

Un nuevo ejemplar de mosasaurio halisaurino del Cretácico Superior (Maastrichtiense) de la cuenca de Khouribga (Marruecos)

A new specimen of halisaurine mosasaur from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of the Khouribga Basin (Morocco)

Verónica Díez Díaz¹ y Francisco Ortega²

¹Unidad de Paleontología, Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid. C/ Darwin 2, 28049 Madrid, España. daniajinn@gmail.com

²Grupo de Biología, Departamento de Física Matemática y de Fluidos, Facultad de Ciencias, UNED. Senda del Rey 9, Madrid 28040, España.

Resumen

Se presenta una descripción, análisis y discusión de las relaciones filogenéticas de un ejemplar de mosasaurio del Cretácico Superior (Maastrichtiense) de Sidi Daoui (Cuenca de Oulad Abdoun. Khouribga, Marruecos). El ejemplar está compuesto por restos del cráneo y del esqueleto axial, faltando la mayor parte del esqueleto apendicular. El análisis filogenético permite considerarlo como un miembro de Halisaurinae, aunque sus relaciones con *Halisaurus* y *Eonatator sternbergii* están aún por dilucidar.

Palabras clave: Cretácico, Mosasaurio, Halisaurinae, Khouribga, Marruecos

Abstract

A description, analysis, and discussion of the the phylogenetical relationships of a mosasaur specimen from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Sidi Daoui (Oulad Abdoun basin, Khouribga, Morocco) is presented. The specimen is composed by cranial and axial skeleton remains, missing most of the appendicular skeleton. The phylogenetical analysis allows considering it within the Halisaurinae, althought its relationships with *Halisaurus* and *Eonatator sternbergii* need further analysis.

Keywords: Cretaceous, Mosasaur, Halisaurinae, Khouribga, Morocco

INTRODUCCIÓN

Los mosasáuridos son un grupo de reptiles lepidosauromorfos marinos que fueron abundantes y diversos en los últimos 25 millones de años del Cretácico, desde

el Turoniense (Martin & Stewart 1977) hasta el Maastrichtiense, desapareciendo a su término (Russell 1967). Habitaron los mares cretácicos y sus restos están presentes en todos los continentes, incluida la Antártida (Ellis 2003, Everhart 2001, 2005). Probablemente se originaron en África y, hace 100 millones de años, ampliaron su distribución a Europa y al Norte de América, coincidiendo con un ascenso eustático (Ellis 2003).

Las relaciones de parentesco de los mosasaurios han sido objeto de discusión en los últimos años debido a su incorporación al debate sobre el origen de las serpientes. Actualmente, se barajan dos grupos de hipótesis sobre el emplazamiento filogenético de los mosasauroides: que constituyan el grupo hermano de los varanos (McDowell & Bogert 1954, De Braga & Carroll 1993, Vidal & Hedges 2004) o que formen, junto a las serpientes, un grupo monofilético (Lee 1997, Caldwell 1999, Lee & Caldwell 2000) denominado Pythonomorpha. Tradicionalmente se consideraba que los mosasaurios eran formas varanoides adaptadas a la vida pelágica. A finales de la década de 1990 los análisis cladísticos del grupo rescatan la hipótesis de la monofilia de Pythonomorpha (Cope 1869, Lee 1997, Caldwell 1999). El emplazamiento filogenético de Pythonomorpha fue inicialmente más discutido que su monofilia y, dependiendo de autores, los mosasaurios y serpientes fueron considerados como un grupo muy alejado filogenéticamente de los varanos (Caldwell 1999) o formando parte de Varanoidea (Lee 1997). En los últimos años la monofilia de Pythonomorpha ha perdido parte del consenso inicial y existen distintos análisis cladísticos que apoyan, de nuevo, la relación entre varanoides y mosasaurios alejados de las serpientes (Rieppel & Zaher 2000, Vidal & Hedges 2004). La estructura basal del taxón Mosasauroides depende de las distintas hipótesis de relación de parentesco entre serpientes, coniasaurios, *Dolichosaurus*, aigialosáuridos y mosasáuridos (Caldwell 1999, 2000, Bell & Polcyn 2005). Se acepta que algunos aigialosáuridos, ya sean considerados como un grupo monofilético (Caldwell 2000) o parafilético (Bell & Polcyn 2005), podrían ser los grupos hermanos de Mosasauridae. Por su parte la monofilia de Mosasauridae parece suficientemente consensuada, estableciéndose una dicotomía basal entre los mosasáuridos halisaurinos y los representantes de Natantia (Bardet et al. 2005).

