



Nueva especie de Ornithocheiroidea (Pterosauria, Pterodactyloidea) del Barremiense (Cretácico Inferior) de la Península Ibérica



José Antonio Ulloa Rivas



Nueva especie de Ornithocheiroidea (Pterosauria, Pterodactyloidea) del Barremiense (Cretácico Inferior) de la Península Ibérica

José Antonio Ulloa Rivas



Texto, dibujo y diseño:

José Antonio Ulloa Rivas

Fotografía:

Zarela Herrera Toledo

José Antonio Ulloa Rivas

Fotografía de cubierta:

Zarela Herrera Toledo

Dibujo de contracubierta:

Luis V. Rey

Publicación:

7 de Septiembre de 2013

El presente documento se corresponde con el informe del proyecto de investigación científica realizado por José Antonio Ulloa Rivas y dirigido por José Ignacio Canudo Sanagustín en el grupo Aragosaurus del Instituto Universitario de Investigación en Ciencias Ambientales de Aragón de la Universidad de Zaragoza. Este informe ha sido presentado por el autor del mismo como memoria de la asignatura Trabajo Fin de Máster del Master Universitario Oficial en Iniciación a la Investigación en Geología impartido por la Universidad de Zaragoza.

ÍNDICE

RESUMEN	9
INTRODUCCIÓN	11
ANTECEDENTES	16
OBJETIVOS	19
JUSTIFICACIÓN	19
SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA	20
MATERIAL Y MÉTODOS	28
RESULTADOS	32
DISCUSIÓN	59
CONCLUSIONES	61
AGRADECIMIENTOS	63
REFERENCIAS	63
ANEXOS	69
ANEXO I: TABLA DE MEDIDAS DEL ESPÉCIMEN QUI-1	69
ANEXO II: ANÁLISIS CLADÍSTICO	72
ACLARACIONES	83

RESUMEN

El “pterosaurio de Quiñones” es el primer espécimen de Ornithocheiroidea (Pterosauria, Pterodactyloidea) con restos craneales óseos descubierto en la Península Ibérica. Su hallazgo fue en facies lacustres litorales del Barremiense inferior (Cretácico Inferior) de la Formación Blesa (Cuenca Ibérica) en Obón (Provincia de Teruel, España). Este espécimen está constituido por la parte anterior de los huesos premaxilar, maxilar y fragmentos de los dientes derechos 4, 5 y 7 e izquierdo 8. Su estado de conservación es excepcional, con la forma tridimensional casi intacta y mostrando todos los caracteres óseos superficiales, como ornamentación en la cresta premaxilar, a pesar de las múltiples fracturas y fuerte erosión. El pterosaurio de Quiñones posee una combinación única de 11 sinapomorfías, destacando la elevación anterior del paladar y la orientación ventrofrontal del primer par de alvéolos, caracteres que lo relacionan con géneros del grupo Ornithocheiridae (Ornithocheiroidea) como *Coloborhynchus* y *Anhanguera*, respectivamente, y lo alejan de otros géneros del mismo grupo sin elevación anterior del paladar y con el primer par de alvéolos con orientación ventral o casi ventral, como *Ornithocheirus*. Además, este espécimen presenta 4 autapomorfías que lo hacen único en su grupo, de entre las cuales destacan los dos orificios premaxilares de apertura dorsal situados en la parte anterior de la cresta premaxilar. Estos orificios nunca antes se habían descrito en otros pterosaurios y podrían tratarse de las estructuras óseas asociadas a los poros de secreción de una posible glándula de la sal, lo cual supondría la primera prueba de este tipo de adaptación en pterosaurios. La combinación única de caracteres mostrada por el pterosaurio de Quiñones implica una nueva propuesta de género y especie de Ornithocheiridae, suponiendo el tercer nuevo género y especie de Pterosauria descubierto en la Península Ibérica.

INTRODUCCIÓN

Los pterosaurios (Pterosauria) fue un grupo de Avesuchia (Archosauria) (Benton, 1999) de los cuales se han hallado restos fósiles por todo el globo datados los más antiguos de finales del Triásico y los más modernos del límite Cretácico/Paleógeno (Wellnhofer, 1991).

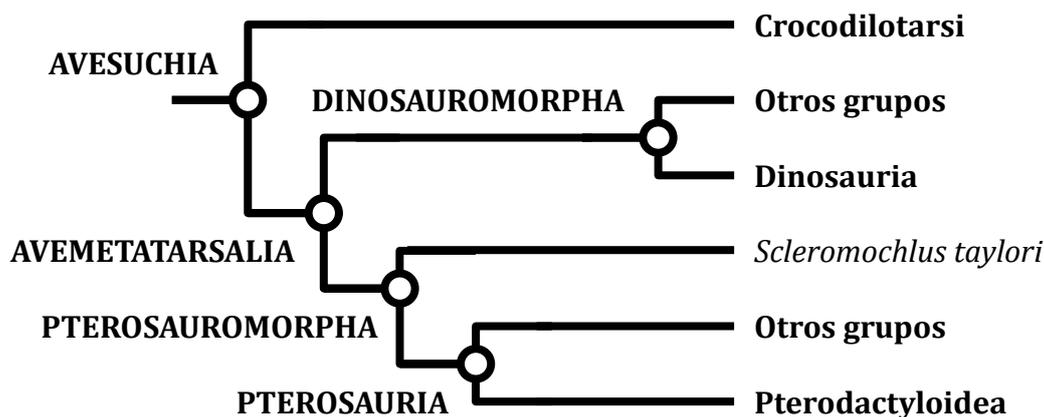


Fig.1. Origen inmediato y diversificación simplificada de los pterosaurios (Pterosauria).

Actualmente, existe cierta controversia en cuanto a los orígenes de los pterosaurios, pero en general se acepta que a partir de Avesuchia habría dos líneas evolutivas principales: una cuadrúpeda (Padian, 2008), denominada Crocodylotarsi, que abarcaría a todos los Avesuchia más próximos a cocodrilos que aves (Benton y Clark, 1988); y otra bípeda (Padian, 2008), denominada Avemetatarsalia, que abarcaría a todos los Avesuchia más próximos a aves que a cocodrilos (Benton, 1999) (fig. 1). A partir de este último grupo, se distinguirían otras dos líneas evolutivas principales: una denominada Dinosauroomorpha (Benton 1984, 1985), que incluiría a todos los Avemetatarsalia más próximos a Dinosauria que a Pterosauria; y otra denominada Pterosauroomorpha (Nesbitt, 2011), que incluiría a todos los Avemetatarsalia más próximos a Pterosauria que a Dinosauria (fig. 1). Actualmente, dentro de Pterosauroomorpha se consideran solo dos grupos: por un lado, la especie *Scleromochlus taylori* (Woodward, 1907) (fig. 2), cuyos caracteres generales son muy similares a las presentes en pterosaurios, carecía de extensiones anteriores de piel que conformasen alas y sus extremidades posteriores eran mayores en longitud que las anteriores (Benton, 1999); y por el otro lado, Pterosauria (Kaup, 1834) (fig. 1).

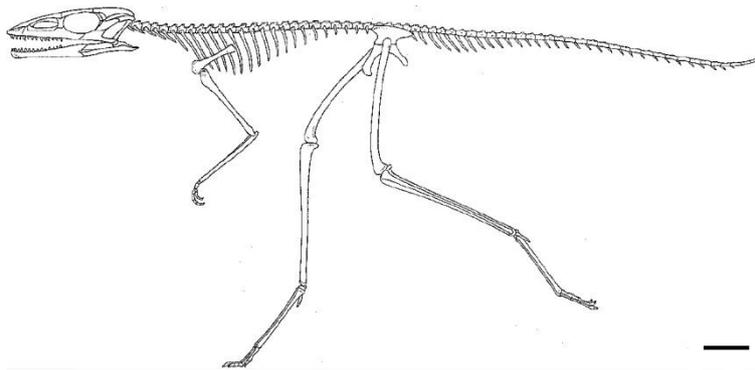


Fig. 2. Reconstrucción del esqueleto de *Scleromochlus taylori* en vista lateral izquierda. Barra de escala: 10 mm. (Modificado de Benton, 1999).

El principal carácter de los pterosaurios es la capacidad para ejercer el vuelo activo. Este hecho es considerado un hito en la evolución de los vertebrados, tan solo adquirido con posterioridad por aves y mamíferos quirópteros. Diversas adaptaciones fueron necesarias para el desarrollo de esta capacidad, entre las cuales las más importantes fueron el mayor desarrollo proporcional de las extremidades anteriores, en especial del dedo IV o dedo alar, el desarrollo de una extensión de piel entre el extremo del dedo IV y el tronco para constituir la superficie alar y el desarrollo del proceso de neumatización ósea. Esta última adaptación es quizás la más destacable de todas debido a su carácter innovador (Wellnhofer, 1991).

La neumatización ósea consistió en el aligeramiento del tejido óseo mediante la pérdida del tejido esponjoso y el descenso en grosor del tejido compacto, en ambos casos hasta el mínimo de tejido imprescindible para que el hueso soportase las presiones que sobre él se ejercían. Este cambio estructural afectó a distintas regiones del esqueleto y en distinto grado en función de las especies, pero en todos los casos el aligeramiento fue máximo en los huesos de las extremidades anteriores, es decir, en los huesos alares. Estos huesos poseían las diáfisis totalmente huecas, quedando restringido el tejido óseo esponjoso a las zonas participantes en las articulaciones (epífisis), ya que era imprescindible para que las facetas articulares soportasen las presiones que sufrían durante la locomoción. Además, el tejido óseo compacto se adelgazo hasta alcanzar unos pocos milímetros, siendo mínimo en el húmero, como en *Santanadactylus* con un grosor de 0,5 mm (fig. 3) y huesos del antebrazo (cúbito y radio) y un poco mayor en los

huesos de las falanges, esto último debido a que las falanges soportaban más presión en vuelo que los otros huesos y, por tanto, necesitaban mayor resistencia. Cabe destacar, que en la zona anterior de las falanges el grosor fue el máximo, debido a que esta zona constituía el borde de ataque del ala y, por tanto, se trataba de la región alar que sufría las mayores presiones (Wellnhofer, 1991).



Fig. 3. Húmero de cf. *Santanadactylus* sp. con el interior expuesto en donde puede apreciarse la fina capa de tejido óseo compacto de 0,5 mm de espesor y los puntales de tejido óseo esponjoso para aumentar la resistencia a las presiones del hueso en vuelo. Escala: 1,5X (Wellnhofer, 1985).

El patrón de neumatización se modificó en grandes pterosaurios, debido a que el gran tamaño alcanzado por estos animales aumento las presiones que los huesos debían soportar, provocando el refuerzo del sistema óseo como respuesta adaptativa. Este refuerzo consistió en dos cambios. Por un lado, las diáfisis del húmero y huesos del antebrazo desarrollaron columnas de tejido óseo esponjoso paralelas a las líneas de fuerza que los huesos soportaban (fig. 3); y, por otro, las falanges alares se engrosaron aún más, sobretodo anteriormente, llegando en algunos casos, como en el género *Quetzalcoatlus*, a volverse macizas y desarrollar forma de T en sección transversal, maximizando de este modo la resistencia ante las presiones frontales sin aumentar excesivamente su masa. La gran ventaja de la neumatización ósea, más tarde emulada por las aves, fue que descendió el peso corporal manteniendo la rigidez alar requerida, lo que se tradujo en una menor fuerza suspensoria necesaria para mantener al animal en el aire y, por tanto, en una reducción de la envergadura alar mínima necesaria (Wellnhofer, 1991).

En cuanto a la diversificación de los pterosaurios, habitualmente se distinguen dos grandes grupos (fig. 1): uno parafilético (Andres, 2010; Unwin, 2003), denominado Rhamphorhynchoidea o “pterosaurios de cola larga”, actualmente en desuso, que abarcaría a todos los Pterosauria con cola larga y con el metacarpiano IV (metacarpiano del dedo alar) menor en longitud que la mitad de su antebrazo (Plieninger, 1901) (fig. 4); y otro monofilético, denominado Pterodactyloidea o “pterosaurios de cola corta”, que abarcaría a todos los Pterosauria con cola corta y con el metacarpiano IV mayor en longitud que la mitad del antebrazo (Plieninger, 1901) (fig. 4).

