

ELASMOSÁURIDOS (PLESIOSAURIA) DEL CRETÁCICO TARDÍO DEL NORTE DE PATAGONIA

Zulma GASPARINI¹ y Leonardo SALGADO²

¹ Depto. Científico Paleontología de Vertebrados, Museo de la Plata. Paseo del Bosque s/n, (1900) La Plata, Argentina.

² Museo de Geología y Paleontología, Universidad Nacional del Comahue. Buenos Aires 1400 (8300) Neuquén, Argentina.

Gasparini, Z. y Salgado, L. 2000. Elasmosáuridos (Plesiosauria) del Cretácico Tardío del norte de Patagonia. [Late Cretaceous elasmosaurids (Plesiosauria) from northern Patagonia]. *Revista Española de Paleontología*, **15**(1), 13-21. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

New plesiosaur material from the Late Cretaceous of northwestern Patagonia is described. Some characters (cervical lateral ridge, pelvic bar) suggest close affinities with the Elasmosauridae, a group of plesiosauroids whose Late Cretaceous derived members were cosmopolitan. The new specimens, found in Lago Pellegrini, Río Negro Province (Late Campanian-Early Maastrichtian), reveal that *Trinacromerum lafquenianum* Gasparini and Goñi, 1985, is not a valid taxon, and that the material does not belong to the Polycotylidae but to the Elasmosauridae. Some morphological and histological characters of the pelvic bones suggest that all these specimens are subadult. The outcrops correspond to an estuarine palaeoenvironment at the northwestern of a wide Atlantic transgression that covered most of Patagonia.

Keywords: Plesiosauria, Elasmosauridae, Late Cretaceous, Patagonia.

RESUMEN

Se describe nuevo material de plesiosaurios del Cretácico Tardío del noroeste de Patagonia. Algunos caracteres (cresta lateral en las cervicales, y la barra pélvica) indican que corresponden a Elasmosauridae, un grupo de plesiosauroides cuyos miembros derivados eran cosmopolitas en el Cretácico Tardío. Los nuevos especímenes hallados en Lago Pellegrini, Río Negro, en rocas del Campaniense Tardío-Maastrichtiense Temprano, revelan que *Trinacromerum lafquenianum* Gasparini y Goñi, 1985, no es un taxón válido y que no pertenece a los Polycotylidae sino a los Elasmosauridae. Algunos caracteres morfológicos e histológicos de los huesos pélvicos sugieren que todos los ejemplares son subadultos. El ambiente de depósito es un estuario que corresponde al extremo noroeste de una extensa transgresión atlántica que cubrió gran parte de Patagonia.

Palabras clave: Plesiosauria, Elasmosauridae, Cretácico Tardío, Patagonia.

INTRODUCCIÓN

Plesiosaurios del Cretácico Tardío han sido hallados en todos los continentes, incluso en Antártida. Sin embargo, la mayor cantidad de especímenes y diversidad taxonómica se registra en América del Norte, en el *Western Interior Sea* (Santoniense-Maastrichtiense), por lo que el conocimiento sobre estos reptiles marinos está basado principalmente en esa fauna (Williston, 1903, 1906, 1908; Welles, 1943, 1952, 1962; Bakker, 1993; Carpenter, 1996, 1997). En el resto del mundo, los registros del Cretácico Tardío son proporcionalmente escasos con predominio de material fragmentario y, como consecuencia, muchas determinaciones taxonómicas son

incorrectas o no están sólidamente sustentadas. En esta situación están los plesiosaurios del Cretácico Tardío de Europa (Bardet y Pereda Suberbiola, 1996), Asia y Africa (Persson, 1963), Nueva Zelanda (Welles y Gregg, 1971), Australia (Molnar, 1990), Antártida (Gasparini *et al.*, 1984) y América del Sur (Gasparini y Goñi, 1985).

En América del Sur, la mayor cantidad de restos de plesiosaurios del Cretácico Tardío proviene de Patagonia (Argentina y Chile), de los cuales, excepto el holotipo de *Aristonectes parvidens* Cabrera, un fragmento rostral referido a esa especie (Casamiquela, 1969), y el cráneo de un policotílido (Gasparini y de la Fuente, 2000, en este número), todos los demás son postcráneos incompletos y principalmente vértebras aisladas.

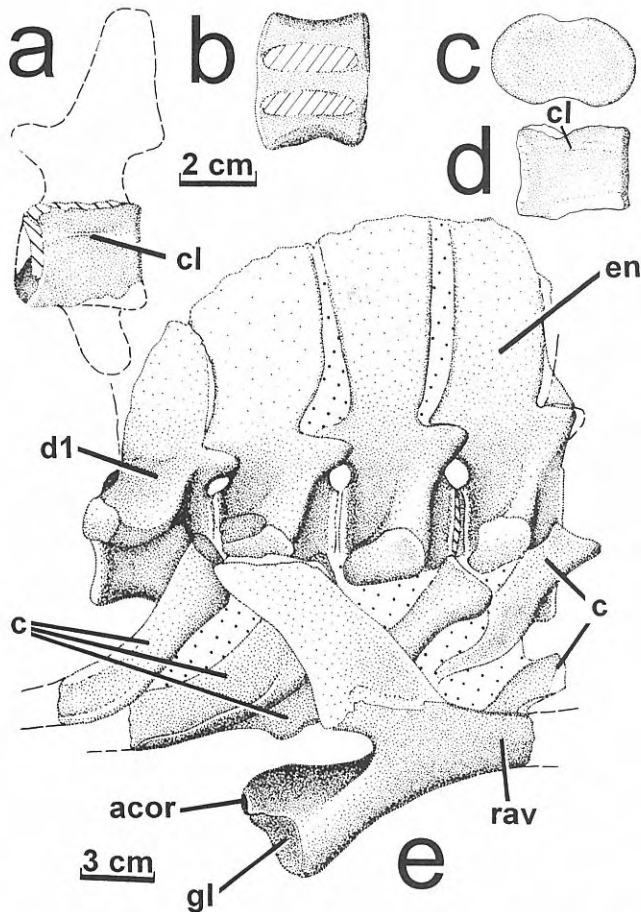


Figura 1. Elasmosauridae gen. et sp. indet. a: 1 MUCPv-92, vértebra cervical anterior en vista lateral. b, c y d: MUCPv-92, vértebra cervical anterior en vistas dorsal, anterior y lateral. e: MCS-4, vértebras pectorales y primera dorsal articuladas y escápula derecha en vista lateral. **acor:** articulación coracoidea de la escápula, **c:** costillas, **cl:** cresta longitudinal, **d1:** primera dorsal, **en:** espina neural, **gl:** cavidad glenoidea, **rav:** rama anteroventral de la escápula.