En este trabajo se describe un nuevo ejemplar de mosasaurio procedente de una mina de fosfatos de Khouribga (Marruecos) y se analizan sus relaciones de parentesco.

CONTEXTO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

El ejemplar procede de una mina de fosfatos en Sidi Daoui, cerca de Khouribga, en la cuenca de Oulad Abdoun (Marruecos), a unos 173 kilómetros al Noroeste de Marrakech, al Oeste del Medio Atlas (Fig. 1A).

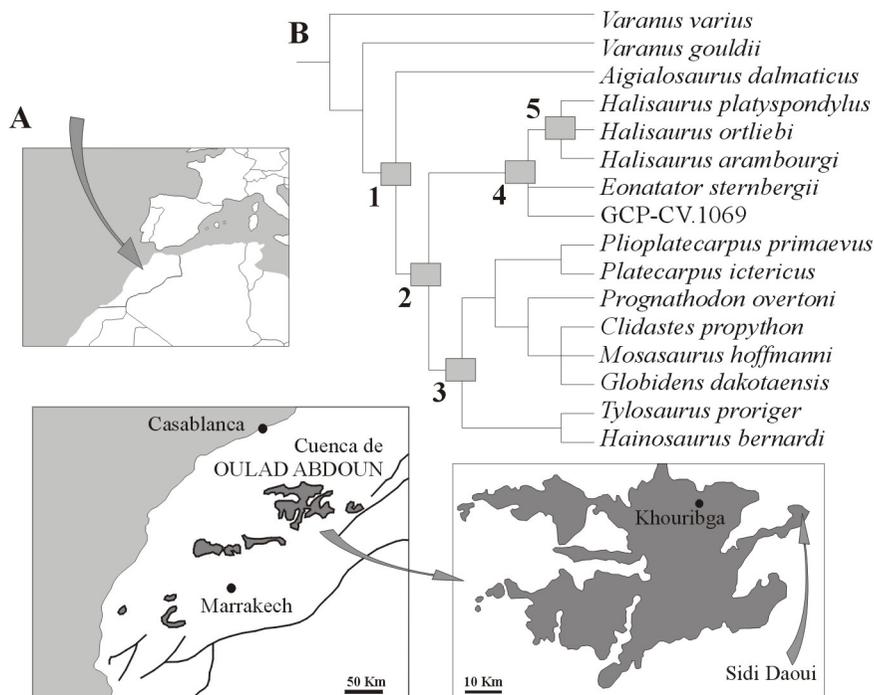


Figura 1. A, Localización del Yacimiento de Sidi Daoui (Oulad Abdoun, Marruecos. Cretácico Superior); B, Consenso estricto a partir de los 12 árboles más parsimoniosos (281 pasos): 1) *Mosasauroidae*; 2) *Mosasauridae*; 3) *Natantia*; 4) *Halisaurinae*; 5) *Halisaurus*.

Los yacimientos de fosfatos de Marruecos contienen un abundante registro de vertebrados marinos, especialmente tiburones, teleósteos y reptiles (Arambourg 1952, Noubhani & Cappetta 1997, Cavin et al. 2000, Bardet et al. 2005). En los niveles mastrichtienses también se han identificado restos de vertebrados continentales, como pterosaurios y dinosaurios (Pereda Suberbiola et al. 2003, 2004). Los mosasaurios son los reptiles más abundantemente representados por, al menos, seis taxones, incluyendo especies de *Mosasaurus*, *Prognathodon*, *Platecarpus*, *Globidens* y *Halisaurus* (Bardet et al. 2004a, 2004b, 2005). El género *Halisaurus* está representado por muchos ejemplares recogidos en la zona Este de la cuenca de Oulad Abdoun, cerca de Khouribga, y principalmente de la zona de Sidi Daoui (Grand Daoui). Sidi Daoui es la zona más rica de vertebrados marinos mastrichtienses de la cuenca.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Squamata OPPEL, 1811

Mososauridae GERVAIS, 1853

Halisaurinae BARDET *et al.*, 2005

Halisaurinae indet.

