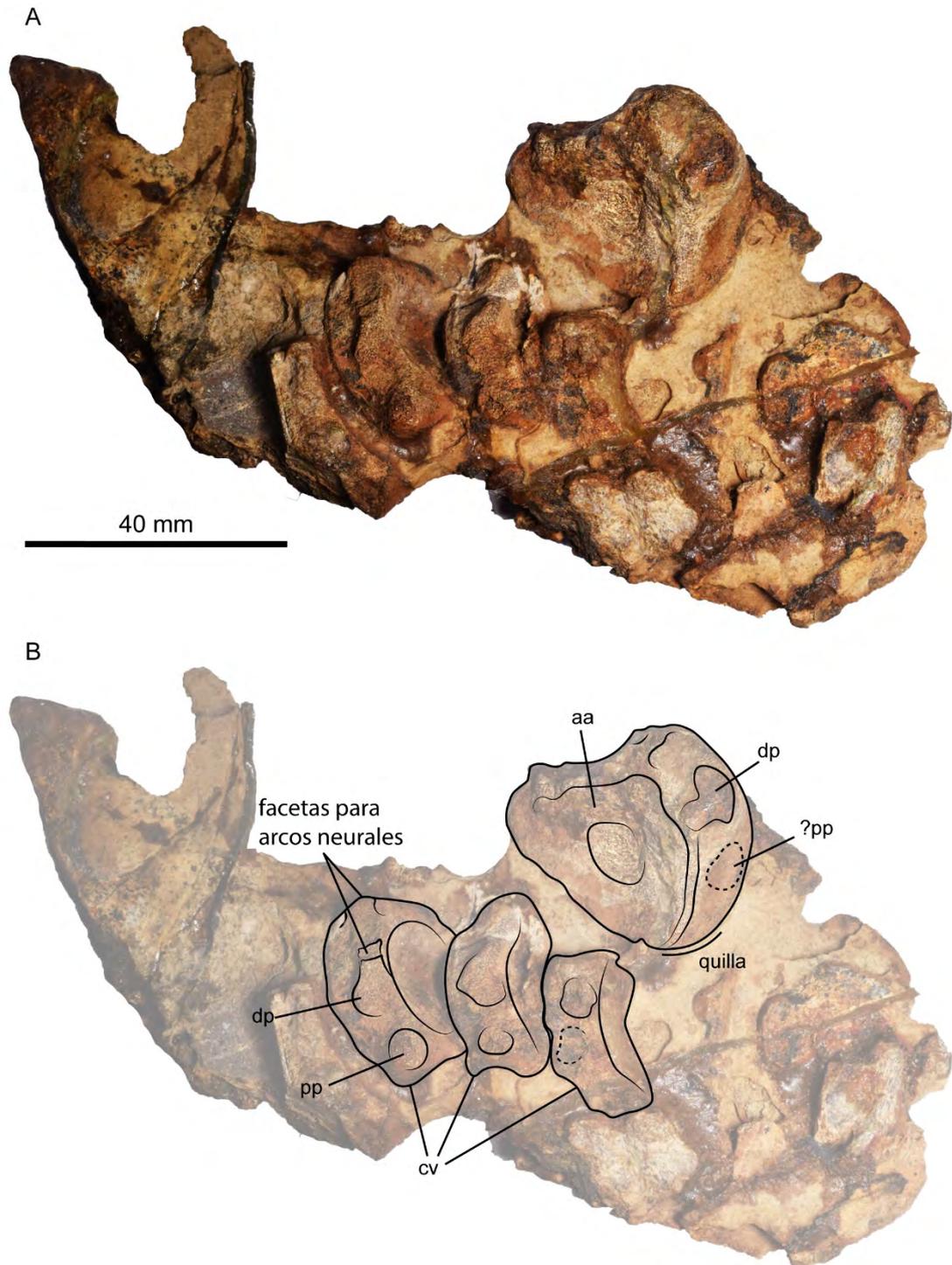
**Figura 4.57.** Cf. *Sumpalla* (MLP 83-XI-15-1). **A-B**, cráneo en vista medial. Abreviaturas: **an**, angular; **ar**, articular; **dn**, dentario; **fr**, frontal; **lac**, lagrimal; **mame**, proceso para la inserción del *Musculus adductor mandibulae externus*; **mcc**, canal de Meckel; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **pa**, parietal; **pam**, proceso ascendente del maxilar; **pdn**, proceso descendente del nasal; **?plt**, palatino; **pmx**, premaxilar; **pr**, prearticular; **pre**, prefrontal; **proo**, proótico; **q**, cuadrado; **san**, surangular; **sc**, placa esclerótica; **sut**, supratemporal.



**Figura 4.58.** Cf. *Sumpalla* (MLP 83-XI-15-1). **A-B**, proótico derecho en vista posterior. Abreviaturas: **csh**, canal semicircular horizontal; **csva**, canal semicircular vertical anterior; **sac**, sáculo; **ut**, utrículo. Escala en milímetros.



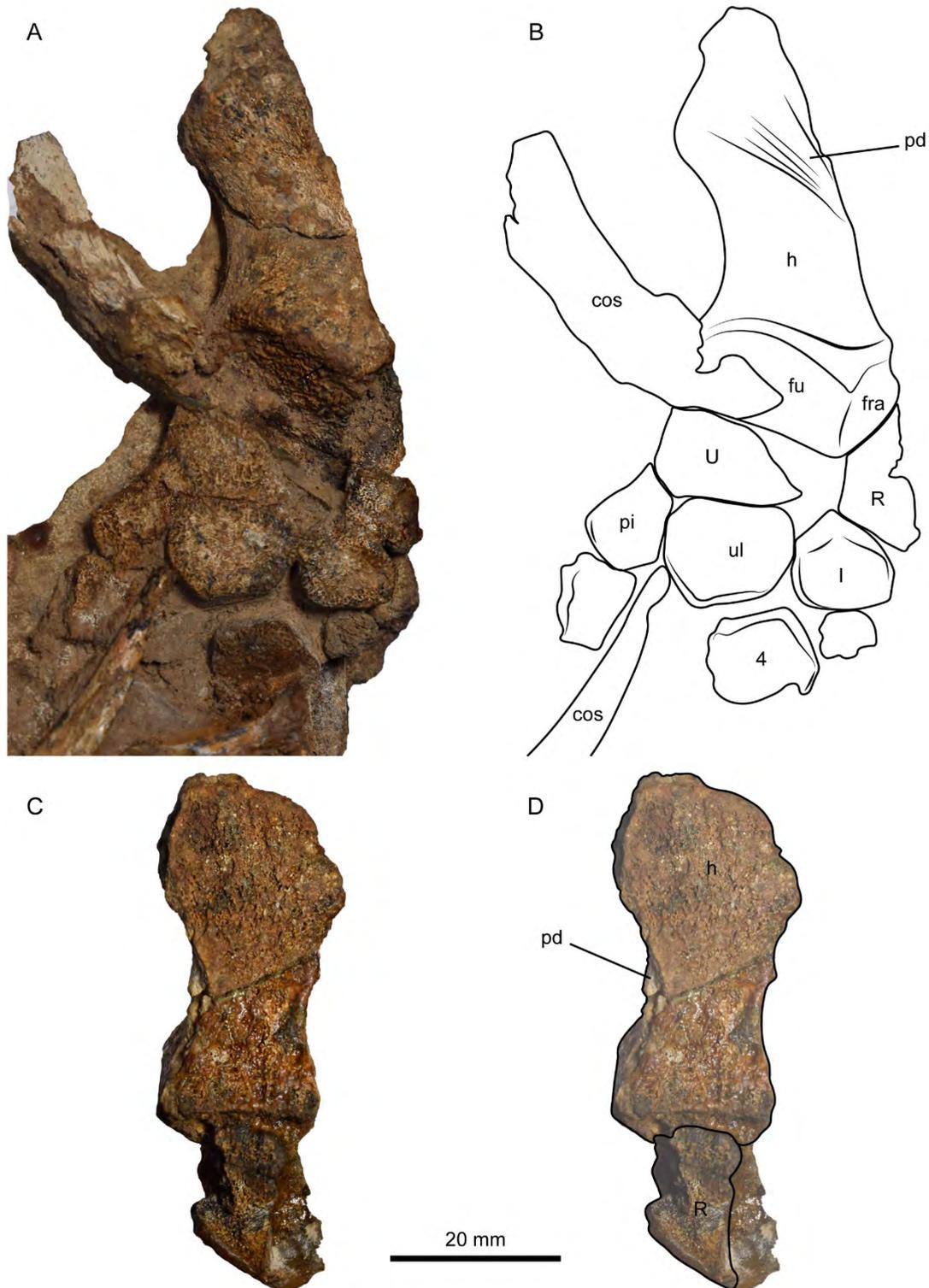
**Figura 4.59.** Cf. *Sumpalla* (MLP 83-XI-15-1). Dientes en el surco alveolar del dentario.



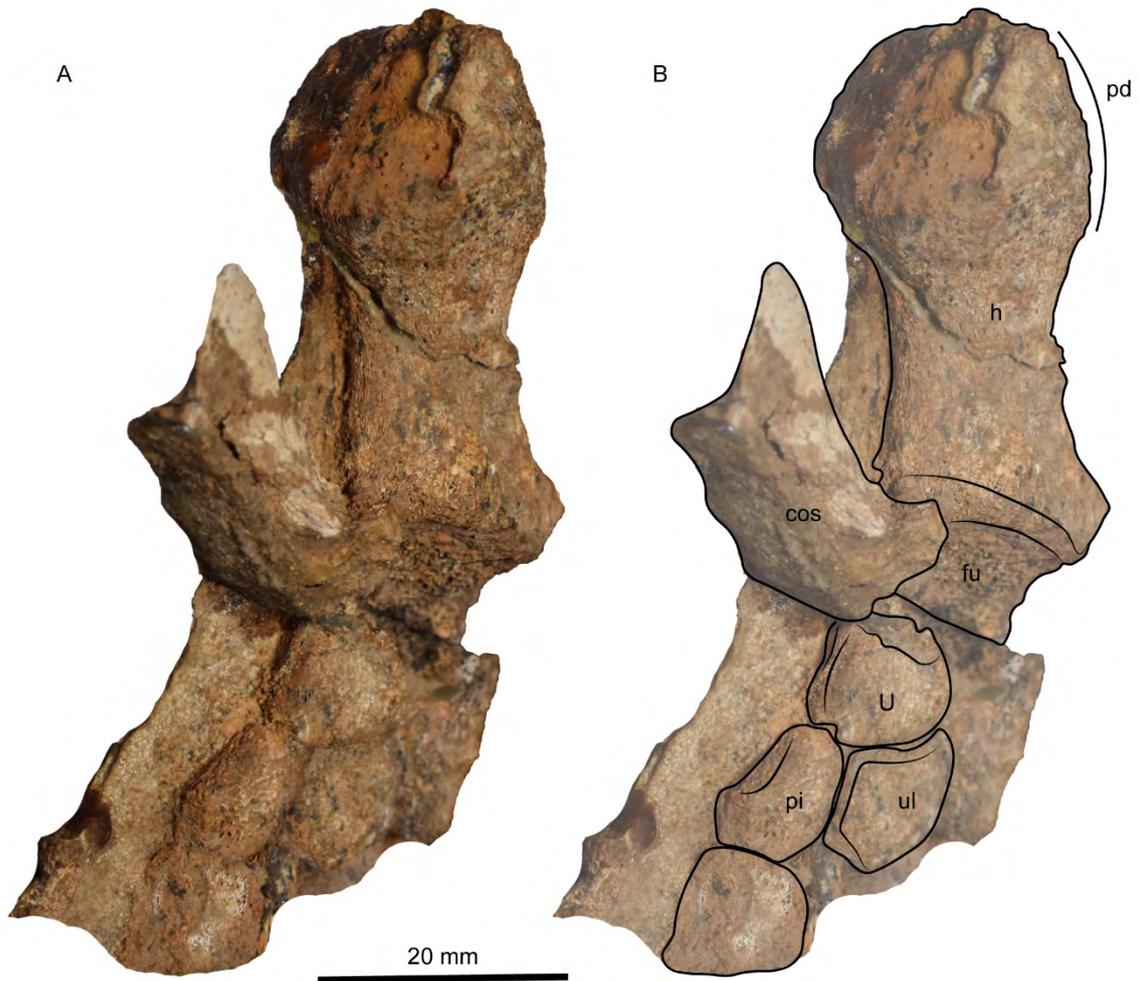
**Figura 4.60.** Cf. *Sumpalla* (MLP 83-XI-15-1). **A-B**, complejo atlas-axis y centros vertebrales cervicales. Abreviaturas: **aa**, complejo atlas-axis; **cv**, centros vertebrales cervicales; **dp**, diapófisis; **pp**, parapófisis.



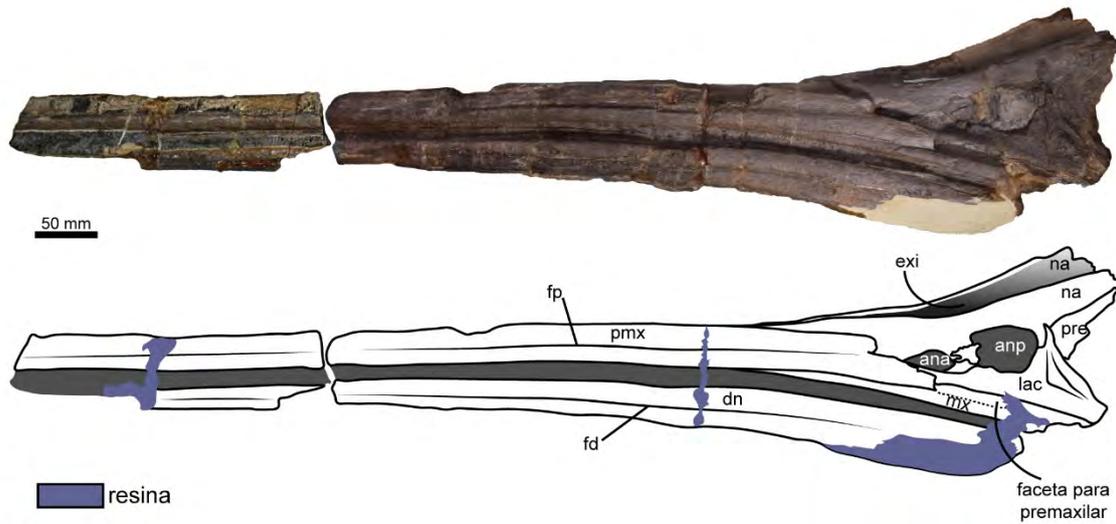
**Figura 4.61.** Cf. *Sumpalla* (MLP 83-XI-15-1). **A-B**, elementos de la cintura escapular articulados en vista ventral. **C**, coracoides derecho en vista lateral. **D**, escápula en vista medial/lateral. Abreviaturas: **cgs**, contribución de la escápula a la fosa glenoidea; **cl**, clavícula; **co**, coracoides; **fco**, faceta para el coracoides.



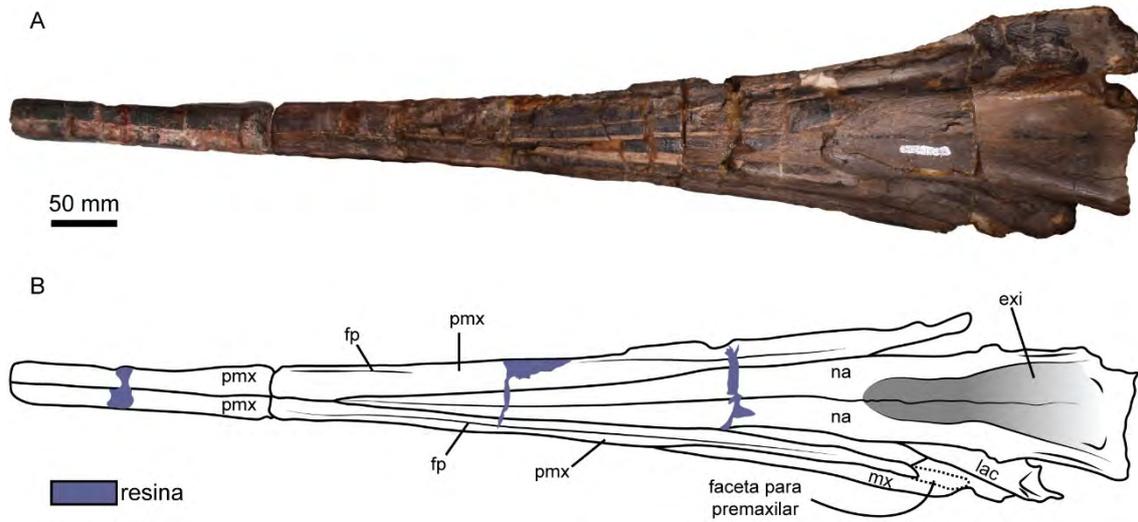
**Figura 4.62.** Cf. *Sumpalla* (MLP 83-XI-15-1). **A-D**, miembro anterior derecho en vistas dorsal (**A-B**) y anterior (**C-D**). Abreviaturas: **cos**, costilla; **fu**, faceta ulnar; **fra**, faceta radial; **h**, húmero; **I**, intermedio; **pd**, proceso dorsal; **pi**, pisiforme; **R**, radio; **U**, ulna; **ul**, ulnar; **4**, carpal distal.



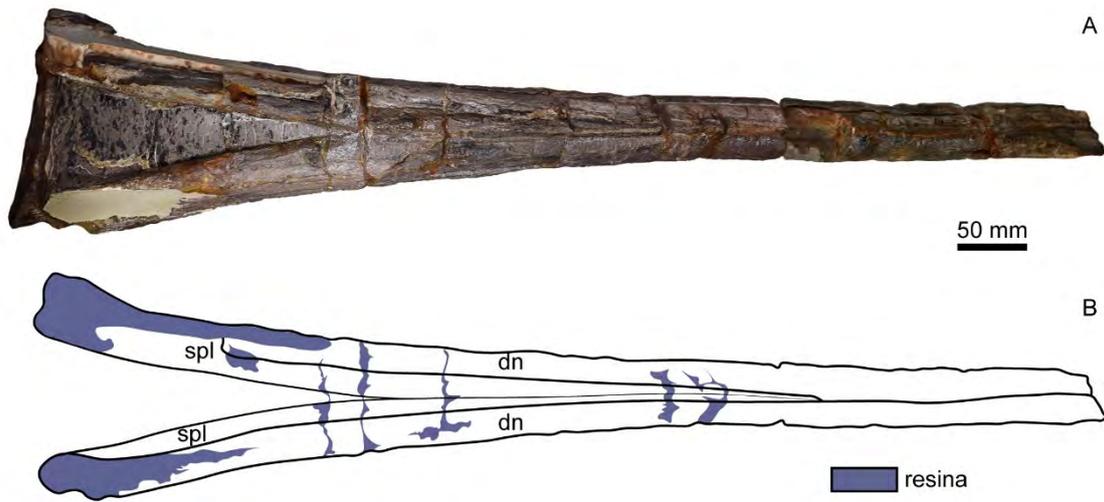
**Figura 4.63.** Cf. *Sumpalla* (MLP 83-XI-15-1). **A-B**, miembro anterior derecho en vista posterodorsal. Abreviaturas: **cos**, costilla; **fu**, faceta ulnar; **h**, húmero; **pd**, proceso dorsal; **pi**, pisiforme; **U**, ulna; **ul**, ulnar.



**Figura 4.64.** Ophthalmosauridae indet. (MLP 85-I-14-1). **A-B**, rostrum y mandíbula en vista lateral izquierda. Abreviaturas: **ana**, abertura nasal anterior; **anp**, abertura nasal posterior; **dn**, dentario; **exi**, *excavatio internasalis*; **fd**, *fossa dentalis*; **fp**, *fossa praemaxillaris*; **lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **pmx**, premaxilar; **pre**, prefrontal.



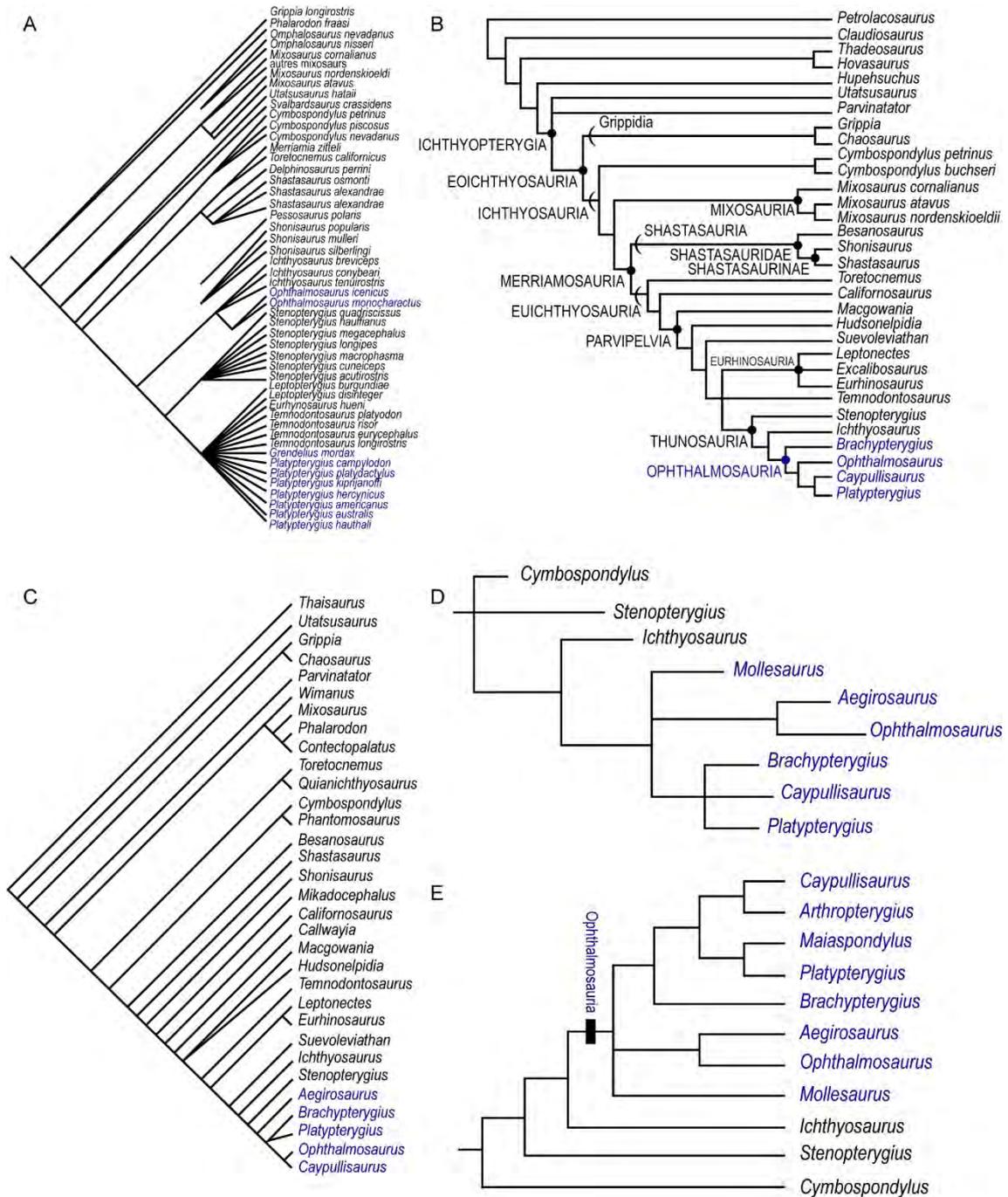
**Figura 4.65.** Ophthalmosauridae indet. (MLP 85-I-14-1). **A-B**, rostro y mandíbula en vista dorsal. Abreviaturas: **exi**, *excavatio internasalis*; **fp**, *fossa praemaxillaris*; **lac**, lagrimal; **mx**, maxilar; **na**, nasal; **pmx**, premaxilar.



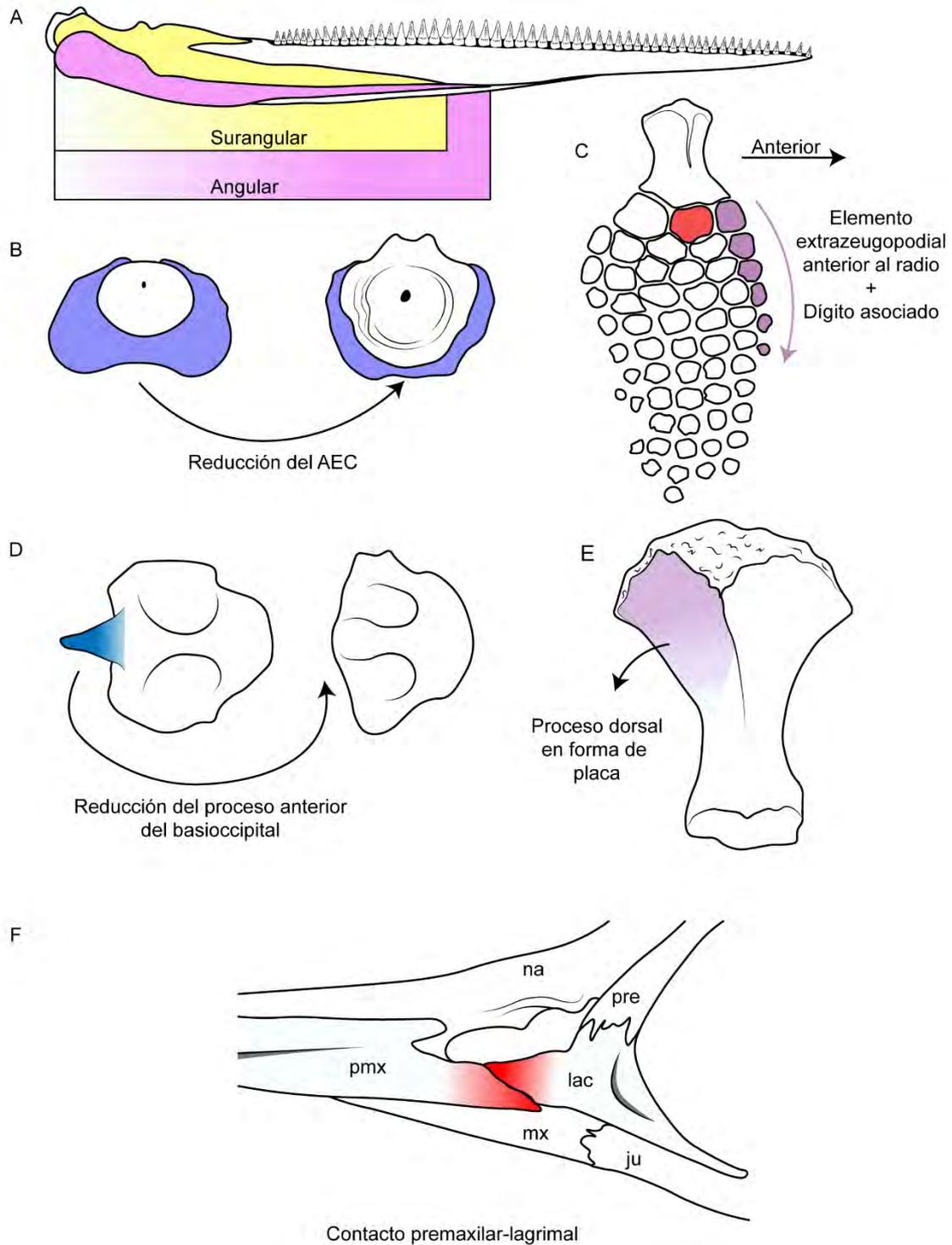
**Figura 4.66.** Ophthalmosauridae indet. (MLP 85-I-14-1). **A-B**, rostrum y mandíbula en vista ventral. Abreviaturas: **dn**, dentario; **spl**, esplenial.

