



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS GEOLÓGICAS

# **Análisis osteológico de *Taniwhasaurus antarcticus* (Mosasauroidea, Tylosaurinae). Implicancias paleobiológicas**

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Gerardo Álvarez Herrera

Directores: Dr. Fernando Emilio Novas y Dr. Juan Martín Leardi

Lugar de trabajo: Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados

Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia

Buenos Aires, Argentina

2020



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS GEOLÓGICAS

# **Análisis osteológico de *Taniwhasaurus antarcticus* (Mosasauroidea, Tylosaurinae). Implicancias paleobiológicas**

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Tesista:

Sr. Gerardo Álvarez Herrera

Directores:

Dr. Fernando Emilio Novas

Dr. Juan Martín Leardi

Lugar de trabajo: Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados

Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia

Buenos Aires, 2020

## Resumen

En la presente tesis de licenciatura se reestudia el holotipo de *Taniwhasaurus antarcticus*, proveniente de la Formación Snow Hill Island (Campaniano superior) aflorante en la Isla James Ross, noreste de la Península Antártica. *Taniwhasaurus* es un género de mosasaurios originalmente registrado en el Cretácico Superior de Nueva Zelanda. Una serie de características (como rostro premaxilar prominente, carencia de septomaxila, presencia de contacto entre el prefrontal y postorbitofrontal, entre otras) permiten ubicar a *T. antarcticus* dentro del grupo de mosasaurios tilosaurinos, junto a los géneros *Tylosaurus* y *Kaikaiifilu*. En el cráneo, *T. antarcticus* preserva en el premaxilar el rostro edéntulo, que caracteriza a los Tylosaurinae, y presenta una serie de forámenes en el extremo anterior del rostro, que son de mayor tamaño que los de cualquier otro mosasaurio conocido. Imágenes obtenidas por tomografía computada y modelado tridimensional de las estructuras internas del hocico, revelaron que estos forámenes conforman la salida de una compleja red de canales internos que reflejarían las profusas ramificaciones de la rama oftálmica del nervio trigémino. Como estas ramificaciones se concentran en la parte más anterior del premaxilar, se postula que las mismas se habrían relacionado con una gran inervación de la punta del hocico, otorgando al animal una alta sensibilidad en esa zona, consistente con sus hábitos depredadores. Este sistema sensorial interno del premaxilar es reportado por vez primera en mosasaurios en la presente tesina, y es congruente con lo hipotetizado por autores previos basados en morfología externa solamente.

Por otro lado, se realizó un detallado estudio del esqueleto axial de *T. antarcticus*, el cual fuera descrito brevemente en trabajos previos. Mediante el presente análisis descriptivo y comparativo se pudo constatar que *T. antarcticus* probablemente tuvo una gran movilidad en su columna vertebral, aunque habría usado la cola como principal medio de propulsión, tal como ha sido propuesto para los clados más derivados de mosasaurios.

## Abstract

The present degree thesis aims to re-study the holotype of *Taniwhasaurus antarcticus* (upper Campanian), from the Snow Hill Island Formation that outcrops on James Ross Island, northeast of the Antarctic Peninsula. *Taniwhasaurus* is a mosasaur genus originally recorded in the Upper Cretaceous of New Zealand. A set of features (such as prominent premaxillary rostrum, lack of septomaxilla, presence of contact between the prefrontal and the postorbitofrontal, among others) allow *T. antarcticus* to be placed within the tylosaurine mosasaur clade, alongside *Tylosaurus* and *Kaikaiifilu*. In the cranium, *Taniwhasaurus* has an edentulous premaxillary rostrum, a character diagnosing Tylosaurinae, as well as a set of foramina in the anteriormost part of the rostrum which are proportionally larger than any other known mosasaur. CT scan images and 3D segmentation of the internal structures of the snout revealed that such external foramina are connected inside the premaxilla through a network of internal channels corresponding to profuse ramifications of the ophthalmic ramus of the trigeminal nerve. As these branches are concentrated in the tip of the snout, it is here proposed that they would be related to a great innervation in that zone, which may have constituted a highly sensitive area, probably related with the predatory habits of this animal. Such internal sensory system on the premaxilla is here reported for the first time for mosasaurs as a whole, and it is consistent with previous hypotheses based on external morphology only.

Additionally, a detailed study of the axial skeleton of *T. antarcticus* is performed, thus expanding previous description of this part of the skeleton. Through the descriptive and comparative analysis, it is concluded that *T. antarcticus* had a great movility in its vertebral column, but the tail generated the main propulsive movement, as it has been proposed for more derived mosasaur clades.

## Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales por brindarme la Beca Sadosky desde el 2014 y hasta el 2019, cuyo estipendio conformó una gran parte de mis ingresos (y en alguna ocasión, la totalidad), lo cual fue de ayuda esencial para completar mis estudios a tiempo. En este contexto, quiero agradecer a Paula Mc Loughlin y a Daniela Chiozza por su seguimiento y consejo durante estos años. Agradezco a mis directores, Fernando Novas y Juan Martín Leardi por la guía y apoyo para realizar esta tesis; y a los jurados que arbitraron mi trabajo: Leonardo Salgado, Yanina Herrera y Andrea Concheyro. Mi agradecimiento también va para José O’Gorman, que amablemente me dio su consejo para el desarrollo de este trabajo. También quiero agradecer a todos los profesores de la casa, que han impartido con gran vocación cada materia. En particular, a Daniel Nahabedian, Andrea Concheyro, Marcela Cichowolski, María Victoria Novas, Oscar Limarino, Gerardo Cueto, Alberto Kornblihtt, Claudia Marsicano y Julián Faivovich, cuyas clases excelsas incrementaron mi gusto ya no solo por la paleontología, sino por la ciencia en general.

Quiero agradecer a todos los integrantes del Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados del MACN por permitirme trabajar en el museo, un lugar muypreciado para mí. En particular, a Federico Agnolin, quien fue un guía inmejorable para mis primeros pasos en la investigación, y a Adriel Gentil, Mauricio Cerroni y Julia D’Angelo, que me enseñaron a usar las herramientas necesarias para hacer este trabajo. También quiero agradecerles por su amistad y buena onda en el laboratorio, el taller y en el campo.

Y quiero agradecer a compañeros que se transformaron en amigos, mi camada de facultad: Gabriel Arambarri, Luciano Pradelli, Matías Machado, Daiana Coll, a Eric “Pepe” del Campo, Claudio Campos Barrios, Enrique Fernández Villavicencio, Daniel Morón

Alfonso, y Sofía Manusakis. Todos me dieron gran apoyo durante la carrera, y su pasión y voluntad contagiosas me ayudaron a superarme. ¡Gracias!

## ÍNDICE

<b>1. Resumen.....</b>	<b>3</b>
<b>2. Introducción .....</b>	<b>7</b>
2.1) Antecedentes y objetivos.....	7
2.2) Antecedentes sistemáticos de mosasaurios.....	9
2.3) Objetivos e hipótesis de trabajo.....	15
2.4) Marco geológico.....	16
<b>3. Materiales y Métodos.....</b>	<b>20</b>
<b>4. Descripción.....</b>	<b>26</b>
4.1) Descripción interna e interpretación del premaxilar .....	26
3.1.1) Descripción.....	26
3.1.2) Asignación.....	30
4.2) Esqueleto axial.....	32
3.2.1) Vértebras cervicales.....	32
3.2.2) Vértebras dorsales.....	43
3.2.3) Vértebras caudales.....	54
<b>5. Discusión .....</b>	<b>68</b>
5.1) El sistema neurovascular rostral de <i>Taniwhasaurus antarcticus</i> .....	67
5.2) El esqueleto axial de <i>Taniwhasaurus antarcticus</i> . Implicancias sistemáticas.....	76
5.3) El esqueleto axial de <i>Taniwhasaurus antarcticus</i> . Inferencias paleobiológicas y biomecánicas.....	78
<b>6. Bibliografía.....</b>	<b>82</b>

## 1. Introducción

### 1.1) Antecedentes y objetivos

Los mosasaurios fueron reptiles escamados (Diapsida; Squamata) acuáticos que habitaron los mares de todo el mundo durante el Cretácico, entre el Cenomaniano y el Maastrichtiano (Polcyn et al., 1999; Jacobs et al., 2005; Fernández y Gasparini, 2012). Aparecen en el registro en los últimos 30 millones de años (Polcyn et al., 1999; Loera-Flores, 2013), y constituyen un caso notable de radiación adaptativa, asociada a una mayor abundancia de mares epicontinentales (Polcyn et al., 2014). En ese lapso, se desarrollaron formas pequeñas (de un metro, como *Dallasaurus*, Bell y Polcyn, 2005), y formas de hasta de 15 metros como *Mosasaurus hoffmani* (Lingham-Soliar, 1995). También fueron diversos en sus dietas, tal como lo sugieren los dientes redondeados de *Globidens*, interpretados para una dieta durófaga (Gilmore, 1912; Bardet et al., 2005). Incluso se han registrado mosasaurios en ambientes continentales (Makadi et al., 2012), mostrando la gran plasticidad que tenía el grupo, que formó un elemento conspicuo en las faunas marinas de todo el globo. Su desaparición ha sido asociada con el evento de extinción masiva de fines del Mesozoico, probablemente como consecuencia del colapso en la red trófica marina (Polcyn et al., 2014). Los mosasaurios se caracterizaron por poseer un cuerpo notablemente alargado, con una columna vertebral compuesta por más de 118 vértebras (Williston, 1898; Russell, 1967), huesos craneanos con reducción de suturas, miembros anteriores y posteriores transformados en aletas y con hiperfalangia, y cambios en la densidad ósea (Houssaye, 2012). Todas estas modificaciones han sido inferidas como adaptaciones a una vida marina (Russell, 1967; Houssaye, 2012).

Restos de mosasaurios fueron hallados en todo el mundo, incluyendo Argentina y Península Antártica (Caldwell, 2012; Rinaldi et al., 1978; Gasparini y del Valle, 1981).



Quizás el más relevante de los hallazgos antárticos sea el de *Taniwhasaurus antarcticus* ya que el mismo está representado por un cráneo y mandíbula bastante completos, como así también restos postcraneanos, y constituye el mosasaurio más completo del continente (Fernández y Gasparini, 2012). Las características de su cráneo, particularmente del hocico, y de sus centros vertebrales, invitan a analizarlos desde un punto de vista anatómico y funcional.

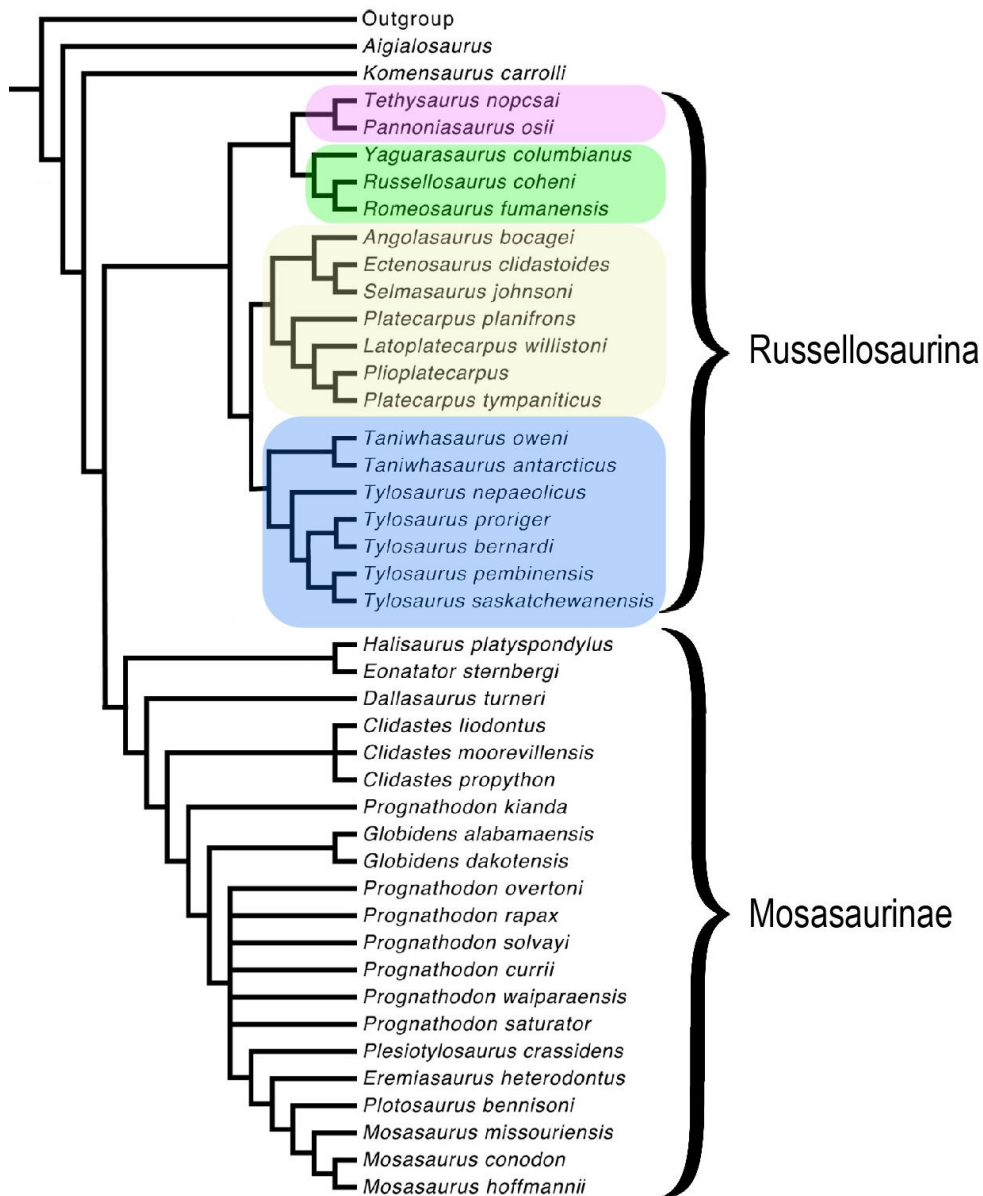
La aplicación de técnicas de tomografía computada en mosasaurios no ha sido aún explorada en detalle, y los trabajos disponibles se concentran mayormente en la morfología del oído interno y del neurocráneo, como así también en osteopatologías (ver, por ejemplo, Lyons et al., 2000; Schulp et al., 2006; Yi et al., 2012; Cuthbertson et al., 2015; Grigoriev, 2016; Yi y Norell, 2018). En esta tesis se efectúa un análisis detallado del hocico del ejemplar tipo de *T. antarcticus* a través del uso de imágenes obtenidas por tomografía computada, para revelar la exacta morfología y conformación del sistema de forámenes y canales internos observados y así poder hipotetizar su posible función.

Por otro lado, si bien el postcráneo de los mosasaurios cuenta con algunas descripciones valiosas, rara vez se lo ha considerado de valor para la obtención de rasgos filogenéticamente informativos, y se toman en consideración mayormente los aspectos del cráneo y los dientes (Baur, 1892; Bell, 1997; Bullard y Caldwell, 2010; Hornung y Reich, 2015; Romano et al., 2019). Específicamente, el estudio del esqueleto axial ha probado ser útil a la hora de contrastar hipótesis filogenéticas y caracterizar distintos clados de mosasaurios (Caldwell y Bell, 1995; Caldwell y Konishi, 2007). El esqueleto axial de *Taniwhasaurus antarcticus* se encuentra lo suficientemente completo como para poder reconocer características diagnósticas a distintos niveles taxonómicos, por lo que resulta una estructura importante para analizar. Adicionalmente, la morfología vertebral permite

distinguir diferentes tendencias evolutivas y paleobiológicas, sobre la forma de natación de estos animales (Lindgren et al., 2007; Lindgren et al., 2011; Konishi et al., 2012). Dado que el postcráneo de *T. antarcticus* ha sido descrito solo de manera preliminar (Fernández y Martin, 2009), y que el esqueleto axial de *T. antarcticus* es el más completo para el género, el presente trabajo también incluye una detallada descripción del mismo de forma de integrar la anatomía completa del ejemplar, ya que constituye un campo anatómico-funcional poco explorado para los tilosaurinos en general.

## **1.2) Antecedentes sistemáticos de mosasaurios**

Existe una discusión histórica en torno a la posición filogenética que ocupan los mosasaurios entre otros escamados, que se remonta al propio Cuvier (1808), quien los emparentaba con los lagartos varánidos, y en tanto Cope (1869) propuso a los mosasaurios como ancestros de las serpientes, formando el grupo Pythonomorpha. Un intenso debate se ha dado defendiendo ambas posiciones, y esta disputa continúa hasta nuestros días (ver DeBraga y Carroll, 1993; Caldwell, 1999; Lee et al., 1999; Rieppel y Zaher, 2000; Dutchak, 2005; Haber y Polcyn, 2005; Conrad, 2008). Incluso los clados internos dentro de Mosasauroida son inestables, varían según los distintos análisis (ver, por ejemplo, Bell y Polcyn, 2005; Dutchak y Caldwell, 2009; Leblanc et al., 2012). En este trabajo, se adopta la filogenia más reciente disponible para tilosaurinos, de Jiménez-Huidobro y Caldwell (2019) (**Fig. 1**), en la que se reconocen dos grandes agrupaciones: Mosasaurinae, Gervais, 1852 y Russellosaurina, Polcyn y Bell, 2005.



**Fig. 1.** Árbol de consenso estricto para Mosasauridae (modificado de Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2019). Se muestran los dos clados principales y, dentro de Russellosaurina, se enmarcan Tylosaurinae en azul, Plioplatecarpinae en amarillo, Tethysaurinae en rosa, y Yaguarasaurinae en verde.

Para la presente tesis resultan de particular interés los Russellosaurina (Bell, 1997; Polcyn y Bell, 2005), diagnosticados por tener el basiesfenoides con un proceso pterigoideo esbelto y en forma de abanico, con una extensión posterior de la superficie articular; jugal con proceso posteroventral; dientes estriados medialmente, y vértebras caudales con arcos hemales no fusionados al centro (Caldwell y Konishi, 2007). En todos estos trabajos, se diferencian dos subfamilias grandes dentro de Russellosaurina: Plioplatecarpinae, Dollo, 1884 y Tylosaurinae, Williston, 1897.

Los tilosaurinos fueron una subfamilia cosmopolita de mosasaurios que comprende a los géneros *Tylosaurus*, *Taniwhasaurus* y *Kaikaifilu*, representados por seis, dos y una especie, respectivamente (Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2019). Esta subfamilia se diagnostica a través de ocho caracteres, entre los que se cuentan: premaxilar con rostro predental grande; barra premaxilar con una cresta dorsal; canal del nervio olfatorio no sostenido ventralmente por ningún proceso descendente del hueso; sutura frontoparietal recorrida por un par de crestas parietales laterales y una cresta frontal medial; prefrontal en contacto con el postorbitofrontal; dentarios con proyección por delante del primer diente; dientes con carenas serradas; y articulación zigantral ausente en las vértebras dorsales (Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2019). Los tilosaurinos se registran entre el Turoniano y fines del Maastrichtiano (Loera-Flores, 2013; Otero et al., 2017).

Los ejemplares referibles de manera confiable a *Tylosaurus* se restringen al Hemisferio Norte, especialmente a América del Norte, donde se conocen ejemplares bien preservados junto a una importante riqueza de otros grupos de mosasaurios (por ejemplo, Williston, 1898; Russell, 1967). Un segundo género que históricamente ha conformado parte del clado Tylosaurinae es "*Hainosaurus*" (Dollo, 1885), el cual fue recientemente reinterpretado como sinónimo junior de *Tylosaurus* (Lindgren, 2005; Bullard y Caldwell,

2010; Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2016). En 2017, Otero y colaboradores describieron a *Kaikaiifilu hervei*, un tilosaurino antártico que difiere de *Taniwhasaurus antarcticus* por poseer dentición heterodonta y dientes facetados. Además, *Kaikaiifilu* proviene de niveles correspondientes al Maastrichtiano superior, de modo que es más joven que *Taniwhasaurus*, del Campaniano tardío. Por su condición fragmentaria, la validez de *Kakaifilu* ha sido puesta en duda por Jimenez-Huidobro y Caldwell (2019).

El género *Taniwhasaurus* fue nominado por Hector (1874) sobre la base de fragmentos de dos cráneos, mandíbulas, una aleta pectoral y vértebras aisladas, procedentes de tres localidades distintas. Los materiales fueron encontrados en Haumuri Bluff, un yacimiento en la costa oeste de la isla sur de Nueva Zelanda, donde afloran sedimentitas de la Formación Conway. Muchos de los materiales referidos por Hector (1874) se han perdido, y otros fueron catalogados posteriormente como fragmentos indeterminados de Mosasauridae o reasignados a la especie *Mosasaurus mokoroa* (Welles y Gregg, 1971), de forma que sólo uno de los materiales descritos originalmente, compuesto por fragmentos de un cráneo y mandíbula (ejemplar 11c. de Hector, 1874), ha sido retenido como lectotipo (Welles y Gregg, 1971). Adicionalmente, en la misma publicación en la que se erigió al género *Taniwhasaurus*, Hector nominó también a “*Leiodon haumuriensis*” a partir de fragmentos de cráneos, cinco series separadas de vértebras y un grupo de costillas encontrados en Haumuri Bluff y en la ribera del Río Waipara, una localidad muy fosilífera a unos 100 kilómetros al suroeste. “*Leiodon haumuriensis*” fue reevaluado por Welles y Gregg (1971), quienes determinaron que un único fragmento de mandíbula con dientes, encontrado en Haumuri Bluff, quedaría como lectotipo al que denominaron “*Tylosaurus haumuriensis*”, mientras que los restantes materiales se extraviaron o fueron reasignados a Mosasauridae indet. Posteriormente, el lectotipo de “*Tylosaurus haumuriensis*” fue

reevaluado por Caldwell et al. (2005), quienes lo sinonimizaron con *Taniwhasaurus oweni*. Caldwell y colaboradores (2005) sumaron material adicional compuesto de un cráneo bastante completo y tres vértebras caudales de un segundo ejemplar como paratipo. Fuera de Nueva Zelanda, se conocen otros registros fragmentarios y dudosos de *Taniwhasaurus* provenientes de Japón (Caldwell et al., 2008; Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2019) y Sudáfrica (interpretados como pertenecientes a *Tylosaurus* por Broom, 1912, y luego reinterpretado por Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2019 como *Taniwhasaurus* sp.).

Novas et al. (2002) describieron un nuevo tilosaurino, *Lakumasaurus antarcticus*, sobre la base de un ejemplar incompleto que incluye gran parte del cráneo y mandíbula, numerosas vértebras que comprenden todas las regiones de la columna vertebral y restos aislados del esqueleto apendicular. *Lakumasaurus* fue hallado en Caleta Santa Marta, Isla James Ross, Península Antártica (Novas et al., 2002), en rocas correspondientes al Miembro Gamma, de la Formación Snow Hill Island, asignadas al Campaniano superior (Olivero et al., 1986). Más recientemente, Martin y Fernández (2007) reinterpretaron a *Lakumasaurus* como sinónimo junior de *Taniwhasaurus*, y efectuaron una nueva combinación: *Taniwhasaurus antarcticus*. Este taxón representa el mosasaurio más antiguo encontrado en el continente antártico. Desde su descripción original, se han reportado nuevos registros de *T. antarcticus* en la Isla Vega, en el Miembro Cabo Lamb de la Formación Snow Hill Island, lo cual extiende su registro estratigráfico de fines del Campaniano hasta el Maastrichtiano (Martin et al., 2007; Fernández y Gasparini, 2012; Jiménez-Huidobro et al., 2017).

Con base en el registro paleontológico conocido de Nueva Zelanda y Antártida, se puede caracterizar al género *Taniwhasaurus* por tener el prefrontal interpuesto entre el maxilar y el frontal; el prefrontal y el postorbitofrontal se superponen ampliamente por

encima de la órbita, excluyendo al frontal de la misma; frontal con forma de escudo; abertura nasal extendida desde el nivel del cuarto diente maxilar hasta el nivel del noveno diente maxilar; 13 ó 14 dientes maxilares; 13 a 14 dientes en el dentario; rostro pre dental del premaxilar con una cresta sagital; extremo anterior del dentario con un pequeño proceso pre dental; extremo distal del proceso supraestapedia l fuertemente desviado lateromedialmente; y proceso infraestapedia l pequeño (Caldwell et al., 2005; Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2019). *Taniwhasaurus* presenta, además, un proceso posteroventral en el jugal; la barra premaxilar es casi tan ancha como el rostro, y tiene base rectangular; superficie dorsal de los frontales con una quilla medial alta, transversalmente delgada y bien definida; y dientes marginales que se aguzan oclusalmente, recurvados distolingualmete, con una serie de facetas laterales y estriaciones mediales; y si los dientes tienen carenas, estas no son aserradas (Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2019).

En especial para *Taniwhasaurus antarcticus*, Fernández y Martín (2009) señalaron como caracteres diagnósticos que la sutura entre el frontal y el parietal es casi recta; hay una extrema reducción del proceso infraestapedia l del cuadrado; el coronoides tiene forma de L; tiene una sutura única entre el prefrontal y el frontal, postorbitofrontal solapado al prefrontal por sobre la órbita, hasta una posición muy anterior; adicionalmente, los dientes son transversalmente comprimidos y asimétricos con forma de D en corte transversal, con carena posterior poco desarrollada y sin facetas de desgaste.

### 1.3) Objetivos e hipótesis de trabajo

El objetivo de la presente tesis es el de describir de manera detallada aspectos poco analizados sobre *Taniwhasaurus antarcticus*, centrándose en la región interna del hocico y en los elementos vertebrales del ejemplar tipo. Adicionalmente sobre la base de los estudios anatómicos aquí realizados se efectuarán inferencias paleobiológicas y se compararán los rasgos estudiados con diversos mosasaurios con la finalidad de entender su distribución dentro del árbol filogenético de los mosasaurios. Las hipótesis de trabajo son:

H1.- La red interna de vasos interconectados presente en el hocico de *Taniwhasaurus antarcticus* es consistente con un sistema neurovascular complejo relacionado con la capacidad de captura y detección de presas.

H2.- La conformación anatómica del esqueleto axial de *T. antarcticus* contiene caracteres exclusivos (autapomorfías).

H3.- Las características morfológicas del esqueleto axial están vinculadas con los movimientos natatorios del animal.