Material

El ejemplar GCP-CV.1069, depositado en el Museo Paleontológico de Elche (MUPE), consiste en restos del esqueleto de un único individuo. Los elementos óseos están bien preservados y muestran un alto grado de articulación y baja dispersión, principalmente del esqueleto axial. Los elementos apendiculares se encuentran, en algunos casos, ligeramente más dispersos.

El ejemplar está aún contenido en la matriz de roca y distribuido en cinco bloques que contienen el cráneo, expuesto en vista ventral mostrando las mandíbulas, gran parte del esqueleto axial y huesos aislados de las extremidades.

Localidad y edad

El ejemplar GCP-CV.1069 procede de Sidi Daoui, cerca de Khouribga, en la cuenca de Oulad Abdoun, Marruecos (Fig. 1A). El rango de edad representado en esta cuenca abarca desde el Cretácico Superior (Maastrichtiense) hasta la mitad del Eoceno (Bardet *et al.* 2005), por lo que se asume una edad Maastrichtiense para el ejemplar.

Descripción:

La práctica totalidad del cráneo se localiza en el bloque 1 (Fig. 2A, B), exponiéndose en vista ventral, por lo que la disposición de las mandíbulas impide la identificación de la mayor parte de los elementos craneales. Las dos mandíbulas se exponen en vista lateral. Éstas presentan una articulación sinfisial. El esplenial y el angular se conservan unidos en posición original, mientras que el dentario y el surangular están desarticulados. El dentario presenta diez dientes, apareciendo

Figura 2. Ejemplar GCP-CV.1069. Halisaurinae indet. Cretácico Superior (Maastrichtiense), Khouribga (Marruecos). A, fotografía del bloque 1: cráneo; B, dibujo interpretativo del bloque 1; C, fotografía del bloque 2: vértebras cervicales y elementos de la extremidad anterior; D, dibujo interpretativo del bloque 2; E, fotografía del bloque 3: vértebras dorsales; F, dibujo interpretativo del bloque 3; G, fotografía del bloque 4: vértebras caudales y elementos de la cintura pélvica y de la extremidad posterior; H, dibujo interpretativo del bloque 4; I, fotografía del bloque 5: vértebras caudales; J, dibujo interpretativo del bloque 5.

un pequeño rostro edentado anteriormente y un diastema en la parte posterior. El surangular se encuentra totalmente fragmentado, aunque se puede observar el límite con el coronoides, en forma de “L” obtusa. Los dientes del dentario son robustos, ornamentados por pequeñas crestas y ligeramente curvados distalmente. Las coronas son cónicas, con una sección basal subcircular. La dentición es homodonta. Entre las dos mandíbulas se expone una serie de dientes aislados, que pudieran pertenecer tanto a los dentarios como a los maxilares. Junto a estos, se identifican otros de pequeño tamaño, menos robustos y con una mayor curvatura distal, que se interpretan como dientes palatinos.

Gran parte de la columna vertebral está contenida en los bloques 2 a 5 (Fig. 2C-J). No se ha identificado el atlas y el ejemplar carece de bastantes vértebras dorsales y caudales. Las vértebras cervicales y dorsales se exponen en vista ventral, mientras que las vértebras de la zona sacra y las vértebras caudales se exponen en distintas vistas. Como en el resto de los mosasaurios las vértebras son procélicas (Russell 1967). El ejemplar posee 56 vértebras, aunque no se ha podido determinar con precisión el número de cada tipo. La vértebra más anterior disponible, se interpreta como el axis (Fig. 2C, D) por presentar una espina neural más grande e inclinada posteriormente y un centro vertebral más largo que las vértebras inmediatamente posteriores. A continuación se dispone una serie de vértebras cervicales con centros equidimensionales. En vista ventral se observan las hipapófisis, en la mitad de la cara ventral del centro, que presentan una sección subrectangular. Las vértebras cervicales tienen costillas gruesas más cortas que las de las vértebras dorsales. Se estima que el número de vértebras dorsales (Fig. 2E, F) debe ser cercano a once, por lo que faltaría un número elevado. Las vértebras preservadas son probablemente dorsales, ya que poseen largas costillas, y, por lo tanto, no habría representación de vértebras lumbares. Como en *Halisaurus arambourgi*, las vértebras dorsales tienen procesos transversos localizados anteriormente en el centro vertebral (Bardet et al. 2005). Hasta donde puede comprobarse, los centros vertebrales aumentan en longitud y volumen hacia la zona caudal. En la parte anterior del bloque 4 se identifica una vértebra con grandes procesos transversos, que se interpreta como una sacra (Fig. 2G, H). La deficiente preservación de los elementos del bloque 4 imposibilita el establecimiento del número de vértebras pigales (sin arcos hemales y con procesos transversos). Sin embargo, la séptima vértebra a partir de la última sacra (Fig. 2G, H: Cm1) presenta procesos transversos y arco hemal, por lo que se reconoce como una de las primeras caudales, si no la primera. Esto restringiría el número de vértebras pigales a un máximo de seis. Se identifican siete caudales medias, aunque podrían

