

***EONATATOR COELLENSIS* NOV. SP. (SQUAMATA:
MOSASAURIDAE), NUEVA ESPECIE DEL CRETÁCICO SUPERIOR
DE COLOMBIA**

***EONATATOR COELLENSIS* NOV. SP. (SQUAMATA: MOSASAURIDAE),
A NEW SPECIES FROM THE UPPER CRETACEOUS OF COLOMBIA**

María Eurídice Páramo-Fonseca*

RESUMEN

Páramo-Fonseca M.E.: *Eonatator coellensis* nov. sp. (Squamata: Mosasauridae), a new species from the Upper Cretaceous of Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **37** (145): 499-518, 2013. ISSN 0370-3908.

En este artículo se da a conocer un nuevo mosasaurio hallado en Colombia. El fósil fue extraído de capas del Campaniano, al norte de la población de Coello, departamento del Tolima. Se trata de un esqueleto casi completo y articulado, en cuyas cavidades se preservaron restos de tejidos blandos. Se ha determinado como una nueva especie del género *Eonatator*, *E. coellensis*, con base en la sistemática propuesta en 2005 por Bardet y otros. La anatomía de la parte anterior del cráneo, así como la morfología y las inter-relaciones de los huesos de la cintura pélvica y de los miembros, constituyen un nuevo aporte a la definición del género. El espécimen colombiano representa el mosasaurio halisaurino más completo conocido hasta ahora en el mundo y ofrece posibles evidencias de gestación interna en los mosasaurios.

Palabras clave: *Eonatator*, Mosasauridae, Campaniano, Colombia

ABSTRACT

In this study a new mosasaur found in Colombia is given out. The fossil was extracted from Campanian rocks, North of the town of Coello, Tolima Department. It is a nearly complete articulated skeleton with soft tissue remains preserved in its cavities. It was determined as a new species of the genus *Eonatator*, *E. coellensis*, based on the systematics proposed in 2005 by Bardet and others. The anatomy of the anterior part of the skull, as well as the morphology and the inter-relationships of the bones of the pelvic girdle and limbs, constitute a new contribution to the genus definition. The Colombian specimen represents the most complete halisaurine mosasaur known so far in the world, and provides new evidences of ovoviviparity in mosasaurs.

Key words: *Eonatator*, Mosasauridae, Campanian, Colombia

* Departamento de Geociencias, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 30 No. 45-03, Bogotá, Colombia, meparamof@unal.edu.co

Introducción

La familia Mosasauridae está representada ampliamente en el mundo por restos encontrados en sedimentos de edades que van desde el Turoniano hasta el Maastrichtiano. En Colombia se han hallado varios fósiles de esta familia. Los más antiguos corresponden a restos encontrados en capas turonianas del Valle Superior del Magdalena, que fueron incluidos en el género *Yaguarasaurus* Páramo, 1994 (Páramo, 1994; 1997 y 2000). Se conoce también un cráneo procedente de capas del Coniaciano Inferior de Santander, el cual está actualmente en estudio, y un esqueleto hallado en rocas del Campaniano del Tolima cuyo estudio es presentado en este artículo.

Dentro de los mosasaurios conocidos en el mundo, los halisaurinos son considerados representantes basales (DeBraga y Carroll, 1993; Bell, 1997). Sus restos comprenden: un esqueleto relativamente completo y articulado y restos fragmentarios, provenientes de rocas del Santoniano, del Campaniano y del Maastrichtiano de Estados Unidos (Wiman, 1920; Russell, 1970; Baird, 1986; Bell 1997; Holmes y Sues, 2000; Bardet y Pereda-Suberbiola, 2001; Kierman, 2002); restos vertebrales encontrados en capas del Cretácico Superior (¿Santoniano?) de Perú (Caldwell y Bell, 1995); material fragmentario del Campaniano y Maastrichtiano de Europa (Lingham Soliar, 1991; Lindgren y Siverson, 2005) y numerosos restos desarticulados del Maastrichtiano de África (Azzaroli et al., 1975; Lingham Soliar, 1991; Bardet et al., 2005; Díez Díaz y Ortega, 2007; Polcyn et al., 2012).

El espécimen colombiano descrito en este artículo es, entre los Halisaurinae, el ejemplar más completo conocido hasta ahora y ofrece evidencias de gestación interna en el grupo de los mosasaurios. En el contexto nacional, se trata del primer registro de reptiles marinos del Campaniano hecho en Colombia y es hasta ahora el único mosasaurio colombiano que presenta el esqueleto post-craneano.

El espécimen fue reportado por Ricardo Calderón al Museo Geológico del Servicio Geológico Colombiano (anteriormente INGEOMINAS) en 2004 y su excavación se realizó en 2005. Fue encontrado en el lecho de la quebrada El Cajón, pequeña quebrada de aguas intermitentes del municipio de Coello (fig. 1), y fue extraído de capas de la unidad geológica denominada Nivel de Lutitas y Arenas, de edad Campaniano (de Porta, 1965; Montes et al., 2005). En este artículo se ofrece una descripción del espécimen, se propone su ubicación sistemática y se exponen algunas observaciones tafonómicas del hallazgo. El estudio de este ejemplar se realizó en el marco de un convenio de Cooperación establecido entre el

Servicio Geológico Colombiano y la Universidad Nacional de Colombia.

Materiales y Métodos

El fósil fue hallado en una capa de limolita calcárea fósil, en el lecho de una quebrada de una región montañosa, en un sitio ubicado a una hora de camino desde la vía con paso vehicular más cercana. Bajo estas condiciones y por el considerable tamaño, el espécimen fue extraído en 6 bloques transportables. La preparación se realizó en el laboratorio de microfósiles del Servicio Geológico Colombiano, en Bogotá. Dada la alta fragilidad que adquirió la roca durante el transporte debido a su densa fisilidad, fue necesario realizar un previo tratamiento de consolidación, aplicando poliacrilato B-72 en todas y cada una de las diaclasas y fisuras detectadas. Con este procedimiento se logró dar a cada bloque la consistencia necesaria para soportar la vibración del proceso mecánico, el cual, después de varias pruebas, fue el seleccionado para la limpieza del fósil. En la preparación mecánica se utilizaron martillos neumáticos de calibres medio y fino y, en ciertos puntos, se implementó el ataque químico local para limpiar pequeños restos ubicados en lugares de difícil acceso.

Todas las partes del esqueleto fueron protegidas con B-72 y despojadas de la roca sobre la superficie expuesta. A través del ataque químico se preparó una columna vertebral pequeña y articulada ubicada por debajo de la columna vertebral del espécimen. Dado que el fósil conserva el esqueleto casi en su totalidad y corresponde a una nueva forma, el énfasis del estudio se dirigió a ofrecer a la comunidad paleontológica una completa y detallada descripción del espécimen. En la elaboración de los esquemas interpretativos se tuvieron en cuenta observaciones y fotografías tomadas en campo, antes de la extracción, con lo cual se identificaron rasgos conservados solamente como siluetas en la roca. La determinación del espécimen se basó en la sistemática propuesta por Bardet et al. (2005), la cual se apoya en una extensa revisión de los mosasaurios halisaurinos.

Marco geológico

Las rocas que afloran en la región en la que se encontró el fósil corresponden a sedimentos de origen marino depositados durante la ingresión marina que inundó la región occidental del territorio colombiano durante una parte del Cretácico (Etayo-Serna et al., 1976; Cáceres et al., 2005). Los restos fósiles se encontraron en una capa de limolita calcárea fósil que buza hacia el sureste con una inclinación menor a 5°. Esta capa hace parte de la unidad denominada Nivel de Lutitas y Arenas, de edad Campaniano (de Porta, 1965; Montes

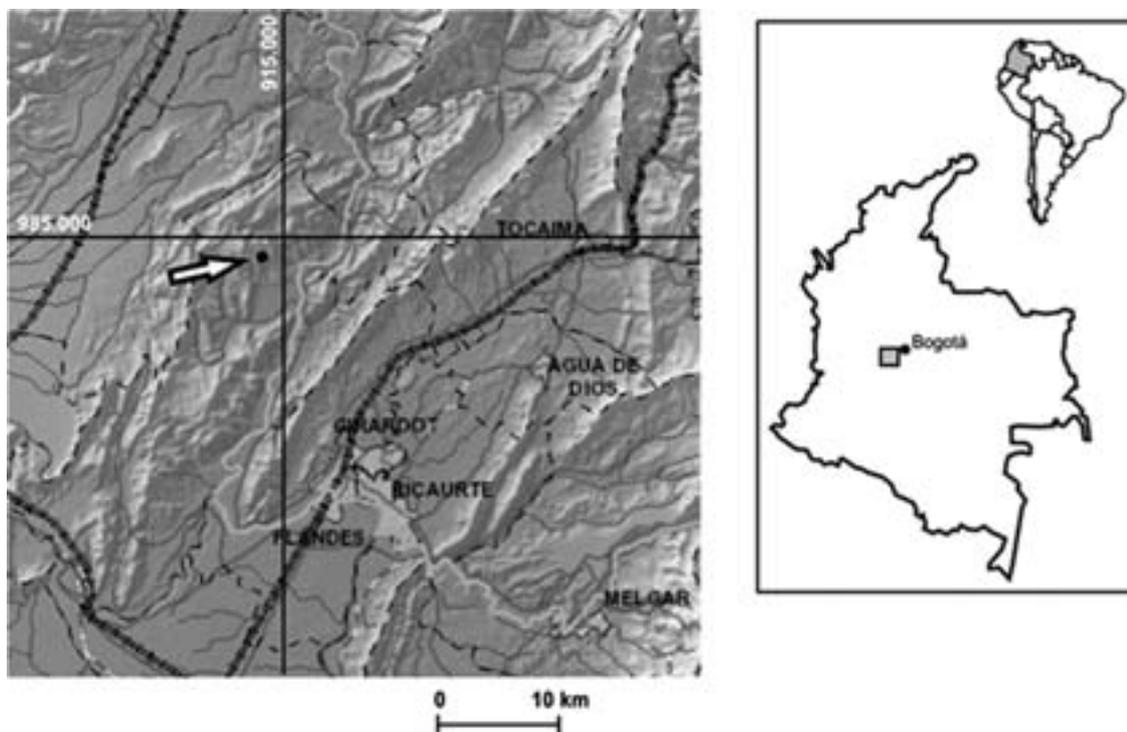


Figura 1. Localización geográfica del sitio de hallazgo. Adaptado de IGAC, mapa de cartografía básica con relieve, escala 1:500.000 (<http://mapascolombia.igac.gov.co/wps/portal/mapasdecolombia>)

et al., 2005). La unidad fue definida por de Porta (1965) en la sección Piedras-La Tabla, en la misma región en la que se encontró el mosasaurio (fig. 1). El autor la define como un conjunto de lutitas que alternan con bancos de arenitas y que hacia el techo presenta concreciones calcáreas de hasta 1 m de diámetro. En la cartografía del Servicio Geológico Colombiano (anteriormente INGEOMINAS) la unidad se describe con base en una sección medida al occidente de la población de Coello, a unos 18 kilómetros al sur del lugar de hallazgo del mosasaurio, como una secuencia alternante de lodolitas y limolitas calcáreas con paquetes de arenitas de cuarzo y cemento calcáreo en su parte media (Acosta et al., 2002). En el segmento superior, mencionan los autores, las lodolitas y limolitas muestran fisilidad. Es en este segmento en el que se encontró el fósil en estudio. Las características litológicas de esta unidad apuntan a un ambiente de plataforma clástica y calcárea. En la región del hallazgo la distribución litofacial sugiere una plataforma intermedia, somera y de aguas calmas.

En la capa en que se encontró el mosasaurio no se hallaron amonitas. Sin embargo, en la misma zona y en capas correspondientes a la parte superior de la unidad infrayacente (Lidita Superior del Grupo Olini) (fig. 2) se encontraron amonitas correspondientes a *Reginaites* sp. aff. *leei* (Reside)

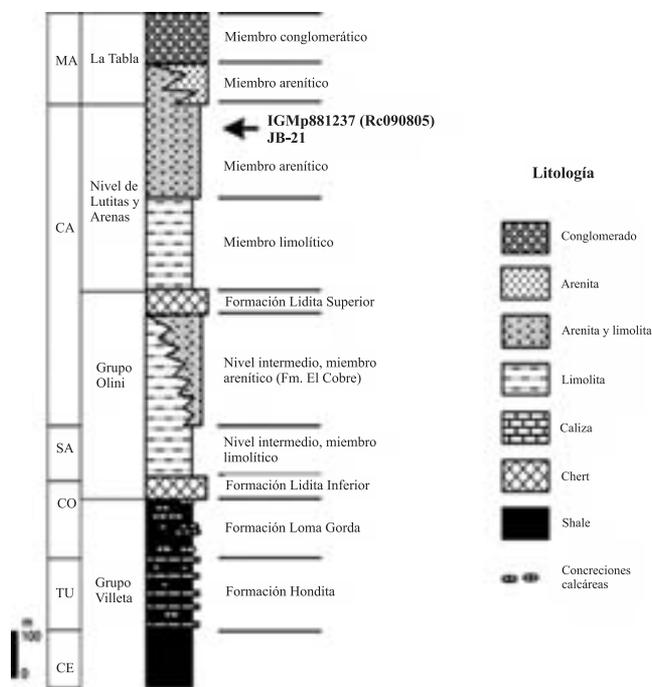


Figura 2. Procedencia estratigráfica del fósil. Columna estratigráfica adaptada y modificada de Montes et al., 2005.