#### 1.4) Marco geológico

El material en estudio proviene de la Cuenca James Ross, una cuenca de retroarco formada al este del arco magmático de la Península Antártica (**Fig. 2**) en la que se reconocen dos grandes unidades estratigráficas, el Grupo Gustav de edad Aptiano-Coniaciano, y el Grupo Marambio, depositado entre el Santoniano y Daniano (Olivero y Medina, 2000). La Cuenca James Ross contiene la secuencia sedimentaria marina más completa del Cretácico para altas latitudes del hemisferio sur (Concheyro et al., 2007). El Grupo Marambio representa una plataforma que prograda sobre el Mar de Wedell por más de 100 km (Olivero et al., 2008; Olivero, 2012), y su potencia alcanza los 3000 metros (Olivero et al., 1986). Este grupo está conformado por fangolitas y areniscas finas principalmente, con conglomerados y coquinas en menor medida (Olivero, 2012). Las rocas del Grupo Marambio se formaron como consecuencia de al menos tres ciclos sedimentarios transgresivo-regresivos, nombrados sobre la base de la fauna de amonites kosmaticerátidos dominante en cada uno: N (por *Natalites*, producido entre el Santoniano y el Campaniano temprano); NG (por *Neograhamites* y *Gunnarites*, producido entre el Campaniano tardío y el Maastrichtiano temprano); y MG (por *Maorites* y *Grossouvrites*, del Maastrichtiano temprano al Daniano) (Olivero y Medina, 2000; Olivero, 2012). De estos ciclos sedimentarios, el más interesante para el presente estudio es el segundo, porque está registrado en la Formación Snow Hill Island, donde se ha hallado el holotipo de *Taniwhasaurus antarcticus*. La secuencia sedimentaria del Grupo Marambio está compuesta por cinco formaciones: Formación Santa Marta en la base, seguida por las formaciones Snow Hill Island y López de Bertodano, y la Formación Sobral suprayaciendo a esta última. La Formación Haslum Crag se encuentra limitada en la base por la Fm. Snow Hill Island y en el techo por la Fm. López de Bertodano, pero sólo aflora al sureste de la

cuenca, principalmente em el extremo sur de la Isla Marambio (Olivero et al., 2008; Olivero, 2012).

La Formación Snow Hill Island, de cuyos niveles procede el material aquí analizado, se asocia con un ambiente de plataforma proximal, y representa la progradación de un abanico deltaico (Olivero et al., 2008). Dentro del segundo ciclo sedimentario (N) de la Cuenca James Ross, se encuentran localizadas las sedimentitas de esta formación, junto a la Formación Haslum Crag. La Formación Snow Hill Island supera los 600 metros de potencia y está litológicamente dominada por pelitas arenosas grises pobremente litificadas, y en menor medida pelitas oscuras y areniscas finas (Pirrie et al., 1997; Olivero, 2012). Esta formación aflora en la Islas Snow Hill, Marambio, Cockburn, Humps y Vega (Pirrie et al., 1997) (**Fig. 2**). En esta formación son más comunes los fósiles de invertebrados, estando los fósiles de vertebrados y trazas relegados a sólo algunos niveles. La datación está hecha sobre la base de su fauna de amonites y su palinoflora. La Formación Snow Hill Island se subdivide en los miembros: Sanctuary Cliffs, Karlsen Cliffs, Cabo Lamb y Gamma (Olivero, 2012).

El Miembro Gamma (comparable al Miembro Herbert Sound en Crame et al., 1991; Olivero, 2012) de esta formación se compone principalmente de bancos de areniscas finas y medias con abundante matriz pelítica, intercalados con bancos pelíticos de bajo espesor y escasos conglomerados y areniscas conglomerádicas (Olivero et al., 1986) y coquinas de plataforma interna. Este miembro es granodecreciente, con su parte superior dominado por limolitas arenosas con intercalaciones pelíticas (Olivero et al., 1986). En su parte más basal los fósiles son escasos, dominan los bivalvos y gastrópodos, con amonites y trazas de invertebrados en menor medida, como así también restos únicos de dinosaurios como *Antarctopelta oliveroi* (Olivero et al., 1986; Salgado y Gasparini, 2006; Olivero, 2012). La

parte superior de este miembro, compuesta por sedimentitas más finas, contiene abundantes fósiles del serpúlido *Rotularia*, como así también numerosos fósiles de amonites, entre los que domina *Gunnarites*, y dientes de tiburones (*Notidanodon*, principalmente, Cione y Medina, 1987). De esta sección proviene el material tipo de *Taniwhasaurus antarcticus* (Novas et al., 2002).

El Miembro Cabo Lamb, por otro lado, brindó dos ejemplares más de *T. antarcticus*, ambos juveniles, uno representado sólo por vértebras y otro por el cráneo y vértebras de un ejemplar de cerca de la mitad del tamaño del holotipo (Martin et al., 2007; Fernández y Gasparini, 2012). El Miembro Cabo Lamb aflora en la Isla Vega (**Fig. 2**), y ha sido interpretado como un depósito progradante en una regresión (Olivero et al., 2008). Este miembro consiste en una sucesión granocreciente de limolitas y areniscas. Es un miembro muy fosilífero, abundan particularmente los amonites, entre los que el kosmaticérico *Gunnarites* se destaca por su dominancia.

Cabe mencionar que en la Península Antártica se han dado a conocer hallazgos de restos de mosasaurios desde hace más de 40 años (Rinaldi et al., 1978; Gasparini y del Valle, 1981), sin embargo, la mayoría de ellos provienen de la Formación López de Bertodano, la cual aflora en las islas Snow Hill, Marambio y Vega. La Formación López de Bertodano ha brindado principalmente restos de mosasaurinos (González-Ruiz, 2017; González-Ruiz et al., 2019), pero también de plioplatecarpinos (Martin, 2006; Fernández y Gasparini, 2012) y del segundo tilosaurino antártico identificable a nivel específico, *Kaikaifile hervei* (Otero et al., 2017).



**Fig. 2.** Mapa geográfico de la zona de hallazgo. Los afloramientos de la Formación Snow Hill Island se marcan en gris, la estrella muestra el lugar del hallazgo de *T. antarcticus*. Modificado de Olivero (2012) y Concheyro et al. (2007).

## 2. Materiales y métodos

### 2.1) Espécimen analizado

REPTILIA Linnaeus, 1758

SQUAMATA Opperl, 1811

MOSASAURIDAE Gervais, 1852

TYLOSAURINAE Williston, 1897

*TANIWHASAUROS* Hector, 1874

*TANIWHASAUROS ANTARCTICUS* Novas et al., 2002

**Holotipo.** IAA 2000-JR-FSM-1. Compuesto por un cráneo casi completo con mandíbula articulada, dientes, fragmentos de costillas y una gran cantidad de vértebras aisladas.

**Localidad y procedencia estratigráfica:** El material se encontró cerca del río Dinosaurio, en la caleta Santa Marta, noroeste de la Isla James Ross (Lat. 63° 55' S, 57° 51' O). Miembro Gamma de la Formación Snow Hill Island (Grupo Marambio; Campaniano cuspidal).

### 2.2) Métodos de escaneo

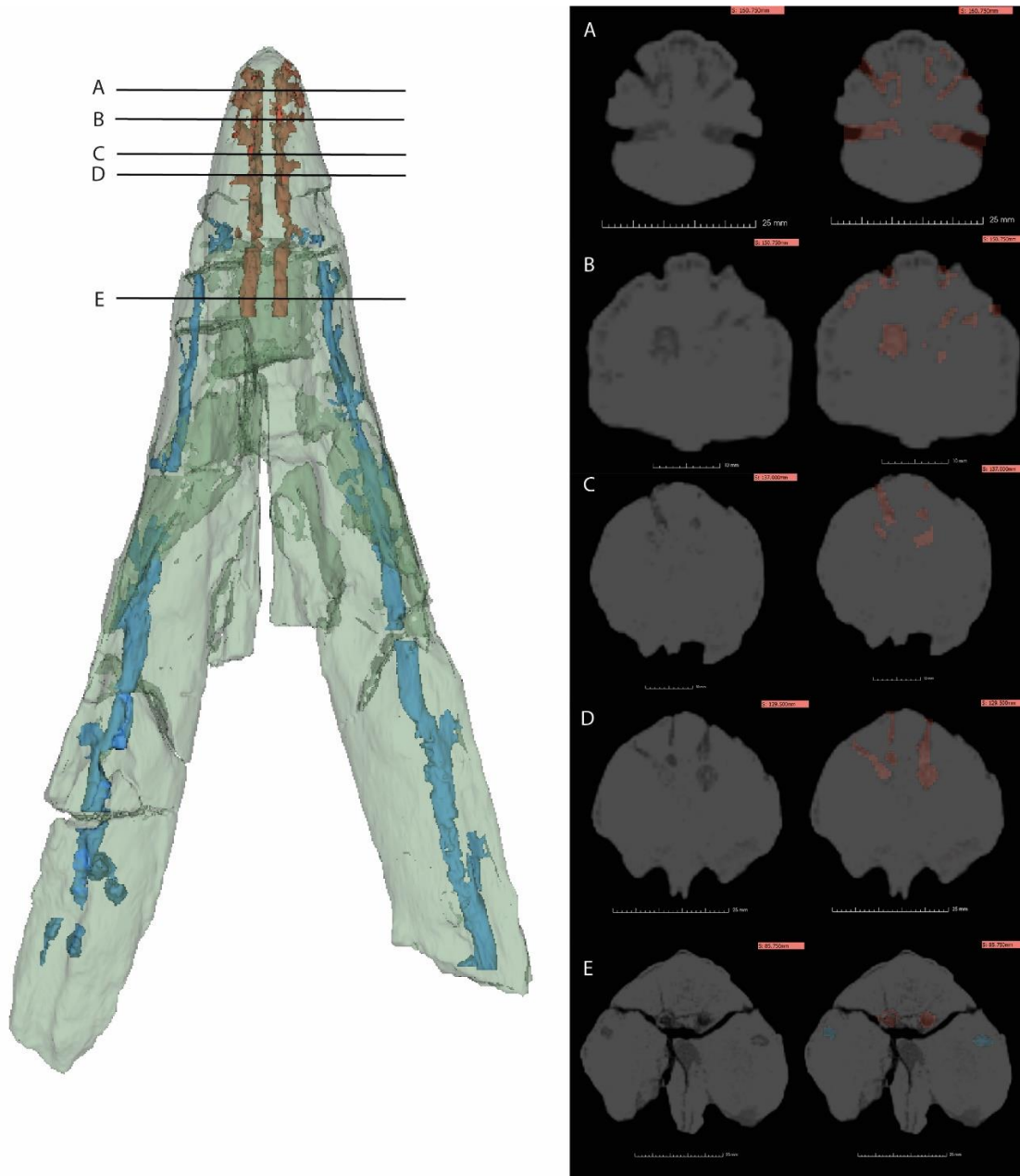
Se escanearon los restos de maxilares y el premaxilar del ejemplar IAA 2000-JR-FSM-1 en un tomógrafo del TCba Centro de Diagnóstico Salguero (Buenos Aires). El tomógrafo utilizado es un GE Brightspeed Elite 16 slice CT. Cada sección estaba separada por 1,25 milímetros, y el escaneo fue con 140 mAs y 120 kV. La resolución de los datos resultantes fue de 0,586 x 0,586 x 1,25 mm/ voxel, y sumaron 332 capas.

### **2.3) Figuras y reconstrucciones**

Las reconstrucciones tridimensionales fueron hechas a partir de archivos DICOM usando el programa 3D Slicer 4.10.0 (**Fig. 3**) (Pieper et al., 2004). Las figuras fueron producidas o retocadas con Adobe Photoshop 19.1.6 y Adobe Illustrator 23.0.3. Las fotografías fueron tomadas con una cámara Canon Eos Rebel T6.

### **2.4) Análisis anatómico**

Para las interpretaciones y descripciones de las estructuras anatómicas se midió con calibre con 0,05 mm de error y con la escala del programa 3D Slicer. La terminología usada para la descripción de la columna vertebral sigue los criterios de Russell (1967). La asignación de las vértebras a cada región también sigue los criterios de Russell (1967), mientras que la nomenclatura usada para nominar estructuras anatómicas sigue los criterios propuestos en Wilson (1999) para dinosaurios saurisquios.

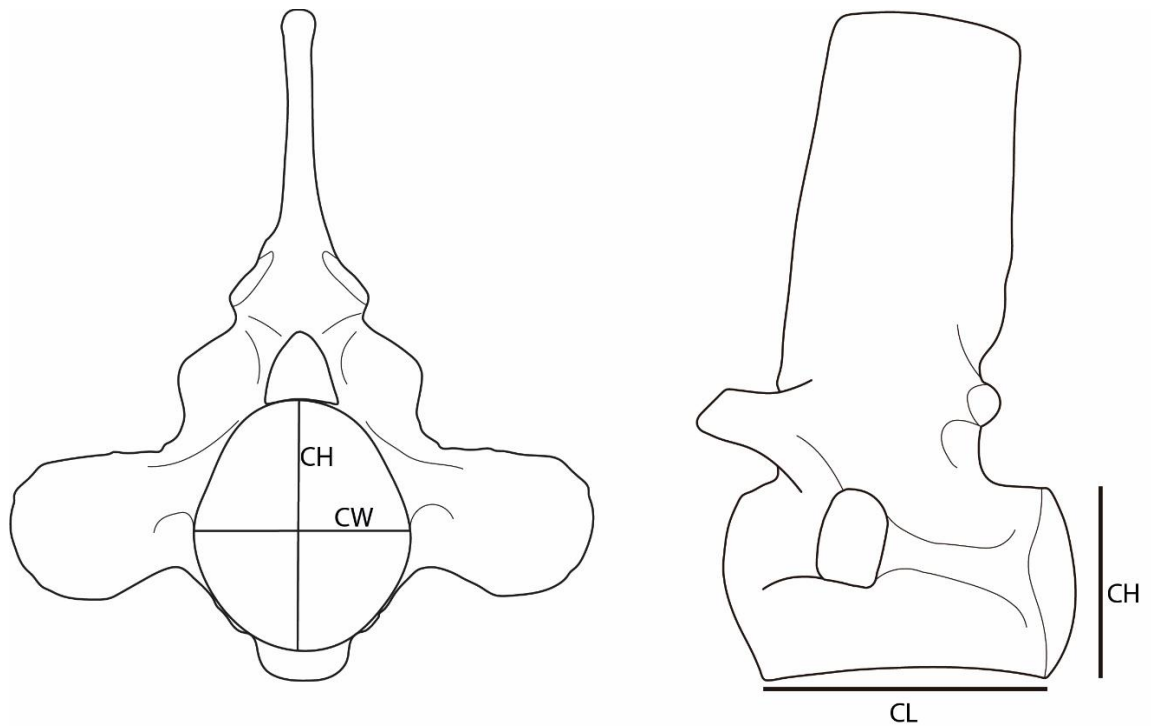


**Fig. 3.** Modelo tridimensional del hocico de *Taniwhasaurus* (izquierda) y tomografías usadas para confeccionarlo (derecha). Las tomografías mostradas están en su formato original (columna izquierda) y con los canales pintados para formar sus respectivos modelos (columna derecha).

### 2.5) Mediciones de las vértebras

La longitud del centro (CL) fue tomada en la cara ventral siempre que fuera posible, desde el borde del cótilo (la superficie articular anterior) hasta el comienzo del cóndilo (la superficie articular posterior), la altura (CH) fue considerada como la altura máxima del

cóndilo, y la anchura (CW) como la anchura máxima en el cóndilo (**Fig. 4**). Estos parámetros se usaron para reportar índices de longitud/anchura y de altura/anchura de los centros. En caso de no preservarse completamente la cara ventral del centro o el cóndilo, se utilizaron la longitud dorsal y la altura y anchura del cótilo articular como reemplazo respectivamente, y en dichos casos, el índice se acompaña de un asterisco (\*) en la **Tabla 1**. Todas las mediciones se expresan en milímetros y fueron hechas con calibre manual (error = 0,05 mm). Para la comparación con otros ejemplares se usaron las tablas provistas por Caldwell y Bell (1995), Lindgren et al. (2007) y Carpenter (2017).



**Fig. 4.** Vértebra dorsal generalizada de un mosasaurio, mostrando los parámetros que serán usados en la medición de las vértebras. Vista posterior (izquierda) y lateral izquierda (derecha). Referencias: **CH**, altura del centro; **CL**, longitud del centro; **CW**, anchura del centro.



## 2.6) Comparaciones para el EPB

Se llevó a cabo un breve análisis de *Extant Phylogenetic Bracket* propuesto por Witmer y Thomason (1995) sobre la estructura de canales internos del hocico para *Taniwhasaurus*, analizando sobre la superficie del hueso la presencia o ausencia de forámenes que representen la salida de las supuestas terminales nerviosas. Este tipo de estudio da un parámetro de cuán probable es la presencia de una estructura blanda propuesta en un taxón fósil, lo cual resulta necesario ya que en organismos fósiles la preservación de tejido blando es inusual y/o especulativa. Se basa en analizar la presencia del tejido blando en cuestión en los taxones actuales emparentados más próximamente con el taxón bajo estudio. Estos taxones actuales (o *brackets*) deben conformar un clado que contenga al taxón extinto en estudio, utilizando de esta manera el principio de parsimonia. Se asigna un nivel de inferencia uno si ambos *brackets* poseen la estructura; dos si sólo uno de los *brackets* la presenta y; tres si ninguno de los *brackets* cuenta con la estructura propuesta.

Los especificadores seleccionados para este estudio fueron *Varanus bengalensis* (Varanidae) y *Lanthanotus borneensis* (Lanthanotidae) como representantes de Paleoanguimorpha, y *Elgaria panamintina* (Anguidae), *Heloderma suspectum* (Helodermatoidea) y *Shinisaurus crocodilurus* (Shinisauria) representando a Neoanguimorpha, de manera de cubrir los principales clados de Anguimorpha, acorde a las conclusiones de Caldwell (2012), que ubican a los mosasaurios dentro este clado. El material bibliográfico utilizado incluyó a Bellairs, 1949 (*Varanus bengalensis*); Ledesma y Scarpetta, 2018 (*Elgaria paramintina*); Conrad, 2004 (*Shinisaurus crocodilurus*); y a la base de datos de *Digimorph.org* para los restantes taxones y para constatar la morfología de los anteriores.

## **2.7) Abreviaturas institucionales**

Academy of Natural Sciences Philadelphia, Philadelphia, Pennsylvania, Estados Unidos (**ANSP**); Sternberg Museum of Natural History, Hays, Kansas, Estados Unidos (**FHSM**); Instituto Antártico Argentino, Villa Lynch, Buenos Aires, Argentina (**IAA**); Kaikoura Historical Museum, Kaikoura, New Zealand (**KHM**).

### 3. Descripción

Figuras 5 - 17

#### 3.1) Descripción interna e interpretación del premaxilar

##### 3.1.1) Descripción

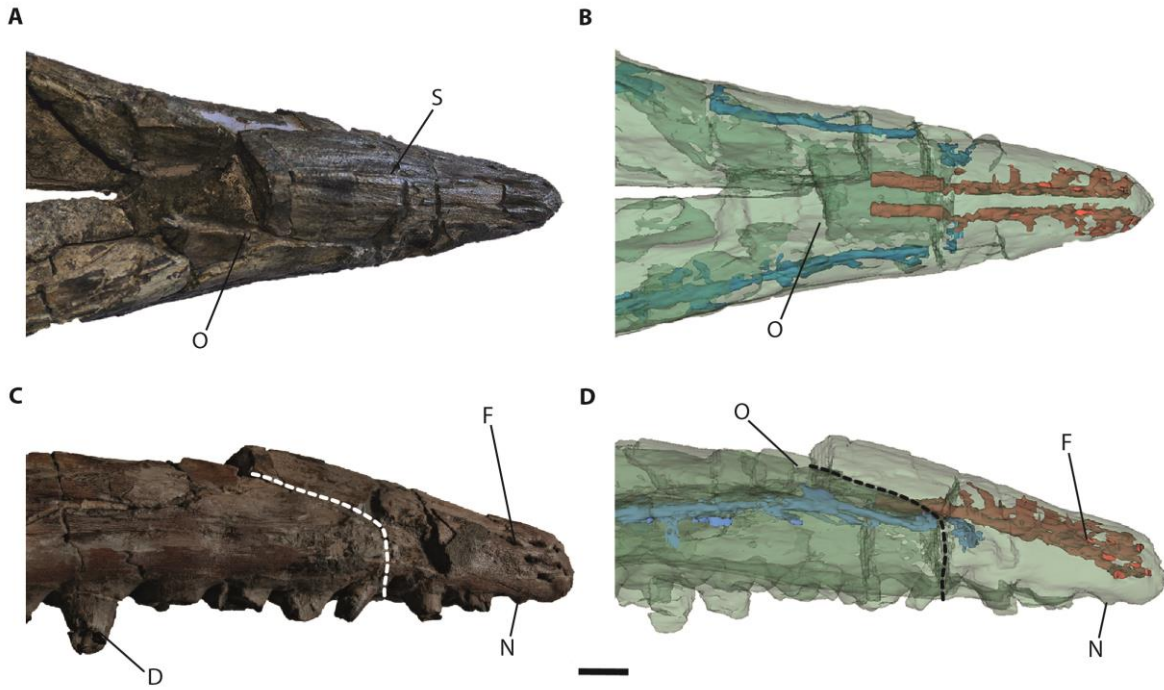
Como resultado de la tomografía computada y la posterior reconstrucción computacional del holotipo de *T. antarcticus*, quedó revelada una red interna de canales ramificados. La mayoría de estos llegan a la superficie externa mediante forámenes en la superficie dorsolateral del premaxilar. Comparaciones con taxones actuales filogenéticamente relacionados (Bellairs, 1949; Auen y Langebartel, 1977) indican que los nervios que pasan por estos forámenes son derivados del nervio etmoidal (derivado a su vez de la rama oftálmica del trigémino; ver **Asignación**) (Russell, 1967, p. 16). La reconstrucción tridimensional también muestra los canales formados por la rama maxilar del nervio trigémino. Ambas ramas están bien delimitadas una de otra y no llegan a contactarse. En las reconstrucciones, los nervios derivados de la rama oftálmica se marcan en rojo y los derivados de la rama maxilar en azul (**Fig. 5**). Estos últimos no muestran ramificaciones en el premaxilar, incluso parecen llegar de forma muy difusa a este elemento.

La estructura conformada por la rama oftálmica del nervio trigémino (pintada de rojo en la **Fig. 5. B, D**), consta de dos ramas principales subparalelas entre sí que corren longitudinalmente a lo largo del premaxilar. Estos canales se adentran en el premaxilar por una posición dorsal, a la altura del origen de la barra premaxilar. Al entrar en el premaxilar, los canales tienen un diámetro de 5 mm. Una vez en el premaxilar, ocurre la primera de las ramificaciones, que tiene un sentido directamente dorsal y no alcanza la superficie del hueso. Toda la red de ramificaciones se mantiene en una posición dorsal (**Fig. 5. D**) con

respecto a la altura media del rostro. Las terminales inervan de manera homogénea toda la superficie dorsolateral del premaxilar, pero nunca la cara ventral ni los alvéolos dentales. El patrón de ramificación no es perfectamente simétrico. Se observan unas 14 y 16 terminales nerviosas a cada lado del premaxilar, de las cuales nueve y 11 (en el lateral derecho e izquierdo respectivamente) alcanzan la superficie externa del hueso. Estas terminales se disponen en tres ejes equidistantes a cada lado del premaxilar (**Fig. 6. B**), y tienen un diámetro de 2,5 mm.

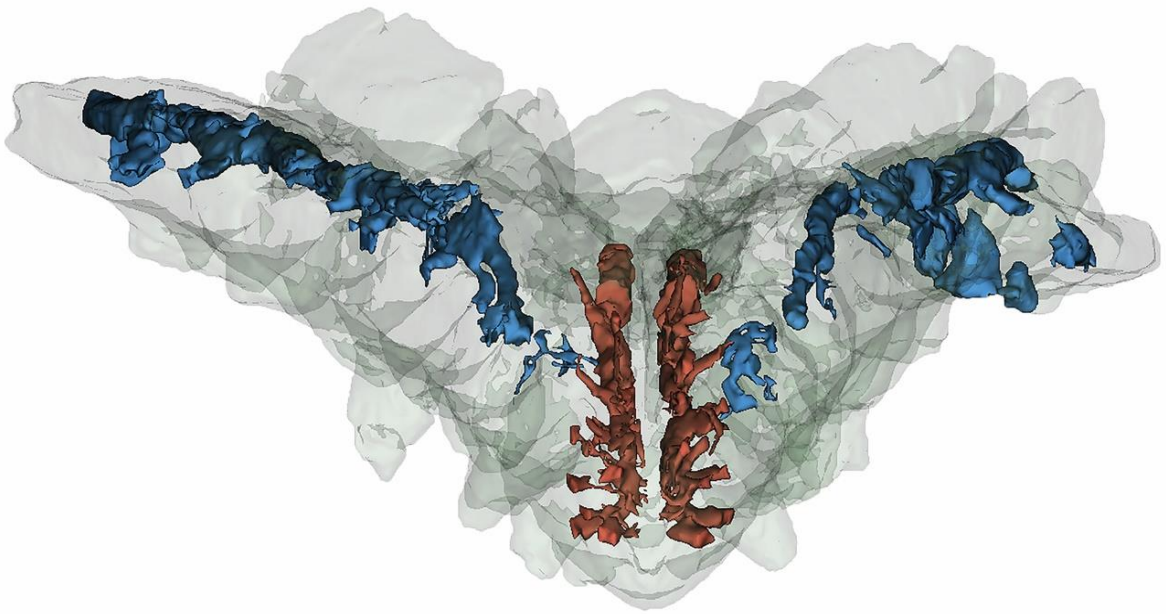
Al nivel del rostro premaxilar los canales ramificados no se disponen en un eje principal, sino que exhiben hasta dos órdenes de ramificación. Ocho de los forámenes externos se encuentran anteriores al primer diente, en el rostro edéntulo que caracteriza a los tilosaurinos. Incluso se observa que seis de esos forámenes se emplazan al nivel de la prominencia del rostro (“*nubbin*”, en Russell, 1967), la cual está más desarrollada en *T. antarcticus* que en *Taniwhasaurus oweni* (Caldwell et al., 2005). De esta manera, la mayoría de las ramificaciones se aglomera en el rostro edéntulo del hocico (**Fig. 5. D**).

A la altura de los dientes premaxilares los forámenes están acompañados por surcos superficiales, muy bajos y de orientación anteroposterior, que se hacen más cortos hacia anterior, de modo que no se hallan presentes en el rostro (**Fig. 5. A**). El extremo del rostro tiene una superficie suavemente rugosa, que podría indicar el contacto con cartílago.