ser ocho o nueve, dependiendo de la interpretación de las dos siguientes en las que no se puede comprobar la presencia de procesos transversos. Se reconocen veinte vértebras caudales terminales (Fig. 2I, J), únicamente con arcos hemales, aunque faltan también los elementos más distales. Las espinas neurales de las vértebras caudales (incluyendo pigales) son verticales hasta la mitad de la serie caudal distal y, como ocurre en los arcos hemales, se inclinan posteriormente generando un patrón sinusoidal (Fig. 2I, J). No se reconocen zigapófisis en las vértebras caudales; aunque Russell (1967) menciona que pueden aparecer en las más anteriores de la serie, y esto no se puede confirmar en el ejemplar. Las caras articulares de los centros vertebrales en las pigales y caudales anteriores son subcirculares, ligeramente aplanadas dorsoventralmente. En las caudales distales, las caras articulares tienen un contorno ovalado. A lo largo de la serie caudal, distalmente, los centros vertebrales van haciéndose equidimensionales. En las vértebras caudales con arcos hemales estos están fusionados al centro vertebral, y van aumentando de tamaño distalmente.

Sólo se han preservado algunos elementos aislados de las extremidades. En el bloque 2 (Fig. 2C, D) se reconocen un húmero izquierdo de contorno subcuadrado, la ulna derecha y elementos planos de la cintura pectoral, y en el bloque 4 (Fig. 2G, H) la sección izquierda de la cintura pélvica y elementos de la extremidad posterior: un fémur largo y delgado, una tibia y una fibula similares de diáfisis estrechas y extremos expandidos y un posible astrágalo.

DISCUSIÓN Y ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se ha realizado un análisis cladístico con el fin de proponer una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas del ejemplar. Para ello, se ha procesado la matriz propuesta por Bardet et al. (2005) a la que se ha incorporado la información de un segundo grupo externo: *Varanus gouldii* y el ejemplar analizado (Apéndice 1). El análisis desarrollado mediante los paquetes informáticos PAUP 3.1.1 (Swofford 1991) y TNT (Goloboff 1999, Goloboff et al. 2000), produce doce árboles igualmente parsimoniosos. Las distintas soluciones conseguidas se diferencian en la resolución de dos conflictos que no pueden ser abordados con el conjunto de datos disponible. El primero de los conflictos no resueltos por el análisis es la relación que mantienen las formas de Halisaurinae. El segundo, las relaciones entre *Clidastes*, *Mosasaurus* y *Globidens*. En ninguno de los conflictos existen soluciones que se presenten con una frecuencia superior al 50% en los cladogramas resultantes y, por lo tanto, se opta por

no proponer ninguna solución a estas politomías (Fig. 1B). El resto de los nodos son estables en todas las soluciones obtenidas.

Mosasauroidea (Fig. 1; nodo 1) es el grupo interno del análisis desarrollado. A pesar de que su monofilia está implícitamente asumida en el planteamiento del análisis, el nodo está definido de una forma muy robusta por 18 caracteres no ambiguos (Apéndice 2). La primera divergencia basal de Mosasauroidea muestra, por un lado, a los Aigialosauridae, en este caso representados únicamente por *Aigialosaurus dalmaticus*.