Gasparini y Goñi (1985) describieron, sobre la base de restos postcraneales hallados en el noroeste de la Provincia de Río Negro (noroeste de Patagonia), un nuevo Polycotyliidae: *Trinacromerum lafquenianum*. Sin embargo, el estudio de dos nuevos especímenes hallados en la misma localidad y nivel estratigráfico demuestra que ese taxón no es válido y que corresponde a los Elasmosauridae y no a los policotílidos. Además de esta corrección taxonómica, los nuevos elasmosáuridos del norte de Patagonia confirman la presencia de plesiosaurios de cuello largo en el Cretácico Tardío de América del Sur. Por otra parte, en este trabajo se analizan algunos caracteres morfológicos e histológicos de los huesos pelvianos que sugieren que los tres especímenes son subadultos.

Abreviaturas utilizadas en el texto y figuras: MCS: Colección del Museo de Cinco Saltos (Río Negro, Argentina); MUCPv: Colección de Paleontología de

Vertebrados del Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina; MLP: Colección del Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

SISTEMÁTICA

CLASE REPTILIA

SUBCLASE SAUROPTERYGIA Owen, 1860

ORDEN PLESIOSAURIA De Blainville, 1835

Superfamilia **PLESIOSAUROIDEA** (Gray, 1825)
Welles, 1943

Familia **Elasmosauridae** Cope, 1869

Gen. et sp. indet.

Figs. 1-8

1985 *Trinacromerum lafquenianum* Gasparini y Goñi, 58, lám. I, II.

Material

Restos postcraneales de tres especímenes. MCS-4 (Figs. 1; 2; 4; 5; 6, a-b): 21 vértebras pectorales, dorsales y sacras; varias costillas, una escápula derecha incompleta; fragmento de un coracoides; un extremo proximal de húmero derecho; una pelvis formada por los pubis e isquiones incompletos. En la zona pélvica del ejemplar fueron hallados unos 400 gastrolitos de superficie pulida y aproximadamente equidimensionales. MUCPv-92 (Figs. 1a; 3; 6c-e): una vértebra cervical, cuatro vértebras dorsales sin los arcos neurales; una vértebra sacra sin el arco y con un proceso transversal izquierdo; nueve cuerpos caudales sin los arcos ni los procesos transversos; un húmero derecho, un fragmento de escápula (?); un fragmento de coracoides (?); una tibia (?); dos carpales o tarsales; una falange; dos costillas incompletas; y fragmentos indeterminados. MLP 71-II13-1 designado como holotipo de *Trinacromerum lafquenianum* Gasparini y Goñi, 1985, lámina I-II: seis vértebras cervicales, cuatro dorsales, dos sacras, y catorce caudales, húmero, fémur, e iléon izquierdos y un epipodial.

Procedencia geográfica y estratigráfica

Sur y noroeste del Lago Pellegrini, noroeste de la provincia de Río Negro, Argentina. Los niveles portadores de los tres especímenes son las bentonitas del Miembro Medio de la Fm. Allen, que Andreis *et al.* (1974) refieren al Campaniense tardío-Maastrichtiense temprano. La Fm. Allen, en los afloramientos del noroeste de Patagonia, ha sido interpretada como una secuencia transgresiva depositada en un ambiente litoral (albufera) de baja energía (Andreis *et al.*, 1974), o como un estuario dominado por mareas (Casadio, 1998).

Descripción

Los ejemplares MCS-4, MUCPv-92 y MLP 71-II-13-1 son elasmosáuridos de tamaño similar, provenientes del mismo nivel estratigráfico y de la misma localidad. Los elementos comparables (vértebras dorsales, sacras, caudales y húmero) son básicamente idénticos, por lo que se asume que los tres ejemplares pertenecen a una misma especie.

Para la descripción se seleccionó el ejemplar MCS-4, completándose la información sobre las cervicales, caudales y húmero con los otros dos especímenes.

Vértebras: En los plesiosaurios se distinguen cinco diferentes tipos de vértebras: cervicales, pectorales, dorsales, sacras y caudales (Brown, 1981). En las cervicales, la costilla articula en el centro vertebral; en las dorsales, a su vez, el proceso transverso se dispone sobre el arco neural. Las vértebras pectorales son transicionales entre las cervicales y dorsales. En ellas, la costilla articula tanto en el centro como en el arco neural. En las vértebras sacras, la costilla se encuentra muy modificada y articula en una faceta amplia formada en el centro y en el arco neural. Por último, en las caudales, la costilla se dispone únicamente sobre el centro vertebral, al igual que en las cervicales, aunque, a diferencia de estas últimas, se presentan por lo general facetas ventrales para la articulación de las hemapófisis (Brown, 1981).

Cervicales (Fig. 1a-d): Dos pequeñas vértebras cervicales incompletas se conservaron en el ejemplar MUCPv-92. En la más completa de las dos (Fig. 1 b-d), el ancho (35 mm) es mayor que el alto (21 mm) y que el largo (28 mm). Las caras anteriores y posteriores son ligeramente anficélicas. Una cresta horizontal bien nítida se extiende en la cara lateral, carácter que define a los Elasmosauridae (Brown, 1993). En el MLP 71-II-13-1 se conservaron seis cervicales, de las cuales, tres tienen las facetas para articulación de las costillas muy comprimidas y de posición casi ventral (Gasparini y Goñi, 1985, lám. I, figs. 1-2). Esta morfología, sumada a la marcada compresión del cuerpo, la cresta lateral y el largo similar al ancho, indica que corresponden al sector anterior del cuello. Las otras tres vértebras son más cortas y poseen las superficies de articulación para las costillas mucho más amplias, tanto que ocupan la mayor parte del largo del cuerpo vertebral.

Pectorales (Fig. 1e): En el MCS-4 se ha conservado un bloque con cuatro vértebras articuladas, de las cuales las tres primeras son las pectorales. En el centro de la primera pectoral, el ancho (63 mm) es mayor que el alto (47 mm) y éste mayor que el largo (42 mm). En vista anterior, la cara articular del centro es plana y posee una forma de corazón. El arco y espina neural son altos, siendo esta última muy comprimida y ligeramente expandida en el extremo distal. Las prezigapófisis y postzigapófisis son cortas y pequeñas. Los procesos transversos son cortos, robustos, y se proyectan lateralmente hacia atrás. De la primera a la tercera pectoral, los procesos transversos se desplazan gradualmente hacia arriba. El proceso de la segunda pectoral es el más robusto y su faceta articular es notablemente amplia y dirigida hacia abajo y atrás. En coincidencia, la costilla que articula con esta vértebra es la más robusta y la más ancha de las pectorales, y posee una profunda depresión en su cara dorsal. Las costillas no están fusionadas a los procesos transversos sino ligeramente desplazadas.

De acuerdo con esta nueva evidencia, la vértebra figurada por Gasparini y Goñi (1985: lám. I, fig.5) como "pectoral" de *Tricacromerum lafquenianum*, con un cuerpo notablemente deprimido, corresponde a una sacra.