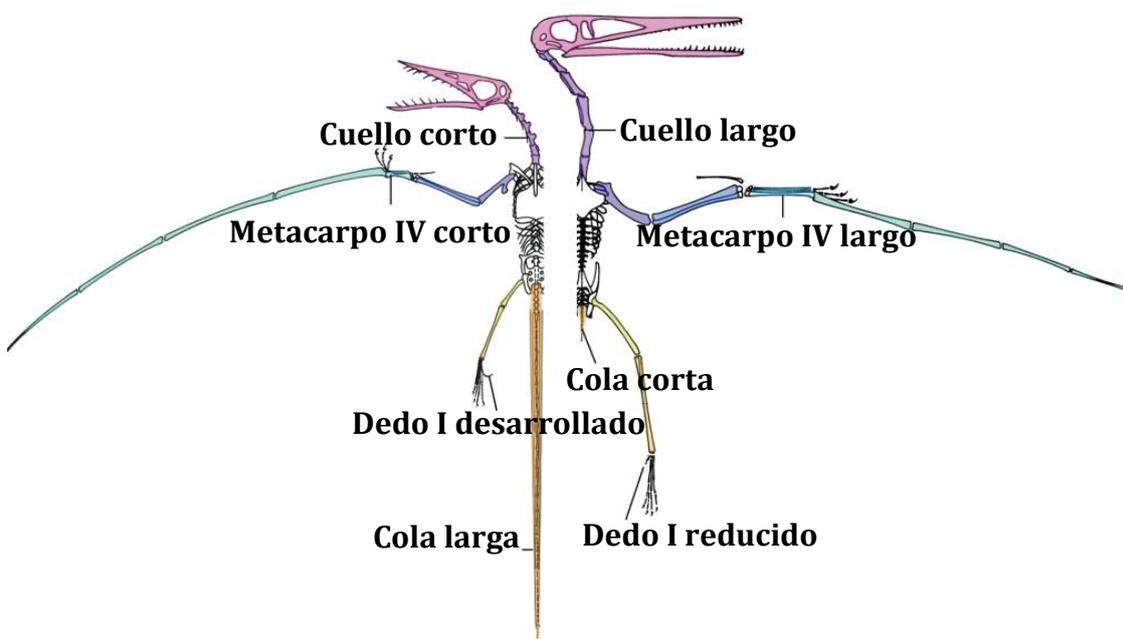


Fig. 4. Comparación del esqueleto de *Rhamphorhynchus* (izquierda) y *Pterodactylus* (derecha) mostrando las diferencias principales entre “Rhamphorhynchoidea” y Pterodactyloidea (respectivamente) (modificado de Wellnhofer, 1991).

En detalle, Rhamphorhynchoidea comprende especies basales desde los inicios de Pterosauria en el Triásico hasta especies más derivadas del Jurásico Superior y Cretácico Inferior, las cuales en general eran de pequeño tamaño, dentadas y sin crestas craneales óseas (Wellnhofer, 1991), aunque algunas especies poseían crestas craneales de tejido blando (Bennett, 2005). Ejemplos de este grupo son *Dimorphodon macronix* del Jurásico Inferior con una envergadura de hasta 1,5 m aprox. o *Ramphorhynchus longiceps* del Jurásico Superior con una envergaduras de 1,75 m, ambos con mandíbulas dentadas y sin cresta ósea (fig. 5). Al contrario,

Pterodactyloidea, comprendía especies desde el Jurásico Superior hasta el final del Mesozoico, las cuales solían ser de gran tamaño, con o sin dientes y con o sin crestas craneales óseas. Algunos ejemplos de este grupo son: *Dsungaripterus weii* del Cretácico Inferior, con una envergadura alar de 3 m, una combinación de una zona anterior del rostro desdentada y afilada con forma de pico y a continuación una zona posterior dentada y una pequeña cresta ósea sagital desde el hueso premaxilar hasta el parietal (fig. 5), *Pterodaustro guinazui* del Cretácico Inferior, con una envergadura de 13 m aprox., dentición homodonta de más de 400 dientes y sin cresta craneal (fig. 5), o *Pteranodon sternbergi* del Cretácico Superior con una envergadura alar de más de 9 m, pico sin dientes y cresta ósea sagital desde el hueso prefrontal hasta el parietal (fig. 5) (Wellnhofer, 1991).

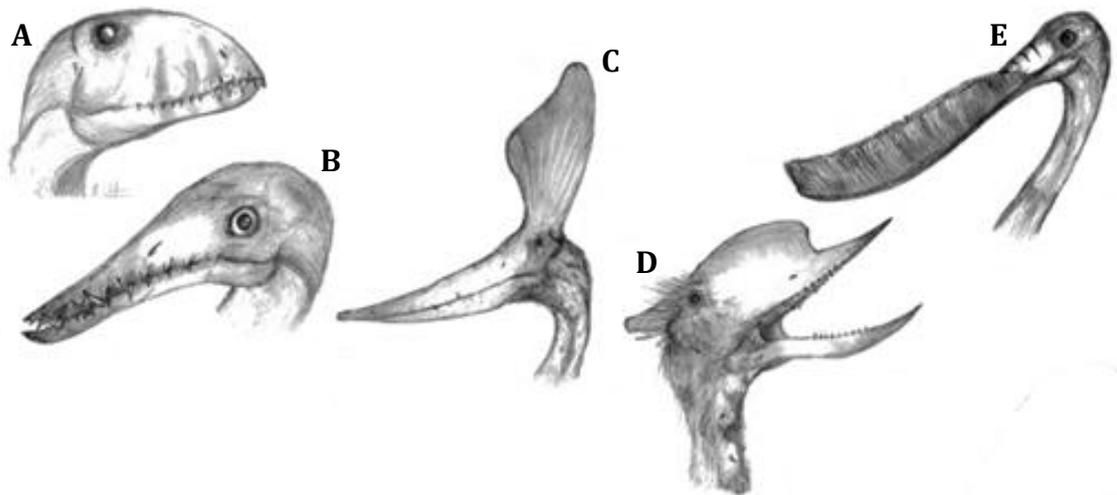


Fig. 5. Diversidad de caracteres craneales en los pterosaurios: A, *Dimorphodon macronix*; B, *Rhamphorhynchus longiceps*; C, *Pteranodon sternbergi*; D, *Dsungaripterus weii*; E, *Pterodaustro guinazui* (modificado de Prentice *et al.*, 2011).

Aunque en los últimos años ha aumentado drásticamente la cantidad de hallazgos de huesos fósiles atribuidos a Pterosauria, en general el registro fósil óseo de este grupo es escaso, sobre todo en comparación con el de grupos contemporáneos como Dinosauria. Este hecho es a menudo asociado a la fragilidad del tejido óseo de estos animales derivado de su neumatización (Hone, 2012), lo que explicaría por qué los yacimientos con fósiles de pterosaurios se restringen a medios sedimentarios de baja energía y/o anóxicos (Wellnhofer, 1991). Además, existe la paradoja de que en yacimientos de acumulación de vertebrados los restos

de este grupo son raros, a excepción de dientes aislados; sin embargo, en yacimientos de conservación excepcional se han encontrado ejemplares completos muy diversos. Ejemplos de esto último son el Lagerstätten de Calizas de Solnhofen en Alemania (Jurásico Superior), en donde se han identificado once especies, o la Formación Yixian en China (Cretácico Inferior), con numerosos taxones descritos en los últimos años (Barret, 2008). Yacimientos como estos plantean que este grupo debió ser muy exitoso desde sus inicios hasta su extinción y apuntan a la dificultad de fosilización de sus huesos como la causa de su limitado registro.

ANTECEDENTES

Los pterosaurios del Cretácico Inferior de la Península Ibérica

Los restos fósiles de pterosaurios en la Península Ibérica son escasos y fragmentarios, habiéndose hallado en formaciones geológicas que abarcan desde el Jurásico Medio (Calloviense) hasta el final del Cretácico Superior (Maastrichtiense). Se han citado 21 localidades con yacimientos con fósiles de este grupo, correspondiendo 16 a localidades con restos directos, 4 a localidades con restos indirectos y 1 localidad con restos de ambos tipos (fig. 6) (Barret *et al.*, 2008; Holgado *et al.*, 2011; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2012; Vullo *et al.*, 2012).

Los hallazgos de fósiles directos en el Cretácico Inferior son restos de dientes y huesos, estos últimos tanto craneales como postcraneales, asignados a Pterosauria indet. o a Pterodactyloidea (tabla 1) (Barret *et al.*, 2008; Holgado *et al.*, 2011; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2012; Vullo *et al.*, 2012). De entre estos hallazgos, por su estudio más preciso destacan: dientes atribuidos a Ornithocheiridae e Istiodactylidae en los yacimientos Cerrada Roya (mina) en Galve (Provincia de Teruel) y Las Hoyas en Cuenca, del Barremiense (Sanchez-Hernández *et al.*, 2007; Vullo *et al.*, 2009a); dientes y huesos postcraneales aún en estudio asignados inicialmente a Ornithocheiridae en la Formación Utrillas en Cortes de Arenoso (Provincia de Castellón) datados del Albiense (Company, 2007); dientes y huesos craneales y postcraneales de la primera nueva especie de pterosaurio descrita en la Península Ibérica, *Prejanopterus curvirostra*, en el yacimiento Fuente Amarga en Préjano (Provincia de La Rioja) datado del Aptiense, el cual, debido a su combinación de caracteres únicos, permanece sin ser asignado a grupos de mayor

rango (Fuentes-Vidarte y Mejide-Calvo, 2010; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2012); y restos craneales del recientemente descrito *Europejara olcadesorum*, hallado en el yacimiento La Hoyas y considerado como el Tapejaridae más antiguo de Europa y de los más del mundo (Vullo *et al.*, 2009b; Vullo *et al.*, 2012).

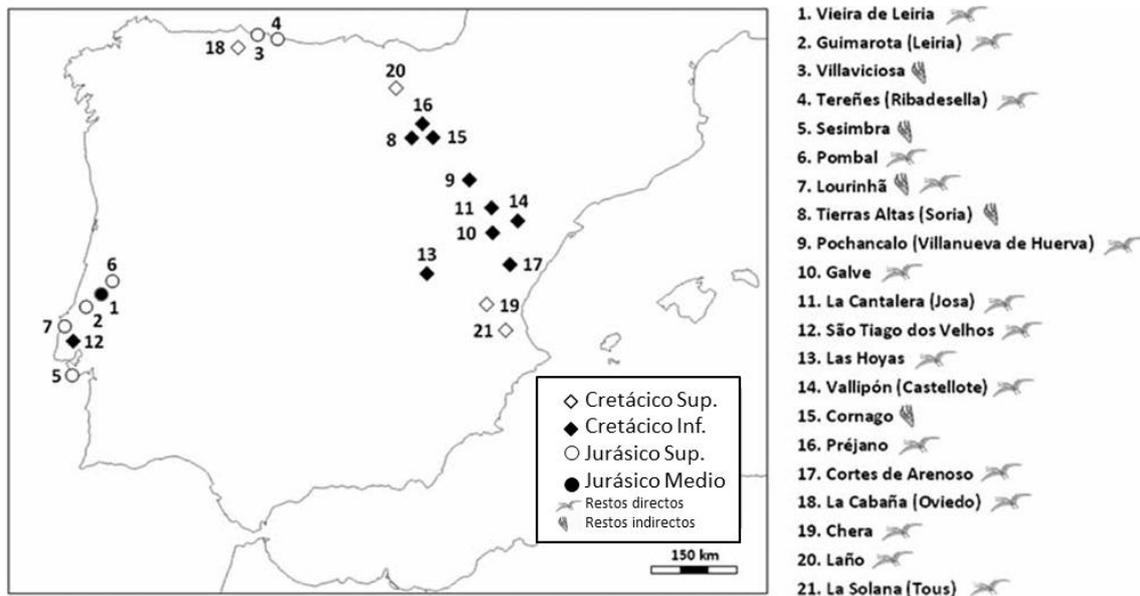


Fig. 6. Localidades con yacimientos en la Península Ibérica donde se han hallado restos fósiles directos e indirectos (icnitas) de pterosaurios. En la comarca de Tierras Altas (Soria) se conocen 33 yacimientos distribuidos por diferentes localidades de esta (modificado de Holgado *et al.*, 2011).

El pterosaurio de Quiñones

El presente trabajo se centró en el estudio de un nuevo espécimen fósil de pterosaurio compuesto por parte de los huesos premaxilar, maxilar y varios dientes. El estado de conservación de este resto es excepcional, ya que conserva la forma tridimensional casi intacta y muestra todos los caracteres superficiales pese a las diversas lesiones que presenta. El nuevo espécimen fue descubierto a finales de la década de 1980 por el aficionado a la paleontología Javier Andreu en la localidad de Obón (Provincia de Teruel, Aragón, España), el cual se encontraba en un bloque de roca caliza desprendido del estrato. Más tarde, a principios de la década de 2000 el director del presente proyecto, José Ignacio Canudo Sanagustín, es informado de este nuevo hallazgo, recuperándose el fósil unos años después. El nivel fosilífero del nuevo espécimen fue denominado Quiñones, pero no llegó a ser identificado debido a que el bloque de caliza que contenía el espécimen estaba separado de su nivel de origen a causa de que había sido usado junto con otros

Periodo	Época	Edad	Grupo	Fósiles	Yacimiento	Unidad inmediata	Localidad	Referencia
Cretácico	Cretácico Inferior	Albiense	Ornithocheiridae indet.	Dientes y huesos postcran.	n/d	Formación Utrillas	Cortes de Arenoso (Provincia de Castellón)	Company, 2007
		Aptiense	<i>Prejanopterus curvirostra</i>	Dientes y huesos cran. y postcran.	Fuente Amarga	Formación Leza (Grupo Enciso)	Préjano (Provincia de La Rioja)	Fuentes-Vidarte y Mejide-Calvo, 2010; Pereda-Suberbiola <i>et al.</i> , 2012
			Pterosauria indet.	Huesos postcran.	Sol de la Pita-1 Sol de la Pita-2	Grupo Enciso		Moratalla <i>et al.</i> , 1998; Moratalla <i>et al.</i> , 1999
		Barremiense	Pterodactyloidea indet.	Dientes	Vallipón	Formación Artoles	Castellote (Provincia de Teruel)	Ruiz-Omeñaca <i>et al.</i> , 1997
			<i>Europejara olcadesorum</i>	Huesos cran.	Las Hoyas	Formación La Huérguina	Cuenca	Vullo <i>et al.</i> , 2009b; Vullo <i>et al.</i> , 2012
			Ornithocheiridae indet.	Dientes				
			Istiodactylidae indet.	Dientes				
			cf. <i>Ornithocheirus</i> sp.	Indet.	n/d	Unidad no nombrada "Ptérocérien marls and sandstones"	Sao Tiago dos Velhos (Distrito de Lisboa)	Galton, 1994
			Ornithocheiridae indet.	Dientes	Cerrada Roya (mina)	Formación Camarillas	Galve (Provincia de Teruel)	Sánchez-Hernández <i>et al.</i> , 2007
			Istiodactylidae indet.	Dientes				
			Pterodactyloidea indet.	Dientes				
			Hauteriviense	Pterosauria indet.	Dientes	La Cantalera	Formación Blesa	Josa (Provincia de Teruel)
		Dientes y huesos postcran.			Yacimiento Herrero	Formación Camarillas	(Galve, Provincial de Teruel)	Canudo <i>et al.</i> , 1997
		Hueso postcran.			Corrales del Pelejón-2	Formación Castellar		
		Valanginiense-Hauteriviense	Pterodactyloidea indet.	Dientes	Ponchacalo-1	Formación Villanueva de Huerva	Villanueva de Huerva (Provincia de Zaragoza)	Gasca <i>et al.</i> , 2010

Tabla 1. Tabla resumen de los hallazgos de fósiles directos del Cretácico Inferior de la Península Ibérica asignados a Pterosauria (n/d: no declarado) (modificado de Holgado *et al.*, 2011).

bloques como muro para delimitar campos de labradío. Posteriormente, en el año 2007 la empresa PALEOYMÁS S. L. lleva a cabo la preparación del espécimen. Actualmente, este nuevo resto fósil se encuentra depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza (Zaragoza, España) con la sigla de campo QUI-1.