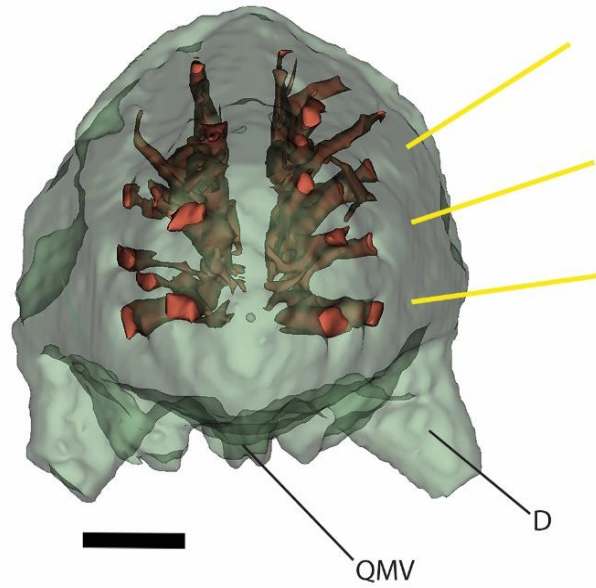


**Fig. 5.** Hocico de *Taniwhasaurus antarcticus*. Vistas dorsal (arriba) y lateral derecha (abajo) del fósil (izquierda) y el modelo tridimensional (derecha). Las líneas de puntos representan el contacto del premaxilar con el maxilar, en (B) y (D) los canales rojos representan ramificaciones de la rama oftálmica del nervio trigémino y los azules ramificaciones de la rama maxilar del mismo nervio. La escala es de 2 cm. **Abreviaturas:** **D**, diente; **F**, forámenes de salida; **N**, prominencia; **O**, borde anterior de narinas **S**, surcos asociados.

A



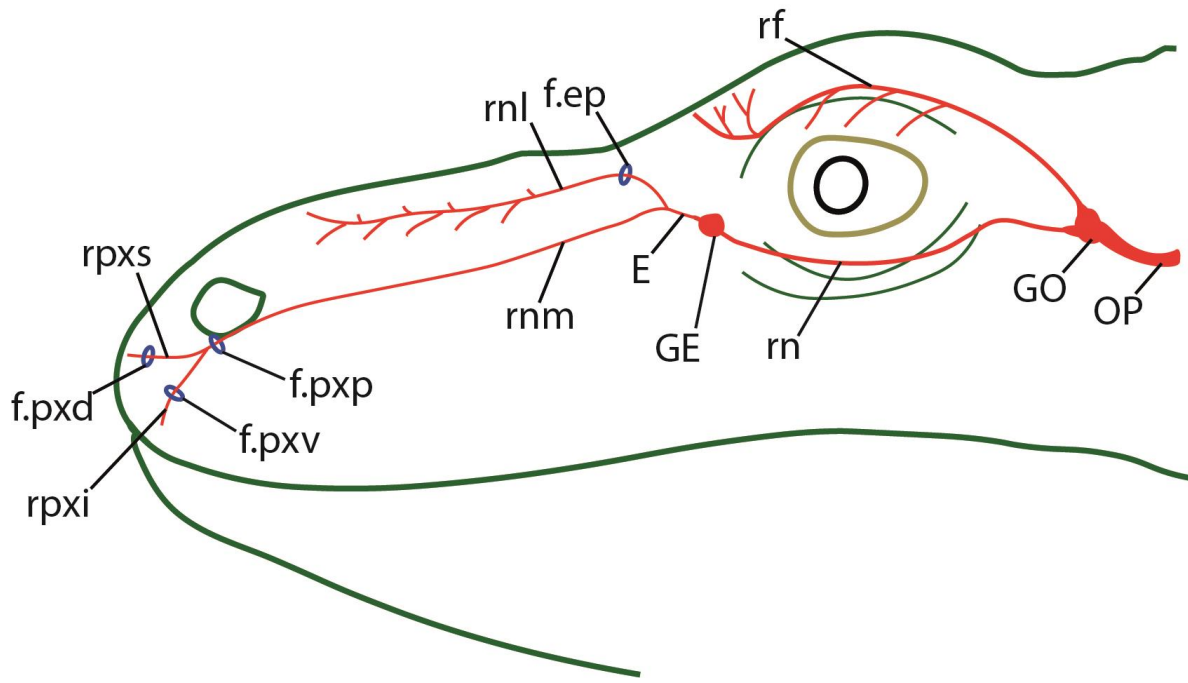
B



**Fig. 6.** (A) Vista anterior del rostro de *Taniwhasaurus antarcticus*; (B) detalle del premaxilar en vista anterior. Las líneas amarillas representan los planos principales en los que se disponen las ramificaciones. La escala de B es de 1 cm. **Abreviaturas:** D, diente; QMV, quilla media ventral.

### 3.1.2) Asignación

Comparaciones con varanidos actuales (*Varanus* spp., Bellairs, 1949) y otros escamados (*Anolis*, *Mabuya*, *Uromastyx*; Willard, 1915; Shankland, 2001; Abdel-Kader et al., 2011; Dakrory, 2011) indican que los canales principales (rojos) del premaxilar son terminales de la rama *nasalis medialis* (nervio etmoidal medial, *sensu* Bellairs, 1949), la ramificación medial de la rama *nasalis* (una de las dos bifurcaciones principales, a su vez, de la rama oftálmica profunda del nervio trigémino) (Ver **Fig. 7**). La rama *nasalis medialis* entra en el premaxilar y se divide en las ramas *premaxillaris superior* y *premaxillaris inferior*, y la primera de ellas llega al exterior en la parte dorsal más anterior del premaxilar generando los forámenes observados en *Taniwhasaurus*, mientras que la segunda inerva el epitelio bucal, y su paso a través del hueso deja los forámenes premaxilares ventrales (Bahl, 1937; Bellairs, 1949). En varanos actuales, los forámenes de salida de la rama *premaxillaris superior* son sólo dos (forámenes premaxilares dorsales, *sensu* Bahl, 1937), mientras que los forámenes internos de entrada de la rama *nasalis medialis* también son similares a los de *Taniwhasaurus*, y son los llamados forámenes premaxilares posteriores (Bahl, 1937). En varanos, los forámenes permiten además la salida de la arteria etmoidal (Bellairs, 1949), por lo que muy probablemente también lo hicieran en *Taniwhasaurus*, ya que es común que vasos sanguíneos corran paralelos a nervios (Romer, 1956). Estos nervios envían información sensitiva de la piel de la punta del hocico al cerebro. Debido al patrón de ramificación y posición de forámenes de entrada y salida, este estudio está de acuerdo con Russell (1967) al señalar que los forámenes del premaxilar representan salidas de la rama oftálmica del nervio trigémino, y más precisamente, de la rama *premaxillaris superior*.



**Fig. 7.** Esquema en vista lateral izquierda de la cabeza de *Varanus bengalensis*, con las principales ramificaciones nerviosas de la rama oftálmica del nervio trigémino. Se muestran los principales forámenes de salida para dichas ramificaciones. Basado en las descripciones de Bahl (1937) y Bellairs (1949). Abreviaturas: **E**, nervio etmoidal; **f.ep**, foramen epifanial; **f.pxd**, foramen premaxilar dorsal; **f.pxp**, foramen premaxilar posterior; **f.pxv**, foramen premaxilar ventral; **GE**, ganglio etmoidal; **GO**, ganglio oftálmico; **OP**, nervio oftálmico profundo; **rf**, rama frontalis; **rn**, rama nasalis; **rnl**, rama nasalis lateralis; **rnm**, rama nasalis medialis; **rpxi**, rama premaxilar inferior; **rpxs**, rama premaxilar superior.



## 3.2) Esqueleto axial

### 3.2.1) Vértebras cervicales

El axis y otras cuatro vértebras cervicales fueron identificadas con base en la presencia de un pedúnculo ventral en el centro vertebral para la articulación con la hipapófisis, centro vertebral de contorno subcircular en vista anterior, espina neural inclinada posteriormente y prezigapófisis dorsalmente orientadas (Russell, 1967). A lo largo de la serie vertebral cervical se registran cambios en las proporciones de las mismas, siendo en las vértebras anteriores con los centros vertebrales más anchos y cortos que en las posteriores. Como es usual en escamados, todas las vértebras de *T. antarcticus* son procélicas (Romer, 1956). La posición de cada vértebra en la serie cervical se ha determinado por la altura y posición de la sinapófisis, que aumenta de tamaño hacia las vértebras más posteriores (Russell, 1967).

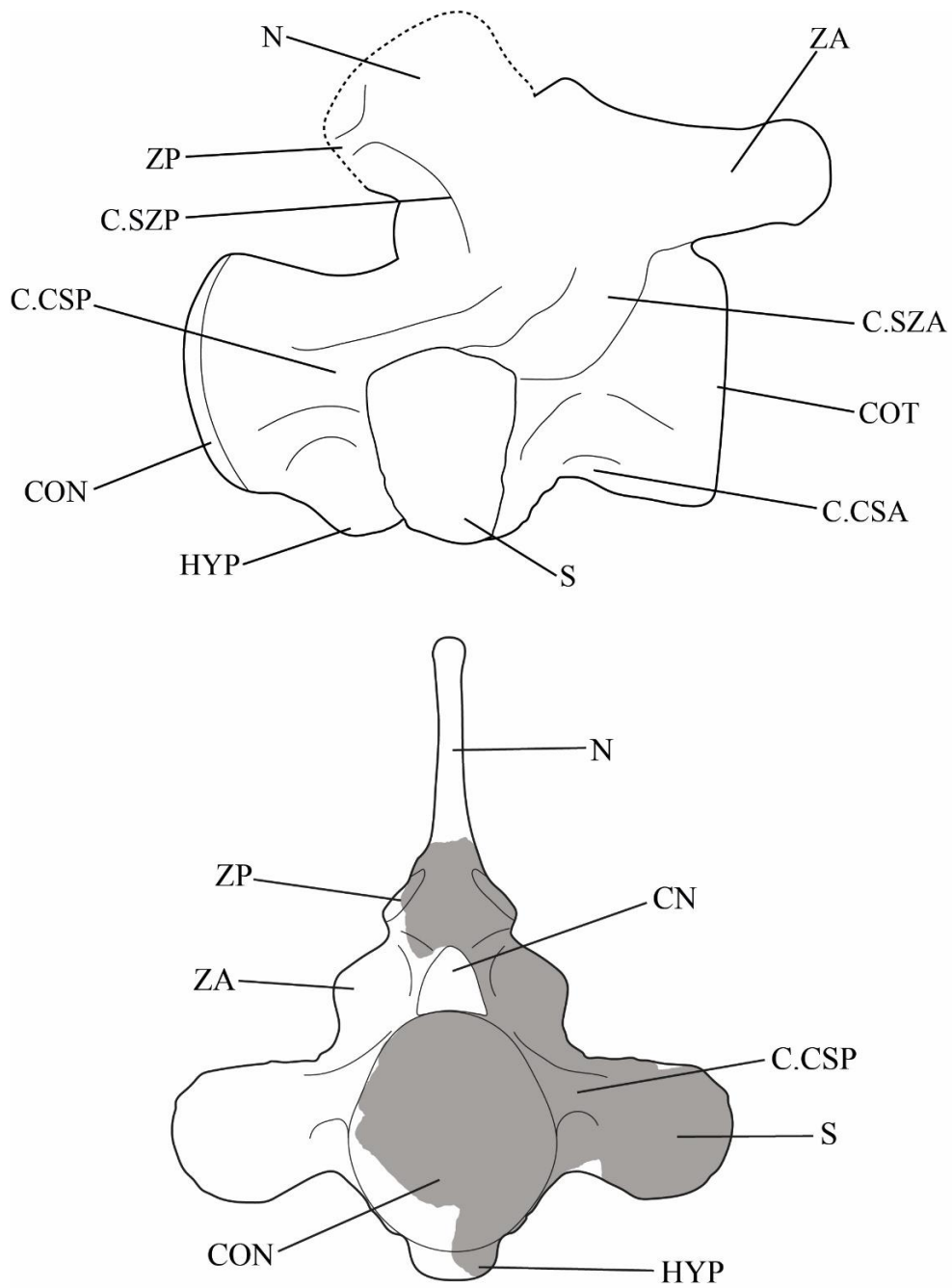
El axis es la vértebra mejor preservada de la serie. Carece de la parte más anterior de la superficie ventral y la cara articular posterior. Su centro es robusto y anteroposteriormente corto; en vista anterior es ligeramente deprimido dorsoventralmente, mientras que en vista posterior es de contorno suboval, lateralmente comprimido (**Fig. 9. A**). La sinapófisis es masiva y corta, y en vista lateral se ubica en la mitad de la longitud del centro vertebral (**Fig. 9. B**). La sinapófisis se encuentra orientada subhorizontalmente; en vista lateral el mismo tiene una forma romboidal, siendo en su parte más anterior tan alta como el centro, y apuntando uno de sus vértices hacia posterior (**Fig. 9. B**). Este vértice posterior se continúa a modo de cresta, la cual alcanza la cara articular posterior de la vértebra. Esta cresta, a la que se llamará cresta centrosinoapofiseal posterior (**Figs. 8 y 9**), se encuentra presente en todos los restantes elementos vertebrales a excepción de las caudales más distales. En el axis, esta cresta está ligeramente orientada ventralmente (**Fig. 9. B**). La altura máxima dorsoventral del arco neural es un 20% mayor que la del centro. La espina

neural es de contorno subtriangular en una vista lateral y su margen posterior es vertical. En una vista posterior la espina neural posee constricción por encima de las postzigapófisis para volver a engrosarse dorsalmente (**Fig. 9. A**). El margen anterior de la espina neural no está preservado, por lo que la extensión anterior no puede apreciarse. El canal neural tiene un contorno ovoide y es más estrecho en su parte dorsal, y proporcionalmente más alto en la parte posterior de los arcos neurales. El margen dorsal de la espina neural termina en una superficie subtriangular expandida y rugosa en su parte más dorsal, que en vida estaría posiblemente cubierta por cartílago. Una cresta accesoria (**Fig. 9. B**) nace en la esquina posterodorsal de la espina neural y disminuye en altura hasta alcanzar la base de la misma, a la altura de la postzigapófisis. Sólo la postzigapófisis izquierda está bien preservada, está orientada dorsolateralmente y siendo de contorno subtriangular en sección, con uno de los ápices dirigido dorsalmente. Desde el ápice dorsal de la postzigapófisis parte una cresta con dirección dorsal que se atenúa rápidamente a la mitad de la altura de la espina neural (**Fig. 9. A, C.DZP**). Desde el vértice lateral de la postzigapófisis también parte una cresta que desciende desde el canal neural y alcanza la sinapófisis, conformando la cresta sinapostzigapofiseal (C.SZP en **Fig. 8**), aunque esta última está muy poco desarrollada en esta vértebra (**Fig. 9. B**). Una delgada quilla de orientación subvertical está presente a la altura de las postzigapófisis, y se extiende dorsalmente hasta la mitad de la espina neural, generando una concavidad alargada a cada lado (**Fig. 9. A**). Se observa un tubérculo prominente en la superficie posteroventral del centro, el cual representa la articulación con la hipapófisis (intercentro), que no está preservada. Este tubérculo (tubérculo hipapofiseal, **Figs. 8 y 9**) es anteroposteriormente elongado, está posteroventralmente orientado y es marcadamente cóncavo distalmente. Esta superficie cóncava posee un surco medio de orientación transversal que divide a esta faceta en una parte anterior y otra posterior de tamaño semejante.

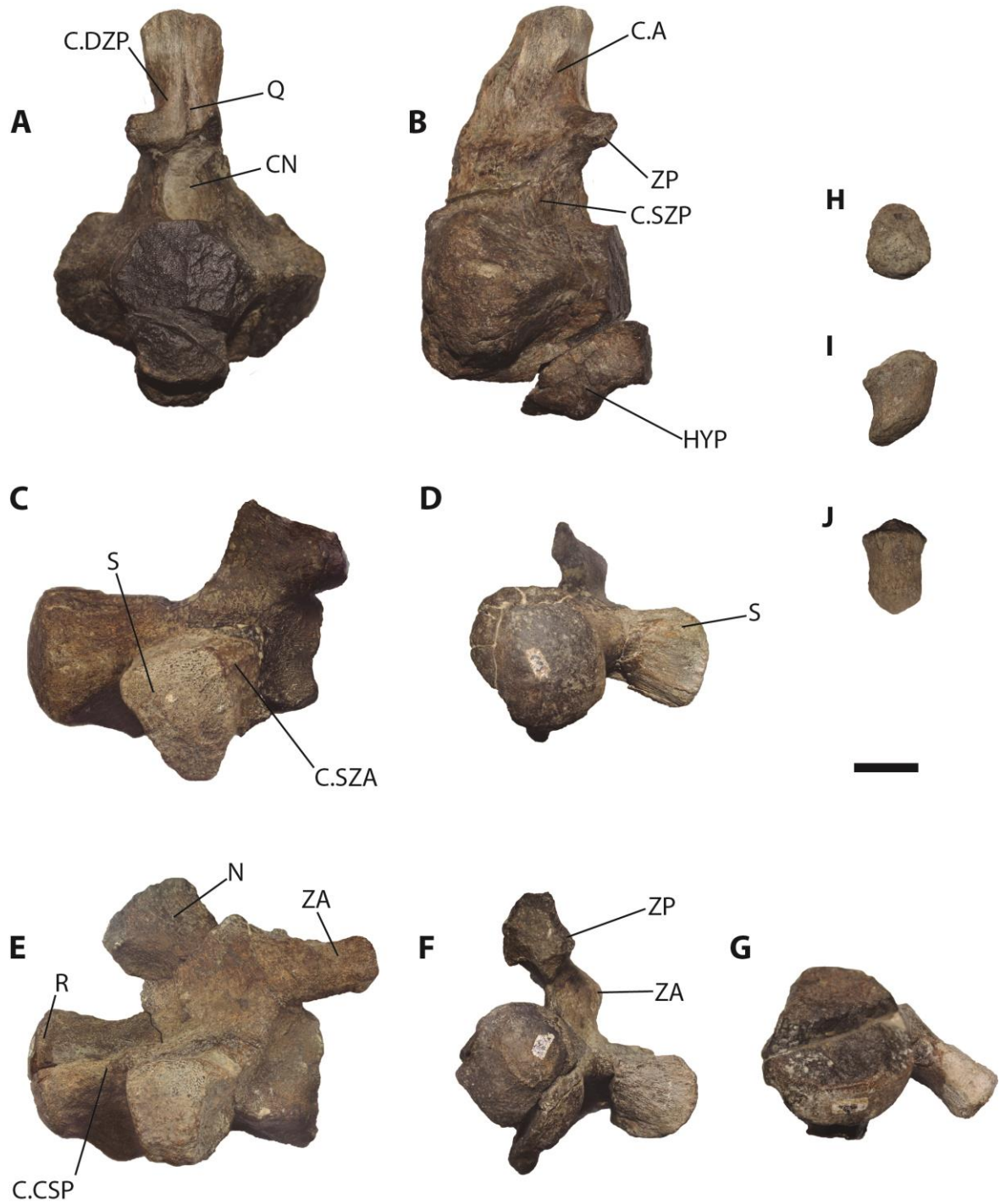
Los restantes elementos cervicales preservados exhiben su mitad lateral derecha incompletamente preservada, por la forma del centro y la orientación y tamaño de las sinapófisis, pertenecerían a una porción posterior en la serie. Adicionalmente, las espinas neurales conservan solo su base en dos elementos y la superficie ventral del centro no se ha preservado en ninguna. Estas vértebras tienen un centro de contorno subcircular, el cual en las vértebras cervicales más posteriores se comprime ligeramente en sentido lateromedial, siendo la relación altura/anchura del centro más posterior 6:5 (**Tabla 1**). La relación de longitud/altura es mayor a 2 en los elementos más completos; el cótilo articular no presenta una muesca ventral, y esta tampoco se insinúa en las demás vértebras de la serie. En la región articular los cóndilos presentan un reborde externo (**Fig. 9. D**), y en esta serie alcanzan la mayor convexidad de la columna. A lo largo de la serie la orientación de las sinapófisis pasa de posteroventral a subhorizontal y se comprimen anteroposteriormente; la sección de la sinapófisis es elíptica en la vértebra más anterior y subrectangular aguzado ventralmente en la más posterior (**Fig 9. D**). Adicionalmente, las vértebras más posteriores son levemente más largas que las anteriores (ver **Tabla 1**). En ningún caso la extensión ventral de la sinapófisis sobrepasa el margen ventral del centro. En las sinapófisis la parte más distal es marcadamente rugosa, donde articularía con las costillas cervicales; mientras que el margen anterior es menos rugoso y en el posterior presenta tenues estrías en las vértebras más posteriores. De las sinapófisis parten tres crestas: una centrosinoapofiseal anterior (C.CSA, **Fig. 8**) que parte desde el borde ventral de la sinapófisis y se dirige horizontalmente hasta la cara articular anterior; una centrosinoapofiseal posterior (C.CSP) que se atenúa antes de llegar al cóndilo; y una cresta poco marcada que parte del extremo dorsal anterior de la sinapófisis y llega hasta la base de la prezigapófisis (cresta sinapoprezigapofiseal, C.SZA). Estas crestas son más conspicuas en las vértebras más posteriores de la serie cervical; en el axis sólo la centrosinapofiseal posterior es evidente,

mientras una cresta sinapostzigapofiseal sólo se insinúa en este elemento. Los arcos neurales de las cervicales post-axiales no se encuentran bien preservados, aunque existen las prezigapófisis (o al menos sus bases) en la parte más anterior del arco. En la cervical que mejor se preservan, las prezigapófisis son delgadas, su extensión anterior sobrepasa ampliamente a la del centro vertebral, tienen sección subtriangular y su altura máxima representa un tercio de la total del centro (**Fig. 9. D**). En las vértebras cervicales más posteriores las prezigapófisis son de orientación mayormente subhorizontal y el tubérculo de la hipapófisis decrece en tamaño.

Una única hipapófisis desarticulada está preservada (**Fig. 9. H-J**). Dado que la mayoría de tubérculos que articulan con estos elementos se encuentran incompletos, no se la puede asignar a ninguna de las vértebras descritas. Es un elemento corto y robusto de sección oval, en forma de cuña en una vista lateral, con una pronunciada inflexión posterior a la mitad de su extensión y suaves estriaciones longitudinales en toda su superficie. La región de articulación con el centro es rugosa, de contorno oval y expandida en su margen posterior. La región central de la cara articular de la hipapófisis se encuentra más elevada, coincidiendo con la concavidad observada en los tubérculos hipapofiseales preservados en algunos elementos. El margen más anterior tiene una leve prominencia que no llega a conformar una cresta.



**Fig. 8.** Esquema de una vértebra cervical posterior en la serie, en vista lateral derecha (arriba) y posterior (abajo). El sombreado en gris representa el material preservado, mientras que la línea de puntos indica falta de preservación. **Abreviaturas:** C.CSA, cresta centrosinoapofiseal anterior; C.CSP, cresta centrosinoapofiseal posterior; CN, canal neural; CON, cóndilo; COT, cótilo articular; C.SZA, cresta sinapoprezigapofiseal; C.SZP, cresta sinapostzigapofiseal; HYP, tubérculo hipapofiseal; N, espina neural; S, sinapófisis; ZA, prezigapófisis; ZP, postzigapófisis.



**Fig. 9.** Vértebras cervicales de IAA 2000-JR-FSM-1. Axis (A, B); vértebra de mitad de la serie (C, D); posteriores en la serie (E, F, G); e hipapófisis (H-J). Vistas posteriores (A, C, E, G), lateral derecho (D, F, I) e izquierdo (B), anterior (J), y proximal (H). La escala es de 2 cm. **Abreviaturas:** C.A, cresta accesoria; C.CSP, cresta centrosinoapofiseal posterior; C.DZP, cresta dorsal de la postzigapófisis; CN, canal neural; C.SZA, cresta sinapoprezigapofiseal; C.SZP, cresta

sinapostzigapofiseal; **HYP**, tubérculo hipapofiseal; **N**, espina neural; **Q**, quilla; **R**, reborde del cóndilo; **S**, sinapófisis; **ZA**, prezigapófisis; **ZP**, postzigapófisis.

### **Comparaciones de vértebras cervicales**

La asignación de estas vértebras a la serie cervical fue hecha con base en la presencia de un pedúnculo hipapofiseal y a la orientación, tamaño y forma de las sinapófisis y prezigapófisis (Russell, 1967). Dado el cambio gradual entre las vértebras cervicales y las dorsales anteriores, Romer (1956) indicó que la única forma de discernir entre unas y otras es la presencia de costillas esternales en las vértebras dorsales. Por otro lado, si bien las hipapófisis son de mayor tamaño en la serie cervical que en otras partes de la columna vertebral, un tamaño y robustez semejantes se pueden llegar a encontrar en las primeras dos vértebras dorsales (*Mosasaurus*, *Plotosaurus*, entre otros; Russell, 1967; Konishi et al., 2014). Adicionalmente, el pedúnculo ventral que articula con las hipapófisis en las vértebras cervicales puede llegar a encontrarse bien desarrollado en hasta tres vértebras por detrás de la última que porte efectivamente la hipapófisis (Russell, 1967). Si bien se han descrito hipapófisis en vértebras dorsales para algunos mosasaurinos (Russell, 1967; Konishi et al., 2014), en *Tylosaurus* y *Platecarpus* las hipapófisis sólo alcanzan la sexta y séptima vértebra cervical, respectivamente. Debido a que en *Taniwhasaurus antarcticus* el tubérculo de la hipapófisis es pronunciado, la asignación a la serie cervical parece la más correcta.

Muchos de los caracteres descritos para *T. antarcticus* son compartidos por la gran mayoría de los mosasaurios. Entre estos rasgos se incluyen la presencia de una cresta sinapoprezigapofiseal (donde se insertaría el músculo *longissimus cervicocapitis*; Russell, 1967, p. 74), un pedúnculo para la articulación de la hipapófisis bien desarrollado que se hace de menor tamaño hacia las vértebras cervicales más posteriores y prezigapófisis cuya orientación se torna paulatinamente más horizontal hacia las vértebras cervicales más

posteriores. Por otro lado, se distinguió un rasgo observado en *T. antarcticus* que está presente en los Russellosaurina: la extensión ventral de las sinapófisis que no sobrepasa el borde ventral del propio centro (Russell, 1967; Jimenez-Huidobro y Caldwell, 2019). Por su parte, el contorno circular del centro lo distingue de los plioplatecarpinos, como pasa en otros tilosaurinos (Caldwell et al., 2005). Las cervicales de *T. antarcticus* también presentan características sólo vistas entre tilosaurinos, como lo son la ausencia de articulación zigantrol (Jimenez-Huidobro y Caldwell, 2019), cresta sinapoprezigoapofiseal recta y de orientación subhorizontal, cresta centrosinoapofiseal anterior ubicada por encima del margen ventral del centro vertebral (aunque esto se da convergentemente en otros mosasaurios; ver Russell, 1967), y surco transversal en el pedúnculo de la hipapófisis (Russell, 1967). *Taniwhasaurus antarcticus* comparte con *T. oweni* (KHM N99-1014, Caldwell et al., 2005), la presencia de crestas de orientación dorsal que parten de las postzigapófisis y llegan a la mitad de la altura de la espina neural. Por otro lado, muestra características autapomórficas desconocidas en otros mosasaurios, como: centros cervicales transversalmente comprimidos (**Tabla 1**), en los que el índice CH/CW es mayor que en cualquier otro mosasaurio (**Tabla 2**); centros cervicales muy largos en comparación con su ancho (**Tabla 1**), donde el índice CL/CW se encuentra entre los mayores informados para mosasaurios, con excepción de *Halisaurus*, donde la anchura extrema de sus centros modifica este índice (Caldwell y Bell, 1995; **Tabla 2**); y prezigapófisis más pequeñas y anteriormente aguzadas que en otros mosasaurios (Russell, 1967) (**Fig. 10**).

