

REPTILES MARINOS MESOZOICOS EN EL SURESTE DE MÉXICO Y SU SIGNIFICACIÓN GEOLÓGICO-PALEONTOLOGICA

Ismael Ferrusquía-Villafranca¹
y Oscar Comas-Rodríguez²

RESUMEN

Se describe la reptilofauna Papalutla, Neocomiano del Municipio de Huajuapán de León, Región Mixteca Oaxaqueña, sureste de México, procedente de una formación margosa innominada, constituida por limolita calcárea portadora de peces, reptiles y amonitas; con base en estos últimos se determinó la edad de la formación y de la fauna asociada. La reptilofauna consiste en *Thalattosuchia* Fam., Gen. et sp. indet. (Archosauria-Crocodylia), representado por tres vértebras dorsales, que constituyen el primer registro de este infraorden en Mesoamérica, así como el registro más antiguo y meridional del Orden Crocodylia en México; y de Gen. nov. aff. *Pliosaurus* sp. (Sauropterygia-Plesiosauria), representado por un fragmento dentado rostral y por un centro vertebral cervical, que al parecer constituyen el primer registro cretácico temprano cierto de la Familia Pliosauridae en el continente americano, hecho que por sí mismo es de gran trascendencia. Se interpreta que ambos reptiles eran de hábitos marinos estrictos, probablemente piscívoros y en el caso del plesiosaurio, tal vez también era amonitófago. Paleobiogeográficamente, es necesario destacar que los taxa oaxaqueños tienen afinidades con formas europeas y sudamericanas, por lo que su presencia en México suroriental es congruente con la distribución observada de otros invertebrados marinos de edad comparable, misma que ha sido interpretada como evidencia de conexión entre el Tethys occidental y los mares epicontinentales de América del Sur.

Palabras clave: reptiles marinos, Crocodylia, Pliosauridae, Mesozoico, Papalutla, Oaxaca, México.

ABSTRACT

The Papalutla reptilofauna, Neocomian of the Huajuapán de León Municipality, Oaxacan Mixteca Region, Mexico, is described; it proceeds from an unnamed formation consisting of marly silty limestone bearing fish, reptiles and ammonites; the age of the formation and of the fauna was determined on the basis of the latter fossils. The reptilofauna consists of *Thalattosuchia* Fam., Gen. et sp. indet. (Archosauria-Crocodylia), represented by three dorsal vertebrae that would be the first record of this infraorder in Middle America, as well as the oldest and southernmost record of the Order Crocodylia in Mexico, and of Gen. nov. aff. *Pliosaurus* sp. (Sauropterygia-Plesiosauria), represented by a toothed rostral fragment and a cervical vertebral centrum that seems to be the first certain Early Cretaceous record of the Family Pliosauridae in the American Continent, a fact in itself very significant. Both reptiles are interpreted as strictly marine in habits, piscivorous, and in the case of the plesiosaur it might have been ammonitofagous as well. The Oaxacan taxa have paleobiogeographic affinities with European and South American forms, thus their presence in southeastern Mexico is congruent with the observed distribution of other marine invertebrates of comparable age; this fact has been interpreted as evidence of a connection between the western Tethys and South America's epicontinental seas.

Key words: marine reptiles, Crocodylia, Pliosauridae, Mesozoic, Papalutla, Oaxaca, Mexico.

INTRODUCCIÓN

OBJETIVO

La investigación bioestratigráfica, apoyada en vertebrados fósiles, es en México un campo poco explorado relativamente, a pesar de su enorme potencial como instrumento para contribuir al conocimiento de la evolución geológica del territorio nacional y, desde luego, para entender la evolución de los vertebrados. Por ello, se

consideró apropiado dar a conocer el hallazgo de una reptilofauna en la Mixteca Oaxaqueña, que proporciona registros nuevos de familias para México y cuya distribución tiene implicaciones biogeográficas y geológico-evolutivas importantes.

ANTECEDENTES

La Mixteca es una región que ha llamado poderosamente la atención de los geólogos por lo complejo e interesante de su territorio, donde afloran en una extensión relativamente pequeña rocas de naturaleza y edad muy variada, que muestran relaciones harto complejas. La literatura geológica acerca de ella es abundante (cf. Ferrusquía-Villafranca, 1976, p. 8-9). Sin embargo, sobre vertebrados fósiles, sólo se había reportado la pre-

¹ Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 México, D. F.

² Departamento de Hidrobiología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. Michoacán y la Purísima s/n, Col. Vicentina, Iztapalapa, 09340 México, D. F.

sencia de un pez, *Otomitla speciosa* (Felix y Lenk, 1899), y de un plesiosaurio, *Plesiosaurus (Polyptychodon?) mexicanus* Wieland (Wieland, 1910), considerado un *nomen vanum* (Welles, 1962, p. 41). Recientemente, en la localidad de Tepexi de Rodríguez, Puebla, unos 100 km al norte de Papalutla, se hizo el descubrimiento de restos de un pterosaurio y de un lacertilio varanoideo del Albiano, que están en proceso de estudio (S. P. Applegate, comunicación oral, mayo de 1986). Por último, cabe destacar que el registro de reptiles marinos mesozoicos de México es muy escaso (cf. Barrios-Rivera, 1985); por ello, incrementarlo no sólo es significativo, sino necesario.

El área de San Marcos Arteaga-Papalutla-Tonalá de Cárdenas fue investigada geológicamente por Ferrusquía-Villafranca, como parte de su proyecto de estudios geológico-paleontológicos de la región mixteca; algunos resultados ya fueron publicados (Ferrusquía-Villafranca, 1970, 1976) y otros están en proceso. Durante ese estudio, se encontró una fauna abundante de invertebrados marinos, incluyendo amonitas, en las inmediaciones de Papalutla. Posteriormente, se hizo la conducción de algunas excursiones docentes para mostrar estas áreas y localidades fosilíferas a los alumnos de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México; así, se difundió informalmente la existencia de tales localidades.

Más tarde, Comas-Rodríguez, entonces Profesor de Tiempo Completo en la facultad mencionada arriba, guió excursiones adicionales que permitieron encontrar otros amonitas, peces y reptiles, reportados preliminarmente por González-Arreola y Comas-Rodríguez (1980, 1981), Applegate y Comas-Rodríguez (1980) y Ferrusquía-Villafranca y Comas-Rodríguez (1980). El material reptiliano que se describe en el presente artículo se depositó en el Museo de Geología y Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, donde quedó registrado con los Números de Catálogo FCMGP, E-400, -403, -404, -407A y -407B. Además, se efectuó la consignación de duplicados en la Colección del Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM.

MARCO GEOLÓGICO DE LA LOCALIDAD FOSILÍFERA PAPALUTLA

UBICACIÓN

La localidad se encuentra en el Km 30 de la carretera Huajuapán de León-Tonalá de Cárdenas, en el Municipio de Huajuapán de León, Oaxaca, la ciudad más importante de la región mixteca. La población más próxima a la localidad es Papalutla. El área estudiada queda comprendida entre las coordenadas 17°43'00" - 17°44'20"N y 97°52'50" - 97°55'00"W y tiene una extensión aproximada de 12 km² (Figura 1).

BOSQUEJO GEOLÓGICO

Las rocas portadoras pertenecen a una formación margosa no descrita, constituida por unos 120 m de limolitas calcáreas de color crema claro, que intemperiza a amarillento, intercaladas por lutitas calcáreas más oscuras, que también intemperizan a amarillo. La estratificación es en capas delgadas a medianas. El contacto

inferior de esta formación no aflora en el área; pero regionalmente puede decirse que esta unidad sobreyace de manera discordante al Grupo Tecocoyunca del Jurásico Medio y del Calloviano (Erben, 1956). El contacto superior no existe, ya que esta formación corona la secuencia mesozoica en el área.

Estructuralmente, esta unidad está afectada por plegamiento complejo, que define un anticlinorio de rumbo dominante N 40°W-S 40°E, con las capas inclinadas unos 30° al NE. Los fósiles acusan esta deformación. En las inmediaciones del área, se aprecia una falla extensa, probablemente inversa, con orientación similar y que puede seguirse en el terreno por unos 6 km.

EDAD, CORRELACIÓN E INTERPRETACIÓN AMBIENTAL

La posición estratigráfica de la unidad que se describe sugiere una edad jurásica tardía-cretácica temprana. Su contenido faunístico, particularmente sus amonitas (*Bochianites* sp., *Olcostephanus* sp., *Kilianella* sp., *Distoloceras laticostatum* Imlay, *Acanthodiscus* sp., *Leopoldia* sp. y *Pseudoosterella* sp.), ha permitido reducir este intervalo al Neocomiano (González-Arreola y Comas-Rodríguez, 1980, 1981).

En la región mixteca, esta unidad es correlacionable parcialmente con el grupo Sabinal (nombre informal, López-Ticha, 1969, *vide* López-Ramos, 1979, p. 92) en el área de Tlaxiaco, Oaxaca, unos 65 km al sur del área de Papalutla, ya que ocupa una posición estratigráfica semejante y sus amonitas indican una edad del Kimeridgiano al Hauteriviano temprano. También es correlacionable con la Formación Zapotitlán del Neocomiano del área de San Juan Raya, en el suroeste de Puebla (Alencáster, 1956; Calderón-García, 1956). Dado que no se describe en forma detallada la unidad que nos ocupa, es innecesario abundar en su correlación. Se considera que esta unidad representa un ambiente sedimentario marino cercano a la costa, con un influjo significativo de material terrígeno contemporáneo a la sedimentación calcárea, en aguas someras, bien oxigenadas relativamente. Los invertebrados son en su mayoría formas neríticas o neritobentónicas, lo cual es congruente con el modelo deposicional esbozado. Regionalmente, ésta y otras unidades de edad comparable atestiguan la transgresión marítima que ocurrió en la parte centromeridional de México hacia el fin del Jurásico y que, eventualmente, alcanzó una extensión enorme.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

REPTILIOFÁUNULA PAPALUTLA, NEOCOMIANO DE LA MIXTECA OAXAQUEÑA, SURESTE DE MÉXICO

En la localidad fosilífera se ha hecho el hallazgo de coníferas, gasterópodos, pelecípodos, amonitas, osteíctios y reptiles marinos. Está en proceso la descripción detallada de estos grupos. En esta ocasión se describe el material reptiliano, al que se designa formalmente como reptiliofáunula Papalutla. En la Tabla 1 se lista este material y los taxa identificados con base en él. Se procederá enseguida a su descripción y discusión.