# CAPÍTULO 5: FILOGENIA

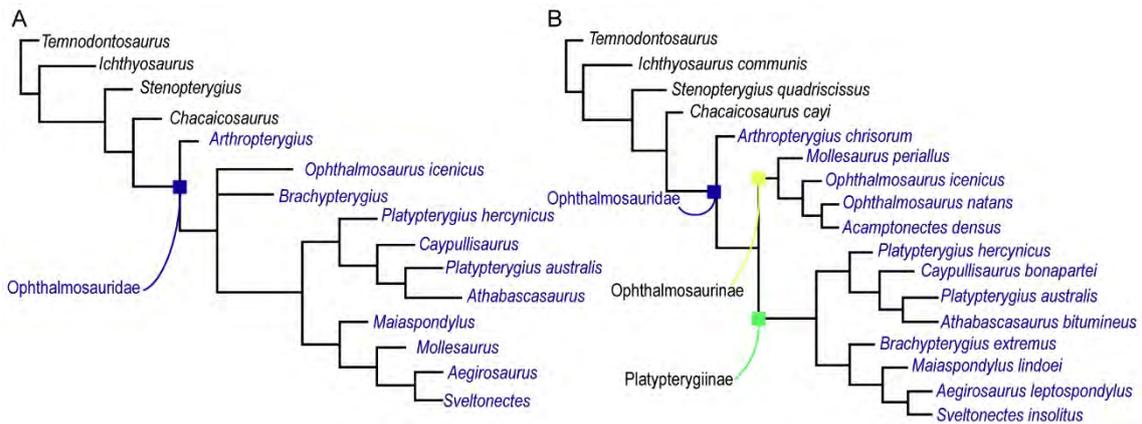




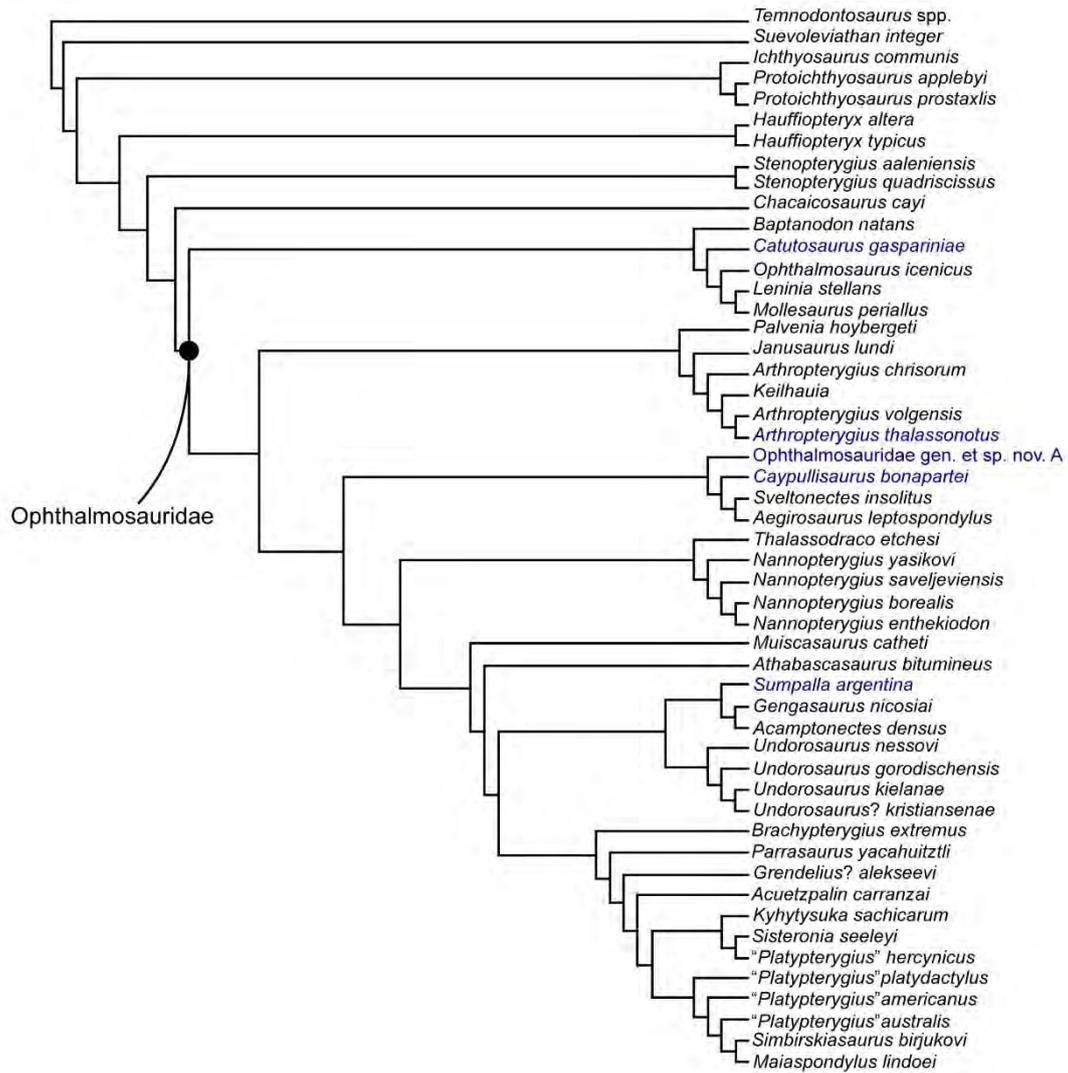
**Figura 5.1.** Hipótesis filogenéticas previas mostrando la posición de los diferentes taxones de ophthalmosáuridos (azul). **A**, Mazin (1982); **B**, Motani (1999a); **C**, Maisch y Matzke (2000); **D**, Fernández (2007a); **E**, Maxwell (2010).



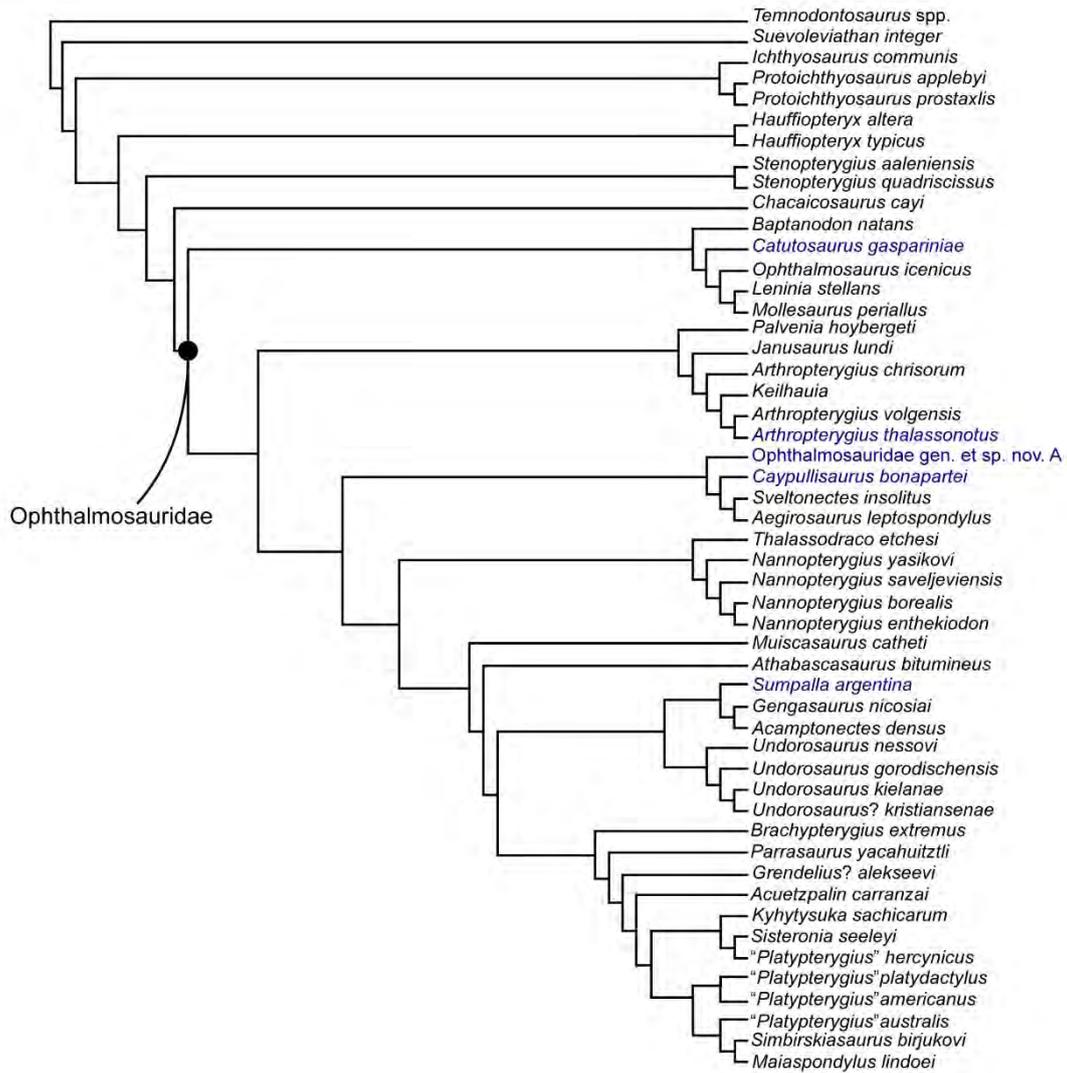
**Figura 5.2.** Caracteres que se han considerado como sinapomorfias de Ophthalmosauridae. **A**, exposición lateral del angular amplia; **B**, área extracondilar reducida; **C**, presencia de elemento extrazeugopodial y un dígito asociado a este; **D**, reducción/ausencia del proceso anterior del basioccipital; **E**, proceso dorsal en el húmero con forma de placa; **F**, contacto premaxilar-lagrimal.



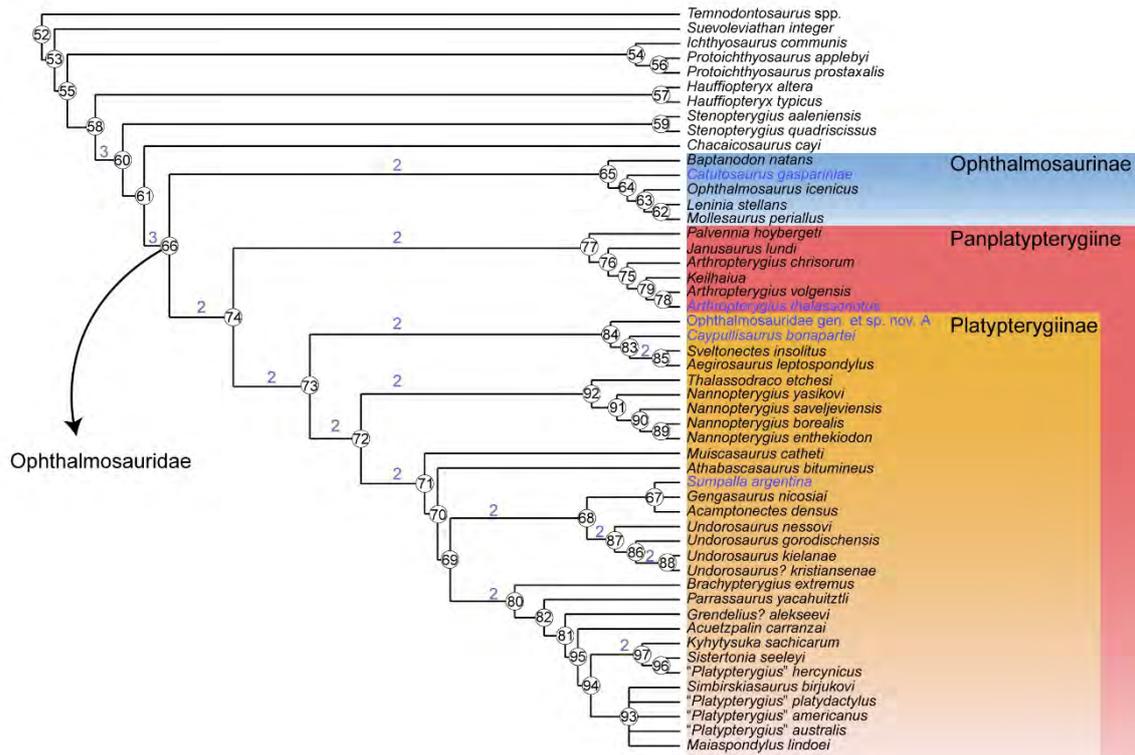
**Figure 5.3.** **A**, Hipótesis filogenética propuesta por Fischer *et al.* (2011a) en la cual se implementan por primera vez caracteres ordenados; **B**, hipótesis filogenética propuesta por Fischer *et al.* (2012) en la cual se recuperan por primera vez los clados Ophthalmosaurinae y Platypterygiinae, y las UTOs son tomadas a nivel específico.



**Figure 5.4.** Uno de los dos árboles más parsimoniosos obtenidos en el análisis filogenético a partir del conjunto de datos construido para esta tesis.



**Figure 5.5.** Uno de los dos árboles más parsimoniosos obtenidos en el análisis filogenético a partir del conjunto de datos construido para esta tesis.



**Figure 5.6.** Árbol de consenso estricto mostrando los nodos (números en círculos) y los grandes grupos recuperados dentro de Ophthalmosauridae. Los valores de soporte de Bremer >1 se colocaron en azul por encima de las ramas.

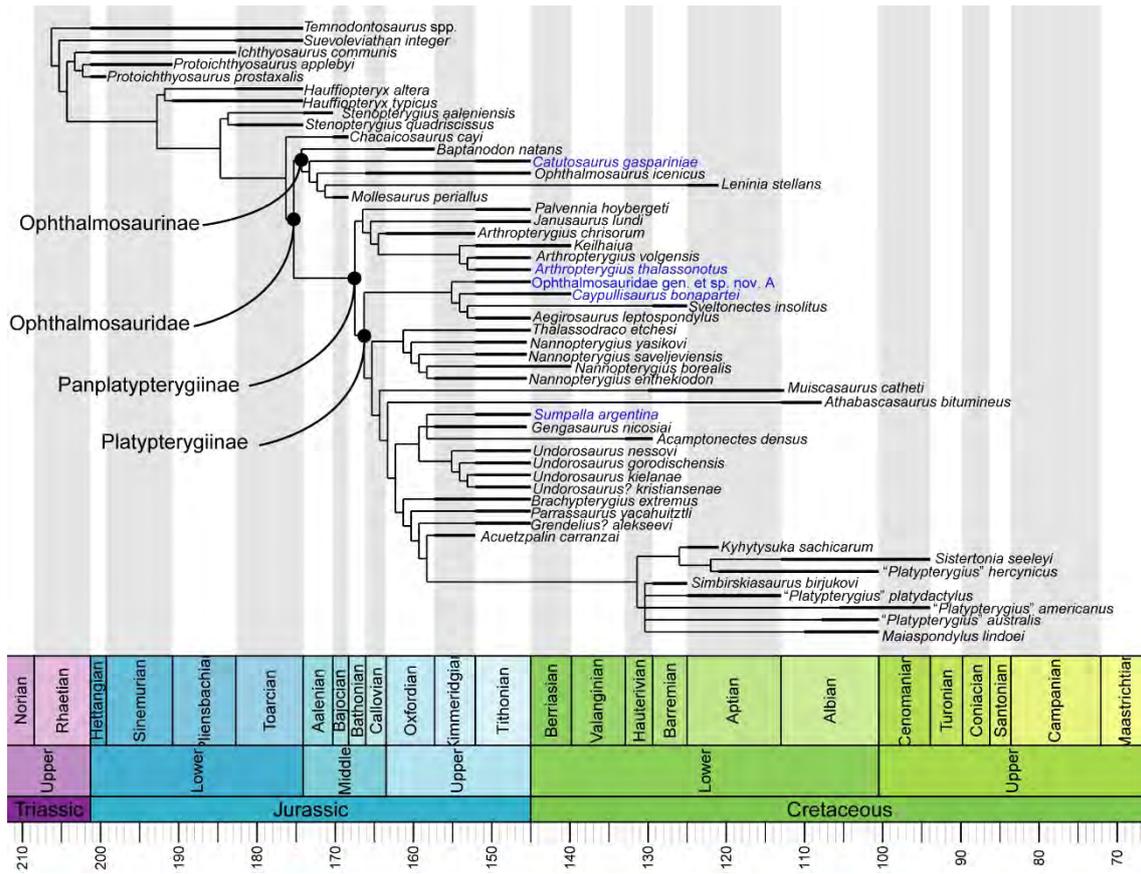
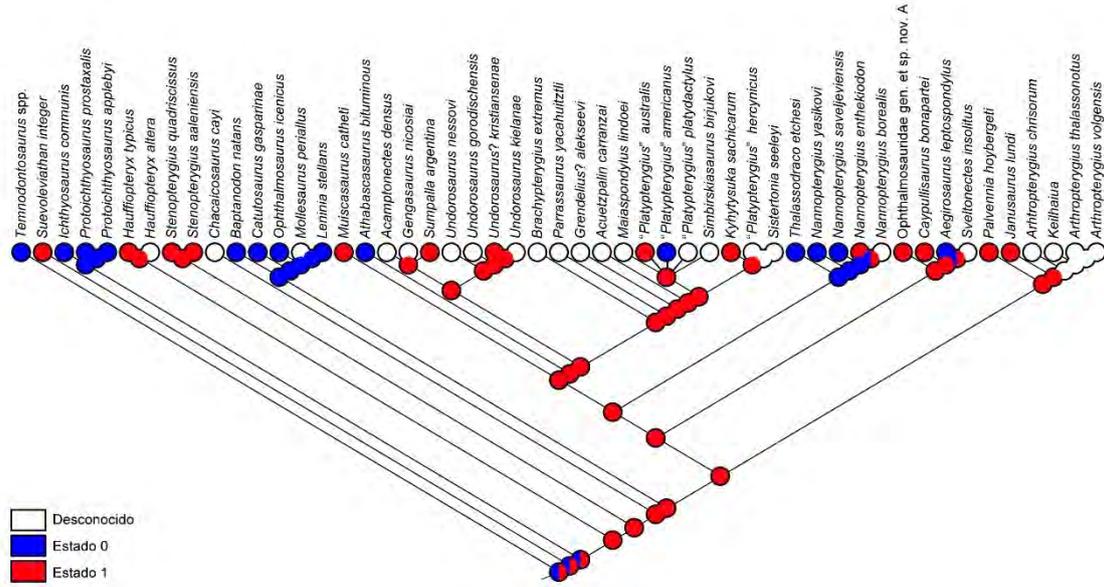
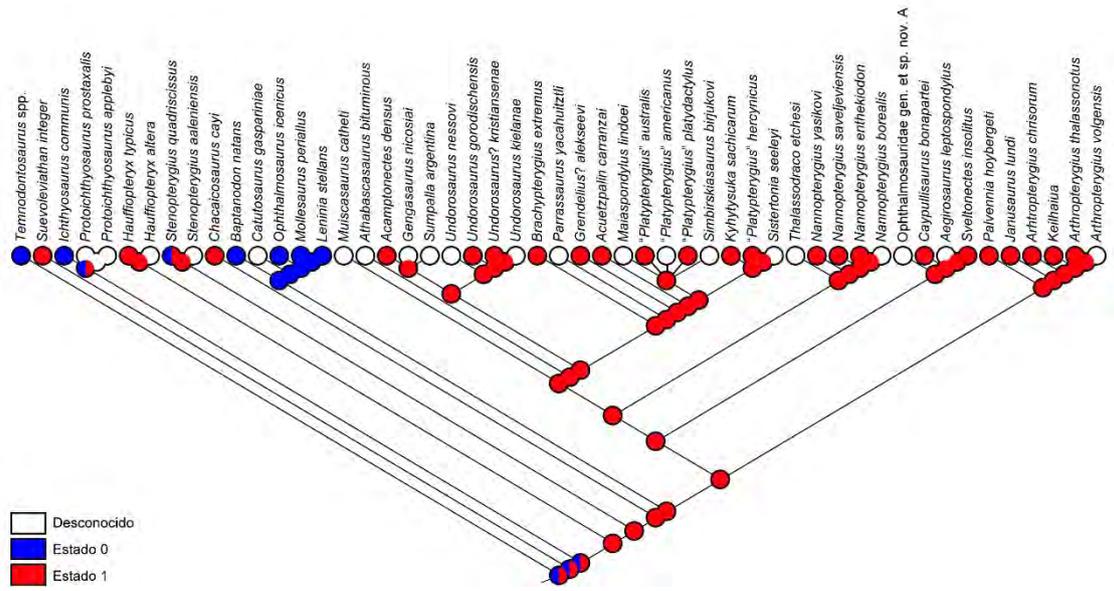


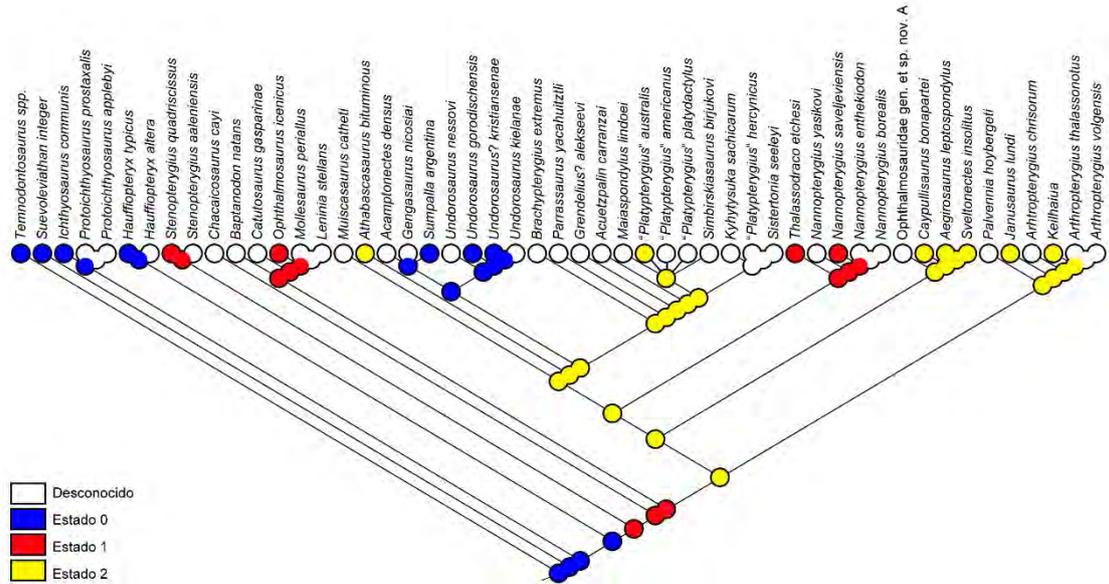
Figura 5.7. Árbol de consenso estricto calibrado temporalmente.



**Figura 5.8.** Reconstrucción de estados ancestrales de caracteres para el carácter n° 34 (contacto en vista lateral entre postorbital y supratemporal; estado 0 =ausente, estado 1= presente).



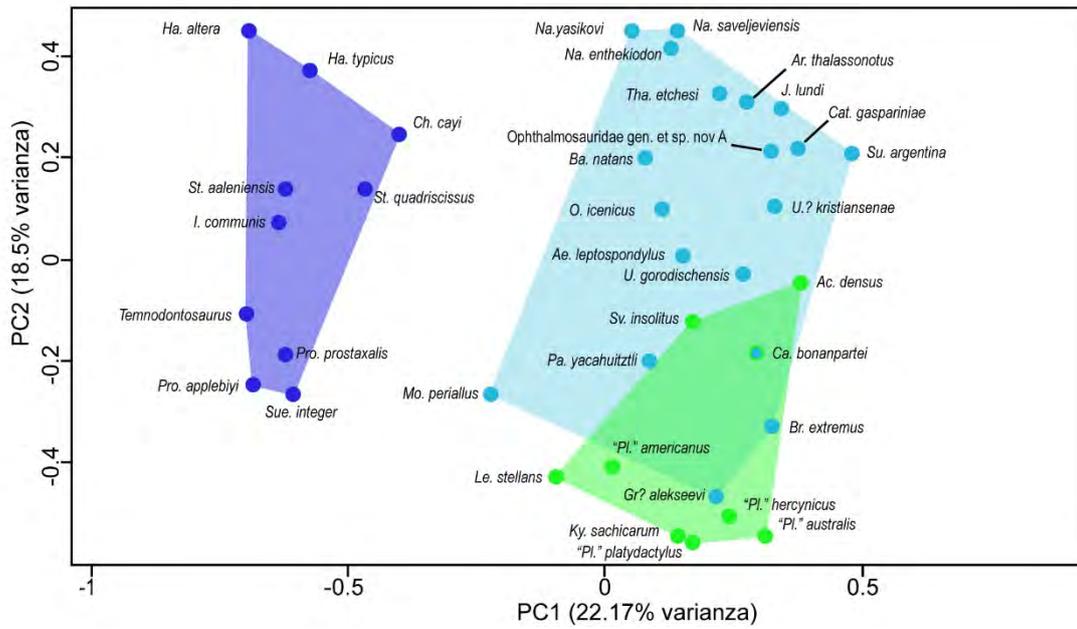
**Figura 5.9.** Reconstrucción de estados ancestrales de caracteres para el carácter n° 55 (muesca ventral en el área extracondilar del basioccipital; estado 0= presente, estado 1= ausente).



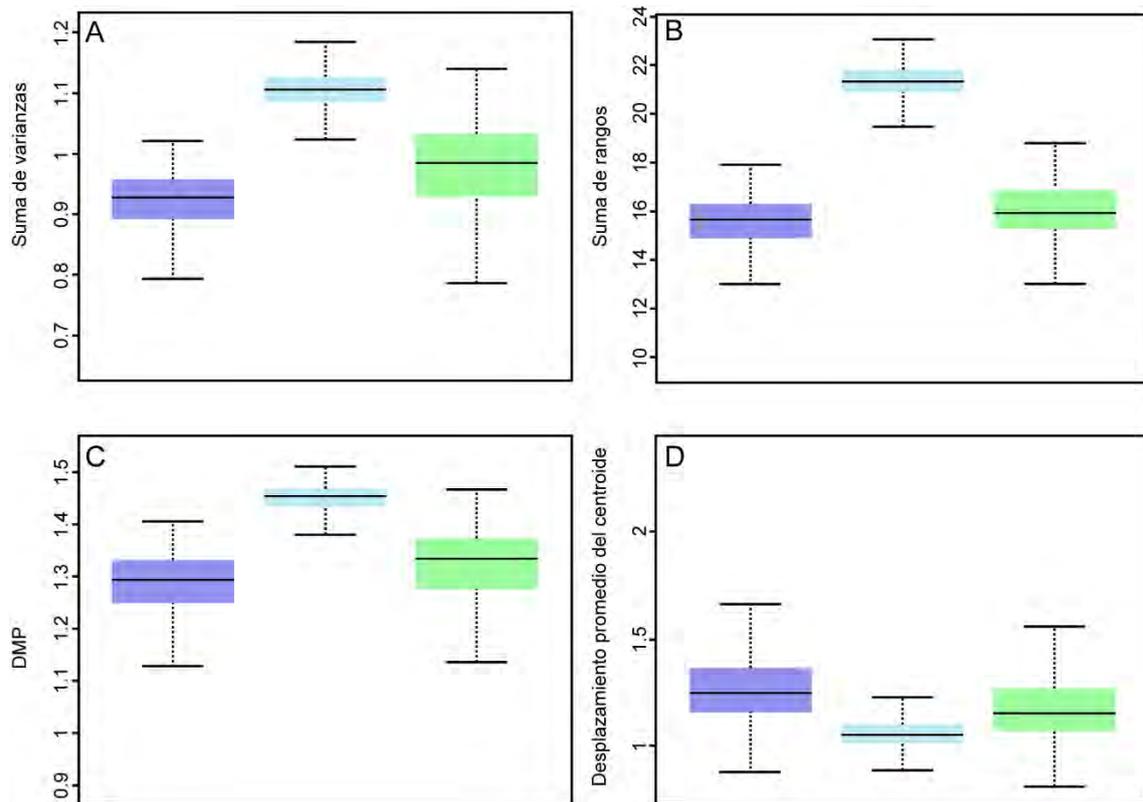
**Figura 5.10.** Reconstrucción de estados ancestrales de caracteres para el carácter n° 123 (fusión del isquion y el pubis; estado 0= ausente o presente sólo proximalmente, estado 1= presente pero manteniendo el foramen obturador, estado 2= presente y completa).