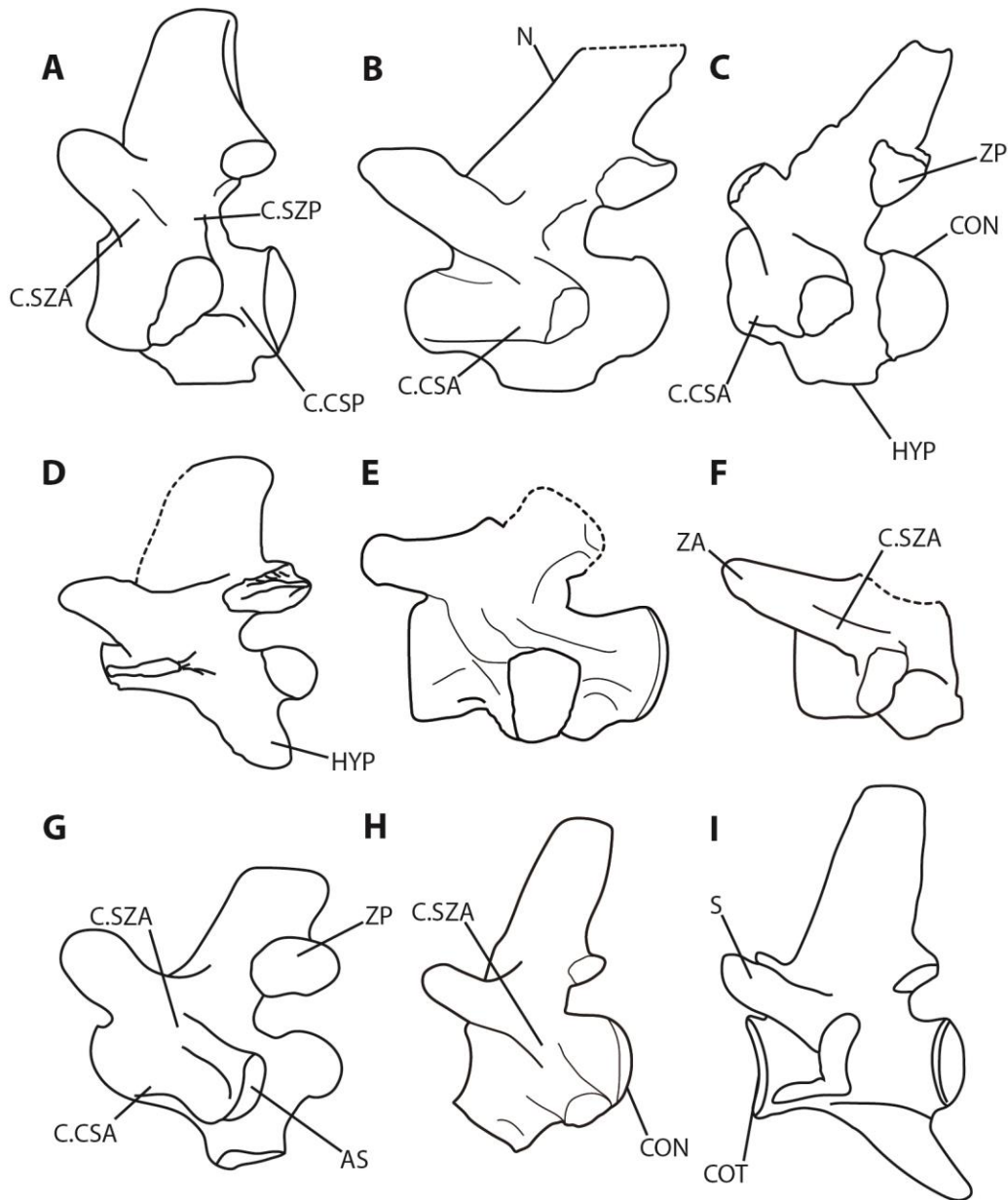
La mayoría de los géneros de mosasaurios tienen centros vertebrales deprimidos dorsoventralmente en la serie cervical, como se observa en los plioplatecarpinos (*Plioplatecarpus primaevus*, Holmes, 1996; *Platecarpus tympaniticus*, Everhart, 2005a; *Platecarpus planifrons*, Konishi y Caldwell, 2007), yaguarasaurinos (*Yaguarasaurus columbianus* Páramo, 1994), y tetisaurinos (*Pannoniasaurus inexpectatus*, Makadi et al.,



2012; Tethysaurinae indet. García et al., 2015), siendo en estos últimos un estado aún más acentuado (*Tethysaurus nopcsai*, Bardet et al., 2003). Esta condición también es característica en Halisaurinos (*Halisaurus* sp., Caldwell y Bell, 1995; *Halisaurus platyspondylus*, Holmes y Sues, 2000). En algunas especies de mosasaurinos los cóndilos son, en cambio, subcirculares (Russell, 1967; Bell, 1997). Por último, en algunas especies de *Tylosaurus* (*Ty. kansaensis*, *Ty. bernardi*) ocasionalmente se han registrado centros dorsoventralmente deprimidos (Everhart, 2005a; Jiménez-Huidobro et al. 2016) y otros de contorno subcircular (*Ty. nepaeolicus*, *Ty. proriger*, Russell, 1967). En varanoideos (*Varanus* spp., Smith et al., 2008; Hocknull et al., 2009; Holmes et al., 2010; Villa et al., 2018) las vértebras cervicales son dorsoventralmente deprimidas, por lo que este podría considerarse como el estado plesiomórfico para el grupo (**Fig. 10. D**). En este contexto, la morfología descrita para *Taniwhasaurus antarcticus* es única; lamentablemente no se conocen vértebras cervicales postaxiales en *Taniwhasaurus oweni* (Hector, 1874; Caldwell et al., 2005).

Por otro lado, la cresta sinapoprezigoapofiseal en *T. antarcticus* es muy baja, esta está representada por un reborde óseo apenas diferenciado del arco neural y se presenta sólo en la región cervical y dorsal anterior de la columna. Esto no ocurre en la mayoría de taxones comparados (*Mosasaurus hoffmannii*, *Halisaurus platyspondylus*, *Plioplatecarpus primaevus*, *Dallasaurus turneri*), en los que dicha cresta es muy alta y ancha, provocando que en una vista anterior la vértebra se vea engrosada a la altura del canal neural (Holmes, 1996, fig. 9; Holmes y Sues, 2000, fig. 7; Bell y Polcyn, 2005, fig. 2; Street y Caldwell, 2017, fig. 17). La cresta entre la sinapófisis y la prezigapófisis es mayor en otros géneros, e incluso algunas especies como *Mosasaurus hoffmani* presentan una “fusión entre ambos elementos” en lugar de una cresta propiamente dicha (Street y Caldwell, 2017). Russell (1967) reporta que la cresta sinapoprezigapofiseal es poco pronunciada en el mosasaurino

basal *Clidastes*. En *Tylosaurus* y *Taniwhasaurus*, esta cresta no está lateralmente expandida (Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2016; Jiménez-Huidobro et al., 2018), mientras en plioplatecarpinos y tetisaurinos la condición es variable (Holmes, 1996; Bardet et al., 2003; Konishi y Caldwell, 2007; Makadi et al., 2012; Garcia et al., 2015). Las prezigapófisis en *Taniwhasaurus antarcticus* son más comprimidas transversalmente que en otros géneros comparados (e.g., *Tylosaurus*, *Mosasaurus*), aunque la extensión de las mismas es semejante a la de otros mosasaurios (**Fig. 10**).



**Fig. 10.** Comparación de vértebras cervicales. *Plioplatecarpus primaevus* (A), *Platecarpus tympaniticus* (B), *Latoplatecarpus willistoni* (C), *Varanus marathonsensis* (D), *Taniwhasaurus antarcticus* (E), *Tylosaurus kansaensis* (F), *Halisaurus platyspondylus* (G), *Mosasaurus hoffmani* (H), y *Clidastes liodontus* (I). Abreviaturas: **AS**, superficie articular de la sinapófisis; **C.CSA**, cresta centrosinoapofiseal anterior; **C.CSP**, cresta centrosinoapofiseal posterior; **CON**, cóndilo articular; **COT**, cótilo articular; **C.SZA**, cresta sinapoprezigapofiseal; **C.SZP**, cresta sinapostzigapofiseal; **HYP**, tubérculo hipapofiseal; **N**, espina neural; **S**, sinapófisis; **ZA**, prezigapófisis; **ZP**, postzigapófisis. Modificado de Holmes, 1996 (A); Konishi y Caldwell, 2011 (C); Villa et al., 2018 (D); Holmes y Suess, 2000 (G); Lingham-Soliar, 1995 (H); DeBraga y Carroll, 1993 (I); y los ejemplares ANSP 8488 (B) y FHSM VP-2295 (F) figurados en la base de datos de <http://oceansofkansas.com/>

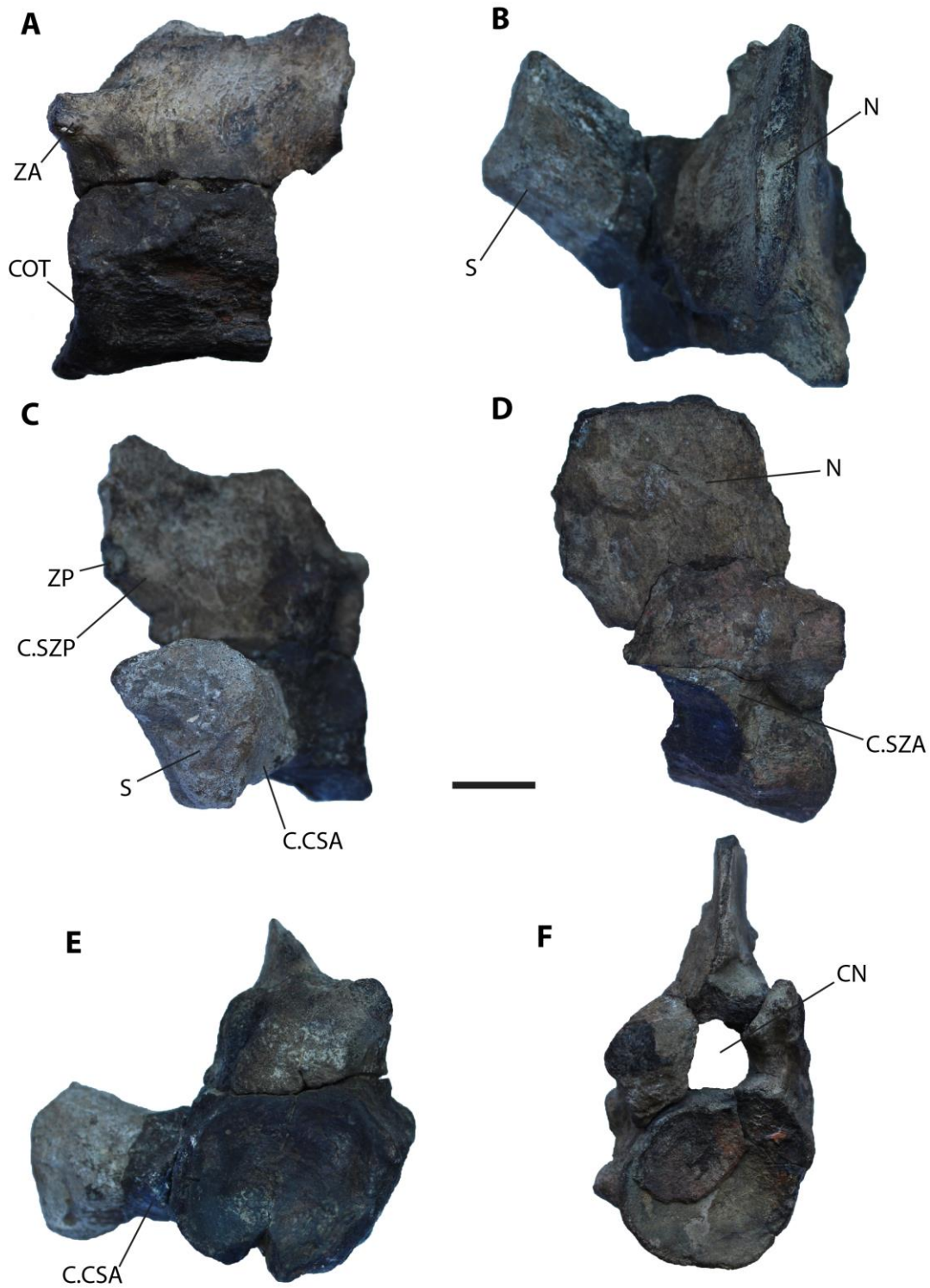
### 3.2.2) Vértebras dorsales

La serie dorsal en mosasaurios se distingue claramente de la cervical por portar costillas que articulan con el esternón (Russell, 1967), por lo que una identificación inequívoca no es posible en el ejemplar, incompleto, de *Taniwhasaurus*. Además, las vértebras dorsales se distinguen de las cervicales por su mayor tamaño, por su sección subcircular, sus sinapófisis proporcionalmente más grandes, espinas neurales orientadas verticalmente, y las zigapófisis robustas y cortas (Russell, 1967). No obstante, la diferenciación entre las últimas cervicales y las primeras dorsales es difícil de discernir, al punto de que las hipapófisis son muy marcadas en la serie cervical, pudiendo llegar a presentarse en las primeras vértebras dorsales (Russell, 1967; Konishi et al., 2014).

Las vértebras dorsales de *T. antarcticus* carecen mayormente de los arcos neurales preservados con excepción de las partes más proximales de los pedicelos, y de los procesos transversos. Fernández y Martín (2009) ilustran una de estas vértebras con un proceso transversal completo, pero actualmente se ha extraviado dicho proceso (IAA 2000-JR-FSM-1). Como sólo los centros están completos, es difícil establecer la posición en la serie. En términos generales, todos los centros tienen caras articulares poco profundas y en casi todos los casos cuentan únicamente con la cresta centrosinoapofiseal posterior. La morfología de estas vértebras es muy variable, debido a que corresponden a distintas regiones dentro de la serie vertebral dorsal, incluyendo las regiones anterior, media y posterior. Por lo tanto, los elementos de la serie dorsal van a ser descriptos por grupos de morfología similar.

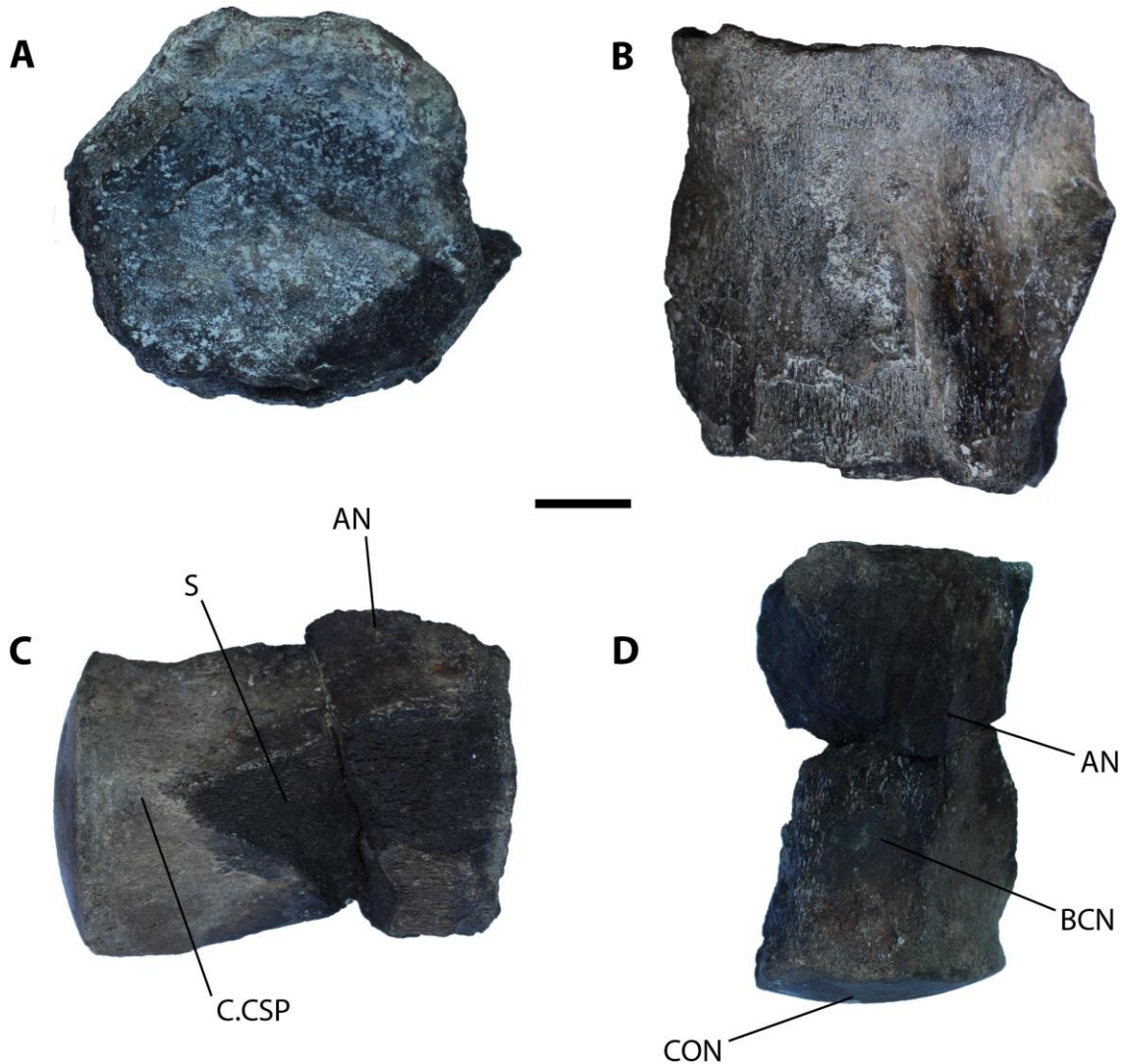
Se agrupan tres vértebras (**Fig. 11**) por la sección subcircular de sus centros, sus cótilos articulares pronunciados y por sus diámetros similares al de las vértebras cervicales. La preservación es muy pobre, careciendo de las partes posterior y ventral de sus centros. Las sinapófisis se originan por encima de la línea media de los cuerpos; son procesos

robustos, bien expandidos lateralmente, y orientados dorsalmente formando un ángulo de 15° con respecto a la horizontal, y unos 30° hacia posterior (**Fig. 11. B y E**). La cara articular de la sinapófisis es rugosa y de contorno subtriangular con un ápice apuntando ventralmente, mientras la base de la sinapófisis es más bien de contorno subrectangular debido al desarrollo de la cresta centrosinapofiseal anterior (**Fig. 11. C**). Esta cara articular está expandida, de manera que es equivalente al diámetro del cótilo articular (**Fig. 11. E**). La cresta sinapoprezigapofiseal se encuentra presente, pero atenuada y más redondeada que en la serie cervical (**Fig. 11. D**), mientras que la sinapostzigapofiseal está menos desarrollada y no aparece en ninguna vértebra posterior a éstas (**Fig. 11. C**). El canal neural varía su contorno de subtriangular a subcircular. Las prezigapófisis son pequeñas y dirigidas laterodorsalmente, formando un ángulo bajo con respecto a la línea horizontal. Las bases preservadas de las espinas neurales indican que estas habrían sido de orientación mayormente subvertical. La longitud anteroposterior de la espina neural es similar a la del cuerpo vertebral. La asignación de estas vértebras a una región en la columna es difícil debido a la preservación. La morfología y tamaño de estos elementos es comparable a los elementos de la serie cervical, sin embargo, se asignan estos centros a la posición más anterior dentro de la serie dorsal. Esta asignación se basa en la orientación y longitud reducida de las prezigapófisis y a que las sinapófisis están horizontalmente orientadas y son más robustas, cuando se las compara con las de las vértebras cervicales. Excepto en el último elemento, este grupo de vértebras dorsales posee una atenuada cresta sinapoprezigapofiseal, que no está presente en vértebras posteriores.



**Fig. 11.** Vértebras dorsales más anteriores. Vistas lateral izquierda (A), dorsal (B), lateral derecha (C, D), y anterior (E, F). La escala es de 2 cm. **Abreviaturas:** C.CSA, cresta centrosinapofiseal anterior; CN, canal neural; COT, cótilo articular; C.SZA, cresta sinapoprezigapofiseal; C.SZP, cresta sinapostzigapofiseal; N, espina neural; S, sinapófisis; ZA, prezigapófisis; ZP, postzigapófisis.

Dos vértebras asignadas a una posición anterior en la serie dorsal, inmediatamente posteriores al primer grupo descrito, se caracterizan por sus centros de gran tamaño (**Tabla 1**, bajo las posiciones relativas 8 y 9), y de sección subcircular (**Fig. 12. C**). Los centros vertebrales tienen su altura mínima por detrás de las sinapófisis (**Fig. 12. C**). Las superficies articulares son más bajas en estos elementos que en todos los anteriores. Las sinapófisis están ubicadas ligeramente por debajo de la mitad de la altura del cuerpo, son dorsoventralmente deprimidas, y muestran una leve orientación ventral de su eje mayor. Además, las sinapófisis se encuentran ubicadas en el margen anterior del centro en una vista lateral. La cresta centrosinoapofiseal posterior está bien desarrollada en ambas vértebras (**Fig. 12. C**). Se asignan vértebras a una región anterior en la serie dorsal debido a que sus sinapófisis son robustas y están orientadas horizontalmente (al menos la parte preservada de las mismas), lo cual se relaciona a costillas más grandes, y porque sus centros conservan un contorno subcircular en vista anterior, como lo tienen los elementos anteriores en la columna.

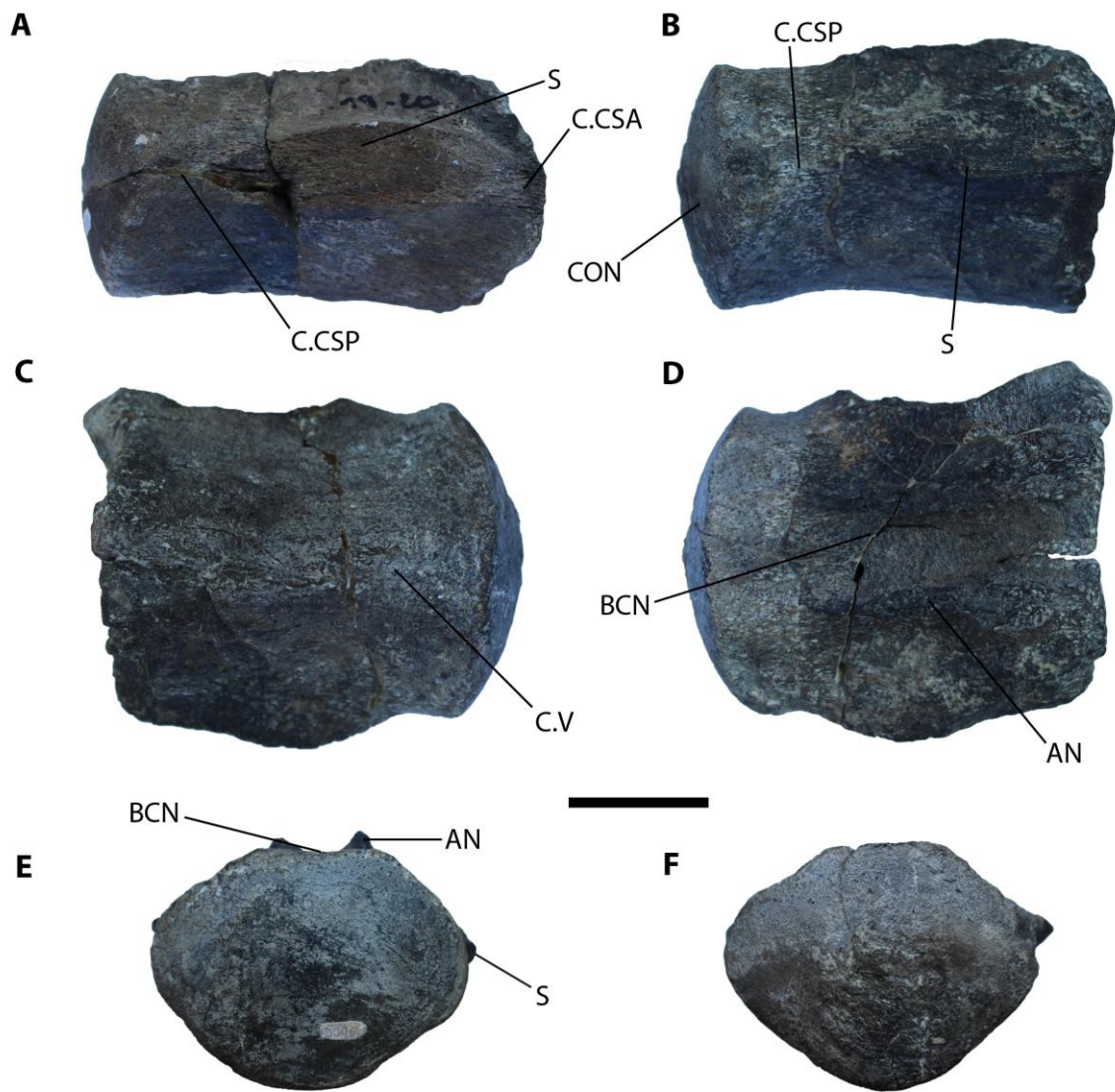


**Fig. 12.** Vértebra dorsales anteriores. En vistas anterior (A), ventral (B), lateral derecha (C), y dorsal (D). **Abreviaturas:** AN, base de arcos neurales; BCN, base del canal neural; C.CSP, cresta centrosinoapofiseal posterior; CON, cóndilo articular; S, sinapófisis. Escala de 2 cm.

Cuatro vértebras dorsales medias (**Fig. 13**) se caracterizan por poseer cuerpos de gran tamaño y sección romboidal, siendo transversalmente expandidos y con la mitad ventral ligeramente mayor a la dorsal. Además, la relación de longitud anteroposterior/altura dorsoventral de los mismos es mayor en comparación con las demás vértebras (**Tabla 1**, bajo las posiciones relativas 10 a 13). En vista lateral, a nivel del borde



posterior de las sinapófisis, se da la menor altura del centro vertebral, expandiéndose a partir de este punto de forma gradual, tanto ventral como dorsalmente, de forma que la cara articular anterior es mayor que la posterior (**Fig. 13. A y B**). Las superficies articulares tienen una convexidad similar a la del grupo anterior. Sólo las bases de las sinapófisis están preservadas; estas se ubican en una posición alta dentro del cuerpo vertebral, siendo dorsoventralmente deprimidas (relación de longitud /altura de 5:2), orientadas horizontalmente, y representando su extensión anteroposterior  $\frac{3}{4}$  del longitud total del cuerpo vertebral. Las sinapófisis también están desplazadas hacia el margen anterior del centro, superponiéndose a este y resultando en que los laterales del cótilo articular estén más desarrollados anteriormente, lo que resulta en que la superficie articular no sea subcircular en contorno (ver **Fig. 13. A y C**). La extensión anterior de las sinapófisis genera que la cresta centrosinoapofiseal anterior sea muy corta pero también muy robusta. Por otro lado, la cresta centrosinoapofiseal posterior está presente, pero es muy leve (**Fig. 13. A**). Las bases de los arcos neurales ocupan el 60% de la longitud dorsal del cuerpo vertebral y están desplazadas anteriormente (**Fig. 13. D**). Se asigna este grupo a una región media entre las dorsales por su semejanza con el grupo anterior, su gran porte y por sus sinapófisis más achatadas, parecidas a las de las vértebras pigales, que indican una articulación a costillas más pequeñas.