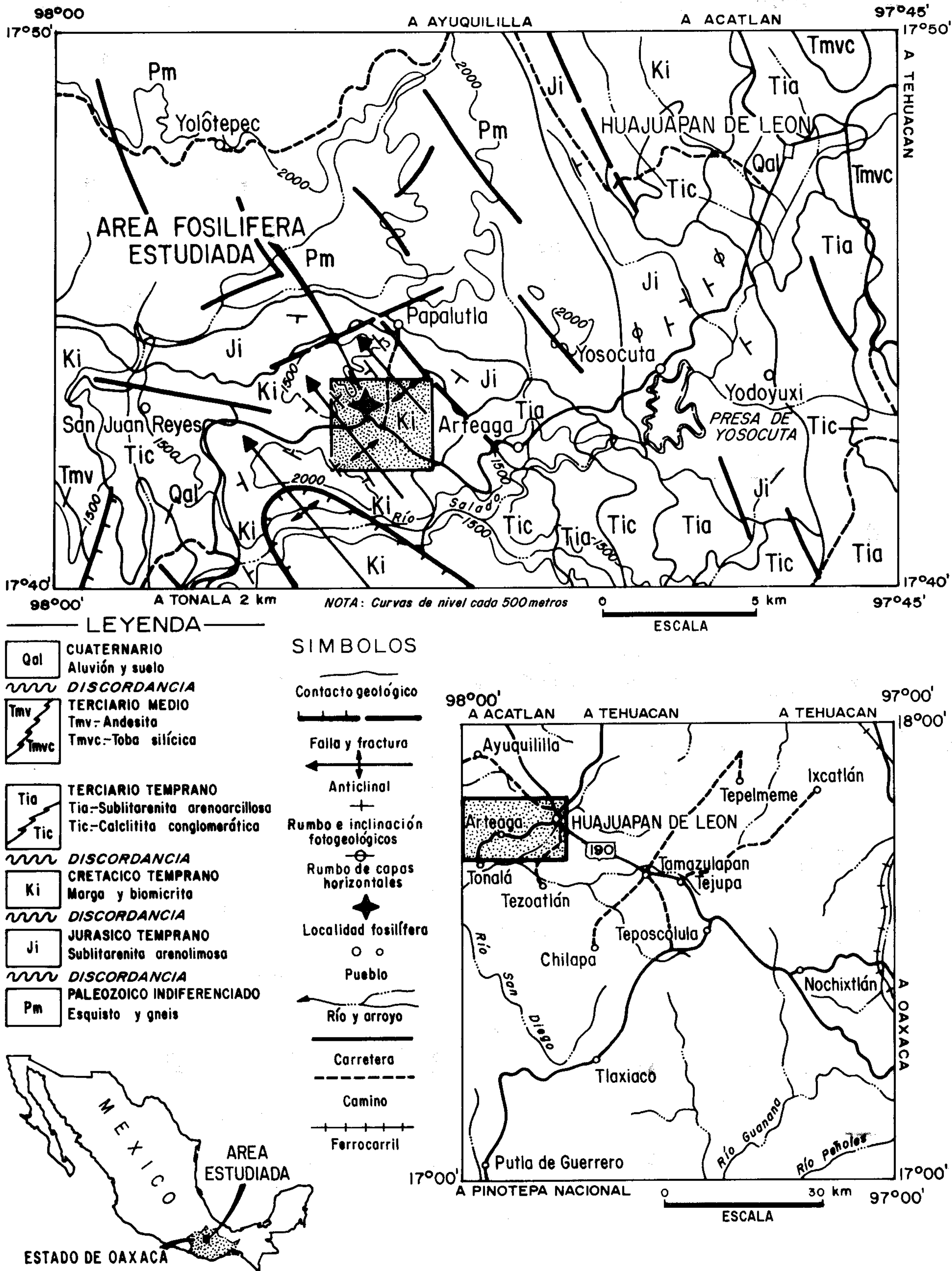


Figura 1.- Bosquejo geológico del área Huajuapán de León-San Marcos Arteaga, Oax., mostrando la ubicación de la localidad fosilífera. Modificado de INEGI, 1982.

Tabla 1.- Reptilofauna Papalutla, Neocomiano de la Mixteca Oaxaqueña, sureste de México.

| Taxon | Elemento esquelético |
|--|---|
| Clase Reptilia Subclase Archosauria Orden Crocodylia Suborden Mesosuchia Infraorden Thalattosuchia Fam., Gen. et sp. indet. | Tres vértebras dorsales (FCMGP, E-400, -404 y -407A)* y fragmentos costales asociados. |
| Subclase Sauropterygia Orden Plesiosauria Suborden Pliosauroida Familia Pliosauridae Gen. nov. aff. <i>Pliosaurus</i> s | Fragmento rostral (-407B)* y centro vertebral cervical (-403)* |

* El material está depositado en el Museo de Geología y Paleontología de la Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Autón. México.

Clase Reptilia Linnaeus, 1758
Subclase Archosauria Romer, 1933
Orden Crocodylia Gmelin, 1788
Suborden Mesosuchia Huxley, 1875
Infraorden Thalattosuchia Buffetaut, 1982
Fam., Gen. et sp. indet.
(Tabla 2, Figura 2, A)

Material referido. FCMGP, E-400, -404 y -407A, tres vértebras dorsales casi completas, encontradas por el grupo de trabajo del Profesor Oscar Comas-Rodríguez, en 1979, en el área de Papalutla (Figura 1). Las vértebras están articuladas y proceden de un solo individuo.

Descripción. Las vértebras están bien preservadas, son de tamaño mediano (Tabla 2) y configuración cuasi-anfiplana. Los centros muestran un gran estrechamiento transverso, de modo que su porción media tiene un diámetro de apenas un tercio del correspondiente al de las caras articulares intervertebrales, lo cual constituye un rasgo primario, que parece haberse acentuado un poco con la deformación postdeposicional que afectó a la unidad estratigráfica portadora. Esto puede apreciarse en el ejemplar FCMGP, E-407A, cuyas caras articulares intervertebrales muestran una desviación de unos 30° respecto al plano transversal; pero su porción media es apenas uno o dos milímetros más angosta que en las otras vértebras, que a su vez casi no acusan deformación algu-

na. Lateralmente, se aprecia la existencia de rugosidades paralelas orientadas anteroposteriormente, que se acentúan en las inmediaciones de las caras articulares intervertebrales. Éstas son ovoides, más altas que anchas (diámetro transverso: diámetro dorsoventral = 1:1.33, cf. Tabla 2) y reflejan la condición comprimida mencionada. Las superficies en sí son algo cóncavas, cuasianfiplanas y muestran poros de 1 a 2 mm de diámetro, dispuestos irregularmente.

El arco neural tiene una base amplia (Figura 2, A), que se extiende casi a todo lo largo del cuerpo vertebral, excepto por la escotadura asociada a la postzigapófisis. El canal neural, obliterado por sedimentos y comprimido por la deformación, tiene apenas un diámetro de 4 a 5 mm, según puede observarse en el ejemplar FCMGP, E-404, es decir, relativamente estrecho para una vértebra dorsal de Crocodylia (Romer, 1956, p. 257, fig. 130B; Buffetaut y Thierry, 1977, lám. 3, fig. 2a, 7, fig. 2b y 8, fig. 2). La apófisis neural no se preservó.

Los ejemplares FCMGP, E-400 y -404 conservan los procesos transversos (Figura 2, A); su porción basal es amplia anterodorsalmente y corresponde a unos dos tercios de la longitud del arco neural; sus bordes, anterior y posterior, nacen a la misma altura. Los procesos están dirigidos lateroventralmente, en un ángulo de unos 50-60° con el plano horizontal, probablemente a causa de la deformación postdeposicional ya mencionada; además, se aprecia una línea de fractura en la base de estos procesos, que debe estar relacionada con esta de-

Tabla 2.- Dimensiones de FCMGP, E-400, -404 y -407A, vértebras dorsales referidas a Thalattosuchia Fam., Gen. et sp. indet.

| Medidas* | E-407A | E-404 | E-400 |
|---|--------|-------|-------|
| Longitud anteroposterior del <i>centrum</i> | 51.0 | 57.0 | 58.0 |
| Diámetro dorsoventral del <i>centrum</i> ** | 42.0 | 43.0 | 44.0 |
| Diámetro transverso del <i>centrum</i> ** | 32.0 | 29.0 | 27.0 |
| Anchura transversa de la parte media del <i>centrum</i> | 10.0 | 13.0e | 10.0 |
| Longitud anteroposterior de la base del arco neural | 44.0e | 54.0 | 47.0 |

*En milímetros.

**Medido en la superficie articular intervertebral anterior.

e: Medida estimada porque la estructura está rota.