## CAPÍTULO 6: DISPARIDAD

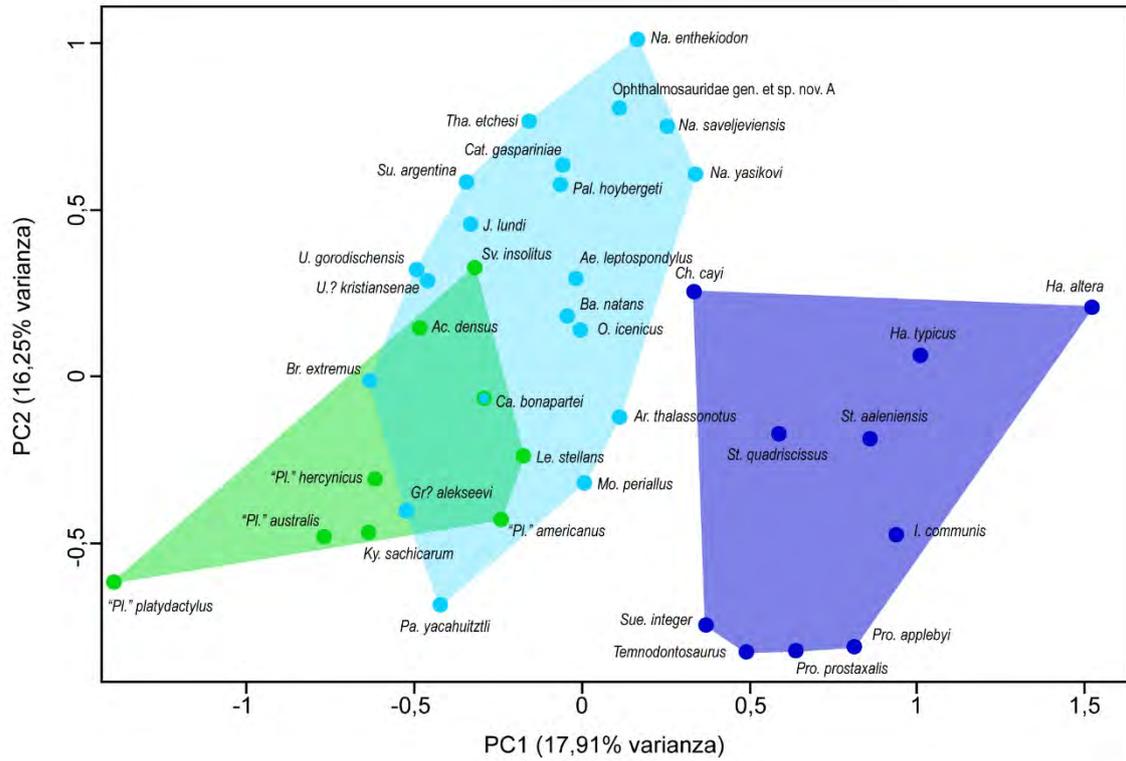




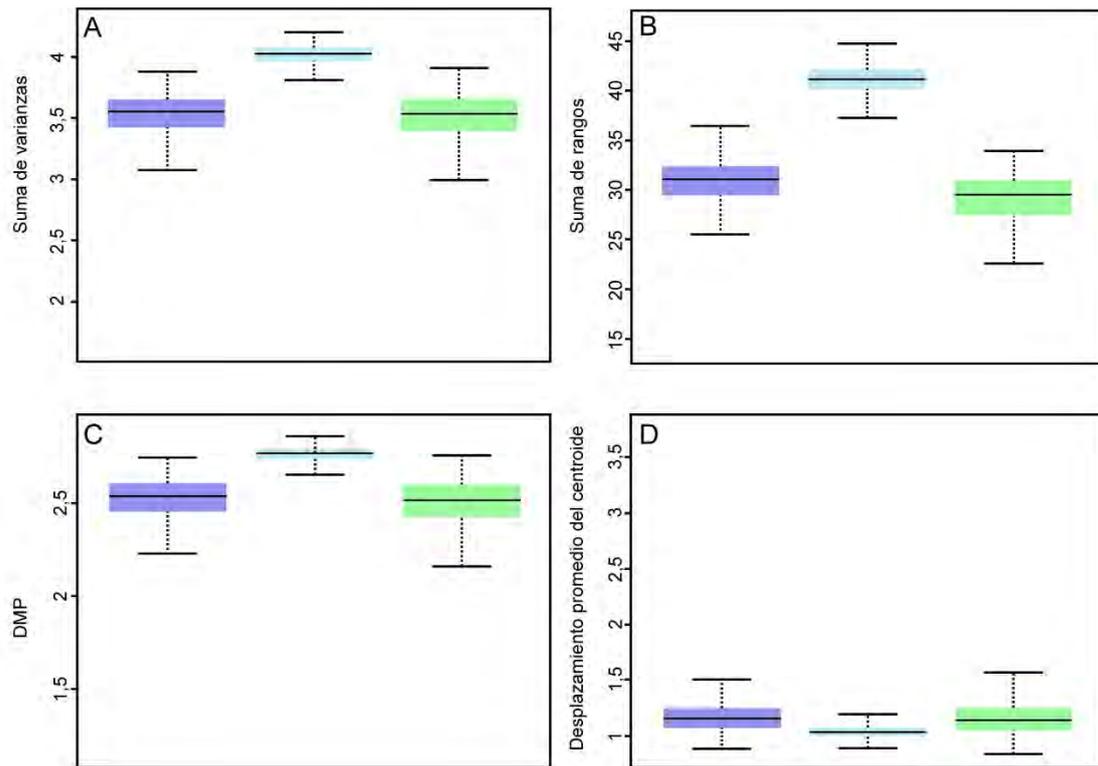
**Figura 6.1.** Morfoespacio ocupado por neoictiosaurios no-ofthalmosáuridos (azul), ofthalmosáuridos jurásicos (celeste) y ofthalmosáuridos cretácicos (verde) generado a partir del conjunto de datos para el esqueleto completo.



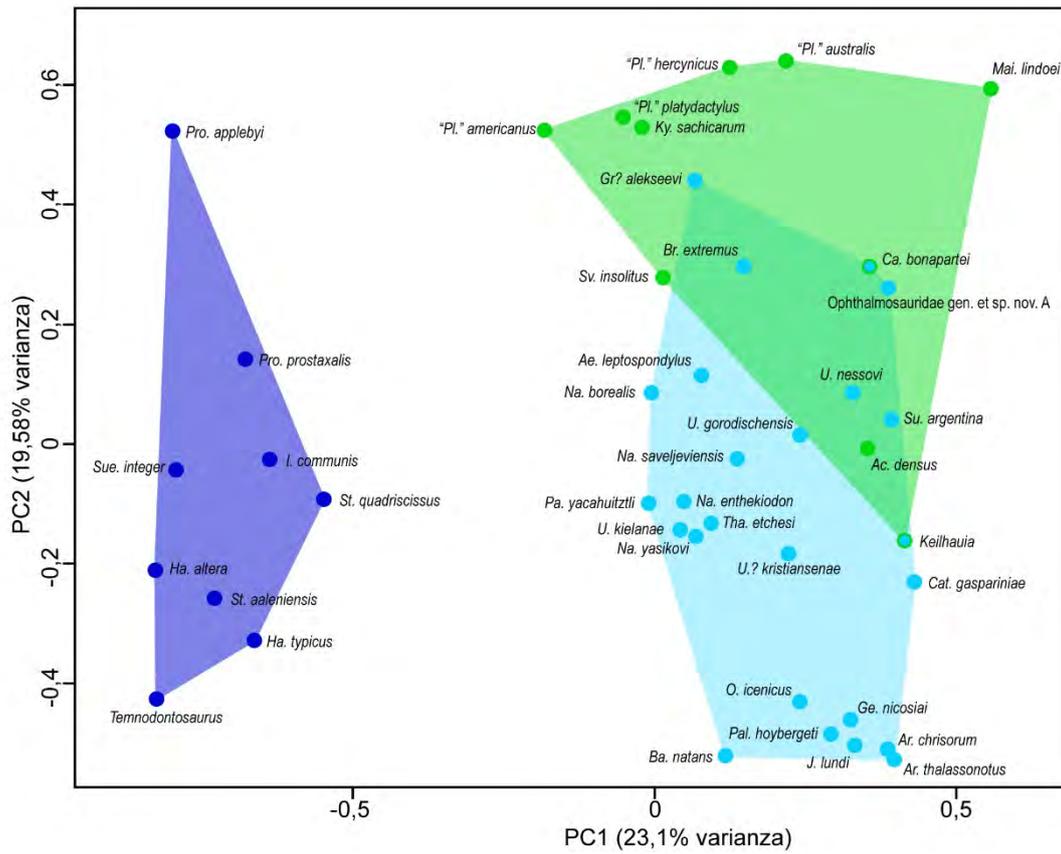
**Figura 6.2.** Métricas de disparidad calculadas a partir del conjunto de datos completo: Neocitiosaurios no-ofthalmosáuridos (azul), ophthalmosáuridos jurásicos (celeste) y ophthalmosáuridos cretácicos (verde).



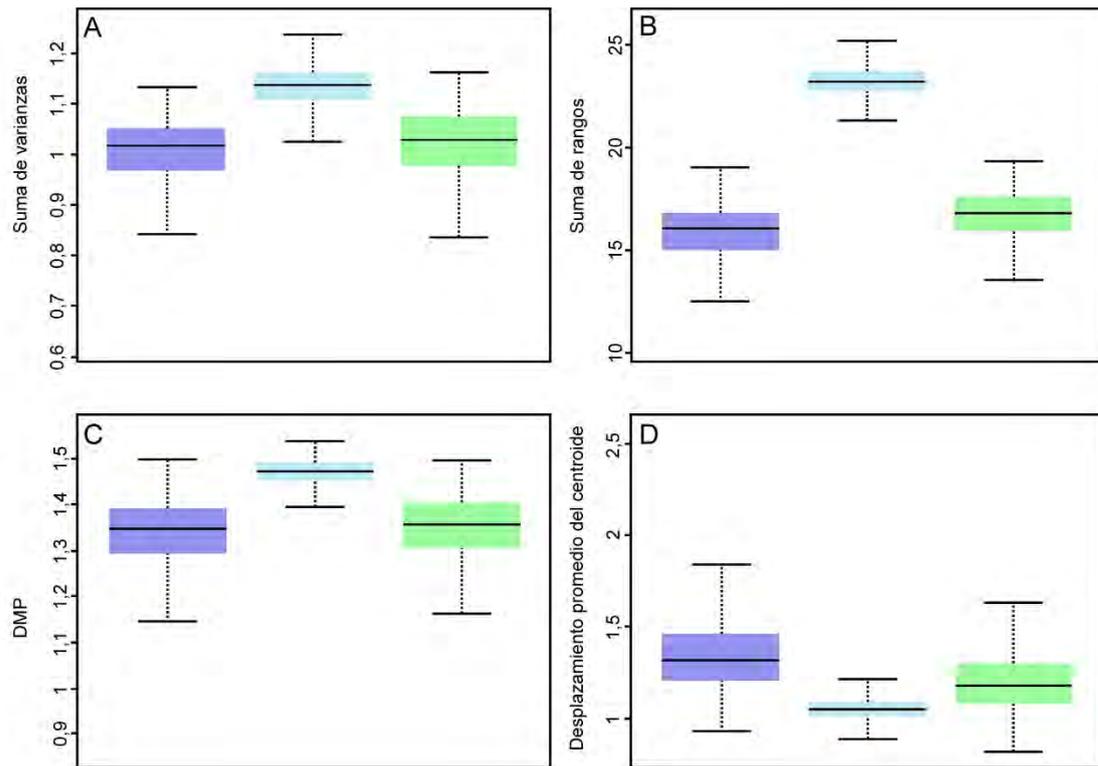
**Figura 6.3.** Morfoespacio ocupado por neocynodonts no-oftalmosáuridos (azul), oftalmosáuridos jurásicos (celeste) y cretácicos (verde) generado a partir del conjunto de datos cráneo-dentales.



**Figura 6.4.** Métricas de disparidad calculadas a partir del conjunto de datos cráneo-dentales: neoictiosaurios no-ofthalmosáuridos (azul), ophthalmosáuridos jurásicos (celeste) y ophthalmosáuridos cretácicos (verde).



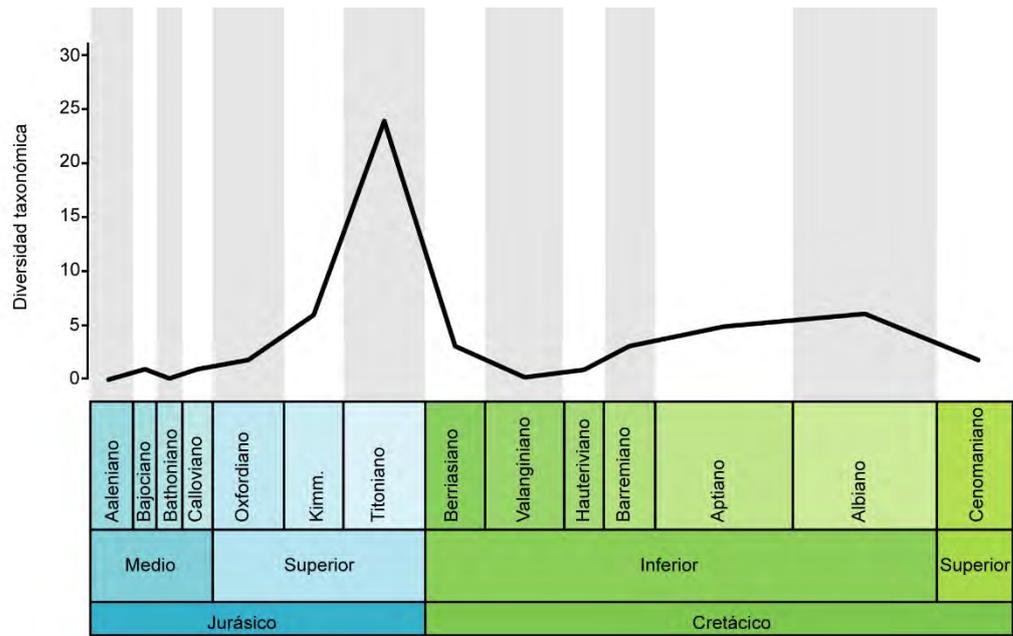
**Figura 6.5.** Morfoespacio ocupado por neoictiosaurios no-oftalmosáuridos (azul), oftalmosáuridos jurásicos (celeste) y cretácicos (verde) generado a partir del conjunto de datos post-craneales.



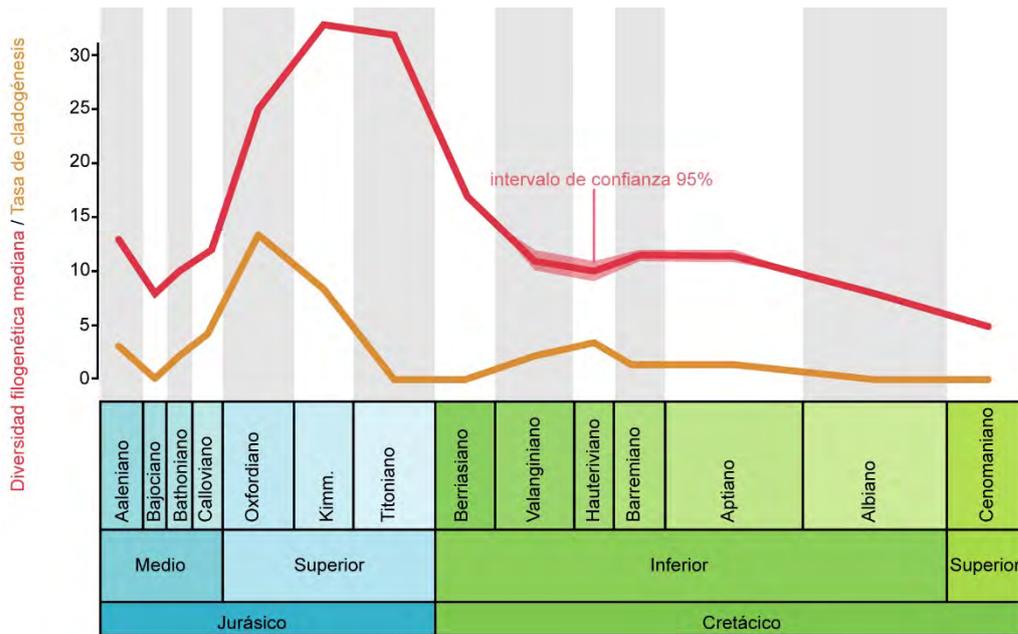
**Figura 6.6.** Métricas de disparidad calculadas a partir del conjunto de datos post-craneales: neocitiosaurios no-ofthalmosáuridos (azul), ophthalmosáuridos jurásicos (celeste) y ophthalmosáuridos cretácicos (verde).

# CAPÍTULO 7: DIVERSIDAD

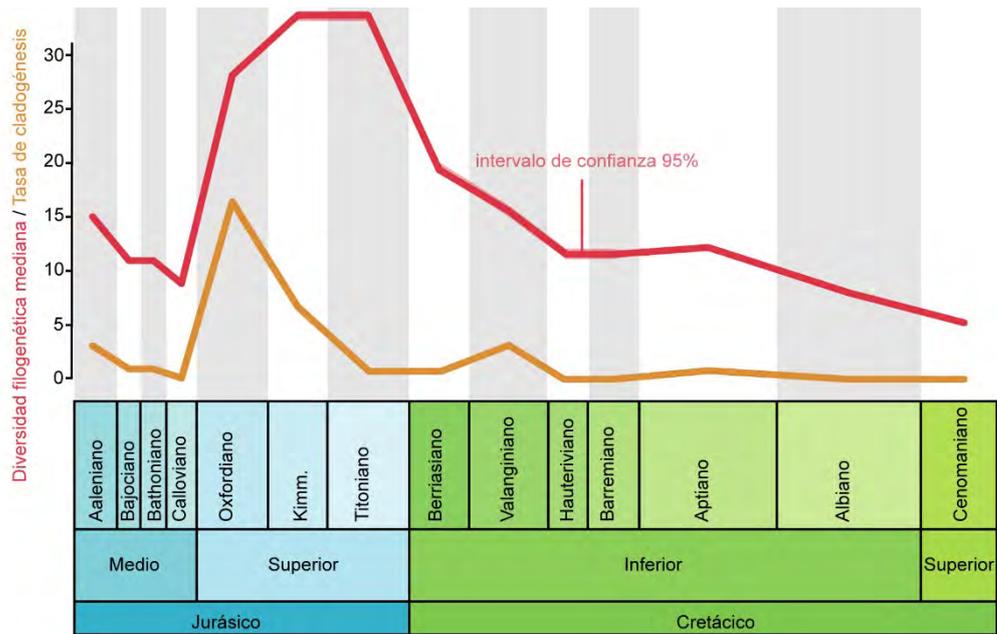




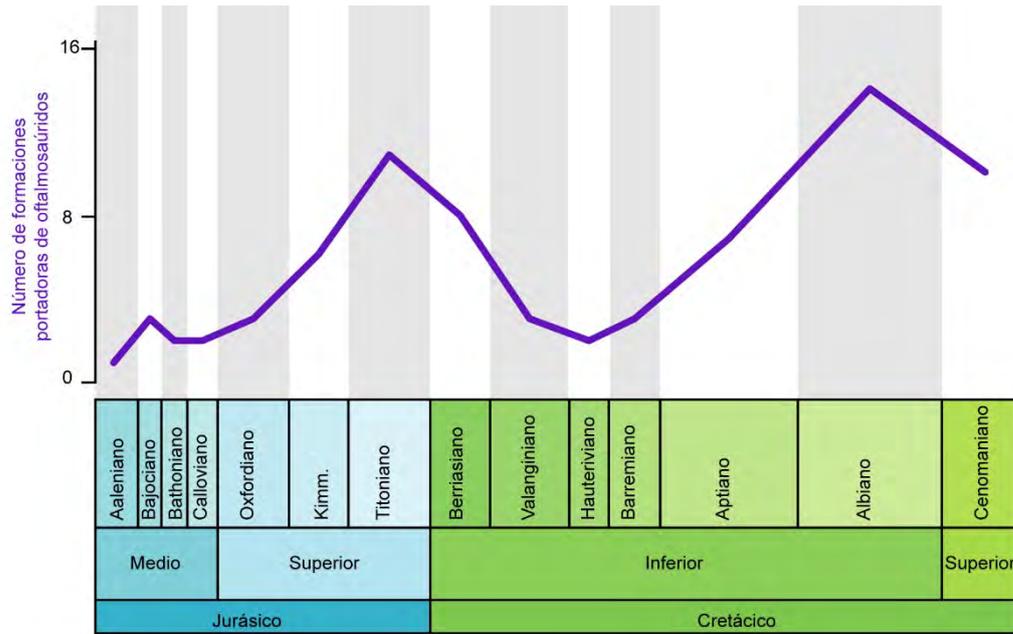
**Figura 7.1.** Curva de diversidad taxonómica de los Ophthalmosauridae.



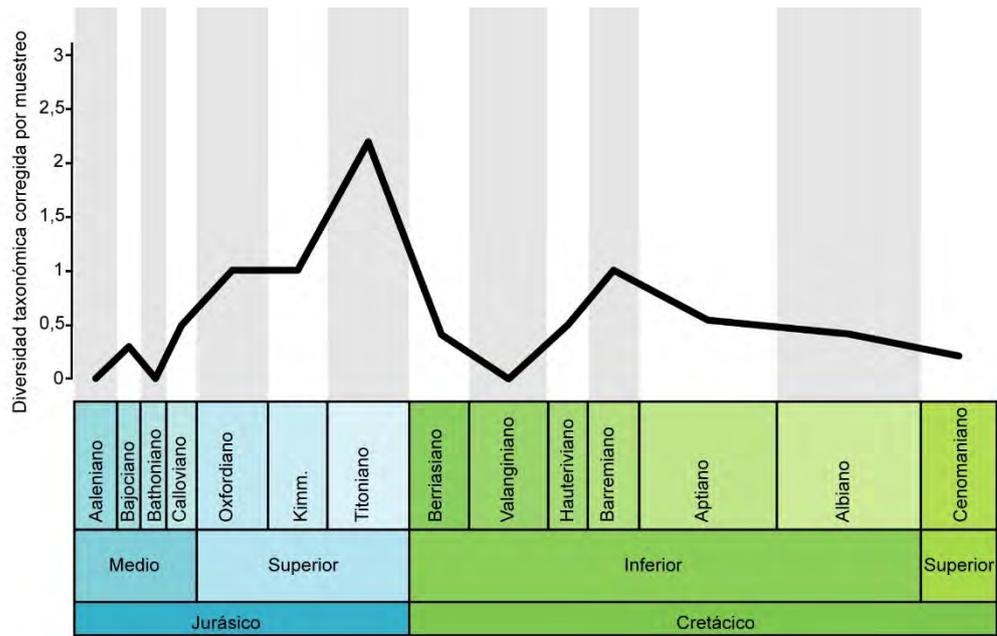
**Figura 7.2.** Curvas de diversidad filogenética (rojo) y tasa de cladogénesis (naranja) obtenidas implementando el método de calibración “mínimum branch length” (mbl).



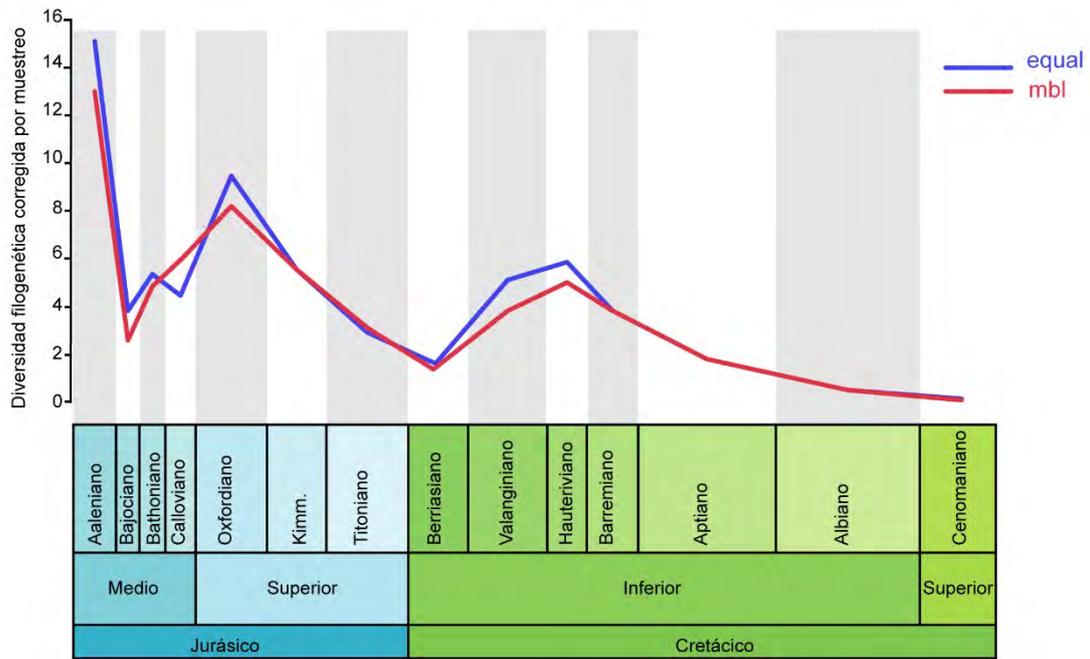
**Figura 7.3.** Curvas de diversidad filogenética (rojo) y tasa de cladogénesis (naranja) obtenidas implementando el método de calibración “equal”.



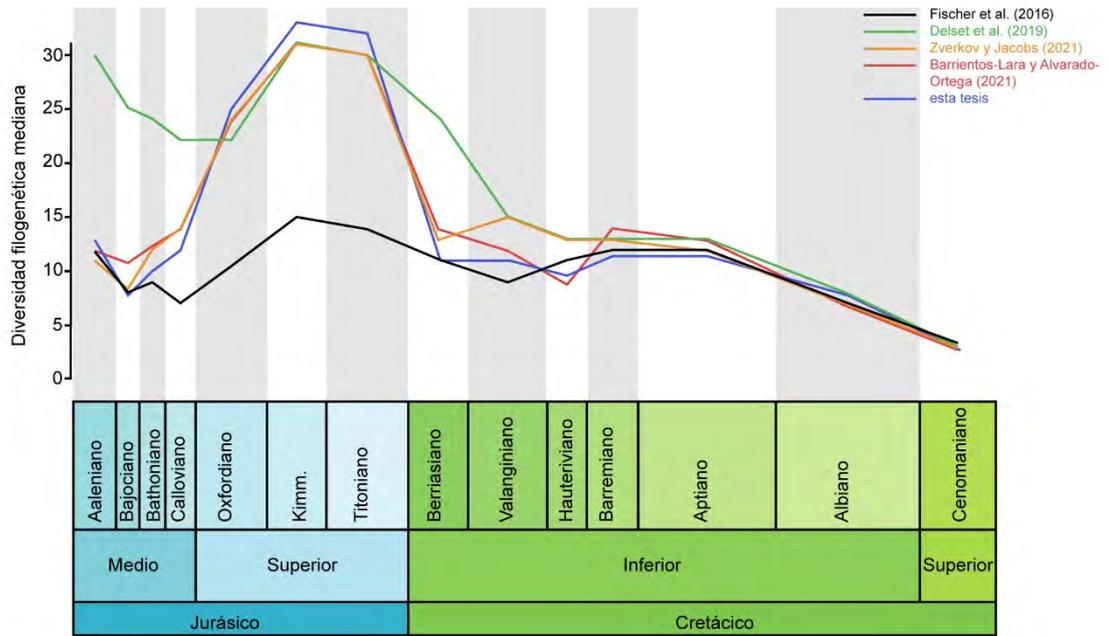
**Figura 7.4.** Curva mostrando el número de formaciones geológicas portadoras de restos de ophthalmosauridos en el mundo.



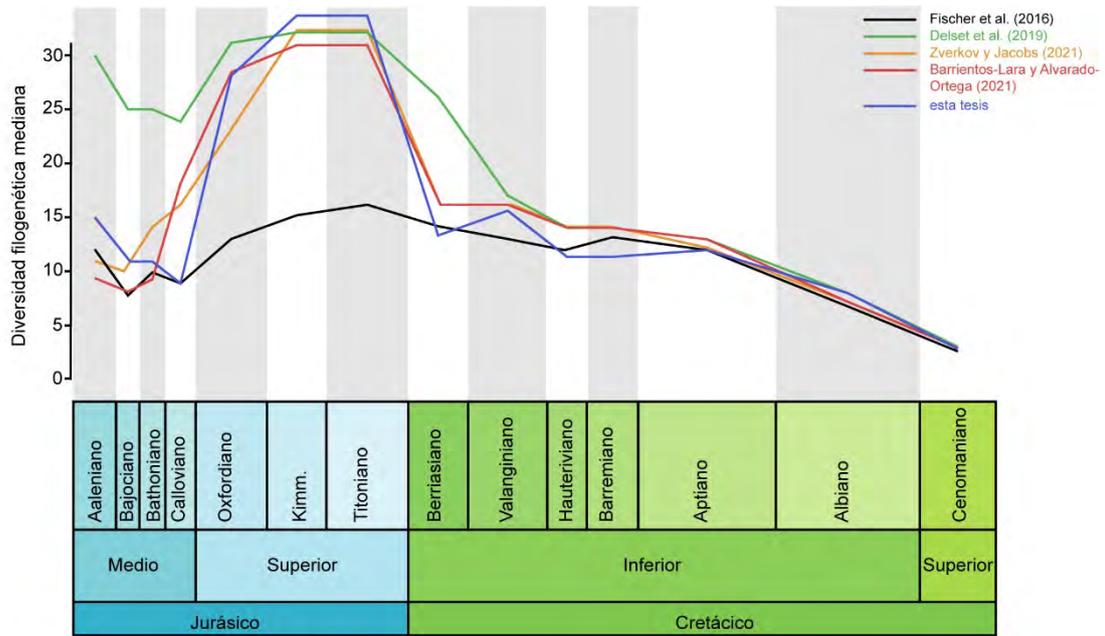
**Figura 7.5.** Curva de diversidad taxonómica corregida por muestreo.



**Figura 7.6.** Curvas de diversidad filogenética corregidas por muestreo bajo los dos métodos de calibración temporal.



**Figura 7.7.** Curvas de diversidad filogenética calculadas a partir de las más recientes hipótesis filogenéticas bajo el método de calibración “mínimum branch length” (mbl).



**Figura 7.8.** Curvas de diversidad filogenética calculadas a partir de las más recientes hipótesis filogenéticas bajo el método de calibración “equal”.