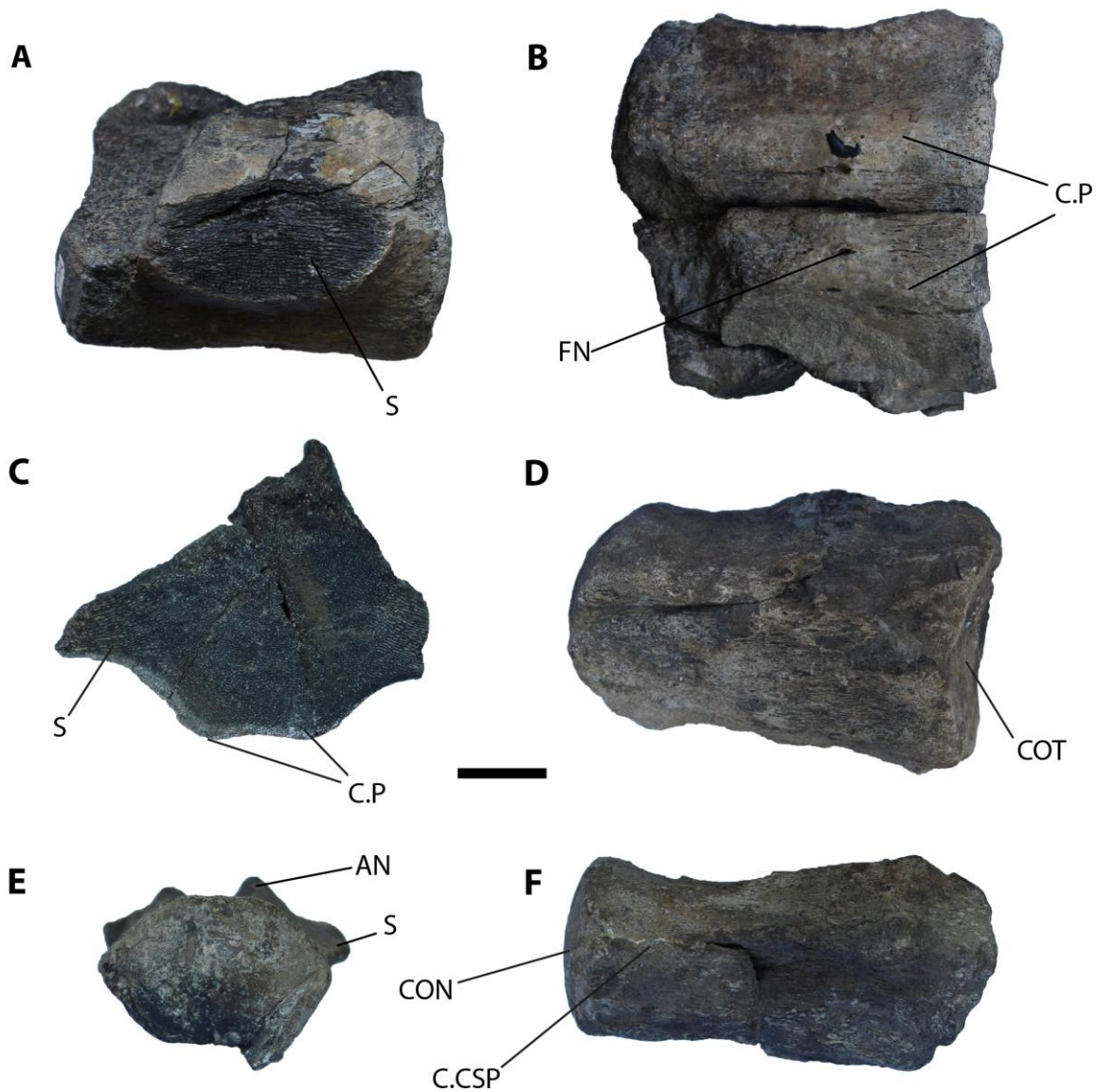


**Fig. 13.** Vértebras dorsales medias. Vistas lateral derecha (A, B), dorsal (D), ventral (C), y posterior (E, F). Escala de 2 cm. **Abreviaturas:** AN, base del arco neural; BCN, base del canal neural; C.CSA, cresta centrosinoapofiseal anterior; C.CSP, cresta centrosinoapofiseal posterior; CON, cóndilo articular; C.V, cresta ventral; S, sinapófisis. Escala de 2 cm.

Dos vértebras de posición posterior en la serie dorsal (**Fig. 14. D-F**) tienen una longitud similar a las del grupo anterior, pero son mucho más deprimidas dorsoventralmente y lateralmente, siendo la relación longitud / altura 2:1. Estas vértebras llegan a ser las más bajas de todo el esqueleto axial (posición 13 y 14 de **Tabla 1**). En una vista posterior, el cuerpo tiene forma hexagonal, lateromedialmente expandida (**Fig. 14. E**). Como en grupos de vértebras anteriores, el cuerpo es deprimido dorsoventralmente por detrás de la sinapófisis (**Fig. 14. F**). Las superficies articulares en este grupo son bajas en una vista lateral, pero pronunciadas en una vista dorsal (**Fig. 14 D y F**), por lo tanto, la convexidad en el plano horizontal es muy alta (al grado de las vértebras cervicales), lo cual indica un movimiento lateral pronunciado entre los elementos de este grupo (Buchholtz, 2001). Las sinapófisis se ubican por encima de la mitad del cuerpo vertebral, son de orientación subhorizontal y están superpuestas al cótilo articular (**Fig. 14. D**). Debido a la altura reducida de estos elementos y sus sinapófisis pequeñas y achatadas, se asigna estas vértebras a una región posterior en la serie dorsal, aunque la determinación definitiva se debería hacer a partir de las costillas, que son cortas en esa zona (Russell, 1967). Además, en la región más posterior de la serie dorsal, los centros cambian su forma y tamaño, tendiendo más a la morfología de la región pigal (Russell, 1967), e incluyendo a elementos vertebrales relativamente pequeños como los aquí descritos. Adicionalmente, en esa región las vértebras tienen sinapófisis pequeñas, que habrían articulado con costillas flotantes (Williston, 1898).

Finalmente, hay dos vértebras de gran porte (**Fig. 14. A-C**) que se distinguen de las restantes por tener la cara ventral plana (**Fig. 14. C**). Estos elementos se asignan a la región más posterior dentro de la serie dorsal. Las sinapófisis (de las cuales solo se preserva la base) tienen una sección elíptica con una relación de longitud / altura de 2:1 (**Fig. 14. A**). En vista dorsal las sinapófisis se ubican hacia la mitad de la longitud del centro vertebral, y

no están adelantadas como en otras vértebras. Esto resulta en que el cótilo articular tenga una profundidad semejante a lo largo de todo el margen. Adicionalmente, las sinapófisis están orientadas ligeramente ventralmente (en un ángulo de 15° aproximadamente) (**Fig. 14. C**). En una de estas vértebras hay cuatro forámenes nutricios en la cara ventral. La cara ventral de los centros posee dos crestas paralelas longitudinales que también están presentes en las vértebras pigales (**Fig. 14. B**). La asignación de estas vértebras a la región más posterior de la serie dorsal es debido a la semejanza que guardan con la región caudal proximal, donde la superficie ventral es también plana. Sin embargo, a diferencia de las vértebras caudales proximales, este grupo aún conserva un contorno más equidimensional, por lo que probablemente señalen la transición entre ambas partes de la columna vertebral.



**Fig. 14.** Vértebras dorsales posteriores. En vistas lateral derecha (A, F), posterior (C, E), y ventral (B, D). C es un corte en sección transversal que el material ya presentaba al ser colectado. **Abreviaturas:** AN, base de arcos neurales; C.CSP, cresta centrosinapofiseal posterior; CON, cóndilo articular; COT, cótilo articular; CP, crestas paralelas; FN, foramen nutritio; S, sinapófisis. Escala de 2 cm.

## Comparaciones de vértebras dorsales

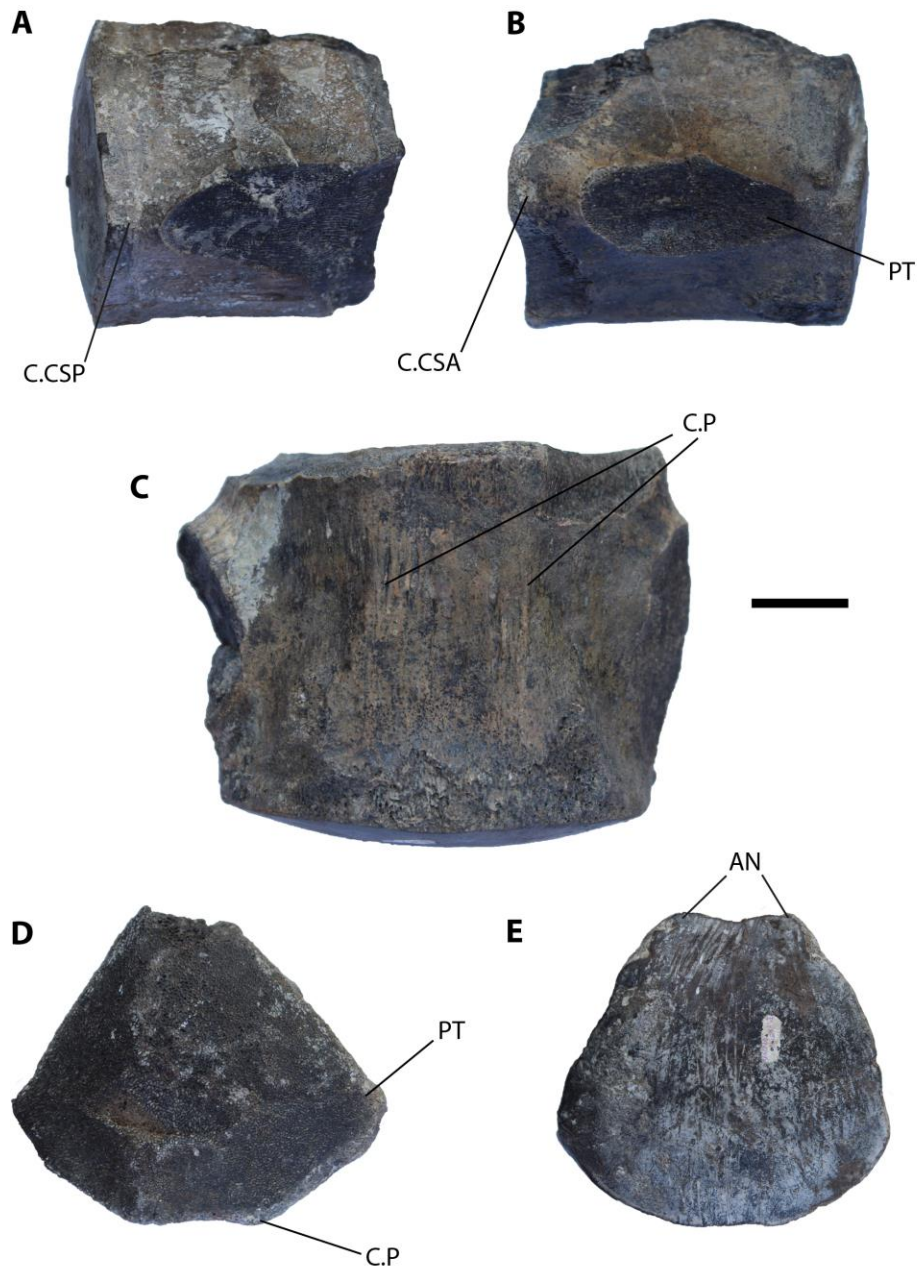
La serie vertebral dorsal de *T. antarcticus* es más plesiomórfica en numerosos rasgos cuando se la compara con la de otros mosasaurios. Las vértebras dorsales más anteriores de la serie conservan una sección circular, mientras en otros mosasaurios analizados (como *Mosasaurus*, *Plioplatecarpus*, *Latoplatecarpus*, o *Tylosaurus*), son más elípticas en sección, con el eje mayor orientado transversalmente (Holmes, 1996; Lindgren y Siverson, 2002; Konishi y Caldwell, 2011; García et al., 2015; Street y Caldwell, 2017). Al igual que en otros tilosaurinos (*Ty. saskatchewanensis*, Jiménez-Huidobro et al., 2018) las vértebras más anteriores no tienen muy marcada la cresta sinapoprezigapofiseal, la cual sí se presenta muy marcada en otros mosasaurios (como *Halisaurus* o *Mosasaurus*, Holmes y Sues, 2000; Street y Caldwell, 2017). Esta cresta es pequeña cuando es comparada con los mosasaurios ya mencionados (incluyendo *Tylosaurus*), tanto en la serie dorsal como la cervical. La cresta centrosinoapofiseal anterior está presente en las vértebras dorsales anteriores y no se ve en ellas un decrecimiento de tamaño. Esta condición distingue al ejemplar en estudio de los mosasaurinos, entre los que sólo *Clidastes* tiene esta cresta desarrollada en todas las vértebras dorsales (Russell, 1967), mientras que en *Mosasaurus* y *Plotosaurus*, por ejemplo, desaparece en las primeras vértebras de la serie (Russell, 1967, p78; Lindgren et al., 2007). En *Tylosaurus* la cresta centrosinoapofiseal anterior se presenta en todas las vértebras dorsales anteriores, lo cual coincide con lo observado en *Taniwhasaurus* (Russell, 1967, p78). Las vértebras dorsales medias tienen una forma rómbica y ventralmente desarrollan una cresta longitudinal pronunciada, como ocurre por ejemplo en *Plioplatecarpus* (Holmes, 1996).

### 3.2.3) Vértebras caudales

Se reconocieron 28 vértebras de la serie caudal, que representan las distintas zonas en las que se divide la cola de los mosasaurios. En todos los casos se encuentran los cuerpos vertebrales y sólo las bases de los arcos neurales, los procesos transversos y los arcos hemales. El material de *T. antarcticus* es el más completo en términos del esqueleto axial para el género *Taniwhasaurus*, aunque se desconoce el número definitivo de caudales. La serie caudal en *Tylosaurus* tiene alrededor de cien vértebras (95-116, Russell, 1967), por lo que se podría esperar un número similar para *Taniwhasaurus*. Los cóndilos articulares del centro son muy poco profundos en toda la serie.

Las vértebras pigales (**Fig. 15**) se distinguen a primera vista de las dorsales posteriores por no portar costillas (Bullard y Caldwell, 2010), un rasgo que no puede observarse en el material disponible de *T. antarcticus*. Sin embargo, la forma y altura de las sinapófisis/procesos transversos de estas vértebras son típicos de la sub-serie pigal. Las vértebras de esta zona se distinguen de las restantes vértebras caudales por tener procesos transversos, pero no facetas para la articulación de arcos hemales, los cuales aparecen más atrás en la serie (Russell, 1967). Las seis vértebras asignadas a esta zona tienen una forma de diamante invertido, donde la cara ventral es plana. Las caras ventrolaterales son cortas y divergen levemente en sentido dorsal hasta alcanzar la base de los procesos transversos. Las caras dorsolaterales son extensas y convergen dorsalmente en un punto medio. (**Fig. 15. D**). La superficie ventral está delimitada por dos crestas subparalelas longitudinales bajas (**Fig. 15. C**). En las vértebras pigales los procesos transversos están desplazados anteriormente, generando una cresta centrosinoapofiseal anterior muy marcada (**Fig. 15. B**). La cresta centrosinoapofiseal posterior, por otro lado, es poco prominente. Los procesos transversos

se ubican a la altura del tercio inferior de la vértebra, su base es elíptica con el eje mayor orientado anteroposteriormente y una ligera orientación ventral (**Fig. 15. C, D**). Los cuerpos vertebrales son muy macizos y tan altos como largos; los cóndilos articulares tienen baja convexidad.

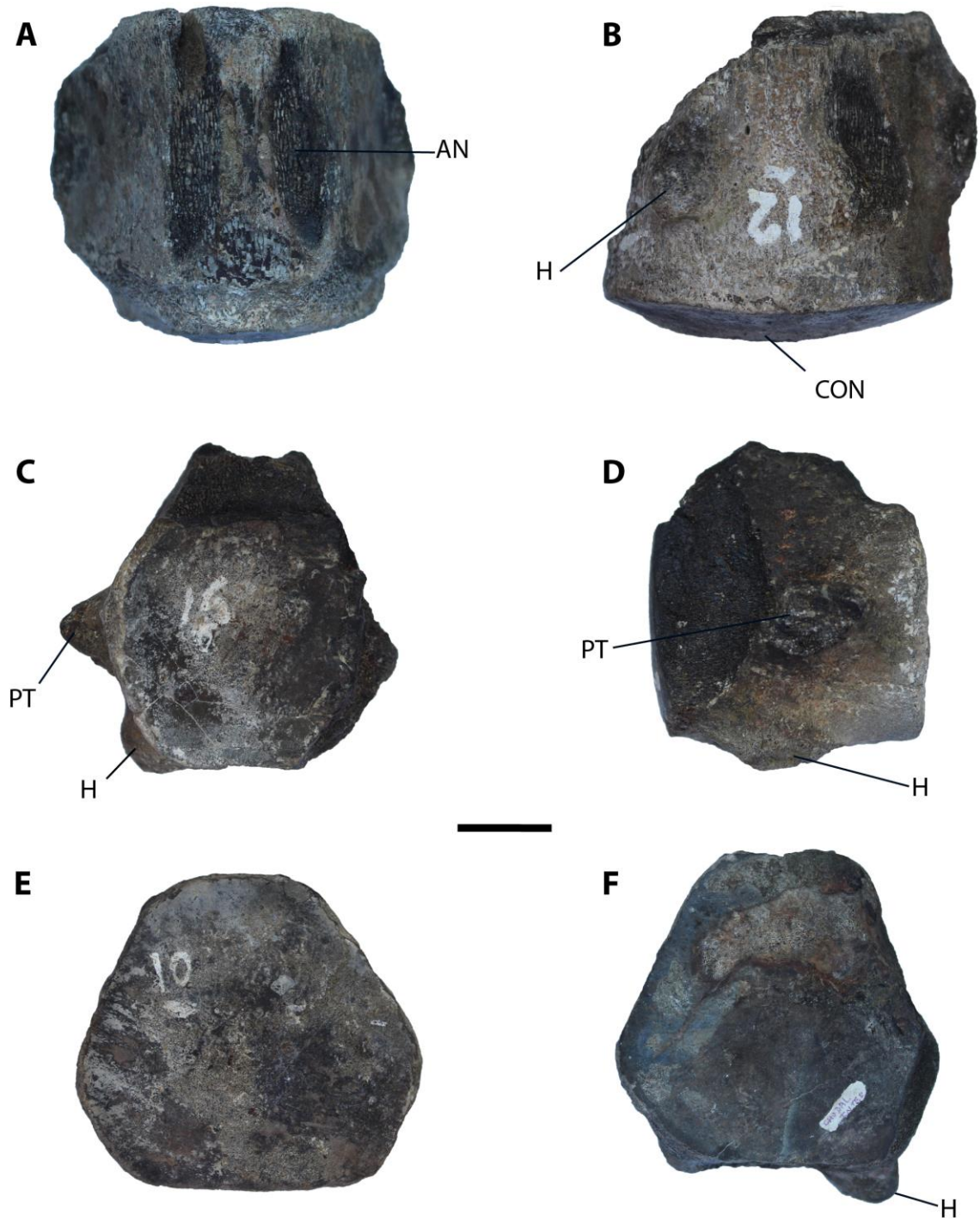


**Fig. 15.** Vértebras pigales. Vistas lateral derecha (A), lateral izquierda (B), ventral (C), y posterior (D, E). D es un corte en sección transversal que el material ya presentaba al ser colectado.



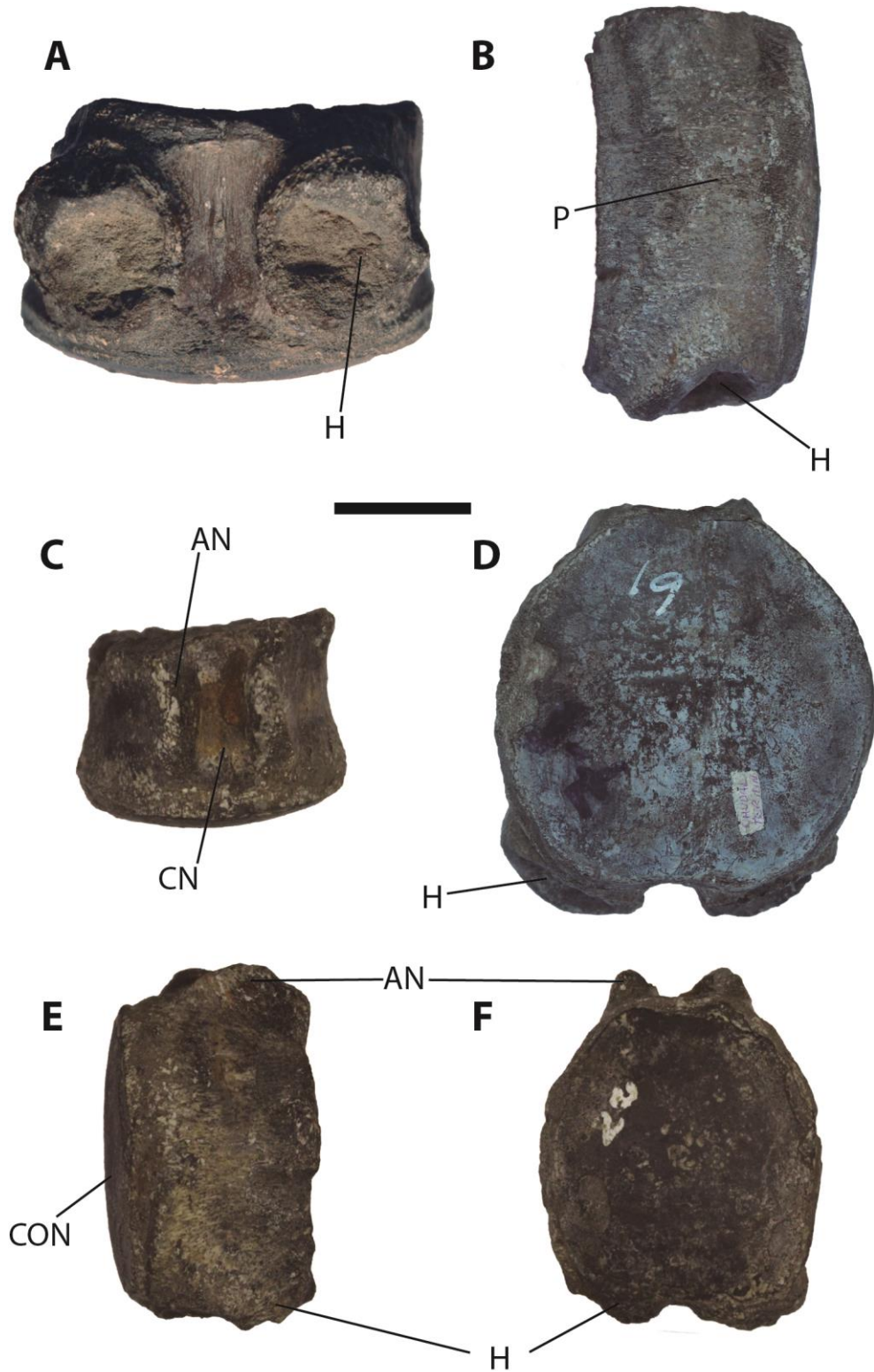
**Abreviaturas:** AN, base de arco neural; C.CSA, cresta centrosinoapofiseal anterior; C.CSP, cresta centrosinoapofiseal posterior; C.P, crestas paralelas; PT, proceso transverso. Escala de 2 cm.

La región intermedia (**Fig. 16**) de las caudales está representada por 11 centros completos de tamaño y forma semejantes a las vértebras pigales, que reducen su tamaño gradualmente hacia los elementos más posteriores. Las vértebras más anteriores de la serie conservan la forma de diamante invertido de las pigales (**Fig. 16. F**), pero se distinguen por la presencia de facetas hemales. En los elementos más posteriores de la serie caudal intermedia la cara ventral de los cuerpos es más redondeada y se pierden las crestas paralelas longitudinales que separan las caras ventrolaterales de la cara ventral. Los centros de los elementos más posteriores son más bajos dorsoventralmente y sus caras articulares tienden a ser sub-circulares y más profundamente excavadas. Posteriormente, en la serie caudal intermedia, las bases de los procesos transversos se tornan paulatinamente más pequeñas y redondeadas, y se ubican hacia la mitad de la longitud total del cuerpo vertebral (**Fig. 16. C**). Estos procesos están lateroventralmente orientados en las vértebras intermedias más anteriores, y se orientan posteroventralmente en las últimas intermedias (**Fig. 16. D**). Asimismo, los centros vertebrales se acortan gradualmente hacia los elementos más posteriores de la serie. Las facetas hemales parten en las vértebras más anteriores desde las crestas ventrales, en una posición posterior muy cercana al cóndilo articular; son de sección ligeramente oval, cuyo eje mayor es en sentido anteroposterior, y de corta extensión. Además, estas facetas (H, en **Fig. 16 B**) están orientadas ventrolateralmente y son redondeadas en la superficie que articula con los arcos hemales. A lo largo de la serie, estas facetas migran de una posición posterior a una más central en el cuerpo y son de mayor tamaño y extensión.



**Fig. 16.** Vértebras caudales intermedias. Vistas dorsal (A), ventral (B), anterior (C), lateral derecha (D), y posterior (E, F). Abreviaturas: **AN**, base de arco neural; **CON**, cóndilo articular; **H**, hemapófisis; **PT**; proceso transversal. Escala de 2cm.