(según identificación de Etayo-Serna, comunicación verbal en **Montes et al.**, 2005, muestra 10). Así mismo, en la misma zona, en los niveles arenosos de la parte superior del Nivel de Lutitas y Arenas se ha registrado la aparición de amonitas correspondientes a *Exiteloceras* cf. *jennyi* (Whitfield) (según identificación de Etayo-Serna, comunicación verbal en **Montes et al.**, 2005, muestra 11 y según identificación de Etayo-Serna para este trabajo, muestra JB-21). De acuerdo con la posición estratigráfica de estas amonitas, la edad de las capas portadoras del mosasaurio se establece como Campaniano (**Montes et al.**, 2005; **Etayo-Serna**, comunicación verbal).

La región corresponde a una zona tectónicamente compleja (**Acosta et al.**, 2002; **Montes et al.**, 2005), con una densa distribución de pliegues y fallas de tendencia noreste-suroeste que evidencian el alto grado de deformación sufrido por los sedimentos durante finales del Cretácico y Cenozoico y que se relacionan con la actividad tectónica del extremo noroccidental de Suramérica (**Montes et al.**, 2005). El esqueleto se encontró con la columna vertebral orientada en dirección Este-Oeste y muestra una deformación que se ajusta al análisis de esfuerzos que **Montes et al.** (2005) proponen para la zona. De esta forma, la distorsión que presentan los restos fósiles del mosasaurio estudiado corresponde probablemente a deformación post-fosilización, producida por los esfuerzos tectónicos que afectaron la región.

Conservación del fósil

Los huesos del esqueleto del espécimen se encuentran en posición boca abajo, con los miembros en posición relajada y extendidos hacia atrás (fig. 3). Aunque el cráneo está articulado, se evidencia una dislocación ocurrida por gravedad antes de la fosilización, que produjo un giro del cráneo hacia el costado izquierdo, desplazándolo levemente de su posición original con relación a las ramas mandibulares y produciendo torsión en la región posterior. Un corte transversal realizado en la parte anterior del rostro permitió corroborar esta dislocación, mostrando los huesos del paladar desplazados hacia la cavidad bucal (fig. 6D). La columna vertebral presenta también inclinación hacia el costado izquierdo. Dada esta inclinación, los miembros izquierdos, junto con sus correspondientes huesos de las cinturas se hallan parcialmente cubiertos por las vértebras, mientras que los derechos están completamente expuestos. Todas las vértebras articuladas se observan en vista lateral derecha, aunque las cervicales se encuentran ligeramente expuestas dorsalmente. Las costillas del costado derecho se conservan debidamente articuladas mientras que las del lado izquierdo se ven desviadas de su posición original y cubiertas por las vértebras.

Los huesos del espécimen muestran deformación. En el cráneo se evidencia deformación bidireccional y aplastamiento, de tal forma que su costado derecho se encuentra más expuesto y ligeramente desplazado hacia atrás con relación a su lado izquierdo. Su geometría sugiere la acción de fuerzas de compresión perpendicular a la laminación de la roca con componentes horizontales en dos direcciones. Aunque el cráneo muestra conservación tridimensional, el aplastamiento ha dejado el costado derecho expuesto en una vista latero-dorsal mientras el costado izquierdo sólo se aprecia parcialmente en vista dorsal o dorso-medial. Por esta razón las descripciones del cráneo se refieren mayormente a la vista dorsal y lateral de los huesos del costado derecho.

Es interesante destacar que el esqueleto no se encuentra extendido en posición completamente paralela a la laminación. La forma en que la laminación de la roca se ve interrumpida por los huesos indica que el eje sagital del esqueleto está más elevado anteriormente. El cráneo muestra con mayor evidencia esta relación oblicua con respecto a la laminación. En un corte transversal hecho en la parte anterior del hocico se aprecia la laminación curvada, contorneando los restos óseos (fig. 6D). En la cavidad bucal y en las demás cavidades del cráneo la roca presenta color y textura diferentes, no está laminada y su dureza es superior a la de la roca circundante.

En el proceso de preparación se hizo notable una diferencia de preservación en los huesos del cráneo. En las superficies dorso-laterales derechas los huesos tienen una densa red de fisuras que les confiere mayor fragilidad al momento de prepararlos. En contraste, ventralmente los huesos conservan una superficie más homogénea y resistente. La diferencia se aprecia incluso en un mismo hueso, por ejemplo en el maxilar y en la rama mandibular derechos. En el corte transversal de la parte anterior del hocico se ve claramente este contraste (fig. 6D).

Inmediatamente por debajo de la columna vertebral, entre la vértebra dorsal 17 y la segunda pigal, se encuentra una serie, de 25 cm de largo, de centros vertebrales pequeños, relativamente articulados, que miden entre 0,9 y 1,2 cm de largo (fig. 4). Se encuentran exhibidos 20 de estos centros vertebrales en los espacios intercostales. La serie se dispone paralela a la columna vertebral del espécimen excepto en su sección posterior, entre las dos vértebras pigales, en donde se observan vértebras ubicadas en sentido perpendicular, dirigidas ventralmente. El tamaño de los pequeños centros vertebrales es regular aunque se percibe un ligero aumento de tamaño en los de la parte anterior del espécimen. En ninguna de estas pequeñas vértebras se aprecian apófisis. Se observa claramente que la superficie articular que se dirige hacia la parte posterior del espécimen es cóncava y en algu-

nas se insinúa la del extremo opuesto ligeramente convexa. Algunos de estos pequeños centros vertebrales se hacen levemente más anchos hacia el lado en que se encuentra la superficie articular cóncava, lo cual evoca la morfología de las vértebras procélicas de los mosasauroides (integrantes del clado Mosasauroidea). De esta manera la serie vertebral pequeña está orientada con su parte anterior dirigida en la dirección posterior del espécimen. La superficie de estos centros vertebrales es relativamente lisa aunque en los posteriores de la serie se insinúan crestas longitudinales separando depresiones. Por detrás de esta serie de centros vertebrales se encuentran, bajo las vértebras dorsales 14 y 15 del espécimen, algunos huesos no identificables, que por su tamaño parecen relacionados con la pequeña serie vertebral descrita. Igualmente asociado a este pequeño esqueleto se encuentra un hueso aplanado junto a los pequeños centros vertebrales posteriores. Las características descritas sugieren que estos pequeños restos esqueléticos pertenecieron a un embrión. Además, por delante de la cintura pélvica del espécimen se observa una aglomeración desordenada de restos óseos pequeños entre los cuales se insinúa un gran número de centros vertebrales en cortas series semi-articuladas (fig. 5). La mayoría de estas vértebras está expuesta en corte lon-

gitudinal y, aunque su morfología no es precisa, no presentan la forma bicóncava típica de las vértebras de peces. Se destaca una fila de tres vértebras caudales, con arcos hemales y centros procélicos, lo cual apoya la idea de la presencia de restos de embriones. Sin embargo, no se ha detectado hasta el momento restos que pertenezcan claramente a elementos esqueléticos diagnósticos, como cráneo o dientes, por lo cual no se puede establecer con seguridad si los restos vertebrales pequeños asociados al espécimen corresponden a vestigios de embriones.

La ovoviviparidad es conocida en escamados actuales y ha sido reportada en mosasauroides (Bell et al., 1996; Caldwell y Lee, 2001; Bell y Sheldon, 2004; Houssaye & Bardet, 2013). Sin embargo, sólo en un par de publicaciones se establece una relación de restos de adultos con embriones. Bell et al. (1996) dan a conocer la presencia de restos desarticulados de dos embriones asociados a huesos de la región sacra de un espécimen del mosasaurio *Plioplatecarpus primaevus*. Los autores basan su interpretación en la identificación de dos espleniales izquierdos. Caldwell y Lee (2001) describen un espécimen articulado de una hembra de un mosasaurio primitivo, identificado como un aigialosaurio del género

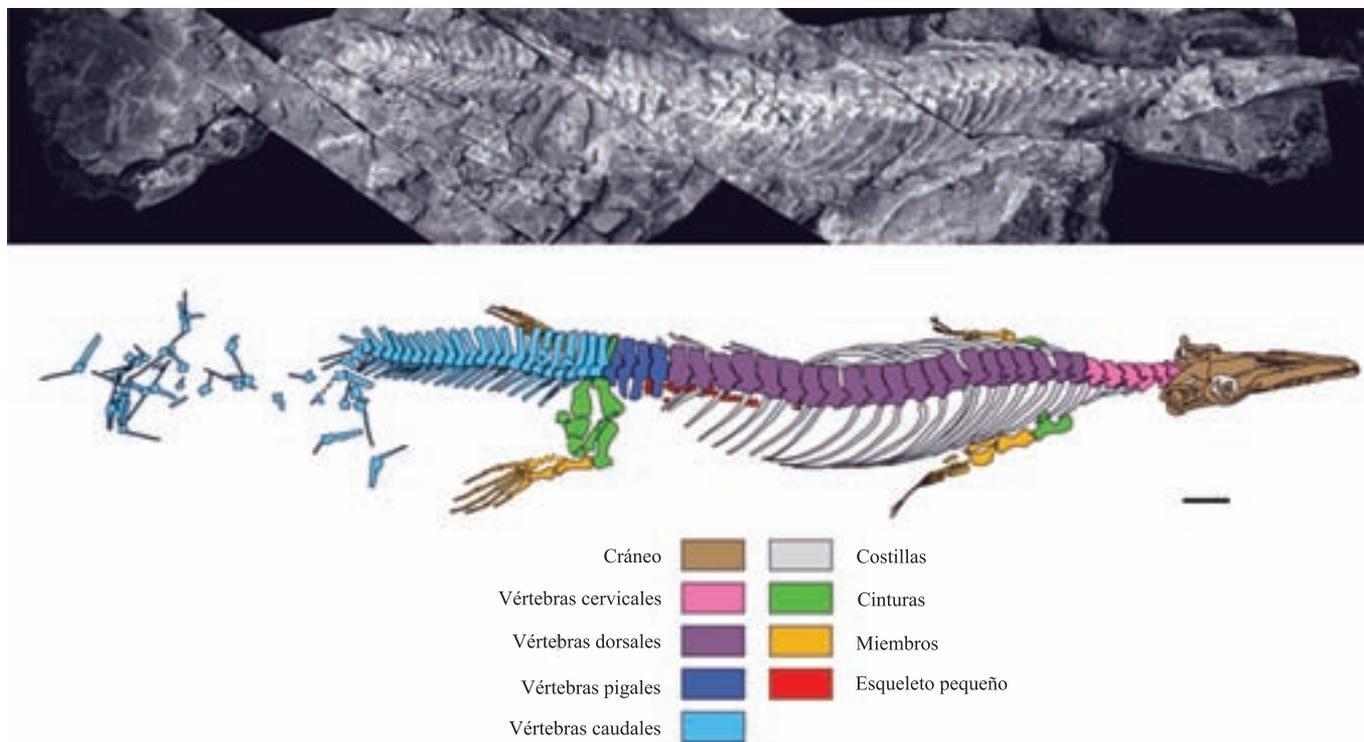


Figura 3. *Eonator coellensis* sp. nov. RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237). Fotografía general del fósil y esquema interpretativo.