# APÉNDICES



**Apéndice 1. Matriz filogenética implementada en el análisis cladístico del capítulo 5.**

**Temnodontosaurus\_spp.**

0000001000101000000001[01]00001001000000000010000000000100100?1?000100  
0100000011100?0000001101000010000??00000000000010001000000000000

**Suevoleiathan\_integer**

00000010?11010002000010000000?1001?0100010????10?01?1?1???0??0???00????  
?1?11100?0?20001?00101010?0---00000000000110100001000?00000

**Ichthyosaurus\_communis\_**

000000101111100000000001000002000000100110100001100100000110000110010  
000000110[0 1]000000011010001100001000010000001100101011010100000

**Protoichthyosaurus\_prostaxalis**

01000?101111?000[01]000000010010010000101001111??10010?????????1?00010  
?0100?00?1?0?100??????0010?0?100011?01100000?00110100?11?0???000

**Protoichthyosaurus\_applebyi**

0??00????111100000000000100???1?00??1?1?????????????????????????????  
1??01?0??0?0?????????0?????0?110000?00110100?11?????????

**Hauffiopteryx\_typicus**

1000011011110000[01]100100[01]100000101101001011110????000101?0001?011?1  
100000??001?1010001011020010000001?01000000?00010101000011000000

**Hauffiopteryx\_altera**

10000????111?0001[01]?11011100000101?000?10?????????????????????????????  
??????01?1????0?1000?0100?00100?0100?0?0001000?000?????????

**Stenopterygius\_quadricissus**

10010110?111100010000000101000100100000001000000000011[0 1]0000100??01  
10?0?00001100000000011110?01011100001010000001010001101100?00000

**Stenopterygius\_aaleniensis**

10?1????010?0001000010?01?0?1001?0011????????????????????????????????  
????????0??1120?01111?0000?000000?01010?0100???????????

**Chacaicosaurus\_cayi**

1?0??11010?0000?11??????0?????0?????0000?01?0000110001??????????????  
?01?00?0000??1??????????00??0?00001010001100?0?0?????

**Mollesaurus\_periallus**

1101?0100?10?00000000100000100????11?1010000??10000001010010?0110010??  
??00????00?100???2??

**Ophthalmosaurus\_icenicus**

0101101011101010000011001010101000111011000000[01]00011010000000111101  
0000000001110001[0 1]00111010010010000011002100101102111100101100010

**Baptanodon\_natans**

01?1111001110001110000001010101000110011?0?00?????1?0?00?00?00?010010  
?100?1010?0?1000?010001110001011002100101112?11100?????????

**Catutosaurus\_gasparinae**

1101?11001?0?120?1??000101?????011?01?????????????????????????????10  
?1?1000??0?1?1010?100[1 2]1?010111021?0?21101111?10?????????

**Acamptonectes\_densus**

1?011????0??0????????????????????????????1110001000110110011001101010?1010?  
?11?10??1100?100100100100??11?111001011??1?1???????????

**Leninia\_stellans**

?????????11?1????00?01000101000121?00?0?0?????1?1?000?1?????010?????

????10?0??

**Arthropterygius\_chrisorum**

??0112200111100????????????????10?  
??????0111?1?010011??????11102110001112?11100??11001??

**Arthropterygius\_thalassonotus**

?????01111?1??31?0?????????0?????00?0?11110100122001111010001??010011  
10????????????????1????????????1110211000?11??1110??????????

**Arthropterygius\_volgensis**

????????????????????????????011????????11110?0012????????????0111????????10?  
??????0?01??010010?????0????????????????????????11001??

**Janusaurus\_lundi**

11?????00?11?1??01100001110?1?1?01011211??1??0????2?011?????????0?011?????  
1????102001????1010011?????0?011002110001112?1110?2011001??

**Palvennia\_hoybergeti**

11111101?1101?0110000??1?0101001?1121??0?000?0?2200111120100101111011  
0010011100001????10100000200??11002100001102?1110??????????

**Keilhaiua\_**

110?1????????????????????????????????????1011000?12210111120??1??011?????10  
0?????000??10000100100??0111121100011??1?1??2011001??

**Brachypterygius\_extremus\_**

01111?100?00010000000110010?1??00??1?000?00101011210110001000100011011  
11101111010?????1010?10??????11010001?11101111111??????????

**Grendelius?\_alekseevi\_**

01111?????0?????0??00?0?0????????????????11000010012101100010?????010?????0  
?1?????010??101011000011111010001021101020110??????????

**Caypullisaurus\_bonapartei**

?????????01111[12]00000001000[01]?101001??0100?0?0?????1?0?1????0?????????0  
11?1??0??10?01?0??1010110110?0101101210001111221011121110?111

**Ophthalmosauridae\_nov\_1001111001110?????1?00?0012?????011?0211000000???**  
????????????????????????00?1111?????1????????????11012100001111?1011???  
???????

**Aegirosaurus\_leptospondylus\_**

00011????110111000001100101?101100?10011????????????????????????????????  
?0??10????????1?????????00011000001?011111111120?100111

**Undorosaurus\_gorodischensis\_**

10111????????1?????1??0??100????????1100?1100110011002?1?0000011110  
?0000??10000101??101001000001??11111000?111?0?010?001100?1?

**Undorosaurus\_nessovi\_**

????????????????????????????????????0100011001????????1????????????111?  
?100?0?01??010?100000??11?1110001111011111?????????

**Undorosaurus?\_kristiansenae**

0101?????00111101111?110010?????01??0?00?0????10011001111?1??0?011?????  
??0111??0?0?0??101000001001111010100001111011100001100111

**Undorosaurus\_kielanae**

01011??01????????????????????????1?00????????????????????????????  
?????01????1??0?0000??1101000000111011100??11001??

**Nannopterygius\_enthekiodon**

110110101????010?????????1010?0?1??0?0?010?????1011100?1?????????????1  
001?1110?0??11200011110??1101000010111??11100??110111?

**Nannopterygius\_saveljeviensis\_**

????01??11??010?00????1?10112000?1?01?0101000?1?200110011??01101110  
11?01101?11100001??112000111100?111011100101110?1111?11110111?

**Nannopterygius\_yasikovi**

????????111?0101000101?1100102000?1?????01??0011200110001??0110?????1?  
0001?1110000??112000011100111101110010?1?0?111??????????

**Nannopterygius\_borealis**??  
??  
??

**Gengasaurus\_nicosiai**

??  
??100?0?????1??????1?0??11?00[1 2]1?0?001?1?1??????????????

**Sveltonectes\_insolitus**

10111??10110102001?011??0?0110210??11?0??000?000012011100011????????????  
?110??10?0?00?11110101121100011010000??101111111211100111

**Maiaspondylus\_lindoei**

11111?????1??7311?01?10??0????????????????????????1?01?0????????????????????  
??111111?0021112220111??11111??

**Platypterygius\_australis**

0111101010001132200101100021001101101200111001100121011002101010101001  
10101111101010011110001101101??11111000001111220111211101111

**Playpterygius\_hercynicus**

011?1????0??0????1000??????10110????[01]0001000?????21111?2?0?00100100??  
1?111?1?0??10??111001?100211??011011000002111120111??111?11?

**Platypterygius\_americanus**

101?1????0111?[23]?10000?00001?0?1?00???200?????????21????????????????  
???01110?01101?11??????1201???11010000002110?011??110?0??

**Platypterygius\_sachicarum**

01111??11010?10211000100??01101?01101?00?0?01?????2?1?1??0?00????????  
1111110?0?????10??1??101??1101[0 1]000?01?1??0110??????????

**Platypterygius\_platydactylus**

0??01011002?0?1?0?????????010?????01  
1??10?0110??1001?001111??1101000000111?220110??????????

**Athabascasaurus\_bituminous**

11111????000?1????01?11????0112000?21111?1?????????21?????0?0?????0110????  
????1????1??1?1?????????1????????????????????????????2011?????

**Muisacasaurus\_catheti**

1?11?????0?1?1201000?1?01?00?01??1?21?1?????????????21?????????????????11?0??  
01111??000?1??

**Acuetzpalin\_carranzai**

00111??0????????????????????11001?????????1?01?1002210111001?????011??????  
????????010??10111?????10?111????0000??1??1?1??????????

**Simbirskiasaurus\_birjukovi**

0111?????010?1311010010??0????????????????????????????????2????????????????  
??

**Sistertonia\_seeleyi**

01111??110?0111012111?1020??0001010?111??  
?????????0????????????????????????00??????????????????????

**Sumpalla\_argentina**

??0?????????0?[23]?1?1??0?0??11101111?000?????????10?1?????????????????01101??  
0??0??1??0??01?01?????????0111?111100101101111100011011??

**Thalassodraco\_etchesi**

11?11????1100110000011110100102000?11011????????????????????????????????1?1?????  
????10?0?00?0?1000?0111000111?0111001011???1?10?10????????

**Parrasaurus\_yacahuitzli**

0??11????011100210001????0?10?110????????????????????????????????1??011?????0?  
11110?0010?1?1?100?011??01100000100111?111110????????

;  
proc /;

**Apéndice 2. Listado de caracteres empleados en el análisis filogenético**

Los caracteres que aparecen con un asterisco (\*) al final del enunciado son aquellos que se adicionaron al listado de caracteres empleados por Campos *et al.* (2020). Un doble asterisco (\* \*) indica que ese carácter ha sido modificado de su versión original. Tres asteriscos (\* \* \*) indican un carácter nuevo.

**Caracteres dentales**

- 1- Estriación de la corona: presencia de profundas crestas longitudinales (0); el esmalte de la corona presenta crestas sutiles o carece de ellas (1). [Druckenmiller y Maxwell 2010, carácter 24].
- 2- Base de la capa de esmalte: pobremente definida o invisible (0); bien definida (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 2].
- 3- Sección transversal de la raíz en adultos: redondeada/circular (0); cuadrangular (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 3].
- 4- Plicidentina: surcos verticales presentes en una posición basal respecto de la corona y apical respecto del osteocemento de la raíz (0); surcos ausentes, esta región del diente presenta una apariencia lisa (1). [Maxwell *et al.*, 2016, carácter 4].
- 5- Surcos apicobasales en la raíz: presentes (0); ausentes (1). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 4]. \*

**Caracteres craneanos**

- 6- *Processus postpalatinis pterygoidei*: ausente (0); presente (1). [Maisch y Matzke 2000, carácter 38].
- 7- Proceso posteromedial pterigoideo: presente (0); ausente (1). [Maisch y Matzke 2000, carácter 35]. \*

8- Proceso ahorquillado sobre la región posterior de la rama cuadrada del pterigoides: ausente (0); presente (1). [Campos *et al.*, 2020, carácter 68].

9- Tamaño de las lamelas pterigoideas: lamella lateral de mayor expansión mediolateral que la lamela medial (0); lamela medial de mayor expansión mediolateral que la lamela lateral (1). \* \* \*

10- Exposición lateral del maxilar: proceso anterior del maxilar largo, con una longitud igual o mayor a 1,5 veces la longitud anteroposterior de la narina externa (0); proceso anterior del maxilar corto, con una longitud igual o menor a la longitud anteroposterior de la narina externa (1). [Maxwell *et al.*, 2012, carácter 2].

11- Exposición lateral del proceso postnarial del maxilar: presente (0); ausente (1). [Maisch y Matzke 2000, carácter 11; Modificado por Maxwell y Cortéz 2020, carácter 11]. \*

12- Tamaño del proceso yugal del maxilar: corto, cubierto lateralmente por el yugal (0); largo, extendiéndose bajo la órbita alcanzando la misma extensión posterior que el lagrimal (1). [Maxwell *et al.*, 2012, carácter 3]. \*

13- Extensión anteroposterior de la porción prenarial de los nasales en vista dorsal: extensa, superando el 40% de la extensión anteroposterior total del rostro prenarial (0); reducida, menor al 40% de la extensión anteroposterior total del rostro prenarial (1). [Maxwell *et al.*, 2012, carácter 4]. \*

14- Proceso descendente de los nasales sobre el extremo posterior de las narinas externas: ausente (0); presente (1). [Fernández 2007, carácter 2].

15- Proceso descendente de los nasales sobre el extremo dorsal de las narinas externas: ausente (0); con forma de espina o punta roma, aparece como una corta protrusión en dirección ventral de los nasales sobre el borde dorsal de la narina externa (1); en forma de espina o gancho, se extiende considerablemente en dirección ventral desde el borde dorsal de la narina externa, sin llegar a dividir completamente las narinas externas en dos aberturas independientes (2); robusto, se extiende en dirección ventral desde el borde dorsal de las narinas externas y las divide en dos aberturas, una anterior y otra posterior (3). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 14] \* \*

16- División completa de las narinas externas: ausente (0); presente, se da por medio de contribuciones iguales de los procesos nasales y los maxilares (1); presente, con la

división dada principalmente por medio de procesos ascendentes de los maxilares que se extienden desde el borde ventral de la narina externa hasta contactar el margen ventral de los nasales (2). \* \* \*

17- Contacto premaxilar-lagrimal ventral a la narina externa: presente e impidiendo al maxilar alcanzar la narina externa (0); presente, aunque el maxilar alcanza la narina externa (1); ausente (2). [Fernández 2007, carácter 0]. \* \*

18- *Processus supranarialis* del premaxilar: presente (0); ausente (1). [Maisch y Matzke 2000, carácter 10].

19- *Processus subnarialis* del premaxilar: termina anteriormente al margen posterior de la narina externa (0); alcanza el margen posterior de la narina externa (1); ausente (2). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 7]. \*

20- Contribución del lagrimal a las narinas externas: presente (0); ausente, el lagrimal es excluido del borde de las narinas externas por el maxilar y/o el nasal (1). [Sander 2000, carácter 10]. \*

21- *Processus narialis* del prefrontal: ausente (0); presente (1). [Fischer *et al.*, 2011, carácter 11].

22- Extremo anterior del yugal I: ahusado, localizado entre el lagrimal y el maxilar (0); ancho, cubriendo ventrolateralmente gran parte del maxilar (1). [Druckenmiller y Maxwell 2010, carácter 6].

23- Extremo anterior del yugal II: no llega al margen anterior del lagrimal (0); alcanza o sobrepasa el margen anterior del lagrimal (1). [Roberts *et al.*, 2014, carácter 11].

24- Margen posterior del yugal: contacta al postorbital y al cuadradoyugal (0); no contacta al cuadradoyugal (1). [Roberts *et al.*, 2014, carácter 12].

25- Porción dorsal del proceso ascendente del yugal: en forma de abanico o expandida anteroposteriormente (0); estrecha/ahusada (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 21]. \*

26- Contacto yugal/premaxilar: ausente (0); presente (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 21]. \*

27- Contribución del postorbital al borde ventral de la órbita: ausente (0); discreta, la extensión en dirección anterior de la contribución ventral del postorbital no alcanza la

mitad anterior de la órbita (1); grande, la contribución ventral del postorbital alcanza la mitad anterior de la órbita (2). \* \* \*

28- Procesos supratemporales de los parietales: relativamente delgados, el ancho del proceso es igual o menor al 0,5 del ancho del cuerpo principal del parietal (0); robustos, el ancho de los procesos es mayor al 0,5 del ancho del cuerpo principal de los parietales (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 31]. \* \*

29- Eminencia sagital: presente (0); ausente (1). [Motani 1999, carácter 16; Modificado por Fernández 2007, carácter 5].

30- Contacto medial entre los parietales: anteroposteriormente largo, dicho contacto supera la mitad de la extensión anteroposterior del cuerpo principal de los parietales (0); anteroposteriormente corto, dicho contacto no supera la mitad de la extensión anteroposterior del cuerpo principal de los parietales (1). [Zverkov y Prilepskaya 2019, carácter 108]. \* \*

31- Localización del foramen parietal: completamente rodeado por los parietales (0); sobre la sutura fronto-parietal (1); enteramente rodeado por los frontales (2). [Motani 1999, carácter 19]. \* \*

32- *Processus temporalis* del frontal: ausente (0); presente (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 14].

33- Contacto nasal-postfrontal: presente (0); ausente (1). \* \* \*

34- Contacto supratemporal-postorbital: ausente (0); presente (1). [Sander 2000, carácter 27; codificación invertida por Fischer *et al.*, 2016, carácter 22].

35- Proceso estapedial del supratemporal: ausente (0); presente (1). [Fischer *et al.*, 2016; carácter 26].

36- Proceso anteromedial del supratemporal: ausente o poco desarrollado, siendo más corto que el proceso anterolateral (0); presente y más largo que el proceso anterolateral, sin alcanzar el parietal (1); presente y alcanzando el parietal (2). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 24]. \* \*

37- Contacto amplio entre el postfrontal y el postorbital: ausente (0); presente (1). [Roberts *et al.*, 2014, carácter 16].

38- Escamoso: con forma triangular (0); con forma cuadrangular/rectangular (1); escamoso ausente (2). [Fischer *et al.*, 2011, carácter 16].

39- Largo de la región postorbital comparado al diámetro de la órbita:  $>1/3$  (0);  $<1/3$  (1). [Jiang *et al.*, 2005, carácter 7]. \*

40- Exposición lateral del cuadradoyugal: extensa (0); pequeña, el cuadradoyugal está ampliamente cubierto por el escamoso/supratemporal/ postorbital (1). [Maisch y Matzke 2000, carácter 30; modificado por Fischer *et al.*, 2016, carácter 29].

41- Cuello del cuadrado: claramente demarcado (0); ausente, la región anterior al cóndilo articular es recta o cóncava (1). \* \* \*

42- Lamela occipital del cuadrado: bien desarrollada, dando a la región lateral del cuadrado forma de 'U' en vista lateral (0); reducida, la región dorsal del cuadrado es una lamela simple y comprimida (1). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 31]. \*

43- Proceso angular del cuadrado: presente (0); ausente (1). [Zverkov y Prilepskaya 2019, carácter 109]. \*

44- Cóndilo articular del cuadrado: masivo, fuertemente expandido (0); pequeño, mediolateralmente comprimido (1). [Zverkov y Prilepskaya 2019, carácter 110]. \*

45- Locación de la faceta estapedial del cuadrado: mitad ventral de la superficie medial (0); mitad dorsal de la superficie medial (1). [Druckenmiller y Maxwell 2010, carácter 21]. \*

46- Surco supratemporal del cuadrado: ausente (0); presente (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 43]. \*

47- Procesos basipterigoideos I: cortos, dando al basiesfenoides forma cuadrada en vista ventral/dorsal (0); marcadamente expandidos lateralmente, dando al basiesfenoides forma de trapecio (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 18]. \* \*

48- Procesos basipterigoideos II: con sus ápices dirigidos mayormente en dirección anterior (0); con sus ápices dirigidos mayormente en dirección lateral (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 39]. \* \*

49- Basiesfenoides en vista ventral/lateral: *plateau* dorsal igual o más largo que las facetas para el basioccipital (ej. las facetas para el basioccipital están orientadas mayormente en

dirección posterior) (0); *plateau* dorsal más corto que las facetas para el basioccipital (ej. facetas para el basioccipital mayormente orientadas en dirección dorsal) (1). [Maxwell *et al.*, 2016, carácter 20]. \* \*

50- Basiefenoides en vista ventral: foramen para la arteria carótida interna localizado en el punto medio anteroposterior del basiesfenoides (0); localizado en el tercio posterior (1); localizado sobre la superficie posterior, no visible en vista ventral (2). [Maxwell *et al.*, 2016, carácter 22]. \* \*

51- Área extracondilar del basioccipital en vista posterior: bien desarrollada, con una expansión dorsoventral mayor a la altura del cóndilo occipital (0); desarrollada, pero con una expansión menor a la altura del cóndilo occipital (1); reducida, pero con su porción lateral y/o ventral todavía visibles (2); extremadamente reducida, no visible en vista posterior (3). [Maxwell *et al.*, 2012, carácter 23]. \* \*

52- Área extracondilar del basioccipital en vista lateral: larga, con un desarrollo anteroposterior mayor al de la exposición lateral del cóndilo occipital (0); reducida (1). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 52]. \*

53- Cóndilo occipital: tan ancho como alto (0); marcadamente más ancho que alto (1). [Maxwell *et al.*, 2012, carácter 24].

54- Proceso anterior del basioccipital (*'basioccipital peg'*): presente (0); ausente (1). [Motani 1999, carácter 29, modificado por Fischer *et al.*, 2011, carácter 20].

55- Muesca ventral en el área extracondilar del basioccipital: presente (0); ausente (1). [Fischer *et al.*, 2012, carácter 19].

56- Elevación de las facetas opistóticas del basioccipital: ausente (ej. en vista lateral, estas facetas presentan una altura equivalente a la de las facetas estapediales del basioccipital) (0); presente (ej. casi no se aprecian en vista lateral, teniendo una altura menor a la de las facetas estapediales del basioccipital) (1). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 37]. \*

57- Exposición lateral de las facetas opistóticas y estapediales del basioccipital: claramente visibles (0); pobremente visibles, estas facetas se encuentran mayormente desplazadas en dirección anterior (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 47].

58- Piso del *foramen magnum*: recto de forma tal que sus márgenes corren paralelos en sentido anteroposterior (0); expandido anteriormente, presentando un aspecto bilobulado

(1); con una constricción de forma tal que sus márgenes forman una hipérbola (2). [Zverkov y Jacobs, carácter 58]. \* \*

59- Localización de la fosa notocordal sobre la superficie del cóndilo occipital: central (0); dorsal (1). [Moon 2017, carácter 96]. \*

60- Base de los exoccipitales: proceso anterior de la base de los exoccipitales conspicuamente expandido (ej. en vista lateral o medial, el largo del margen dorsal de los exoccipitales es notablemente menor que el largo de la base) (0); proceso anterior de los exoccipitales reducido (ej. en vista lateral o medial, el largo del margen dorsal de los exoccipitales y de su base es aproximadamente igual) (1). [Campos *et al.*, 2020, carácter 67].

61- Forma del laberinto óseo en el proótico: en forma de 'V' (0); en forma de 'T' (1). [Maxwell *et al.*, 2016]. \*

62- Forma del proceso paraoccipital del opistótico: corto y robusto (0); largo y grácil (1). [Fischer *et al.*, 2012].

63- Faceta estapedial del opistótico: pequeña, mediolateralmente estrecha (0); extensa (1). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 64]. \*

64- Orientación de las impresiones de los canales semicirculares: ángulo entre los canales posterior vertical y horizontal no menor a 90° (0); ángulo menor a 90° (1). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 65]. \*

65- Opistótico: porción ventral de la impresión de los canales semicirculares expandida estrecha (0); expandida (1). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 66]. \*

66- Curvatura estapedial: ausente (0); presente (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 51]. \*

67- Cabeza proximal del stapes: delgada, mucho más pequeña que la cabeza proximal del opistótico (0); masiva, tan grande o mayor que la cabeza proximal del opistótico (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 51].

68- Eje del stapes en adultos: grueso (0); delgado y grácil (1). [Roberts *et al.*, 2014, carácter 25].

69- Procesos exoccipitales del supraoccipital: paralelos (0); divergentes (1). [Maxwell *et al.*, 2012, carácter 19].

70- Márgenes laterales del *foramen magnum*: el supraoccipital tiene una contribución menor que la de los exoccipitales (0); la contribución es igual a la de los exoccipitales (1). [Maxwell *et al.*, 2016, carácter 57].

71- Arco dorsal del supraoccipital en vista posterior: dorsoventralmente grueso (ej. la altura del arco dorsal es equivalente al ancho de los procesos exoccipitales) (0); dorsoventralmente delgado (ej. la altura del arco dorsal es menor al ancho de los procesos exoccipitales) (1). \* \* \*

72- Impresión de la cápsula ótica en el supraoccipital: trirradiada, con ramas de desarrollo equivalente (0); birradiada, con sólo dos ramas bien desarrolladas (1). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 74].

73- Forma del supraoccipital en vista posterior: arco redondeado (0); cuadrangular (1). \* \* \*

74- Forma del articular en vista medial: cuadrado o cercanamente isométrico (0); rectangular (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 57]. \* \*

75- Proceso muscular sobre la superficie medial del articular: ausente (0); presente (1). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 76]. \*

76- Porción anterior de los dentarios: en forma de punta aguda (0); redondeada (1). [Maxwell *et al.*, 2016, carácter 33]. \*

77- Sínfisis mandibular I: la contribución de los espleniales en la sínfisis mandibular es mayor que la de los dentarios (0); la contribución de los espleniales en la sínfisis mandibular es menor a la de los dentarios (1). [Maxwell *et al.*, 2012, carácter 27].

78- Sínfisis mandibular II: angulares y espleniales con una exposición anterior al comienzo de la sínfisis mandibular, de igual proporción (0); los angulares con una exposición mucho mayor que la de los espleniales (1). [Maxwell *et al.*, 2016, carácter 35].

79- Exposición lateral del angular: mucho menor a la del surangular (0); extensa (1). [Motani 1999, carácter 32, codificación invertida por Fischer *et al.*, 2011].

80- Curvatura del surangular: leve, muy poco marcada (0); surangular fuertemente curvado (1). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 81]. \*

81- Orientación y desarrollo del proceso para el *musculus adductor mandibulae externus*: oblicuo y mayormente orientado verticalmente, con un pobre desarrollo (0); horizontal y bien desarrollado (1); orientado dorsalmente y muy desarrollado (2). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 82]. \* \*

82- Morfología del proceso retroarticular: robusto y alto (0); delgado y grácil (1). \* \* \*

### **Caracteres postcraneanos**

83- Quilla ventral del complejo atlas-axis: pobremente pronunciada, el margen ventral del complejo atlas-axis es redondeado (0); el margen ventral forma una quilla marcada y con forma de hoja (1). [Zverkov *et al.*, 2015, carácter 27]. \* \*

84- Fusión del atlas y el axis: con una sutura visible (0); sutura no visible (1); atlas y axis no fusionados (2). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 64] \* \*

85- Centros vertebrales posteriores-dorsales/anteriores-caudales: 3,5 veces o menos tan altos como largos (0); 4 veces o más altos que largos (1). [Maxwell 2010, carácter 15, codificación invertida por Fischer *et al.*, 2011a].

86- Centros vertebrales de la aleta caudal: fuertemente comprimidos (0); tan anchos como altos (1). [Maxwell 2010, carácter 16].

87- Espinas neurales del complejo atlas-axis: completamente superpuestas, fusionadas (0); nunca fusionadas (1). [Druckenmiller y Maxwell 2010, carácter 26].

88- Osificación de los chevrones: presente (0); perdidos (1). [Maisch y Matzke 2000, carácter 63, codificación invertida por Maxwell *et al.*, 2019, carácter 176].

89- Sección transversal de las costillas: ovalada/circular (0); en forma de '8' (1); en forma de 'T' (2). [Sander 2000, carácter 73]. \* \*

90- Forma de los coracoides: redondeada (la relación largo/ancho es menor a 1,3) (0); elongado (1). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 52]. \*

91- Proceso anteromedial del coracoides: pobremente pronunciado, corto (0); bien desarrollado y protruyendo anteriormente (1); bien desarrollado, protruyendo

anteriormente junto con la faceta intercoracoidea (2). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 53, modificado por Zverkov y Efimov, carácter 92]. \*

92- Muesca anterior del coracoides: presente y prominente (0); extremadamente reducida o ausente (1). [Fischer *et al.*, 2011, carácter 31, modificado por Zverkov y Efimov, carácter 71]. \*

93- Facetas intercoracoideas: delgadas (0); extremadamente engrosadas dorsoventralmente (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 72]. \*

94- Demarcación de las facetas escapular y glenoidea de coracoides: claramente demarcadas (0); pobremente demarcadas (1). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 96]. \*

95- Tamaño relativo de las facetas escapular y glenoidea del coracoides: faceta escapular menor que la glenoidea (0); facetas escapular y glenoidea cercanamente iguales (1). [Maisch y Matzke 2000, carácter 72]. \* \*

96- Contribución glenoidea de la escápula: extensa, siendo al menos tan larga como la faceta coracoidea de la escápula (0); reducida, siendo marcadamente menor que la faceta coracoidea de la escápula (1). [Fischer *et al.*, 2012, carácter 27].

97- Acromion: ausente/reducido (0); presente (1); muy desarrollado e inclinado ventralmente (2). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 31, modificado por Zverkov y Jacobs 2020, carácter 99].

98- Faceta coracoidea y acromion: continuos (0); separados por una muesca (1). [Zverkov y Jacobs 2020, carácter 100]. \*

99- Eje de la escápula: de forma acintada (0); en forma de cuerda, con sección transversal redondeada (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 75]. \*

100- Proceso medial de la interclavícula: delgado (0); con una marcada expansión posterior (1). [Zverkov y Efimov, carácter 76]. \* \*

101- Proporciones de la interclavícula: barra transversal menor que el proceso medial (0); barra transversal mayor que el proceso medial (1). [Delsett *et al.*, 2019, carácter 102]. \*

102- Protuberancia ventral de la interclavícula: ausente (0); presente (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 77]. \*

103- Cresta dorsal en forma de placa en el húmero: ausente (0); presente (1). [Motani 1999, carácter 56].

104- Cresta deltopectoral triangular y saliente en el húmero: ausente (0); presente (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 31, modificado por Fischer *et al.*, 2012, carácter 39].

105- Ancho relativo del húmero en el medio de la diáfisis en vista dorsal/ventral: diáfisis con una marcada constricción (0); diáfisis de un largo semejante al de las epífisis (1). \* \* \*

106- Extremos proximal y distal del húmero en vista dorsal/ventral: extremo distal más ancho que el proximal (0); extremos de igual desarrollo o con el extremo distal más ancho (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 32].