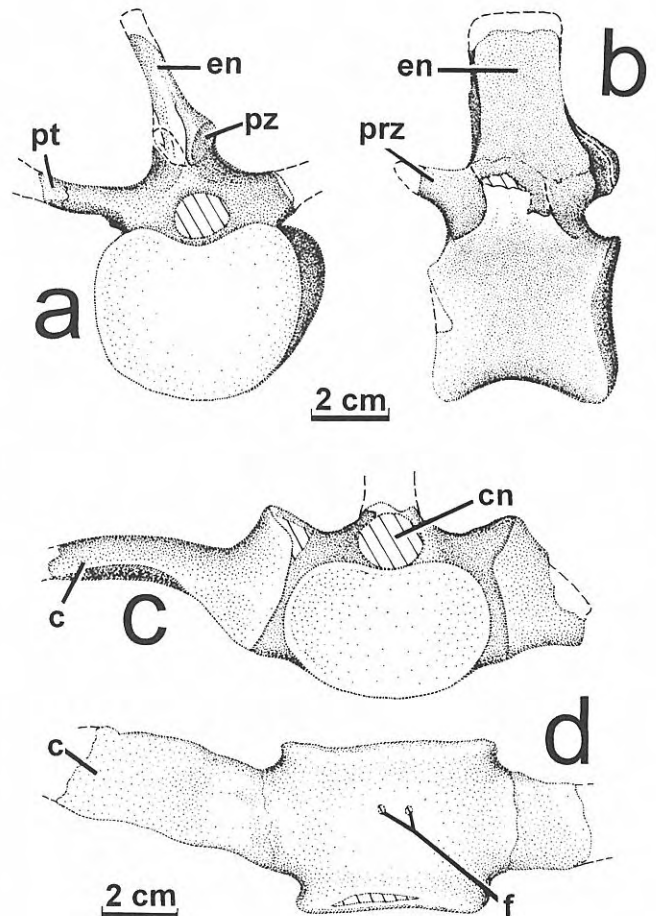


Figura 2. Elasmosauridae gen. et sp. indet. MCS-4. Vértebra dorsal posterior en vistas posterior (a) y lateral (b). Tercera vértebra sacra en vistas posterior (c) y ventral (d). **c:** costilla sacra, **cn:** canal neural, **en:** espina neural, **f:** forámenes ventrales, **prz:** prezigapófisis, **pt:** procesos transversos, **pz:** postzigapófisis.

Dorsales (Fig. 1; 2a-b): La primera dorsal se ha conservado articulada a la tercera pectoral. El centro es más ancho (57 mm) que largo (47 mm), y más largo que alto (41 mm). La forma de la cara articular es subcircular, y los procesos transversos se hallan en la base del arco neural. La cara ventral del centro es plana y se observan dos forámenes separados por un ancho puente plano. La espina neural, aunque incompleta, es comprimida y dirigida hacia arriba. Además de la primera dorsal, se han conservado otras trece dorsales contiguas. De esta serie, las nueve primeras son anfipláticas, más anchas que largas, y aproximadamente tan altas como largas. Las caras laterales del cuerpo son notablemente comprimidas. En vista anterior, el centro vertebral es subcircular. La cara ventral es plana y pueden tener de dos a cuatro forámenes, siendo el par externo el más grande (estos pueden apreciarse más claramente en el MUCPv-92). De esta serie, las vértebras 5-7 han conservado los procesos transversos completos. Son largos y dirigidos ligeramente hacia atrás. Distalmente se expanden y muestran una carilla articular amplia y de contorno oval. Del lado

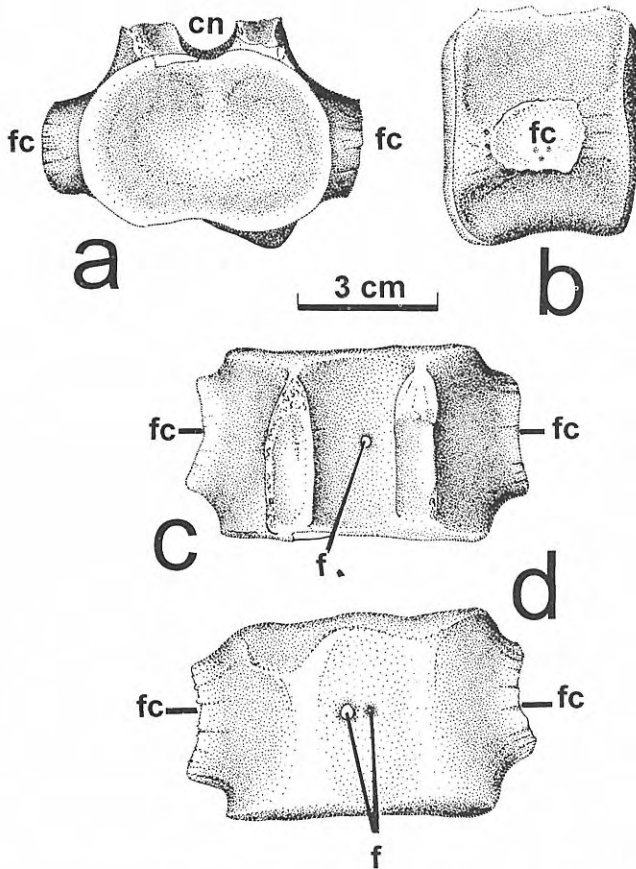


Figura 3. Elasmosauridae gen. et sp. indet. MUCPv-92, vértebra caudal anterior en vistas anterior (a), lateral (b), dorsal (c) y ventral (d). **cn:** canal neural, **f:** forámenes, **fc:** faceta para la costilla caudal.

izquierdo, entre la quinta y séptima, quedaron algunos fragmentos de costillas, siempre monocípitas, los que se desplazaron por debajo de los procesos transversos. Las cuatro últimas dorsales muestran algunas diferencias con las anteriores. Una de ellas es levemente platicélica: la cara anterior es ligeramente cóncava y la cara posterior es plana. Se observa también que en las cinco últimas dorsales hay una marcada reducción en tamaño, volviéndose proporcionalmente más anchas hacia atrás (Fig. 2a-b). También, los procesos transversos se van desplazando hacia abajo, de manera tal que el sector anterior se apoya brevemente en el arco y el resto se expande sobre el centro en forma diagonal y hacia atrás. La transición dorso-sacra, en cuanto a la disposición de los procesos transversos, es gradual a diferencia de lo que ocurre en *Morenosaurus stocki* Welles (Welles, 1943). Por las proporciones del centro y la ubicación de los procesos transversos, la vértebra referida a una dorsal de *Trinacromerum lafquenianum* (Gasparini y Goñi, 1985: 58, lám. I, fig. 3) es una sacra anterior.