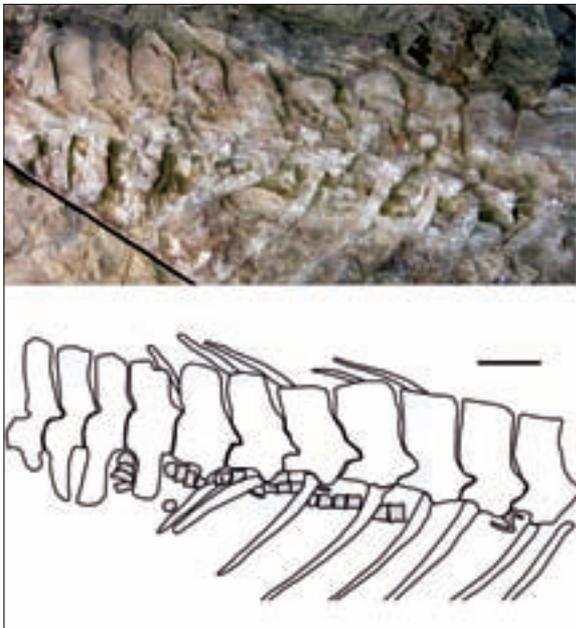


Figura 4. *Eonatator coellensis* sp. nov. RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237). Restos óseos pequeños encontrados bajo las vértebras dorsales posteriores y las vértebras pigales del espécimen. Fotografía y esquema interpretativo. Barra de escala: 5 cm



Figura 5. *Eonatator coellensis* sp. nov. RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237). Restos óseos de pequeño tamaño conservados en la región anterior a la cintura pélvica y entre las costillas posteriores. Barra de escala: 10 cm.

Carsosaurus, que contiene cuatro embriones, parcialmente desarticulados, distribuidos en los dos tercios posteriores de la región dorsal del espécimen. Las evidencias descritas en estas publicaciones se basan en la presencia de material diagnóstico.

Consideraciones tafonómicas

En este aparte se analizan algunos aspectos relacionados con la historia tafonómica del espécimen. Se han considerado los siguientes aspectos: la posición y el grado de articulación de los huesos que conforman el esqueleto; la conservación de restos de tejidos en las cavidades internas del esqueleto; la relación geométrica entre la laminación de la roca portadora del fósil y la posición del esqueleto; las diferencias texturales que presenta la roca en las proximidades de los huesos; la conservación variable que presentan algunas superficies de los huesos; y la deformación que se aprecia en la geometría de los huesos.

La conservación de tejidos blandos se manifiesta en la presencia de manchas fosfáticas, de color comparable al de los huesos, no calcáreas y de textura diferenciable, que se encuentran ubicadas en las cavidades torácica y abdominal. Se observan manchas de estas, con una coloración uniforme, una textura densa y cubriendo superficies definidas, en la posición correspondiente a los pulmones y al hígado y, algo más atrás, en la posición del páncreas o de los riñones y las gónadas (Kardong, 2012). Cerca de la columna vertebral, en posición ventral a ésta y medial a las costillas, se observan manchas con textura fibrosa en dirección longitudinal, que sugieren la preservación de fibras musculares correspondientes al sistema muscular hipoaxial, probablemente a músculos intercostales dorsales (Kardong, 2012). En posición ventral a las vértebras cervicales y con una textura menos densa, se encuentra una de estas manchas, cuya ubicación sugiere la conservación de la piel de la zona ventral del cuello. En la observación directa de esta mancha no se aprecian escamas. Lo anteriormente descrito es evidencia de la preservación de tejidos blandos en el espécimen.

Por delante de la cintura pélvica se conserva una densa concentración de pequeñas manchas y restos óseos indeterminables, desordenados, desarticulados o parcialmente articulados que sugieren la preservación de restos semi-descompuestos. La morfología de restos vertebrales identificables en esta región, junto con la presencia y morfología de la serie de vértebras pequeñas conservada longitudinalmente por debajo de las vértebras del espécimen, permite proponer que los elementos que se encuentran en esta región pertenecen a restos de embriones. No obstante, la falta de elementos diagnósticos abre también la posibilidad de que se trate de material en digestión.

Durante el proceso de preparación se pudo percibir una mayor dureza de la roca en zonas correspondientes a cavidades internas, como las de las órbitas, las comprendidas entre las ventanas temporales, o la cavidad bucal, al igual que en algunas franjas próximas a los huesos, en donde la extracción mecánica de roca resultó más difícil. En estas partes, la roca presentó con una coloración ligeramente más clara y sin laminación (véase fig. 6D). Estas condiciones reflejan una diferencia textural y composicional de la roca en lugares en los que se encontraban tejidos blandos y sugieren que una lenta descomposición y rápida mineralización de estos tejidos, obstaculizó el depósito de sedimentos en los lugares que ellos ocupaban.

La conservación de tejidos y otros restos, anteriormente descrita, junto con el excelente grado de articulación que muestra el esqueleto y las diferencias texturales que muestra la roca en las proximidades de los huesos, sugieren que el cadáver del mosasaurio se depositó en un ambiente de baja energía y de baja actividad biológica, que refrenó los procesos de descomposición y favoreció la mineralización temprana por fosfatización. Estas condiciones apuntan a un ambiente de depósito restringido, relativamente quieto, anóxico y con alta concentración de fosfatos. De otra parte, la condición desarticulada del extremo posterior de la cola, con las vértebras desplazadas de su posición original, sugiere la presencia de leves corrientes locales, de energía limitada pero suficiente para movilizar pequeños huesos de peso ligero y débilmente articulados como es el caso de las vértebras caudales más posteriores.

La disposición de los huesos, con el esqueleto en posición predominante boca abajo y parcialmente girado hacia el costado izquierdo, permite inferir que el cadáver quedó inicialmente depositado con el vientre hacia abajo, lo cual sugiere que no hubo inversión del cuerpo por flotación previa debida a la acumulación de gases de descomposición en el vientre. Esta condición permite proponer que el cuerpo del animal quedó inicialmente varado boca abajo en un fondo poco profundo. Posteriormente, cuando los tejidos blandos se encontraban semi-descompuestos, el esqueleto axial se volcó por gravedad hacia el costado izquierdo, produciendo un leve giro del cráneo. Teniendo en cuenta que la posición del cráneo no se encuentra con el eje sagital paralelo a la laminación de la roca, se plantea la posibilidad de que la cabeza permaneciera ligeramente levantada en su parte anterior durante el enterramiento.

La calidad de la preservación de los huesos del cráneo muestra diferencias entre las superficies dorso-laterales, con denso fisuramiento, y las superficies ventrales mejor preservadas. Esta circunstancia permite inferir que los restos del mosasaurio

saurio sufrieron un enterramiento progresivo en un fondo lodoso, que permitió una mejor preservación de los huesos que quedaron en posición más profunda, sumergidos en el sedimento desde el inicio del enterramiento y una alteración superficial de los restos que permanecieron descubiertos de lodo un mayor tiempo.

La deformación por compresión que se evidencia en la geometría de los huesos, principalmente en los del cráneo, sugiere que los restos se vieron sometidos a presión vertical y horizontal, esta última en dos direcciones. Las componentes de deformación horizontal coinciden con las fuerzas tectónicas que afectaron la región. De esta manera, la deformación que exhibe el fósil permite inferir que, después de acomodarse por gravedad, el esqueleto sufrió la acción de la presión lito-estratigráfica y de las fuerzas compresivas regionales.

Sistemática

REPTILIA Linnaeus, 1758

SQUAMATA Oppel, 1811

MOSASAUROIDEA Camp, 1923

MOSASAURIDAE Gervais, 1853

HALISAURINAE Bardet y Pereda Suberbiola, 2005

Eonatator Bardet y Pereda Suberbiola, 2005

Diagnosis enmendada: Halisaurinae de cráneo alargado; frontal sin área triangular postero-medial diferenciada; márgenes laterales del frontal cóncavos; parietal corto, con un área triangular anterior definida y posteriormente extendida hasta o cerca del borde posterior medial del parietal; nasales ampliamente extendidos en la barra internarinal; cuadrado redondeado con ala timpánica regularmente convexa; borde postero-lateral de la fosa glenoidea mandibular con protuberancia leve; longitud de la cola menor que la longitud del tronco y la cabeza juntos; cuatro vértebras pigales; cuerpos vertebrales caudales más largos que altos; tubérculo del isquion medianamente desarrollado y de posición distal; cóndilos de los propodios esféricos; largo del femur equivalente a cerca del doble de su ancho distal; largo del húmero equivalente a entre 2,2 y 2,5 veces su ancho distal; dígitos sin hiper-falangia.

Eonatator coellensis sp. nov

Holótipo: RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237), Cráneo y esqueleto casi completo, sin el extremo posterior de la cola. Colecciones paleontológicas del Museo Geológico José Royo y Gómez del Servicio Geológico Colombiano (anteriormente INGEOMINAS), Colombia.

Etimología: *coellensis* de Coello, municipio en el que fue hallado el ejemplar.

Diagnosis: *Eonatator* con narinas en posición retraída (las reconstrucciones de *E. sternbergii* muestran las narinas en una posición más avanzada en relación con el extremo anterior del maxilar y la sutura fronto-parietal), ubicadas entre el séptimo y diecisieteavo dientes maxilares y de forma bilobulada, siendo el lóbulo anterior ligeramente más ancho que el posterior; premaxilar y dentarios con corto rostro anterior a los primeros dientes; septomaxilares presentes; prefrontal con amplia participación en el borde posterior de la narina externa, formando todo el borde lateral del lóbulo posterior de ésta; frontal corto y ancho, con una marcada cresta medial en casi toda su longitud (en *E. sternbergii* el frontal es largo y angosto y la cresta dorsal se extiende en los 2/3 anteriores de su superficie dorsal); foramen parietal ubicado cerca de la sutura fronto-parietal (en *E. sternbergii* el foramen parietal se ubica a una distancia igual a dos veces su diámetro); superficie triangular anterior del parietal portando dos depresiones mediales (la superficie triangular del parietal de *E. sternbergii* lleva una depresión longitudinal angosta anterior y posterior al foramen parietal); 21 vértebras dorsales (mínimo 22 en *E. sternbergii*).

Procedencia geográfica: Quebrada El Cajón, Vega de los Padres, Municipio de Coello, Tolima, Colombia (fig. 1).

Posición litoestratigráfica y cronoestratigráfica: Unidad geológica denominada Nivel de Lutitas y Arenas (de Porta, 1965; Montes et al., 2005.), piso Campaniano (Etayo-Serna en Montes et al., 2005 y Etayo-Serna, comunicación verbal) (fig. 2).

Descripción

Se trata de un esqueleto casi completo, al cual sólo le falta el extremo posterior de la cola (fig. 3). Se conservó articulado, excepto en el extremo posterior en donde varias de las vértebras caudales conservadas se encuentran desarticuladas y desplazadas de su posición original. La longitud del fósil, medida desde el extremo anterior del hocico hasta la vértebra caudal 21, última articulada, es de 2,8 m, siendo el cráneo de 41,5 cm de largo. Se han conservado restos de tejidos dentro de las cavidades torácica y abdominal y en la región del cuello. Todos los huesos y restos de tejidos son de un color crema-rosa que contrasta con el gris oscuro de la roca, por lo que sus contornos son claramente diferenciables.

Cráneo (Figs. 6 y 7)

El cráneo es alargado y presenta una región parietal relativamente corta, la cual corresponde a 0,21 (prácticamente una quinta parte) de la longitud total del cráneo. Las narinas tienen una posición retraída siendo la longitud del rostro an-

terior a éstas equivalente a 0,26 (algo más de una cuarta parte) del largo total del cráneo. Las narinas externas se extienden entre el séptimo y el diecisieteavo diente maxilar. Son alargadas, bilobuladas, acuminadas adelante y redondeadas atrás, ligeramente más anchas en los lóbulos anteriores (fig. 7).

El premaxilar exhibe una superficie dorsal anterior corta y un proceso inter-maxilar largo. Su borde anterior, redondeado, proyecta medialmente un ligero rostro anterior a los dientes que le produce, en vista dorsal, un contorno suavemente anguloso. Dorsalmente forma hacia atrás una barra medial relativamente ancha, de bordes paralelos, que se extiende entre los maxilares por un considerable tramo. En el borde anterior de las narinas externas esta barra se estrecha rápidamente, forma sólo el primer cuarto anterior de la barra internarinal y termina en un vértice que contacta los nasales. En vista lateral, la sutura pmx-mx dibuja una línea que inicia anteriormente en posición vertical por un corto tramo, se arquea hacia atrás en una curva amplia y continúa horizontal hasta el vértice anterior de la narina externa. La superficie anterior dorsal del premaxilar tiene tres pares de forámenes. Los forámenes anteriores son más grandes que los posteriores.

Cada maxilar es largo y estrecho. El derecho lleva 20 alveolos y ha conservado 15 dientes. En la superficie del corte hecho en la parte anterior del hocico se observa que el borde del parapeto interno que bordea a los alveolos es ligeramente más corto que el borde lateral del maxilar. El maxilar forma el borde antero-lateral del lóbulo anterior de la narina externa. Posteriormente se separa de ésta formando la sutura con el prefrontal que sigue un recorrido prácticamente paralelo al eje sagital adelante y atrás se abre diagonalmente hasta encontrar el lagrimal. El límite posterior del maxilar no se puede determinar con claridad porque está extensamente cubierto por el extremo anterior del yugal.