107- Faceta anterodistal del húmero para un elemento accesorio anterior al radio: ausente (0); presente aunque pobremente desarrollada (1); presente y muy bien desarrollada, formando una superficie triangular/cuadrada (2). \* \* \*

108- Faceta ulnar del húmero inclinada posteriormente y faceta radial del húmero con su superficie orientada distalmente: ausente (0); presente (1). [Fischer *et al.*, 2011, carácter 34, modificado por Fischer *et al.*, 2012].

109- Tercio posterior del húmero: no comprimido, con un borde posterior fuertemente cóncavo (0); comprimido, con un borde posterior levemente cóncavo o recto (1). [Campos *et al.*, 2020, carácter 68].

110- Contacto húmero-intermedio: ausente (0); presente (1). [Fernández 2007, carácter 15].

111- Forma de la superficie posterior de la ulna: redondeada o recta, y casi tan gruesa como el resto de la ulna (0); cóncava y comprimida (1). [Fischer *et al.*, 2012, carácter 36].

112- Elemento del epipodio accesorio posterior a la ulna: ausente (0); presente (1); presente y con una faceta asociada al húmero (2). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 64].

113- Pisiforme: ausente (0); presente (1); presente y contactando con el húmero (2). [Fischer *et al.*, 2016, carácter 67].

114- Muestras en el borde anterior de los elementos del miembro anterior, exceptuando al húmero: presentes (0); ausentes (1). [Motani 1999, caracteres 59 y 65, modificados por Fischer *et al.*, 2011a, carácter 37].

115- Extremo distal de intermedio: anguloso (0); recto (1). [Maxwell 2010, carácter 27].

116- Elemento preaxial accesorio: ausente (0); presente y con forma de gota (1); presente y con forma redondeada/cuadrada (1). [Zverkov y Efimov 2019, carácter 85]. \* \*

117- Agrandamiento posterior del miembro anterior (= número de dígitos postaxiales 'completos' accesorios): ninguno (0); uno (1); dos o más (2). [Maisch y Matzke 2000, carácter 89, modificado por Fischer *et al.*, 2011a, carácter 38].

118- Número de dígitos preaxiales en el miembro anterior: ninguno (0); uno (1); dos o más (2). [Maisch y Matzke 2000, carácter 91, modificado por Fischer *et al.*, 2016, carácter 69].

119- Número de dígitos directamente soportados por el intermedio (=condición Longipinnada/Latipinnada): uno (0); dos (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 40].

120- Elementos del zeugo-autopodio: aplanados y con forma de placa (0); fuertemente engrosados (1). [Maisch y Matzke 2000, carácter 94].

121- Falanges rectangulares y dispuestas entre sí casi sin dejar espacios: ausente, las falanges son mayormente redondeadas (0); presente (1). [Maisch y Matzke 2000, carácter 102, modificado por Fischer *et al.*, 2011a, carácter 42].

122- Bifurcación de los dígitos: ausente (0); presente, frecuentemente ocurre sobre el dígito IV (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 43].

123- Fusión del isquion y el pubis: ausente o presente sólo proximalmente (0); presente con un 'foramen obturador' (1); fusión total sin 'foramen obturador' (2). [Mazin 1982, carácter 13, modificado por Fischer *et al.*, 2011a, carácter 44].

124- Forma del isquion/isquiopubis: en forma de placa, comprimido (0); en forma de vara circular (1). [Motani 1999, carácter 87, modificado por Fischer *et al.*, 2011a, carácter 45].

125- Procesos ventral y dorsal del fémur prominentes, claramente demarcados del extremo proximal y extendiéndose distalmente hasta la mitad aproximada de la diáfisis: ausente (0); presente (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 46].

126- Proceso ventral del fémur: de menor desarrollo que el proceso dorsal (0); más desarrollado que el proceso dorsal (1). [Roberts *et al.*, 2014, carácter 52].

127- Contacto astrágalo/fémur: ausente (1); presente (1). [Maxwell 2010, carácter 33].

128- Faceta anterodistal en el fémur para un elemento accesorio anterior a la tibia: ausente (0); presente (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 48].

129- Extremo distal del fémur en vista dorsal/ventral: más desarrollado y expandido que el extremo proximal (0); menos desarrollado que el extremo proximal (1). [Fischer *et al.*, 2013, carácter 61].

130- Muecas en el borde anterior de los elementos del miembro posterior exceptuando al fémur: presentes (0); ausentes (1). [Motani 1999, carácter 92, modificado por Fischer *et al.*, 2013, carácter 65].

131- Dígitos postaxiales en el miembro posterior: ausentes (0); presentes (1). [Fischer *et al.*, 2011a, carácter 50].

### **Apéndice 3. Listado taxones empleados en el análisis filogenético**

*Temnodontosaurus* spp.

*Suevoleviathan integer*

*Ichthyosaurus communis*

*Protoichthyosaurus prostaxalis*

*Protoichthyosaurus applebyi*

*Hauffiopteryx typicus*

*Hauffiopteryx altera*

*Stenopterygius quadriscissus*

*Stenopterygius aaleniensis*

*Chacaicosaurus cayi*

*Mollesaurus periallus*

*Ophthalmosaurus icenicus*

*Baptanodon natans*

*Catutosaurus gaspariniaie*

*Acamptonectes densus*

*Leninia stellans*

*Arthropterygius chrisorum*

*Arthropterygius thalassonotus*  
*Arthropterygius volgensis*  
*Janusaurus lundi*  
*Palvennia hoybergeri*  
*Keilhaiua*  
*Brachypterygius extremus*  
*Grendelius? alekseevi*  
*Caypullisaurus bonapartei*  
*Aegirosaurus leptospondylus*  
*Undorosaurus gorodischensis*  
*Undorosaurus nessovi*  
*Undorosaurus? kristiansenae*  
*Undorosaurus kielanae*  
*Nannopterygius enthekiodon*  
*Nannopterygius saveljeviensis*  
*Nannopterygius yasikovi*  
*Nannopterygius borealis*  
*Gengasaurus nicosiai*  
*Sveltonectes insolitus*  
*Maiaspondylus lindoei*  
*“Platypterygius” australis*  
*“Platypterygius” hercynicus*  
*“Platypterygius” americanus*  
*Kyhytysuka sachicarum*  
*“Platypterygius” platydactylus*  
*Athabascasaurus bitumineus*  
*Muiscasaurus catheti*  
*Acuetzpalin carranzai*  
*Simbirskiasaurus birjukovi*  
*Sistertonina seeleyi*  
*Sumpalla argentina*  
*Thalassodraco etchesi*  
*Parrasaurus yacahuitzli*  
*Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A*

#### **Apéndice 4. Listado de taxones incluidos en el análisis de disparidad.**

Los taxones indicados con un asterisco (\*) fueron excluidos del conjunto de datos cráneo-dentales, aquellos con dos asteriscos (\* \*) fueron excluidos del conjunto de datos postcraneos y aquellos con un signo “más” (+) fueron incluidos solamente en el conjunto de datos postcraneos.

- *Temnodontosaurus* spp.
- *Suevoleviathan integer*
- *Ichthyosaurus communis*
- *Protoichthyosaurus prostaxalis*
- *Protoichthyosaurus prostaxalis*
- *Hauffiopteryx typicus*
- *Hauffiopteryx altera*
- *Stenopterygius quadriscissus*
- *Stenopterygius aaleniensis*
- *Chacaicosaurus cayi* \* \*
- *Mollesaurus periallus* \* \*
- *Ophthalmosaurus icenicus*
- *Baptanodon natans*
- *Catutosaurus gaspariniaie*
- *Acamptonectes densus*
- *Leninia stellans* \* \*
- *Arthropterygius chrisorum* +
- *Arthropterygius thalassonotus*
- *Janusaurus lundi*
- *Palvennia hoybergeti*
- *Keilhaiua* \*
- *Brachypterygius extremus*
- *Grendelius? alekseevi*
- *Caypullisaurus bonapartei*
- *Aegirosaurus leptospondylus*
- *Undorosaurus gorodischensis*
- *Undorosaurus nessovi* +

- *Undorosaurus? kristiansenae*
- *Nannopterygius enthekiodon*
- *Nannopterygius saveljeviensis*
- *Nannopterygius yasikovi*
- *Nannopterygius borealis* +
- *Gengasaurus nicosiai* +
- *Maiaspondylus lindoei* +
- *Sveltonectes insolitus*
- “*Platypterygius*” *australis*
- “*Platypterygius*” *hercynicus*
- “*Platypterygius*” *americanus*
- *Kyhytysuka sachicarum*
- “*Platypterygius*” *platydactylus*
- *Sumpalla argentina*
- *Thalassodraco etchesi*
- *Parrasaurus yacahuitzli*
- Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A.

**Apéndice 5. Valores de los vectores resultantes del análisis de disparidad empleando el conjunto de datos completo**

"Temnodontosaurus_spp"	-0.697139495359189	-0.107338047904708	0.0856884463472939	-0.0942687677256183
	-0.171533347394289	0.220082391611346	0.12320852831639	0.248386802133205
	0.0471186160895696	0.13244995605803	-0.0531252540380451	0.0112996101514539
	0.0546162610598271	0.0719709643588396	-0.0292477736520058	-0.0373926429972057
	0.0481043130384643	0.25907021080746	0.315258888974521	0.0331829109833601
0.194595263125141	0.37323681603362	0.413334352396095	0.0406135181895148	-7.57532333089879e-05
	0.155587873575792	-0.0544633211666476	-0.0027633715999886	0.136598121186059
	0.015513897485926	0.0103467158388926	0.0878112666360063	-0.0381070247937731
	0.0144045834260794	-0.0315464653217113		
"Suevoleviathan_integer"	-0.606940297159428	-0.262391712256572	0.202181582267584	0.016600093347497
	0.0617214227597546	-0.0576570086279958	-0.000424849815743871	0.476753835007922
	0.0520295488320482	-0.228963093306599	0.205837922348679	-0.0868159068500554
	0.183924152947193	0.00515642136936518	0.135175159416656	-0.0145725803160327
0.255161342943687	0.348982103312694	-0.276903027090971	-0.0858003394921587	0.0616808794650262
	0.103745436478912	-0.197824862810386	-0.229512077680903	-0.114703322302876
	0.066606967736964	0.01963184506521	0.136558554051747	0.155607032702177
	0.00897739088960326	-0.0344657804856703	0.0134997417292659	-0.0850777285605169
	-0.0796888076602738	0.0730688047963703		
"Ichthyosaurus_communis "	-0.635316451374008	0.0726681043764948	0.0625391907954299	-0.0165447089826345
	0.330239521637023	0.0956186063251407	0.0287321272863758	-0.0335172028613725
	0.288445870207922	-0.0587001619406757	-0.11882537465415	0.181309718599898
	0.0950857188806732	-0.16544845119187	-0.184457130064527	-0.127826858728337
	0.325580164128875	0.0235954074790719	0.0962270516167401	0.0756440939938536
	0.120492405791867	-0.302181190515379	0.0573336872771979	-0.216118333116597
	0.0355728527323187	-0.108858402951071	-0.00883069275778194	0.106295857873326
0.0761037343380444	-0.00689116635288675	-0.0479243542274311	0.0221411189616263	
	0.0088072150715781			
"Protoichthyosaurus_prostaxalis"	-0.621734206284054	-0.189367013230167	0.410296300273426	-0.0525201588101792
	0.386419623074723	0.149879178519792	0.050720264031378	-0.0935680957913292

0.0924443241834323 0.0629438223114442 0.0171050169868446 -0.14047414034126 -0.12480436468172  
 0.339459855350032 -0.0268241185780662 0.0697391635666096 0.249855737968449 -  
 0.087141208873375 0.0170970146651955 -0.0787748228517344 -0.0868320862381741  
 0.0507531576002808 0.22920120432507 -0.150513504715559 -0.0732270735780199  
 0.143909474212527 0.118818881326361 0.193721570754506 -0.210179784235003 -0.0152393950097278  
 0.027731153686707 -0.181857518031774 -0.0615965022609576 0.188615783106712  
 0.021526491574976 -0.00900381028341004 0.117949316031334

"Protoichthysaurus\_applebyi" -0.688368030119482 -0.247545787183743 0.0521431972573149 0.0106612800309616  
 0.553026038628184 -0.222762524619437 -0.0718552540999064 -0.119948111524183  
 0.0170490003609961 -0.045547875021582 -0.169203589363519 -0.0785025159563717 -  
 0.163542589377161 0.175505197375852 0.100419209626622 0.00223395934770652 0.0461440277943271  
 0.0221471839809024 -0.0415351695110562 -0.280229737078409 -0.16661582981326  
 0.00959186862244409 -0.027755532683093 0.01656625600964 0.166941599131019 -  
 0.0683411342399633 -0.0615325976878554 0.0563078668146719 0.131790419711433 -0.0145779761347863  
 -0.117351907789556 0.0381678215204278 0.16923263922836 -0.131821728595253 0.0334706981018079 -  
 0.0209699110364778 -0.229597485525571

"Hauffiopteryx\_typicus" -0.576106794430368 0.370498998118764 0.306412502854679 0.0627236427419025  
 0.0333153999127301 -0.0452004770727086 0.0141715503378198 -0.219744594105248  
 0.202636845349251 -0.256178002102188 0.109749714964128 0.0194977074606981 0.019721658449789 -  
 0.316308933075889 -0.105978290556019 0.133184124901087 0.0585062018591897 -0.228113251636708 -  
 0.463255363923598 0.110935906858598 0.0550917383838831 0.0640647295247854 0.041509518399558  
 0.160082944797887 -0.0071851403784821 -0.0733299882847518 -0.134667825679773 -  
 0.149234043073977 -0.278100873442161 0.0573800666266127 -0.0588261022942874 0.138772126206513  
 0.0790299119037607 0.0769940860520748 0.00305016564135318 -0.0297264107531026 -  
 0.00675798789249542

"Hauffiopteryx\_altera" -0.695657130266351 0.446800214474123 0.232527405217399 0.346383638336549 -  
 0.0976585613706742 0.0582384125573255 -0.155972781550559 -0.189099560817813 0.112538282981172 -  
 0.173632316657836 -0.0212498272107374 0.0239651577820602 -0.111007257515158 -0.287862567265039  
 0.0818743124957928 -0.340733222601707 -0.010852957061984 -0.144848914473208 0.0161160058084033  
 0.0986763071449083 0.0318519419191664 -0.166715475022957 -0.0225229783142078 -  
 0.0601555499841897 -0.02966639354472189 0.0304429859284287 0.208091885274684 0.0859203133030172  
 0.263713830175345 -0.10561689471125 -0.119556903982869 -0.134623676361685 -0.140990713584247 -  
 0.0902321649526341 0.029469130694878 0.146341535745114 0.0326276395450659

"Stenopterygius\_quadrisissus" -0.469038129119767 0.137490921696831 -0.0910492812666607 -  
 0.0180752496695709 -0.319030229396153 -0.0445912895118355 0.0113592796100868 -0.169839021275297 -  
 0.0628797102763164 0.243727623088556 -0.0732243400969658 0.151478685399701 0.104726823125152 -  
 0.0212424751825336 0.00979608588950548 0.243697363857701 -0.159360276973608 0.255573498303232  
 0.0836426967017403 -0.0809446408930188 -0.0041180111234879 -0.43979889919767  
 0.33870712347447 -0.163704723455085 0.198991847923957 -0.19616729289584 0.127034666750153 -  
 0.0293904627203409 -0.0991434039159176 0.0389342641688731 -0.0379459807658786  
 0.169749260864502 -0.0354280860040005 0.0126384573795307 -0.0337860989932551 -  
 0.00767172518006881 0.0177237181534546

"Stenopterygius\_aaleniensis" -0.622850157449615 0.141408222029701 -0.4006294314872 0.0667699557148257 -  
 0.51637007437334 -0.195415831085613 0.186053124729599 0.0294571144489583 -0.19495442219603 -  
 0.0735178475741286 0.043303299441512 0.0481575656103195 0.103698197595292 0.291617070596843 -  
 0.244112585073972 0.0371998440065196 0.0915612269928175 -0.0702943304938831 -0.117400325367495 -  
 4.40093923481559e-06 0.126739049796711 0.0305594118396549 -0.0138373466225191  
 0.0492088030338998 -0.04034077772179 0.186532973688531 -0.0590382607815952 0.00769601322447933  
 0.0278597937164061 0.0332516495298268 0.0795258229974189 -0.0327066026158155 -  
 0.146264030529519 -0.165299501924547 0.21520503279181 -0.0863769478425692 -0.0614924169728742

"Chacaicosaurus\_cayi" -0.402303970741682 0.245261628170696 -0.198822495349544 0.0167886304118865 -  
 0.611251622661391 0.0644968030919264 -0.166480983787285 -0.0175394784065526 0.0844259205238251  
 0.0201485663971705 -0.176941915737919 0.329922383980575 -0.0765253559292511 -  
 0.0817439748276165 0.00478370540405592 -0.112008259809206 0.0795411342023472 0.013071442398356  
 0.188040604221973 -0.251564840436 -0.196606340266663 0.0860785280803621 -0.153815586728822 -  
 0.0021473170762058 -0.137416732033358 -0.0184115228219909 -0.0477275581404312 -  
 0.0608985771699214 -0.130885235581539 0.0264545063791305 0.0268095435409308 -0.255633656672476  
 0.214922723216251 0.0572831411017075 -0.0859488232713213 -0.110300771213307  
 0.0137547912197996

"Mollesaurus\_periallus" -0.221882422189728 -0.264159222788008 -0.180146399356983 -0.419162122984864 -  
 0.144115031419646 0.150746511441571 0.388203581853694 0.27359807377378 -0.0607236150346443 -  
 0.260004184320048 -0.483238150344682 0.143716698335043 0.00155605594760728 0.057148331122941  
 0.120844351250853 0.212515283647719 0.202793471720585 -0.196860139139583 -0.0483054825270268  
 0.0875922442349507 -0.0355117892165278 0.0718186247600383 0.0454418390711157 -  
 0.0724067279308202 -0.0393143778885389 -0.00668997741623482 -0.0354658147983935 -  
 0.053323916607451 0.132269850822899 -0.129806432278069 -0.0483030012762576 0.133911437656844  
 0.0768899276882115 -0.0853503352948594 -0.136888503905005 0.152135244823264  
 0.0953346562158857

"Ophthalmosaurus icenicus" 0.109895350992358 0.0978848068386116 -0.0547279604269356 -  
0.614187429695749 0.00982872300580083 -0.000467671152822529 0.161171709618992  
0.096939061845064 -0.183129815554529 -0.115954016539584 0.187632767508945 -0.0854296438686201  
0.00935876054314766 -0.381492654992732 -0.0612353648117274 0.0388202535007036 -  
0.194516726263766 0.0368396709539715 0.123075127182722 -0.0697538340677484 -0.132846634302381  
0.179523528982093 0.243618854254092 -0.022638077680029 0.114544105603169 -0.0545046578296097  
-0.302732201828807 0.0933601051913105 0.0688262187934766 0.0618843412422822 -0.187348637054942 -  
0.20790250121458 -0.122864671404329 0.0162945541655408 0.112387606384347 0.00739599266427606  
0.000112614586468216

"Baptanodon natans" 0.0754180090587926 0.199537381869981 0.0326337899037813 -0.454170050229554 -  
0.0226320748235263 -0.0285426834040505 -0.34844609318058 -0.106693719289389 -0.375126804813197 -  
0.11694520052448 0.00444486218432882 -0.112968201449123 -0.221111243505068 0.169507740619661  
0.0613975218691504 0.0520932330835416 -0.00771973218146048 -0.0770595166401303  
0.173163788641062 0.109519947527564 0.481791652395488 -0.0606505483506834 -  
0.171215113334998 -0.00594983656558801 -0.125995975765868 -0.0381597155101015  
0.0469929912214879 0.0161989220275983 -0.0672986219609388 0.242035623524158 -  
0.234335416455393 0.0198363400946503 0.0276743137851164 -0.00200311729098352 -0.0963048620873727  
-0.00788511536817476 -0.0314914990974815

"Catutosaurus gasparinae" 0.368554138835838 0.209389101963034 0.206430076204965 -0.592905845841204  
0.0290692240835175 -0.189347749049409 0.0625384175787199 -0.268457931560952 0.282469502940852 -  
0.198407124404342 -0.0524865867120131 0.167657674098785 0.206920896198849 0.0729144270581991 -  
0.13660170984476 -0.0701450429320792 0.0302189532200703 0.00864691862337877  
0.133195096466098 0.0573738202564015 -0.245887806043861 0.0475822224258604 -0.243948924295078 -  
0.157763912403509 -0.0338573513384812 0.0810299142679463 0.192555391083827 0.0168729099494479 -  
0.0525767677689728 0.0577802008163343 0.0839392708485651 0.203449171274236 -0.134383652479635  
0.0601290055990155 0.129496032552125 0.0140338751443202 -0.0619847351798979

"Acamptonectes densus" 0.38160205638616 -0.0464884727120454 0.20900389804469 -0.32300440945279  
-0.0451761047547152 0.365648408180546 -0.0677641916058058 -0.0485294742586528  
-0.307041553757281 -0.107981089268394 0.0821929547543046 0.0205190997314514 0.0939755652824996 -  
0.0614997397743132 -0.0477655365334363 -0.206944724659586 0.207268000441229 0.400081996189335 -  
0.254220172049328 0.0614041862096851 -0.0889603760079377 -0.143126717959469 0.187805996218039  
0.16850006504537 -0.0634729213049503 0.218899496501558 0.0986133297745758 -  
0.0979146929430152 -0.00902266225761092 0.0536844977822003 0.141230960535573 -0.0990261521640342  
0.0802131292306629 -0.0995271205659696 -0.092082590830233 0.0685721636006336 -  
0.103563300139995

"Leninia stellans" -0.0960215364620604 -0.427018636261063 -0.128908668825711 -0.406892070971335  
0.208761965969611 -0.0148544388017912 -0.615432484138914 -0.0330329357311308 -  
0.0993735632721863 0.187781428808936 0.0504577309141898 0.182670417685818 0.215168327832067 -  
0.209385650600652 0.106712604886104 -0.0285265313436815 -0.0213866723915411 -  
0.0917032942383296 0.01802248558809819 -0.0768623428179231 -0.0680450201868161  
0.00381069153554631 -0.102553478039838 0.0531567555564102 -0.0125165534109305 -  
0.0702326883692132 0.0827501658921617 0.0184631833783702 -0.000791865987738194 -0.111303531762836  
0.0628169388302214 0.0713630519675886 0.091659217114926 -0.0154933062926524  
0.147910634166353 0.0171276865922053 0.109964985976793

"Arthropterygius thalassonotus" 0.200693349294818 0.302845928023193 0.421837634151544 0.377823029520076  
0.220921331579691 -0.201488316036014 0.258438218354873 0.217196234959828 -0.470735595765604  
0.147689159094495 -0.0155046607001729 0.38066141917922 0.0980354010315517 -  
0.117796686553946 0.199407794650298 0.102434626172037 0.104071692795874 0.0284697852275705 0.12321489922148  
0.164197082162669 0.143898960718127 0.0553179733570455 -0.034314616344047 -0.12643159923968 -  
0.00449107496505436 -0.0366554639593445 -0.00248415565119214 -0.141645314702343  
0.0498467512475247 -0.0291463896569874 0.0819726384573919 -0.0518159235585062  
0.130763782941156 0.122918650328616 0.205169791385734 0.0340703129442159 -0.0597348079553919

"Janusaurus lundii" 0.341972929482197 0.295478565241082 0.313980275122261 -0.0577133458976633 -  
0.135998994749711 -0.38780708271372 -0.157302534162396 0.194531581544988 0.005116831595491  
0.283206288139351 0.0547301361757621 0.0237473463990921 -0.248918134590185 0.0391283072484999  
0.169743448991168 -0.191154550704409 0.371816533632702 0.127757218715404 -0.112720973748217 -  
0.212859541292242 0.0644569051695638 -0.0136735571419944 -0.0576324859309842  
0.0698097658561477 0.146190129643125 0.0345073631028505 -0.251970680618756 0.0426151160217611 -  
0.0538409893223781 -0.0980929459580397 0.0223044224741297 0.150203350673782 -0.148910792032453 -  
0.118638618822697 -0.0171882197638707 -0.0071668630381357 0.117400177701891

"Palvennia hoybergeti" 0.274019479756137 0.310306083146756 0.245497315377577 -0.104308383281712 -  
0.121464104995495 -0.263976671728845 -0.311993282806376 0.14770056434867 0.165057808230785  
0.264697691778731 0.0779315128623356 0.0403535857429804 -0.125476602098796 0.110725016052905 -  
0.318588227939525 0.307190935447034 -0.0892866357428286 -0.0996661399888347 -  
0.0737138744663861 0.0345063742458237 0.0255843913514212 0.329833348015362 0.13685854852671 -  
0.000789167689747448 0.127242880619871 -0.078770587837414 0.23973072305257 -  
0.126735785731976 0.151084748280014 -0.111358764393963 0.0785582510331969 -0.136930067103501 -  
0.0333343982155467 -0.0252278459783566 -0.162821862147236 0.0419019856304266 -0.0366546072173955

"Keilhaiua\_" 0.515458206685877 0.44738375922436 0.46578655267502 0.139012684290203 -  
0.0793084818789531 -0.333751296009979 0.255807362717391 0.186097413790436 0.145690521561444 -  
0.152761404746997 -0.124694125468742 -0.116254970019729 -0.00566491025143218 0.0271298390561357 -  
0.0805410753834727 -0.115068166940261 -0.178000212493 0.0394787585029959 0.178401195636548 -  
0.0270571516343588 -0.137224422506428 -0.132506825371987 0.0199167828098969 -0.0278805693329366 -  
0.127603199119587 0.0128745522671182 -0.0717143135306579 0.212113286678856 -0.0815705342324783  
0.0265840803598647 -0.0472034866788878 0.0476020278139513 0.123835263215416 -  
0.00434040357404214 -0.124035770276541 0.0188266789664923 -0.0159995887769192

"Brachypterygius extremus\_" 0.323497260765347 -0.327119888068512 -0.196240220092976 -0.0810766524376231  
0.176977325242579 0.0784507682050043 0.107484216807195 0.238164712133296 0.311882732949695  
0.194770823854333 -0.00779223507308893 0.413370925538433 -0.162294964393362  
0.216220577153493 -0.0270935081370108 -0.121166587831985 -0.284607390520687  
0.0548451836064234 -0.270152590928797 0.0928874626014588 0.0703188677279772 -0.184839531906133 -  
0.13575670736922 -0.0401822702350346 0.0160193617295899 0.0482437053517985 -0.0366827177916209  
-0.046987605375352 -0.220514331594732 -0.117748228247457 -0.238888330753781 -0.183607743227873 -  
0.0530453829973876 0.0159332313926143 0.0567526723168657 0.08639014016249 -0.0329057600877854

"Grendelius alekseevi\_" 0.215195808145194 -0.464780639905366 0.187139531240234 -0.0299363639222038  
0.0644939283087315 0.31996238646791 0.265935762818852 -0.353157273705449 0.146033857743552  
0.157107060183559 -0.131493980101771 0.206609154426446 -0.386092963765957 -0.258414714972945 -  
0.160701890351162 -0.113781593549404 -0.140657429301411 -0.0384420843231378 0.010425835716365 -  
0.074715834254354 0.299508375263493 0.0848269673076872 0.0117266813193163 -0.202000211647977  
0.119636616713931 0.157721167433523 -0.0529705269611406 0.0617944626328622  
0.127604920150988 0.0741283852433658 0.18422127077559 0.0857623199030963 0.0511154199987704 -  
0.0300767485371025 -0.0379492481981992 -0.123138758458848 0.0181437297094052

"Caypullisaurus bonapartei\_" 0.29702477794385 -0.186479226158505 0.0120678092803033 0.0290261842659797  
0.0650899844430008 -0.1149954763996 -0.256710483006309 0.253556177993591 -0.126159803941263  
0.0094928731544964 -0.392963691937587 -0.0955513229386294 0.318810481592065  
0.0829425586425032 -0.106684941570503 -0.31102377871355 -0.0950163926999022 -0.43962371611445  
-0.122641656169905 0.0715588494121584 -0.015861698812107 -0.242960976453984 0.143346785291974  
0.0155181042979755 0.100955110364759 -0.0260298138800731 -0.119327367979035 -  
0.0233004356752052 0.0988580628039699 0.114761695624546 0.132146317801674 -0.0512246968632166 -  
0.0486310387401778 0.118659840108508 -0.0515296171141044 -0.10993654574306 -0.0204110448242103

"Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A" 0.325123482648654 0.211241624484971 -0.06066519299242  
0.111354681688034 -0.162468046448683 0.0356510394107834 -0.139884794012823 -0.158792073256311  
0.0688665651887767 -0.100234813092302 -0.645061697214823 -0.361401584127168 -0.132496698697593  
0.0730556776206722 0.137950324519459 0.10402596082855 -0.265738367949215 0.291000954468032 -  
0.134842679047722 -0.0121195539159275 0.0984681208346189 0.153507006870325 0.0377813314582545  
0.197770481476139 -0.0165485174662281 -0.000351780274637581 0.0385810442306492  
0.0394660766510739 -0.00871155488583201 -0.0596131247417615 0.0688457896777916 -  
0.0283937807866569 0.0261696207786629 0.0731926371051573 0.230795842279923 0.0293687975834949  
0.0538463343078261