Sacras (Fig. 2c-d): Se han conservado las cuatro sacras. El cuerpo es ligeramente anficélico, predominantemente ancho, y tan alto como largo (en la sacra 3: 50 mm de ancho; 33 mm de alto y 37 mm de largo). En las vértebras sacras

segunda y tercera las costillas están articuladas y no fusionadas al centro. En MUCPv-92, se ha conservado una segunda vértebra sacra con dos forámenes en la cara ventral y una costilla izquierda. Las costillas sacras son robustas y anchas antero-posteriormente. La parte dorsal de la costilla sacra articula con el arco neural (diapófisis) y la ventral, con el centro (parapófisis).

Caudales (Fig. 3): En el ejemplar MUCPv-92 se han conservado nueve vértebras caudales. Todas ellas son idénticas a las descritas por Gasparini y Goñi (1985). Los cuerpos son bajos, cortos y levemente anficélicos. En el MLP 71-II-13-1 y en el MUCPv-92 los cuerpos caudales se encuentran sin el arco neural ni las costillas caudales. Esto sugiere que la fusión del arco neural en las caudales ocurrió posteriormente a la fusión del arco en las dorsales. Ventralmente las caudales son planas. En las anteriores se observan dos forámenes en tanto que en las posteriores, solo uno. Hacia las caudales posteriores, las facetas para las hemapófisis se hacen más conspicuas y se desplazan ligeramente hacia el centro del cuerpo vertebral, como fue señalado por Gasparini y Goñi (1985).

Cintura pectoral (Figs. 1, 4): Se conservó la escápula derecha incompleta. Se ha perdido la mayor parte de la rama antero-ventral de la escápula. La rama posterior es larga y algo comprimida dorso-ventralmente. Hacia atrás se expande tanto lateralmente como dorso-ventralmente. En el extremo de la rama posterior se ven dos caras articulares: la articulación con el coracoides y la porción escapular de la cavidad glenoidea. La superficie de ambas es aproximadamente del mismo tamaño. La rama ascendente es bastante más larga que la rama posterior. Según Watson (1924), la rama ascendente de la escápula se reduce en tamaño y se corre hacia adelante con respecto a la cavidad glenoidea, en la secuencia integrada por *Nothosaurus*, *Plesiosaurus dolichodeirus* Conybeare, *Microcleidus homalospondylus* Owen y *Colymbosaurus* sp. De acuerdo con ello, las similitudes mayores de MCS-4 son con *P. dolichodeirus*. Se ha conservado además la porción glenoidea del coracoides derecho. Puede observarse que la contribución a la cavidad glenoidea del coracoides es mayor que la de la escápula (Fig. 4), como ocurre en otros plesiosaurios (Welles y Bump, 1949). La porción glenoidea del coracoides es prominente, en tanto la articulación con la escápula es excavada. La unión de la rama posterior de la escápula y la parte anterior del coracoides conforman el límite exterior derecho de la ventana pectoral. Como la escápula y coracoides están incompletos, no puede saberse si poseían barra pectoral. El contacto entre escápula y coracoides es perpendicular al eje axial y está aproximadamente a la altura de la mitad de la ventana pectoral, de manera similar a *Elasmosaurus platyrus* Cope (Welles, 1943). En otros plesiosaurios, como en *Alzadasaurus riggsi* (Welles, 1943), el contacto escápula-coracoides es más breve y se ubica en la parte inferior de la ventana pectoral. Tanto en *E. platyrus* como en los elasmosaurios del norte de Patagonia, la cavidad glenoidea es más cerrada que en el elasmosáurido *Alzadasaurus* y en los policotílicos.

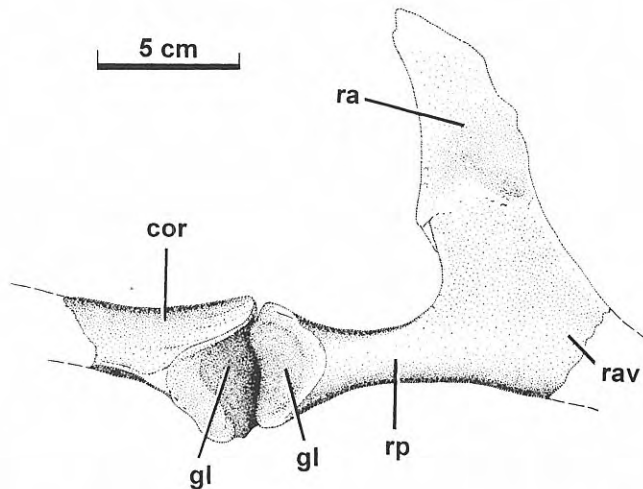


Figura 4. Elasmosauridae gen. et sp. indet. MCS-4. Cintura escapular en vista lateral. **cor:** coracoides, **gl:** cavidad glenoidea, **ra:** rama ascendente de la escápula, **rav:** rama antero-ventral de la escápula, **rp:** rama posterior de la escápula, **sc:** escápula.

Cintura pélvica (Fig. 5): En el MCS-4 se conservó la cintura pélvica incompleta, integrada por pubis e isquiones. Ambos elementos forman una amplia placa cerrada, con dos fenestras puboisquiáticas relativamente pequeñas, separadas por la barra pélvica. El lado izquierdo está mejor conservado y el acetábulo está completo. Los pubis son amplios y se encuentran sólidamente fusionados. En la línea de contacto se ha desarrollado una cresta longitudinal. El margen anterior del pubis es fuertemente convexo, carácter que fue considerado por Welles (1943) en la diagnosis de *Elasmosaurus*. Los isquiones del mismo modo se encuentran fusionados en la línea sagital, como en *Elasmosaurus platyurus*. En otros plesiosaurios (*Trinacromerum kirki* Russell, ver Storrs, 1981; *Alzadasaurus riggsi* Welles), pubis e isquiön contactan de manera variable con su opuesto, sin llegar a fusionarse. Lamentablemente, la porción distal de los isquiones en el MCS-4 se ha perdido, por lo que no se puede observar si los mismos eran cortos (como en los plesiosauroideos) o largos (como en los "pliosauroideos"). Sin embargo, el ángulo formado por el margen externo del isquiön izquierdo del MCS-4 con el eje axial es de 271/4, similar al de *Elasmosaurus ischiadicus* Williston (291/4) (Williston, 1906) y muy diferente de "*Dolichorhynchops kirki* Russell, (111/4) (Welles, 1943). Asimismo, si se traza una línea longitudinal que pase por el extremo distal de los isquiones, se verá que, en general, en los pliosauroideos esta línea se halla más próxima a la articulación acetabular que al eje axial. Por el contrario, en los plesiosauroideos, la línea está más próxima al eje axial. En el MCS-4, se puede constatar que la línea pasa muy cerca del eje axial y lejos del acetábulo. En este sentido, la morfología de los isquiones de MCS-4 coincide con la de los plesiosauroideos. El isquiön posee tres caras articulares: una para el pubis, una porción acetabular y una posterior orientada ligeramente hacia arriba para el ileón. En el pubis, la contribución al acetábulo es mayor que su contacto con el isquiön.