Apoyados sobre la superficie medial de los maxilares, en la región anterior interna de las narinas, se observan los septomaxilares como delgadas láminas que se extienden medialmente en contacto con la barra internarinal del premaxilar adelante y con los nasales atrás. En las superficies del corte transversal del hocico se ven los septomaxilares en la cavidad oral, el izquierdo entre el premaxilar y el maxilar y su par, más bajo, desplazado medioventralmente por gravedad. Aquí los septomaxilares muestran mayor volumen, se presentan como una barra de sección poligonal.

Los nasales son grandes, alargados y forman la mayor parte de la barra internarinal. En vista dorsal se encuentran anteriormente unidos y, en su región posterior separados en la línea media por una prolongación anterior del frontal. Se extienden más atrás del borde posterior de las narinas exter-

nas, formando un corto proceso dorsal a los lados de la barra media del frontal.

El frontal es relativamente corto y ancho. Lleva una pronunciada cresta dorsal, aplastada hacia el costado izquierdo por deformación, que se extiende en casi la totalidad de la superficie dorsal del hueso. Se pierde adelante formando una estrecha barra entre los nasales y atrás se atenúa insinuando, muy ligeramente, un ensanchamiento posterior en la línea media que sugiere el desarrollo de una corta superficie triangular aunque no claramente diferenciable. El frontal forma una pequeña porción del borde posterior de las narinas externas. Desde este borde, su límite se proyecta, a cada lado, diagonalmente hacia atrás en contacto con el prefrontal hasta alcanzar el borde antero-dorsal de la órbita. En vista dorsal se observa levemente recortado sobre las órbitas. En vista lateral se percibe que los extremos del prefrontal y del postorbitofrontal no están en contacto por debajo del frontal. La sutura fronto-parietal es uniforme, ligeramente ondulada y se extiende en todo el ancho del frontal.

Los prefrontales son alargados, se extienden considerablemente hacia adelante, formando más de la tercera parte del borde lateral de la narina externa. Muestran una cresta longitudinal que se hace más evidente adelante, en la región cercana a la narina y atrás, en el borde de la órbita, en donde forma un pequeño proceso supraorbital. En vista dorsal participan ampliamente en el borde anterior de la órbita y muy poco en el borde dorsal de la misma. Medialmente se extienden por debajo del frontal formando una lámina post-narinal

El lagrimal forma el borde antero-ventral de la órbita y se extiende hacia adelante entre el maxilar y el prefrontal formando un agudo vértice en dirección dorso-medial. Su porción ventral está ampliamente cubierta por el yugal. Este último es angosto y muy extendido hacia adelante. Su forma es suavemente arqueada, no presenta proceso postero-ventral y su proceso dorsal es corto, mientras su rama horizontal se extiende considerablemente hacia adelante pasando sobre el lagrimal y cubriendo el maxilar.

El parietal es corto. Aunque se encuentra distorsionado y fuertemente fracturado en su superficie dorsal, se percibe en su morfología la presencia de una tabla triangular anterior claramente diferenciada, protuberante y elevada, cuyo vértice posterior no se cierra. Ligeramente por debajo de este vértice y por encima de las ramas suspensorias dicha tabla se proyecta posteriormente formando una estrecha superficie bifurcada atrás. La superficie de la tabla triangular anterior muestra irregularidades que representan un par de hundimientos mediales bordeados lateralmente por suaves crestas y separados en la línea media por otra suave cresta. Por delante de la cresta medial se ubica una oquedad que

probablemente alberga un pequeño foramen parietal, el cual no es claramente visible. Antero-lateralmente el parietal se proyecta formando a cada lado un ala redondeada que se articula con el postorbitofrontal. Lateralmente y ligeramente por debajo de la prolongación posterior de la tabla triangular se extienden las ramas suspensorias, las cuales son cortas y comprimidas en sentido latero-dorsal. Pese a la deformación se puede deducir que su contacto con el supratemporal es amplio y de posición vertical.

El postorbitofrontal muestra un considerable desarrollo del proceso ventral. A pesar de la deformación y dislocación se puede inferir que en su posición original el proceso ventral cubría ampliamente al yugal en su porción dorsal. Hacia atrás el postorbitofrontal se prolonga contactando internamente una gran parte del escamoso pero sin alcanzar el borde posterior de la ventana temporal.

En el costado izquierdo se aprecia el supratemporal separado del escamoso, ubicado en posición ligeramente elevada contra la rama suspensoria del parietal. Su forma es semicircular comprimida. En el costado derecho se ve, por debajo del escamoso y detrás del cuadrado, un fragmento de la superficie lateral del supratemporal, con su borde posterior convexo. La posición en que se encuentran los supratemporales sugiere una articulación estrecha de estos huesos con los parietales y suelta con los escamosos. Estos últimos muestran una forma de coma, regularmente curvada. Su relación articular con los supratemporales y con las ramas suspensorias del parietal no se puede establecer con precisión debido a la deformación y dislocación de los huesos en esta región.

No se observa ninguno de los huesos occipitales. En el costado derecho, entre la rama descendente del postorbitofrontal y el cuadrado, están expuestas las superficies laterales de una porción del proceso posterior del proótico y de una parte del proceso postero-lateral del pterigoides.

El cuadrado derecho se ve en vista lateral, articulado con el escamoso y la mandíbula, mientras que el cuadrado izquierdo, que está separado del escamoso, sólo exhibe una porción en vista medial. Al parecer el cuadrado derecho está aplastado y su morfología algo distorsionada (fig. 6C). Sin embargo, es seguro que los procesos supra e infrastapedial están muy desarrollados y en contacto, cerrando la cavidad timpánica. Dentro de esta cavidad se han conservado un huesecillo que podría corresponder a la extracolumella o a la columela y, distalmente a ésta, restos de la membrana timpánica. Al parecer la cresta timpánica está aplastada de tal manera que se encuentra desplazada hacia la cresta alar. Esta última se expresa medialmente como un saliente anterior, de forma circular, aplastado contra el proótico y la rama postero-lateral del pterigoides.

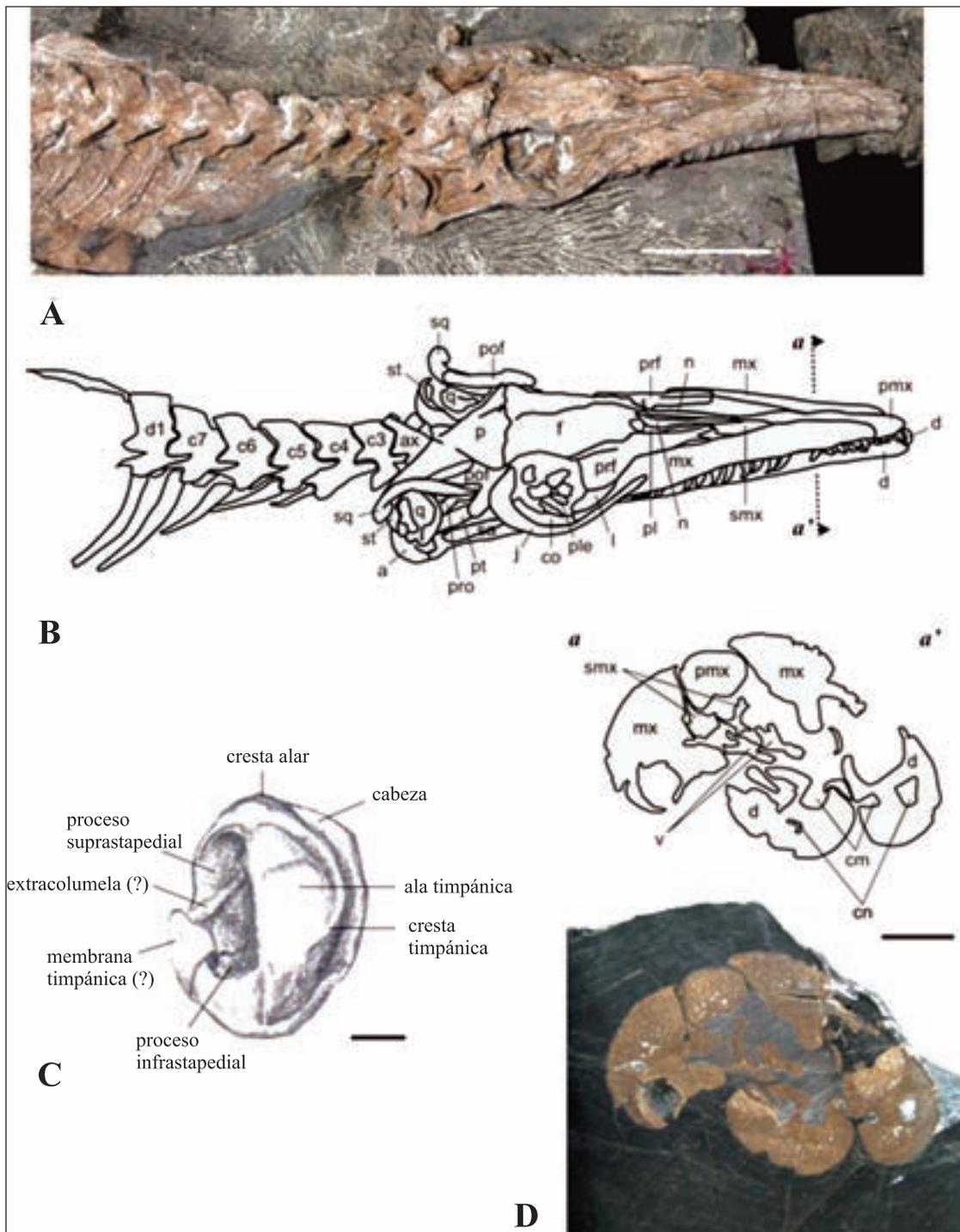


Figura 6. *Eonator coellensis* sp. nov. RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237). Cráneo y vértebras cervicales. A y B: fotografía y esquema interpretativo; C: Cuadrado derecho, vista exhibida; D y E: Fotografía y esquema interpretativo del corte transversal *a-a'* indicado en B. Barras de escala: 10 cm en A y B; 1 cm en C y D. **Abreviaturas:** ax: axis; c3-7: vértebras cervicales; cm: canal mandibular; cn: canal nervioso de la mandíbula; co: coronoides; d1-2: vértebras dorsales; d: dentario; f: frontal; j: yugal; l: lagrimal; mx: maxilar; n: nasal; p: parietal; pl: palatino; ple: placas escleróticas; pmx: premaxilar; pof: postorbitofrontal; prf: prefrontal; pro: proótico; pt: pterigoides; q: cuadrado; sa: surangular; smx: septomaxilar; sq: escamoso; st: supratemporal; v: vómer.