"Aegirosaurus leptospondylus\_" 0.151776833594498 0.00580415122828881 -0.260877568420899 -  
0.224500753713596 0.0773025753480176 -0.329813673571641 0.426451356810843 -0.100266756795694  
0.0347184815344443 0.0170465456855506 0.265412834587994 -0.427939840398397 0.0358491870738795 -  
0.0649736668038479 0.216188022456721 -0.100034183396719 -0.127943863958533 -0.228023112246277  
0.0436521744865509 -0.171683096419596 0.132173415872374 -0.111433728149996 -0.0292365075956937  
-0.0111081875971497 0.0506609842338839 -0.00808226065387332 0.185348153038058 -  
0.179363633188623 -0.166907956106964 -0.0874489216501679 0.201589719020026 -0.143364602562992  
0.1198715771251 -0.126279055411876 0.00194210616596239 0.0398715749449202  
0.0403562862760989

"Undorosaurus gorodischensis\_" 0.266988892503612 -0.0293470502855128 0.242631742757893  
0.0691118845109571 -0.186891824749555 0.539346954978928 0.0368459222180428 0.0810774035976904  
0.132403591394474 0.268228716486319 0.00517097301864366 -0.313337030306117 0.12017546157321  
-0.124218726724314 0.0139255999370721 0.378254015297407 0.15754092318685 -0.137199084109621 -  
0.0248612793371964 -0.295088153672506 0.00540159598912552 -0.220941970771095 -0.289638058888041 -  
0.0347439301665463 -0.09875762463021 -0.0481867036385976 -0.100635472523103 -0.0153004420566922  
0.0691562402613974 0.0236308607145801 0.0273697274558436 -0.0514648230813608 -  
0.120900247683908 0.0658167610954496 0.0315557602314074 0.0728407717688132 -0.101382928249863

"Undorosaurus kristiansenae\_" 0.330442352941175 0.104905759005708 0.183697634837077 0.259040601718241 -  
0.231036779229399 0.491325411874885 -0.0668521080262348 0.12788388978931 0.0558801602009418  
0.138269157516498 0.171448483666743 -0.0482546178995511 0.0870702514900688 0.18369538270931  
0.363659614874212 -0.0938406086547982 -0.159453924189468 -0.219607042309422  
0.0363723204615579 -0.00226032548107067 -0.184934235026025 0.243845085189786 0.16777184709081  
-0.0584331272156813 0.0714222352825616 0.133448325695316 0.107664904819536 -  
0.107030204289446 -0.0540439336467312 0.180104937401293 -0.190108887031457 0.158232724148383  
0.0436746967181615 -0.151740983427069 0.0722830901461359 -0.0495928797111982  
0.0100683428175607

"Nannopterygius enthekiodon\_" 0.128093271384034 0.413871841446306 -0.522277092909377 0.13823105518063 -  
0.0131404006436276 0.182459667050572 -0.1028369818508 -0.0677376784888283 -0.146637133409059 -

0.0627084932293215 0.228586815246325 0.0331751071832548 0.238529236328349 0.0431449027463999  
0.062306922847786 -0.128535884634987 -0.0984681969059334 -0.0241393863626773 -  
0.0813176693081092 -0.177006142036235 0.178000246557312 0.175798929503256 0.0670597592229061 -  
0.128458862282092 -0.0102927541906035 0.0893562316018564 -0.0692901791226728  
0.258085466248946 -0.0355865091930195 -0.298556838402972 0.0394493113197149 0.16734050981509  
0.0339525638245969 0.177393717525217 -0.119394646388331 0.077172535938582 -0.0922189522173029

"Nannopterygius\_saveljeviensis\_" 0.138645506881068 0.449506604312724 -0.532976296525471  
0.263079385327013 0.375463175888311 -0.0543288915583631 0.100773408448897 -  
0.0966794532696055 -0.162296044316483 -0.0333689493656704 0.0366520331075818 0.0618411332406261 -  
0.0913228508275266 0.0411148233915984 -0.138743585051832 0.0521676154525993 -0.00736655300876099  
0.0477565451175257 -0.0415569001326501 -0.189511949674129 -0.173336733491479 -  
0.027525616838053 -0.167549187261405 0.104243463626654 0.203960287508455 0.202435187143347  
0.0348306509736113 -0.175682332944792 0.148559652423328 0.286879555195916 -0.0570424003223348  
0.0255656976103141 -0.0208724343729668 0.146958770324447 -0.0731719598219147  
0.0834299189925292 0.121982096930763

"Nannopterygius\_yasikovii" 0.0512948100197492 0.447484989117139 -0.374155448245109 0.170166105706593  
0.471472582695236 0.199841011076649 -0.0216995248115511 -0.0167604538453535 -  
0.11836903565873 0.129825614158174 -0.0920582998831122 0.146990575491217 -0.150186037538734 -  
0.056349904632437 0.0774846472704567 0.131428040739857 -0.0783781321181116 -0.0590676649870449  
0.0110499996197168 0.199491429390606 -0.167411994467234 0.0382898482169054 -0.028431198695715  
0.0346935342109671 -0.180693951618464 -0.223668719258608 -0.055834384895406 0.194348761715858 -  
0.160837605112882 0.121048422484483 0.257760372282848 -0.0246087783065408 -0.14406925952786 -  
0.229248551181346 -0.0712475481591401 -0.00569955136769587 -0.0110415540186279

"Sveltonectes\_insolutus" 0.16846957271949 -0.120459178463107 -0.490194586053729 0.0311153979178485  
0.0291302312756745 -0.182219339934329 0.153358728154479 -0.0324399974039973  
0.460308851152482 0.316988779354561 -0.0850463708652696 -0.116285296657477  
0.212448111081701 -0.141564575587706 0.146612968922624 -0.151506089323086 0.451043743975108  
0.137216662118996 -0.0350780988902979 0.174662582653796 0.137884586352493  
0.147721883074139 0.130300738659624 -0.0458051246564133 -0.0426239573842442 -  
0.136300843986774 0.101433659148977 0.0912196578497487 0.053876043072742 0.218180979184302 -  
0.118829502119819 -0.0579276871727972 0.0145229868325901 0.0773238648873301 -0.0103444754427854  
-0.0117557215989646 -0.0454254077629818

"Platypterygius\_australis" 0.310991378366919 -0.543035860368963 0.122972034144555 0.356397411668877 -  
0.00296833391822537 0.102410702549541 0.219105341890573 0.0515477630764528 -0.207614942855149 -  
0.167086533204995 -0.00365430497714832 0.127932146629487 0.161092859585208 -0.0156632604948155  
-0.396792740197614 -0.147432595340758 0.0698736562428672 -0.00867365790320816  
0.0963565678837411 -0.290145204466452 0.113770833314498 0.126230125875408 -0.000903561455642746  
0.287117520522267 -0.0121279599436639 -0.308222396647505 0.208506231972143  
0.0798846425072303 -0.10206799918614 0.00498841689124461 -0.116907399761489  
0.0549634192492632 -0.0573599357906991 -0.0711241725468754 0.0337064002585117  
0.0267659205352503 0.0357156261913281

"Platypterygius\_hercynicus" 0.242146620465674 -0.504877973579095 -0.00936712635783312  
0.227038347594654 0.0640140119989109 -0.327020677035732 -0.0797997586608966 -  
0.0768693507281984 0.174580536561452 -0.303740926017566 0.0508601494597035 0.26586849638601  
0.108984060885136 -0.116915592172677 0.354364681509986 0.349933525176183 -0.0382202090890074  
-0.0219886209813853 0.137906223120202 -0.0833187251035844 0.0733447939545853 -  
0.0599556785799155 0.126849598437124 0.255686037852269 -0.127193843835265 0.294213970855254  
0.0310357428730482 0.0198647890665605 0.0251107242116254 -0.0291946919774543 -  
0.0111358737374217 -0.0477263245138566 -0.16913035011041 0.00440711168506998 -  
0.0962823134028661 -0.0934393898704504 -0.0305948366381435

"Platypterygius\_americanus" 0.0144635158598527 -0.409977141622819 -0.0168901306553793  
0.310816987457251 -0.0254515575298209 -0.217968768617229 -0.0900006068068872 -  
0.0998655006018525 -0.227281257235125 0.280980165641948 -0.0799276484625664 -0.290327846257985  
0.242992043205357 -0.231339506464676 -0.26939116516554 0.173948789885775 -0.0290097438871835  
0.0800213489009954 -0.0166873352806304 0.258706522193628 -0.124202631076055  
0.0244940817957089 -0.195076341247481 -0.141676456647689 0.0234374884376939 0.271798634681369 -  
0.0262650304366485 0.119202436432519 -0.0984061261368191 -0.0829738452357546 -0.17169237458406  
9.78711212450464e-05 0.104319645618584 -0.130592412674763 -0.0634748601900158 -  
0.0110897692433369 0.0488930734893553

"Platypterygius\_sachicorum" 0.145528435855166 -0.547870456563772 -0.0832983265130443  
0.264054994320181 -0.214974279257061 -0.136447434801423 -0.284738438246781 -0.0282058144126985  
0.235576009534443 -0.190200098315069 0.351202838809888 -0.000442830623524097 -  
0.184346062398508 0.154751035867862 -0.135512482413613 0.0645095719066202 0.0146116658034092 -  
0.0274571163391808 0.104898095441362 0.0875567057277349 -0.0162089558314187 -0.0695969911604162  
0.144402720326114 -0.0662656170993279 -0.0944382815196851 -0.0443435739874029  
-0.226916643982493 0.0395242255240711 0.0577378871376969 0.184136314284485 0.164118097485709  
0.0384796280992477 0.155720207904012 0.00305586539079546 0.109438627020476  
0.223123505815006 0.0241247351678219

"Platypterygius platydictylus " 0.168594993263313 -0.558277786251424 -0.16743452473525 0.262513098795712 -  
 0.17617730855606 -0.0331785091607929 -0.10544445891277 -0.0554005841225436 -  
 0.226437176178464 -0.266487467855492 -0.0336407052589175 -0.21894992329907 -0.351677496195278 -  
 0.0901135145510845 0.100761835362597 -0.141711069938528 0.0860180334045862 0.0690492313739799  
 0.0887287337870286 0.143940147188592 -0.190029161878568 0.0913688088000188 -0.060637363992951 -  
 0.215661680850523 0.0894643550348227 -0.147244095695816 -0.00491740764412339 -0.261053730853942 -  
 0.154163130903063 -0.127374191502168 0.0129215764265255 0.0388192612054285 -0.195966637100706  
 0.111604462752967 -0.0720743078337973 -0.0191858432278882 -0.0771821769126546

"Sumpalla argentina" 0.481305553655643 0.208318083070986 0.105310244132716 0.0973903212458618  
 0.133260877960291 0.23486980119512 -0.0134384458713141 -0.452332097993253  
 0.138288135998585 -0.310454072615622 0.136609084945257 0.0402782920688368 0.322323185985579  
 0.32039009500557 0.0256142110268316 0.0872508936271301 0.121957918459462 0.101729016008239  
 0.0332611536466855 0.146223709403228 0.0447899097873641 -0.0555662141645579 -  
 0.0829428328520868 -0.185960828499032 0.185926776387638 -0.205302408191775 -0.185549522290176 -  
 0.0574163768947794 0.124693205537103 -0.162615642906965 -0.0435796983553695 -0.166665768717861  
 0.0519895333712344 -0.0864321557574019 -0.032779259862459 -0.114253211865531  
 0.0943617333849517

"Thalassodraco etchesi" 0.223413711628486 0.318658592342389 -0.33660790782321 -0.00744276286217445  
 0.251460077138254 0.217410699421943 -0.0950198210753069 0.513090636883449  
 0.179696031691636 -0.216693597125137 0.159242229448295 -0.14373059109693 -0.309730198653612 -  
 0.126643377032603 -0.228447326942897 0.0929120920438131 0.172632620236319 0.0290706487974451 0.1039785272218  
 0.0707095975560796 -0.00666151747780924 -0.210713144459208 0.0847716869562398  
 0.00109347312499643 -0.0733666896752296 0.0502836290563803 0.145760280209687 -  
 0.0135774828583215 0.0690520338129498 -0.175946732271289 -0.0529313620426712 0.103292378657636  
 0.106191340685225 0.0094373272958797 0.125538531548487 -0.187984655366536 0.0170029859087719

"Parrassaurus yacahuitzli" 0.0827483218218248 -0.200211266578759 0.00449149515199032 -  
 0.129390335313262 -0.264320862799718 -0.12460294306565 0.30173897484504 -0.297504104270554 -  
 0.231607064615553 0.322398303335738 0.275860974860217 -0.0197966815878519 -0.232772316085713  
 0.150220282781533 0.0894690121762328 -0.0316489180812824 -0.10909127556056 -  
 0.0782699125883979 -0.190058692968174 0.150903465305209 -0.232870983687095 -0.0688372731034651 -  
 0.0403091109721822 0.233830539483405 -0.260714924976443 -0.141012220983345 0.0275610793152919  
 0.0767517530512895 0.2669414176946 -0.0932195087629653 -0.062905253065952  
 0.0790847588244709 0.032224306388288 0.130351113519408 -0.0112845379909955 -  
 0.0910476554107129 0.0187466913087857

**Valores de los vectores resultantes del análisis de disparidad empleando el conjunto de datos cráneo-dentarios**

"Temnodontosaurus\_spp" 0.489442854286186 -0.823968995967299 0.111495756238976 -0.328560715762264 -  
 0.408675507535323 0.189942216190126 0.549816330636477 0.0450806583268085 -0.035522031938997 -  
 0.163457740066064 0.0770532996419564 0.0351764524909421 0.0502143672179346 0.265569491990404 -  
 0.0688557438917579 -0.0602219462340561 0.311287209919045 -0.35324794732929 0.0207916858623084  
 0.452342788811386 0.822764041390889 -0.795119099069753 0.259032340770817 0.558561781727906 -  
 0.0909097565291498 -0.287359430354478 -0.35094728226843 0.0786953877230522 -0.347764077451727  
 0.0594187714051929 -0.0092779258547538 0.0496179817290183 0.237326521871774  
 0.108292001808284 -0.0377728042409556 -0.0488393914468905

"Sueveleviathan\_integer" 0.368770636071306 -0.745294226167759 -0.0513943305647767 -  
 0.0681670223724227 -0.29062222461363 0.46201328866171 0.17183527900132 -0.33841121776798 -  
 0.384340790120852 -0.111001116535538 0.751716802034821 -0.247181612547281 -0.321462392632084  
 0.439999721859545 -0.187957781583412 0.518838117311613 0.233745873259666 -0.425984825863604 -  
 0.0522222163799043 0.0661833304666785 -0.100089992556783 1.06351260461694 -0.0782849397581639 -  
 0.0586401291115895 0.00870026622131575 -0.0198583769435809 -0.245995624639797 -  
 0.00904321947668166 0.118736874928628 0.422483204315467 0.180188214478738 0.0578898107854501 -  
 0.000385665696486703 0.00774312008790438 0.1178705750021 -0.114247889987271

"Ichthyosaurus\_communis\_" 0.937500290969617 -0.473622441776081 -0.246534432355118 0.0694453953629703 -  
 0.291895848470124 -0.076503877752183 0.40965456545143 -0.0222784804547126  
 0.0558464329043914 0.315830721569889 -0.27489988977112 -0.295694938066851 0.632497875939527 -  
 0.0193014797574489 -0.293234869566028 0.266679439931151 0.302863649418838 0.156342235649745 -  
 0.204274076324882 -0.138877654308714 -0.0291590500517824 -0.270909929695521 0.101693239311774 -  
 0.485957556216723 0.951804622820739 0.420512391161362 0.205242384880658 0.520954159896618  
 0.290557517503597 0.0332657347890698 -0.0962329400891747 0.0710625157390222 -  
 0.0143262597701894 0.0938042847890967 0.114947877973107 -0.0767207193212504

"Protoichthyosaurus\_prostaxalis" 0.63670452016821 -0.823507881493052 -0.159745591164359 0.154183726281425  
 0.259758754204967 -0.266900453239073 0.431925534639909 -0.104929342245529 0.295536201810216 -  
 0.395351015073673 -0.511155188714944 -0.688461584551273 0.17071564247074 -0.244480385167528 -  
 0.0724231183036711 -0.223884339047234 0.201408994693628 0.0379283973044362 -0.0402954826527465 -  
 0.435262527837961 -0.236342907922589 0.0413494227016707 -0.2409903689645 0.168531166110267 -  
 0.134903065490583 -0.22842454754477 0.131462356450115 -0.821277471906635 0.0858951582476391 -  
 0.270142080129405 0.492409746234623 -0.266340471047918 -0.0685118109673675 0.214766833410759 -  
 0.0392199816602765 -0.213345297267179

"Protoichthysaurus\_applebyi" 0.813358723479174 -0.812817349980242 -1.04273807220327 -0.0942338960021217  
0.439483255793064 0.117208154573515 -0.279475575106906 0.116540998978604 -0.0656068948324163  
-0.0511142017155806 -0.337678892040943 -0.0772383922544556 0.0906739045084886  
0.404391610716365 -0.111976802309483 -0.337823015531286 -0.124397002512923 0.014779703482508 -  
0.0612840033212008 -0.0195097351482622 -0.0697770786527273 0.0868586905634822 -  
0.113151059856482 0.114401241394778 -0.207926035853833 0.188935142877207 0.248177721027686 -  
0.0409441419846654 -0.209824778631687 0.203484761313365 -0.207506244702708 0.289296446172321 -0.15034990249439  
-0.513167385067734 -0.236392531580969 0.593654392932157

"Hauffiopteryx\_typicus" 1.00796009992045 0.0654156431064228 -0.0135743198375954  
0.184956356654251 0.462619476131069 0.0266447831571407 0.433546036034263 -0.148279841182642  
0.456683233772639 -0.42353523476057 0.440236020981335 0.439221222671374 -0.337822956597468 -  
0.178916241050774 0.207909573050938 0.491781556317445 -0.117144426310847 0.119045283671062  
0.369361287482416 -0.53258098309238 -0.52600953356096 -0.338391635244478 0.00819239444814598  
-0.361662697735035 -0.224944521391652 -0.458223813446061 0.0740340680492952 0.485611492657871 -  
0.51577223146245 -0.013508433235904 -0.0339069421977498 0.140125808438362 -0.0146073480885902  
-0.0157146144424845 -0.0574557933771876 -0.0790932484314233

"Hauffiopteryx\_altera" 1.52306326863867 0.205844506531881 0.314514168230466 0.613753866638196  
0.254331002199204 0.0315075777424399 0.0131489486372831 -0.0169033054364554  
0.0807662229753267 -0.167820414000454 0.104659399316785 0.0408964326229095 -0.0797768112735042  
-0.0776143379890114 0.297545323753495 0.178441116716001 -0.792059259693288  
0.0417559391670296 0.344396976930655 0.416480503688822 0.384922246864458 0.125341360005718  
0.1584329150489 0.0588062562931807 -0.0300740612400053 0.0871697445396937  
0.0357836138995012 -0.155189464298882 0.388002940542838 0.0331540369357715 -0.136773755774247 -  
0.408318242679007 -0.0899602421645126 0.365701390272519 0.231667404769276 0.31501658972936

"Stenopterygius\_quadrisissus" 0.587598139884491 -0.171276380276936 0.382105090744961 -0.113610654892317  
0.0838480695329671 -0.0328067249157582 0.213626648911011 0.168775393197956 -  
0.010008763872791 0.365192210202613 0.102389649654003 0.544168199714336 -0.00850650051180373 -  
0.29611623300331 -0.438092943902157 -0.352257160641396 0.632794039576021 -0.048250028306872  
0.108981204727277 0.566319346975428 -0.768958707434848 0.0999309600376899 0.221141904366831  
0.29126178391416 -0.577615681635463 0.311446053208437 0.0530713566944609 0.209556657702774  
0.433509340766436 -0.452504879128077 -0.173045487953579 -0.107198826786607 0.0763061006834453 -  
0.0280860269938467 0.0268833053790381 -0.0265754519740689

"Stenopterygius\_aaleniensis" 0.860205437381846 -0.185854079187616 1.14794432650755 -0.509599273515052 -  
0.508653152705923 0.143951065392446 -1.02271692810494 -0.144323570850056 -0.0816485371326381 -  
0.221656104026302 -0.167890738434896 -0.088778009060408 -0.0679150288575592 0.0468899907469529 -  
0.0546719993881138 -0.297740032486274 0.0599168924517302 -0.127764384680785 -0.133417486861585 -  
0.324981714466173 -0.0926577510473775 0.0113420762835047 0.057641759411131 -0.0260344803012553  
-0.00262725731310938 -0.110794274064069 0.0878467429996758 0.00868587828519972 -  
0.166544006898272 -0.0727048087256207 -0.00239525875427779 0.310806046336941  
0.114208425858199 -0.271815753043753 -0.00975685652514012 -0.183875936016904

"Chacaicosaurus\_cayi" 0.323048190688309 0.264842602781185 0.32370514523243 -0.391807850992113 -  
0.0015705035675385 0.425790788053655 0.104286331736381 1.04592532839433 -0.544155914123595 -  
0.0537582651881689 0.368840173282539 0.427199862664083 0.211067314315048 -0.522234178177676 -  
0.354102925010489 -0.231402205517115 -0.104926277035424 0.644006005461475 0.122739688773027 -0.24527312801265  
0.438964623270274 0.137751389341976 0.312171246906737 -0.290432486305101 0.140712076929962 -  
0.175824130341351 -0.0198973987180789 -0.368030065649467 0.0806322232246287 0.172320991149696  
0.26099073348398 -0.0606681391976676 -0.0437715394515595 -0.368690774077117  
0.0172342669333307 -0.0338177306817099

"Mollesaurus\_periallus" 0.00937892726983394 -0.319371867899192 0.0992846180343896 -  
0.571347008866959 -0.316224722562977 -0.147401451994687 0.109939556332353 0.515716972564307 -  
0.372728164417303 -0.387614298874437 0.00547691293326758 0.0782570469273123 -0.454473810375889  
0.139426566656332 1.1457203989097 -0.301035947199163 0.266811403236794 0.444352283681929 -  
0.203648425453597 -0.107827013930298 -0.087757719984549 -0.00800045472476424 -0.578320225817635 -  
0.0808802922932085 0.0611836198374498 0.538937384012145 -0.286269042383308 0.050379847232052 -  
0.104285475102348 -0.14446047218114 -0.24890007924821 -0.0835010347815865 -0.0637165205296138  
0.210621832055414 0.225181795040077 0.0272830373655137

"Ophthalmosaurus\_icensis" -0.0291305073313215 0.0972896675241503 -0.367957113075026 -  
0.728083847498025 -0.011900727924714 -0.615520559013125 0.0288290032902417 -0.293115530498088 -  
0.202075502225726 0.167329199874328 0.456628212352578 -0.00738966893692819 -0.377611113932829 -  
0.0543452796138693 -0.0714094328808827 -0.0756612672499951 -0.353798011154924  
0.313801486055281 -0.851793952057321 0.537887666304389 -0.194718081083973 -0.201658327882512  
0.105608653364853 -0.203902346959116 0.055280481268555 -0.530469156154698 0.476350649075217 -  
0.307039563242541 0.156436208310433 0.0589032368469788 -0.0885315629004911 0.442753027210834  
0.068184669961516 0.343252756094466 0.0323671596333012 0.00378041107702427

"Baptanodon\_natans" -0.0436744928102048 0.136051503085831 -0.111807280206633 -0.48784055845824  
0.779414402911697 -0.300875639778093 -0.163394965293454 -0.00529820738021346 -  
0.170071126036045 0.31223697398944 -0.538927155687185 0.0313689006709898 -0.48854550628936 -  
0.618540613363511 0.138693303360999 0.401059946733824 0.261565983205392 -0.3377169424115 -  
0.102637659456881 -0.116771095460291 0.638151087589167 0.584392819401716 0.378648430219606

0.280095895801302 0.162485787178882 0.0714884745451025 0.332215596252136 0.259341315645595 -  
 0.37936164170297 -0.422702381515759 -0.00599259694400069 0.059849401878346 -0.231840696225507  
 0.0947511220023895 0.0728967988962141 -0.040213525903688

"*Catutosaurus gasparinae*" -0.0582448950904621 0.63550650958566 -0.0420600872188689 -  
 0.860859302191473 0.80698336257122 -0.0184001613202255 -0.0205805780586828 -  
 0.458032062045996 -0.0493155143428536 -0.0217844923831657 0.201445847107573 -  
 0.358850971631042 0.536023018476184 0.0858044952458245 0.131822511309929 0.018339037458657  
 0.353324006370056 0.538832187557973 0.616627905306588 0.242780890671319 0.253668467222978  
 0.17810117927102 -0.448382629863534 0.0804540640846204 0.0173085820650955 -0.193501261239973 -  
 0.225086883863245 0.16332271688121 0.275205884939945 0.0431475211745294 -0.152038465362192  
 0.101008617937789 -0.0111551684770226 0.112371872695185 -0.545007574095304 -  
 0.102666104758612

"*Acamptonectes densus*" -0.484977725772001 0.0969664843921315 0.739555671671906 -0.140843548571269  
 0.306372769231248 -0.704256413276171 -0.327371989907667 0.258800676963273 -0.183733450884512 -  
 0.131659403932566 0.769655344990345 -0.58117771578203 0.283254786007565 -0.0542852232576337 -  
 0.0547950252652659 0.10155669161987 -0.129723587529952 -0.667550335238058 0.110072746394657 -0.18787425263401  
 -0.0685329739922409 -0.253916721330649 -0.32430372663134 0.0402340108704315  
 0.231731297403478 -0.0361209051464723 0.0872266583984852 0.142037359481062  
 0.13689530421264 -0.404376675821616 0.210159263525508 -0.0740780196858973  
 0.350668136888497 -0.161580086825491 0.103987970531618 0.413349269901896

"*Leninia stellans*" -0.175897035899025 -0.276416833490454 -0.291246402673007 -0.26332196734062  
 0.217855639774121 0.37045186680992 -0.0187326417745256 -0.0622764581600806 -  
 0.290988255428264 0.92078353938576 0.0419709086296969 -0.511164190034294 0.349103807209015 -0.59956115671483  
 0.295136768407006 0.333649077001147 -0.536818754678229 -0.105424410600771 -0.05684765886048745  
 0.0665857978211532 -0.100840455970605 -0.279897234862971 -0.0740052066406506 -  
 0.236044973121047 -0.659571726689282 0.501648786081277 -0.119972297700425 -0.0692042946462308 -  
 0.291011164882875 0.262785157571341 0.0780071957709156 -0.0656377259883924 0.388468347147813 -  
 0.0921320354484359 0.0805694857432939 -0.216757522144845

"*Arthropterygius thalassonotus*" 0.116487138704166 -0.10546794502424 -0.143533816900635 1.63349341929716  
 0.00877564709650807 -0.513305471926572 -0.285199466600937 0.0154233464400825 -0.10780745197414  
 0.166768560137422 0.460874124680199 0.14333516768453 -0.125025906972966 -0.0888343431712231  
 0.514630466630872 -0.056370301600616 0.368961465696428 0.0618398115797556 -0.467021196800507  
 0.199562378391447 0.268828457173893 0.0541484526986227 0.0820778112932298 -0.140386505220129  
 0.111616572317056 0.0373989372128065 0.0128682488235288 -0.0786205316492527 -  
 0.0354968778548426 -0.099803687953021 0.00705542396987892 -0.182160178638261 0.206487142824302 -  
 0.306643739107295 -0.579238098975009 -0.190655710246652

"*Janusaurus lundii*" -0.334967436092892 0.452061192695735 -0.197167146251062 0.282939700189653  
 0.733439868410638 0.33479192945348 -0.291891095918351 0.658467751756585 0.56298118264474 -  
 0.529836232146338 0.335670717897821 -0.51663598905027 0.265615162704442 0.112709015623427 -  
 0.126745155651663 -0.390397222001238 0.0112497565124921 -0.408415501751596 -0.415701130591185 -  
 0.129522987406844 0.0118191845906432 -0.0393996721504072 0.506108691280657 -0.161160794615763 -  
 0.191953064096354 0.204021050281792 -0.377437436912716 0.00922070821968122 0.0781385174007253  
 0.0635067348572707 -0.440918284556077 0.294549326982375 -0.347270395971467 0.285392792407099  
 0.0747844102821061 -0.207164989867351

"*Palvennia hoybergeti*" -0.0595887731502818 0.577852024883205 -0.00437305056748304  
 0.211891220691126 0.474529957819421 0.645589045152476 -0.468047096238973 0.0929864471400127  
 0.678063210915104 0.229918740461393 -0.015986764756556 -0.300011640224495 -0.473308013757174  
 0.195700761482013 -0.324682085400633 -0.0457009156918272 0.286372515173579  
 0.669787427799412 -0.37161563712128 0.293354225284677 -0.16260360646265 -0.0687693620285113  
 -0.1392639333593078 0.303586773394671 0.270378140371147 0.0279800315222778 -0.184876476587102  
 0.231859418371019 -0.324338095518904 0.128324679745726 0.625496169517679 -0.260235711007237  
 0.289512971827108 0.0576141253485245 0.224862033211853 0.16107925513046