Las vértebras caudales terminales (**Fig. 17**) poseen arcos hemales, pero carecen de procesos transversos. Esta región está representada por 11 cuerpos enteros y múltiples fragmentos. Estas vértebras presentan el cuerpo fuertemente comprimido anteroposteriormente, de forma que la relación altura/ longitud en las más anteriores de este grupo es de 3:2. Las más anteriores de estas vértebras son de sección subcircular, mientras que hacia atrás en la serie el cuerpo se comprime transversalmente (**Fig. 17. D, F**). En estas vértebras se ve un reborde alrededor del cóndilo articular, que sobresale del cuerpo ligeramente en sentido lateral (**Fig. 17. E**). Las facetas hemales son de contorno subcircular y relativamente amplias, con un diámetro casi equivalente a la longitud del cuerpo vertebral (**Fig. 17. A**). Estas facetas son marcadamente cóncavas, sobresalen ventrolateralmente del cuerpo, y presentan su porción anterior más prominente que la posterior, indicando que los arcos hemales estaban fuertemente orientados posteriormente (**Fig. 17. B**). Las vértebras más anteriores de esta serie en vista lateral presentan una prominencia baja y redondeada ubicada por sobre la mitad del cuerpo vertebral (**Fig. 17. B**).



**Fig. 17.** Vértabras caudales terminales en vista ventral (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D, F) y lateral derecha (E). Abreviaturas: **AN**, base del arco neural; **CN**, base del canal neural; **CON**, cóndilo articular; **H**, hemapófisis; **P**, prominencia. Escala de 2cm.

## Comparaciones de vértebras caudales

Las vértebras pigales tienen la superficie articular de forma vagamente triangular, como en el resto de los tilosaurinos, mientras que el hecho de ser ligeramente más anchas que altas es una característica que comparte *T. antarcticus* con *Tylosaurus bernardi* y *Tylosaurus saskatchewanensis* pero no con *Tylosaurus proriger* o *Tylosaurus pembinensis* (Lindgren, 2005; Jiménez Huidobro y Caldwell, 2019). Por otro lado, la altura dorsoventral de los procesos transversos es comparable a la exhibida por *Tylosaurus ivoensis*, *Tylosaurus proriger* y *Tylosaurus pembinensis*, pero no *Tylosaurus bernardi*, donde son mucho más deprimidos dorsoventralmente (Lindgren, 2005). La superficie ventral de las vértebras pigales es plana en *Tylosaurus saskatchewanensis*. Las crestas bajas pero bien definidas de la superficie ventral no están descritas en otros mosasaurios, pero parecen estar insinuadas en *Tylosaurus* (Lindgren y Siverson, 2002; Lindgren, 2005). Es posible que estas crestas, bien desarrolladas, puedan ser consideradas como un rasgo único de *T. antarcticus*.

En las vértebras que portan los arcos hemales, estos están articulados al cuerpo, pero no fusionados, un estado considerado sinapomórfico en ruseosaurinos (Russell, 1967; García et al., 2015). Las vértebras caudales intermedias más anteriores tienen un contorno subtriangular, un rasgo típico de los para tilosaurinos (Lindgren y Siverson, 2002).

Las vértebras caudales terminales son las más conservadoras de la serie. Tienen una forma similar a la descrita por Caldwell et al. (2005) para *T. oweni*: sus caras articulares en vista anterior son de contorno elíptico con el eje mayor orientado en sentido dorsoventral, anteroposteriormente comprimidas y con los arcos hemales no fusionados a las hemapófisis. A lo largo de toda la serie caudal, los ruseosaurinos exhiben poca variación en la conformación de los elementos vertebrales. Los cambios ocurren

principalmente en la orientación de las espinas neurales y el número total dentro de cada serie. Lamentablemente, la preservación de *T. antarcticus* no permite analizar cambios a lo largo de la serie caudal.

**Tabla 1.**

Posición relativa	Serie	Longitud dorsal	Longitud ventral	Altura cótilo articular	Altura cóndilo	Anchura cótilo articular	Anchura cóndilo	CL/CW	CH/CW	CW/CH
1	CE				43,2		41,3	0,00	1,05	0,96
2	CE		73,5				41,1	1,79	0,00	
3	CE	87,5			42,1		37,9	2,31	1,11	0,90
4	CE	80,4	84,3	44,2	40,5	37,3	33,3	2,53	1,22	0,82
5	D?			39,9		45,9		-	0,87	1,15
6	D?			42,2		47,3		-	0,89	1,12
7	D?			41,2				-	-	0,00
8	D (A)	82,4	79,9	57,3	59,4			-	-	0,00
9	D (A)			60,2		63,2		-	0,95	1,05
10	D (M)				55,4		74,9	-	0,74	1,35
11	D (M)	82,6	82	53,6	52,5		68	1,21	0,77	1,30
12	D (M)	79,9	79,3	48,7	42,8		63,2	1,25	0,68	1,48
13	D (M)	84			53,5		71,8	1,17	0,75	1,34
14	D (P)	82,1	75,4	37,6	37,6		50,3	1,50	0,75	1,34
15	D (P)	79,1	75,9	38,3				-	-	
16	D (P)		71,3			76,3	76	0,94	0,00	
17	D (P)					69,3		-	-	
18	C (P)	62,1	62,6		67,9			-	-	0,00
19	C (P)	60,2	61,8		63,4		72,8	0,85	0,87	1,15
20	C (P)							-	-	
21	C (P)						71	0,00	0,00	
22	C (P)		59,6			72,5	70,5	0,85	0,00	
23	C (P)		61,2		66,3		69,5	0,88	0,95	1,05
24	C (I)	56	58		63,5		69,2	0,84	0,92	1,09
25	C (I)		56,6				64	0,88	0,00	
26	C (I)	58,7	60,5		60,6		68,8	0,88	0,88	1,14
27	C (I)							-	-	
28	C (I)		56,6		66,4		68,66	0,82	0,97	1,03
29	C (I)	61,2	55	65,7	64,1		68,6	0,80	0,93	1,07
30	C (I)		56,3		65,1		67,1	0,84	0,97	1,03
31	C (I)	54,3			66,8		67,4	0,80	0,99	1,01
32	C (I)		53					-	-	
33	C (I)		59,2					-	-	
34	C (I)	56,6	55,2					-	-	
35	C (I)		51,3				59,1	0,87	-	
36	C (T)				63,6			-	-	0,00
37	C (T)		35,6		58,9		61,6	0,58	0,96	1,05
38	C (T)	37,5	35,5					-	-	
39	C (T)		35,2					-	-	
40	C (T)	33,3	33,4		55,9		55	0,61	1,02	0,98
41	C (T)		35,9					-	-	
42	C (T)							-	-	
43	C (T)	30,9	29,8		51,9		42,6	0,70	1,22	0,82
44	C (T)	29,6	29,6		48,8		47	0,63	1,04	0,96
45	C (T)						43,1	0,00	0,00	
46	C (T)	27,9	27,8	45,1	45,3		40,1	0,69	1,13	0,89
47	C (T)		23,9		43,2	33,8	33,9	0,71	1,27	0,78

**Tabla 1.** Medidas de los cuerpos vertebrales de *Taniwhasaurus antarcticus*. Se informa la posición relativa entre las vértebras, sin que este número represente la posición real en la columna o serie dentro de ésta. Además, se reporta la serie a la que se asigna cada elemento, siendo **CE**, cervical; **D**, dorsal y **C**, caudal. Entre las dorsales, se distinguen vértebras anteriores (**A**), medias (**M**), y posteriores (**P**); y entre las caudales se distinguen pigales (**P**); intermedias (**I**); y terminales (**T**). Las casillas vacías señalan que no se pudieron tomar las medidas, mientras las amarillas representan mediciones próximas a los parámetros indicados en **Materiales y métodos**. Los índices con asterisco (\*) indican valores no considerados mediante las fórmulas originales (longitud ventral / anchura del cóndilo = **CL/CW**. altura del cóndilo / anchura del cóndilo = **CH/CW**) debido a la baja preservación del material, por lo que se utilizaron la longitud dorsal, la altura del cótilo articular o la anchura del cótilo articular para reemplazar estos datos. Las medidas son expresadas en milímetros.



**Tabla 2.**

Especimen	Posición en la serie	CL	CH	CW	CH/CW	CL/CW
<i>Varanus bengalensis</i> (unnumbered RM)	3	10,9	2,3	5,1	<b>0,44</b>	<b>2,13</b>
<i>Varanus salvator</i> (unnumbered RM)	3	31,6	7,2	14,8	<b>0,49</b>	<b>2,14</b>
<i>Megalania prisca</i> (MCZ 1061)	3 a 6	71,8	22,9	42,3	<b>0,54</b>	<b>1,70</b>
<i>Halisaurus platyspondylus</i> (YPM 444)	3 o 4	64,0	21,2	35,7	<b>0,59</b>	<b>1,79</b>
<i>H. platyspondylus</i> (YPM 412)	3 o 4	134,4	35,3	62,2	<b>0,57</b>	<b>2,16</b>
	6 o 7	116,5	54,4	79,4	<b>0,69</b>	<b>1,47</b>
<i>H. platyspondylus</i> (USNMNH 442450)	3	41,5	12,9	26,9	<b>0,48</b>	<b>1,54</b>
	4	44,0	14,0	29,0	<b>0,48</b>	<b>1,52</b>
	5	44,2	15,0	26,5	<b>0,57</b>	<b>1,67</b>
	6	44,0	16,0	27,5	<b>0,58</b>	<b>1,60</b>
	7	43,2	16,8	28,7	<b>0,59</b>	<b>1,51</b>
<i>Halisaurus sternbergi</i> (PR 195)	3	48,0	11,3	24,5	<b>0,46</b>	<b>1,96</b>
	4	51,6	11,7	25,0	<b>0,47</b>	<b>2,06</b>
	5	53,2	12,9	25,5	<b>0,51</b>	<b>2,09</b>
	6	53,7	13,4	25,3	<b>0,53</b>	<b>2,12</b>
	7	49,3	14,6	26,6	<b>0,55</b>	<b>1,85</b>
	8	53,0	15,0	26,7	<b>0,56</b>	<b>1,99</b>
Peruvian <i>Halisaurus</i> (MCZ 2607)	3	96,8	31,0	55,2	<b>0,56</b>	<b>1,75</b>
<i>Moanasaurus mangahouangae</i>	3	92,8	34,0	66,6	<b>0,51</b>	<b>1,39</b>
<i>Platecarpus tympaniticus</i> (YPM 24903)	3	47,0	24,0	34,0	<b>0,71</b>	<b>1,38</b>
	4	49,0	27,0	34,0	<b>0,79</b>	<b>1,44</b>
	6	51,0	30,0	37,0	<b>0,81</b>	<b>1,38</b>
	7	53,0	30,0	39,5	<b>0,76</b>	<b>1,34</b>
<i>P. tympaniticus</i> (AMNH 1559)	2	41,0	23,1	32,2	<b>0,72</b>	<b>1,27</b>
	3	44,3	25,6	35,2	<b>0,73</b>	<b>1,26</b>
	4	42,0	25,0	33,5	<b>0,75</b>	<b>1,25</b>
	5	44,7	26,7	33,2	<b>0,80</b>	<b>1,35</b>
	6	44,0	27,0	36,9	<b>0,73</b>	<b>1,19</b>
	7	49,5	26,3	38,5	<b>0,68</b>	<b>1,29</b>
<i>Plioplatecarpus primaevus</i> (NMC 11035)	2	47,0	22,0	29,5	<b>0,75</b>	<b>1,59</b>
	3	46,0	22,0	31,0	<b>0,71</b>	<b>1,48</b>
	4	49,5	26,8	34,0	<b>0,79</b>	<b>1,46</b>
	5	47,0	23,0	30,0	<b>0,77</b>	<b>1,57</b>
	6	48,0	27,0	32,0	<b>0,84</b>	<b>1,50</b>
	7	50,0	26,5	35,0	<b>0,76</b>	<b>1,43</b>

**Tabla 2. (continuación)**

Especimen	Posición en la serie	CL	CH	CW	CH/CW	CL/CW
<i>Tylosaurus nepaeolicus</i> (YPM 40766)	3	42,0	23,5	31,5	<b>0,75</b>	<b>1,33</b>
	5	42,0	25,0	31,5	<b>0,79</b>	<b>1,33</b>
	6	41,5	27,5	32,7	<b>0,84</b>	<b>1,27</b>
	7	42,0	28,5	34,5	<b>0,83</b>	<b>1,22</b>
<i>Tylosaurus proriger</i> (YPM 1268) (juvenil)	3	43,5	37,5	38,3	<b>0,98</b>	<b>1,14</b>
	4	44,0	36,0	39,2	<b>0,92</b>	<b>1,12</b>
	5	45,0	37,0	40,2	<b>0,92</b>	<b>1,12</b>
	6	45,4	37,0	40,0	<b>0,93</b>	<b>1,14</b>
	7	48,0	36,7	42,5	<b>0,86</b>	<b>1,13</b>
<i>T. proriger</i> (YPM 40791)	3 o 4	61,0	43,5	48,5	<b>0,90</b>	<b>1,26</b>
	5	61,0	44,0	49,0	<b>0,90</b>	<b>1,24</b>
	6	62,0	45,0	47,0	<b>0,96</b>	<b>1,32</b>
	7	64,0	43,0	51,5	<b>0,83</b>	<b>1,24</b>
<i>T. proriger</i> (GSM- 1) (subadulto)	2	74,9	51,1	53,7	<b>0,95</b>	<b>1,39</b>
	3	83,4	55,1	53,9	<b>1,02</b>	<b>1,55</b>
	4	78,0	48,9	59,7	<b>0,82</b>	<b>1,31</b>
	5	80,6	51,8	58,8	<b>0,88</b>	<b>1,37</b>
	6	81,2	54,6	61,9	<b>0,88</b>	<b>1,31</b>
	7	83,4	53,1	65,2	<b>0,81</b>	<b>1,28</b>
<i>T. proriger</i> (RM3253)	1?	106,4	61,7	55,3	<b>1,12</b>	<b>1,92</b>
	?	97,4	52,7	67,7	<b>0,78</b>	<b>1,44</b>
	?	89,6	61,9	58,6	<b>1,06</b>	<b>1,53</b>
	?	93,0	64,9	62,8	<b>1,03</b>	<b>1,48</b>
<i>T. proriger</i> (RMM5610) (juvenil)	2?	47,4	26,6	33,2	<b>0,80</b>	<b>1,43</b>
	?	41,0	26,7	32,9	<b>0,81</b>	<b>1,24</b>
	?	40,2	26,5	34,4	<b>0,77</b>	<b>1,17</b>
	?	39,3	27,3	33,5	<b>0,81</b>	<b>1,17</b>
<i>T. proriger</i> (ALAM PV1993.0001.0001)	1	68,6	44,9	45,3	<b>0,99</b>	<b>1,51</b>
	2	64,1	49,7	50,4	<b>0,99</b>	<b>1,27</b>
	3	67,7	48,2	51,0	<b>0,95</b>	<b>1,33</b>
	4	67,3	50,0	51,3	<b>0,97</b>	<b>1,31</b>
	5	67,8	48,5	50,4	<b>0,96</b>	<b>1,34</b>
	6	68,0	48,5	55,0	<b>0,88</b>	<b>1,24</b>
	7	72,0	46,4	55,7	<b>0,83</b>	<b>1,29</b>
<i>Taniwhasaurus antarcticus</i>	3 o 4	-	44,5	39,0	<b>1,14</b>	-
	4 o 5	83,0	40,3	33,0	<b>1,22</b>	<b>2,52</b>
	5 o 6	87,0	42,1	39,5	<b>1,07</b>	<b>2,20</b>
<i>Clidastes propython</i> (AMNH 1513)	3	47,0	24,0	26,5	<b>0,91</b>	<b>1,77</b>
	5	47,0	25,0	27,0	<b>0,93</b>	<b>1,74</b>
	6	44,0	25,5	26,0	<b>0,98</b>	<b>1,69</b>

**Tabla 2. (continuación)**

Especimen	Posición en la serie	CL	CH	CW	CH/CW	CL/CW
<i>Clidastes propython</i> (USNMNH 3778)	3	35,0	17,5	21,5	<b>0,81</b>	<b>1,63</b>
	5	31,3	18,4	21,0	<b>0,88</b>	<b>1,49</b>
	6	31,7	19,7	24,0	<b>0,82</b>	<b>1,32</b>
<i>Clidastes liodontus</i> (USNMNH 11647)	3	32,0	16,0	19,5	<b>0,82</b>	<b>1,64</b>
	7	32,4	18,0	20,0	<b>0,90</b>	<b>1,62</b>
<i>Mosasaurus maximus</i> (TMM 313 -1)	3	90,0	59,0	61,5	<b>0,96</b>	<b>1,46</b>
	4	90,0	60,0	66,9	<b>0,90</b>	<b>1,35</b>
	5	90,0	60,8	66,1	<b>0,92</b>	<b>1,36</b>
	7	91,0	63,0	66,6	<b>0,95</b>	<b>1,37</b>
<i>Mosasaurus sp.</i> (DMNH 7910)	3	69,0	56,5	59,0	<b>0,96</b>	<b>1,17</b>
	4	68,0	57,0	58,7	<b>0,97</b>	<b>1,16</b>
	5	68,5	56,5	58,0	<b>0,97</b>	<b>1,18</b>
	6	67,0	58,0	59,0	<b>0,98</b>	<b>1,14</b>
<i>Mosasaurus aff. conodon</i> (YPM 1573)	5	67,0	43,3	47,0	<b>0,92</b>	<b>1,43</b>
	6 o 7	71,5	48,0	49,3	<b>0,97</b>	<b>1,45</b>
<i>Mosasaurus missouriensis</i> (KU 1034)	3	80,0	43,0	51,0	<b>0,84</b>	<b>1,57</b>
	5	86,0	49,0	57,0	<b>0,86</b>	<b>1,51</b>
<i>Mosasaurus conodon</i> (AMNH 1380)	3	86,5	51,5	56,5	<b>0,91</b>	<b>1,53</b>
	4	89,5	49,0	56,0	<b>0,88</b>	<b>1,60</b>
	5	90,0	53,0	60,0	<b>0,88</b>	<b>1,50</b>
	6	89,0	55,0	61,0	<b>0,90</b>	<b>1,46</b>
	7	87,0	56,0	62,0	<b>0,90</b>	<b>1,40</b>
<i>Prognathodon rapax</i> (UCBMP 126280)	3	74,0	50,0	55,0	<b>0,91</b>	<b>1,35</b>
	4	73,0	50,0	58,0	<b>0,86</b>	<b>1,26</b>
<i>Plotosaurus bennisoni</i> (UCBMP 32778)	5	36,5	26,0	29,5	<b>0,88</b>	<b>1,24</b>
	6	36,8	26,5	30,5	<b>0,87</b>	<b>1,21</b>
<i>Globidens alabamensis</i> (ALAM 985.17)	5 o 6	47,5	29,3	31,1	<b>0,94</b>	<b>1,53</b>
	7	49,0	28,5	32,1	<b>0,89</b>	<b>1,53</b>
<i>Plesiotylosaurus crassidens</i> (UCBMP 126715)	4 o 5	72,0	46,0	47,0	<b>0,98</b>	<b>1,53</b>
	6?	68,0	37,5	43,5	<b>0,86</b>	<b>1,56</b>

**Tabla 2.** Comparación de vértebras cervicales entre distintos mosasaurios y varánidos actuales. Los datos fueron tomados principalmente de Lindgren et al. (2007) y Carpenter (2017). En rojo se marcan índices de altura del centro sobre anchura del centro (CH/CW) mayores a 1. Dichos valores se concentran en tilosaurinos y en el espécimen en estudio alcanzan valores que no son observados en otros mosasaurios. Los valores marcados en verde informan un índice de longitud del centro sobre anchura del centro (CL/CW) mayores a 2. Estos valores se concentran en el *outgroup*, en *Halisaurus* y en *T. antarcticus*. Las medidas se expresan en milímetros.

Abreviaturas institucionales usadas en **Tabla 2**: Alabama Museum of Natural History, Tuscaloosa, Alabama, Estados Unidos (**ALAM PV**); American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos (**AMNH**); Dallas Museum of Natural History, Dallas, Texas, Estados Unidos (**DMNH**); Georgia Southern University Museum, Statesboro, Georgia, Estados Unidos (**GSM**); Museum of Natural History, Lawrence, Kansas, Estados Unidos (**KU**); Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos (**MCZ**); Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá (**NMC**); Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, Estados Unidos (**PR**); Redpath Museum, McGill University, Montreal, Canadá (**RM**); Red Mountain Museum, Birmingham, Alabama, Estados Unidos (**RMM**); Texas Memorial Museum, Austin, Texas, Estados Unidos (**TMM**); Museum of Paleontology University of California, Berkeley, California, Estados Unidos (**UCBMP**); United States National Museum of Natural History, Washington D. C., Estados Unidos (**USNMNH**); Yale Peabody Museum, New Haven, Connecticut, Estados Unidos (**YPM**).

## 4. Discusión

### 4.1) El sistema neurovascular rostral de *Taniwhasaurus antarcticus*.

En publicaciones recientes (Kear, 2005; O’Gorman y Gasparini, 2013; Foffa et al., 2014; Otero et al., 2018; Lomax et al., 2019) se han dado a conocer varios reptiles marinos fósiles con modificaciones en el rostro similares, funcionalmente, a la inferida para *Taniwhasaurus antarcticus*, todas ellas indicando la existencia de estructuras neurovasculares sensitivas. Esta inferencia es apoyada por observaciones de estructuras análogas en diversos animales actuales, donde hay órganos mecanorreceptores o electroreceptores asociados al rostro, y en todos los casos están inervados por las ramas oftálmica y/o maxilar del nervio trigémino. Estos órganos incluyen a los receptores infrarrojos de serpientes (Schroeder y Loop, 1976; Newman y Hartline, 1982; Moon, 2011), los *DPR* en cocodrilos (*Dome Pressure Receptors*, según Soares, 2002; Leitch y Catania, 2012), a las vibrisas de los mamíferos (Benoit et al., 2016), y los órganos mecanorreceptores y electroreceptores de los ornitorrincos (Pettigrew, 1999). Si bien es la primera vez que se reportan estas estructuras para mosasaurios, características análogas parecidas han sido descritas en ictiosaurios (Lomax et al., 2019) y plesiosaurios (O’Gorman y Gasparini, 2013; Foffa et al., 2014; Otero et al., 2018). Además, la presencia de forámenes neurovasculares puede estar indicando estas estructuras en sauropterigios más basales (Klein, 2009) y diversos mesoeucrocodilios (Soares, 2002; Larsson y Sues, 2007; Young et al., 2012; Foffa y Young, 2014; Young et al., 2014), sin ser necesariamente, en el caso de éstos últimos, homólogas a los DPR de los cocodrilos modernos (George y Holliday, 2013). Incluso algunos dinosaurios terrestres cuentan con una red de canales internos similares a los encontrados en *Taniwhasaurus antarcticus* (Ibrahim et al., 2014; Barker et al., 2017;

Cau et al., 2017; Carr et al., 2017). En todos los casos citados, la comparación es netamente funcional, ya que en todos se presentan marcadas diferencias anatómicas.

Cuando la red de canales internos de *Taniwhasaurus antarcticus* es comparada con los DPR de los eusuquios modernos (**Fig. 18. A, D**), es posible corroborar que estos últimos tienen muchos más forámenes neurovasculares de salida en la superficie del maxilar y premaxilar, y consecuentemente sus ramificaciones son mucho más profusas. En cocodrilos, los DPR (o ISOs, por el nombre *integumentary sensory organ*, Brazaitis, 1987, nombre que algunos autores prefieren ante DPR por ser neutro en términos de funcionamiento) craneales son inervados por las ramas maxilar y mandibular del nervio trigémino (**Fig. 18. D**), mientras que en *Taniwhasaurus antarcticus* es la rama oftálmica de este nervio la que produce los forámenes neurovasculares observados, siendo esta la diferencia anatómica más importante entre estos taxones. Además, los DPR se encuentran en cocodrilos también en el postcráneo (Leitch y Catania, 2012). La disposición también varía con la observada en *T. antarcticus*, ya que los DPR conforman una estructura de panal, tendiendo a un arreglo hexagonal (Soares, 2002).

La estructura neurovascular interna de *Taniwhasaurus* difiere de la analizada en el plesiosaurio *Pliosaurus* (Foffa et al., 2014): a) por carecer *Taniwhasaurus* de terminales dirigidas ventralmente que alcanzan los alvéolos dentales; b) porque en *Taniwhasaurus* los surcos que acompañan a los forámenes son mucho menos desarrollados que en *Pliosaurus*; c) porque en *Taniwhasaurus* los forámenes se presentan en menor cantidad y están agrupados en un área relativamente más pequeña, mientras que el *Pliosaurus* se extienden hasta cubrir toda la superficie de los premaxilares; y d) porque en *Taniwhasaurus* los nervios que inervan estas estructuras están mucho más próximos entre sí debido a que solo la rama oftálmica del nervio trigémino está involucrada, mientras en *Pliosaurus kevani* dos

ramas del trigémino conforman la estructura neurovascular, la oftálmica y la maxilar (Foffa et al., 2014) (**Fig. 18. C**). En *Sulcusuchus erraini*, un plesiosaurio elasmosáurido, un arreglo denso de forámenes vasculares se dispone cubriendo la superficie de un surco lateral (O’Gorman y Gasparini, 2013), como se observa también en muchos ictiosaurios (Lomax et al., 2019), lo cual diferencia las redes neurovasculares de estos reptiles de la analizada en *Taniwhasaurus*. Por último, el plesiosaurio aristonectino *Aristonectes quiriquinensis* también posee forámenes neurovasculares concentrados en el hocico, aunque en este se encuentran en los dentarios (Otero et al., 2018). Dichos forámenes difieren de los de *T. antarcticus* por su disposición labial, sus ramificaciones simples directas del nervio, y porque son ramificaciones de la rama mandibular del nervio trigémino, en lo que parece un estado realzado del patrón presente en muchos escamados (Soares, 2002), siendo un tercer tipo de estructura sensitiva especializada en el hocico de plesiosaurios (Otero et al., 2018).