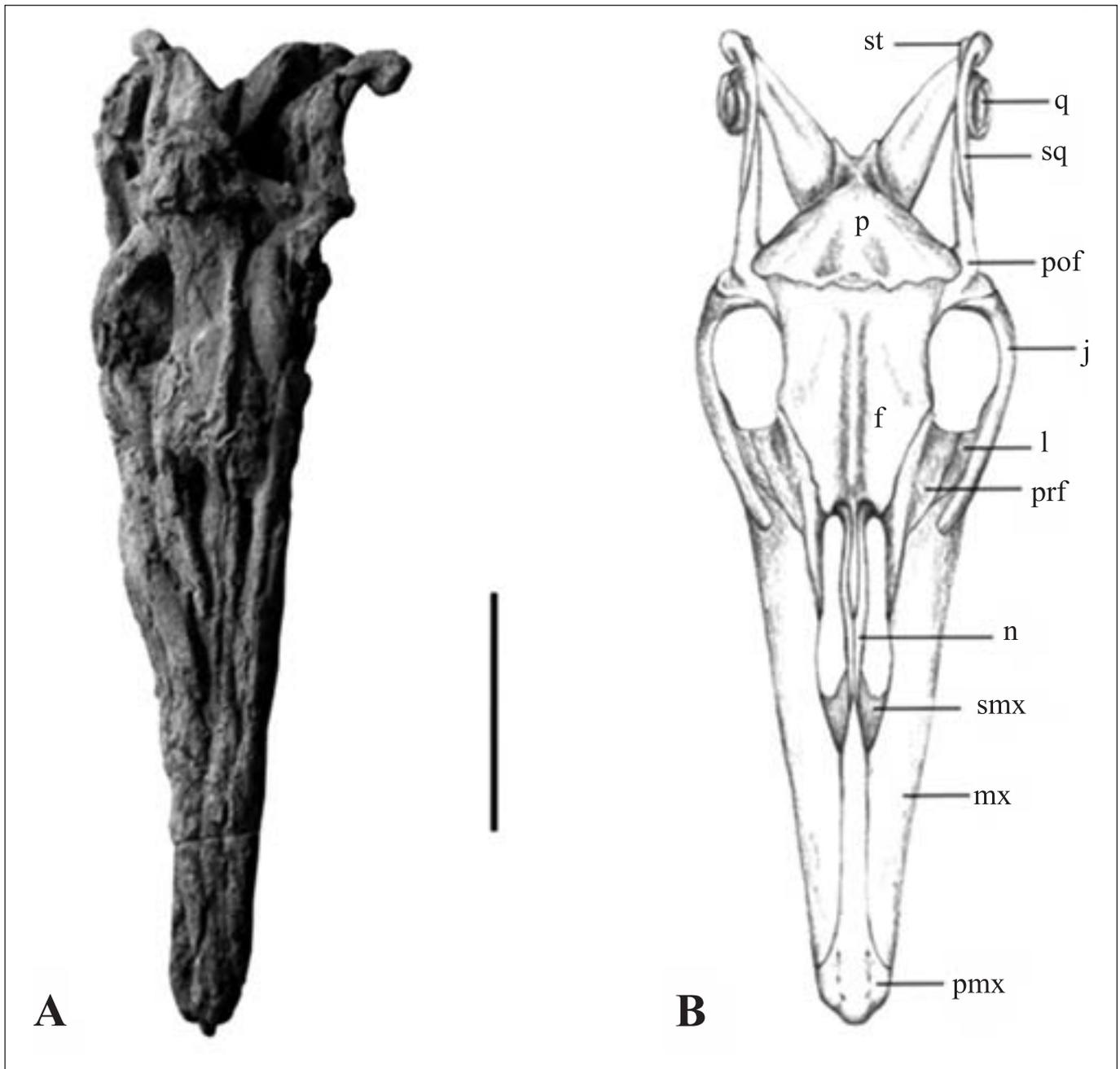


Figura 7. *Eonatator coellensis* sp. nov. RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237). Cráneo. A: Vista dorsal. B: Reconstrucción en vista dorsal. Barra de escala: 10 cm. Abreviaturas: **f**: frontal; **j**: yugal; **l**: lagrimal; **mx**: maxilar; **n**: nasal; **p**: parietal; **pmx**: premaxilar; **pof**: postorbitofrontal; **prf**: prefrontal; **q**: cuadrado; **smx**: septomaxilar; **sq**: escamoso; **st**: supratemporal.

De los huesos del paladar sólo se aprecia una pequeña porción del palatino derecho, expuesto en el interior de la narina por debajo del nasal, y los vómeres, expuestos en sección en el corte transversal del hocico. Estos últimos se encuentran

en medio de la cavidad oral, desprendidos del paladar y desplazados hacia la mandíbula derecha. Su sección los muestra latero-medialmente comprimidos y dorsalmente curvados y bifurcados, formando dos crestas dorso-laterales (fig. 6D).

En la órbita derecha se aprecian claramente restos del anillo esclerótico. Se ven restos de seis placas escleróticas desarticuladas.

La rama mandibular derecha está exhibida por partes. Adelante se observa la porción anterior del dentario en vista lateral, en la órbita se ve el coronoides expuesto parcialmente y detrás de ésta se presentan varios huesos posteriores en vista dorsal. Esta disposición coincide con la deformación por torsión que parece haber afectado la parte posterior del cráneo. De la rama mandibular izquierda sólo se aprecia el extremo anterior del dentario. Los dentarios muestran una corta proyección anterior al primer alveolo. La superficie lateral del dentario es longitudinalmente estriada y exhibe una marcada fila lateral de forámenes alargados que corresponden a las salidas del nervio V. Sólo se ven tres dientes anteriores del dentario derecho.

En las superficies del corte transversal realizado en la región anterior del hocico (fig. 6D), se puede apreciar con claridad, en el dentario izquierdo, dos pequeñas hendiduras laterales, una correspondiente a la fila de forámenes que se observa lateralmente en el dentario derecho y otra más, debajo de ésta, que evidencia la presencia de otra fila de forámenes en esta región. Se observa igualmente el canal nervioso que atraviesa longitudinalmente al dentario. En el derecho este canal se encuentra casi cerrado. La superficie lateral del dentario es convexa y la medial lo es en menor grado. Esta última está fuertemente disectada por el canal mandibular, el cual se encuentra más estrecho en el dentario izquierdo. También en el corte se ve claramente que el parapeto que bordea lingualmente los alveolos es más bajo que la pared lateral del dentario.

Del coronoides, cubierto por el yugal, no se alcanza a ver más que su porción posterior dorsal fracturada. Por detrás del yugal está expuesta la región posterior dorsal de la rama mandibular. Se distinguen un segmento posterior del surangular, una parte de la superficie medial del prearticular y la región dorsal del articular. El surangular lleva una marcada cresta en su borde dorso-lateral que se curva medialmente atrás formando una arista en el margen anterior de la fosa glenoidea, de la cual participa mínimamente. A pesar de que una parte de la fosa glenoidea está cubierta por el cuadrado, su parte expuesta muestra que está formada casi en su totalidad por el articular. Por detrás de la fosa glenoidea se exhibe la superficie dorsal del proceso retroarticular, amplia, aplanada y de contorno circular (en su porción visible) y separada de la fosa glenoidea por un abultamiento dorso-lateral.

Se observan del lado derecho un diente premaxilar, uno mandibular y los 15 maxilares que son los mejor expuestos. Su tamaño disminuye hacia atrás. Los dientes exhiben una

corona posteriormente curvada, de sección ovalada y con una ligera carena posterior en su extremo distal.

Esqueleto axial (Figs. 3, 4, 6A, B y 8)

La columna vertebral está expuesta en su mayoría en vista lateral. Las vértebras más anteriores se exhiben laterodorsalmente y las caudales en corte sagital. El atlas no está expuesto. Se observan el axis, otras 5 vértebras cervicales, 21 dorsales, 4 pigales y 58 caudales. De éstas últimas sólo las primeras 21 están articuladas. De acuerdo con la cantidad, la morfología y la longitud de las vértebras caudales desarticuladas conservadas, se estima que la cola fue de largo similar al tronco. El aplastamiento general del fósil ha deformado los centros vertebrales, por lo que la relación entre ancho y alto de los mismos no se puede establecer. La primera vértebra visible se considera el axis por su ubicación inmediatamente por debajo del extremo posterior medial del parietal y por presentar en su morfología la base del arco neural más larga que en las siguientes vértebras y su postzigapófisis más pequeña. No se observa ningún fragmento anterior que pueda relacionarse con el atlas.

Las primeras cinco vértebras posteriores al axis exhiben claramente un pedúnculo para la hipapófisis, el cual se encuentra ubicado en la región posterior ventral de cada cuerpo vertebral (figs. 6A y B). En todas estas vértebras la articulación pre-post zigapófisis dibuja lateralmente una línea horizontal. La sinapófisis, de posición anterior, es alargada ventralmente, parte desde la prezigapófisis, se dirige posteriormente formando una afilada cresta lateral y desciende sobrepasando notablemente el borde ventral del cuerpo vertebral. En las primeras vértebras cervicales la sinapófisis desciende en una magnitud equivalente a la de la altura de la espina neural, mientras que en las posteriores esta magnitud disminuye. La espina neural en las vértebras cervicales es más baja y más inclinada que en las dorsales. A pesar de la deformación por compresión, en las vértebras cervicales se marca una cresta longitudinal lateral en la base de la espina neural. Se observan costillas articuladas desde la segunda vértebra cervical posterior al axis, más cortas en las 2, 3 y 4. A los extremos distales de estas últimas costillas se asocian huesos de la cintura escapular.

En la serie dorsal las vértebras exhiben la espina neural proporcionalmente más alta que en la serie cervical. Las zigapófisis son menos pronunciadas que en las cervicales y las sinapófisis, aunque siguen en una posición baja, sobrepasan mínimamente el borde ventral del cuerpo vertebral, siempre en posición anterior. La cresta longitudinal de la base del arco neural se torna menos pronunciada en estas vértebras. Todas las vértebras dorsales llevan costillas articuladas.

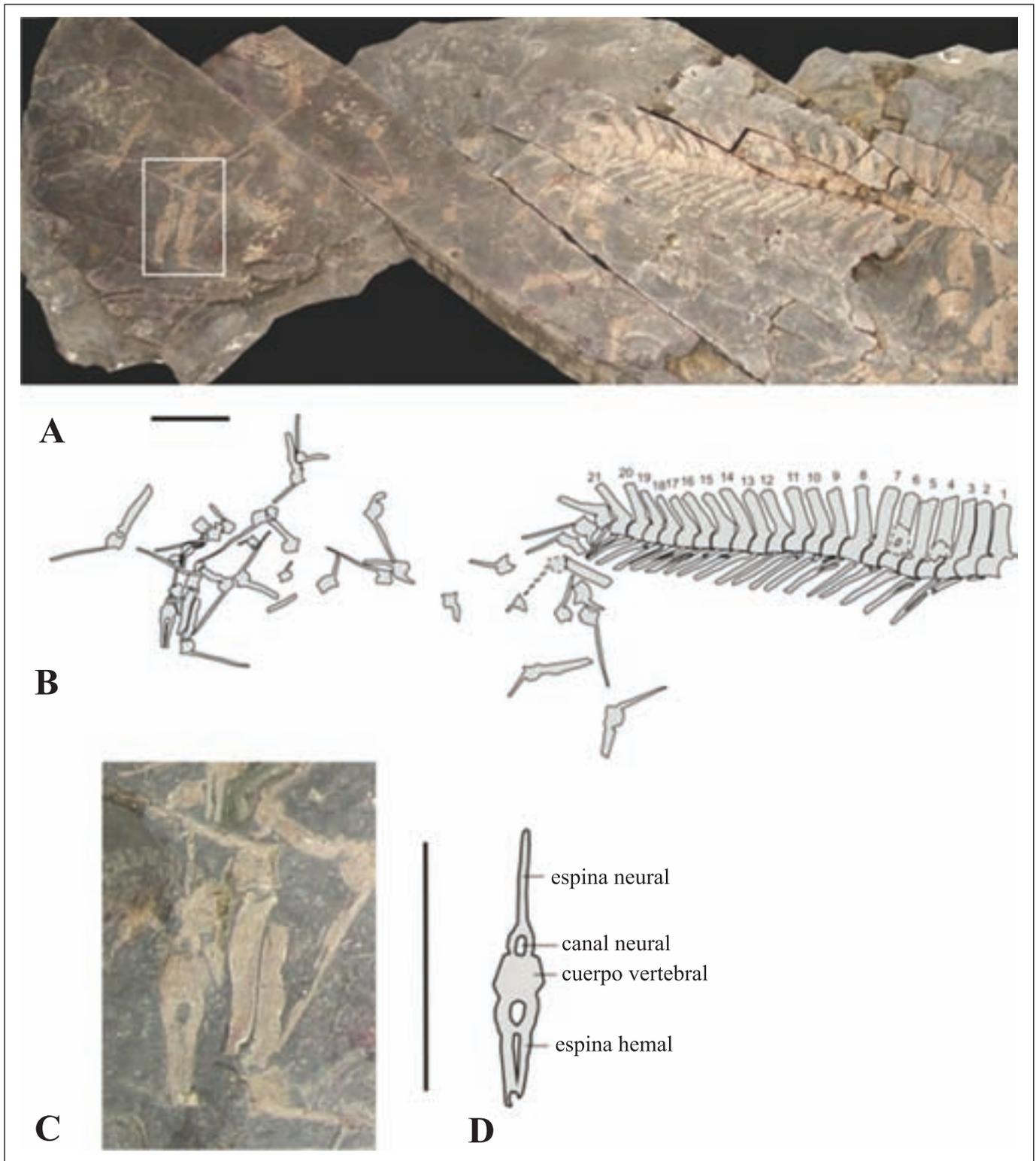


Figura 8. *Eonator coellensis* sp. nov. RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237). Vértebras caudales. A y B: fotografía y esquema interpretativo generales, las vértebras articuladas se han numerado; C: Detalle ampliado del área indicada en A con un rectángulo, en el que se observa una vértebra caudal terminal en sección transversal (esquemática en D). Barras de escala: 10 cm.

En las vértebras pigales (fig. 4), la espina neural es alta pero menos larga que en las dorsales. La sinapófisis está muy desarrollada en las primeras. En la segunda pigal la sinapófisis alcanza una longitud casi igual a la altura de la espina neural. En la cuarta no es claro el desarrollo de la sinapófisis debido a la compresión y a su posición coincidente con el extremo distal del pubis izquierdo. En esta región y en la caudal, el efecto de la erosión ha dejado expuestas las vértebras en corte, lo cual permite observar la articulación intervertebral procélica con la superficie articular ligeramente inclinada anterodorsalmente.