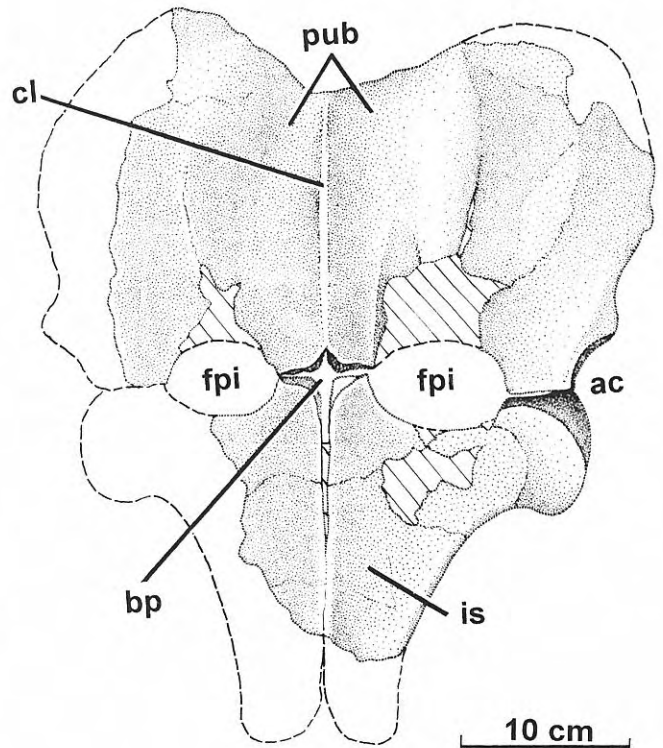


Figura 5. Elasmosauridae gen. et sp. indet. MCS-4. Cintura pélvica en vista ventral. **ac:** acetábulo, **bp:** barra pélvica, **cl:** cresta longitudinal, **is:** isquiön, **fpi:** fenestra puboisquiática, **pub:** pubis.

Un carácter de importancia es la existencia de una barra media en la pelvis, que divide en dos a la fenestra puboisquiática. La barra se encuentra formada por el sector más posterior de los pubises y el más anterior de los isquiones. En este sector estos no están fusionados, y por las rugosidades internas puede suponerse que estaban rellenas de cartílago. De los tres especímenes sólo se conservó un ileón izquierdo aislado en el MLP 71-II-13-1 y el mismo fue descrito por Gasparini y Goñi (1985: 60).

Húmero (Figs. 6, 7): En MCS-4 se conservó un extremo proximal del húmero derecho (Fig. 6 a-b). En el MUCPv-92, se conservó el húmero derecho con las mismas características del anterior y más completo, ya que se extiende hasta la parte distal (Fig. 6 c-e). En MCS se observa que la tuberosidad y el cóndilo no están del todo separados (Fig. 6 b), a diferencia de lo que sucede en el ejemplar MUCPv 92, en donde la separación es total (Fig. 6 e). Esto último, según la interpretación de Welles (1952), sugiere que el ejemplar MUCPv-92 es algo más maduro que el MCS-4. En ambos especímenes la tuberosidad es plana en tanto el cóndilo es convexo. Sobre la cara ventral de la parte proximal de la diáfisis hay una rugosidad que corresponde a la inserción del coraco-braquial. Por debajo y en el borde posterior se observa una rugosidad que coincide con la inserción del músculo subcoracoideo y subscapularis (Watson, 1924).

Las pequeñas perforaciones en el húmero del MUCPv-92 indican la existencia de epífisis cartilagosas vasculari-

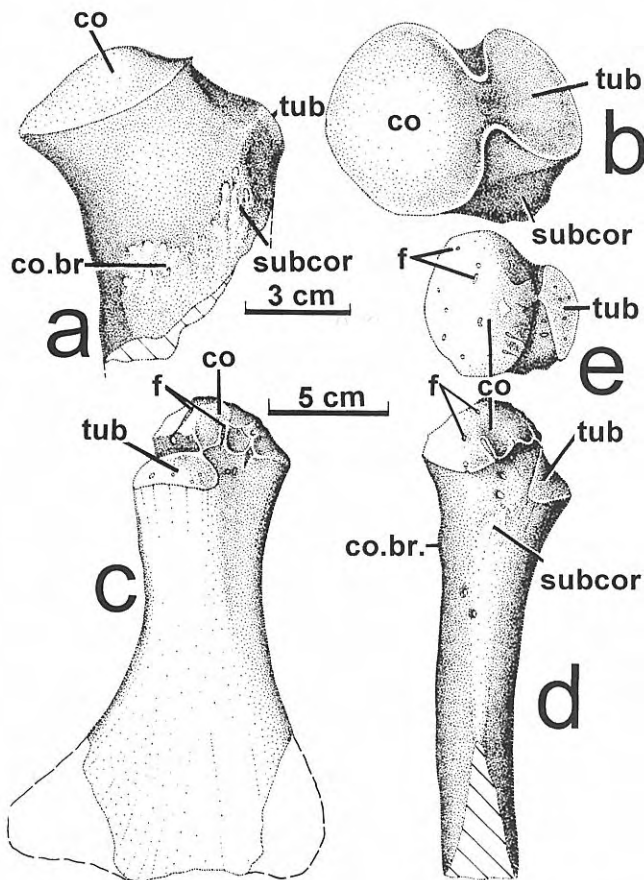


Figura 6. Elasmosauridae gen. et sp. indet. MCS-4. Húmero derecho en vista ventral (a) y proximal (b). MUCPv-92. Húmero derecho en vistas dorsal (c), posterior (d) y proximal (e). **co:** cóndilo, **co.br:** rugosidad para la inserción del músculo coraco-braquial, **f:** forámenes transfisiales, **subcor:** rugosidad para la inserción del músculo subcoracoideo, **tub:** tuberosidad.

zadas, similares a las que se encuentran en *Dermochelys* y *Archelon*. Estas, a su vez, sugieren la presencia de canales vasculares transfisiales. El significado funcional de estas estructuras fue discutido por Rhodin (1985), quien las interpretó como un requisito para crecer rápidamente a grandes tamaños. Las perforaciones transfisiales se observan no sólo en el húmero, sino también en la escápula (?) y coracoides (?) del MUCPv-92.

El fémur izquierdo del ejemplar MLP 71-II-13-1, referido por Gasparini y Goñi a *T. lafquenianum* es un húmero izquierdo, y el supuesto húmero es un fémur (Fig. 7; Gasparini y Goñi, *op.cit.*, lám. II). De los tres especímenes de Cinco Saltos, el húmero de MLP 71-II-13-1 es el más completo. Es muy similar en su parte proximal a MCS-4 y MUCPv-92 y la parte distal es amplia, con el borde anterior convexo y angosto, como ocurre usualmente en los elasmosáuridos. En el borde distal hay tres carillas articulares: una anterior más extensa que la inmediata y una pequeña cara articular sobre el borde posterior distal, en la que posiblemente pudo haber articulado un epipodial supernumerario, como en *Thalassonomosaurus* (?) *marshii* Williston (Williston, 1906; Welles, 1952).