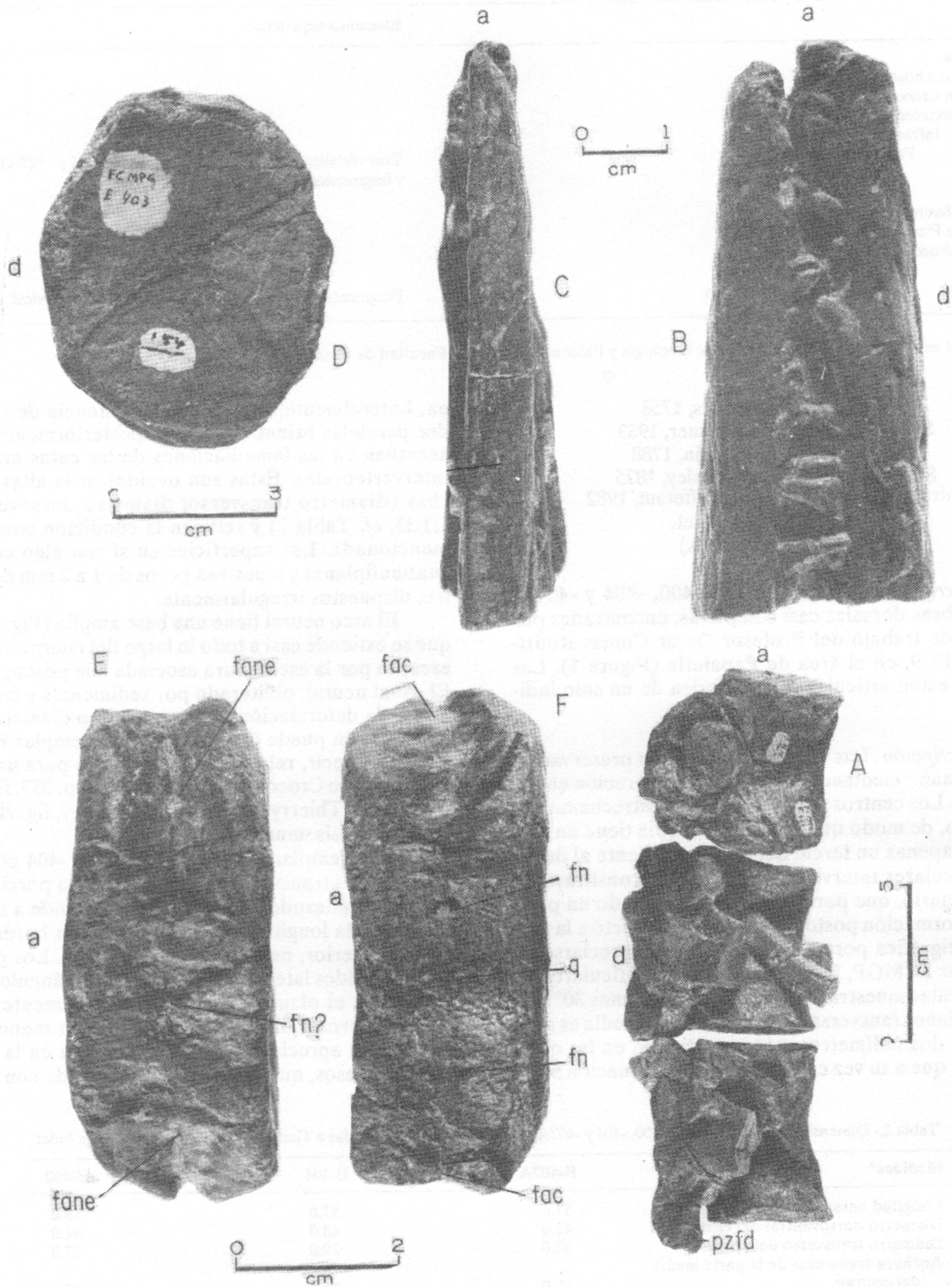


Figura 2.- Material esquelético principal de la reptilofauna Papalutla: (A) *cf. Metriorhynchidae* Gen. et sp. indet. (B-F) Gen. nov. aff. *Pliosaurus* sp. A, FCMGP, E-400, -404 y -407A, vértebras dorsales, vista lateral derecha. (B) E-407B, fragmento rostral, vista lateral izquierda. (C) *Idem*, vista ventral. (D) E-403, centro vertebral cervical, vista anterior. (E) *Idem*, vista dorsal. (F) *Idem*, vista ventral. Abreviaturas: a, anterior; d, dorsal; fac, faceta articular costal; fane, faceta articular del arco neural; fn, foramen nutricional; fn?, *idem*, dudoso; pzfd, postzigapófisis, faceta articular derecha; q, quilla ventral.

formación. La superficie dorsal es plana y la ventral es convexa moderadamente. Se desconoce la longitud total de estos procesos, ya que están rotos próximos a su base.

Las zigapófisis están bien desarrolladas; la posterior sobresale de la superficie intervertebral respectiva y está separada del cuerpo vertebral por una escotadura de unos 5 mm de profundidad y 2 mm de altura. Únicamente la vértebra FCMGP, E-404 muestra las facetas articulares conservadas; de ellas, la faceta derecha de la postzigapófisis está casi completa, es de contorno ovoide y su orientación es oblicua dorsoventral, convergente en ángulo muy agudo (de unos 15° restaurando la zigapófisis a su posición normal predeformada) con el plano sagital de la vértebra. Sólo parte de la faceta articular de la prezigapófisis se conserva; su orientación es similar a la mostrada por la faceta citada antes. Tal orientación de las facetas articulares indica que estas vértebras debieron tener un movimiento dorsoventral relativo, en tanto que el movimiento lateral (en el plano horizontal) debió estar muy restringido o no existir. Esta condición es propia de los cocodrilos marinos Teleosauridae y Metriorhynchidae, como lo han destacado Krebs (1962, 1965), Wincierz (1967) y Buffetaut y Thierry (1977).

Por último, sólo se observa la faceta capitular. Las vértebras FCMGP, E-400 y -404 muestran fragmentos costales asociados; esto también permite considerar que estas vértebras pertenecen a la región dorsal.

Discusión. La morfología de estas vértebras, particularmente su condición cuasianfiplana, compresión corporal acentuada, longitud anteroposterior del arco neural y en especial la posición oblicua (cuasivertical) de las facetas zigapofisiarias, indica que pertenecen a un mesosuquio del Infraorden Thalattosuchia (Romer, 1956, p. 256-258 y fig. 128B; Krebs, 1962, p. 5-8; 1965, p. 54-56; Buffetaut y Thierry, 1977, p. 161 y 169-170; Buffetaut, 1979, p. 79 *et seq.*). Este infraorden incluye a los cocodrilos marinos de las Familias Teleosauridae y Metriorhynchidae (Buffetaut, 1980, 1982); ambas difieren en su estructura craneal, pero son muy semejantes en la osteología vertebral, tanto que es imposible distinguirlas con base en vértebras aisladas (Buffetaut y Thierry, 1977, lám. 3 y fig. 2-3; lám. 7, fig. 2; lám. 8, fig. 2 y 3). La comparación directa de estas vértebras con material mesosuquiano alojado en la Colección Paleontológica del Texas Memorial Museum, en la Universidad de Texas en Austin, que hizo Comas-Rodríguez en 1980, comprobó el parecido del material oaxaqueño con las vértebras dorsales de los metriorrínquidos y en menor grado con las vértebras respectivas de los Teleosauridae. Esta observación fue corroborada por los doctores W. Langston y W. Sill, paleontólogos de ese museo. En el caso de las vértebras cervicales, la posición del proceso transversal es diferente en los teleosáuridos y metriorrínquidos (Michelin *et al.*, 1985, lám. 1, fig. 3), pero ello no ocurre en las vértebras dorsales. Por tanto, es imposible precisar a qué familia de talatosuquios deben referirse estas vértebras.

Los miembros de este infraorden eran cocodrilos marinos exclusivamente, piscívoros y buenos nadadores, que tal vez se alejaban bastante de la costa (Romer, 1956, p. 607; Krebs, 1962, p. 26; Buffetaut y Thierry,

1977, p. 170-172), constituyéndose en formas cuasipelágicas. De los teleosáuridos y metriorrínquidos, los segundos desarrollaron en mayor grado su adaptación a la vida marina (Olson, 1971, p. 351).

El alcance estratigráfico de la Familia Teleosauridae es Jurásico principalmente y sólo un género, *Heterosaurus*, llega al Cretácico Temprano (Romer, 1956, p. 601); el alcance de la Familia Metriorhynchidae se extiende desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico Temprano (Romer, 1956, p. 607, 1966, p. 368; Buffetaut, 1979, p. 90-91). La distribución geográfica de ambas familias es semejante, europea y subordinadamente sudamericana (Romer, *loc. cit.*; Buffetaut, *op. cit.*, p. 92 y 1982; Gasparini, 1980a, 1980b, 1985, cuadro 1, p. 28; Gasparini y Dellepe, 1976; Gasparini y Chong-Díaz, 1977; Gasparini *et al.*, 1983, etc.). Una distribución y alcance estratigráfico parecidos tienen los Pliosauridae; se encontró restos referibles a esta familia en la misma localidad que las vértebras, como se describe más adelante.

Recientemente, Gasparini (1980b) señaló la posibilidad de encontrar metriorrínquidos en la región del Caribe. El hallazgo de un talatosuquio del Neocomiano en el sureste de México, vale decir en una región geográfica -y presumiblemente también geológica- muy próxima a la caribeña, apoya esta hipótesis.

El registro que se discute es el más antiguo y meridional del Orden Crocodylia en México, así como el segundo para el Mesozoico; el primero procede del Cretácico Superior de Baja California Norte (Lillegraven, 1976), actualmente en estudio por el Dr. W. Langston Jr., ya mencionado. Finalmente, debe destacarse que el talatosuquio de Papalutla, Oaxaca, constituye el primer registro de este infraorden en América del Norte y Mesoamérica, hecho que lo reviste de gran importancia intrínseca.

Subclase Sauropterygia Owen, 1860
Orden Plesiosauria de Blainville, 1835
Familia Pliosauridae Seeley, 1877
Género *Pliosaurus* Owen, 1841
Gen. nov. aff. *Pliosaurus* sp.
(Tabla 3, Figuras 3-7).

Material referido. FCMGP, E-407B, fragmento rostral formado por la extremidad anterior de los premaxilares provistos de dientes y asociado a ellos el extremo anterior del dentario, también provisto de dientes; FCMGP, E-403, centro vertebral cervical. Ambos están asociados, por lo que se considera que proceden del mismo individuo.