OBJETIVOS

El objetivo principal de esta investigación fue establecer el método de trabajo que será aplicado durante el desarrollo de la tesis doctoral sobre los restos directos de pterosaurios del Jurásico y Cretácico de la Península Ibérica. Para ello, se ha emprendido el estudio paleontológico de un excepcional fósil de pterosaurio recuperado en el yacimiento Quiñones en Obón (Provincia de Teruel). Los objetivos de este estudio fueron:

- Determinar la posición estratigráfica, la edad y el medio de fosilización (paleoambiente) del nuevo espécimen.
- Establecer su estado de conservación y sus caracteres macro-morfoestructurales junto con sus medidas.
- Diferenciar sus caracteres autapomórficos de sus caracteres sinapomórficos.
- Establecer sus relaciones de parentesco dentro del grupo Pterosauria.
- Identificarlo, partiendo de la hipótesis de que se trata de un representante de nuevo género y especie.
- Determinar el conjunto de caracteres autapomórficos y sinapomórficos identificativos del género y la especie de pertenencia del citado espécimen, haciendo una propuesta de dichos caracteres en caso de confirmarse la hipótesis de representante de nuevo género y especie.

JUSTIFICACIÓN

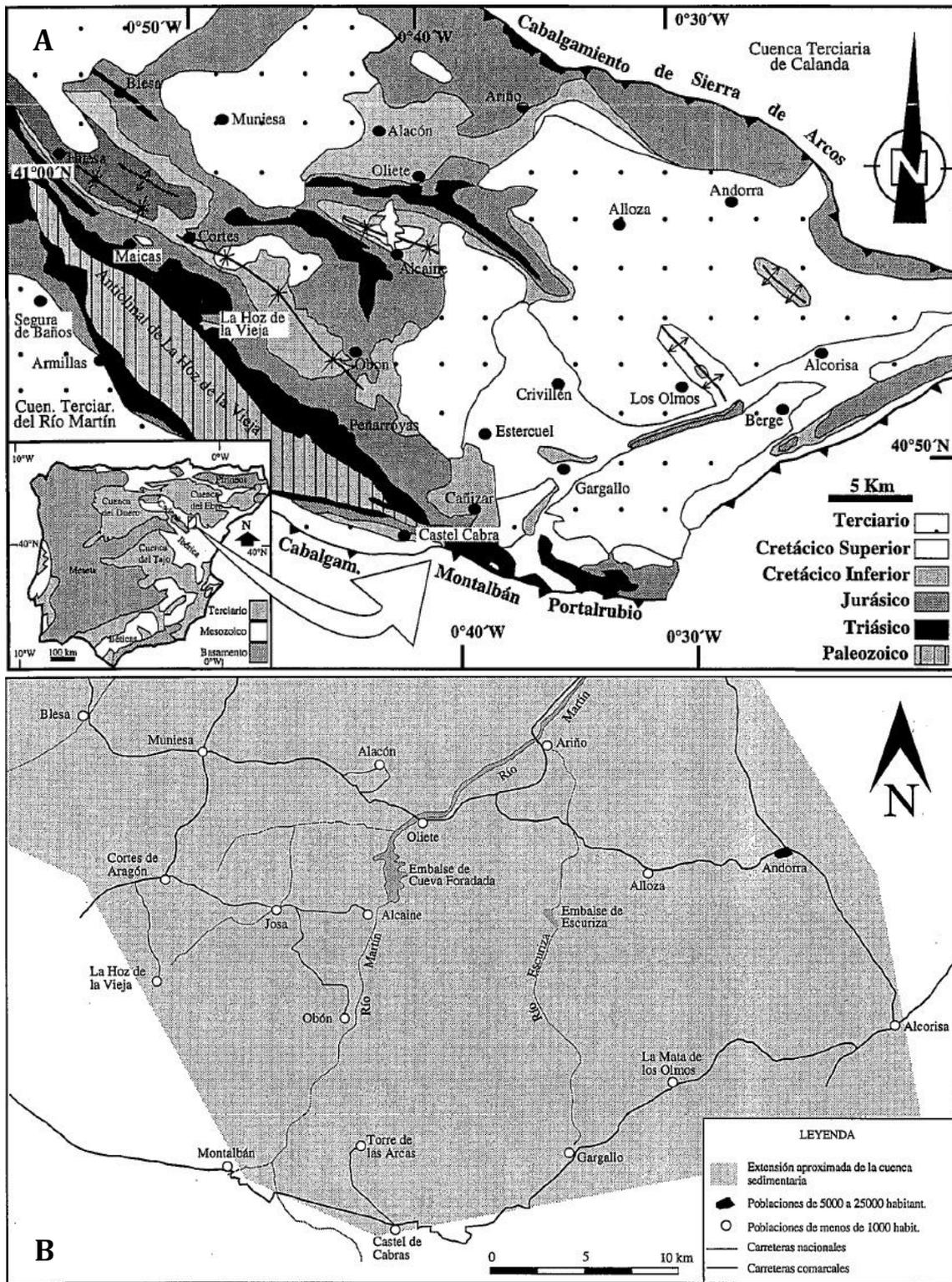
La importancia de esta investigación reside en la excepcionalidad de su objeto de estudio, el espécimen QUI-1, ya que se trata de un resto fósil directo de pterosaurio con la tridimensionalidad conservada y esto es un hecho sumamente excepcional,

dado que los huesos de pterosaurios no solían fosilizar o lo hacían aplastados en dos dimensiones a causa de su fragilidad derivada de su estructura neummatizada.

SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

El yacimiento Quiñones se encuentra en la Cordillera Ibérica al noroeste de la Península Ibérica, administrativamente al sur de la localidad de Obón (Provincia de Teruel) (figs. 7), coordenadas $40^{\circ}54'13.55''\text{N}$ - $0^{\circ}43'51.39''\text{O}$. Su acceso por tierra es posible a través de un camino que se inicia al suroeste de Obón, el cual sube rápidamente por las crestas del Jurásico. En el punto donde el camino se divide en dos y discurre por la misma cota hay varios campos de labradío abandonados donde se encuentran varios bloques que provienen de las calizas de la Formación Blesa que afloran en ese punto y que pertenecen al citado yacimiento (figs. 8, 9).

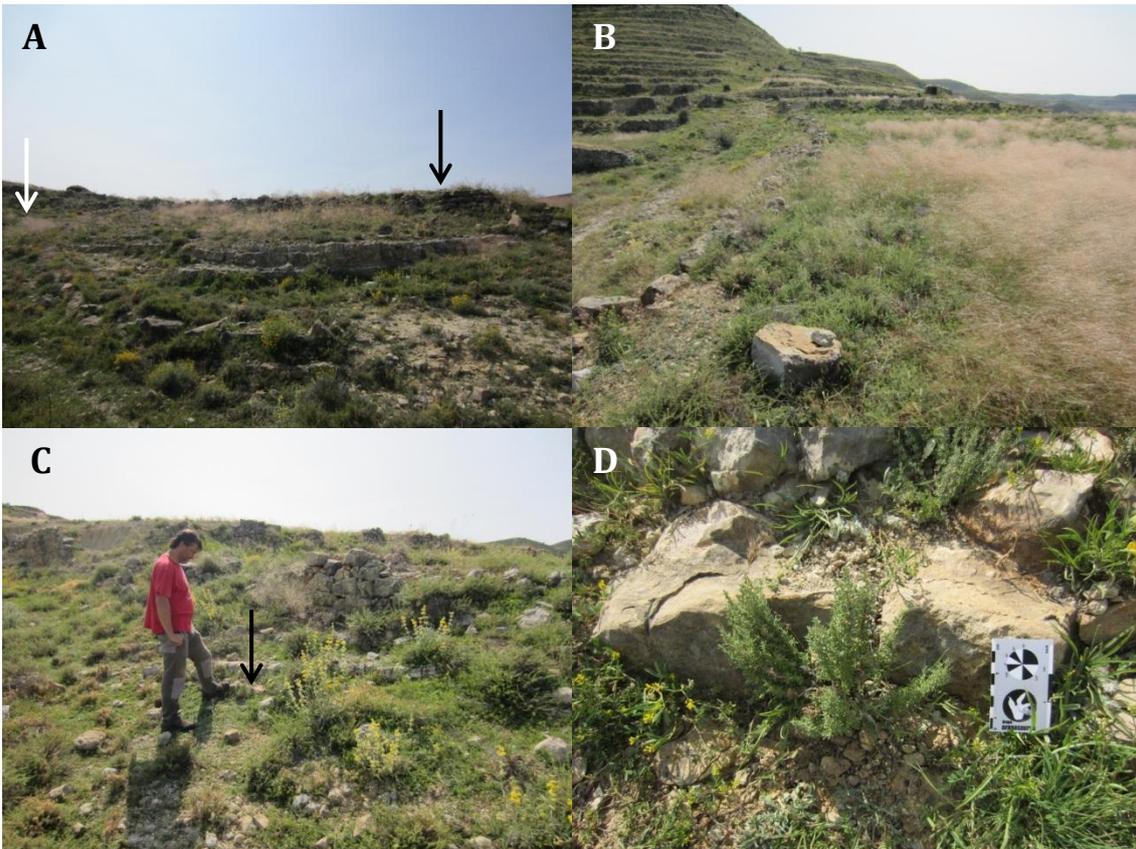
La Cordillera Ibérica tiene su origen en el plegamiento y erosión de la Cuenca Ibérica, que se trata de una cuenca intracratónica desarrollada durante el Mesozoico y que evoluciono en diversas subcuencas como consecuencia del inicio de una tectónica extensiva a finales del Jurásico (Aurell, 2003). De entre estas subcuencas, durante el Cretácico Inferior la más septentrional fue la subcuenca de Oliete, en la cual se encuentra el yacimiento Quiñones, que forma parte de un área de subcuencas al sur de la Cuenca Ibérica incluidas en la Cuenca del Maestrazgo (figs. 7-A). La subcuenca de Oliete está constituida por los depósitos del Cretácico Inferior situados en torno a Oliete y que se extienden, en su extremo más meridional, hasta las localidades turolenses de Montalbán y Castel de Cabra (fig. 7-B) (Soria, 1997). Hasta la fecha, los depósitos presentes en esta subcuenca, desde las facies *Weald* hasta la base de la Formación Utrillas, se incluyen en el Grupo Josa. Las formaciones que componen este grupo son: Margas y Calizas de Blesa, Calizas de Alacón, Margas de Forcall, Calizas de Oliete y Lignitos de Escucha (Soria, 1997). El estudio geológico realizado para este proyecto ha permitido situar el yacimiento Quiñones en el Miembro Calizas de Morenillo de la Formación Blesa (figs. 10, 11). Este miembro es una sucesión de calizas y calizas margosas generalmente nodulosas con intercalaciones de niveles lutíticos que disminuyen en potencia hacia techo.



Figs. 7. Mapas del sector de la subcuenca de Oliete: A, situación y edad de los depósitos presentes en el sector; B, situación de los depósitos de la subcuenca de Oliete (Soria, 1997).



Fig. 8. Vista aérea del entorno del yacimiento Quiñones a 1,24 km de altura, la flecha izquierda indica el nivel fosilífero y flecha derecha la zona con los bloques sueltos en donde se halló QUI-1.



Figs. 9. A, vista panorámica del entorno del yacimiento Quiñones, la flecha izquierda indica el nivel fosilífero y la derecha la zona con los bloques sueltos en donde se halló QUI-1; B, zona con los bloques sueltos; C, vista general del nivel fosilífero (flecha); D, vista en detalle del nivel fosilífero.