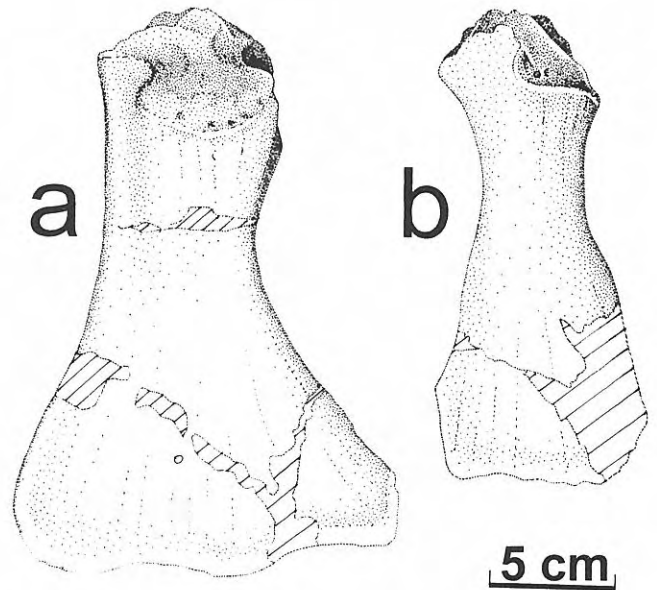


Figura 7. Elasmosauridae gen. et sp. indet. MLP 71-II-13-1. Húmero (a) y fémur (b) en vista dorsal.

Un carácter importante a tener en cuenta es la marcada diferencia de tamaños entre el húmero y el fémur (Fig. 7; Gasparini y Goñi, 1985: lám. II, fig. 1). En los plesiosaurios de cuello corto, el fémur es más grande que el húmero (Brown, 1981) y estas diferencias en los propodios del MLP 71-II-13-1 llevaron a Gasparini y Goñi (1985) a referirlo erróneamente a un plesiosaurio de cuello corto. En esta revisión, se comprueba que el ejemplar referido a *Trinacromerum lafquenianum* es un elasmosáurido y, por lo tanto, el húmero es mayor que el fémur (Fig. 7). Dicha diferencia de tamaño es notablemente mayor que en otros elasmosáuridos cretácicos. Tomando en cuenta las medidas de los propodios de varios géneros de elasmosáuridos del *Western Interior Sea* (Welles, 1943) se obtuvieron los siguientes índices (húmero/fémur): *Morenosaurus stocki* 1,04; *Aphrosaurus furlongi* Welles 1,05; *Hydrotherosaurus alexandrae* Welles 1,01; *Thalassomedon haningtoni* Welles 1; *Fresnosaurus drescheri* Welles 0,98, mientras que en el MLP 71-II-73-1 el índice es 1,22.

Ontogenia

Distintos caracteres anatómicos e histológicos de los plesiosaurios varían significativamente durante la ontogenia, de manera que pueden resultar útiles para conocer el grado de desarrollo del ejemplar. Según Brown (1981: 330), por lo general, las vértebras de los plesiosaurios son más anfipláticas en los juveniles y más anficélicas en los adultos. De acuerdo con esta interpretación, los ejemplares MCS-4 y MUCPv-92 corresponderían a individuos subadultos.

La extensa (aunque no total) fusión de los elementos de la pelvis, y la existencia de una barra pélvica incompletamente fusionada, indicarían también que el animal era al menos un subadulto (Brown, 1981). Al analizar los caracteres utilizados en la taxonomía de los plesiosaurios, Brown (1981) desestimó la importancia de

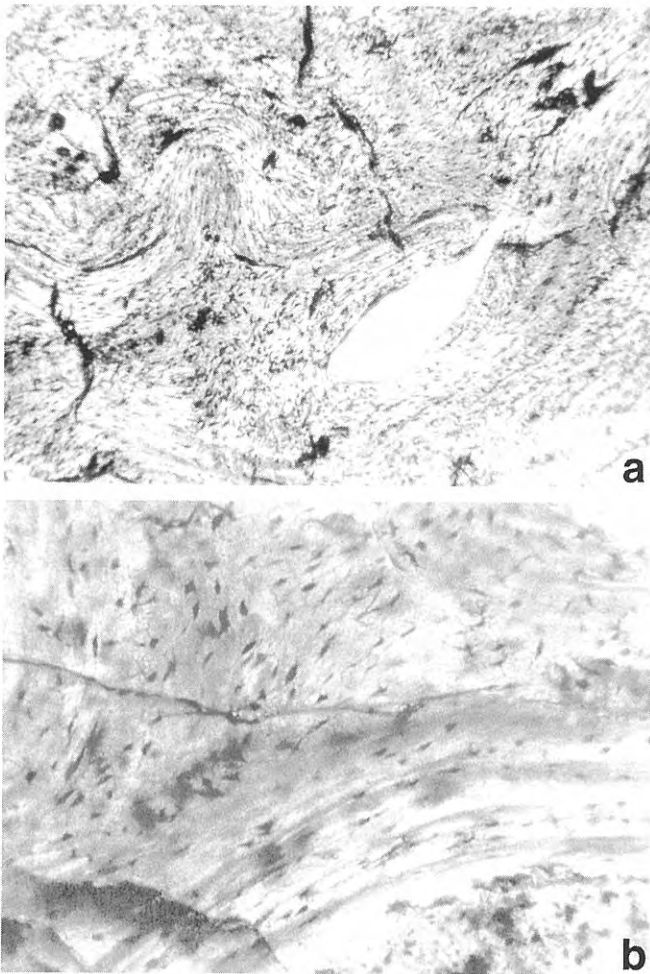


Figura 8. Elasmosauridae gen. et sp. indet. MUCPv-92. Microestructura ósea de un hueso pélvico indeterminado. Hueso compacto secundario obliterando espacios medulares (a, 32X). Detalle de tejido endosteal lamelado, depositado en las cavidades internas (b, 64X).

las barras pectoral y pélvica, ya que, en su opinión, eran caracteres que variaban con la edad. Por el contrario, Storrs (1993) reconoce que la barra pectoral está ausente en juveniles de *Cryptoclidus* y “nothosaurios”, por lo que interpreta que es un carácter *peramórfico* (desarrollado por la adición de etapas terminales a la ontogenia del ancestro) y, por lo tanto, relevante desde un punto de vista evolutivo y taxonómico. También Welles y Bump (1949: 524) aceptaron este carácter, al explicar que la ausencia de una barra pélvica en un ejemplar adulto de *Alzadasaurus pambertoni* Welles y Bump, constituía una diferencia taxonómicamente válida con *Elasmosaurus*.