Las vértebras caudales (fig. 8) se observan en su mayoría seccionadas sagitalmente por la erosión. La primera no exhibe claramente los límites de su cuerpo vertebral, parece estar desplazada por los huesos de la cadera mostrándose muy unida a la segunda vértebra caudal. Las primeras 21 vértebras caudales están articuladas, las cuatro siguientes se encuentran desplazadas pero cercanas a su ubicación original. De éstas, las tres últimas presentan la espina neural dirigida en sentido opuesto. Las demás vértebras caudales se encuentran desarticuladas y desplazadas de su posición original. En las vértebras caudales la altura de la espina neural, con relación a la altura del centro vertebral, decrece inicialmente y a partir de la vértebra 18 (caudal) se hace mayor. En general los cuerpos vertebrales son más largos que altos, principalmente en las intermedias proximales, aunque en algunas posteriores desarticuladas, pero no las más pequeñas, esta proporción es opuesta. Las vértebras caudales tienen espinas neural y hemal bien desarrolladas y en su mayoría inclinadas posteriormente. La espina hemal se une bifurcada al extremo posterior del cuerpo vertebral. Se observa una vértebra caudal terminal en sección transversal que exhibe un contorno subhexagonal del cuerpo vertebral (Figs. 8C y D). Entre las vértebras desarticuladas se pueden identificar con claridad tres de ellas con la espina neural vertical, no inclinada hacia atrás como su espina hemal. Coincidentemente, la espina neural en estas vértebras es proporcionalmente más alta que en las demás vértebras caudales desarticuladas. La morfología de estas vértebras sugiere que la forma de la cola era más parecida a la de los mosasaurios que a la de los aigialosaurios.

Esqueleto apendicular (Figs. 9 y 10)

Los miembros se han conservado casi en su totalidad. Los dos izquierdos se encuentran parcialmente cubiertos por el esqueleto axial, mientras que los derechos están mejor exhibidos. En el miembro posterior derecho el zeugopodio y una parte del estilopodio se perdieron por erosión post-fosilización, al quedar expuestos en superficie. Sin embargo, su contorno quedó parcialmente insinuado sobre la roca.

De la cintura pectoral no es visible más que una pequeña porción de la escápula izquierda y una gran parte, aunque

mal preservada, de la escápula derecha. El mal estado de preservación de esta última no permite establecer con claridad la morfología de la escápula.

Los huesos del miembro anterior se observan en el apéndice derecho en vista extensora (fig. 9), mientras en el izquierdo parecen encontrarse ladeados. El húmero es más largo que ancho y de longitud similar a la del fémur. Sus extremos proximal y distal son análogamente expandidos. Se observa la cabeza del húmero redondeada y sobresaliente, de tal forma que el largo total del hueso equivale a 2,2 veces su ancho distal. El proceso post-glenoideo está poco desarrollado, al igual que los cóndilos distales. Se observa una hendidura estrecha y alargada sobre el epicóndilo (*ectepicondilar groove* en **Bardet et al.**, 2005). El radio y el cúbito son alargados. El radio presenta gran expansión del proceso preaxial mientras su borde pos-axial es ligeramente cóncavo. En el cúbito se aprecia, aunque comprimido, el olecranon bien desarrollado. De los huesos del carpo sólo se distinguen tres en el miembro izquierdo que corresponden al cubital, al cuarto carpiano y un fragmento del intermedio. En el miembro derecho esta zona se encuentra intensamente fracturada y no puede distinguirse ninguno de ellos. Los metacarpianos y las falanges son notoriamente alargados y de extremos poco ensanchados. Sólo los metacarpianos 1 y 5 presentan su extremo proximal expandido. No se puede establecer el número exacto de falanges pero, por su conservación en posición de articulación, es evidente que no existe hiper-falanga. En el dígito más largo se cuentan cuatro falanges.

Los huesos de la cintura pélvica se conservaron en vista dorsal (fig. 10). Se observan los dos isquiones y los dos pubis en posición articulada y los iliones desplazados ligeramente pero conservando su ubicación de articulación. Los isquiones y los pubis son anchos y de cuerpo medialmente expandido. El tubérculo púbico se aprecia solamente como un ensanchamiento del extremo distal del pubis. El tubérculo isquiático no presenta proyección posterior, se manifiesta en el isquion izquierdo como un ángulo marcado en el borde posterior del hueso. Los iliones son muy poco curvados y se dirigen dorsalmente hacia adelante. El izquierdo, por la posición de reposo del esqueleto, se encuentra en contacto con la cuarta vértebra pigal y la primera caudal (figs. 3 y 10). Sin embargo, la posición del ilion derecho, ampliamente separado de las vértebras, sugiere que no existía ninguna conexión articulada entre los iliones y la columna vertebral.

Los huesos del miembro posterior izquierdo, los cuales pudieron observarse al levantar las espinas neurales de las primeras vértebras caudales (figs. 10B y C), están exhibidos en vista postero-lateral mientras los del derecho lo están en vista lateral. Todos son aplanados y están en varias partes

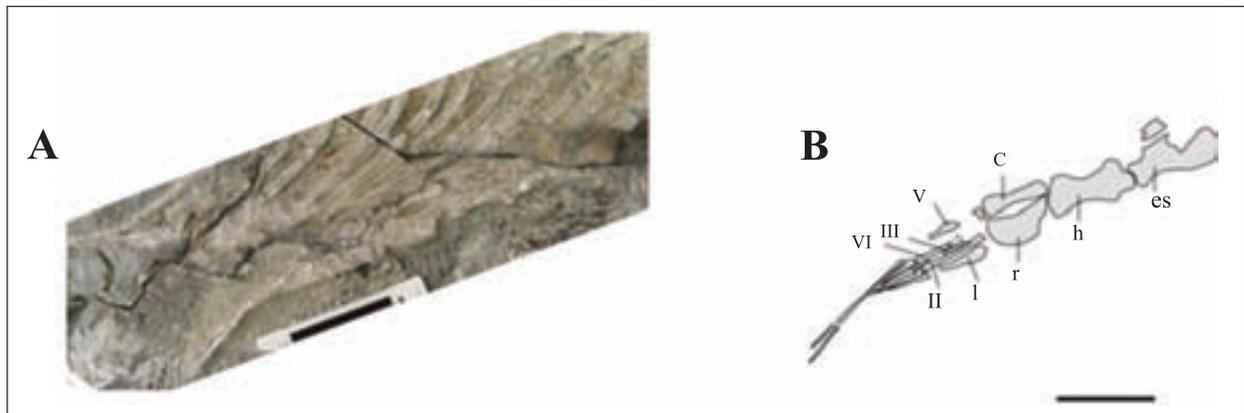


Figura 9. *Eonator coellensis* sp. nov. RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237). Miembro anterior derecho con escápula. Fotografía y esquema interpretativo. Barras de escala: 10 cm. Abreviaturas: **c**: cúbito; **es**: escápula; **h**: húmero; **r**: radio; **I...V**: metacarpianos.

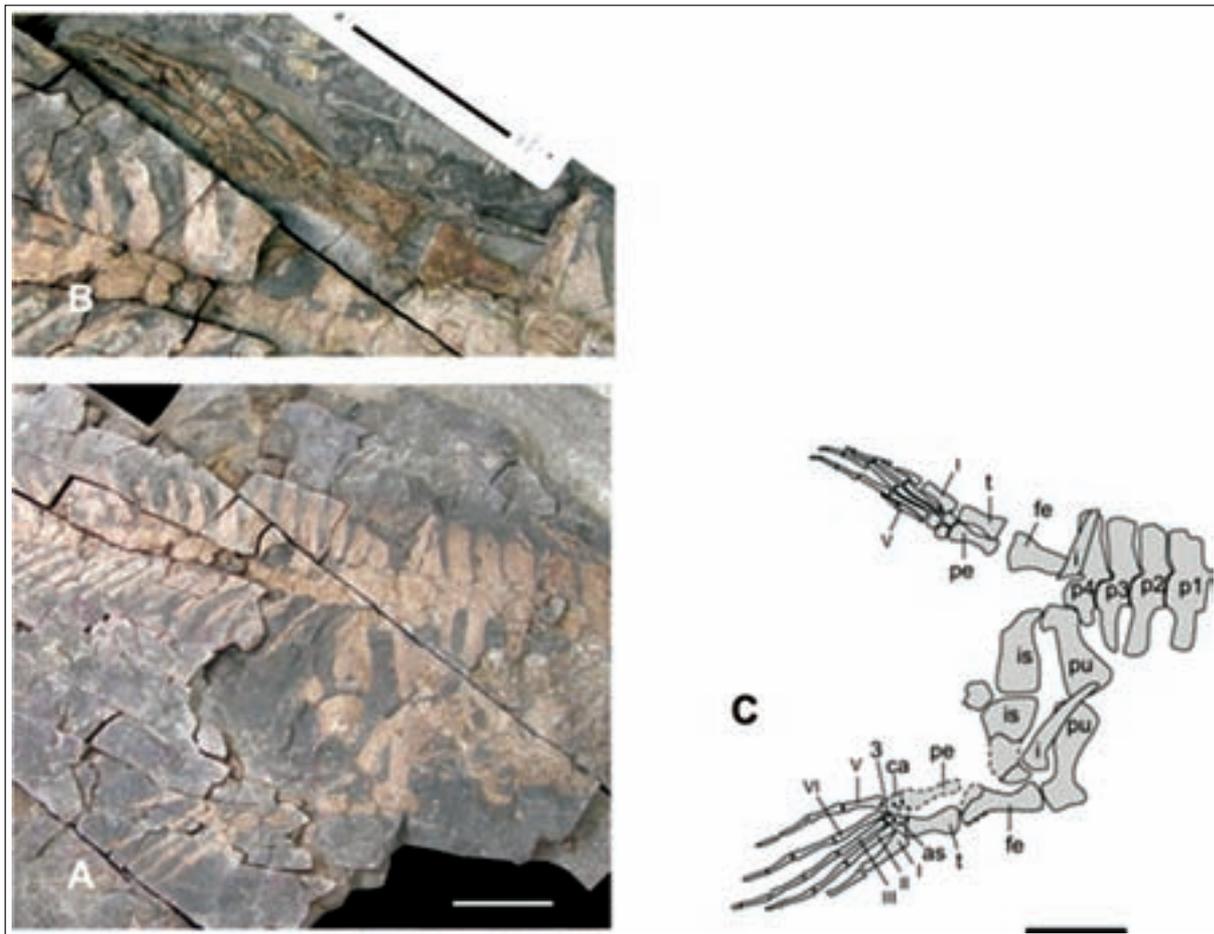


Figura 10. *Eonator coellensis* sp. nov. RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237). Cintura pélvica y miembros posteriores con las vértebras pigales. A: Vista general con los arcos vertebrales que cubren el miembro izquierdo. B: Vista del miembro izquierdo sin los arcos vertebrales que lo cubren. C: Esquema interpretativo general sin los arcos vertebrales que cubren el miembro izquierdo. Barras de escala: 10 cm. Abreviaturas: **as**: astrágalo; **ca**: calcáneo; **fe**: fémur; **i**: ilion; **is**: isquion; **p1-4**: vértebras pigales; **pe**: peroné; **pu**: pubis; **t**: tibia; **I-V**: metatarsianos; **3**: tarsiano 3.

erosionados, por lo que varios de sus rasgos sólo se observaron en el momento del hallazgo como contornos visibles en la roca. El fémur es ligeramente más corto que el húmero. Su longitud es casi el doble de su ancho distal. Sus extremos proximal y distal son regularmente convexos. El contorno preservado en el fémur derecho sugiere una forma del cuerpo del hueso ligeramente curvada. La tibia es levemente más corta y más ancha que el peroné. Sus bordes anterior y posterior son cóncavos y su porción proximal más extendida que la distal. El peroné muestra más extendido su extremo distal. Se insinúa la presencia de cuatro huesos semicirculares en el tarso, uno de ellos articulados medialmente con el peroné (calcáneo), uno en posición media entre la tibia y el peroné (astrágalo) y dos distales. Los metatarsianos son notablemente alargados, siendo los tres del medio los más angostos. El I es el más ancho y su región proximal está ampliamente expandida. El V es el más corto y proximalmente es expandido. Las falanges, como en los miembros anteriores, se encuentran articuladas, son alargadas y de extremos poco ensanchados. No se presenta hiper-falanga en los dígitos. En el miembro derecho es claro que los dígitos II y III tienen en total 3 y 4 falanges respectivamente, mientras que en los demás dígitos no es claro el número total de falanges. En el I se conserva una falange y en los dígitos IV y V se insinúan 3. En el miembro izquierdo se puede observar claramente que el dígito II tiene 3 falanges, el dígito III tiene 4 falanges y el dígito IV tiene al menos 4 falanges. Las falanges ungulares conservadas son de extremidad aguda y ligeramente recurvadas.