Estratigrafía del yacimiento Quiñones

A continuación, se detalla la columna estratigráfica de la Formación Blesa en el contexto del yacimiento Quiñones (fig. 11).

El límite inferior de la Formación Blesa está marcando por una discontinuidad angular sobre calizas de la Formación Chelva del Jurásico Medio (Aurell *et al.*, 2011). Litológicamente son calizas blanquecinas con gran cantidad de oolitos de 1-3 mm de diámetro. El techo de esta formación es irregular donde se sitúa la base de la Formación Blesa.

La Formación Blesa comienza con el Miembro Calizas de Morenillo. Se han distinguido 6 tramos. Litológicamente consisten en la alternancia de sucesiones de lutitas parcialmente tapadas o tapadas y calizas o calizas margosas descubiertas. El primero tramo se corresponde con un nivel lutítico parcialmente cubierto de 3,5 m de potencia. El segundo tramo está constituido por 1 nivel de lutitas y 3 niveles de calizas. El primer nivel es de calizas y el segundo es de lutitas ambos con 5 cm de potencia, color gris blanquecino y sin fósiles visibles. Los dos últimos niveles son de calizas y tienen 30 cm y 40 cm de potencia, respectivamente, color gris oscuro, fractura concoidal, rotura *in situ*, están brechificados y no presentan fósiles visibles. El tercer tramo se corresponde con un nivel lutítico cubierto de 1,7 m de espesor, pero que se acuña lateralmente en dirección sur-suroeste hasta los 30 cm. El cuarto tramo está constituido por 5 niveles de calizas margosas y 3 de calizas. Los dos primeros niveles son de calizas margosas con un espesor de 30 cm, color gris un poco más oscuro que el de los niveles previos y no presentan fósiles visibles; hay que destacar para el segundo de estos dos niveles que además presenta cristales de calcita y que su aspecto es más noduloso. El tercer y cuarto nivel son de calizas margosas, tienen una potencia de 15 cm y 12 cm, respectivamente, color gris claro y presentan restos fósiles de huesos y dientes de peces. El último nivel de calizas margosas de este tramo es de 14 cm de espesor, color gris oscuro en superficie y amarillento interiormente y presenta fósiles de valvas fragmentadas de bivalvos. El primer nivel de calizas de este cuarto tramo se corresponde con el nivel fosilífero Quiñones, y está constituido por un estrato de 19-22 cm de potencia de caliza gris oscura en superficie y gris rojizo en el interior con una gran abundancia de fósiles de bivalvos, ostreidos y fragmentos de huesos y dientes de peces, además de otros restos directos de vertebrados como fragmentos

de placas de tortura y restos craneales de pterosaurio (espécimen QUI-1). Los dos siguientes niveles poseen 12 cm y 15 cm de espesor, respectivamente, y se tratan de calizas grises nodulosas poco compactas con abundantes conchas de ostreidos y bivalvos, estas últimas tanto enteras (prácticamente *in situ*) como desarticuladas. El quinto tramo de nuevo se corresponde con un nivel lutítico cubierto, pero esta vez su potencia es mucho menor, de solo 80 cm aprox. El sexto y último nivel de este miembro está constituido por dos niveles iniciales de calizas margosas y dos finales de calizas. Los dos primeros niveles poseen 13 cm y 10 cm de espesor, respectivamente, color gris y no presentan fósiles visibles; cabe destacar, que para el primero de estos dos niveles su superficie es lisa pero erosionada y para el segundo que presenta un elevado grado de brechificación. Los dos últimos niveles de calizas de este sexto tramo poseen una potencia de 16 cm y 65 cm, respectivamente, no presentan fósiles visibles y sus colores son gris-amarillo para el nivel inferior y gris para el nivel superior; cabe destacar, que el nivel superior posee un aspecto noduloso.

El límite superior del Miembro Calizas de Morenillo comienza con un nivel de 43 cm de calizas margosas con abundante material detrítico, color totalmente amarillo, el cual parece indicar cierto grado de dolomitización, bioturbación por raíces y ausencia de fósiles directos. Este nivel es interpretado como el inicio del Miembro Areniscas de Valdejunco, debido a la aparición de abundante material detrítico y bioturbación por raíces, aunque como para otras zonas de la subcuenca de Oliete, el cambio de facies del Miembro Calizas de Morenillo al Miembro Areniscas de Valdejunco es progresivo y no se aprecia ningún tipo de discontinuidad (Soria, 1997).

Edad del yacimiento Quiñones

La edad del yacimiento Quiñones se ha basado en Soria (1997). Esta autora informa para el Miembro Calizas de Morenillo, al cual pertenece el yacimiento Quiñones, de una edad Barremiense inferior no basal debido a la presencia de carofitas de la biozona *Atopochara trivolis triquetra*, subzona *calcitrapus*. Las especies principales que integran la asociación son: *Atopochara trivolis triquetra* (forma típica), *Globator maillardii trochiliscoides* (forma típica), *Clavator grovesii combel* y *Clavator harrisii*; aunque, más raramente, la asociación anterior se

enriquece en *Pseudoglobator neimongolensis* con *Echinochara peckii* y *Asciidiella stellata* var. *lata* (Soria, 1997).

Interpretación paleoambiental del yacimiento Quiñones

La interpretación paleoambiental del yacimiento Quiñones se ha basado fundamentalmente en Soria (1997). Esta autora interpreta el comienzo de la sedimentación del Miembro Calizas de Morenillo como la progradación de facies lutíticas y margo-calcáreas sobre medios supra e intermareales constituyendo los cinturones situados tierra adentro de los medios marinos previos.

Las facies lutíticas de la parte inferior en el Miembro Morenillo se corresponden a llanuras lutíticas, o a sistemas lacustres someros de baja energía (tramo 1). Los microorganismos dominantes en este sistema lacustre son ostrácodos y carofitas. Mayoral y Sequeiros (1983) identifican como géneros de ostrácodos más comunes en estos medios a *Apatocythere*, *Cipridea*, *Cipris* y *Fabanella*. Estos organismos marcan un régimen de aguas dulces y salobres, someras, de aguas templadas y fondos de naturaleza limosa. Según estos autores estos organismos son buenos indicadores paleoecológicos y reflejan perfectamente las variaciones paleobatimétricas a las que quedan sometidos estos ecosistemas. A partir de aquí Soria (1997) interpreta las variaciones paleobatimétricas de la cuenca, desde las zonas medianamente profundas al oeste de Cortes de Aragón hasta los medios lacustres más someros al sur de dicha localidad.

Las facies calcáreas y calcáreas margosas se corresponden a la implantación de un sistema palustre-lacustre carbonatado somero. Soria (1997) identifica una gran diversidad de asociaciones de facies que caracterizan medios lacustres eulitorales y litorales, normalmente de baja energía (tramo 2, inicio de 4 y 6). La presencia de canales amplios que atraviesan estos medios lacustres señala la presencia de facies de alta energía. Estos medios costeros fueron afectados por tormentas que incorporaron materiales marinos en el interior del sistema lacustre. Se tratan de niveles calcáreos tabulares de bases irregulares correspondientes a *packstones* de ostreidos (Soria, 1997) (final tramo 4). El nivel fosilífero Quiñones se interpreta originado en un medio de este último tipo debido a la presencia de una base irregular, gran abundancia de bivalvos, ostreidos, fragmentos de huesos y dientes de peces y en menor medida fragmentos de huesos de vertebrados mayores.

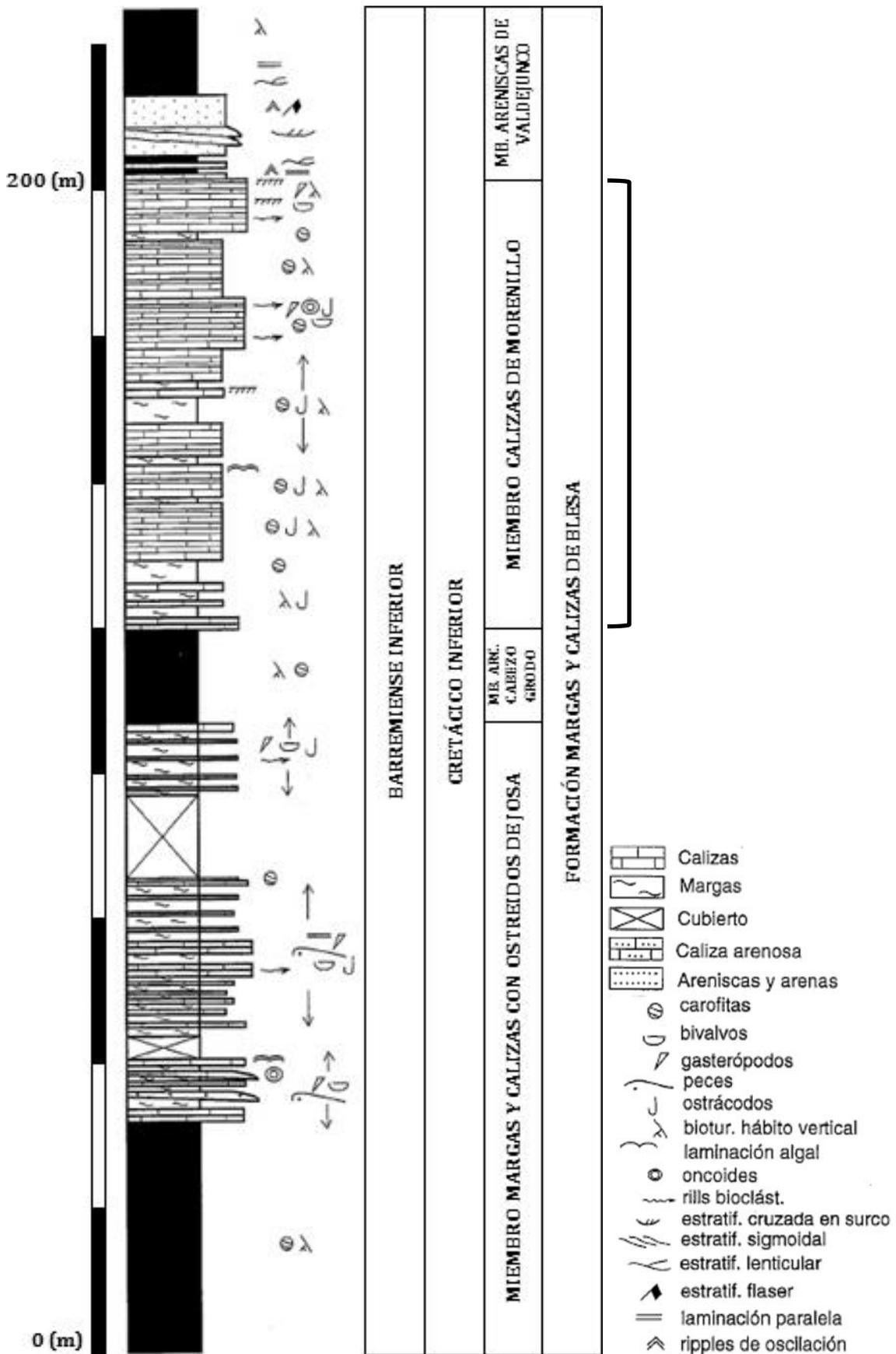


Fig. 10. Columna estratigráfica de la Formación Margas y Calizas de Blesa, destacando el miembro de pertenencia del yacimiento Quiñones (modificado de Soria, 1997).

MATERIAL Y MÉTODOS

La preparación del espécimen QUI-1, previo a su estudio, se realizó en las siguientes fases:

Excavación

En esta fase se extrajo del campo el espécimen QUI-1 mediante el corte con circular del bloque de caliza que lo contenía, obteniéndose un bloque rocoso menor con el espécimen incluso (figs. 12-A, B).

Restauración

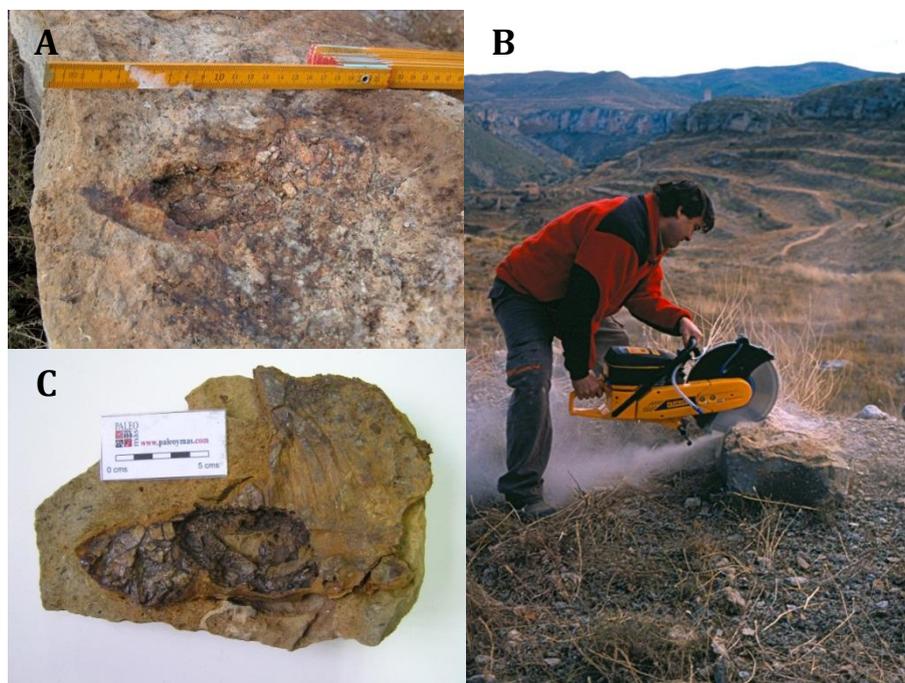
En esta fase se preparó el espécimen QUI-1 para su posterior estudio. Previo al inicio de la restauración, el espécimen QUI-1 se consolidó con una resina acrílica (copolímero de etilo metacrilato) compatible con resinas vinílicas y siliconas diluida al 5% en acetona. Esta resina es frecuentemente utilizada en restauración de piedra, está ampliamente testada y es considerada como una de las más estables para la conservación de cualquier tipo de material pétreo.