DESCRIPCIÓN

Fragmento rostral. Este fragmento representa la parte terminal del hocico aguzado de un reptil marino; está formado por los premaxilares y el dentario izquierdo, asociados e incompletos. El ejemplar acusa compresión lateral (¿moderada?) que ha reducido sus dimensiones transversales; tiene una configuración de segmento cónico truncado y comprimido, que en vista lateral define un trapecoide con sus lados mayores (inferior y

Tabla 3.- Dimensiones de FCMGP, E-407B, fragmento rostral; y -403, centro vertebral cervical; ambos referidos a Gen. nov. aff. *Pliosaurus* sp.

| Elemento óseo | Medidas | mm |
|-------------------|--|-------------|
| Fragmento rostral | Longitud anteroposterior | 64.3 |
| | Altura dorsoventral anterior | 19.0 |
| | <i>Idem</i> posterior | 28.4 |
| | Altura premaxilar anterior | 13.9 |
| | <i>Idem</i> posterior | 19.1 |
| | Altura anterior del dentario | 6.8 |
| | <i>Idem</i> posterior | 11.5 |
| | Diámetro transverso anterior | 8.9 |
| | <i>Idem</i> posterior | 12.1 |
| | Longitud dental promedio | 8.5 |
| | Diámetro dental anteroposterior promedio | 3.0 |
| Centro vertebral | Longitud anteroposterior | 24.3 |
| | Diámetro dorsoventral | 55.7 |
| | Diámetro transverso | 69.2 |
| | Índice de longitud vertebral* | 38 |
| | Índices vertebrales** | 24, 225:288 |

Sensu* Brown, 1981, p. 269.*Sensu* Welles, 1962, nota al calce de la página de abreviaturas.

superior) convergentes anteriormente (Figura 2, B). En la superficie se aprecia rugosidades numerosas y poco prominentes, alineadas en forma paralela al eje anteroposterior. Se interpretó que este ejemplar está formado por los fragmentos premaxilares (fusionados y de mayor talla) y por el extremo distal del dentario izquierdo (*cf.* Romer, 1956, fig. 90, E y F).

Premaxilares. No se observa la sutura interpremaxilar debido a la fusión y/o compresión postdeposicional, la premaxilomaxilar no se conservó. El elemento derecho está mejor conservado que el izquierdo. Estos fragmentos conforman sectores tubulares, su extremidad anterior es roma y un 40% menor que la posterior, y con el borde superior define un ángulo de 12°; tanto este borde como el inferior son rectos. En el premaxilar izquierdo están presentes seis dientes (Figura 2, C) y sólo tres en el derecho.

Dentario (izquierdo). También tiene la configuración de un sector tubular (Figura 2, C); es dorsoventralmente menor que los premaxilares y anteriormente más agudo (Tabla 3). También los bordes oclusal (superior) y ventral (inferior) son rectos; el plano mesial corresponde a la superficie de sutura interpremaxilar; su mitad anterior está extensamente destruida, excepto en la extremidad misma.

Dentadura. El ejemplar conserva seis dientes en el premaxilar izquierdo, tres en el dentario y cuatro en el premaxilar derecho. Los dientes son desde homodontos hasta subisodontos, "caniniformes", moderadamente curvos, de sección ovoide y diámetro anteroposterior mayor. El eje longitudinal es oblicuo, dirigido anterodorsal o ventralmente; con el plano oclusal forma un ángulo de unos 50° (Figura 2, B); su borde anterior es un poco convexo y su borde posterior es algo cóncavo. La corona dental tiene de 8 a 12 mm de longitud, siendo, por comparación, pequeña (*cf.* Tarlo, 1960, lám. 26 y 28);

su superficie está ornamentada con estrías finas longitudinales, que se extienden desde la base hasta el ápice; también se encuentra minifracturas longitudinales, rellenas de un material rojizo-amarillento (óxido ferroso?); el ápice no muestra desgaste.

Los dientes están implantados en alvéolos ovoides, de profundidad comparable o ligeramente menor que la longitud de la corona. El diámetro anteroposterior es de 3.0 mm en promedio y está separado del siguiente alvéolo por un espacio interalveolar de unos 9.0 mm, esto es, tres veces mayor que el diámetro alveolar citado. Este espaciamiento permite que los dientes inferiores y superiores puedan ocluir sin estorbarse durante la fase de aducción masticatoria, a pesar de su orientación oblicua y explica por qué los ápices no tienen desgaste. La oclusión es tal que los dientes superiores (premaxilares) preceden a los inferiores (mandibulares).

Los dientes presentes son: del I al VI, premaxilares izquierdos; II, III y V, premaxilares derechos; y del III al VI, dentarios izquierdos. En el extremo anterior se observa que el diente I premaxilar precede en la oclusión al I dentario; la misma relación se aprecia en los otros dientes. En consecuencia la oclusión muestra una correspondencia de uno a uno entre los dientes superiores e inferiores. Este aparato dentario es bastante diferente del observado en los plesiosaurioides (*cf.* Tarlo, 1959b; Persson, 1960a y b, y 1963; Welles, 1962; Brown, 1981, etc.), y se interpreta como una especialización.

Con relación al funcionamiento de este aparato puede decirse que, por la configuración tubular de la proyección rostral, lo delicado de la dentadura y la modalidad peculiar de orientación y oclusión dentaria, es poco probable que hubiese podido soportar esfuerzos tensionales y/o compresivos intensos, tales como los requeridos para capturar y abatir presas de gran talla; consecuentemente, se interpreta que este aparato era más bien un mecanismo de inmovilización de presas de talla pequeña, relativamente ágiles, como pudieron haber sido peces o amonitas. Este punto se discute con mayor

amplitud en el apartado de consideraciones paleoecológicas.

Centro vertebral. Es levemente anficélico, de talla más bien pequeña (Tabla 3), equiparable, en términos absolutos, al de las vértebras cervicales pectorales y dorsales de *Cryptoclidus* (Brown, 1981, p. 266-267) o al de las cervicales de *Pliosaurus* (Tarlo, 1960, p. 154, lám. 21 y 23). Sus proporciones alométricas indican que este centro es anteroposteriormente corto, ya que su longitud es inferior a la mitad de su altura y apenas algo mayor que un tercio de su anchura, como lo evidencian sus índices vertebrales: 24, 225:288 (Tabla 4). El significado anatómico de este hecho se discute más adelante.

La cara anterior es ovoide (Figura 2, D), levemente cóncava, muestra rugosidades arregladas de manera radial y su diámetro dorsoventral corresponde al 83% del diámetro transversal; en el centro tiene un foramen notocordal diminuto; en su borde dorsal y porción adyacente, posee un cojinete articular apenas marcado; el borde ventral está roto. La cara posterior es semejante, pero, en lugar de cojinete, se aprecia una depresión levisima, caracterizada por la presencia de numerosos poros.

Lateralmente, el centro vertebral tiene una longitud uniforme, que corresponde a un índice de longitud vertebral (Brown, 1981, p. 269) de 38. Se aprecia también la existencia de dos depresiones de forma ovoide y tamaño desigual; la menor es dorsolateral (Figura 2, E, fane) y la mayor es ventrolateral (Figura 2, F, fac); están conectadas por un surco medio y configuradas por un reborde en forma de 8, cuyo istmo está biselado hacia las caras anterior y posterior; estas depresiones tienen una superficie rugosa de manera irregular. Se interpreta que las dorsales corresponden a las facetas articulares del arco neural; la ausencia de éste denota que aún no estaba fusionado y que, en consecuencia, el animal debió ser juvenil; el tamaño del centro vertebral, pequeño relativamente, concordaría con esta interpretación. Por otro lado, las depresiones ventrales corresponden a las facetas costales; por tanto, las costillas debieron ser uncapitadas, provistas de un *capitulum* relativamente grande. En el dorso (Figura 2, E), el rasgo más notorio es el piso del canal neural, más bien amplio, en cuya parte media se aprecia un foramen (¿nutricio?). Ventralmente (Figura 2, F), están presentes los dos forámenes nutricios, situados cerca de la línea media; en ella, se distingue una quilla marcada apenas por una prominencia anteroposterior modesta. La porción superficial anteroderecha de esta cara está rota.

En los plesiosaurios existen cinco clases de vértebras: cervicales, pectorales, dorsales, sacras y caudales. De ellas, las dorsales, sacras y caudales tienen una morfología característica, que se refleja en los *centra*. Las cervicales y pectorales, por el contrario, son menos distintivas y sus centros aislados son más difíciles de identificar, particularmente si se trata de ejemplares juveniles donde los arcos neurales y las costillas aún no se han fusionado (cf. Brown, 1981, p. 267-270). Sin embargo, tomando en cuenta que las vértebras cervicales tienen las costillas articuladas —fusionadas en los adultos— solamente con los *centra* (como lo determinó Seeley,

1877, p. 545); que la quilla ventral está desarrollada pobremente (Welles, 1962, p. 23; Brown *op. cit.*); que los forámenes nutricios (ventrales) están cerca, relativamente, de la línea media, como lo señaló originalmente Van Beneden (1882, p. 11) y ha sido confirmado por otros autores (cf. Welles, *op. cit.*, p. 23; Brown, *op. cit.*, p. 268); y que tienen un índice de longitud vertebral de alrededor de 40 (Brown, *op. cit.*, p. 269), esto es, correspondiente a vértebras desde cortas hasta moderadamente largas, se considera que el ejemplar de Papalutla es, con toda probabilidad, una vértebra cervical, en particular una anterior. Esto se corrobora comparando la osteología de este ejemplar con descripciones e ilustraciones publicadas de este elemento óseo (Romer, 1956, p. 250, fig. 122; Tarlo, 1959a, p. 286 *et seq.*, lám. 51-52; 1959b, p. 41 *et seq.*; 1960, p. 154-155 *et mul. loc.*, lám. 20-26; Halstead, 1971, p. 567-568).

DISCUSIÓN

A. ASPECTOS SISTEMÁTICOS

El fragmento rostral indica un hocico aguzado y, concomitantemente, de un cráneo alargado. Entre los reptiles marinos, los Mosasauria, Ichthyosauria y Plesiosauria Pliosauroida poseen este tipo de cráneo. En los Mosasauria, como se ejemplifica en *Clidastes platecarpus*, *Tylosaurus* y *Mosasaurus* (Williston, 1898), el hocico está formado principalmente por los maxilares, siendo los premaxilares muy cortos y portando solamente dos dientes, que son cónicos, cortos relativamente, curvos y de base amplia (Williston, *op. cit.*, lám. X - XXV). Ello es muy diferente a lo que se observa en el material de Papalutla; además, en los Mosasauria, las vértebras son procélicas (Williston, *op. cit.*; Romer, 1956, p. 560).