El resto de los mosasauroideos forman el clado Mosasauridae (Fig. 1; nodo 2), diagnosticado por una serie de sinapomorfias (Apéndice 2), de las cuales se observan en el ejemplar: ornamentación de los dientes marginales con crestas diminutas; carenas de los dientes marginales débiles; no existe osificación de los elementos de las cinturas; contacto entre la costilla sacra y el ilion ausente; dirección del ilion dorsal y anterior; tibia y la fibula cortas y planas, extremidades muy expandidas; y las siguientes optimizadas con ACCTRAN: los dientes marginales son fuertes y robustos; las sinapófisis de las vértebras cervicales están en la mitad del centro; fémur recto, la anchura distal es aproximadamente la mitad de la longitud; Mosasauridae presenta también una dicotomía basal que produce dos grupos monofiléticos: Halisaurinae y Natantia.

El clado Natantia (tradicionalmente compuestos por los miembros de Mosasaurinae y otras formas relacionadas) (Fig. 3; nodo 3) también se encuentra bien diagnosticado por una serie de sinapomorfias (Apéndice 2), pero dicho clado excede de los objetivos de este trabajo y han quedado bien reflejadas en el trabajo de Bardet et al. (2005), por lo que no se discutirán en más detalle.

Los Mosasáuridos no Natantia constituyen el clado Halisaurinae (Fig. 1; nodo 4), diagnosticado por las siguientes sinapomorfias observables en el ejemplar (Apéndice 2): la cabeza más el tronco son más largos que la cola; espinas hemales de las vértebras caudales fusionadas al centro. La distribución de taxones dentro de Halisaurinae no puede ser precisada con la información disponible.

Los miembros del género *Halisaurus* (Fig. 1; nodo 5) forman un grupo monofilético estable y fuertemente soportado por varias sinapomorfias (Apéndice 2). En este estudio ninguna de las sinapomorfias de *Halisaurus* son observables en el ejemplar. Lindgren & Siverson (2005) presentan una serie de características del género *Halisaurus*, pero, atendiendo a que estos autores no consideran a *Eonatator* como un género independiente, sino como una especie de *Halisaurus*, *H. sternbergi*, su diagnosis del género es coincidente con la de Halisaurinae *sensu*

Bardet et al. (2005). Entre estas características, el ejemplar GCP-CV.1069 comparte con *Halisaurus* (*sensu* Lindgren & Siverson 2005) que la longitud del centro de las vértebras pigales disminuye posteriormente de manera uniforme, que las superficies laterales de los centros vertebrales son lisas y que las vértebras caudales intermedias son equidimensionales.

El ejemplar GCP-CV.1069 se diagnostica en el análisis basado en Bardet et al. (2005) como un Halisaurinae que presenta las siguientes autapomorfias no ambiguas ni exclusivas en el análisis: exposición lateral del angular débil; zigapófisis funcionales perdidas en las primeras dorsales; a las que se puede añadir mediante optimización ACCTRAN: húmero alargado reducido (longitud un poco mayor que la anchura distal) con extremidades expandidas; ulna en forma de reloj de arena.

CONCLUSIONES

El ejemplar GCP-CV.1069 del Maastrichtiense de Khouribga (Marruecos) se interpreta como un Mosasauroida Halisaurinae que no puede determinarse, por el momento, con más precisión. Este ejemplar y *Eonatator sternbergii* se muestran en el cladograma como miembros de Halisaurinae careciendo de las sinapomorfias que definen a los miembros de *Halisaurus*, pero cuyas interrelaciones no pueden ser establecidas. Si el ejemplar GCP-CV.1069 resultase el grupo hermano del resto de *Halisaurus*, podría considerarse como un representante basal del género, desplazando hacia la base del cladograma la diagnosis genérica, o como un nuevo taxón cercano a *Halisaurus*. En el caso de que *Eonatator sternbergii* resultase el grupo hermano de *Halisaurus* habría que considerar al ejemplar GCP-CV.1069 como un halisaurino basal aún por identificar.

La gran cantidad de información no disponible del ejemplar GCP-CV.1069, además de la posibilidad futura de realizar una preparación que permita el acceso a los caracteres craneales, aconsejan la consideración del ejemplar como Halisaurinae indet., y como miembro de una politomía basal en la que participan, además, los géneros *Halisaurus* y *Eonatator*.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo es el resultado de un proyecto de fin de carrera de la Licenciatura de Biología de la Universidad Autónoma de Madrid. Los autores agradecen la colaboración prestada en su desarrollo al Dr. José Luís Sanz (Unidad de Paleontología, UAM) y al Dr. Michael Everhart. Se agradece a los miembros del Museo Paleontológico de Elche (MUPE) el permiso para el acceso al ejemplar y las facilidades durante su revisión.