Discusión

El registro fósil de halisaurinos se ha diferenciado en dos géneros, *Halisaurus* Marsh, 1869 y *Eonatator* Bardet y Pereda Suberbiola, 2005. El género *Halisaurus* fue propuesto con base en dos vértebras y dos fragmentos craneales (Marsh, 1869). *Eonatator* fue propuesto para separar la especie *H. sternbergii* (Wiman, 1920) del género *Halisaurus* (Bardet et al., 2005) sobre la base del estudio de un esqueleto relativamente completo. Inicialmente Wiman (1920) atribuyó el espécimen tipo de esta especie a *Clidastes sternbergii*, luego varios autores discutieron su atribución al género *Clidastes* (Russell, 1967; DeBraga y Carroll, 1993; Ligham-Soliar, 1996) y otros la incluyeron en el género *Halisaurus* (Caldwell y Bell, 1995; Caldwell, 1996; Bell, 1997; Holmes y Sues, 2000; Bardet y Pereda-Suberbiola, 2001). A partir de una amplia revisión del material conocido y nuevo material encontrado en el norte de África, Bardet et al. (2005) separan la especie *H. sternbergii* del género *Halisaurus* para incluirla en el nuevo género *Eonatator* (*E. sternbergii*). El nuevo género es considerado el grupo hermano de *Halisaurus*, conformando la subfamilia Halisaurinae Bardet et al.,

2005. Lindgren y Siverson (2005) presentan a *Eonatator* en la sinonimia de *Halisaurus* sin ofrecer mayor discusión. La mayor parte del material de halisaurinos conocidos en el mundo se ha atribuido al género *Halisaurus*, mientras que el género *Eonatator* está representado por dos especímenes recolectados en capas santonianas de Kansas (USA). El primero, el holotipo, un esqueleto relativamente completo y parcialmente reconstruido, y el segundo, un esqueleto incompleto (Wiman, 1920; Russell, 1967; Bardet y Pereda-Suberbiola, 2001; Bardet et al., 2005).

El género *Halisaurus* fue inicialmente diferenciado de otros mosasaurios por la forma ovalada del cuerpo vertebral (Marsh, 1869), rasgo que ha sido analizado y establecido por varios autores como útil para reconocer este género a partir de restos vertebrales (Baird, 1986; DeBraga y Carroll, 1993; Caldwell y Bell, 1995; Bell, 1997; Holmes y Sues, 2000; Bardet y Pereda-Suberbiola, 2001; Bardet et al., 2005). En el espécimen estudiado las vértebras se encuentran deformadas por aplastamiento por lo que las proporciones reales relacionadas con su sección transversal no son claras. Con la posterior aparición de restos más completos, la descripción de los halisaurinos ha sido ampliamente enriquecida (Wiman, 1920; Russell, 1967; Ligham-Soliar, 1996; DeBraga y Carroll, 1993; Caldwell, 1996; Holmes y Sues, 2000; Bardet y Pereda-Suberbiola, 2001; Bardet et al., 2005; Lindgren y Siverson, 2005) y otros rasgos relacionados con las vértebras han sido discutidos y diferenciados (Caldwell y Bell, 1995; Mulder, 2003; Lindgren y Siverson, 2005). Muchos de los rasgos craneanos y post-craneanos mencionados por los distintos autores para diferenciar estos mosasaurios se encuentran en el ejemplar de Coello. Así, por ejemplo, el frontal posee una marcada cresta medial; el proceso infrastapedia del cuadrado está muy desarrollado y hace contacto con el proceso supraestapedia; las sinapófisis de las vértebras cervicales se proyectan ventralmente sobrepasando el borde ventral del cuerpo vertebral; las sinapófisis de las vértebras dorsales posteriores se ubican anteriormente en el cuerpo vertebral; las vértebras caudales tienen las espinas hemales fusionadas; y el cuerpo vertebral de las caudales terminales es de sección sub-hexagonal. Los caracteres diagnósticos establecidos por Bardet et al. (2005) para diferenciar la subfamilia Halisaurinae se observan claramente en el ejemplar de Coello: 1- la forma lateral de la sutura mx-pmx encaja en la geometría descrita por los autores (vertical adelante, oblicua en su sección media y horizontal atrás) (fig. 6A,B); 2- la orientación de las ramas suspensorias del parietal es oblicua (figs 6A,B y 7); 3- la expansión preaxial del radio se extiende en los dos tercios distales del largo del hueso (fig. 9); y 4- la tibia y el peroné son alargados, angostos y con extremos expandidos (fig. 10).

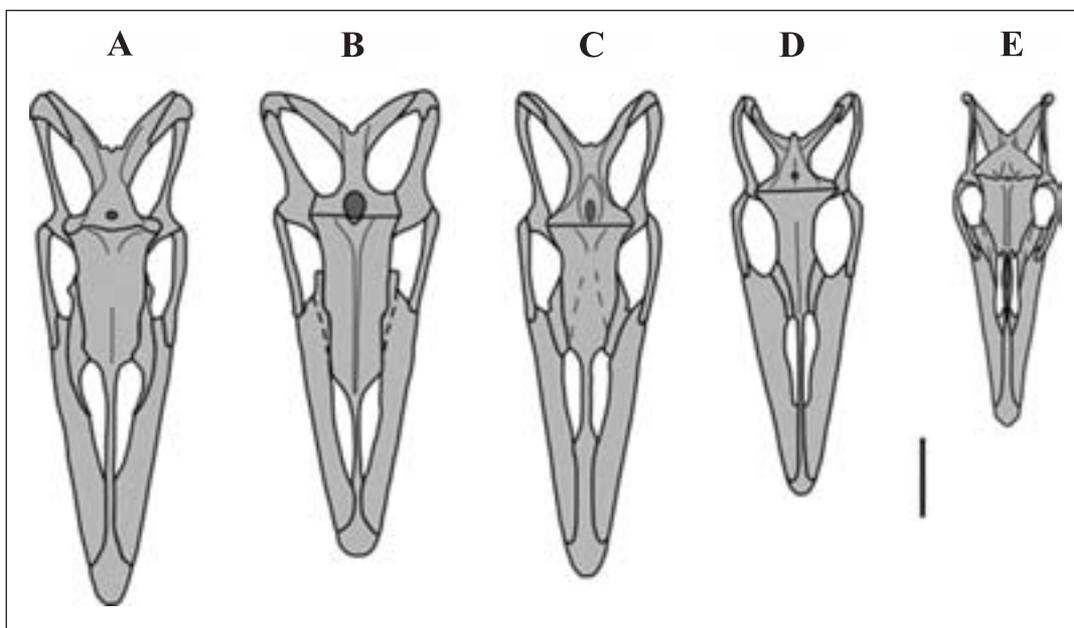


Figura 11. Gráfica comparativa de cráneos de halisaurinos reconstruidos, en vista dorsal. Tomado y modificado de Bardet et al., 2005. A, *Halisaurus platyspondylus* (tomado de Holmes & Sues, 2000); B, *Halisaurus ortliebi* (tomado de Lingham-Soliar, 1996); C, *Halisaurus arambourgi* (tomado de Bardet et al., 2005); D, *Eonatator sternbergii* (tomado de Bardet & Pereda Suberbiola, 2001); E, *Eonatator coellensis* sp. nov. RC090805 (nuevo número de catálogo: IGM p881237). Barra de escala: 10 cm.

De acuerdo con las sinapomorfías identificadas para cada género en el análisis de **Bardet et al.** (2005), *Halisaurus* se identifica por presentar un área triangular postero-medial en la superficie dorsal del frontal, exhibir un fuerte parapeto posterior a la fosa glenoidea en el articular y mostrar articulaciones vertebrales cervicales sub-rectangulares. A diferencia de *Halisaurus*, en el ejemplar colombiano el articular presenta sólo un ligero abultamiento posterior a la fosa glenoidea y el área postero-medial triangular en la superficie dorsal del frontal es prácticamente inexistente y en su lugar se observa extendida la cresta dorsal (fig. 7). En el halisaurino de Coello no se puede observar la forma de los centros vertebrales.

Por su parte, *Eonatator* es caracterizado en el estudio de **Bardet et al.** (2005) por presentar en el parietal una tabla triangular uniforme que se extiende considerablemente hacia atrás; por tener el foramen parietal de forma circular y de tamaño mediano, ubicado a una distancia igual a dos veces su tamaño desde la sutura fronto-parietal y rodeado anteriormente y posteriormente por dos crestas paralelas; por tener el cuadrado redondeado con el ala timpánica regularmente convexa; por poseer una fórmula vertebral consistente en 7 cervicales, 24 dorsales, 4 pigales, 28 caudales medianas y al menos 41 caudales terminales; y por presentar un húmero cuya longitud es equivalente a 2,5 veces su ancho distal. Como en *Eonatator*, el ejemplar colombiano exhibe el parietal con una

protuberante superficie triangular extendida hacia atrás y con crestas en su superficie (fig. 7), tiene el cuadrado redondeado y con el ala timpánica regularmente convexa (fig. 6C), el número de vértebras cervicales y pigales es coincidente (fig. 3), y las proporciones del húmero son similares (fig. 9). Sin embargo, ni la forma de las crestas de la superficie triangular del parietal, ni el número de vértebras dorsales del ejemplar colombiano coinciden con los mencionados por **Bardet et al.** (2005) para este género. En el halisaurino de Coello el foramen parietal no se observa, parece ser pequeño y, en cualquier caso, su posición es anterior.

Las diferencias de los rasgos superficiales del parietal encontradas entre el ejemplar de Coello y las establecidas para *Eonatator* pueden estar relacionadas con la fuerte deformación que presenta el ejemplar colombiano en la zona dorsal anterior de este hueso. Por otra parte, teniendo en cuenta que la preservación del espécimen tipo de *Eonatator sternbergii*, el más completo conocido, ha sido discutida por presentar partes reconstruidas, entre ellas algunas vértebras cervicales y dorsales (**Bardet y Pereda-Suberbiola**, 2001), el rasgo relacionado con la fórmula vertebral no se puede diferenciar con precisión. El número de vértebras dorsales en el holotipo de *E. sternbergii* se establece en 24, contando 2 anteriores reconstruidas y la última probablemente sin costillas (**Wiman**, 1920; **Bardet y Pereda-Suberbiola**, 2001). En el ejemplar colombiano se cuentan 21, todas ellas portando costillas.

Con respecto a los rasgos post-craneanos, conocidos sólo en *Halisaurus arambourgi* y *Eonatator sternbergii*, el ejemplar de Coello comparte la mayoría con el segundo: los centros vertebrales caudales son más largos que altos; los propodios presentan un cóndilo esférico; el fémur es alargado, de longitud cercana a las 2,5 veces su ancho distal; y las proporciones y la morfología de los huesos de la cadera y de los miembros son más parecidos a los de *E. sternbergii*. De esta manera, las variaciones que muestra el espécimen de Coello con respecto a los rasgos diagnósticos de *Eonatator* y de *Halisaurus* permiten relacionarlo más cercanamente con el primero.

Además de los rasgos mencionados, el ejemplar estudiado presenta un mosaico de caracteres que comparte con las distintas especies de halisaurinos y que, al mismo tiempo, lo diferencian de las demás (fig. 11). Con *H. ortliebi* comparte la prolongación posterior de la cresta frontal y la posición anterior del foramen parietal (Dollo, 1889; Lingham-Soliar, 1996); con *H. platyspondylus* comparte la amplia participación de los prefrontales en el borde posterior de las narinas externas y la geometría general del frontal (Holmes y Sues, 2000); con *H. arambourgi* comparte las proporciones relativas entre las longitudes del frontal, de las narinas externas y de la porción rostral anterior a las narinas y la presencia de una pequeña cresta del prefrontal sobre la parte anterior de la órbita (Bardet et al., 2005), además de la ancha barra posterior del premaxilar, rasgo sugerido también para *H. platyspondylus* por Polcyn y Lamb (2012). Finalmente, con *E. sternbergii* comparte la forma alargada del cráneo, las proporciones generales de la región parietal, los márgenes cóncavos del frontal y la presencia de grandes nasales (Wiman, 1920; Bell, 1997; Bardet y Pereda-Suberbiola, 2001), este último rasgo sugerido también para *H. arambourgi* por Polcyn et al. (2012).