En los Ichthyosauria el hocico está formado por los premaxilares y maxilares muy alargados (Romer, 1948, fig. 1; 1956, p. 160 *et seq.*), provistos de dientes cónicos cortos, separados por espacios interdentes pequeños y dirigidos verticalmente; por otro lado, las vértebras son anficélicas (Romer, 1956, p. 648). También ello es muy diferente a lo observado en el material de Papalutla; por tanto, tal material no puede asignarse a los Mosasauria ni a los Ichthyosauria.

En los Pliosauroida, el cráneo alargado tiene un hocico aguzado, formado por los premaxilares y dentarios, provistos de dientes "caniniformes" insertados en alvéolos, con corona estriada, oblicuos y moderada a fuertemente robustos. Asimismo, sus centros vertebrales cervicales son discoides (longitud anteroposterior menor que los diámetros dorsoventral y transversal) y levemente anficélicos (cf. Romer, 1956, p. 170-173 y 212-213; Tarlo, 1960, p. 148-152; Welles, 1962, p. 4; Brown, 1981, p. 341). Considerando que estas características anatómicas están presentes en los ejemplares descritos, se deduce que se refieren taxonómicamente a esta superfamilia y por extensión a la Familia Pliosauridae, única de esta superfamilia (Brown, *loc. cit.*).

La sistemática de los Plesiosauria, en general, y de los Pliosauria, en particular, ha estado sujeta a interpretaciones diversas —a veces contradictorias— ocasionando que la concepción de los géneros, su arreglo y

Tabla 4.- Índices vertebrales (*sensu* Welles, 1962) de Pliosauridae jurásicos y cretácicos.

| Edad | Taxon | F | V | Índices | |
|--|--|---|--------------|----------------------------|--------------|
| Jurásico Kimeridgiano | <i>Pliosaurus brachydeirus</i> | (01) | CA | 40, 187:220 | |
| | | | CA | 40, 207:225 | |
| | | | CA | 42, 202:219 | |
| | | | CP | 46, 195:239 | |
| | | | CP | 48, 172:214 | |
| | <i>Pliosaurus brachyspondylus</i> <i>Stretosaurus macromerus</i> | (02) (03) | CP | 28, 178:207 | |
| | | | CA | 31, 219:228 | |
| | | | | | |
| | Oxfordiano | <i>Pliosaurus andrewsi</i> <i>Liopleurodon pachydeirus</i> | (04) (05) | CA | 26, 230?:261 |
| | | | | CX | 45, 193:213 |
| CX | | | | 47, 187:210 | |
| <i>Liopleurodon ferox</i> <i>Peloneustes philarcus</i> <i>Simolestes vorax</i> | | (06) (07) (08) | CA | 49, 197:222 | |
| | | | CA | 33, 226:224 | |
| | | | CA | 20, 200:190 | |
| Cretácico Neocomiano | <i>Peyerus capensis</i> <i>Leptocleidus superstes</i> | (09) (10) | CA | 24, 208:250 | |
| | | | CA | 25, 124:144 | |
| Cretácico Neocomiano | <i>Dolichorhyncops valdensis</i> (= <i>Cimoliasaurus valdensis</i> = <i>Plesiosaurus valdensis</i>) Gen. nov. aff. <i>Pliosaurus</i> sp. | (11) (12) | CA | 25, 120:152 | |
| | | | CP | 25?, 146:156 | |
| | | | CX | 23, 140:152 | |
| | | | CA | 24, 225:288 | |
| Aptiano | <i>Dolichorhyncops leucospopelus</i> (= <i>Cimoliasaurus leucoscopelus</i>) | (13) | CA | 25, 125:150 | |
| Cenomaniano | <i>Polycotylus ichthyospondylus</i> <i>Dolichorhyncops cantabrigiensis</i> (= <i>Cimoliasaurus cantabrigiensis</i>) | (14) (15) | CP | 39, 118:123 | |
| | | | CP | 39, 88:105 | |
| Santoniano | <i>Dolichorhyncops osborni</i> | (16) | CA | 28, 107:125 | |
| | | | CM | 51, 117:130 | |
| | | | CP | 26, 146:172 | |
| Cretácico Indiferenciado | <i>Dolichorhyncopinae</i> gen. indet. (= <i>Pliosaurus chilensis</i>) | (17) | CP | 49, 136:265* | |
| | | | | 40, 138:273** | |
| | | | | | |
| | <i>Dolichorhyncops andium</i> (= <i>Cimoliasaurus andium</i>) | (18) | CP | 48, 115:200 70, 150:216 | |

F, fuente del dato, *i. e.*, referencia bibliográfica; V, vértebra cervical; CA, cervical anterior; CP, cervical posterior; CX, cervical no precisada; CM, cervical media. *Dato numérico proporcionado por Gay, 1848. **Dato calculado por Welles, 1962, a partir de la ilustración original de Gay, *op. cit.*

Referencias Bibliográficas: (01), Tarlo, 1960, p. 154; (02), *Idem*, lám. 21, fig. 1-1a; (03), *Idem*, lám. 22, fig. 1-1a; (04), *Idem*, lám. 23, fig. 3-3a; (05), *Idem*, p. 168; (06), *Idem*, lám. 24, fig. 1-1a; (07), *Idem*, lám. 26, fig. 1-1a; (08), *Idem*, fig. 1-2; (09), Welles, 1962, p. 41; (10), *Idem*, tabla 6; (11), *Idem*, p. 40; (12), Ferrusquía-Villafranca y Comas-Rodríguez, este artículo; (13), Welles, 1962, p. 46; (14), *Idem*, p. 52; (15), *Idem*, p. 49; (16), *Idem*, tabla 6; (17), Gay, 1848, *fide* Welles, 1962, p. 11-12; (18), Welles, 1962, p. 12.

el contenido de las categorías supragenéricas, sean muy diferentes (*cf.* Welles, 1943, 1962; Romer, 1956, 1966; Tarlo, 1960; Persson, 1963; Novozhilov, 1964; Brown, 1981; etc.). En general, existe acuerdo en el reconocimiento de dos linajes, a los que se ha dado categoría de superfamilias: Plesiosauroidea (cráneo corto y cuello largo) y Pliosauroida (cráneo largo y cuello corto). Brown (*op. cit.*, p. 335) en la revisión de la filogenia y la sistemática de los Plesiosauria, siguiendo a Welles (1943), enumeró 38 características morfológicas, las agrupó en cuatro categorías [(sic) A, B, C y D], discutió su utilidad sistemática y concluyó que los 15 caracteres

de la categoría D eran los más adecuados. Su argumentación es convincente y se adopta su orden sistemático. Brown (*op. cit.*, p. 341) consideró que la Superfamilia Pliosauroida incluye solamente a una Familia, la Pliosauridae (Seeley, 1877), que diagnosticó como sigue:

"Plesiosauria with relatively large skulls; premaxillae bear 5 pairs of teeth; mandibular symphysis long, extending back between several pairs of alveoli which bear enlarged teeth; teeth broad and strong and frequently show wear on their tips; teeth ornamented with longitudinal ridges and may also be keeled; ...; cervical ribs double headed in Jurassic forms, becoming single headed in Cretaceous forms..."

Integran a esta familia (Brown, *loc. cit.*) los géneros

siguientes, ordenados geocronológicamente: Jurásico Temprano: *Archaeonectrus* Novozhilov, 1964; *Eretmosaurus* Seeley, 1874; *Eurycleidus* Andrews, 1922; *Eury-saurus* Gaudry, 1878; *Macroplata* Swinton, 1930; y *Rhomaleosaurus* Seeley, 1874. Jurásico Tardío: *Liopleurodon* Sauvage, 1873; *Megalnesaurus* Knight, 1898; *Peloneustes* Lydekker, 1889; *Pliosaurus* Owen, 1841; *Simolestes* Andrews, 1909; *Stretosaurus* Tarlo, 1959b; y *Strongylokrotaphus* Novozhilov, 1964. Cretácico Temprano: *Kronosaurus* Longman, 1924; *Leptocleidus* Andrews, 1922; y *Peyerus* Stromer, 1935. Cretácico Tardío: *Brachauchenius* Williston, 1903; *Dolichorhynchops* Williston, 1902; y *Polyptychodon* Owen, 1841. N. B. Debe señalarse, que los géneros cretácicos tardíos listados por Romer (1956, p. 667: *Polycotylus* Cope, 1869; *Trinacromerum* Cragin, 1888; *Brimosaurus* Leidy, 1854; *Cimoliasaurus* Leidy, 1851; *Discosaurus* Leidy, 1852; *Embaphias* Cope, 1894; *Piptomerus* Cope, 1887; *Piratosaurus* Leidy, 1865; y *Taphrosaurus* Cope, 1870) fueron considerados inválidos, siguiendo a Welles (1962), por encontrarse en alguno de los casos siguientes: estar basados en material no diagnóstico, ser sinónimos junior de géneros válidos, tener una descripción inadecuada o una identificación errónea.

La nómina de pliosáuridos descritos válidamente incluye, pues, 20 géneros: seis del Jurásico Temprano, ocho del Jurásico Tardío, tres del Cretácico Temprano y tres del Cretácico Tardío. Procede ahora decidir si el material de Papalutla puede asignarse, confiablemente, a alguno de tales géneros.

De los 15 caracteres considerados como de mayor importancia taxonómica por Brown (1981, p. 327-338), están presentes cinco en el fragmento rostral (forma dentaria, sínfisis mandibular, número de pares dentales premaxilares y dientes "caniniformes") y tres en el centro vertebral (relaciones alométricas, ausencia de reborde lateral y configuración de las caras intervertebrales). Asimismo, puede inferirse que las costillas articuladas a este centro eran uncapitadas, ya que se observa una sola faceta articular a cada lado de este elemento. La evaluación de estos caracteres requiere decidir si el ejemplar representa una forma juvenil o una adulta, ya que el desarrollo ontogenético hace variar algunos rasgos anatómicos. Por ejemplo, el tamaño pequeño relativamente, en el caso que nos ocupa, indicaría que se trata de una forma adulta pequeña realmente o de una forma juvenil. El fragmento rostral no proporciona información, pero el centro vertebral sí. En las vértebras pectorales de algunos plesiosaurios adultos el arco neural y las costillas están fusionados (Brown, 1981, p. 267); de manera análoga, el ejemplar de Papalutla, al no mostrar evidencias de la fusión, podría interpretarse como una probable forma juvenil y tentativamente así se le considera aquí.