REFERENCIAS

- Arambourg, C. 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc – Algérie – Tunisie). *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 92, 1-372.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola, X., Iarochène, M., Bouya, B. & Amaghazaz, M. 2004a. Mosasaurids from the Maastrichtian of Morocco. In: *First Mosasaur Meeting, Abstract Book and Field Guide* (Eds. A.S. Schulp & J.W.M. Jagt) Maastricht, Natuurhistorisch Museum Maastricht, 13-14.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola, X., Iarochène, M., Bouyahyaoui, F., Bouya, B. & Amaghazaz, M. 2004b. *Mosasaurus beaugei* Arambourg, 1952 (Squamata, Mosasauridae) from the Late Cretaceous Phosphates of Morocco. *Geobios*, 37, 315-324.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola, X., Iarochène, M., Bouya, B. & Amaghazaz, M. 2005. A new species of *Halisaurus* from the Late Cretaceous phosphates of Morocco, and the phylogenetical relationships of the Halisaurinae (Squamata: Mosasauridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143, 447-472.
- Bell, G.L. Jr. & Polcyn, M.J. 2005. *Dallasaurus turneri*, a new primitive mosasauroid from the Middle Turonian of Texas and comments on the phylogeny of Mosasauridae (Squamata). In: *Proceedings of the First Mosasaur Meeting*. (Eds. A.S. Schulp & J.W.M. Jagt), *Netherlands Journal of Geosciences*, 84, 177-194.
- Caldwell, M.W. 1999. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125, 115-147.
- Caldwell, M.W. 2000. On the phylogenetic relationships of *Pachyrhachis* within snakes: a response to Zaher (1998). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20, 187-190.
- Cavin, L., Bardet, N., Capetta, H., Gheerbrant, E., Iarochène, S.M. & Sudre, J. 2000. A new Palaeocene albulid (Teleostei: Elopomorpha) from the Ouled Abdoun phosphatic basin, Morocco. *Geological Magazine*, 137, 583-591.
- Cope, E.D. 1869. On the reptilian Pythonomorpha and Streptosauria. *Boston Society of Natural History Proceedings*, 12, 250-266.
- De Braga, M. & Carroll, R.L. 1993. The origin of mosasaurs as a model of macroevolutionary patterns and processes. *Evolutionary Biology*, 27, 245-322.

- Ellis, R. 2003. *Sea Dragons: predators of the prehistoric oceans*. University Press of Kansas, 192-251 pp.
- Everhart, M.J. 2001. Revisions to the Biostratigraphy of the Mosasauridae (Squamata) in the Smoky Hill Chalk Member of the Niobrara Chalk (Late Cretaceous) of Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 104 (1-2), 59-78.
- Everhart, M.J. 2005. Rapid evolution, diversification and distribution of mosasaurs (Reptilia; Squamata) prior to the K-T Boundary. In: *11th Annual Symposium in Paleontology and Geology*, Casper, WY, 16-27.
- Goloboff, P.A. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15 (4), 415-428.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K. 2000. *TNT. (Tree analysis using new Technology. Program and documentation)*. Published by the authors. Tucumán, Argentina.
- Lee, M.S.Y. 1997. The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 352, 53-91.
- Lee, M.S.Y. & Caldwell, M.W. 2000. *Adriosaurus* and the affinities of mosasaurs, dolichosaurs, and snakes. *Journal of Palaeontology*, 74, 915-937.
- Lindgren, J. & Siverson, M. 2005. *Halisaurus sterbergi*, a small mosasaur with an intercontinental distribution. *Journal of Paleontology*, 79(4), 763-773.
- Martin, L.D. & Stewart, J.D. 1977. The oldest (Turonian) mosasaurs from Kansas. *Journal of Paleontology*, 51(5), 973-975.
- McDowell, S.B., Jr. & Bogert, C.M. 1954. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguinomorphan lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 105, 1-142.
- Noubhani, A. & Cappetta, H. 1997. Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes (Elasmobranchii, Neoselachii) des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien basal). Systématique, biostratigraphie, evolution et dynamique des faunes. *Palaeo Ichthyologica*, 8, 1-327.
- Pereda Suberbiola, X., Bardet, N., Iarochène, M., Bouya, B. & Amaghaz, M. 2004. The first record of a sauropod dinosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. *Journal of African Earth Sciences*, 40, 81-88.
- Pereda Suberbiola, X., Bardet, N., Jouve, S., Iarochène, M., Bouya, B. & Amaghaz, M. 2003. A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. In: *Evolution and palaeobiology of pterosaurs*. (Eds. E. Buffetaut & J.M. Mazin) Geological Society of London. Special Publications, 217, 79-90.