Inicialmente, la restauración consistió en la individualización del espécimen con respecto al resto de bloque de caliza. Para ello, la restauración comenzó manualmente utilizando instrumental de desbastado de diferente tipo y potencia (cortadora de rocas, rotores eléctricos con muelas de punta de diamante de diferentes calibres, percutores y rotores de aire comprimido, martillos y cinceles) a fin de eliminar la matriz rocosa. Debido a la fragilidad del espécimen, la limpieza de la matriz en las proximidades del resto se realizó con un desbastado fino. El fósil se fue consolidado durante todo el proceso en numerosas ocasiones para evitar su deterioro.

Posteriormente, una vez individualizado el hueso y situado el campo de trabajo más cercano a él (fig. 12-C), se trabajó con percutores de aire comprimido y cinceles y martillos pequeños para llegar al contacto del hueso con la roca. Para eliminar por completo la matriz e individualizar el hueso fósil, se utilizó la técnica de disolución de matriz con ácido fórmico diluido. El bloque que contiene el fósil se sumergió en una cubeta con una disolución al 10 % de ácido fórmico en agua. Esta disolución reacciona con el carbonato que contiene la matriz, disgregándola. El

fósil se consolida previamente. Cuando la disolución de ácido fórmico termina de reaccionar sobre la matriz, el bloque con el hueso fósil es introducido en un recipiente con agua. El agua disuelve las sales que se han formado al reaccionar el ácido con el carbonato. De esta manera se eliminan las sales y se evita que al secarse y expandirse puedan dañar al fósil. El siguiente paso es volver a consolidar la pieza para prepararlo para una nueva sumersión en disolución de ácido. Para esto hay que esperar a que se seque el bloque y así evitar que se formen pátinas blancas debido a la humedad. El proceso duró una semana, repitiendo cada día el ataque. Se fueron realizando pruebas hasta obtener el grado de concentración apropiada. Una concentración más elevada podría provocar un ataque a la matriz más rápido, pero también la destrucción del fósil. Por ello se trabajó con concentraciones bajas repitiendo el proceso las veces necesarias.

Finalmente, se mejoró la estabilidad estructural del espécimen haciendo una reintegración volumétrico-cromática de algunas partes del hueso, mediante el relleno de las grietas que presentan mayor peligro de rotura y que dan mayor debilidad al fósil. Para ello se utilizaron resinas epoxídicas y también resinas de poliéster a las que se les añadió colorantes naturales.



Figs. 12. A, espécimen QUI-1 inmerso en el bloque rocoso de caliza. B, extracción mediante corte con circular de un bloque rocoso menor con el espécimen QUI-1 incluso. C, espécimen QUI-1 tras su separación inicial del bloque rocoso menor.

El estudio del espécimen QUI-1 se realizó en las siguientes fases:

Localización y datación

En esta fase se determinó la posición estratigráfica, la edad y el medio de fosilización del espécimen QUI-1.

Inicialmente, se llevó a cabo una revisión del conocimiento científico sobre el Cretácico Inferior de la Cuenca Ibérica y en especial de la subcuenca de Oliete y de la Formación Blesa.

Posteriormente, se procedió a localizar en el campo el estrato de origen del bloque de caliza que contenía al espécimen QUI-1, tras lo cual se determinó la posición cartográfica del yacimiento Quiñones mediante un GPS (*Global Positioning System*) y se levantó la columna estratigráfica correspondiente.

Finalmente, se estableció la identificación, datación e interpretación paleoambiental de las unidades estratigráficas presentes en la columna (incluido el nivel fosilífero correspondiente al yacimiento Quiñones) de acuerdo con la revisión inicial.

Descripción

En esta fase se determinó el estado de conservación, los caracteres macromorfoestructurales y las medidas del espécimen QUI-1 mediante su observación directa, su medición con un calibre digital con precisión de centésimas de milímetro, su fotografiado con una cámara réflex digital con macro y su dibujado anatómico con los software Adobe Illustrator CS5 v15.0 y Adobe Photoshop CS4 v11.0 en base a las fotografías obtenidas.

Comparación

En esta fase se diferenciaron los caracteres autopomórficos y los caracteres sinapomórficos presentes en el espécimen QUI-1 mediante la comprobación de sus caracteres previamente descritos con los recogidos en las diagnósticos de los grupos aceptados de Pterosauria y afines al mismo.

Filogenia

En esta fase se establecieron las relaciones de parentesco del espécimen QUI-1 dentro del grupo Pterosauria. En un principio, para la realización de esta fase se planteó la aplicación de un análisis cladístico de acuerdo con Lü *et al.* (2009) empleando su matriz de datos y aplicando el software TNT versión 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008) (para más información ver Anexo II). Pero debido al limitado fragmento del individuo de origen que supone el espécimen QUI-1, solo pudieron ser determinados 14 de los 117 caracteres esqueléticos informativos parsimoniosos (62 craneales y 55 postcraneales) de la matriz de datos del análisis, lo que provocó que los resultados obtenidos no fueran satisfactorios, ya que posicionaban filogenéticamente a QUI-1 en las inmediaciones del grupo externo. Ante esta situación, se optó por realizar una predicción de la posición filogenética más plausible de QUI-1 de acuerdo con la comparación previamente establecida y empleado como filogenia base el árbol obtenido por Lü *et al.* (2009).

Clasificación

En esta fase se identificó al espécimen QUI-1 mediante la propuesta de sus grupos de pertenencia de acuerdo con la comparación previamente establecida; cabe destacar, que debido a la problemática subyacente de la Taxonomía Linneana en lo referente a la insuficiencia de niveles jerárquicos para satisfacer la demanda de grupos clasificatorios, solo se consideraron los niveles jerárquicos de género y especie para la categorización de los grupos en la clasificación.

Diagnosis

En esta fase se determinó el conjunto de caracteres autapomórficos y sinapomórficos identificativos del género y especie de pertenencia del espécimen QUI-1 mediante la propuesta de selección de la combinación de estos caracteres presentes en QUI-1 debido a la confirmación de la hipótesis preliminar que consideraba a QUI-1 como representante de un nuevo género y especie de Pterosauria; cabe destacar, que en este caso las diagnosis propuestas para género y especie son coincidentes con motivo de la existencia de un único ejemplar como representante de las mismas.

RESULTADOS

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clasificación:

Pterosauria Kaup, 1834

Breviquartossa Unwin, 2003

Monofenestrata Lü, Unwin, Jin, Liu y Ji, 2009

Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Ornithocheiroidea Seeley, 1891

Ornithocheiridae Seeley, 1870

Ornithocheiridae gen. nov., sp. nov.

Material: Espécimen propuesto holotipo constituido por la parte anterior del cráneo formada por parte de los huesos premaxilar y maxilar y parte de los dientes derechos 4, 5 y 7 e izquierdo 8 y depositado con la sigla de campo QUI-1 en el Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza (Zaragoza, Aragón, España).

Diagnosis para género (propuesta): La misma que para especie.

Diagnosis para especie (propuesta): Pterosaurio ornitoqueirido con la siguientes 4 autapomorfías (enumeradas entre paréntesis): (1) Marcada sutura premaxilar paralela al plano transversal. (2) Elevación anterior de la cresta sagital premaxilar convexa desde a nivel del borde anterior del par de alvéolos 5 hasta a nivel del borde anterior del par de alvéolos 6 y perpendicular con respecto al eje antero-posterior a partir de este último punto. (3) Ornamentación superficial en todo el lateral del hueso premaxilar en depresiones concéntricas con forma de líneas sigmoideas que se extienden en sentido dorsofrontal desde la sutura premaxilar-maxilar hasta el borde anterior de los laterales del premaxilar. (4) Presencia de dos orificios sagitalmente simétricos ubicados en la cara dorsal del hueso premaxilar en la zona de elevación cóncava de la cresta sagital premaxilar, que marcan el inicio de dos surcos sagitalmente simétricos en la cara anterior de dicha cresta. Y la siguiente combinación única de 11 sinapomorfías (enumeradas

entre paréntesis): (1) Presencia de cresta sagital premaxilar, que desciende en anchura dorsalmente mediante descenso del volumen interno de tejido óseo esponjoso. (2) Presencia de fusión lateral del maxilar desde el extremo anterior del rostro hasta el punto medio entre los pares de alvéolos 6 y 7. (3) Sección de la parte anterior del rostro, desde el extremo anterior hasta el límite caudal de la fusión anterior lateral del maxilar, con forma elipsoidal, es decir, aplastada lateralmente, y sección de la parte posterior del rostro, desde el límite caudal de la fusión anterior lateral del maxilar hacia atrás, con forma triangular. (4) Descenso anterior del dorso desde a nivel del borde anterior del par de alvéolos 5 hasta el extremo anterior, llegando a alcanzar un ángulo de descenso máximo de 25° aprox. (5) Elevación anterior del paladar desde el borde posterior del par de alvéolos 3 hasta el extremo anterior, llegando a alcanzar un ángulo de elevación máximo de 45° aprox. (6) Borde dorsal plano desde el extremo anterior del rostro hasta la cara anterior de la cresta sagital premaxilar (inclusive). (7) Anchura de la fusión anterior lateral del maxilar con mínima variación desde el borde posterior del par de alvéolos 3. (8) Primer par de alvéolos orientado ventrofrontalmente, segundo par orientado ventrolaterofrontalmente, tercer par orientado ventrolateralmente y el resto de alvéolos orientados ventralmente. (9) Alvéolos similares en sección con forma subcircular-elipsoidal y con tamaños similares a excepción del tercer par de alvéolos, más del doble de grande que los alvéolos menores, y del segundo y del sexto par de alvéolos, en torno a 40-50% más grandes que los menores. (10) Zona alveolar peridental sobresaliente. (11) Superficie paladar posterior a la fusión anterior lateral del maxilar paralela al plano transversal y sin cresta o hendidura.

Localización y Datación: Yacimiento Quiñones (coordenadas 40°54'13.55"N - 0°43'51.39"O, cota 820, Obón, Provincia de Teruel, Aragón, España) en facies lacustres litorales con material marino introducido por tormentas de calizas correspondientes al Barremiense inferior (Cretácico Inferior) del Miembro Calizas de Morenillo de la Formación Blesa (subcuenca de Oliete, Cuenca Ibérica) (para más información ver Situación Geográfica y Geológica).

Descripción: El espécimen QUI-1 se corresponde con un fragmento de un rostro de 198,00 mm aprox. de longitud compuesto por parte de los huesos premaxilar y

maxilar, incluyendo parte de la sutura premaxilar-maxilar, y parte de los dientes derechos 4, 5 y 7 y del diente izquierdo 8 (figs. 13-16). No se observan indicios de tejido maxilar y/o premaxilar limitante con la posible ventana nasointerorbital. El espécimen conserva la forma tridimensional casi intacta y todos los caracteres superficiales pese a las diversas lesiones que presenta.