La combinación de caracteres y el tamaño observados en los ejemplares de Papalutla corresponden más a los géneros jurásicos tardíos que a los otros; empero, no se ajusta a ninguno (Tarlo, 1959c, 1960; Welles, 1962). Tal es el caso de la sínfisis corta relativamente de *Stretosaurus*, *Liopleurodon* y *Simolestes*, que contrasta con la sínfisis larga de FCMGP, E-407B, que en esto se parece más a la de *Pliosaurus* y *Peloneustes*. La configuración, sección transversal y ornamentación de los dientes de este ejem-

plar difieren de las que tienen *Pliosaurus* y *Peloneustes*. Las proporciones alométricas del ejemplar de Papalutla (Tabla 4) semejan más a las de *Pliosaurus*, pero, en conjunto, indican que este centro vertebral es significativamente más corto (menos largo anteroposteriormente) que en los pliosaurios comparados. La configuración del centro estudiado, en especial la presencia de una sola faceta articular costal de cada lado, es propia de los géneros cretácicos, y en ello difiere también de *Pliosaurus* y los demás géneros jurásicos tardíos. Una comparación con los pliosáuridos cretácicos indica lo siguiente:

Kronosaurus es una forma de gran talla, de tres a cuatro veces mayor que la de FCMGP, E-407B, que difiere también en otros rasgos anatómicos de este ejemplar (Longman, 1924). *Leptocleidus* tiene vértebras cervicales de tamaño comparable al del ejemplar estudiado, pero de proporciones muy diferentes (Tabla 4) y mucho más anficélicas (Andrews, 1922, p. 285, lám. 14). *Peyerus* tiene el cráneo corto, incluyendo el premaxiliar, y las vértebras cervicales anficélicas fuertemente, provistas de un canal neural más angosto y de proporciones muy distintas (Tabla 4) a las de FCMGP, E-407B (Stromer, 1935, p. 44). *Brachauchenius* tiene cráneo corto y vértebras cervicales sin quilla ventral ni forámenes ventrales nutricios (Williston, 1903), por lo que difiere del ejemplar de Papalutla. *Polyptychodon* está basado en dientes aislados, de forma diferente y mayor tamaño que el de FCMGP, E-402 (Owen, 1841; Schardt, 1910, p. 355). Por último, *Dolichorhynchops* (de historia nomenclatorial compleja, Welles, 1962, p. 62) tiene vértebras cervicales muy anficélicas, provistas de una prominencia central en las caras intervertebrales y sus proporciones alométricas (Tabla 4) son muy distintas a las de FCMGP, E-407B.

Puede concluirse, entonces, que a pesar de que el fragmento rostral y el centro vertebral procedentes de Papalutla muestran en conjunto rasgos anatómicos suficientes para ser — por lo menos en teoría — referidos confiablemente a alguno de los géneros pliosáuridos descritos, aunque acusan cierto parecido con elementos óseos de *Pliosaurus*, en rigor a ninguno corresponden y con toda probabilidad representan a un género no descrito, entre cuyos caracteres principales están: la presencia de dientes separados por espacios interalveolares amplios (de longitud unas tres veces mayor que el diámetro alveolar anteroposterior); dientes "caniniformes", orientados oblicuamente, dotados de una ornamentación formada por estrías finas y numerosas que se extienden hasta el ápice de la corona; y vértebras cervicales anficélicas levemente, muy cortas anteroposteriormente, con un surco lateral que conecta a las facetas articulares del arco neural con la costilla.

Sin embargo, considerando que la validación del género implicaría disponer de ejemplares mucho más completos (Welles, 1962, p. 2), que la literatura pertinente está repleta de taxa basados en material no diagnóstico y no deseando incrementar la larga lista de *nomen vana* (Simpson, 1945, p. 30 y 1948, p. 31) con un género y especie nuevos con fundamento deficiente, creemos que los ejemplares FCMGP, E-403 y -407B deben referirse formalmente como *Pliosauridae* Genus novum affinis *Pliosaurus* sp.

B. ALCANCE ESTRATIGRÁFICO, EDAD Y DISTRIBUCIÓN

La Familia Pliosauridae tiene un alcance estratigráfico que se extiende desde el Jurásico hasta el Cretácico, pero muestra su diversidad máxima en el Jurásico Tardío (Tarlo, 1959b; Brown, 1981, p. 340). La morfología de los ejemplares oaxaqueños (principalmente el aparato dentario especializado y el centro cervical muy corto, provisto de un solo par de facetas costales) sugiere más bien una edad cretácica que jurásica. Ello concuerda con la edad neocomiana determinada con base en la amonitofauna acompañante (González-Arreola y Comas-Rodríguez, 1980, 1981), y es la que se le asigna en esta investigación.

La distribución geográfica de los pliosáuridos cretácicos tempranos incluye Australia (Longman, 1924; Persson, 1960b, 1963), Sudáfrica (Andrews, 1922; Stromer, 1935), México (Wieland, 1910, registro dudoso) y Europa (Lydekker, 1889; Andrews, 1922; Linder, 1913; y Schardt, 1910, entre otros). El género *Pliosaurus*, al que más se parece el material de Papalutla, tiene una distribución europea durante el Jurásico Tardío (Tarlo, 1960); para el Cretácico Temprano sólo se conoce registros dudosos en América del Sur (que fueron descartados por Welles, 1962) y en Asia Oriental (Romer, 1966, p. 371). Se menciona la presencia de un "pliosaurio" en el Aptiano de Boyacá, Colombia (Acosta, Huertas y Ruiz, 1979, *fide* Gasparini *in lit.*, septiembre, 1986); no se dispone de información para evaluar este reporte aun cuando cabe destacar que Welles (*op. cit.*) describe al plesiosaurioideo *Alzadasaurus colombiensis* del Aptiano de la misma área.

Mención aparte merece el registro de un posible pliosaurio del Cretácico Temprano de la Mixteca Oaxaqueña: *Plesiosaurus (Polyptychodon?) mexicanus* (Wieland, 1910). El material procede de una formación caliza no descrita, con amonitas neocomianas, en una localidad cercana a Tlaxiaco, unos 60 km al S24°E de Papalutla (Figura 1), que es la localidad del pliosáurido que se reporta en el presente estudio. Wieland (*op. cit.*) no indica dónde se depositó el material, pero es probable que esté en la Universidad de Yale, en la que él era profesor y donde se aloja gran parte de la colección de plantas jurásicas mixtecas que describió (Wieland, 1914). El fósil es un fragmento rostral apical con cinco dientes superiores y otros tantos inferiores que miden 20 mm (o un poco más) de longitud y de 7 a 9 mm de diámetro basal; ambos muestran en la corona la estriación ornamental característica de los Pliosauridae. No se observa en la ilustración, ni se describe en el texto, otros rasgos anatómicos. En comparación con el ejemplar de Papalutla, puede señalarse tan solo que éste es, a juzgar por el tamaño de los dientes, menor que el ejemplar de Wieland, con el que sólo tiene en común la estriación de la corona.

Fundadamente, Welles (1962, p. 41) consideró a *Plesiosaurus (Polyptychodon?) mexicanus* como un *nomen vanum*; coincidimos con esta evaluación taxonómica, ya que Wieland (*op. cit.*) no proporcionó información suficiente para diagnosticar esta especie ni documentó su afiliación genérica. Sólo puede reiterarse que la ornamentación dental sugiere un Pliosauridae tal como se concibe a esta familia en la actualidad (Brown, 1981, p. 341).

El análisis breve de la distribución geográfica de los pliosaurios en el Cretácico Temprano muestra que *Gen. nov. aff. Pliosaurus sp.* parece constituir el primer registro cierto de la Familia Pliosauridae, no sólo de México o Mesoamérica, sino de todo el continente americano. Este hecho en sí le confiere gran importancia

C. CONSIDERACIONES ECOLÓGICAS

Los Pliosauridae eran plesiosaurios de cuello corto, asociado correlativamente a un cráneo grande y alargado (Watson, 1924; Welles, 1943; Romer, 1956; etc.); la delicada proyección rostral representada por FCMGP, E-402 indica que el portador debió tener un hocico muy aguzado, provisto de un aparato dentario apropiado para la inmovilización de presas pequeñas, más que para la captura y abatimiento de presas grandes; peces y cefalópodos de talla pequeña podrían haber sido tales presas. La depredación de mosasaurios sobre amonitas (Kurtén, 1968, p. 160) apoya parcialmente esta hipótesis.

SIGNIFICACIÓN BIOGEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA DE LA REPTILIOFÁUNULA PAPALUTLA

Los Thalattosuchia y Pliosauridae tuvieron su diversidad mayor durante el intervalo Jurásico Tardío-Cretácico Temprano. Como ya se señaló, su distribución incluye Europa y América del Sur y en el caso de los pliosáuridos cretácicos tempranos debe agregarse Australia, Sudáfrica y con duda a Asia Oriental. Esta distribución indica afinidades paleobiogeográficas con los Dominios del Tethys y Templado Sur (Kauffman, 1973), lo cual resulta peculiar. La presencia de un talatosuquio y un pliosáurido en el sureste de México es congruente con este patrón de distribución. Asimismo, los moluscos de esta región muestran una distribución semejante en el intervalo mencionado (Alencáster, 1956, 1963, 1982, 1984). Westermann (1983, 1984) señaló que las amonitas del Jurásico Medio de Oaxaca muestran un patrón de distribución similar y consideró que la vinculación biogeográfica entre la Provincia Mediterránea del Dominio Tethys y la Provincia Andina del Dominio Templado Sur se dio a través del "Corredor Hispánico". Ello concuerda, de manera parcial, con la "Vía Atlántica Central", postulada por Hallam (1983) para explicar la afinidad biogeográfica de los bivalvos y otros moluscos jurásicos tempranos y medios de Europa occidental, Norteamérica suroccidental y Los Andes australes. Alternativamente, Leanza (1980) interpretó que las estrechas afinidades biogeográficas entre las amonitofaunas de México, Argentina, Madagascar e India evidencian que la vinculación se estableció a través del Pacífico.