- Rieppel, O. & Zaher, H. 2000. The braincases of mosasaurs and *Varanus*, and the relationships of snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 129, 489-514.
- Russell, D.A. 1967. Systematics and morphology of American mosasaurs. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 23, 1-240.
- Swofford, D.L. 1991. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.1 Computer program.
- Vidal, N. & Hedges, S.B. 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Biological Letters*, 271, 226-229.

APÉNDICE 1

Lista de caracteres incorporados a la matriz propuesta por Bardet et al. (2005).

Varanus gouldii:

0000000001 0030101?00 000?00001? ?000000000 0000000000 0000000000
000?000110 0?100000?0 0?0?000000 002?0?0000 00000??0? ?

GCP-CV.1069:

????????? ???? ?????? ??????0?? ?????????? 1??10??1?? ?00?????11 11012?1?1?
1?11?1111? ??????11?? ?????3?0?? ?21?2????? ?

APÉNDICE 2

Sinapomorfias que diagnostican los nodos en el análisis propuesto. La numeración de los caracteres se refiere a los propuestos por Bardet et al. (2005).

Mosasauroidea: No ambiguas: 1(0>1); 3(0>1); 9(0>1); 29(1>0); 35(0>1); 36(0>2); 40(0>1); 41(0>1); 43(0>1); 44(0>1); 47(0>1); 56(0>1); 65(0>1); 70(0>1); 74(0>1); 76(0>1); 77(0>1); 104 (0>1). Ambiguas (optimizadas mediante ACCTRAN): 8(0>1); 18(0>1); 23(0>1); 27(0>1); 30(0>1); 37(0>1); 38(0>1); 46(0>1); 54(0>1); 62(0>1); 64(0>1); 67(0>1); 83(0>1); 84(0>1); 85(0>1); 86(0>1); 89(0>1); 90(0>1); 91(0>1); 92(0>1); 95(0>1).

Mososauridae: No ambiguas: 33 (0>1); 34 (0>1); 60 (0>1); 61 (0>1); 75 (0>1); 79 (0>1); 87 (0>1); 88 (0>1); 96 (0>1); 100 (0>1); 102 (0>1); 105 (0>2); 106 (0>1); 108 (0>1). Ambiguas (optimizadas mediante ACCTRAN): 7 (0>1); 10 (0>1); 13 (0>1); 22 (0>1); 24 (0>1); 25 (0>1); 46 (1>2); 54 (1>2); 59 (0>1); 66 (0>1); 71 (0>1); 94 (0>2); 95 (1>2); 101 (0>1); 103 (0>1); 110 (0>1); 111 (0>1).

Natantia: No ambiguas: 11 (0>1); 12 (0>1); 15 (1>2); 16 (0>2); 43 (1>2); 45 (0>1); 56 (1>2); 64 (1>2); 97 (0>2); 107 (0>1). Ambiguas (optimizadas mediante ACCTRAN): 17 (0>1); 20 (0>1); 24 (1>2); 59 (1>2); 67 (1>2); 103 (1>2); 109 (0>1).

Halisaurinae: No ambiguas: 73 (0>1); 78 (0>1). Ambiguas (optimizadas mediante ACCTRAN): 4 (0>1); 5 (0>1); 19 (0>1); 29 (0>2); 31 (1>0); 38 (1>2); 39 (0>1); 66 (1>2); 72 (0>2); 101 (1>3).

Halisaurus: No ambiguas: 14 (0>1); 16 (0>1); 21 (0>1); 52 (0>1); 58 (0>1). Ambiguas (optimizadas mediante ACCTRAN): 80 (0>2); 81 (0>1); 103 (1>2).

GCP-CV.1069: No ambiguas: 48 (0>1); 65(1>2). Ambiguas (optimizadas mediante ACCTRAN): 95 (2>3); 102 (1>2).