A través del examen microscópico del tejido óseo, es posible realizar algunas inferencias sobre determinados aspectos ecológicos y del desarrollo de los tetrápodos marinos (Sheldon, 1997). Con este propósito se practicó un corte delgado en un fragmento de hueso pélvico perteneciente al ejemplar MUCPv-92. El hueso es compacto exteriormente, en tanto hacia la parte interna es algo más esponjoso, sin que se desarrolle una única cavidad medular. En general, el hueso compacto es

pobremente vascularizado (Fig. 8a). Con un mayor aumento alcanzan a distinguirse una gran cantidad de *lacunae* (pequeños espacios en donde se alojaban los osteocitos) (Fig. 8b), con diminutos canales para las prolongaciones citoplasmáticas o *cannaliculi*. El tejido de origen secundario forma casi la totalidad del hueso compacto. En las paredes internas de los espacios medulares se ha depositado centrípetamente hueso endosteal, en forma de delgadas lamelas (Fig. 8b mitad inferior). Sólo se observan algunos osteones secundarios aislados.

Hua y Buffrénil (1996) explicaron que la compactación ósea (o *pachyosteosclerosis*) que caracteriza a ciertos reptiles marinos, tales como plesiosaurios juveniles (Wiffen et al., 1995) y al mosasaurio *Platecarpus* (Sheldon, 1997), puede estar asociada a mecanismos heterocrónicos (más específicamente, a neotenia) que afectaron el normal desarrollo del hueso endocondral, lo que implica un retardo en el proceso de remodelación interna del hueso. El hueso compacto de este tipo se presenta, por lo general, en organismos pobremente adaptados a la natación rápida y sostenida, que viven en ambientes costeros (Hua y Buffrénil, *op.cit.*). Por su parte, Storrs (1993) ha explicado que el tejido óseo compacto en la pelvis y miembros de los plesiosaurios puede deberse a la necesidad del animal de lograr una flotación neutral con un mínimo costo energético. Este tipo de adaptación contrasta notablemente con lo que regularmente se encuentra en otros reptiles marinos predadores, como los ictiosaurios (Buffrénil y Mazin, 1990), en los cuales se observa una tendencia a aligerar el peso, mediante el desarrollo de tejido esponjoso que reemplaza al tejido compacto (Hua y Buffrénil, 1996; Sheldon, 1997). Específicamente en el caso de los plesiosaurios, Wiffen *et al.* (1995) han encontrado una diferencia entre la microestructura ósea de formas juveniles (con un marcado desarrollo de tejido paquiosteosclerótico) y la de formas adultas, en las que predomina el tejido esponjoso u osteoporótico. En el caso del material de Lago Pellegrini (ejemplar MUCPv-92), se observa tejido esponjoso secundariamente compactado en la zona cortical del hueso pélvico, aunque también, cierto grado de desarrollo de tejido esponjoso en la parte interna. Es posible admitir, entonces, que el MUCPv-92 no haya concluido su fase juvenil.

CONCLUSIONES

El análisis de los nuevos restos ha permitido reinterpretar los materiales originalmente referidos a *Trinacromerum lafquenianum*. Las cervicales relativamente largas, la presencia de un isquión corto, cuyos extremos se encuentran próximos al eje axial del cuerpo, y el húmero mucho mayor que el fémur, permiten referirlos a los Plesiosauroidea (Brown, 1981). Se observa, además, la presencia, en la única cervical de MUCPv-92 y en una de las cervicales de MLP 71-II-13-1, de una cresta longitudinal en la cara lateral del cuerpo. Este último carácter permite referirlos a los Elasmosauridae (Brown, 1993). Otro carácter que

vincularía estos especímenes con los Elasmosauridae es el húmero muy ancho distalmente con respecto a la longitud del hueso (Bardet, comunicación personal).

Entre los Elasmosauridae, comparten con *Elasmosaurus platyurus* el mayor número de caracteres, tales como la cintura pélvica amplia, cerrada y con un puente isquio-púbico ancho que separa dos fenestras puboisquiáticas proporcionalmente pequeñas, y los márgenes anteriores del pubis fuertemente convexos. Sin embargo, como se ha visto, estos caracteres pueden estar sujetos a variaciones ontogenéticas.

El conocimiento de los plesiosaurios cretácicos está sustentado principalmente en estudios de material postcraniano. Sin embargo, y coincidiendo con Bakker (1993), Bardet y Godefroit (1995) y Carpenter (1996, 1997), la sistemática, al menos a nivel genérico, no siempre puede ser resuelta sobre la base de postcráneos, generalmente incompletos. En ninguno de los tres especímenes de Patagonia se han hallado caracteres que permitan sustentar la validez de *Trinacromerum lafquenianum*, por lo que se lo considera *nomen vanum*.

El área de donde provienen los tres elasmosáuridos corresponde al sector noroccidental de la transgresión que, desde el Atlántico Sur, invadió Patagonia transformando la región en un amplio archipiélago (Legarreta *et al.*, 1989). El análisis sedimentológico y el contenido en microfósiles del sector medio de la Formación Allen indica un ambiente de albufera (Andreis *et al.*, 1974) o estuario dominado por mareas (Casadío, 1998), mientras que los niveles de bentonita tabular, de hasta 0,50 cm, de donde fueron extraídos los plesiosaurios, sugieren que se produjeron por alteración *in situ* de vidrio volcánico (Andreis *et al.*, 1974). Una lluvia de cenizas pudo entonces haber modificado la química del agua y de esta manera haberse alterado las cadenas tróficas, produciendo la muerte de los elasmosáuridos en una etapa ontogenética temprana.

La presencia de abundantes gastrolitos (unos 400 en el MUCPv-92) en el área toraco-abdominal es muy frecuente en plesiosaurios de cuello largo, tanto del Jurásico como del Cretácico, mientras que resultan escasos, ocasionales o faltan en los plesiosaurios de cuello corto. La presencia de abundantes gastrolitos estaría en función de la flotabilidad y el tipo de propulsión, siendo más frecuentes en las formas con miembros de proporciones similares que trabajan como remos, en un vuelo acuático, sin movimientos ondulatorios (Taylor, 1993; Storrs, 1993). Los plesiosaurios de cuello largo, como los del noroeste de Patagonia, habrían sido, como todos los elasmosáuridos, nadadores lentos (comparándolos con los pliosaurios, particularmente los jurásicos), que elevaban sus cuellos y cabezas por encima del agua y de esta manera localizaban mejor los cardúmenes. Asimismo, se ha inferido que atacaban a sus presas por emboscada y no por rápidas acometidas como los pliosaurios y los mosasaurios (Massare, 1997). Concordantemente, el tipo de tejido compacto presente en los elasmosáuridos patagónicos también apoya la hipótesis de formas pobremente adaptadas a la natación rápida.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los señores Ignacio Cerda, Marcos Poblette y Matías Gutiérrez del Museo de Cinco Saltos, por la denuncia del hallazgo, la colaboración en las tareas de campo y el préstamo del material, y al señor Pablo Daniel Posse por la extracción y preparación de material. Asimismo, agradecen la lectura crítica a la Dra Nathalie Bardet del Museum National d'Histoire Naturelle (Paris). Los trabajos de campo fueron financiados por la Universidad Nacional del Comahue y es parte del proyecto del Programa de Incentivos de la Universidad Nacional de La Plata (N 289) y del Proyecto del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET-PIP 0062-98).