Por su parte, Gasparini (1985, p. 30) supuso que la vinculación biogeográfica entre los reptiles marinos jurásicos tempranos y medios de Europa, Norteamérica occidental y Sudamérica pudo haberse dado a través de una ruta caribeña, que probablemente continuó de manera intermitente durante el Jurásico Tardío, aunque en ese entonces existían ya otras vías de dispersión. La presencia del talatosuquio y del pliosáurido en el sureste de México durante el Neocomiano, podrían sugerir que tal vía continuó existiendo por lo menos hasta el Cretácico Temprano; más aún, la distribución y afinidades biogeo-

gráficas de las amonitas y otros moluscos del Jurásico Tardío-Cretácico Temprano de México suroriental, podrían también interpretarse de manera parecida. Por último, la existencia del marco geográfico apropiado para desarrollar las afinidades paleobiogeográficas que plantea esta hipótesis, puede inferirse sin dificultad a partir de la información paleogeográfica disponible (Habicht, 1979, mapa desplegable 9; Tarling, 1980; Smith *et al.*, 1981, mapas 29-40; etc.). Empero, la configuración precisa de este marco quedaría abierta a cuestionamiento, no sólo por la diversidad de las bases paleogeográficas empleadas, sino por la escasez de la información geológica y paleontológica pertinente disponible para Mesoamérica.

Lo anterior obliga a ser cauteloso, sobre todo si se considera que en la actualidad se discute la posibilidad de que la mitad meridional de México esté constituida por distintos terrenos tectonoestratigráficos (Campa-Uranga y Coney, 1981; Campa-Uranga y Flores-López, 1981) que habrían convergido y yuxtapuesto de manera compleja espacial y temporalmente. De ser este el caso, la evolución geológica del sureste de México y del resto de Mesoamérica sería mucho más complicada y difícil de comprender.

La información paleontológica como la que se discute en este trabajo, en consonancia con datos geológicos y geofísicos pertinentes, contribuye a establecer criterios objetivos de aloctonía/autoctonía, de fechamiento geocronológico y de desplazamiento geográfico de los terrenos involucrados. Asimismo, esta información proporciona restricciones objetivas que deben satisfacer los modelos de evolución geológica y tectónica regional para que puedan considerarse como válidos. En fin, se requiere una base factual geológico-paleontológico-geofísica mucho mayor que la disponible actualmente para superar el nivel hipotético de solución del problema que plantea la evolución geológica de Mesoamérica.

SUMARIO Y CONCLUSIONES

1. Se describe brevemente la geología de la localidad Papalutla, que se encuentra en el Km 30 de la Carretera Huajuapán de León-Tonalá de Cárdenas, en la Mixteca Oaxaqueña. Las rocas portadoras pertenecen a una formación margosa no descrita que consiste en lutitas y limolitas calcáreas plegadas de manera compleja, definiendo un anticlinorio de rumbo NW-SE; sobreyacen discordantemente al Grupo Tecocoyunca del Jurásico Medio y el Calloviano y culminan la secuencia mesozoica local. Se interpreta que esta formación representa sedimentación calcárea en un ambiente marino, somero, próximo a la costa y que recibía un aporte terrígeno coetáneo.

2. En esta localidad se hizo el descubrimiento de coníferas, gasterópodos, pelecípodos, amonitas, osteícitos y reptiles marinos. Con base en las amonitas, se determinó la edad neocomiana de esta formación y de la paleobiota asociada. Los reptiles fueron descritos formalmente como la reptiliofáunula Papalutla, que incluye taxa referibles a las Ordenes Crocodylia y Plesiosauria.

3. El cocodrilo resultó ser *Thalattosuchia* Gen. et

sp. indet., de hábitos marinos estrictos; es el primer hallazgo de este Infraorden en Mesoamérica y el más antiguo y meridional del Orden Crocodylia en México.

4. El plesiosaurio es un Gen. nov. aff. *Pliosaurus* sp., también de hábitos marinos estrictos, probable depredador de peces y amonitas, cuya morfología y desarrollo evolutivo indican una edad cretácica temprana, congruente con la determinación geocronológica obtenida de los amonitas; éste parece ser el primer registro cierto de la Familia Pliosauridae para el Cretácico Temprano del continente americano.

5. Las afinidades paleobiogeográficas de estos reptiles involucran tanto al Dominio del Tethys como al Templado Sur, y tienen correspondencia con las afinidades que muestran algunos amonitas jurásicas tardías y otros moluscos marinos de esta edad y del Cretácico Temprano presentes en Europa, Sudamérica y México suroriental. Ello parece sugerir que había una vinculación biogeográfica entre estas regiones, que incluía probablemente a una ruta caribeña, y que debió existir por lo menos durante este intervalo.

6. Es necesario incrementar drásticamente la base factual geológico-paleontológico-geofísica disponible al presente, para trascender el nivel hipotético de solución al problema de la evolución geológica de Mesoamérica, de la cual la mitad meridional de México forma parte. Estudios como el presente contribuyen significativamente a incrementar esta base.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a las siguientes personas: doctores Wann Langston, Jr., y William Sill, Exdirector y Curator of Vertebrate Paleontology del Texas Memorial Museum, en Austin, respectivamente, por haber puesto a nuestra disposición material a su cargo; a los colegas argentinos, doctora Zulma Gasparini, del Museo de la Plata, y al doctor José Bonaparte, del Museo Argentino de Historia Natural, en Buenos Aires, por la minuciosa lectura crítica realizada al manuscrito y por sus valiosas sugerencias para mejorarlo; a los compañeros de trabajo en el Instituto de Geología, señores Gregorio Chávez y Luis Burgos, por las ilustraciones; al señor Feliciano Rodríguez, por su ayuda bibliotecaria; y a las señoras Evangelina Gutiérrez Quijano y Yolanda G. de Hernández, por la transcripción del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alencáster, Gloria, 1956, Pelecípodos y gasterópodos del Cretácico Inferior de la región de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Paleontología Mexicana 2, 47 p., 7 lám.
- 1963, Pelecípodos del Jurásico Medio del noroeste de Oaxaca y noreste de Guerrero: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Paleontología Mexicana 15, 52 p.
- 1982, Late Jurassic-Cretaceous molluscan biogeography of southern Mexico: Jour. Paleontology, v. 56, Supl. núm. 2, p. 1.
- 1984, Late Jurassic-Cretaceous molluscan paleogeography of the southern half of Mexico: *in* Westermann, G. E. G., ed., Jurassic-Cretaceous biochronology and paleogeography of North America. Geol. Assoc. Canada, Spec. Paper 27, p. 77-88.
- Andrews, C. W., 1922, Description of a new plesiosaur from the Weald Clay