Premaxilar

Los restos del hueso premaxilar comprenden desde su extremo anterior hasta una posición a unos 21,00 mm aprox. por detrás de la posición a nivel del par de alvéolos 8 (figs. 14, 15). Este hueso limita ventralmente con el hueso maxilar mediante una sutura premaxilar-maxilar simple y paralela al plano transversal. En general, el hueso conserva la forma tridimensional original, aunque en su zona anterior se encuentra ligeramente desviado hacia la izquierda, debido a una fractura que fragmento al espécimen QUI-1 desde la parte dorsal a nivel del borde anterior del par de alvéolos 5 hasta la parte ventral en el borde posterior del primer tercio del par de alvéolos 6, de este modo afectando también esta fractura al hueso maxilar (figs. 14-B, 15-B, 16-B, D). No puede determinarse el alcance anterior del hueso premaxilar ya que la sutura premaxilar-maxilar esta borrada en la zona de la lesión citada y anteriormente a esta última parece que los huesos premaxilar y maxilar se fusionan (figs. 14, 15). Aun así, teniendo en cuenta los segmentos visibles de sutura premaxilar-maxilar en ambos laterales del premaxilar, puede establecerse que la longitud de este fragmento de premaxilar sería mayor que 110,00 mm aprox. Otra duda acerca la parte anterior del premaxilar es que al desaparecer la sutura premaxilar-maxilar en sentido anterior a partir de la posición de la citada fractura tampoco pueden determinarse con exactitud el número de dientes con inserción en el premaxilar. Pese a esto, se ha convenido considerar como mínimo el primer par de alvéolos como premaxilares, aunque para una mejor comprensión, la descripción referida a este par de alvéolos se ha incluido en el hueso maxilar junto con la descripción del resto de alvéolos (maxilares). En cuanto a la forma general, el premaxilar presenta un peculiar parecido con una hoja de "hacha", debido a que la mayor parte de este hueso se corresponde con una cresta sagital con sección triangular, fracturada en su zona dorso-caudal en forma convexa y cuyo perfil se inicia anteriormente con forma

cóncava a nivel del borde anterior del par de alvéolos 5 y pasa a elevarse perpendicularmente con respecto al eje antero-posterior a nivel del borde anterior del par de alvéolos 6 (figs. 14, 15). La altura máxima medible de este hueso desde la sutura premaxilar-maxilar hasta el límite dorsal de la cresta es 90,50 mm aprox., pero dado que la cresta está fracturada transversalmente no es posible determinar su altura. En cuanto a su anchura, por un lado, respecto al plano sagital, el hueso se hace más estrecho en sentido dorsal debido a su sección triangular (fig. 13-D); y por otro lado, respecto al plano transversal la anchura del premaxilar presenta dos tendencias (fig. 16-A): la primera, ensanchándose desde a nivel del par de alvéolos 5, con una anchura máxima de 15,89 mm aprox., hasta a nivel del par de alvéolos 6, con una anchura máxima de 21,93 mm aprox., debido a un aumento inusual del tejido óseo compacto en esta zona; y la segunda, haciéndose más estrecho en sentido caudal a partir de la última posición citada, debido al descenso en grosor del tejido óseo compacto, siendo la anchura del hueso premaxilar en la sutura premaxilar-maxilar a nivel del par de alvéolos 8 de 17,00 mm aprox. Otro carácter importante del premaxilar es la presencia de dos orificios sagitalmente simétricos ubicados en la zona de elevación cóncava de la cresta, justo antes del inicio de la elevación vertical de la misma (figs. 14-B, 15-B). Dichos orificios se abren a la superficie dorsal del hueso y marcan el inicio de dos surcos sagitalmente simétricos que recorren la cara anterior de la cresta premaxilar (figs. 13-C, 16-A, B). La forma de estos orificios es elipsoidal, aumentado su luz desde su inicio hasta su borde exterior. Las medidas de ambos orificios son similares, con unos diámetros mayores paralelos al plano sagital de 5,20 mm aprox. y unos diámetros menores perpendiculares a los mayores de 3,00 mm aprox. Es muy importante destacar, que el citado mayor espesor en el tejido óseo compacto del premaxilar se sucede en torno a estos dos orificios, por lo que ambos caracteres podrían estar relacionados; aunque hay que tener presente que esta zona “inusual” mantiene en todo momento la simetría con respecto al plano sagital. En cuanto a las características superficiales, el hueso premaxilar presenta ornamentación en toda su superficie lateral (figs. 14-A, 15-A), la cual consistente en depresiones concéntricas con forma de líneas sigmoideas distanciadas entre sí a escasos milímetros, que avanzan en dirección dorso-frontal desde la sutura premaxilar-maxilar hasta el borde anterior de los laterales del hueso. Además de la

ornamentación, el premaxilar presenta en toda su superficie marcas irregulares atribuibles a erosión (figs. 14, 15), destacando un área de 3 cm aprox. de longitud y 1 cm aprox. de altura presente sobre la sutura premaxilar-maxilar en el lateral derecho desde a nivel del par de alvéolos 7 hasta a nivel del par de alvéolos 8 en la que el tejido óseo superficial está totalmente erosionado exponiendo el interior del hueso (figs. 14). En cuanto a las características internas, la fractura coronal que marca el límite posterior del hueso premaxilar permite su observación interna (fig. 13-D), revelando la presencia de tejido óseo compacto muy fino con un grosor medio de 1,80 mm aprox. y de tejido óseo esponjoso de baja densidad gracias a la presencia de grandes cavidades entre sus trabéculas óseas. Por último, destacar que la última fractura citada junto con la fractura transversal de la cresta premaxilar (figs. 16-A, B) permite observar que el descenso en anchura del hueso premaxilar en sentido dorsal se debe a un descenso en volumen del tejido esponjoso y no a un descenso en anchura del tejido compacto, el cual permanece constante. No es posible determinar si este menor volumen del tejido esponjoso implica un aumento en la densidad del mismo (por reducción del volumen de sus cavidades) debido a que este tejido este superficialmente relleno por sedimento que no fue posible extraer.

Maxilar

Los restos del hueso maxilar comprenden desde su extremo anterior hasta el alvéolo 7 en el lateral derecho (figs. 14) y el alvéolo 8 en el lateral izquierdo (figs. 15). La longitud total de esta pieza es 190,00 mm aprox. Al igual que en el caso del hueso premaxilar, el hueso maxilar conserva la forma tridimensional general casi intacta, aunque se encuentra ligeramente desviado hacia la izquierda desde su extremo anterior hasta la zona de la fractura citada que afecta también al hueso premaxilar. Las dos piezas que conforman el hueso maxilar se encuentran fusionadas lateralmente desde su extremo anterior hasta un punto intermedio entre par de alvéolos 6-7 (figs. 14-B, 15-B, 16-C, D). Este último punto es muy importante, porque marca el límite de cambio de forma de la sección del hueso maxilar, que pasa de ser triangular en su zona posterior (fig. 13-D), en concordancia con la forma de la sección del hueso premaxilar, a ser elipsoidal lateralmente comprimida en su zona anterior (figs. 13-A, B), debido a que la fusión

citada hace más estrecho el hueso maxilar en su zona ventral. Esta forma de sección elipsoidal, sumada a la declinación del extremo anterior del dorso y a la elevación de la parte anterior del paladar, provoca que el hueso maxilar adquiera en su zona anterior forma de hoja de “cuchillo” (figs. 14, 15). En concreto, el ángulo de declinación del extremo anterior del dorso es de 25° aprox. desde a nivel del borde anterior del par de alvéolos 3 hasta el extremo anterior del rostro; mientras que el ángulo de elevación del paladar es de 15° aprox. desde el borde posterior del par de alvéolos 3 hasta el borde posterior del par de alvéolos 2 y de 45° aprox. a partir de este último punto hasta el extremo anterior del rostro. Por otro lado, además de la fractura citada, es importante destacar que el hueso maxilar ha sufrido en su parte anterior un elevado grado de compresión y erosión lateral (figs. 14, 15). En el primer caso, la compresión lateral es evidenciable por el hundimiento del primer par de alvéolos, de los alvéolos izquierdos 2, 3 y 4, de toda la zona media en ambos laterales del hueso y por una elevación dorsal de 45° aprox. de los alvéolos derechos 4, 5 y 6. Y, en el segundo caso, la erosión es evidenciable por el gran desgaste de los alvéolos derechos 2 y 3, por la desaparición de los alvéolos izquierdos 5 y 6, por la exposición del tejido interno esponjoso en un gran área en el lateral izquierdo entre a nivel de los pares de alvéolos 4 y 6, y por la ausencia total de tejido óseo en un área también grande, aunque menor que la anterior, entre a nivel de los pares de alvéolos 5 y 6. Pese a estas graves lesiones, la fusión anterior lateral del maxilar está totalmente conservada, no muestra signos de compresión lateral tan aguda como el resto del hueso y su grado erosión es menor que el del resto del hueso (figs. 16-C, D). Esta estructura muestra unas medidas de 127,60 mm aprox. de longitud y una anchura en todo su conjunto de entre 7,00 y 9,00 mm aprox. a excepción de entorno al par de alvéolos 3, en donde su anchura aumenta hasta los 11,00 mm aprox. Cabe destacar, que la superficie ventral de esta zona es cóncava, sin mostrar ningún tipo de hendidura o cresta. Tras la fusión anterior lateral del maxilar, la anchura del paladar aumenta, siendo la distancia estimada entre los dos alvéolos 7 y los dos alvéolos 8 de 8,50 mm aprox. y 10,00 mm aprox., respectivamente. Estas medidas tuvieron que ser estimadas como el doble de la distancia existente entre los alvéolos izquierdos 7 y 8 con respecto al centro del paladar, ya que en el caso del par alveolar 7 el alvéolo derecho está hundido hacia el centro del paladar y en el

caso del par alveolar 8 el alvéolo derecho no se conserva, por lo que en ambos casos una medida directa de la anchura interalveolar no es directamente obtenible (figs. 16-C, D, E, F). Al igual que para la fusión anterior lateral del maxilar, cabe destacar que la superficie del paladar en la parte posterior del maxilar tampoco muestra ningún tipo de hendidura o cresta, siendo lisa y paralela al plano transversal en todo su conjunto (figs. 16-E, F). En cuanto a la altura del hueso, la medida máxima obtenida fue 53,50 mm aprox. a nivel del borde anterior del par de alvéolos 5, aunque hay que tener en cuenta que la rotura y las lesiones laterales mencionadas con anterioridad seguramente hallan expandido el hueso en dirección dorso-ventral con respecto a su plano sagital y, en consecuencia, es muy probable que esta medida en realidad fuese un poco menor. Por otro lado, aunque ya ha sido citado en algún caso, es importante destacar el estado de conservación, la posición con respecto al paladar y la forma y las dimensiones de los pares de alvéolos (figs. 14, 15). En el primer caso, el par de alvéolos 7 y el alvéolo izquierdo 8 están prácticamente intactos, aunque el alvéolo derecho 7 esta desplazado hacia el centro del paladar; el primer par de alvéolos esta comprimido lateralmente; los alvéolos derechos 4, 5 y 6 presentan cierto grado de erosión y están elevados dorsalmente en torno a unos 45° aprox.; los alvéolos izquierdos 2, 3, y 4 están totalmente deformados por compresión lateral; los alvéolos derechos 2 y 3 están aplastados y presentan un alto grado de erosión; y los alvéolos izquierdos 5 y 6 están destruidos. En el segundo caso, la posiciones con respecto al paladar son ventrofrontal para el primer par de alvéolos, ventrolaterofrontal para el segundo par, ventrolateral para el tercero y ventral para la el resto. Con respecto a su forma, en todos casos evaluables los alvéolos son abultados, presentan sección subcircular, con diámetro mayor siempre paralelo al eje antero-posterior y un diámetro menor siempre perpendicular al mayor, y su borde peridental es sobresaliente; cabe destacar, que los espacios entre un par de alvéolos y el siguiente parecen ser cóncavos. Y en cuanto a las dimensiones, aunque no es posible establecer los diámetros exactos en todos los casos, se observa que la áreas alveolares mayores se corresponden con la presentes en el par de alvéolos 3, con un diámetro mayor estimado de 22,00 mm aprox. y uno menor estimado de 9,50 mm aprox., seguidas por la presentes en los pares de alvéolos 2 y 6, con unos diámetros mayores aprox. de 15,00 mm y 16,50 mm unos menores aprox. de 7,00

mm y 8,00 mm (respectivamente), y en el resto de los casos todas las áreas alveolares son más pequeñas y similares en tamaño, con un diámetro mayor de entre 8,60-11,00 mm y uno menor de entre 5,60-6,00 mm (fig. 24) (para más información ver Anexo I). En cuanto a la longitud de los diastemas, la longitud de la diastema 1 es 0 porque los pares de alvéolos 1 y 2 son adyacentes, pero el resto de longitudes aumentan progresivamente desde la diastema 2 con 5,50 mm aprox. hasta la diastema 7 con 17,30 mm aprox., a excepción de la diastema 3 que es un 45% más corta que la 2 (figs. 16-C, D, 24). Por otro lado, centrándose en las características superficiales, el hueso maxilar no muestra marcas atribuibles a ornamentación ni en el lado derecho de su parte anterior (el único lado superficialmente evaluable de su parte anterior debido a las graves lesiones que el hueso presenta en el lado izquierdo de esta parte) ni en su parte posterior (figs. 14, 15). Y en cuanto a sus características internas, gracias a la ausencia de tejido óseo compacto en el lado izquierdo de su parte anterior (figs. 15) y a la fractura coronal en su extremo posterior (fig. 13-D), puede observarse en el maxilar la presencia externa de tejido óseo compacto de 1,75 mm aprox. de grosor y la presencia interna de tejido óseo esponjoso poco denso, esto último debido a la presencia de grandes cavidades entre las trabéculas óseas de modo similar que para el caso del hueso premaxilar.