Estructuras semejantes están presentes ocasionalmente en algunos dinosaurios. Por ejemplo, en *Spinosaurus* se observa una vasta red de canales que inervan la parte anterior del premaxilar y a la que se le ha inferido una función muy similar a los DPR de cocodrilos; incluso este sistema fue tratado como uno de los indicadores del hábito subacuático que se supone ahora para este terópodo (Dal Sasso et al., 2009; Ibrahim et al., 2014). En comparación, la red de canales en *Spinosaurus* tiene un mayor número de terminales que *Taniwhasaurus*, pero internamente es menos compleja y ramificada, de forma que se encuentran solo dos canales mediales principales (que dada su posición central en el hocico parecen desprenderse de la rama oftálmica del nervio trigémino). Estos dos canales llegan al borde anterior del premaxilar y en su recorrido pocas ramificaciones simples se desprenden lateral y dorsalmente, mientras que en *Taniwhasaurus* hay hasta tres órdenes de ramificación y no se reconoce un nervio de mayor jerarquía en el extremo del hocico. Las estructuras sensitivas de *Halzkaraptor*, un pequeño terópodo paraviano, son en ese sentido

más semejantes a los de *Taniwhasaurus*, pero en contraposición sus terminales están orientadas parcialmente en sentido ventral y llegan a contactar la región palatal (Cau et al., 2017). En ese pequeño terópodo, la presencia de la red neurovascular también ha servido para fundamentar, junto a otras características, un hábito de vida semiacuático (Cau et al., 2017). Sin embargo, esta propuesta se ha visto cuestionada por el hallazgo de estructuras semejantes en terópodos claramente terrestres como el tiranosaurio *Daspletosaurus* (Carr et al., 2017). Si bien *Daspletosaurus* no fue sometido a un escaneo digital, se puede observar en toda la parte anterior de su hocico una serie de forámenes de disposición parecida a la de los cocodrilos modernos, y que han sido interpretados como forámenes de salida para proyecciones del nervio trigémino (Carr et al., 2017). Este estado parece repetirse en otro daspletosaurini, el recientemente publicado *Thanatotheristes degrootorum* (Voris et al., 2020), también basado solo en morfología externa. Asimismo, en el alosauroideo *Neovenator*, se observa una red interna bastante compleja, donde hay nervios de varios órdenes y no todas las terminales alcanzan la superficie del hueso; además, estos nervios subordinados son muy sinuosos y se ramifican hasta tres veces (Barker et al., 2017). En *Neovenator* ambas ramas del trigémino, la oftálmica y la maxilar, inervan sus estructuras sensitivas y para ellas se supone una función de discriminación durante la alimentación, pero es igualmente posible una función termosensitiva (principalmente involucrada en el contacto con huevos y crías) o incluso una función de comunicación intraespecífica (Barker et al., 2017), lo cual ha sido también parcialmente sugerido para cocodrilos (Leitch y Catania, 2012). A diferencia de *Taniwhasaurus*, algunas de las terminales nerviosas de *Neovenator* alcanzan los alvéolos dentales y se ramifican en esa zona; en cambio, la superficie dorsal del premaxilar tiene una baja densidad de forámenes. A partir de estas evidencias, es claro que no se puede generalizar a la hora de encontrar estos forámenes en



organismos fósiles, ya que una misma morfología podría, o no, correlacionarse a una única función.

Si bien esta es la primera vez que se describen estos forámenes en mosasaurios, muchos géneros distribuidos en las tres grandes subfamilias presentan un patrón de perforaciones semejante en el premaxilar (*Platecarpus*, *Plioplatecarpus*, *Tylosaurus*, *Mosasaurus*, *Clidastes*, *Russellosaurus*, *Halisaurus*, entre otros; Russell, 1967; Everhart, 2005b; Polcyn y Bell, 2005; Polcyn y Lamb, 2012; Street y Caldwell, 2017), por lo que la intrincada red sensorial propuesta para *T. antarcticus* parece estar ampliamente distribuida entre los mosasaurios. Sin embargo, los tilosaurinos parecen exhibir una mayor cantidad y tamaño de forámenes rostrales (Lingham-Soliar, 1992, 1995; Cadlwell et al., 2005; Jimenez-Huidobro et al., 2016). *Taniwhasaurus antarcticus* parece tener forámenes particularmente grandes cuando se compara incluso con otros Tylosaurinae (Baur, 1892; Russell, 1967; Lingham-Soliar, 1992, 1995; Cadlwell et al., 2005; Caldwell y Diedrich, 2005; Konishi et al., 2012; Jimenez-Huidobro et al., 2016) siendo en *T. antarcticus* de un diámetro 50% mayor que los vistos en otros tilosaurinos (Lingham-Soliar, 1992, fig.3 y 4; Everhart, 2005b, fig. 8; Jimenez-Huidobro et al., 2016, fig. 4). Dada la posición de estos forámenes y el desarrollo que tienen en los tilosaurinos, sería interesante analizar si existe una correlación entre el rostro premaxilar de este grupo y una estructura sensitiva de mayor eficiencia dentro de los mosasaurios.

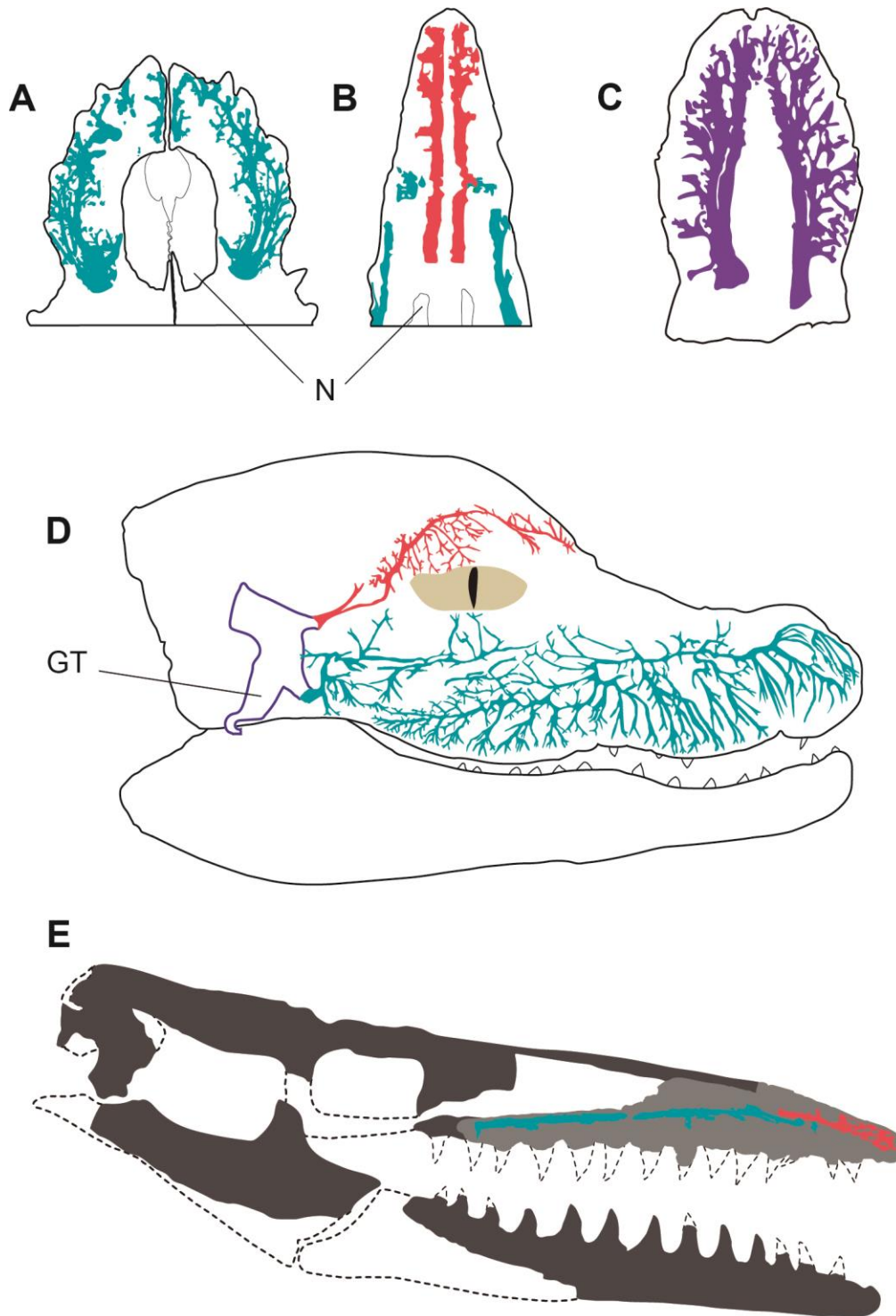
La estructura rostral de *T. antarcticus* fue comparada con taxones actuales para analizar el nivel de inferencia de esta estructura blanda mediante el método de *EPB* propuesto por Witmer y Thomason (1995). Este análisis se basó en localizar una ramificación profusa de la rama premaxillaris superior en la punta del hocico en los taxones mencionados en la sección **Materiales y métodos**, mediante el correlato osteológico, es decir, la serie de

forámenes y canales internos. En ninguno de los géneros comparados se encontró alguna estructura similar a la aquí descrita, por lo que el nivel de inferencia propuesto en este estudio es de tercer nivel *sensu* Witmer y Thomason (1995). Sin embargo, hay evidentes limitaciones de este método para estructuras que se dan *de novo* dentro de un clado, y por ello las comparaciones con taxones alejados filogenéticamente pero próximos en sentido adaptativo podrían ser más fidedignas en este sentido (Lindgren et al., 2011).

Se pueden sugerir diversas funciones específicas para estas estructuras en *Taniwhasaurus*. Los DPR en cocodrilos tienen, entre otras, una función de discriminación de presas una vez atrapadas (Leitch y Catania, 2012). En *Taniwhasaurus* las terminales nerviosas están localizadas en la punta del hocico y no cubren la superficie interna de las encías, como sí pasa en cocodrilos, por lo cual dicha función es poco probable. Bajo el agua los DPR tienen un alcance mucho más reducido, pero se mantienen como detectores muy sensibles ante el roce de peces u otros animales. En algunos delfines, un área bien vascularizada en el hocico se corresponde con folículos altamente electrosensitivos que les permite encontrar peces enterrados (Wilkens y Hofmann, 2008), un hábito que O’Gorman y Gasparini (2013) han inferido igualmente para *Sulcusuchus erraini*, un plesiosaurio policotílido. A pesar de que ninguna de estas son estructuras homólogas, y de que tienen ciertas diferencias en la estructura –las remarcadas más arriba–, se puede proponer una funcionalidad semejante para *Taniwhasaurus antarcticus*. Asimismo, puede inferirse una función de detección de presas sumergidas y a distancia, algo similar a lo que se da en los ornitorrincos o en elasmobranquios, mediante las ámpulas de Lorenzini (Agalides, 1969; Manger y Pettigrew, 1995). En los ornitorrincos, los electroreceptores del hocico detectan inmediatamente la dirección del estímulo, y orientan la cabeza en dirección al origen del campo eléctrico como reflejo (Manger y Pettigrew, 1995). Por supuesto, estas propuestas

son especulativas hasta que se hagan estudios en otros mosasaurios y comparaciones a nivel histológico con los taxones actuales mencionados que portan una estructura comparable.

Para concluir, debido a la similitud morfológica de este sistema con lo visto en los taxones actuales extintos citados (como cocodrilos, plesiosaurios e ictiosaurios), la posición de las supuestas terminales nerviosas y la estructura hallada en taxones actuales relacionados (por ejemplo, *Varanus* o *Uromastyx*), se puede proponer que la red interna de vasos interconectados presente en el hocico de *Taniwhasaurus antarcticus* se correspondería a un sistema neurovascular complejo relacionado con la capacidad de captura y detección de presas, corroborando así la segunda hipótesis de trabajo de este estudio.



**Fig. 18.** Comparación entre hocicos de un cocodrilo moderno (A, D), *Taniwhasaurus antarcticus* (B, E), y *Pliosaurus kevani* (C). Las terminales de la rama maxilar y la oftálmica están figuradas en azul y rojo respectivamente. En C, el violeta representa una estructura conformada por ambas ramas. En E, las líneas punteadas representan los límites del cráneo, las áreas grises representan el material preservado y la gris clara la porción escaneada. **Abreviaturas:** GT, ganglio trigémino; N,

aberturas nariales. Modificado de Cau et al., 2017 (A), Foffa et al., 2014 (C), y Leitch y Catania, 2012 (D).

#### **4.2) El esqueleto axial de *Taniwhasaurus antarcticus*. Implicancias sistemáticas.**

El esqueleto axial de *Taniwhasaurus antarcticus* permitió reconocer características diagnósticas a distintos niveles taxonómicos. Entre estos, se pueden contar la gran compresión anteroposterior de las vértebras caudales terminales propia de mosasaurios, el contorno triangular del cuerpo de las vértebras caudales anteriores propias de un tilosaurino, o los arcos hemales no fusionados al cuerpo vertebral y la ausencia de articulación zigantrol, características típicas en ruseosaurinos (Russell, 1967; Etheridge, 1967). Asimismo, este ejemplar cuenta con características únicas al menos a nivel específico, ya que la otra especie del género, *Taniwhasaurus oweni*, cuenta con escaso material del esqueleto axial (Hector, 1874; Caldwell et al., 2005). Estas características particulares ocurren principalmente en la serie cervical, donde se distinguen prezigapófisis poco desarrolladas, una compresión transversal de los centros vertebrales inusual en mosasaurios en general, y cuerpos vertebrales anteroposteriormente largos, además de un pobre desarrollo de la cresta sinapoprezigapofiseal tanto en esta serie como en la dorsal (**Fig. 10**). Esto confirma, en parte, la primera hipótesis de trabajo propuesta, que indicaba que sobre la base de la conformación anatómica del esqueleto axial de *T. antarcticus* se pueden proponer nuevas autapomorfías para este taxón. Las características observadas en el esqueleto axial de *Taniwhasaurus* pueden tener un efecto directo en la articulación entre los elementos óseos, el patrón de inserción muscular, así como en la movilidad de la columna.

En cuanto a la compresión lateral de los cuerpos de la serie cervical, este ejemplar posee proporciones únicas (**Tabla 2**). En la mayoría de mosasaurios las vértebras están dorsoventralmente deprimidas y hasta son de sección subcircular en el caso de otros tilosaurinos (Caldwell et al., 2005), careciendo de marcada compresión transversal. En

aigialosaurios, las vértebras cervicales se encuentran deprimidas dorsoventralmente, por lo que este se toma como un estado primitivo en mosasaurios, y que persiste en algunos ruseosaurinos (De Braga y Carroll, 1993; Holmes y Suess, 2000). Recientemente, un estudio sobre *Tylosaurus* (Carpenter, 2017) refirió proporciones parecidas a las de la serie cervical de *Taniwhasaurus*, indicando una paulatina elongación y compresión transversal de las vértebras cervicales dentro del clado. Sin embargo, en *Taniwhasaurus* dicha elongación es aún mayor, por lo que podría considerarse una condición apomórfica dentro del clado. La compresión dorsoventral de los cuerpos vertebrales cervicales de otros mosasaurios ha sido relacionada a una movilidad lateral reducida (Lingham-Soliar, 1992; Lindgren et al., 2007). Lo observado en *Taniwhasaurus* podría indicar que este, por el contrario, poseería una mayor movilidad lateral del cuello.

En suma, en esta contribución se han logrado identificar los distintos sectores de la columna vertebral, de manera que el reconocimiento de elementos aislados pueda ser más sencillo en futuras investigaciones. Las vértebras de la región cervical son reconocibles por la presencia del tubérculo hipapofiseal y la sección ovoide a subcircular de los centros; las vértebras de la región dorsal por la sección circular de los centros y la base de las sinapófisis bien desarrolladas; las vértebras de la región caudal pigal se reconocen por la cara ventral plana de los centros, la sección subhexagonal a subtriangular y las bases de procesos transversos bajas y alargadas anteroposteriormente; las vértebras de la región caudal intermedia se reconocen por la sección subtriangular a subcircular del centro y la retención de hemapófisis y procesos transversos; y finalmente la región caudal terminal por sus vértebras anteroposteriormente acortadas con centros de sección subcircular, y hemapófisis muy desarrolladas.

#### 4.3) El esqueleto axial de *Taniwhasaurus antarcticus*. Inferencias paleobiológicas y biomecánicas.

En general, los mosasaurios tienen zigapófisis más reducidas y verticalizadas que sus parientes más cercanos, los aigialosaurios, lo que ha llevado a postular que en mosasaurios el grupo de músculos *longissimus* está reducido a costa de un mayor desarrollo del grupo *illiocostallis* (Russell, 1967; De Braga y Carroll, 1993). Esto es debido a que las zigapófisis marcan la separación entre estos dos grupos de músculos, y por lo tanto el *longissimus* en mosasaurios tendría al menos una reducción en el volumen muscular en comparación con otros escamados, incluyendo los varanos (Russell, 1967; De Braga y Carroll, 1993). Consecuentemente, el pobre desarrollo de las prezigapófisis en *T. antarcticus* indicaría que esta musculatura se encontraba aún menos desarrollada que en otros mosasaurios. En las prezigapófisis de las vértebras cervicales particularmente, se insertan y originan los músculos *longissimus cervicis* (Russell, 1967; Tsuihiji, 2007), y se originan los músculos *semispinalis cervicis* y “*longissimus cervico-capitis (pars articulo-parietalis)*” (siguiendo a Tsuihiji, 2005), todos pertenecientes a la serie epaxial. Además, en la superficie lateral de la cresta sinapoprezigapofiseal se insertan músculos del grupo *longissimus cervicocapitis* (Russell, 1967; Tsuihiji, 2007). Los músculos del grupo *longissimus* producen en parte la flexión lateral del cuerpo en los reptiles (Schilling y Carrier, 2010). En *Taniwhasaurus* el poco desarrollo de prezigapófisis y de la cresta sinapoprezigapofiseal indica que la superficie de sujeción de los músculos nombrados sería consecuentemente menor que en otros mosasaurios, así como la fuerza producida por parte de estos músculos. Si estas inferencias son correctas, *Taniwhasaurus antarcticus* tendría una alta capacidad de movimiento lateral del cuello, aunque los músculos que se anclan allí no tendrían demasiada fuerza. En el mismo sentido, las prezigapófisis reducidas indicarían que las

vértebras cervicales tenían una conexión más laxa entre sí, por presentar una reducida superficie de articulación entre ellas. Para *Tylosaurus* Carpenter (2017) concluyó que la movilidad del cuello no habría sido demasiado pronunciada debido a la presencia de espinas neurales recumbentes (inclinadas hacia atrás) que unen más estrechamente una vértebra con otra mediante ligamentos y musculatura axial. Si bien no se encontraron vértebras con espinas neurales completas en *Taniwhasaurus*, los valores de compresión lateral de los centros indican que, aunque pudo tener cierta restricción al movimiento lateral debido a las espinas, este era más pronunciado de todas formas.

El análisis de las vértebras dorsales y caudales es más complejo debido a la pobre preservación del material, que no conserva procesos transversos ni espinas neurales. Estudios anatómicos importantes se han llevado adelante a partir de las vértebras caudales (Lindgren et al., 2007; Carpenter, 2017), dando una gran importancia a las espinas neurales y hemales, por lo que sus conclusiones no pueden aplicarse fácilmente a *Taniwhasaurus*. La longitud de los centros vertebrales fue utilizada por Lindgren et al. (2007) para inferir la presencia de una discutida aleta caudal en mosasaurios, midiendo la diferencia entre la longitud en la cara dorsal y la longitud en la cara ventral, llegando a la conclusión que una leve forma acunada de los centros representa a gran escala un cambio en la orientación de la columna. El material de *Taniwhasaurus antarcticus* no está lo suficientemente preservado para observar esta condición. El coeficiente de longitud /altura y de anchura/altura de las vértebras caudales de *T. antarcticus* sigue un patrón muy parecido al encontrado tanto en *Plotosaurus* como en *Tylosaurus* (Lindgren et al., 2007; Carpenter, 2017), donde la robustez de las vértebras es tomada como parámetro para cuantificar la rigidez de la columna en distintas zonas. Por otro lado, algunas de las regiones caudales propuestas por Lindgren (2007) sí pueden distinguirse, como lo es el caso de las vértebras pigales de sección transversal amplia y alta, anteroposteriormente cortas, y con baja



curvatura de la articulación principal. Estas fueron interpretadas por Lindgren como una zona de soporte para lo que él llama “unidad de desplazamiento principal”, que tendría una gran flexibilidad. La “unidad de desplazamiento principal” está conformada por vértebras de morfología muy semejante entre sí, y está representada en *Taniwhasaurus* sólo por vértebras caudales intermedias. Esto lo distingue de *Plotosaurus*, donde tanto las vértebras pigales posteriores como las intermedias están involucradas en la misma “unidad de desplazamiento principal”. Finalmente, las vértebras caudales terminales serían el soporte de la aleta caudal y, como en *Plotosaurus*, estas tienen sección subcircular en la región anterior y cambian a una forma ovoide lateralmente comprimidas posteriormente. El material no permite, sin embargo, evaluar si existe o no la tendencia al aumento en el número de vértebras caudales pigales a costa de caudales intermedias, como se ve en mosasaurinos derivados (Lindgren et al., 2007; Lindgren et al., 2011).

Se ha estipulado que los ruseosaurinos, tenían un esqueleto axial plesiomórfico dentro de los mosasaurios (Lingham-Soliar, 1992) y consecuentemente el nado de estos sería menos desarrollado, mientras dentro de los mosasaurinos se alcanzaría el nado más veloz con formas que tienden a la condición de nado carangiforme, es decir, formas en donde la cola es la principal fuente de propulsión, mientras la parte más anterior del cuerpo mantiene un movimiento restringido (Lindgren et al., 2007). Sin embargo, más recientemente, se han citado para *Tylosaurus* evidencias de un nado poderoso y veloz, debido especialmente a la regionalización de las vértebras caudales, aunque no tan marcada como en los mosasaurinos más derivados (Carpenter, 2017). En los citados análisis se ha concluido que las dimensiones relativas de las vértebras dorsales y caudales (particularmente su índice de  $CL/CW$  menor a 1) y la sectorización de la cola en *Plotosaurus* y *Tylosaurus* es similar a lo hallado en cetáceos modernos, y que por lo tanto estos también tendrían una forma de nado carangiforme (Lindgren et al., 2007; Carpenter, 2017). Las mediciones relativas de los

centros vertebrales y su similitud morfológica con el filogenéticamente cercano *Tylosaurus*, parecen estar indicando que en *Taniwhasaurus antarcticus* la cola también tendría un rol muy importante en el desplazamiento, sustentando dicha hipótesis.

Sin embargo, la región cervical de la columna de *Taniwhasaurus* muestra un rango de movimiento inusual en un nado carangiforme, tal vez más amplio que en cualquier otro mosasaurio debido no solo a la compresión lateral de los centros vertebrales de esta zona, sino además a la longitud de los mismos (Buchholtz y Schur, 2004). Sobre la base de esta evidencia, se puede concluir que en *Taniwhasaurus antarcticus*, si bien toda la columna tendría una alta movilidad, la cola sería la principal fuente de propulsión, apoyando la tendencia a formas más carangiformes, situando a *Taniwhasaurus* en un punto intermedio entre formas basales anguiliformes y derivadas carangiformes. Esto se encuentra en concordancia con la posición filogenética de este taxón (Jiménez-Huidobro y Caldwell, 2019).

Para concluir, reconocer la regionalización de la cola como elemento propulsor principal resulta ser muy interesante a la hora de evaluar la capacidad de nado de *Taniwhasaurus* y, sumándolo a los géneros de mosasaurios ya descritos en la bibliografía, del clado en general. De esta manera, se puede elucidar, por ejemplo, que en ambas subfamilias de mosasaurios (ruselosaurinos y mosasaurinos), no sólo se dan independientemente formas profundamente adaptadas al medio acuático (Bell y Polcyn, 2005; Polcyn y Bell, 2005; Dutchak y Caldwell, 2006; Lindgren et al., 2011; Palci et al., 2013), sino también adaptaciones a una forma de nado eficaz.

## 5. Bibliografía

- 1- Abdel-Kader, T. G., Ali, R. S., e Ibrahim, N. M. (2011). The Cranial Nerves of *Mabuya quinquetaeniata* III: Nervus Trigemini. *Life Sci J*, 8, 650-669.
- 2- Agalides, E. (1969). Section of biophysics: the lorenzini ampulla: a multisensory receptor and its possible physical analog. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 31(8 Series II), 1083-1102.
- 3- Auen, E. L., y Langebartel, D. A. (1977). The cranial nerves of the colubrid snakes *Elaphe* and *Thamnophis*. *Journal of Morphology*, 154(2), 205-222.
- 4- Bahl, K. N. (1937). Skull of *Varanus monitor* (Linn.). *Records of the Indian Museum* 39, 133-174.
- 5- Bardet, N., Suberbiola, X. P., Iarochene, M., Amalik, M., y Bouya, B. (2005). Durophagous Mosasauridae (Squamata) from the Upper Cretaceous phosphates of Morocco, with description of a new species of *Globidens*. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3), 167-175.
- 6- Bardet, N., Suberbiola, X. P., y Jalil, N. E. (2003). A new mosasauroid (Squamata) from the Late Cretaceous (Turonian) of Morocco. *Comptes Rendus Palevol*, 2(8), 607-616.
- 7- Barker, C. T., Naish, D., Newham, E., Katsamenis, O. L., y Dyke, G. (2017). Complex neuroanatomy in the rostrum of the Isle of Wight theropod *Neovenator salerii*. *Scientific reports*, 7(1), 3749.
- 8- Baur, G. (1892). On the morphology of the skull in the Mosasauridae. *Journal of morphology*, 7(1), 1-22.
- 9- Bell Jr, G. L. (1997). A phylogenetic revision of North American and Adriatic Mosasauroida. In *Ancient marine reptiles* (pp. 293-332). Academic Press.
- 10- Bell, G. L., y Polcyn, M. J. (2005). *Dallasaurus turneri*, a new primitive mosasauroid from the Middle Turonian of Texas and comments on the phylogeny of Mosasauridae (Squamata). *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3), 177-194.
- 11- Bellairs, A. A. (1949). Observations on the snout of *Varanus*, and a comparison with that of other lizards and snakes. *Journal of Anatomy*, 83(Pt 2), 116.

- 12-Benoit, J., Manger, P. R., y Rubidge, B. S. (2016). Palaeoneurological clues to the evolution of defining mammalian soft tissue traits. *Scientific reports*, 6, 25604.
- 13-Brazaitis, P. (1987). Identification of crocodylian skins and products. *Wildlife management: crocodiles and alligators*, 373, 386.
- 14-Broom, R. (1912). On a species of *Tylosaurus* from the Upper Cretaceous beds of Pondoland. Trustees of the South African Museum.
- 15-Buchholtz, E. A. (2001). Swimming styles in Jurassic ichthyosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(1), 61-73.
- 16-Buchholtz, E. A., y Schur, S. A. (2004). Vertebral osteology in Delphinidae (cetacea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(3), 383-401.
- 17-Bullard, T. S., y Caldwell, M. W. (2010). Redescription and rediagnosis of the tylosaurine mosasaur *Hainosaurus peminensis* Nicholls, 1988, as *Tylosaurus peminensis* (Nicholls, 1988). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(2), 416-426.
- 18-Caldwell, M. W. (1999). Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125(1), 115-147.
- 19-Caldwell, M. W. (2012). A challenge to categories: “What, if anything, is a mosasaur?”. *Bulletin de la Société géologique de France*, 183(1), 7-34.
- 20-Caldwell, M. W., y Bell Jr, G. L. (1995). *Halisaurus* sp. (Mosasauridae) from the Upper Cretaceous (? Santonian) of east-central Peru, and the taxonomic utility of mosasaur cervical vertebrae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(3), 532-544.
- 21-Caldwell, M. W., y Diedrich, C. G. (2005). Remains of Clidastes Cope, 1868, an unexpected mosasaur in the upper Campanian of NW Germany. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3), 213-220.
- 22-Caldwell, M. W., Holmes, R., Bell Jr, G. L., y Wiffen, J. (2005). An unusual tylosaurine mosasaur from New Zealand: a new skull of *Taniwhasaurus oweni* (Lower Haumurian; Upper Cretaceous). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(2), 393-401.