BIBLIOGRAFÍA

- Andreis, R., Iñiguez Rodríguez, A., Lluch, J. y Sabio, D. 1974. Estudio sedimentológico de las formaciones del Cretácico Superior del área del Lago Pellegrini (Pcia. de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **29** (1), 85-104.
- Bakker, R.T. 1993. Plesiosaur extinction cycles-events that mark the beginning, middle and end of the Cretaceous. In: *Evolution of the Western Interior Basin* (Eds. W. Caldwell and C. Kauffman). *Geological Association of Canada, Special Paper*, **39**, 641-644.
- Bardet, N. and Godefroit, P. 1995. *Plesiosaurus houzeaui* Dollo, 1909 from the Upper Campanian of Cipluy (Belgium) and a review of the Upper Cretaceous plesiosaurs from Europe. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **65**, 179-186.
- Bardet, N. y Pereda Suberbiola, X. 1996. Las faunas de reptiles marinos del Cretácico final de Europa (margen norte del Tetis mediterráneo). *Revista Española de Paleontología*, **11**, 91-99.
- Brown, D. 1981. The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*, **35**, 253-347.
- Brown, D. 1993. A taxonomic reappraisal of the families Elasmosauridae and Cryptoclididae (Reptilia: Plesiosauroidea). *Revue de Paléobiologie, vol Spéc.*, **7**, 9-16.
- Buffrenil, V. De and Mazin, J.-M. 1990. Bone histology of ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation. *Paleobiology*, **16**, 435-447.
- Carpenter, K. 1996. A review of short-necked plesiosaurs from the Cretaceous of the Western Interior, North America. *Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie, Abh.*, **201**, 259-287.
- Carpenter, K. 1997. Comparative cranial anatomy of two North American Cretaceous plesiosaurs. In: *Ancient Marine Reptiles* (Eds. J. Callaway and E. Nicholls). Academic Press, San Diego, 191-216.
- Casadío, S., 1998. Las ostras del límite Cretácico-Paleógeno de la Cuenca Neuquina (Argentina). Importancia

- bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Ameghiniana*, **35**, 449-471.
- Casamiquela, R. 1969. La presencia en Chile de *Aristonectes* Cabrera (Plesiosauria), del maestrichtense del Chubut, Argentina. Edad y carácter de la transgresión "rocanense". *Actas de las IV Jornadas Geológicas Argentinas*, **1**, 199-213.
- Gasparini, Z. y Fuente, M. de la. 2000. Tortugas y plesiosaurios de la Formación La Colonia (Cretácico Superior) de Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, **15**, 23-35.
- Gasparini, Z. y Goñi, R. 1985. Los plesiosaurios Cretácicos de América del Sur y del continente Antártico. *Actas VII Congresso Brasileiro de Paleontología, 1983. Coletanea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geología*, **27** (2), 55-63.
- Gasparini, Z., Del Valle, R. y Goñi, R. 1984. *Un elasmosáurido (Reptilia, Plesiosauria) del Cretácico Superior de la Antártida*. Instituto Antártico Argentino, Contribución **305**, 1-24.
- Hua, S. and Buffrénil, V. De. 1996. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the *Thalattosuchia* (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, 703-717.
- Legarreta, L., Kokogian, D. and Boggetti, D. 1989. Depositional sequences of the Marlague Group (Upper Cretaceous-Lower Tertiary), Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research*, **10**, 337-356.
- Massare, J. 1997. Faunas, behavior and evolution. In: *Ancient marine reptiles* (Eds. J. Callaway and E. Nicholls). Academic Press, San Diego, 401-421.
- Molnar, R. 1990. Fossil reptiles in Australia. In: *Vertebrate Palaeontology of Australasia* (Eds. P. Vickers-Rich, M. Monaghan, R. Baird and T. Rich). Monash University, Melbourne, 605-702.
- Persson, P. 1963. A revision of the classification of the Plesiosauria, with a synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group. *Lunds Universitets Arsskrift, N.F. 2*, **59**, 1-60.
- Rhodin, A. G. 1985. Comparative chondro-osseous development and growth of marine turtles. *Copeia*, **1985**, 752-771.
- Sheldon, A. 1997. Ecological implications of mosasaur bone microstructure. In: *Ancient Marine Reptiles* (Eds. J. Callaway and E. Nicholls). Academic Press, San Diego, 332-354.
- Storrs, G. W. 1981. *A review of occurrences of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia) in Texas, with description of new material*. Tesis de Master de la University of Texas at Austin, 1-266.
- Storrs, G. W. 1993. Function and phylogeny in sauropterygians (Diapsida) evolution. *American Journal of Sciences*, **293A**, 63-90.
- Taylor, M. 1993. Stomach stones for feeding or buoyancy? The occurrence and function of gastroliths in marine tetrapods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B** (341), 163-175.
- Watson, D.M.S. 1924. The Elasmosaurid shoulder-girdle and fore-limb. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **3**, 885-917.
- Welles, S.P. 1943. Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *Memoir University of California in Geological Sciences*, **13**, 125-254.
- Welles, S.P. 1952. A review of the North American Cretaceous Elasmosaurs. *University of California Publications in Geological Sciences*, **29**, 47-144.
- Welles, S.P. 1962. A new species of elasmosaur from the Aptian of Colombia and a review of the Cretaceous Plesiosaurs. *University of California Publications in Geological Sciences*, **44**, 1-96.
- Welles, S.P. and Bump, J.D. 1949. *Alzadasaurus pembertoni*, a new elasmosaur from the Upper Cretaceous of South Dakota. *Journal of Paleontology*, **23**, 521-535.
- Welles, S.P. and Gregg, D.R. 1971. Late Cretaceous marine reptiles of New Zealand. *Records of the Canterbury Museum* **9**, 1-48.
- Wiffen, J., Buffrénil, V., De Ricqlés, A. and Mazin, J.-M. 1995. Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous Plesiosauria from New Zealand. *Géobios*, **9**, 625-640.
- Williston, S. 1903. North American plesiosaurs. *Field Columbian Museum*, **73** (Geology 2), 1-77.
- Williston, S. 1906. North American plesiosaurs: *Elasmosaurus*, *Cimoliasaurus*, and *Polycotylus*. *American Journal of Science*, **4**, 221-236.
- Williston, S. 1908. North American plesiosaurs: *Trinacromerum*. *The Journal of Geology*, **16**, 715-736.

Manuscrito recibido: 11 de febrero, 1999

Manuscrito aceptado: 26 de junio, 1999