- of Berwick (Sussex): Geol. Soc. London Quart. Jour., v. 78, p. 285-298.
- Applegate, S. P., y Comas-Rodríguez, Oscar, 1980, Primera ictiofauna del Cretácico Inferior de México, Estado de Oaxaca: México, D. F., Soc. Geol. Mexicana, Conv. Geol. Nal., 5, Resúmenes, p. 110 (resumen).
- Barrios-Rivera, Hiram, 1985, Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México: México, D. F., Univ. Nal. Autón. México, Fac. Ciencias, tesis profesional, 474 p. (inédita).
- Brown, D. S., 1981, The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria: British Museum (Nat. Hist.) Bull., Geol. Ser., v. 35, p. 253-347.
- Buffetaut, Eric, 1979, Evolución de los cocodrilos: Barcelona, Investigación y Ciencia, núm. 39, p. 88-99.
- 1980, Teleosauridae et Metriorhynchidae: l'évolution de deux familles de crocodiliens mesosuchiens marins du Mésozoïque: Cong. Nal. Soc. Savantes, 105, Sect. Sci., v. 105 (3), p. 11-22.
- 1982, Radiation évolutive, paléocologie et biogéographie des crocodiliens mesosuchiens: Soc. Géol. Française, Mem., Nueva Serie, v. 60 (142), p. 1-88.
- Buffetaut, Eric., y Thierry, Jacques., 1977, Les crocodiliens fossiles du Jurassique Moyen et Supérieur de Bourgogne: Geobios, v. 10, p. 151-194.
- Calderón-García, Alejandro, 1956, Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla: México, D. F., Cong. Geol. Internal., 20, Libro-Guía de la Excursión A-11, p. 9-27.
- Campa-Uranga, M. F., y Coney, P. J., 1981, Tectonostratigraphic terranes and related metallogeny of Mexico: Geol. Assoc. Canada, Annual Meeting, Abstr. with Programs, v. 6, p. A-8 (resumen).
- Campa-Uranga, M. F., y Flores-López, Roberto, 1981, Conjuntos estratoteclónicos de la Sierra Madre del Sur, región comprendida entre los Estados de Guerrero, Michoacán, México y Morelos: Bol. Soc. Geol. Mexicana, v. 42, p. 45-68.
- Erben, H. K., 1956, El Jurásico Medio y el Calloviano de México: México, D. F., Cong. Geol. Internal., 20, Monogr., 140 p.
- Felix, Johannes, y Lenk, Hans, 1899, Beiträge zur Geologie und Palaeontologie der Republik Mexiko: Palaeontographica, v. 37, p. 117-199.
- Ferrusquía-Villafrañca, Ismael, 1970, Geología del área Tamazulapan-Teposcolula-Yanhuitlán, Mixteca Alta, Estado de Oaxaca: Soc. Geol. Mexicana, Libro-Guía, excursión México-Oaxaca, p. 97-119.
- 1976, Estudios geológico-paleontológicos en la región mixteca; pte. 1, Geología del área Tamazulapan-Teposcolula-Yanhuitlán, Mixteca Alta, Estado de Oaxaca, México: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Bol. 97, 160 p.
- Ferrusquía-Villafrañca, Ismael, y Comas-Rodríguez, Oscar, 1980, Reptiles marinos mesozoicos en el sureste de México y su significado geológico-paleontológico: México, D. F., Soc. Geol. Mexicana, Conv. Geol. Nal., 5, Resúmenes, p. 104-105 (resumen).
- Gasparini, Z. B., de, 1980a, Un nuevo cocodrilo marino (Crocodylia, Metriorhynchidae) del Calloviano del Norte de Chile: Ameghiniana, t. 17, p. 97-103.
- 1980b, South American Mesozoic crocodiles: in Olshevsky, G., ed., Mesozoic vertebrate life, núm. 1, p. 66-72.
- 1985, Los reptiles marinos jurásicos de América del Sur: Ameghiniana, v. 22, p. 23-34.
- Gasparini, Z. B., de, y Chong-Díaz, G., 1977, *Metriorhynchus casamiqueloi* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America: Neues Jahrb. Geol. Palaeont. Abh., v. 153, p. 341-360.
- Gasparini, Z. B. de, y Dellepe, D., 1976, Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Titoniano) de la Provincia de Neuquén: Santiago de Chile, Cong. Geol. Chileno, 1, Actas, v. 1, p. C1-C21.
- Gasparini, Z. B. de, Goñi, R., y Molina, O., 1983, Un plesiosaurio (Reptilia) titoniano, en Cerro Lotena: Buenos Aires, Argentina, Cong. Latinoamericano Geol., 5, Actas, v. 5, p. 33-47.
- Gay, C., 1848, Historia física y política de Chile; pte. 2, Zoología: Santiago, 372 p. (Publ. del autor).
- González-Arreola, Celestina, y Comas-Rodríguez, Oscar, 1980, Amonitas del Neocomiano (Berriasiano superior-Hauteriviano inferior) del Estado de Oaxaca, México: México, D. F., Soc. Geol. Mexicana, Conv. Geol. Nal., 5, Resúmenes, p. 121 (resumen).
- 1981, Una nueva localidad del Cretácico Inferior (Neocomiano) en el Estado de Oaxaca: Bol. Soc. Geol. Mexicana, v. 42, p. 69-78.
- Habicht, J. K. A., 1979, Paleoclimate, paleomagnetism and continental drift: Am. Assoc. Petroleum Geologists, Studies in Geol. 9, Tulsa, Oklahoma, 31 p., 11 mapas despleables.
- Hallam, Anthony, 1983, Early and Mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishment of the Central Atlantic seaway: Paleogeogr. Paleoclim. Paleoecol., v. 43, p. 181-193.
- Halstead, B. L., 1971, *Liopleurodon rossicus* (Novosilov) a pliosaur from the lower Volgian of the Moscow Basin: Paleontology, v. 14, pte. 4, p. 554-570.
- INEGI, 1982, Carta geológica del Estado de Oaxaca, E14-9: México, D. F., Secretaría de Programación y Presupuesto, escala 1:250,000.
- Kauffman, E. G., 1973, Cretaceous Bivalvia: in Hallam, Anthony, ed., Atlas of Paleobiogeography. Nueva York, Elsevier, p. 353-384.
- Krebs, B., 1962, Ein *Steneosaurus*-Rest aus dem Oberen Jura von Dielsdorf, Kt. Zurich, Schweiz: Schweirisc. Palaeont. Abh., v. 79, p. 1-28.
- 1965, Der Jura-Krokodilier *Machimosaurus* H. v. Meyer: Palaeont. Zeitschrift, Bd. 41(1-2), p. 46-59.
- Kurtén, B., 1968, Introducción a la Paleontología: Madrid, Edit. Guadarrama, 350 p.
- Leanza, H., 1980, The lower and middle Tithonian ammonite fauna from Cerro Lotena, Province Neuquén: Zitteliana, v. 5, p. 3-49.
- Lillegraven, J. A., 1976, A new genus of therian mammal from the Late Cretaceous "El Gallo Formation", Baja California, Mexico: Jour. Paleontology, v. 60, p. 437-443.
- Linder, H., 1913, Beiträge zur kenntnis der Plesiosaurier-Gattungen *Peloneustes* und *Pliosaurus*. Nebst Anhang: Ueber die beiden ersten Halswirbel der Pliosaurier: Geol. Palaeont. Abh., v. 15, p. 339-409.
- Longman, H., 1924, Some Queensland fossil vertebrates: Mem. Queensland Museum, v. 8, p. 16-28.
- López-Ramos, Ernesto, 1979, Geología de México: México, D. F., t. 3, 446 p., edición escolar.
- López-Ticha, David., 1969, Evaluación petrolera de la Cuenca de Tlaxiaco, Oaxaca: México, D. F., Inst. Mex. Petróleo, informe (inédito).
- Lydekker, R., 1889, Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum; pt. 2, Orders Ichthyopterygia and Sauropterygia: Londres, British Museum, 307 p.
- Michelin, Christophe, Buffetaut, Eric, y Enay, Raymond, 1985, Le crocodilien *Steneosaurus* (Mesosuchia Teleosauridae) dans le Jurassique Supérieur franc-comtois (Jura, France): Geobios, v. 18, p. 115-120.
- Novosilov, N. I., 1964, Order Sauropterygia: in Orlov, J. A., ed., Osnovy Paleontologii, Moscú, Izdatel'stvo 'Nauka', v. 12, p. 309-332.
- Olson, E. C., 1971, Vertebrate Paleozoology: Nueva York, Wiley, 839 p.
- Owen, Richard, 1841, Odontography, Part 2: Londres, Baillière, p. 113-288, lám. 51-89.
- Persson, P. O., 1960a, Reptiles from the Senonian (U. Cret.) of Scania (Sweden): Arkif. Miner. Geol., Bd. 2, p. 430-478.
- 1960b, Lower Cretaceous plesiosaurs (Rept.) from Australia: Univ. Lund Publ. Min. Paleont., Quat. Geol., v. 80, p. 1-23.
- 1963, A revision of the classification of the Plesiosauria, with a synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group: Univ. Lund, Acta (2), v. 59, p. 1-60.
- Romer, A. S., 1948, Ichthyosaur ancestors: Am. Jour. Science, v. 246, p. 109-121.
- 1956, Osteology of the reptiles: Chicago, The Univ. Chicago Press, 772 p.
- 1966, Vertebrate paleontology: Chicago, The Univ. Chicago Press, 468 p.
- Schardt, H., 1910, Note sur deux dents de *Polyptychodon* du Hauterivien supérieur: Scient. Natl. Soc. Neuchateloise Bull., v. 37, p. 351-355.
- Seeley, H. G., 1877, On *Mauisaurus gardneri* (Seeley), and elasmosaurian from the base of the Gault Folkstone: Geol. Soc. London, Quart. Jour., v. 33, p. 541-546.
- Simpson, G. G., 1945, The principles of classification and a classification of mammals: Am. Museum Nat. Hist. Bull., v. 85, 350 p.
- 1948, The beginning of the age of mammals in South America: Am. Museum Nat. Hist. Bull., v. 91, p. 1-232.
- Smith, A. G., Hurley, A. M., y Briden, J. C., 1981, Phanerozoic paleocontinental world maps: Cambridge, Cambridge Univ. Press, 102 p.
- Stromer, E., 1935, Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Aegyptens. II. Wirbeltiere der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 15. Plesiosauria: Abhandl. Bayern Akad. Wiss., Math. Natur. Arb. (n. f.), Bd. 26, p. 1-55.
- Tarling, D. H., 1980, The geologic evolution of South America with special reference to the last 200 million years: in Ciuchon, R. L., y Chiarelli, A. B., eds., Evolutionary biology of the new world monkeys and continental drift. Nueva York, Plenum Press, p. 1-41.
- Tarlo, L. B., 1959a, *Pliosaurus brachyspondylus* (Owen) from the Kimmeridge Clay: Paleontology, v. 1, p. 283-291.
- 1959b, A review of the pliosaurus: Congr. Internatl. Zool., 15., Proceedings, p. 438-442.

- 1959c, *Stretosaurus* gen. nov., a giant pliosaur from the Kimmeridge Clay: *Paleontology*, v. 2, p. 39-55.
- 1960, A review of the Upper Jurassic pliosaurs: *British Museum (Nat. Hist.), Geol. Ser.*, v. 4, p. 147-189.
- Van Beneden, P. J., 1882, Deux plesiosaures du Lias inférieur du Luxembourg: *Acad. Roy. Scien. Lett. Belgique, Mem.*, t. 43, p. 1-45.
- Watson, D. M. S., 1924, The elasmosaurid shoulder girdle and forelimb: *Zool. Soc. London, Proceeding*, v. 58, p. 885-917.
- Welles, S. P., 1943, Elasmosaurid plesiosaurs with a description of new material from California and Colorado: *Berkeley, Univ. California, Mem.*, v. 13, p. 125-215.
- 1962, A new species of elasmosaur from the Aptian of Colombia, and a review of the Cretaceous plesiosaurs: *Berkeley, Univ. California, Publ. Geol. Sci.*, v. 44, p. 1-96.
- Westermann, G. E. G., 1983, The upper Bajocian and lower Bathonian (Jurassic) ammonite faunas of Oaxaca, Mexico, and west-Tethyan affinities: *Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Paleontología Mexicana* 46, p. 1-63.
- 1984, The late Bajocian *Duashnoceras* association (Jurassic Ammonitina) of Mixtepec in Oaxaca, Mexico: *Oaxtepec, México, Cong. Latinoamericano de Paleontología*, 3, Mem., p. 192-199.
- Wieland, G. R., 1910, *Plesiosaurus (Polyptychodon?) mexicanus* Wieland: *Inst. Geol. México, Parergones*, t. 3, p. 359-365.
- 1914, La flora liásica de la Mixteca Alta: *Inst. Geol. México, Bol.* 31, 162 p., con atlas de 50 láminas.
- Williston, S. W., 1898, Mosasaurs: *Kansas City, Univ. Kansas Geol. Ser.*, v. 4, p. 83-350.
- 1903, North American plesiosaurs, part 1: *Columbian Museum, Publ.* 73, *Geol. Ser.*, v. 2, p. 1-77.
- Wincierz, J., 1967, Ein *Steneosaurus*-Fund aus dem nordwestdeutschen Oberen Lias: *Palaeont. Zeitschrift*, Bd. 41, p. 60-72.

Manuscrito presentado: 8 de julio de 1986.

Manuscrito corregido devuelto por el autor: 3 de abril de 1987.

Manuscrito aceptado: 10 de abril de 1987.