Dientes

Los fragmentos de dientes conservados se corresponden con los dientes derechos 4, 5 y 7 y con el diente izquierdo 8 (figs. 14, 15, 16-C, D). Todos estos dientes poseen sección subcircular-elipsoidal, con un diámetro mayor paralelo al eje anteroposterior y otro diámetro menor perpendicular al mayor. Además, en todos los casos la inserción observada es tecodonta, es decir, que los dientes no están anquilosados (fundidos) a la mandíbula y que se alojan en alvéolos independientes (Montani, 1997). El diente derecho 4 está representado por la raíz y parte de su corona (figs. 14). La corona muestra señales de haber sufrido un corte transversal. La posición de este diente con respecto al maxilar parecer ser la original, debido a que la sección de la corona coincide con el área del alvéolo. El diámetro mayor de este diente es 9,60 mm aprox., mientras que el menor es 6,50 mm aprox. La longitud máxima observable y medible de este diente es 3,90 mm aprox., la cual se

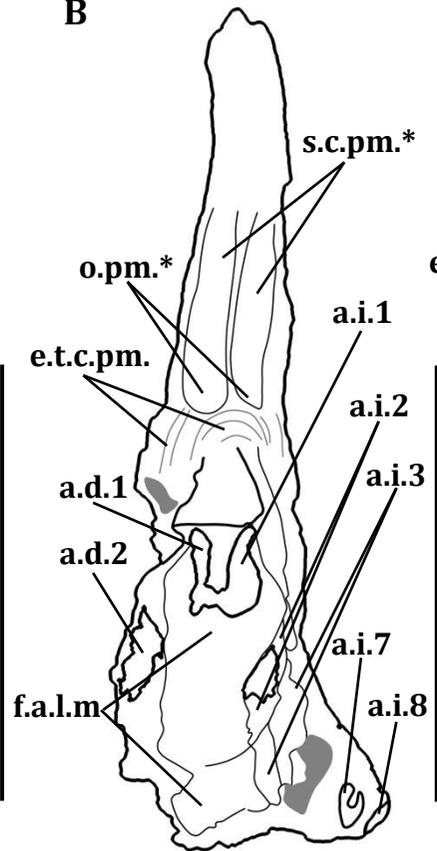
corresponde en su totalidad con la corona. El diente derecho 5 está representado por parte de su corona (figs. 14). La posición de este diente con respecto al maxilar parecer no ser la original, debido a que la sección de la corona es menor al área del alvéolo, lo cual puede atribuirse a un hundimiento del diente hacia el maxilar. El diámetro mayor de este diente es 9,80 mm aprox., mientras que el menor es 6,50 mm aprox. La longitud máxima observable y medible del diente es 3,40 mm aprox., la cual se corresponde en su totalidad con la corona, aunque debido a que está hundido la longitud real del diente habría sido mayor. El contorno es aplastado labio-lingualmente y no presenta orientación secundaria, aunque no pueden establecerse las características del ápice porque la compresión lateral del maxilar provoco que extremo distal del diente se enterrase dentro del maxilar. Cabe destacar, que las superficies de las coronas de los dientes derechos 4 y 5 no muestran marcas regulares atribuibles a ornamentación, pero sí irregulares atribuibles a erosión. Por último, los dientes derecho 7 e izquierdo 8 (figs. 14, 15, 16-C, D, E, F) tan solo están representados por parte de la raíz en el área del alvéolo, con unos diámetros mayores aprox. de 8,70 mm para el diente derecho 7 y de 8,60 mm para el diente izquierdo 8 y unos diámetro menores aprox. de 6,00 mm para el diente derecho 7 y de 5,50 mm para el diente izquierdo 8.

Figs. 13. (siguiente página) Fotografía (A) y dibujo (B) en vista frontal, fotografía en detalle de los orificios premaxilares en vista frontal (C) y fotografía en vista caudal (D) del espécimen QUI-1. Leyenda: a.d.1, 2, 7, alvéolo derecho 1, 2, 7; a.i.1-3, 7, 8; alvéolo izquierdo 1-3, 7, 8; e.t.c.pm.; engrosamiento del tejido óseo compacto del premaxilar; f.a.l.m.; fusión anterior lateral del maxilar; i.o.e., irregularidad de origen erosivo; m., maxilar; o.p.m., orificios premaxilares; pl., paladar; pm., premaxilar; s.pm.-m., sutura premaxilar-maxilar; s.c.p.m., surcos frontales de la cresta premaxilar; t.e., tejido óseo esponjoso; t.o.c., tejido óseo cubierto por sedimento; *, autapomorfías; áreas grises, zonas con tejido óseo esponjoso expuesto. Barras de escala: 5 cm.

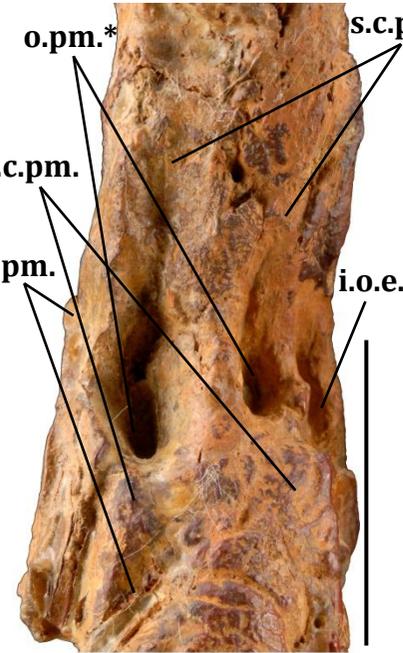
A



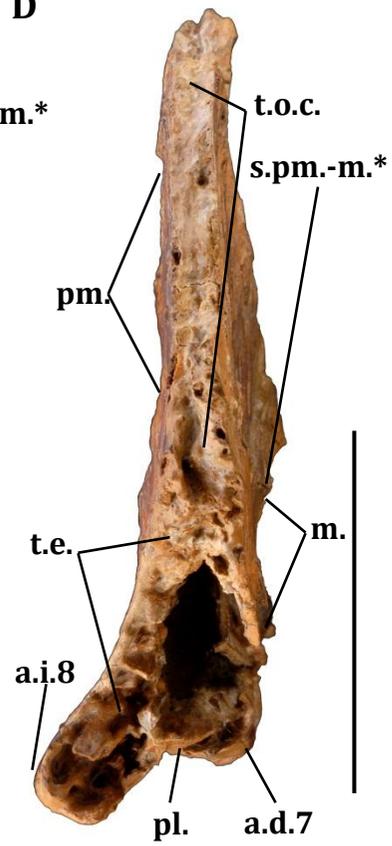
B

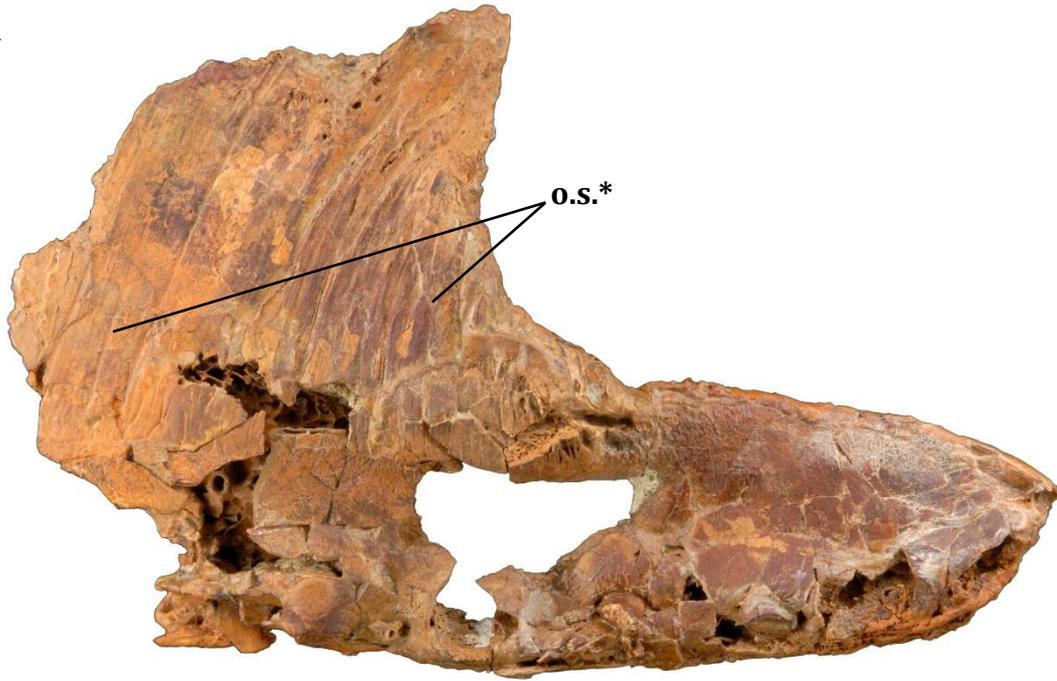
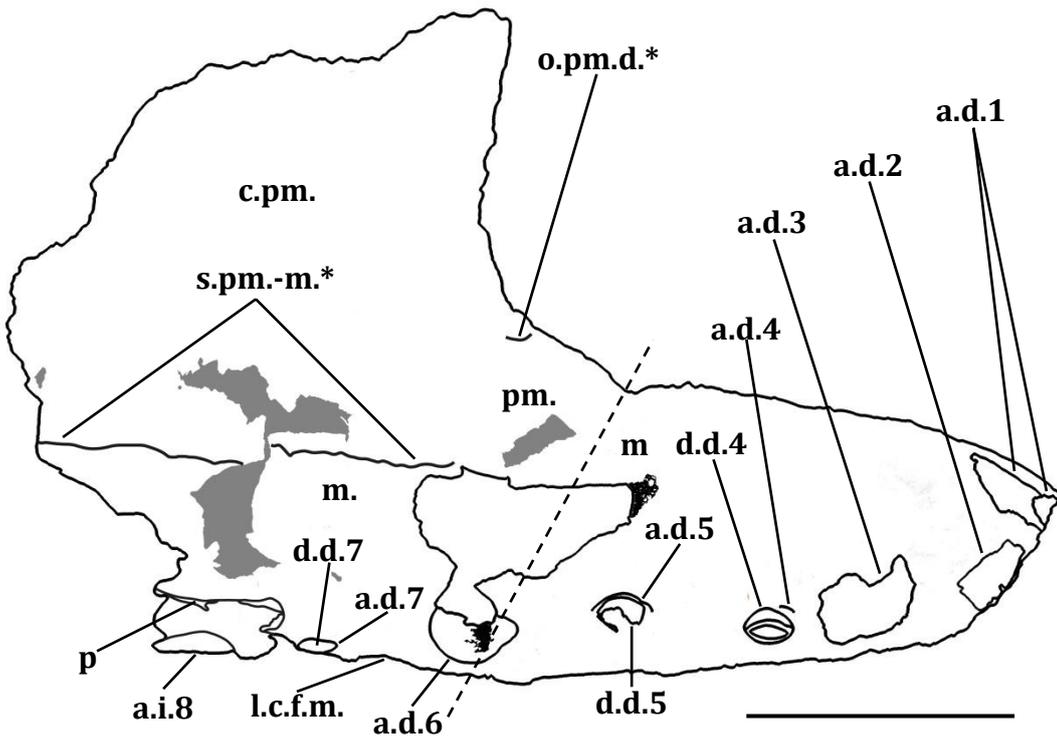