- 23- Caldwell, M. W., y Konishi, T. (2007). Taxonomic re-assignment of the first-known mosasaur specimen from Japan, and a discussion of circum-pacific mosasaur paleobiogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(2), 517-520.
- 24- Caldwell, M. W., Konishi, T., Obata, I., y Muramoto, K. (2008). A new species of *Taniwhasaurus* (Mosasauridae, Tylosaurinae) from the Upper Santonian-Lower Campanian (Upper Cretaceous) of Hokkaido, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2), 339-348.
- 25- Carpenter, J. A. (2017). Locomotion and skeletal morphology of Late Cretaceous mosasaur, *Tylosaurus proriger*. University Honors Program Theses. 284.
- 26- Carr, T. D., Varricchio, D. J., Sedlmayr, J. C., Roberts, E. M., y Moore, J. R. (2017). A new tyrannosaur with evidence for anagenesis and crocodile-like facial sensory system. *Scientific Reports*, 7, 44942.
- 27- Cau, A., Beyrand, V., Voeten, D. F., Fernandez, V., Tafforeau, P., Stein, K., y Godefroit, P. (2017). Synchrotron scanning reveals amphibious ecomorphology in a new clade of bird-like dinosaurs. *Nature*, 552 (7685), 395.
- 28- Cione, A., y Medina, E. (1987). A record of *Notidanodon pectinatus* (Chondrichthyes, Hexanchiformes) in the Upper Cretaceous of the Antarctic Peninsula. *Mesozoic Research*, 1, 79-88.
- 29- Concheyro, G., Salani, F. M., Adamonis, S., y Lirio, J. M. (2007). Los depósitos diamictíticos cenozoicos de la cuenca James Ross, Antártida: una síntesis estratigráfica y nuevos hallazgos paleontológicos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62, 568-585.
- 30- Conrad, J. L. (2004). Skull, mandible, and hyoid of *Shinisaurus crocodilurus* Ahl (Squamata, Anguimorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141(3), 399-434.
- 31- Conrad, J. L. (2008). Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-182.
- 32- Cope, E. D. (1869). On the reptilian order Pythonomorpha and Streptosauria. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 12: 250-261.

- 33- Crame, J. A., Pirrie, D., Riding, J. B., y Thomson, M. R. A. (1991). Campanian–Maastrichtian (Cretaceous) stratigraphy of the James Ross Island area, Antarctica. *Journal of the Geological Society*, 148(6), 1125-1140.
- 34- Cuthbertson, R. S., Maddin, H. C., Holmes, R. B., y Anderson, J. S. (2015). The braincase and endosseous labyrinth of *Plioplatecarpus peckensis* (Mosasauridae, Plioplatecarpinae), with functional implications for locomotor behavior. *The Anatomical Record*, 298(9), 1597-1611.
- 35- Cuvier, G. (1808). "Sur le grand animal fossile des carrières de Maestricht", *Annales du Muséum national d'histoire naturelle* (Paris) 12: 145-176.
- 36- Dakrory, A. I. (2011). Anatomical Study on the Cranial Nerves of *Uromastix Aegyptius* (Squamata-Lacertilia-Agamidae) I-Nervus Trigemini. *Egyptian Journal of Zoology*, 174(806), 1-78.
- 37- Dal Sasso, C., Maganuco, S., y Cioffi, A. (2009, May). A neurovascular cavity within the snout of the predatory dinosaur *Spinosaurus*. In *First International Congress on North African Palaeontology, Program and Abstract Volume* (pp. 30-31). Marrakech: Cadi Ayyad University.
- 38- DeBraga, M., y Carroll, R. L. (1993). The origin of mosasaurs as a model of macroevolutionary patterns and processes. In *Evolutionary biology* (pp. 245-322). Springer, Boston, MA.
- 39- Dollo, L. (1884). Le mosasaure. *Revue des Questions Scientifiques* 16:648-653.
- 40- Dollo, L. (1885). Le hainosaure. *Revue des Questions scientifiques*, 18, 285-289.
- 41- Dutchak, A. R. (2005). A review of the taxonomy and systematics of *Aigialosaurs*. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3), 221-229.
- 42- Dutchak, A. R., y Caldwell, M. W. (2006). Redescription of *Aigialosaurus dalmaticus* KRAMBERGER, 1892, a Cenomanian mosasauroid lizard from Hvar Island, Croatia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43(12), 1821-1834.
- 43- Dutchak, A. R., y Caldwell, M. W. (2009). A redescription of *Aigialosaurus* (= *Opetiosaurus*) *bucchichi* (Kornhuber, 1901) (Squamata: Aigialosauridae) with

- comments on mosasauroid systematics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2), 437-452.
- 44- Etheridge, R. (1967). Lizard caudal vertebrae. *Copeia*, 699-721.
- 45- Everhart, M. J. (2005a). Earliest record of the genus *Tylosaurus* (Squamata; Mosasauridae) from the Fort Hays Limestone (Lower Coniacian) of western Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 108(3), 149-156.
- 46- Everhart, M. J. (2005b). *Tylosaurus kansasensis*, a new species of tylosaurine (Squamata, Mosasauridae) from the Niobrara Chalk of western Kansas, USA. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3), 231-240.
- 47- Fernández, M. S., y Gasparini, Z. (2012). Campanian and Maastrichtian mosasaurs from Antarctic Peninsula and Patagonia, Argentina. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 183(2), 93-102.
- 48- Fernandez, M., y Martin, J. E. (2009). Description and phylogenetic relationships of *Taniwhasaurus antarcticus* (Mosasauridae, Tylosaurinae) from the upper Campanian (Cretaceous) of Antarctica. *Cretaceous Research*, 30(3), 717-726.
- 49- Foffa, D., Sassoon, J., Cuff, A. R., Mavrogordato, M. N., y Benton, M. J. (2014). Complex rostral neurovascular system in a giant pliosaur. *Naturwissenschaften*, 101(5), 453-456.
- 50- Foffa, D., y Young, M. T. (2014). The cranial osteology of *Tyrannoneustes lythrodectikos* (Crocodylomorpha: Metriorhynchidae) from the Middle Jurassic of Europe. *PeerJ*, 2, e608.
- 51- Garcia, G., Bardet, N., Houssaye, A., Pereda-Suberbiola, X., y Valentin, X. (2015). Mosasauroid (Squamata) discovery in the Late Cretaceous (Early Campanian) continental deposits of Villeveyrac-L'Olivet, southern France. *Comptes Rendus Palevol*, 14(6-7), 495-505.
- 52- Gasparini, Z. y del Valle, R. (1981). Mosasaurios: primer hallazgo en el continente Antártico. *Antártida* 11: 16-20.

- 53- George, I. D., y Holliday, C. M. (2013). Trigeminal nerve morphology in *Alligator mississippiensis* and its significance for crocodyliform facial sensation and evolution. *The Anatomical Record*, 296(4), 670-680.
- 54- Gervais, P., (1852). Observations relatives aux reptiles fossiles de France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 36, 374-377.
- 55- Gilmore, C. W. (1912). A new mosasauroid reptile from the Cretaceous of Alabama. *Proceedings of the United States National Museum*, 41(1870), 479-484.
- 56- González Ruiz, P. (2017). Los mosasaurios (Reptilia; Squamata) de la Formación López de Bertodano (Maastrichtiano tardío, Cretácico tardío) de la Isla Marambio, Cuenca James Ross (Antártida). Tesis de licenciatura, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- 57- González Ruiz, P., Fernández, M. S., Talevi, M., Leardi, J. M., y Reguero, M. A. (2019). A new Plotosaurini mosasaur skull from the upper Maastrichtian of Antarctica. Plotosaurini paleogeographic occurrences. *Cretaceous Research*, 103, 104166.
- 58- Grigoriev, D. V. (2016, May). Reconstruction of inner ear shape and size of Mosasaurus. S. 5th Triennial Mosasaur Meeting-a global perspective on Mesozoic marine amniotes.
- 59- Haber, A., y Polcyn, M. J. (2005). A new marine varanoid from the Cenomanian of the Middle East. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3), 247-255.
- 60- Hector, J. (1874). On the fossil Reptilia of New Zealand. *Transactions of the New Zealand Institute* 6:333-358.
- 61- Hocknull, S. A., Piper, P. J., van den Bergh, G. D., Due, R. A., Morwood, M. J., y Kurniawan, I. (2009). Dragon's paradise lost: palaeobiogeography, evolution and extinction of the largest-ever terrestrial lizards (Varanidae). *PLoS One*, 4(9), e7241.
- 62- Holmes, R. (1996). *Plioplatecarpus primaevus* (Mosasauridae) from the Bearpaw Formation (Campanian, Upper Cretaceous) of the North American Western Interior Seaway. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(4), 673-687.



- 63- Holmes, R. B., Murray, A. M., Attia, Y. S., Simons, E. L., y Chatrath, P. (2010). Oldest known *Varanus* (Squamata: Varanidae) from the Upper Eocene and Lower Oligocene of Egypt: support for an African origin of the genus. *Palaeontology*, 53(5), 1099-1110.
- 64- Holmes, R. B., y Sues, H. D. (2000). A partial skeleton of the basal mosasaur *Halisaurus platyspondylus* from the Severn Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of Maryland. *Journal of Paleontology*, 74(2), 309-316.
- 65- Hornung, J. J., y Reich, M. (2015). Tylosaurine mosasaurs (Squamata) from the Late Cretaceous of northern Germany. *Netherlands Journal of Geosciences*, 94(1), 55-71.
- 66- Houssaye, A. (2012). Bone histology of aquatic reptiles: what does it tell us about secondary adaptation to an aquatic life? *Biological Journal of the Linnean Society*, 108(1), 3-21.
- 67- Ibrahim, N., Sereno, P. C., Dal Sasso, C., Maganuco, S., Fabbri, M., Martill, D. M., y Iurino, D. A. (2014). Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science*, 345(6204), 1613-1616.
- 68- Jacobs, L. L., Ferguson, K., Polcyn, M. J., y Rennison, C. (2005). Cretaceous  $\delta^{13}C$  stratigraphy and the age of dolichosaurs and early mosasaurs. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3), 257-268.
- 69- Jiménez-Huidobro, P., y Caldwell, M. W. (2016). Reassessment and reassignment of the early Maastrichtian mosasaur *Hainosaurus bernardi* Dollo, 1885, to *Tylosaurus* Marsh, 1872. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(3), e1096275.
- 70- Jimenez-Huidobro, P., y Caldwell, M. W. (2019). A new hypothesis of the phylogenetic relationships of the Tylosaurinae (Squamata: Mosasauoidea). *Frontiers in Earth Science*, 7, 47.
- 71- Jiménez-Huidobro, P., Caldwell, M. W., Paparella, I., y Bullard, T. S. (2018). A new species of tylosaurine mosasaur from the upper Campanian Bearpaw Formation of Saskatchewan, Canada. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(10), 849-864.
- 72- Jiménez-Huidobro, P., Simões, T. R., y Caldwell, M. W. (2016). Re-characterization of *Tylosaurus nepaeolicus* (Cope, 1874) and *Tylosaurus*

- kansasensis* Everhart, 2005: Ontogeny or sympatry? *Cretaceous Research*, 65, 68-81.
- 73- Jiménez-Huidobro, P., Simões, T. R., y Caldwell, M. W. (2017). Mosasauroids from Gondwanan continents. *Journal of herpetology*, 51(3), 355-364.
- 74- 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(4), 583-622.
- 75- Klein, N. (2009). Skull morphology of *Anarosaurus heterodontus* (Reptilia: Sauropterygia: Pachypleuroosauria) from the Lower Muschelkalk of the Germanic Basin (Winterswijk, The Netherlands). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 665-676.
- 76- Konishi, T., y Caldwell, M. W. (2007). New specimens of *Platecarpus planifrons* (Cope, 1874) (Squamata: Mosasauridae) and a revised taxonomy of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 59-72.
- 77- Konishi, T., y Caldwell, M. W. (2011). Two new plioplatecarpine (Squamata, Mosasauridae) genera from the Upper Cretaceous of North America, and a global phylogenetic analysis of plioplatecarpines. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(4), 754-783.
- 78- Konishi, T., Lindgren, J., Caldwell, M. W., y Chiappe, L. (2012). *Platecarpus tympaniticus* (Squamata, Mosasauridae): osteology of an exceptionally preserved specimen and its insights into the acquisition of a streamlined body shape in mosasaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(6), 1313-1327.
- 79- Konishi, T., Newbrey, M. G., y Caldwell, M. W. (2014). A small, exquisitely preserved specimen of *Mosasaurus missouriensis* (Squamata, Mosasauridae) from the upper Campanian of the Bearpaw Formation, western Canada, and the first stomach contents for the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(4), 802-819.
- 80- Larsson, H. C., y Sues, H. D. (2007). Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149(4), 533-567.

- 81- LeBlanc, A. R., Caldwell, M. W., y Bardet, N. (2012). A new mosasaurine from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) phosphates of Morocco and its implications for mosasaurine systematics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(1), 82-104.
- 82- Ledesma, D. T., y Scarpetta, S. G. (2018). The skull of the gerrhonotine lizard *Elgaria panamintina* (Squamata: Anguillidae). *PloS one*, 13(6), e0199584.
- 83- Lee, M. S., Bell Jr, G. L., y Caldwell, M. W. (1999). The origin of snake feeding. *Nature*, 400(6745), 655.
- 84- Leitch, D. B., y Catania, K. C. (2012). Structure, innervation and response properties of integumentary sensory organs in crocodylians. *Journal of Experimental Biology*, 215(23), 4217-4230.
- 85- Lindgren, J. (2005). The first record of *Hainosaurus* (reptilia: mosasauridae) from Sweden. *Journal of Paleontology*, 79(6), 1157-1165.
- 86- Lindgren, J., Jagt, J. W., y Caldwell, M. W. (2007). A fishy mosasaur: the axial skeleton of *Plotosaurus* (Reptilia, Squamata) reassessed. *Lethaia*, 40(2), 153-160.
- 87- Lindgren, J., Polcyn, M. J., y Young, B. A. (2011). Landlubbers to leviathans: evolution of swimming in mosasaurine mosasaurs. *Paleobiology*, 37(3), 445-469.
- 88- Lindgren, J., y Siverson, M. (2002). *Tylosaurus ivoensis*: a giant mosasaur from the early Campanian of Sweden. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 93(1), 73-93.
- 89- Lingham-Soliar, T. (1992). The tylosaurine mosasaurs (Reptilia, Mosasauridae) from the upper Cretaceous of Europe and Africa. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 62, 171-194.
- 90- Lingham-Soliar, T. (1995). Anatomy and functional morphology of the largest marine reptile known, *Mosasaurus hoffmanni* (Mosasauridae, Reptilia) from the Upper Cretaceous, Upper Maastrichtian of the Netherlands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 347(1320), 155-180.
- 91- Linnaeus, C. (1758). *Systema Naturae*, edición X, vol. 1 (*Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus*,

differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata.) Holmiae Salvii, 824 pp.

- 92-Loera Flores, A. (2013). Occurrence of a tylosaurine mosasaur (Mosasauridae; Russellosaurina) from the Turonian of Chihuahua State, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(1).
- 93-Lomax, D. R., Porro, L. B., y Larkin, N. R. (2019). Descriptive anatomy of the largest known specimen of *Protoichthyosaurus prostaxalis* (Reptilia: Ichthyosauria) including computed tomography and digital reconstruction of a three-dimensional skull. *PeerJ*, 7, e6112.
- 94-Lyons, P. D., Rioux, M., y Patterson, T. (2000). Application of a three-dimensional color laser scanner to paleontology: an interactive model of a juvenile *Tylosaurus* sp. basisphenoid-basioccipital. *Palaeontologia Electronica*, 3(2).
- 95-Manger, P. R., y Pettigrew, J. D. (1995). Electroreception and the feeding behaviour of platypus (*Ornithorhynchus anatinus*: Monotremata: Mammalia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 347(1322), 359-381.
- 96-Makádi, L., Caldwell, M. W., y Ósi, A. (2012). The first freshwater mosasauroid (Upper Cretaceous, Hungary) and a new clade of basal mosasauroids. *PLoS One*, 7(12), e51781.
- 97-Martin, J. E. (2006). Biostratigraphy of the Mosasauridae (Reptilia) from the Cretaceous of Antarctica. *Geological Society, London, Special Publications*, 258(1), 101-108.
- 98-Martin, J. E., y Fernández, M. (2007). The synonymy of the Late Cretaceous mosasaur (Squamata) genus *Lakumasaurus* from Antarctica with *Taniwhasaurus* from New Zealand and its bearing upon faunal similarity within the Weddellian Province. *Geological Journal*, 42(2), 203-211.
- 99-Martin, J., Kihm, A., Fernandez, M., Reguero, M., y Case, J. (2007, September). A juvenile mosasaur (*Taniwhasaurus antarcticus*) from the Late Cretaceous of Antarctica. In *Journal of Vertebrate Paleontology* (Vol. 27, No. 3, pp. 112A-112A).

- 100- Moon, C. (2011). Infrared-sensitive pit organ and trigeminal ganglion in the crotaline snakes. *Anatomy y cell biology*, 44(1), 8-13.
- 101- Newman, E. A., y Hartline, P. H. (1982). The infrared" vision" of snakes. *Scientific American*, 246(3), 116-127.
- 102- Novas, F. E., Fernández, M., de Gasparini, Z. B., Lirio, J. M., Nuñez, H. J., y Puerta, P. (2002). *Lakumasaurus antarcticus*, n. gen. et sp., a new mosasaur (Reptilia, Squamata) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Ameghiniana*, 39(2), 245-249.
- 103- O’Gorman, J. P., y Gasparini, Z. (2013). Revision of *Sulcusuchus erraini* (Sauropterygia, Polycotylidae) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 37(2), 163-176.
- 104- Olivero, E. B. (2012). Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretaceous Research*, 34, 348-366.
- 105- Olivero, E. B., y Medina, F. A. (2000). Patterns of Late Cretaceous ammonite biogeography in southern high latitudes: the family Kossmaticeratidae in Antarctica. *Cretaceous Research*, 21(2-3), 269-279.
- 106- Olivero E.B., Ponce J.J. y Martinioni D.R. (2008). Sedimentology and architecture of sharp-based tidal sandstones in the upper Marambio Group, Maastrichtian of Antarctica. *Sedimentary Geology* 210, 1126.
- 107- Olivero, E.B., Scasso, R.A., Rinaldi, C.A. (1986). Revision of the Marambio Group, James Ross Island, Antarctica. Instituto Antártico Argentino, Contribución 331, 1-28.
- 108- Opperl, M. (1811). Die Ordnungen, Familien, und Gattungen der Reptilien als Prodrom einer Naturgeschichte derselben. J. Lindauer, Munchen, 86 pp.
- 109- Otero, R. A., Soto-Acuña, S., Rubilar-Rogers, D., y Gutstein, C. S. (2017). *Kaikaiifilu hervei* gen. et sp. nov., a new large mosasaur (Squamata, Mosasauridae) from the upper Maastrichtian of Antarctica. *Cretaceous Research*, 70, 209-225.

- 110- Otero, R. A., Soto-Acuña, S., y O'keefe, F. R. (2018). Osteology of *Aristonectes quiriquinensis* (Elasmosauridae, Aristonectinae) from the upper Maastrichtian of central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(1), e1408638.
- 111- Palci, A., Caldwell, M. W., y Papazzoni, C. A. (2013). A new genus and subfamily of mosasaurs from the Upper Cretaceous of northern Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(3), 599-612.
- 112- Paramo, M.E., 1994. Posición sistemática de un reptil marino con base en los restos fósiles encontrados en capas del Cretácico superior en Yaguará (Huila). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias exactas, físicas y naturales* 19: 63-80.
- 113- Pettigrew, J. D. (1999). Electroreception in monotremes. *Journal of Experimental Biology*, 202(10), 1447-1454.
- 114- Pieper, S., Halle, M., y Kikinis, R. (2004). 3D Slicer. In 2004 2nd IEEE international symposium on biomedical imaging: nano to macro (IEEE Cat No. 04EX821) (pp. 632-635). IEEE.
- 115- Pirrie, D., Crame, J. A., Lomas, S. A., y Riding, J. B. (1997). Late Cretaceous stratigraphy of the Admiralty Sound region, James Ross Basin, Antarctica. *Cretaceous Research*, 18(1), 109-137.
- 116- Polcyn, M. J., y Bell, G. L. (2005). *Russellosaurus coheni* n. gen., n. sp., a 92 million-year-old mosasaur from Texas (USA), and the definition of the parafamily Russellosaurina. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3), 321-333.
- 117- Polcyn, M. J., Jacobs, L. L., Araújo, R., Schulp, A. S., y Mateus, O. (2014). Physical drivers of mosasaur evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 400, 17-27.
- 118- Polcyn, M. J., y Lamb, J. (2012). The snout of *Halisaurus platyspondylus*: phylogenetic and functional implications. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 183(2), 137-143.
- 119- Polcyn, M. J., Tchernov, E., y Jacobs, L. L. (1999). The Cretaceous biogeography of the eastern Mediterranean with a description of a new basal

- mosasauroid from 'Ein Yabrud, Israel. National Science Museum Monographs, 15, 259-290.
- 120- Rieppel, O., y Zaher, H. (2000). The braincases of mosasaurs and *Varanus*, and the relationships of snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 129(4), 489-514.
- 121- Rinaldi, C.A.; Massabie, A.; Morelli, J.; Rosenman, H.L.; del Valle, R. (1978). Geología de la Isla Vicecomodoro Marambio. Contribución del Instituto Antártico Argentino 217:1-37
- 122- Romano, M., Manni, R., Venditti, E., Nicosia, U., y Cipriani, A. (2019). First occurrence of a Tylosaurinae mosasaur from the Turonian of the Central Apennines, Italy. *Cretaceous Research*, 96, 196-209.
- 123- Romer, A. S. (1956). *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 772 pp.
- 124- Russell, D. A. (1967). Systematics and morphology of American mosasaurs. *Yale University Peabody Museum of Natural History Bulletin*, 23, 1-241.
- 125- Salgado, L., y Gasparini, Z. (2006). Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas*, 28(1), 119-135.
- 126- Schilling, N., y Carrier, D. R. (2010). Function of the epaxial muscles in walking, trotting and galloping dogs: implications for the evolution of epaxial muscle function in tetrapods. *Journal of Experimental Biology*, 213(9), 1490-1502.
- 127- Schroeder, D. M., y Loop, M. S. (1976). Trigeminal projections in snakes possessing infrared sensitivity. *Journal of Comparative Neurology*, 169(1), 1-13.
- 128- Schulp, A. S., Walenkamp, G. H., Hofman, P. A., Stuip, Y., y Rothschild, B. M. (2006). Chronic bone infection in the jaw of *Mosasaurus hoffmanni* (Squamata). *Oryctos*, 6, 41-52.
- 129- Shankland, W. E. (2001). The trigeminal nerve. Part II: the ophthalmic division. *CRANIO*, 19(1), 8-12.

- 130- Smith, K. T., Bhullar, B. A. S., y Holroyd, P. A. (2008). Earliest African record of the *Varanus* stem-clade (Squamata: Varanidae) from the Early Oligocene of Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3), 909-913.
- 131- Soares, D. (2002). Neurology: an ancient sensory organ in crocodylians. *Nature*, 417(6886), 241.
- 132- Street, H. P., y Caldwell, M. W. (2017). Rediagnosis and redescription of *Mosasaurus hoffmannii* (Squamata: Mosasauridae) and an assessment of species assigned to the genus *Mosasaurus*. *Geological Magazine*, 154(3), 521-557.
- 133- Tsuihiji, T. (2005). Homologies of the transversospinalis muscles in the anterior presacral region of Sauria (crown Diapsida). *Journal of Morphology*, 263(2), 151-178.
- 134- Tsuihiji, T. (2007). Homologies of the longissimus, iliocostalis, and hypaxial muscles in the anterior presacral region of extant Diapsida. *Journal of Morphology*, 268(11), 986-1020.
- 135- Villa, A., Abella, J., Alba, D. M., Almécija, S., Bolet, A., Koufos, G. D., y Sánchez, I. M. (2018). Revision of *Varanus marathonensis* (Squamata, Varanidae) based on historical and new material: morphology, systematics, and paleobiogeography of the European monitor lizards. *PloS one*, 13(12), e0207719
- 136- Voris, J. T., Therrien, F., Zelenitsky, D. K., y Brown, C. M. (2020). A new tyrannosaurine (Theropoda: Tyrannosauridae) from the Campanian Foremost Formation of Alberta, Canada, provides insight into the evolution and biogeography of tyrannosaurids. *Cretaceous Research*, 104388.
- 137- Welles, S. P. y Gregg, D. R. (1971). Late Cretaceous marine reptiles of New Zealand. *Records of the Canterbury Museum*, 9, 1-111.
- 138- Wilkens, L. A., and Hofmann, M. H. (2008). Electroreception. In Thewissen, J. G., y Nummela, S. (Eds.). (2008). "Sensory evolution on the threshold: adaptations in secondarily aquatic vertebrates". Univ of California Press.
- 139- Willard, W. A. (1915). The cranial nerves of *Anolis carolinensis*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*. 59, 17-116.



- 140- Williston, S. W. 1897. Range and distribution of the mosasaurs with remarks on synonymy. *Kansas University Quarterly* 4(4):177-185.
- 141- Williston, S. W. (1898). Mosasaurs. *University Geological Survey of Kansas*, 4(5), 81-347.
- 142- Wilson, J. A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 639-653.
- 143- Witmer, L. M., y Thomason, J. J. (1995). The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. *Functional morphology in vertebrate paleontology*, 1, 19-33.
- 144- Yi, H., Sampath, D., Schoenfeld, S., y Norell, M. A. (2012, September). Reconstruction of inner ear shape and size in mosasaurs (Reptilia: Squamata) reveals complex adaptation strategies in secondary aquatic reptiles. In *Journal of Vertebrate Paleontology* (Vol. 32, pp. 198-198).
- 145- Yi, H., y Norell, M. (2018). The bony labyrinth of *Platecarpus* (Squamata: Mosasauria) and aquatic adaptations in squamate reptiles. *Palaeoworld*.
- 146- Young, M. T., Brusatte, S. L., De Andrade, M. B., Desojo, J. B., Beatty, B. L., Steel, L., y Schoch, R. R. (2012). The cranial osteology and feeding ecology of the metriorhynchid crocodylomorph genera *Dakosaurus* and *Plesiosuchus* from the Late Jurassic of Europe. *PLoS One*, 7(9), e44985.
- 147- Young, M. T., Hua, S., Steel, L., Foffa, D., Brusatte, S. L., Thüring, S., y De Andrade, M. B. (2014). Revision of the Late Jurassic teleosaurid genus *Machimosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia). *Royal Society Open Science*, 1(2), 140222.