El halisaurino colombiano difiere de *Eonatator sternbergii* por mostrar la terminación posterior de la sutura premaxilar-maxilar a la altura del séptimo diente maxilar. Aunque en el holotipo de *E. sternbergii* no se ha conservado el premaxilar, Bardet et al. (2005) establecen como carácter diagnóstico ambiguo del género la terminación de esta sutura detrás del noveno diente maxilar. El ejemplar de Coello difiere de todas las especies de halisaurinos en la forma del contorno de las narinas externas, en la posición retraída de las narinas con relación a la longitud total del cráneo y del maxilar, en la presencia de un corto rostro anterior a los dientes premaxilares y dentarios, en la corta longitud del frontal y en la presencia de dos depresiones mediales en la tabla triangular del parietal. La morfología de las vértebras caudales permite sugerir que la forma de la cola era similar a la de los mosasaurios más que a la de los aigialosaurios o a la de *E. sternbergii*.

El mosaico de caracteres analizados justifica ampliamente ubicar el espécimen de Coello en un nuevo taxón de la subfamilia Halisaurinae. De los dos géneros establecidos para la subfamilia, el ejemplar de Coello comparte caracteres diagnósticos sólo con *Eonatator*. La única especie de este género, *E. sternbergii*, difiere en varios rasgos del halisaurino de Coello. Lo anteriormente mencionado y la presencia de rasgos únicos en el ejemplar de Coello sustentan su ubicación en una nueva especie del género *Eonatator*. Su estudio aporta nuevos rasgos morfológicos del género, que no se conocían en su única especie *E. sternbergii*. La anatomía de la parte anterior del cráneo, así como la morfología y las interrelaciones de los huesos de la cintura pélvica y de los miembros, constituyen un nuevo aporte a la definición del género.

Conclusiones

Este estudio permite reportar el primer mosasaurio halisaurino conocido hasta ahora en Colombia. Por sus características anatómicas se le ubica dentro de una especie nueva del género *Eonatator* Bardet y Pereda Suberbiola, 2005, *E. coellensis* sp. nov. Su estudio aporta nuevas observaciones que complementan la definición del género. El espécimen constituye el primer registro de mosasaurios en capas del Campaniano de Colombia y representa el mosasaurio más tardío en el territorio colombiano.

En las cavidades del esqueleto del mosasaurio estudiado se identifican restos de tejidos blandos que, por su posición y morfología, se asocian a restos musculares y vestigios de órganos internos. En la región abdominal posterior se reconocen restos de otros individuos de tamaño pequeño que se interpretan como posibles restos de uno o varios embriones.

Un análisis tafonómico preliminar permite proponer que el cadáver del mosasaurio se depositó boca abajo en un ambiente que refrenó los procesos de descomposición y favoreció la mineralización temprana. Por la disposición y forma de preservación que presentan los restos, se sugiere que el enterramiento fue lento y progresivo.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado y financiado a través de un convenio interinstitucional establecido entre la Universidad Nacional de Colombia e INGEOMINAS (actualmente Servicio Geológico Colombiano, SGC). Ricardo Calderón y su padre, Luis Alfredo Calderón, merecen un especial agradecimiento por informar generosamente sobre el hallazgo del espécimen. A José Enrique Arenas, director del Museo Geológico José Royo y Gómez del SGC, expreso mis agradecimientos por facilitar el acceso al fósil. Agradezco a Gerardo Vargas

del Laboratorio de preparación paleontológica del SGC por su constante labor de preparación e incondicional colaboración en la manipulación del espécimen. Agradezco también a Natalie Bardet del Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris por facilitar el acceso a material de comparación y a Marta Fernández de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina, por sus aportes y comentarios al manuscrito.

Bibliografía

- Acosta, J. E., Guatame, R., Caicedo, J. C. & Cárdenas, J. I.** 2002. Mapa Geológico de Colombia, Plancha 245 Girardot, Escala 1:100.000, Memoria Explicativa. Instituto de Investigación e Información Geocientífica, Minero-Ambiental y Nuclear, INGEOMINAS. 92 pp.
- Azzaroli, A., Giuli, C. De, Ficarelli, G. & Torre, D.** 1975. Late cretaceous mosasaurs from Sokoto District, Nigeria. Atti. Accad. Naz. Lincei, Mem. Cl. Sci. Fis. Mat. Nat., Roma, **13** (2): 21-34.
- Baird, D.** 1986. *Halisaurus* and *Prognathodon*, two uncommon mosasaurs from the Upper Cretaceous of New Jersey. The Mosasaur **3**: 37-45.
- Bardet, N. & Pereda-Suberbiola, X.** 2001. The basal mosasaurid *Halisaurus sternbergii* from the Late Cretaceous of Kansas (North America): a review of the Uppsala type specimen. C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes / Earth and Planetary Sciences, **332**: 395-402.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola, X., Iarochene, M., Bouya, B & Amaghaz, 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.** 1997. A phylogenetic revision of North American and Adriatic Mosasauroidae. In: J. M. Callaway & E. L. Nicholls (eds): Ancient Marine Reptiles. Academic Press (San Diego): 293-332.
- Bell, G.L. Jr., Sheldon, M.A., Lamb, J.P. & Martin, J.E.** 1996. The first direct evidence of live birth in Mosasauridae (Squamata): Exceptional preservation in Cretaceous Pierre Shale of South Dakota. Journal of Vertebrate Paleontology **16**(suppl. to 3):21A.
- Bell, G.L. Jr. & Sheldon, M. A.** 2004. A gravid mosasaur (Plioplatecarpus) from South Dakota. Abstract book and field guide of the First Mosasaur Meeting, Schulp, A. S. and John W. M. Jagt (eds.), Natuurhistorisch Museum Maastricht, the Netherlands, pp. 16 (Abstract).
- Caceres, C., Cediell, F. & Etayo, F.** 2005. Guía introductoria de la distribución de facies sedimentarias de Colombia, Mapas de distribución de facies sedimentarias y amazón tectónico de Colombia a través del Proterozoico y del Fanerozoico. Maps of sedimentary facies distribution and tectonic setting of Colombia through the Proterozoic and Phanerozoic. Instituto Colombiano de Geología y Minería - INGEOMINAS, Bogotá. 43 p.
- Caldwell, M. W.** 1996. Ontogeny and phylogeny of the mesopodial skeleton in mosasauroids reptiles. Zoological Journal of the Linnean Society **116**: 407-436.
- Caldwell, M. & Bell, G. L.** 1995. *Halisaurus* sp. (Mosasauridae) from the Upper Cretaceous (?Santonian) of East-Central Peru, and the Taxonomic Utility of Mosasaur Cervical Vertebrae. Journal of Vertebrate Paleontology, **15** (3): 532-544.
- Caldwell, M.W. & Lee, M. S. Y.** 2001. Live bearing in Cretaceous marine lizards: first fossil record of viviparity in squamates. Proceedings of the Royal Society of London B, **268**: 2397-2401.
- Camp, C. L.** 1923. Classification of the lizard families. Bulletin of the American Museum of Natural History **48**:289-481
- DeBraga, M. & Carroll, R.** 1993. The origin of mosasaurs as a model of macroevolutionary patterns and processes. Evolutionary Biology, **27**: 245-322.
- Díez Díaz, V. & Ortega, F.** 2007. Un nuevo ejemplar de mosasaurio halisaurino del Cretácico Superior (Maastrichtense) de la cuenca de Khouribga (Marruecos). In: O. Cambra-Moo, C. Martínez-Pérez, B. Chamero, F. Escaso, S. de Esteban Trivigno & J. Marugán-Lobón (Eds.), Cantera Paleontológica. Diputación Provincial de Cuenca: 143-155.
- Dollo, L.** 1889. Première note sur les mosasauriens de Mesvin. Société Belge de Géologie et de Minéralogie **3**: 271-304.
- Etayo-Serna, F., Renzoni, G. & Barrero, D.** 1976. Contornos Sucesivos del mar cretáceo en Colombia. Memoria del Primer Congreso Colombiano de Geología: 217-252.
- Gervais, P.** 1853. Observations relatives aux reptiles fossiles de France. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris **36**: 374-377, 470-474.
- Holmes, R. B., & Sues, H. D.** 2000. A partial skeleton of the basal mosasaur *Halisaurus platyspondylus* from the Severn Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of Maryland. Journal of Paleontology, **74**: 309-316.
- Houssaye, A. & Bardet, N.** 2013. A baby mosasauroid (Reptilia, Squamata) from the Turonian of Morocco – Tethysaurus 'junior' discovered? Cretaceous Research **46**: 208-215
- Kardong, K. V.** 2012. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. Sixth edition. McGraw-Hill, New York. 794 pp.
- Kierman, C. R.** 2002. Stratigraphic distribution and habitat segregation of mosasaurs in the Upper Cretaceous of western and central Alabama, with an historical review of Alabama mosasaur discoveries. Journal of Vertebrate Paleontology, **22**: 91-103.
- Lindgren, J & Siverson, M.** 2005. *Halisaurus sternbergi*, a small mosasaur with an intercontinental distribution. Journal of Paleontology, **79** (4): 763-773.
- Lingham-Soliar, T.** 1991. Mosasaurs from the Upper Cretaceous of Niger. Palaeontology, London, **34** (3): 653-670.
- Lingham-Soliar, T.** 1996. The first description of *Halisaurus* (Reptilia Mosasauridae) from Europe, from the Upper Cretaceous of Belgium. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre, **66**: 129-136.
- Linnaeus, C.** 1758. Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. 10th Ed. Laurentius Salvii, Stockholm. (1-4) 824 p.
- Marsh, O. C.** 1869. Notice of some new mosasauroid reptiles from the Greensand of New Jersey. American Journal of Science and Arts, **48**: 392-397.
- Montes, C., Hatcher Jr. R: D. & Restrepo-Pace, P.** 2005. Tectonic reconstruction of the northern Andean blocks: Oblique convergence and rotations derived from the kinematics of the Piedras-Girardot area, Colombia. Tectonophysics, **399**: 221-250.
- Mulder, E. W. A.** 2003. Chapter 8-On the alledged presence of *Halisaurus* (Squamata, Mosasauridae) in the Latest Cretaceous of Maastrichtian type area. In: E. W. A. Mulder (Ed.): On latest Cretaceous tetrapods from the Maastrichtian type area. Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Reeks XLIV, aflivering 1. Stichting Natuurpublicaties Limburg (Maastricht): 145-147.
- Oppel, M.** 1811. Die Ordnung, Familien und Gattung der reptilian als Prodrom einer Naturgeschichte derselben. München. (1-12) 86 p.
- Páramo, M. E.** 1994. Posición sistemática de un reptil marino con base en los restos fósiles encontrados en capas del Cretácico superior en

- Yaguará (Huila). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, **19** (72): 63-80.
- Páramo-Fonseca M. E.** 1997. Les vertébrés marins du Turonien de la Vallée Supérieure du Magdalena, Colombie, Systématique, Paléoécologie et Paléobiogéographie. Tesis doctoral, Université de Poitiers, Francia. - Referencia biblioteca Servicio Geológico Colombiano, Bogotá. 154 p.
- Páramo-Fonseca, M. E.** 2000. *Yaguarasaurus columbianus* (Reptilia, Mosasauridae), a primitive mosasaur from the Turonian (Upper Cretaceous) of Colombia. Historical Biology, **14**: 121-131.
- Polcyn, M. J. & Lamb, J.** 2012. The snout of *Halisaurus platyspondylus* MARSH 1869: phylogenetic and functional implications. Bull. Soc. géol. France, **183** (2): 137-143.
- Polcyn, J., Lindgren, J., Bardet, N., Cornelissen, D., Verding, L. & Schulp, A. S.** 2012. Description of new specimens of *Halisaurus arambourgi* BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005 and the relationships of Halisaurinae. Bull. Soc. géol. France, 2012, **183** (2): 123-136
- Porta de, J.** 1965. La Estratigrafía del Cretácico Superior y Terciario en el extremo Sur del Valle Medio del Magdalena. Universidad Industrial de Santander, Boletín Geológico, **19**: 5-50.
- Russell, D. A.** 1967. Systematics and morphology of American mosasaurs (Reptilia, Sauria). Peabody Museum of Natural History, Yale University, Bulletin **23**: 1-241.
- Russell, D. A.** 1970. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Pt. VII, The mosasaurs. Fieldiana: Geology Memoirs, **3**: 365-380.
- Wiman, C.** 1920. Some reptiles from the Niobrara Group in Kansas. Bulletin of the Geological Institute of Uppsala, **18**: 9-18.

Recibido: 17 de septiembre de 2013

Aceptado: 31 de diciembre de 2013