"*Brachypterygius extremus*" -0.630724264870849 0.0527965238804772 -0.322346542621782 0.156268105694667 -  
 0.382248038661333 0.382510262924766 -0.428599942086638 0.130121517471431 -0.543143683816006 -  
 0.302035102857931 -0.315875529225126 -0.321079521693466 0.0425728531117439 0.121497806407142  
 0.230397897538869 0.0723850708520962 0.322600771751069 -0.158467403630713 0.677560068519563  
 0.740664399207064 -0.352608889052821 -0.154090692422928 0.427278983601342 -0.689704403207119  
 0.083404798994942 -0.215368566783277 0.157449377561392 -0.119930512376458 -0.32655760657875 -  
 0.234352516721173 0.277068320757222 -0.0760329984001823 -0.252294133530901 0.141278196910841 -  
 0.00846610566484543 0.092775302535367

"*Grendelius alekseevi*" -0.522728888693029 -0.410560881260834 -0.0498933793007021 -  
 0.0278706533996687 0.092342583544551 -0.880314272574503 -0.541141103201802 -0.0129591462720415 -  
 0.26194477159987 -0.497013085919638 -0.557509120443161 0.0896568462063545 0.430027817715815 -  
 0.0154503110611392 -0.0556381517901415 0.140240537761002 -0.0573077423666758 0.25930571171644  
 -0.126252257226247 0.00116982014060248 -0.229381895192139 0.171805803892366 0.29470847915875  
 0.17788255778804 -0.128089976116589 -0.448920190500608 -0.143862787904296 0.359134828811179  
 0.00923226860232394 0.568534590782611 -0.34679496378044 -0.612422952105739  
 0.246097324413391 -0.0651158875040242 0.223479680352301 -0.0946060915735771

"*Caypullisaurus bonapartei*" -0.287134169385868 0.00661923620897344 0.068816481146607  
 0.197852307502408 -0.049866158718159 0.397167578862899 0.137400215350515 -0.0569991660432423  
 -0.375196745441921 0.771891656896397 -0.0457066799118998 -0.294187887105371 -  
 0.336569908817998 0.445569380581156 0.460289596270708 -0.617190736274045 -0.364591692531515  
 0.0453277105880591 0.419334417130792 -0.607501352512739 -0.335647685884403 0.00101637888482364  
 0.637952760689588 0.484107677569401 0.312730522064157 -0.232026112707729 0.1278829695291  
 0.137119883504059 0.234569596691441 0.059897786065651 -0.070744540644227 0.0362677043231171  
 0.195930933971682 0.193464795998197 -0.153676049605848 -0.0509154525357832

"*Ophthalmosauridae* gen. et sp. nov. A " 0.114052317909915 0.806597758677463 0.317632450651702 -  
 0.291726403955654 0.292524311140799 0.192433546387615 0.206066755838986 0.779661217716437 -  
 0.089398649507039 0.15384784411393 -0.780969385855152 0.354960494879294 -0.203352510300212  
 0.876709517865136 -0.00478526462100899 0.71066184371704 -0.0373853673835598 -  
 0.486517460222233 -0.323899616951977 -0.0471527939679403 -0.0788325964958662 -  
 0.182355137883944 -0.243083330084537 -0.201172375922705 -0.131685720074344 -0.0669575922337246  
 0.126515193451449 -0.185124010573935 0.327359972744229 0.0766274150296889 0.0452235307719808 -  
 0.168150086214812 0.176518369916047 -0.0168856242278969 -0.286700132870193 -0.0932284698836475

"*Aegirosaurus leptospondylus*" -0.0240338469525051 0.28223759958862 -0.351161044321857 -  
 0.770987231365347 -0.164509838256079 -0.49020357417281 0.163243960277315 -0.813952790545945  
 0.501266471715921 0.107638827440505 -0.00831367955356344 0.260567209554654 -  
 0.130125383815884 0.446274226442147 0.0128119976840456 -0.416713672044079 -0.3654493443021 -  
 0.107499015418315 -0.10003389253826 -0.104399070816244 0.205658291179025 0.0560484134733916  
 0.447584295184357 -0.547785011600082 -0.067863807055261 0.196340339980187 -0.553020843086933  
 0.0345484773203382 0.105337218463323 -0.370433944035621 0.342796519644245 -0.398686718668377 -  
 0.109082638203903 -0.351564442413794 0.000542965339072932 -0.0130516861470541

"*Undorosaurus gorodischensis*" -0.48879507838291 0.310805955438336 0.848450649291067 -0.0168005691805438  
 -0.794977997019019 -0.275466055670269 0.443586635800052 -0.0910150641334721  
 0.766885679588285 0.0793733305733006 -0.328096902366043 -0.2194706636391 -0.0849401871507244  
 -0.437020646835066 0.0718931315463949 0.08958813136122 0.364808397313919 0.0670616901137042  
 0.0152041298705758 -0.617005137421581 -0.379897139081724 0.104336389556584 -0.150391840593777  
 0.273446925700642 -0.231533612442808 0.149423697815596 -0.0530478383484022 -0.179640309758761 -  
 0.0793052564835823 0.47905995922442 -0.117725643205044 0.21011060006927 0.201154990628079  
 0.223133746250798 -0.294870254415348 0.47201294244018

"*Undorosaurus kristiansenae*" -0.4682308814394 0.297251674516282 0.467296938720595 0.64389544112554 -  
 0.1874335056746397 0.213411776300139 0.871583752140901 -0.0620499076364246 -0.293431471000103 -  
 0.151400702483394 -0.374111321996923 -0.514339743952438 -0.144854110352903 0.099087939843075 -  
 0.369149116939929 -0.617005137421581 -0.379897139081724 0.104336389556584 -0.150391840593777  
 0.193503447374888 0.346637108333291 0.281102114760422 -0.515886744443535 -0.285591237284901 -  
 0.369518629044206 -0.256815121778559 0.304144106599752 0.588815054671133 -0.105600093512558 -  
 0.186095160897654 -0.126128659302025 0.018873194735765 -0.0495936473441629 -0.180539469432735  
 0.112329693524404 -0.0932960193776831

"*Nannopterygius enthekiodon*" 0.16426787352119 1.01102364313285 0.0413524868782172 0.0748710446868915 -  
 0.400295921622404 -0.00672723316949563 -0.203239064308971 -0.410340719343857 -0.833279000266346  
 0.122914936711209 0.18164408706998 -0.0612181904336137 0.0320987313532602 -  
 0.211870859327751 -0.456138020394862 0.0948617740821261 0.0341428046451371 -0.134418422014323 -  
 0.364339904783635 -0.28187635553002 -0.33308253426665 -0.300627506712446 -0.139976009424303  
 0.377999299496447 0.112979556521739 0.108321034080888 -0.28294327113552 -0.128852873615072 -  
 0.39097535691315 0.118164919536174 -0.172801074579062 -0.418115678355262 -0.707997631333356  
 0.091658238754362 -0.200109997802567 0.153310034147879

"*Nannopterygius saveljeviensis*" 0.252924280029546 0.752322047994311 -0.781495231842318  
 0.222063995343924 -0.389942347671833 -0.357955014246066 -0.494185010986861 -0.125983120849733 -  
 0.110526228174067 0.025526987620611 0.174399560091579 0.454508827824604 0.062620463055466  
 0.312842964630451 -0.553655519807881 -0.371297026723858 0.222798769933886 -0.120750890064758  
 0.45428564516479 -0.389993931534376 0.358401711797176 0.0708380029896299 -0.299754051411336 -  
 0.144094107900606 -0.202128527085971 0.337451168236163 0.359025437698745 -0.172565220209553 -  
 0.282783275633614 0.0531454112031157 -0.0915619886368162 -0.0117512236150792  
 0.481727716028854 0.50157060768882 0.149211005959428 -0.109816540436871

"*Nannopterygius yasikovii*" 0.339118739311537 0.607432743188791 -0.748036752793498 0.479225337873498 -  
 0.497926259357397 -0.393011234259216 -0.0622788492979511 0.321477755408252 -0.0659783098884177  
 0.214729455177293 -0.507703815285415 0.0997537124126746 0.00254540850681239 -  
 0.413398919809021 0.0165397416012307 0.0898348335039082 -0.205458144825797 -0.16623873781359  
 0.167347788788914 0.0844401217972742 -0.172209045455653 0.168003140924473 -0.302821038078868  
 0.194095025459705 0.160578760857181 -0.405337760065907 -0.877568734346714 0.0118844210833073  
 0.189082090772712 -0.177741667098167 0.121494228736452 0.662345286633825 0.127178044285616 -  
 0.0922740554812093 0.167900325032048 0.0155890616553588

"*Sveltonectes insolitus*" -0.319249999182242 0.325834991750571 -0.207602077528938 -0.159270906567643 -  
 0.6545743877862 0.368573405349244 0.183128576484299 0.169265381043324 0.461210219544835 -  
 0.185661739632131 0.210997977873348 0.486294784691002 1.15872391454323 0.140279246470623  
 0.523559339050262 0.0884414064163107 -0.35050101768385 -0.0421459859467116 -  
 0.336111170650832 0.0883559387346267 -0.145874760850906 0.454133012924556 0.0241365267765754

0.494157686851993 -0.0100855711230903 -0.0334639891061842 0.396517645673962  
 0.158152122641706 -0.267813890548459 -0.243885799826728 0.334992103084713 0.0215521114243511 -  
 0.0731055790252679 0.0843800644972433 -0.0592404453425217 -0.00597746967983858

"Platypterygius australis" -0.767526776542099 -0.531701198711971 0.341372323657971 0.472590470227703 -  
 0.169663901722731 -0.290786105345437 -0.20662633617698 -0.142609664763443 -0.233508973298286 -  
 0.212214719710843 -0.0236182819348893 -0.0470572294042385 -0.0354837461035185  
 0.500134166331687 -0.411067227296887 0.811429124333216 -0.309038183031494 0.841181878555783  
 0.110793786404802 -0.202539188168155 0.134974584101857 -0.164939019051381 0.265421295238013  
 0.249973840296275 -0.350703723814695 0.450340750051761 -0.0912728271887494 -  
 0.0485563241026365 0.108100919763717 -0.43638876404378 0.0895520673008566 0.422983153792454 -  
 0.182572813536378 0.0576499123552418 -0.0165682038240487 -0.0228179547512553

"Platypterygius hercynicus" -0.62692339590871 -0.351519344157866 -0.0571973128102489  
 0.266512228316377 0.239969047961478 0.62369525344645 -0.383056934822869 -0.635891715990301 -  
 0.302913758236153 -0.265297936016468 -0.187343021367435 0.641963912630696 0.0220471829839038 -  
 0.435454010311496 0.209223632647919 -0.186784715292693 0.207682071214843 -0.255167000457133 -  
 0.245272624939818 -0.31506829236637 0.243668907447552 -0.377191795960014 -0.202328825584484 -  
 0.109230389347915 -0.244978235894281 -0.0429540430951965 0.0518204152969099 0.320811840314041  
 0.664872823741557 0.289853405097997 0.534199328065916 0.146832051964621 -0.207541988186762  
 0.223100372554566 0.0217123766255487 0.149613154109191

"Platypterygius americanus" -0.239717093074047 -0.459142166611382 0.342771798840037 0.210286994672658 -  
 0.16807318391192 -0.0176924430112849 -0.444419700748419 0.0452224065443678 0.631572058965896  
 1.15037431276924 0.166542653886674 0.132614741429266 0.225272012728213 0.298522073352799  
 0.143521183727282 0.100641509928821 0.312848378127257 0.0658155034954146 0.14834369449776 -  
 0.0883518598694718 0.232762497574046 -0.0829146641059176 -0.39431644185783 -0.149541766668617 -  
 0.141857214711072 -0.5431354516362 0.0516204487459547 -0.22409112795588 0.0013903254382142 -  
 0.0140792239920528 -0.329828862730038 -0.104612117716484 -0.617568781389597 -0.0775969546188237  
 0.345681038024607 0.00126734815360554

"Platypterygius sachicaramum" -0.634986009633624 -0.517110379024248 0.0555963109417689 -0.00789556833762821  
 0.0223815510760861 1.0836945825002 -0.216234893609178 -0.501874302371188 0.220690569700757 -  
 0.248710207789316 -0.168344416881881 0.366180324602722 -0.0647354988001431 -0.353284206677347 -  
 0.276967499435297 -0.132569189665005 -0.350819714550682 -0.0366849987462434 -0.110702669944568  
 0.0386982259982726 -0.0716412596329687 0.0786368902233689 -0.232893046616529 -  
 0.110386117721942 0.48527556622245 -0.0753325318448379 -0.177707569678859 -0.355649250552077 -  
 0.0564210207658436 -0.473083532566734 -0.710639451490894 -0.180502162601676 0.405406863725411  
 0.0208528043743534 -0.140825535053034 0.0358284254722387

"Platypterygius platydactylus\_" -1.42304059360083 -0.613875059974158 -0.667998331318703 -0.0787432490568852  
 0.229921815718471 -0.180949051570806 0.745653313064726 0.521357138856513 0.0796634100233982  
 0.0294245257176621 0.347084867024573 0.298540495916597 -0.226062712796536 -0.0276480207383765  
 -0.226385817678799 0.0280333520920637 0.190704439551037 -0.0531632439845904 -0.117919839248965  
 -0.267787580114809 -0.0422144213120886 -0.00207915270105292 0.0195806995126149  
 0.0106239810007999 0.118438420557884 -0.0923051219701555 0.00751415536248826 -  
 0.0556876300356763 0.0424459414426771 -0.0076436303350133 -0.0329251067397301 -0.15396432615367  
 0.0825798596347904 -0.049101198298491 0.0914057012918415 0.140897315867745

"Sumpalla\_argentina" -0.343934586645871 0.560308131760077 0.615974332138129 0.386500775955842  
 0.815441901249244 -0.172704483145305 0.565061455990072 -0.690663885638073 -0.148475215099008 -  
 0.16463934454695 -0.159566826640552 0.389626705582926 0.25932450123606 0.221482399345077  
 0.265924841599968 -0.134107378793736 0.189584115626148 -0.0996163551772432  
 0.170841197084521 0.250762861870334 -0.146819041495901 -0.0833407763304236  
 0.0740003605655834 0.138035799742811 0.349059504322958 0.303258286967976 0.108800005543514 -  
 0.529515985450661 -0.120102071857855 0.337983450713383 -0.0328926296942051 0.390328399597316  
 0.0584031891946033 -0.388816413943518 0.435332357705827 -0.0951186156986798

"Thalassodraco\_etchesi" -0.15839800673778 0.762940750134074 -0.710361375233228 -0.224831520452012 -  
 0.79203326416429 0.229392563591802 -0.106340719976467 -0.102291120931992 0.484747920960783 -  
 0.454630279335354 0.156610683066308 -0.486305113179592 -0.496261434177405 -0.306230421504941 0.16215585852602  
 0.322984137785085 0.124516508903362 -0.0249313576126229 0.256100340446451  
 0.0307792517101718 0.103219237805784 -0.303477713095564 0.00524734206150736  
 0.396188326714538 -0.042848547597666 0.134742584466129 0.488354501101684 -0.0349790743717784  
 0.488453126397146 0.129826613598039 -0.21093507381543 -0.125499796134549 -0.0852873855865074  
 -0.555754709300929 0.123723739356879 -0.183828195832344

"Parrasaurus\_yacahuiztli" -0.421976981038502 -0.686494159853704 0.350355141862331 -0.124328637736037 -  
 0.03890437334876 -0.496989464145912 -0.225278136014902 0.355655629739185 0.479886388135058  
 0.00640981435389227 -0.0501996316476997 0.301951720369884 -0.367565230567487 -  
 0.198304508058207 -0.31504106449729 -0.276422874837408 -0.680672381907332 -0.265544398165643  
 0.425781947379872 0.425609264291 -0.151148185865312 -0.0386955181263688 -  
 0.370178815139699 0.137057338722169 0.408150159244424 0.383776519917035 0.0659826616468754  
 0.113809501414949 -0.129997378543584 0.430019276851972 0.238864693612664 0.0316249240272355 -  
 0.385219460887588 0.104078299871515 -0.329271601574019 -0.278826526553399

## Valores de los vectores resultantes del análisis de disparidad empleando el conjunto de datos del post-cráneo

"*Temnodontosaurus\_spp*" -0.825554467713448 -0.425764027358172 -0.200365110041465 -0.0460894471659193  
 -0.13816994481544 0.0884925099529792 -0.190680875063246 -0.0735845716353113  
 0.0143569734659173 -0.0664673130882621 -0.0940744581250284 -0.206091837233055 -  
 0.106786321783398 -0.0621874850842354 -0.207704297044418 -0.0873220347759341  
 0.0861959416079905 -0.103469109386315 0.205818195923673 -0.072228400866538 -0.178959540665823 -  
 0.130131722524459 0.472671159816575 0.050664392120879 -0.0257729475879053 0.120422604680616  
 0.1062575389925996 -0.134836381667418 0.10760796233416 -0.0794498141762646  
 0.129080681530072 -0.109985503356987 -0.144069812456744 -0.0983005288080025 -  
 0.0249050321188162 0.0414425791588823 0.0774977374678192 -0.000672817635529979 -0.0593068151415592  
 -0.0247755040586818

"*Suevoleviathan\_integer*" -0.79367055174764 -0.0410150592695115 -0.406267135602316 -  
 0.170518812551561 0.155871651315834 -0.182594620158752 -0.0784643449476687 -0.0616553707708088  
 -0.49429983026866 -0.247998891837349 0.153780000550584 0.0412731973494337 0.051471954326628  
 0.0785388789925996 -0.146373036507764 -0.186261147940325 0.345215971900515 -0.106439301774687 -  
 0.247576815394842 -0.0464035643295448 0.112754853582383 0.0394525702495092 -0.143314403288686  
 0.0977757319696068 0.0779737436459866 -0.0986062936655565 -0.141399062659215 -  
 0.073916111539202 -0.0237170490808993 0.122947925143724 0.139047572721575 0.0757795510046069  
 0.0245483725622233 0.0211974842833385 0.0349700910638298 -0.190374902585818 0.0789568912719972 -  
 0.0503542251912348 -0.0604545046664972 0.0650517433995007

"*Ichthyosaurus\_communis*" -0.639087569181928 -0.0323463965017804 -0.0956394877146795  
 0.0287919174499788 -0.257791885251652 -0.24938373682811 0.0964196197493565 0.304378325939997  
 0.213515880751018 -0.266674949199642 -0.204157860378761 0.0770973391858175 0.306620420669289 -  
 0.00823353162776765 0.0516384619878295 -0.0738370819777575 0.198182187881384  
 0.437121249441934 0.12624008393709 -0.17599751408706 0.11486132199443 0.337953530654058  
 0.095049172685842 -0.0732934245914049 -0.0169966206715663 -0.020339236403005  
 0.0944095774523341 0.0750954394332714 -0.0231528081519675 -0.0483724884186765 -  
 0.0635074546300539 -0.0194276164642314 0.159379942936236 0.0219989094675417 -0.0944830254378931  
 0.0549623340507001 -0.0227756941109728 -0.0163547390992891 0.0445925259493029  
 0.0687184611094423

"*Protoichthyosaurus\_prostaxalis*" -0.678643580206362 0.141310074450468 -0.430555442790215 -0.269690680072996  
 0.0355953677233641 -0.369343354995496 0.132903772009872 0.41166744039289 -0.23711078210564  
 0.332505541057882 -0.106345609606371 -0.129334480997412 -0.0382733360733263  
 0.0813638781693441 0.0848587036532924 0.122219874916927 -0.257087696322376 -0.0120260267653022  
 0.172032899489373 0.185198055252713 0.0380122752657624 -0.106045802160728 0.00478325897611174  
 -0.0871112111086177 -0.0274564659024482 -0.176982331586298 0.00320881556580431  
 -0.0487645163310422 -0.0829804667250513 0.000811594184048433 -  
 0.227494345788062 -0.0909071499548387 -0.100009266734221 -0.00252330958130546  
 0.0530413291777838 -0.150958849979106 0.0852295652713439 0.0909247181217384 0.11566082967203  
 0.0161613981809041

"*Protoichthyosaurus\_applebyi*" -0.798041169590915 0.523944234612772 -0.2151139985697 -0.313949012278102  
 0.135112860482635 -0.262123249186796 0.398291483818811 0.019630032711955 -0.0892464924440196  
 0.0523638806158041 -0.0199178022596132 0.112320887460541 0.0695959316588087 0.15115876876347  
 -0.000449401190064732 0.196978368608938 -0.083895954828057 -0.0621913086315118 -  
 0.0833473828979418 -0.00275139762405261 0.00924294158974481 -0.0304583635001917  
 0.0731512407228444 -0.0356723978424535 -0.0239614750936588 0.247070250565638  
 0.0724905314529808 0.00678502694894994 0.0624252494669266 0.00721918576027334 -  
 0.00469768692965422 0.0319807498311043 0.0366332816571694 -0.0275728177931291  
 0.090510970333404 0.287952517361953 -0.0136045508321553 -0.0601600724381367 -  
 0.151799345390327 -0.075563733913239

"*Hauffiopteryx\_typicus*" -0.662478605416721 -0.327259351765761 -0.241874165347764 -0.0292976532672339  
 -0.168005317819409 -0.0136929042677257 0.00600142488744369 -0.407320060312858  
 0.10471972105637 0.182265212403181 0.0162040776658765 0.230097707415367 -0.371552054356559 -  
 0.321405709702044 0.232425299643554 0.0190450006564243 -0.0995952804460206 0.158969742453215 -  
 0.0833639823221834 0.0631589573099932 0.0105920728759159 0.0840426043145603 -0.284365524262716  
 0.249577906190932 0.0469310330950562 0.0315731114177957 0.0693553162525047 0.207806751774082  
 0.0243073413639812 -0.0951036857070178 0.106231069822073 -0.143619762036092 -  
 0.0705178055634911 0.0334544638750379 -0.0213605280949403 0.0286008107979126 0.045657731377396  
 0.0696688615294307 0.00680258861081462 0.00940675805166797

"*Hauffiopteryx\_altera*" -0.827528254469716 -0.209896733471759 -0.0302955394770959 -  
 0.139025178777446 0.017445883875652 0.373164356894707 -0.130507683464319 -0.267194481557644  
 0.329370623017398 -0.0905990850063486 -0.131956862904266 0.215925564466773  
 0.185221752981977 0.183559691484141 0.379791387064718 0.0289310223214847 -0.104259009601182 -  
 0.135982099560268 -0.0148468854776476 0.158955297992695 -0.116247874155818 -0.0981066324808962  
 0.0941583780808848 -0.141116171577414 -0.0767627981927142 0.0418358682734131 -  
 0.220138325756957 -0.0582757082941861 -0.157769827645737 0.108325562550183 0.0241274927883383  
 0.129251666115442 0.0763421362477395 0.0903081588942483 -0.0275670808295256 -  
 0.0653303764420881 -0.167151384048017 0.0465239947104166 -0.00559996470342567 -0.020374239567172

"Stenopterygius\_quadricissus" -0.548628757012196 -0.0910790954763672 0.187792423561037  
 0.218319958688802 0.130534046031059 0.178038276599163 0.0541488660444034 0.148960745258121  
 0.454082630077914 -0.149191951205926 0.465374396680201 -0.451818576837331 0.095193148100293  
 0.0473320157148973 -0.244637420344013 0.102546611509226 -0.249478332111798 -0.0392593127148198  
 -0.162827251998461 0.0290975227081887 -0.036458385031107 0.0809753391484072 -0.147745229931339  
 0.0561009823171371 0.0966247026140911 0.0145772122195906 0.0951275040705601 -0.0629145032207821  
 -0.0860266027690398 0.0916510620844132 0.0709930556543628 0.0683907320984201  
 0.067663000098146 0.046076400986329 -0.0463985744203093 0.0469558318317937 0.14677526035402  
 0.0590026004094011 0.106267326119449 -0.0427189092605258

"Stenopterygius\_aaleniensis" -0.728497951365938 -0.257165006707523 0.5358602256124 0.248595435774059  
 0.276308503066972 -0.0920913945068691 -0.0744806318481136 -0.0358408998257961  
 0.244801721098101 0.0915939281437067 0.113271062270854 -0.105746283317316 -0.212357494315838  
 0.00433145018916609 -0.102438070986726 -0.0596583504728206 0.247368133128921 -  
 0.142326526843948 -0.161481373985561 -0.171563451644372 0.121058862227745 -0.0283957883335861 -  
 0.21862524875039 -0.116866158924894 0.0122368658527887 -0.100654039279997 -0.0431764415706269  
 0.0404521664295221 0.185946263317864 -0.043769465574745 -0.204460832654098 0.00091588962941781  
 -0.0796115931792392 -0.112173828264914 0.0589674440644674 -0.0331069566973377 -  
 0.247505408581329 -0.0690134129746392 0.02812018116125 -0.0502992745714947

"Ophthalmosaurus\_icenicus" 0.235492461435743 -0.430781517311476 -0.120500487016253 0.22581401505371 -  
 0.109690447468356 -0.192294992585036 -0.416956565803988 0.0851458747623248 -0.0581819932385197 -  
 0.051269923461653 0.479228090986375 0.219280897658824 0.00134639701970628 -0.235027211527355 -  
 0.0825875082970802 -0.0125133001651832 -0.0755378049459934 0.0996291230014036 -  
 0.0797252229677027 0.0386831827028682 0.236991203804246 -0.136733202970712 0.137460853602295 -  
 0.149729234792855 -0.257977044224008 0.0257849521482616 -0.0279725390828646 0.0327841882694836 -  
 0.021651956452445 -0.0260020085794078 -0.117002521694176 -0.0248980568608782  
 0.176968336954988 0.0447460541305622 0.200485610084788 0.0360455585274536 0.0322693546496955  
 0.0921035543504306 -0.0943891509443236 -0.0595926194864032

"Baptanodon\_natans" 0.115921752920132 -0.520951820416846 0.132871229708381 -0.050963955174272  
 0.0872498557039608 -0.0281361080689711 -0.340875844950655 0.492718443790929 -  
 0.0354749844312521 0.0965249989617224 -0.146646099857101 0.143708172684375 -0.018269110541299 0.17445872409626  
 0.197619959324407 0.00555206011649065 -0.0544576533670787 -0.0874523162932741  
 -0.0628927460720576 -0.0259555675726287 -0.0879767599597642 -  
 0.0938254925601828 0.0507622871180713 0.144253754092337 0.0496158878079495 -0.123466921804755  
 0.322806978788151 0.265515392992136 0.109947581137332 0.0407621560468296 0.13349061993807  
 0.27018285476988 0.060851786058951 -0.0449594334954314 0.0356897953244792 -  
 0.0486114885941657 0.0169538044750666 -0.0582208860703706 0.00457875942453699 -  
 0.0502924105408631

"Catutosaurus\_gasparinae" 0.428571623947339 -0.230386767932675 -0.264758776565122 0.280205984870528 -  
 0.138681298591427 -0.557886067106145 -0.105047849507239 -0.30176026507036 0.313208332276153  
 0.231333412772624 0.0134208050198001 -0.113031105888888 0.176840891967282 0.0994620180361121  
 0.173056738114704 0.236582361046795 0.10970834375408 -0.105451724977449 0.107176696599135 -  
 0.147349482151589 0.0860103597419795 -0.0886207591064497 -0.0313090959966667  
 0.0152000891836599 -0.0392061053080214 -0.221601338857825 -0.146415015147075 -  
 0.0642048984307738 0.013011418283893 -0.0751725412439209 0.027115958598269 0.0790515413793454 -  
 0.0515575004507539 0.0864676608366204 -0.200409276652559 0.0495080049317582 0.179023860626655 -  
 0.0794808711973684 -0.0914295652514184 -0.0188015403173368

"Acamptonectes\_densus" 0.350672773468085 -0.00745414158421508 -0.20042752895391 -  
 0.193746532429177 -0.325247861328936 -0.11492697036549 -0.209283205063355 0.337174512257253 -  
 0.0291493084902236 0.0910407595121228 0.486853127467065 0.295181805317038 -0.100380532375375  
 0.101601900872059 0.0153597170069222 0.160233439852867 -0.0612170569360797  
 0.195680123177968 0.017103279882394 -0.0725844813298859 0.014173486106055 0.18400087681893  
 0.115061609464056 0.176388508474527 0.0601416547416584 0.149722353166786 -0.102563020364013 -  
 0.0673092686865676 0.0247458803425472 0.142072929422578 0.00769097271080805 -0.088117034029118 -  
 0.10940127713038 -0.00298140914638348 -0.161446827674599 0.0587882154079822 -0.180312000159739 -  
 0.0515134587692746 0.0902177310746837 0.0840769810421446

"Arthropterygius\_chrisorum" 0.386788902407335 -0.508951640932874 -0.303972684511311 0.0443345104926335  
 0.494634560407666 0.065403076215996 0.214435738225329 0.0159738678931871 0.076741757371421  
 0.235069372126745 -0.190423282082854 0.120509651020014 0.048792585350678 -0.0346218012507231  
 -0.16236836877275 -0.0820970412297994 -0.163485179918509 0.0273445522202656 -  
 0.0868104148380144 -0.0944357159820166 0.0387534599587338 0.298509464711073 0.0132517605692977 -  
 0.0728611109328628 -0.123692931911342 0.0991910303014585 0.0709687212374621 -0.153050168178821  
 0.107696882447619 0.0219450754661503 0.0864223403624373 -0.11941141318475 -0.00231438264009551  
 0.144761578846059 -0.0841306169419594 -0.230745526064728 -0.0598945480916414  
 0.0137874499363168 -0.033545172349418 -0.137442653664648

"Arthropterygius\_thalassonotus" 0.395130188704732 -0.526195078121585 -0.184996446197959 -0.12101060936518  
 0.607505508498943 -0.108908547967093 0.159813465429681 -0.175410270589027 -0.0605058583897243  
 0.0838122261199547 -0.085196087164729 -0.0979077627462327 0.0348014813587295 -  
 0.0329342171302604 -0.234733279588696 0.116787555777213 -0.174529902924125 -0.0200053987363205  
 0.00119326466235505 0.139430136513359 -0.0755956678522822 0.0199352960306684 -  
 0.00828344446124151 0.0388704955918786 -0.068944462884151 -0.107330601709668 0.0463934554215296 -

0.0456872362486535 0.0717472664023727 -0.0508645958599495 -0.00597789720350828  
 0.101461296384699 0.118099864085232 -0.0162688519088597 0.0151987477777612  
 0.138051201832313 -0.139359972207458 -0.0184304089741802 -0.0451199328231371  
 0.23396181273998

"Janusaurus\_lundi" 0.330267370150108 -0.5027217550316 -0.131920023405883 0.247004791346543  
 0.409992177743631 0.108563654990466 0.0328092008851773 0.113323661943882 0.0991729890264895 -  
 0.0935400987747676 -0.124340647354594 0.0773562669642918 0.0217137288989378 0.0264199450840791  
 0.108682351847451 -0.240811612666786 0.0169394290333137 -0.00219181205280844 -  
 0.203254310018474 -0.195853522982835 -0.10009053167741 0.0542332757147811 0.0714515844725207  
 0.0806477870768606 0.172203535106106 -0.0407070480282444 -0.0679560815839124  
 0.0426256479460175 -0.281669744146167 0.096648434760777 -0.243243128377638 -0.0653540953710913  
 -0.233629076488546 -0.10014612936768 0.0651247139303912 0.146514067607168 0.0632700365362396  
 0.0888673412294324 -0.073459502988693 0.0214657020010104

"Palvennia\_hoybergeti" 0.290168201258251 -0.484014842890947 -0.20605334551589 0.14453326461568 -  
 0.112235662075932 0.0464698721661127 -0.123044166096845 0.20928760836429 -0.108667292409331 -  
 0.00138123379323161 -0.0428154889318291 -0.182450430977944 0.247750589417197 -  
 0.359564619226065 0.0814017341992889 -0.132022572405479 0.0714063066767567 0.122040708854688  
 0.356341496077378 0.195137952562552 -0.136127618508734 -0.176591055364037 -0.346350644623525 -  
 0.0747237425827969 0.044625119328565 0.253123506849428 -0.00572512507921639 -0.0692940157399547  
 -0.0551808585592246 0.17757091074765 0.0588081075014538 -0.000928840307963154 -  
 0.0144016118737727 -0.0465619881742109 -0.0200934277224927 0.00719855350919818 -  
 0.0151450095424068 -0.0892662793715529 -0.0247272664490824 0.0187736750097667

"Keilhauia\_" 0.413053868311491 -0.162184474091669 -0.308915622817729 -0.0768031669128727  
 0.166523545828511 -0.00348310668864715 0.102216129859236 -0.27259016462879  
 0.219343731722576 -0.299692366236694 0.0645616533376445 0.0605175937985786 0.0492096894870787  
 0.27169924945492 -0.114824794392702 0.257252832438766 0.108103388518164 0.380014228060799 -  
 0.0359656694563715 0.269305313592111 0.0886971995018032 -0.2098848719135 0.114635051407387  
 0.104085383520262 0.117506277903793 0.0337136908126106 -0.0629231068355536  
 0.104041666331581 0.0992129109616753 -0.0130130441657967 -0.00259177393642686 -  
 0.0735781078948768 -0.0306902512177454 -0.215887106977227 0.0238175615034754 -0.122184666492309 -  
 0.0262323168956718 -0.000247834390518622 0.0885401856613368 -0.0262300855445291

"Brachypterygius\_extremus\_" 0.145901737200201 0.296505647922781 -0.117989348391089 0.569397891951934 -  
 0.56138794811813 -0.220809236077332 0.116159691918686 0.0764072806076618 -0.0493076923495511 -  
 0.150361595216053 -0.0923306793592955 0.0920011640594931 -0.0810724035878282  
 0.0320875229899284 -0.206669315377458 -0.0847671107388038 -0.0761499519797185 -  
 0.0149140421395452 -0.166028002356514 0.294265006061139 -0.154951961347342 0.15715221452226 -  
 0.100986355364086 -0.0524731601953015 -0.171134213482201 -0.0890094098670452  
 0.0280012736320196 -0.0655705844759475 -0.09071729577326 -0.112777394173215  
 0.0245845608917982 0.184624104570406 -0.170926555490925 -0.204029646838864 -0.0824339931158709  
 -0.0179216387020646 -0.107459987668233 0.0213532834610752 -0.0619714339664349  
 0.0656804930825787

"Grendelius\_alekseevi\_" 0.0645405865302602 0.440787223913651 -0.409488089580003 0.275398086458078 -  
 0.477968869363247 0.324319810735225 -0.132840849734234 -0.0696153241414992 0.133017986040723  
 0.32899095551151 -0.273809817178839 -0.260315161226782 0.142176320066173 -0.0626990847934806  
 -0.036357981273419 -0.222736977094129 0.00427585771421978 -0.0949636069708722 -  
 0.253918848705188 0.110307866879855 0.354281232909568 -0.0823508778697665 0.086415373468486  
 0.060961335209329 0.145088160753053 -0.0498228438086142 0.0608898476909577 -  
 0.00435255929014152 0.192699335918351 0.147707124758292 -0.0500209162149903 -  
 0.0327608878970447 0.0499415761052082 0.0394483475559992 0.0193789635399314 0.0645837941946089 -  
 0.0965937649607019 0.0533415642846133 -0.00200979635394464 0.0482893461403544

"Caypullisaurus\_bonapartei" 0.355896382002809 0.295036104745604 -0.10696509307558 0.0122302758469322  
 0.167231404478991 -0.121792112168954 -0.276707845089179 0.266102127844229 0.238900516880206 -  
 0.321876508888489 -0.298688630619379 0.085051904695833 -0.429403980230354 -0.12209248134429  
 0.174236247512192 0.158372198976044 0.218184440118891 -0.11016538694017 -0.111363784496415  
 0.081751308106873 -0.0816271696179188 0.02059831969497 -0.0844964253118013 -  
 0.0565220264657839 0.105231088807361 0.0701845380217909 -0.000621930410557565 -0.34546702820109  
 0.119106171706665 -0.107172399844635 -0.027202582244186 0.00989176397446725  
 0.119020995362225 0.058790698046617 -0.0696019276366811 0.0374896562856009 0.07789844898717  
 0.0735840666158106 0.0636719624945581 0.0206772363159604

"Ophthalmosauridae gen. et sp. nov. A" 0.386135094600538 0.262416784430529 0.0761039763874625 -  
 0.101122276185674 0.0570793509114433 0.131276871373385 -0.0957790285420733 0.022673627846483 -  
 0.181824943107761 -0.348897817042244 -0.0665609114368517 -0.298432487785419 0.0257533367258575  
 0.00916640414327508 0.206265902878691 0.416434333908848 -0.00964719451873766  
 0.0462071711017846 -0.0961478104030349 -0.143773602802164 0.230953141690643 -  
 0.0247252584376894 -0.0646619738364192 -0.124468173682566 -0.0422839947918944  
 0.0297638659785671 0.201113004466659 0.0349297102397621 -0.0517524964208842  
 0.104669924093648 0.0434086306236368 -0.104862437531842 -0.232181595047882 0.0651661967944251  
 0.00844071539696012 -0.0522207239317614 -0.0939349813809972 -  
 0.033409413261565 -0.0995891066688816 -0.0238785978597969

"*Aegirosaurus leptospondylus*" 0.0760795089811491 0.114514662719244 0.207892532836157 0.643030324152  
0.0947575642336385 -0.0796084431191435 0.234790363298826 -0.0064295856216118 -  
0.33419237081095 -0.115808917832278 0.0431820083847352 0.0905252800150891 -0.192740066289065 0.33085367283332  
-0.0106592150807528 -0.165393024169338 -0.0167818792209025 0.108439631856531  
0.0656341303475608 0.0311428457464013 -0.131406296753783 -0.207557620578015 0.00681000660804052  
-0.043134518707431 0.0955918046086657 0.146556580573857 -0.0230693128195797  
0.108425973386576 0.196038200094283 0.101036992097498 -0.129074190158369 -0.0114691484656821  
0.0483744914958084 0.242187840183077 -0.204333306459949 0.0237744550528716 0.0484969659485726  
0.0757682443542109 -0.0164504571813564 -0.0080840752510505

"*Undorosaurus gorodischensis*" 0.241249517726188 0.0150887659127358 -0.494848342941523 -0.289947484424589 -  
0.113699885920057 0.377479832553933 0.2816863089188 0.0175355322951814 0.0498699797300275  
0.0787912525417034 0.152504836345139 0.0173845880873543 -0.0536685007620921 -  
0.110139553225681 -0.084516527274036 -0.0231850087373016 0.185738849039953 -0.13588219487626 -  
0.102847594791576 -0.206812761743355 0.015846132537268 -0.174502281569661 -0.024036104393916 -  
0.314517962177531 -0.0199219173373103 0.175590950731205 0.0876540374710746 0.172553230625126 -  
0.0874146432733958 -0.275515964358758 -0.0360713476057783 0.181183196197714 -0.0573864099815928  
0.0301098928691755 -0.114449756019128 -0.0663947012550552 0.026327006006473 0.04829375125984  
0.0787079426780559 0.0772767897327978

"*Undorosaurus nessovi*" 0.327525893657518 0.0856678541977339 -0.369232623196828 -0.146869241071957 -  
0.360310646509607 0.111388501083856 0.387288235662997 0.0552452323533152 0.126877155258056 -  
0.225553460802322 0.0221170489047804 -0.217220127125128 -0.338391534741795 0.0203664780672669  
0.0380059934688059 -0.0731797417594698 -0.0244406872691728 -0.0569367410049203  
0.03050182717054 -0.209861920751055 -0.28207781048638 -0.100583595070388 -0.0200105425639815  
0.0316030564334378 -0.219159472704105 -0.259765360793416 -0.0394079422367989  
0.101813390815093 -0.0382372446409281 0.162521518403694 0.0344579862090814 -  
0.183485252233544 0.215922974080506 -0.00187158973681695 0.0521627505553371 -0.0182506483077467  
-0.0646091168705202 -0.0603510708319545 -0.0296380860354461 -  
0.00646242438828718

"*Undorosaurus kristiansenae*" 0.221282278242284 -0.183172517601686 -0.0426584181346366 -  
0.0620734572127496 -0.237616205453337 0.484169623527838 -0.0366060132376008 -0.0641401556670567  
-0.187559108327608 0.0134573531130589 -0.0238124877604803 -0.00573126694735708  
0.0172246508420254 0.0743344413551962 -0.150859131034741 0.289155792947128 0.127212443794637 -  
0.183794808168164 0.307880139674223 0.149259299578728 -0.066948874527714 0.397671715715604 -  
0.0181284340060833 -0.132202189446925 0.203943139094165 -0.097864541837041 -0.126584264075704  
0.191489871280111 0.0780272959190537 0.00868644634165292 -0.0376944391474264  
0.0130145935173414 0.0479012264128887 0.020072519840714 0.107768942426666 0.0242933448229552  
0.0980239480514506 0.112202327445355 -0.0863473893734791 -0.0387712137964734

"*Undorosaurus kielanae*" 0.0448564694079469 -0.145218407972784 0.0210836563561828 0.124678686196291 -  
0.126767889259876 0.673897018807484 0.285324078920622 -0.043451427518305 -0.119891462208773 -  
0.0689338019404248 -0.00707671264820644 0.24786243530438 0.0819529767807694 0.0611459477866854  
0.0294322521016319 0.00669221510206523 0.0250779378177166 0.00430750562655236  
0.0915911721078047 0.01141798874653383 0.140940666715691 -0.00812576100864639 -  
0.0520366279486592 0.244176150241018 -0.233202952848336 -0.0592384700744818 0.0480032301887545 -  
0.194972739153053 0.0560004047859914 -0.042713670692041 -0.166935809533603 0.0744836608253424 -  
0.078438367733204 0.0677405246509389 0.105098918482743 0.0640632427382218 0.1414485636364 -  
0.217253284545004 0.107725172546838 -0.0223146929718509

"*Nannopterygius enthekiodon*" -0.00971167161595986 -0.098800697846442 0.690886110425487 -  
0.00288154064137673 0.0303627734424583 0.113532384338835 0.112587497485922 0.00986998670805341  
-0.0098359013608397 0.201159353937325 -0.0188103315450235 0.310248728178928 -  
0.00212041750187076 0.0756672989884979 -0.0683002117849063 0.0173329930708368  
0.201706848105576 -0.160482255646101 -0.0781082118011059 0.217580547462972  
0.118644913398667 -0.0941706830166748 -0.0106302030304369 -0.212139402358898  
0.019772053035221 -0.119878472457167 0.209184280764357 -0.0565086024545988 -  
0.197371070073777 0.0517736808311729 0.101812110559671 -0.29183078753656 0.121846765653187 -  
0.125248592824165 -0.155806115670823 0.0416350194303194 0.085568142891007 -0.0437429832054207 -  
0.0113936090250106 0.0361916550921312

"*Nannopterygius saveljeviensis*" 0.136085839674023 -0.0236656132102718 0.697974644216853 -  
0.317924876509627 -0.0568315847941689 -0.154718246224511 0.242187630129256 -0.0457237078961966  
0.112563605699746 0.0862877739787633 -0.0231974396169384 -0.0980515589128801 -  
0.14591755016323 -0.152386998404525 0.147486476720211 -0.0744779787278155 0.0111641222740108  
0.0810075087158957 -0.124044530370718 0.0589527253524453 0.0389234778894334 0.139616843535973  
0.130777862548236 -0.159037255254164 -0.240112739056074 0.0995806914149625 -0.158631737854235  
0.0667503793749439 0.206887380412959 0.266964805739283 0.0414476336338744 0.135415750760141 -  
0.142822819016198 -0.0985407298419026 0.0273349951171013 -0.0282087387644649  
0.171541384058637 0.0262662765704659 0.0238262320587087 0.087839359454779

"*Nannopterygius yasikovii*" 0.0670542423812661 -0.151358109723567 0.583245221260597 -0.373191972141011 -  
0.296290119846966 -0.243866812474394 0.0943181128297997 -0.160699403007242 -0.0140227391567423  
0.0278950154619406 0.0480676430073912 -0.186386624458209 -0.0259059903346014 -  
0.222091400016281 -0.0575114834233435 0.0479658261645494 0.130669183984921 0.0373858874649144 -  
0.144825281176209 0.219719049373063 -0.164242689284473 0.0300693445070939 0.182573920704348

0.166918403647002 0.148342638485492 0.0355855731251197 0.105077201747932 -0.00512991014921395  
 -0.14870054534811 -0.0740094347811973 -0.230486925436865 0.0501235014859448  
 0.0147993252558312 0.260762964203317 0.0118638901621013 -0.112685461951583 -0.0771645127162005  
 -0.114386248872119 -0.0637719403889382 -0.0144669057993179

"*Nannopterygius borealis*" -0.00396553377660667 0.0875215907641861 0.503278886794726 -  
 0.145731431744211 0.00922517774854168 0.306458018132325 0.329126600615485 0.23570130445028 -  
 0.171149639090717 -0.0169477240204132 0.150823496197244 -0.0292386367240829  
 0.00799547053256475 -0.13855529150071 0.162742999078372 -0.000150791400507215 -  
 0.0513542073362588 0.165343682139574 0.163837360323279 -0.101326086594764 0.17024185802541 -  
 0.123207381240011 0.0242882491417313 0.227177148837778 0.0531514996406882 -0.151207274993628 -  
 0.0729397332923688 -0.201815048178356 0.0151403874583927 -0.14171722350674 0.108264120007639  
 0.0999878794963268 0.0289501199128314 -0.0635854061727501 -0.104467334592807 -0.0238641077179  
 -0.0807318530818323 0.229774203475005 -0.128383601051387 0.00319038318570376

"*Gengasaurus nicosiai*" 0.32302895433171 -0.458556222939161 0.124586243257939 -0.340067152740561 -  
 0.050769412019809 -0.195059317689256 -0.0893259633943318 -0.290691120507716 -0.472712480565942 -  
 0.140618525907702 -0.193683356989877 -0.295614695232513 -0.0645643468930189 0.0300422374513408  
 0.101483992999558 -0.130506719066816 -0.112906540712918 -0.140145802848903 -0.0364117046466965  
 -0.0558727545310554 0.194059321309825 0.0822190660490427 0.00378377453592408  
 0.0342075392579345 -0.00745679093873252 0.0996425346423386 -0.093404870479447  
 0.0143220140132639 -0.0929145819104378 -0.0665099523575205 -0.0407939301894431  
 0.0283341672795926 0.174971445070818 -0.143402232958487 -0.125367870046722 0.129450782858619 -  
 0.0222361099757335 0.0133195553499644 0.169404833750838 -0.134971912850853

"*Sveltonectes insolitus*" 0.0134985619465251 0.278578306781371 0.351333584212814 0.531748962735809  
 0.0454915789117681 -0.261451524101154 0.211209463739254 0.0773243656543201 0.0779449219661389 -  
 0.266260878840456 -0.254652619342736 0.0951279299646845 0.255750291524399 -0.188768281609536 -  
 0.078392650106804 0.0900266319894538 -0.145176282283257 -0.419212541971023 0.0972582822014401 -  
 0.0614256985420777 0.100134864551272 -0.0604416164856937 0.0455662460741788 0.21208313109403 -  
 0.0537789652869951 0.16586332402028 -0.111190819868145 0.203728428367321 -0.0499878154751289 -  
 0.104835889428408 0.0792055691015456 -0.10157867217091 0.0285861829482038 0.0138329593010241  
 0.106690798593983 -0.130517990693705 0.018881341433977 0.022955319360755 0.0423981107732493  
 0.0685743567370618

"*Maiaspondylus lindoei*" 0.556270238247212 0.59403049337032 -0.11114629643258 -0.442867840382954  
 0.333482843435535 -0.0540661019643858 0.155549403705138 0.297593922304263  
 0.275986695463556 0.185289123908829 0.175520958804211 -0.0675995912669626  
 0.165657280660303 0.00886899760967649 0.104072899709302 -0.317089308029439  
 0.200169058379368 -0.0528487173280678 0.0157114646064646 0.175182687750372 -  
 0.030491217780581 0.0131098809856057 0.00354669527939047 0.111639646419687 0.0413943716747179  
 0.0337271121116687 -0.145664951293759 0.0971379514354987 0.0411855221427951 -0.120114390793178  
 0.0465352643343967 -0.0690565526577098 0.0137810860767265 -0.0327316021185117  
 0.0345838638824912 0.0142396065007337 0.0155311106287055 -0.0544539269123268  
 0.0439208951488146 -0.110237298721952

"*Platypterygius australis*" 0.216963237510614 0.642218953474247 -0.0576635303733777 -  
 0.105932705801749 0.237800727593466 -0.105408268206086 -0.150817512266996 -0.210724628607761  
 0.173018527942985 -0.00209157513812538 -0.0909385236457552 0.0952550304283247 -  
 0.378443223884604 0.060639220178752 -0.248361474499511 -0.193530635911838 -0.0309679880999915  
 0.0894874552401143 0.400184104851484 0.0169215984685347 0.260656144159715 0.0144069872852493  
 0.0646124613877686 0.0239050683900002 0.00584644982423569 -0.0140343162599979  
 0.082063727072222 0.0320720169130796 -0.28006411877567 0.137850429426121 0.125285208875494  
 0.16988802467697 -0.0569143832556562 0.125237137924861 0.0477575735184588  
 0.0366356231671736 -0.00877663267558139 -0.00523114856290745 0.0207462055371385 -  
 0.00750018095880052

"*Platypterygius hercynicus*" 0.123768860827338 0.629385698566572 -0.11425981040283 0.136190272852483  
 0.25108229818275 -0.102558821001763 -0.0379357265121308 -0.46944151206922 -  
 0.145953214414079 -0.213170972002707 0.36513573769854 0.063568886363886 0.244014465694528 -  
 0.167165834922453 0.341351317292426 -0.222769425867263 -0.126692100008412 -0.113220817752747  
 0.125028402238173 0.0212698598094075 -0.164968264234975 0.13452596424879 0.10011082413393 -  
 0.134654000321759 0.085082793758616 -0.154210427638794 0.271772428410474 -0.0507091314084632  
 0.129509674875454 -0.0229468602551645 -0.0207642390544088 -0.0198283791665349  
 -0.0265165062792257 -0.053898299902378 0.0294667853034078 -0.0218699397066769 -  
 0.00273913645496978 0.00440250300492785 0.0623744764328503 0.0164191268098623

"*Platypterygius americanus*" -0.183542955398832 0.524529772224037 0.042562241165909 0.0950325465911841  
 0.237136158493239 0.160283247699057 -0.117410211626875 0.0774693219014781 -0.176897158324874  
 0.0884775927795561 -0.131020223052535 0.201701027794689 0.0389103410339596 -0.520160217787462 -  
 0.214038181206203 0.226630709170197 -0.129199560441845 0.17551190575347 -0.134012560954125 -  
 0.145769864867453 -0.146547519699394 -0.114995574648061 0.121903000703501 -0.102803945506819  
 0.160138752259156 -0.181681324547459 -0.220529979628512 0.0581528619179965 -0.0172159494323961  
 0.0769615051793536 0.0310072945395659 0.0501085813192978 0.0128237930314695 -0.0188185771380058  
 -0.097118755269731 0.0570784577187106 -0.00515501349051816 -0.127325506779121  
 0.0729241345740191 -0.0802476445337566

"Platypterygius\_sachicarum" -0.0229902198472948 0.52771053003957 0.132673085374694 -  
0.00529227246281648 -0.00457829046198152 0.259236068570174 -0.436876684595763 -  
0.0799494679684581 0.0384600457738491 0.128984889536823 -0.0211446627864188 -0.0685395239351809  
-0.135766026794811 0.176681694805948 0.017383967206822 -0.0423057837367674 -  
0.319256707880196 0.110870591208145 0.0118747746646535 -0.144118656224232 -0.0241080298991423  
0.07932703205943 -0.0656879761393237 0.0308538045236118 0.0283359946938364  
0.178663452222874 -0.0393197880298934 -0.0176998678836601 -0.0301004377872884  
-0.100968489450445 -0.167028359942834 -0.0134062358236135 0.156800827463027 -0.20672645509006  
-0.0653164714165087 -0.185184328452431 0.107937667312878 -0.137561481815598 -0.15139618870411  
0.0806428924442608

"Platypterygius\_platydactylus" -0.0546215449242734 0.547888218672772 0.150206670942601  
0.0560507915930866 0.28191730303269 0.165763096684161 -0.498111391181508 -0.069672991986244 -  
0.17874473588824 0.240158458614897 -0.0449200075357308 -0.157664396764689 0.176903918830865  
0.0999277989412476 -0.065193050257297 0.111336496994041 0.31797221956118 -0.107108379581599 -  
0.0551677906125821 -0.00208846403164295 -0.252630653245109 0.0341737162199108 -0.0659741608827498  
0.184899640400205 -0.391129128231851 0.0225002484913808 0.0140638397086696 0.0763877287756891 -  
0.0541436320344931 -0.0270280182232105 -0.0086560388529268 -0.0682293755859045 -  
0.0235317816333108 0.054030657759277 -0.0418479425795493 0.056973045993075 -0.0285055120397235  
0.143467641901351 0.07133090752076 0.0122921590244006

"Sumpalla\_argentina" 0.391230358912198 0.0412673526424699 0.247981280135984 -0.289476671964948 -  
0.448697920340458 -0.262036149926656 0.0734718024377612 -0.284887224000891 0.0560918917209717  
0.226977252089755 -0.0816877483223073 0.240207407707871 0.242197944952777 0.12094444079939  
-0.200875978025072 0.0379085945924893 0.016286386821211 0.0577763866839287 0.00684276319087225  
-0.347693698563699 -0.191559730497559 -0.119507250278916 -0.148520624516435 0.0267835477812103  
0.129160506903962 0.063195567392595 0.104671226175326 -0.170455838672224 0.00912779031015311  
0.123374882346644 -0.00941788726962749 0.0382750847693939 0.0298241583489306 -  
0.0650791178390752 0.17802819905677 -0.0568988988042192 -0.000866851452270419  
0.134675797704411 0.0517745501980793 -0.0260012356858823

"Thalassodraco\_etchesi" 0.0925478855149764 -0.132996854723251 0.363218837360096 -0.488835092615996 -  
0.224251286629902 0.012288692908837 -0.33638782374834 0.086615595802662 0.0202951179185177 -  
0.244470677185259 -0.0919986674444331 0.0450710878342194 0.132755723352385 0.209186500488068 -  
0.159335253078987 -0.261472810490729 -0.301823074448506 0.0825854574686849 -0.057225643491941  
0.0153738586831255 -0.0261612115197476 -0.0741891014250666 -0.158979567944375 -  
0.156086791198847 0.0232786680260476 -0.137609387265891 -0.133191571446121 0.0225532157418432  
0.111147011612117 -0.212789713524874 0.121424396487831 -0.141798928157552 -0.175986740004222  
0.182454299381747 0.0484755603617444 0.0940921001858609 0.002481738191703 -0.0352910204488355  
0.0124746873834048 0.0413027897327626

"Parrassaurus\_yacahuitzli" 0.0469800419698573 -0.0964661365591431 0.116356497446414  
0.641951347225242 -0.0533486650740592 -0.00398482755576663 0.157401326102601  
0.0299838223000408 -0.216982664116485 0.378829904232446 0.110162074629514 -0.206100005378424 -  
0.124564568313885 0.208194541857233 0.229890227736561 0.0381035372035156 0.0463629954883244  
0.203890809687945 -0.0730192666836523 -0.0582444534319107 -0.0466519830912317  
0.0811709789309005 0.127620297197098 -0.129360625103997 0.116734284792099 0.0661406217166429 -  
0.110686911997602 -0.0644889348071949 -0.125180685683081 -0.150655100268821 0.252681659972083 -  
0.0178103596981177 0.0168760483588657 0.0324629041472483 0.24747578776943 0.0150011411772944 -  
0.0590162019405335 -0.0975619637280112 0.0725643809837817 0.0343950206209922

**Apéndice 6. Formaciones geológicas portadoras de ofthalmosáuridos**

Edad	N° de Formaciones	Nombre de las formaciones	N° de taxones	N° de taxones/N° de formaciones
Aaleniano	1	Los Molles	0	0
Bajociano	3	Los Molles, Luxemburgo (Fischer <i>et al.</i> , 2021), Tuxedni	1	0,3
Bathoniano	2	Sundance, Tuxedni	0	0
Calloviano	2	Oxford Clay Formation, Sundance	1	0,5

Oxfordiano	3	Jagua, Ringes, Sundance	3	1
Kimmeridgiano	6	Kimmeridge Clay, Calcari aptici e Saccocoma, La Caja, La Casita, Hofer, Ringes	6	1
Titoniano	11	Agardhfjellet, Vaca Muerta, Calcari aptici e Saccocoma, Kcynia, La Caja, La Casita, Hofer, Paromes, Promza, Solnhofen, Ameghino	24	2,18
Berriasiano	8	Agardhfjellet, Vaca Muerta, Kcynia, La Caja, La Casita, Hofer, Speeton Clay, Durlston	3	0,37
Valanginiano	3	Agrio, Speeton Clay, Zapata	0	0
Hauteriviano	2	Speeton Clay, Zapata	1	0,5
Barremiano	3	Speeton Clay, Paja, Cerro Belgrano	3	1
Aptiano	7	Clearwater, Speeton Clay, Marnes Bleues, Paja, Cerro Belgrano, Bulldog Shale, Wallumbilla	4	0,57
Albiano	14	Ashville, Clearwater, Mowry Shale, Speeton Clay, Gault, Kiowa Shale, Loon River, Marnes Bleues, Allaru Mudstone, Toolebuc, Seversk	6	0,42

		Sandstone, Karai, Wallumbilla		
Cenomaniano	9	Ashville, Belle Fourche, West Melbury Marly Chalk, Grayson Marl, Lower Chalk, Melovatka, Seversk Sandstone, Karai	2	0,22

### Apéndice 7. Caracteres resultantes del protocolo IterPCR

Los siguientes taxones son inestables y colapsan los nodos del consenso estricto:

*“Platypterygius” platydactylus*

La codificación de los siguientes caracteres puede ayudar a resolver su posición:

1 11 12 14 15 28 33 37 115 128

*“Platypterygius” americanus*

La codificación de los siguientes caracteres puede ayudar a resolver su posición:

15 91 93 121