C

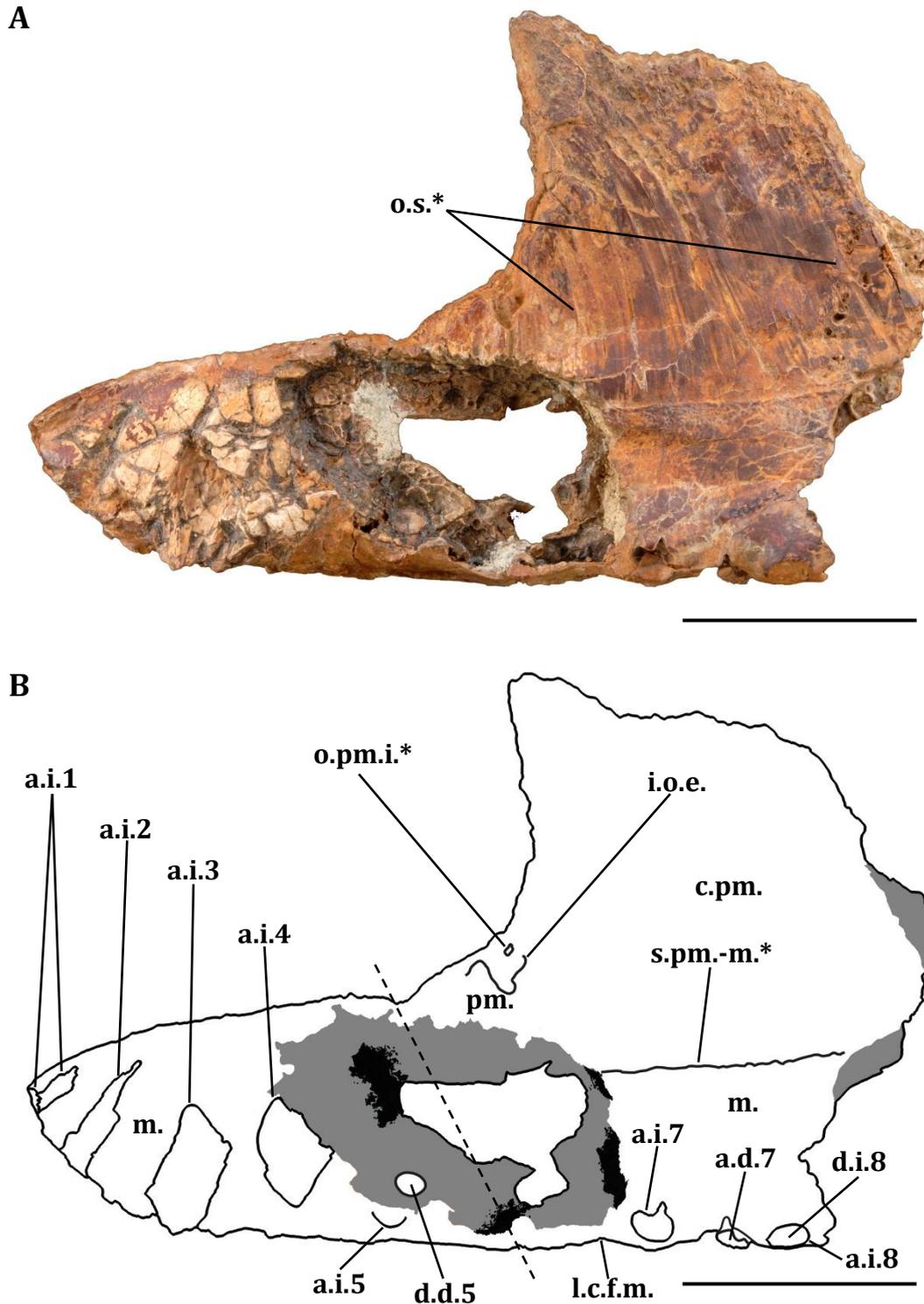


D

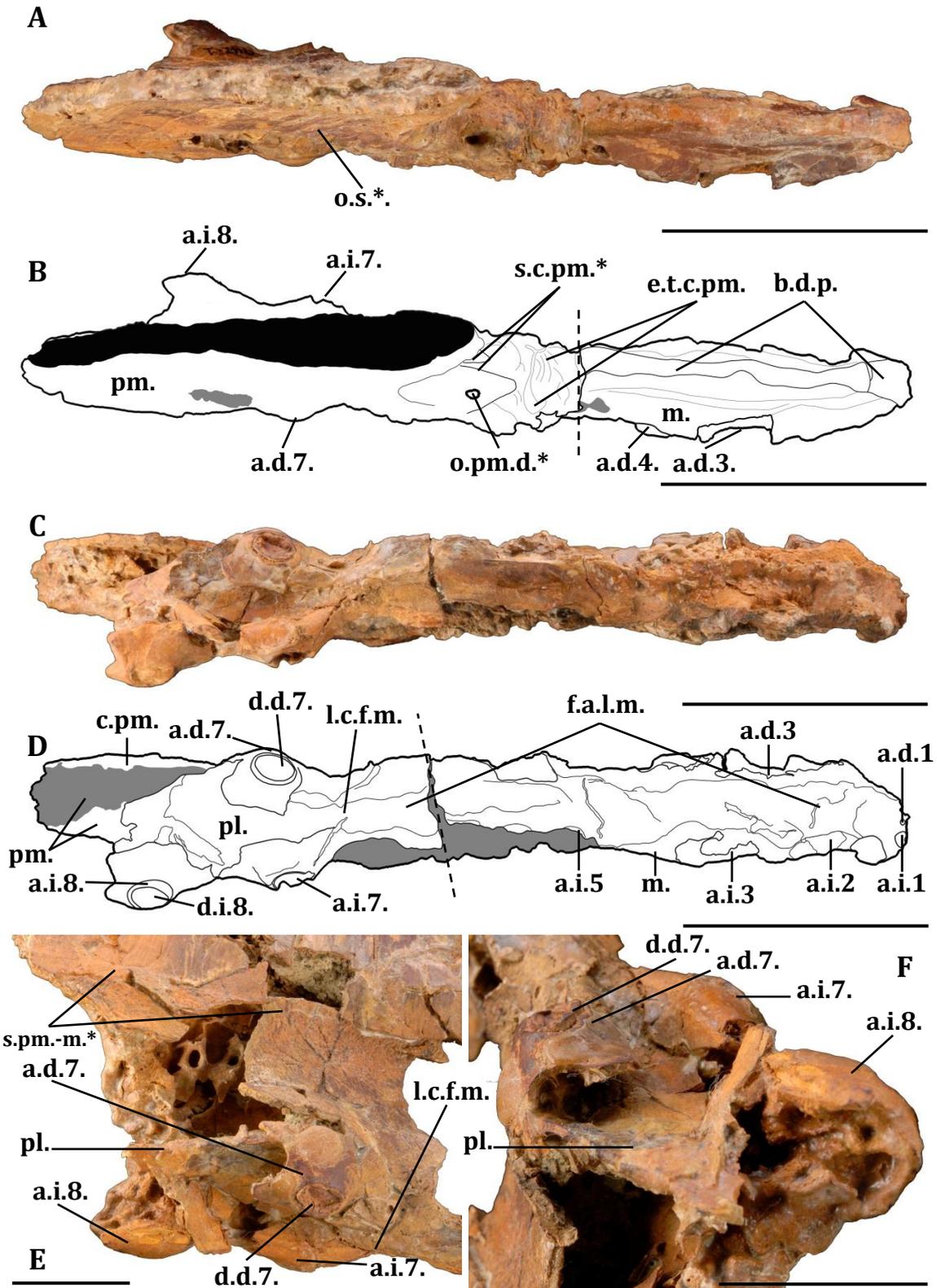


A**B**

Figs. 14. Fotografía (A) y dibujo (B) en vista lateral derecha del espécimen QUI-1. Leyenda: a.d.1-7, alvéolo derecho 1-7; a.i.8, alvéolo izquierdo 8; c.p.m., cresta premaxilar; d.d.4, 5, 7, diente derecho 4, 5, 7; l.c.f.m., límite caudal de la fusión anterior lateral del maxilar; m., maxilar; o.p.m.d., orificio premaxilar derecho; o.s., ornamentación superficial; pl., paladar; pm., premaxilar; s.p.m.-m, sutura premaxilar-maxilar; *, autapomorfías; áreas grises, zonas con tejido óseo esponjoso expuesto; áreas negras, zonas reforzadas con resina; línea discontinua, dirección de la fractura anterior del premaxilar-maxilar. Barras de escala: 5 cm.



Figs. 15. Fotografía (A) y dibujo (B) en vista lateral izquierda del espécimen QUI-1. Leyenda: a.d.7, alvéolo derecho 7; a.i.1-5, 7, 8, alvéolo izquierdo 1-5, 7, 8; c.pm., cresta premaxilar; d.d.5, diente derecho 5; d.i.8, diente izquierdo 8; i.o.e., irregularidad de origen erosivo; l.c.f.m., límite caudal de la fusión anterior lateral del maxilar; m., maxilar; o.pm.i., orificio premaxilar izquierdo; o.s., ornamentación superficial; pm., premaxilar; s.pm.-m., sutura premaxilar-maxilar; *, autapomorfías; áreas grises, zonas con tejido óseo esponjoso expuesto; áreas negras, zonas reforzadas con resina; línea discontinua, dirección de la fractura anterior del premaxilar-maxilar. Barras de escala: 5 cm.



Figs. 16. Fotografías (A) y dibujo (B) en vista dorsal, fotografía (C) y dibujo (D) en vista ventral y fotografías en detalle de la zona caudal (E y F) del espécimen QUI-1. Leyenda: a.d.1, 3, 4, 7, alvéolo derecho 1, 3, 4, 7; a.i. 1-3, 5, 7, 8, alvéolo izquierdo 1-3, 5, 7, 8; b.d.p., borde dorsal plano; c.pm., cresta premaxilar; d.d.7, diente derecho 7; d.i.8, diente izquierdo 8; e.t.c.pm., engrosamiento del tejido óseo compacto del premaxilar; l.c.f.m., límite caudal de la fusión anterior lateral del maxilar;

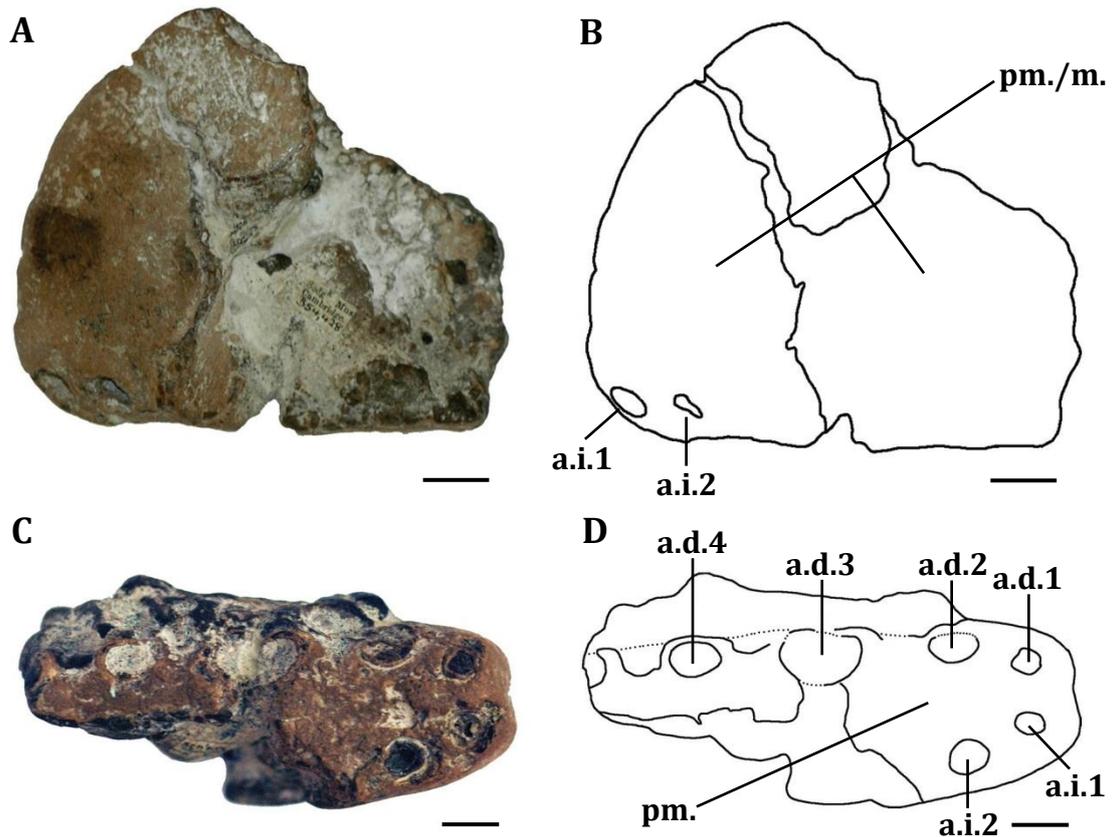
Comparación: La atribución de QUI-1 a Pterosauria está confirmada por la presencia de tejido óseo compacto fino con superficie externa lisa (Martill y Unwin, 2012), aunque este último carácter está ausente en la cresta premaxilar, al poseer ornamentación (figs. 14 y 15). A pesar de esta peculiaridad, la presencia de raíces dentales con sección sub-circular típica de pterosaurios (figs. 14, 15 y 16-C, D) y con fuerte similitud a las raíces dentales de Ornithocheiridae como *Coloborhynchus* o *Anhaquera* confirman la asignación a Pterosauria del espécimen QUI-1 y la relacionan hacia Ornithocheiroidea dentro de Pterodactyloidea (Martill y Unwin, 2012).

Los caracteres de QUI-1 no permiten asignarlo a ninguno de los otros tres grandes grupos de Pterodactyloidea: Dsungaripteroidea (Germanodactylidae + Dsungaripteridae), Azhdarchoidea (*Tapejara* + (Tupuxuara + Azhdarchidae)) y Ctenochasmatoidea (Cycnorhamphus + (*Pterodactylus* + Lonchodectidae + Ctenochasmatidae) (Steel *et al.* 2005). Comenzando por Dsungaripteroidea, este grupo se caracteriza por tener un pico desdentado y afilado en la parte anterior de su rostro y dientes achatados en alvéolos abultados que aumentan de tamaño caudalmente en la parte posterior (Steel *et al.*, 2005), características ausentes en el espécimen QUI-1. En cuanto a Azhdarchoidea, sus individuos son todos desdentados (Steel *et al.*, 2005), al contrario que QUI-1. Y, finalmente, Ctenochasmatoidea se caracteriza por poseer un gran número de dientes (generalmente 50 o más) de igual o casi igual tamaño y forma (Steel *et al.*, 2005), hecho que tampoco sucede en QUI-1.

Continuando focalizando la comparación, el siguiente carácter importante en QUI-1 es la elevación de la parte anterior del paladar, el cual se trata de un carácter típico de algunos miembros de Ornithocheiridae y que en el caso de QUI-1 orienta el primer par de alvéolos ventrofrontalmente y el segundo par ventrolaterofrontalmente (Martill y Unwin, 2012). Estas orientaciones alveolares o similares son observadas en muchos de los géneros de Ornithocheiridae con fósiles

m., maxilar; o.p.m.d., orificio premaxilar derecho; o.s., ornamentación superficial; pl., paladar; pm., premaxilar; s.c.pm., surcos frontales de la cresta premaxilar; s.pm.-m., sutura premaxilar-maxilar; *, autapomorfías; áreas grises, zonas con tejido óseo esponjoso expuesto; áreas negras, zonas tapadas por sedimento; línea discontinua, dirección de la fractura anterior del premaxilar-maxilar. Barras de escala: 5 cm.

del extremo anterior del paladar, aunque no en todos los casos la presencia de orientación ventrofrontal para el primer par de alvéolos está asociada a la elevación de la parte anterior del paladar o a veces esta elevación es muy leve, como en el caso de *Anhanguera*. Otros géneros de Ornithocheiridae, como *Ornithocheirus* (Martill y Unwin, 2012) (figs. 17), carecen de elevación de la parte anterior del paladar y poseen todos los alveolos orientados ventral o casi ventralmente, En función de lo expuesto, la comparación del espécimen QUI-1 prosigue atendiendo a los géneros del grupo Ornithocheiridae con elevación de la parte anterior del paladar y/o el primer par de alveolos orientado ventrofrontalmente. Los géneros con estos caracteres y actualmente comparables con QUI-1 son: *Anhanguera*, *Barbosania*, *Brasileodactylus*, *Caulkicephalus*, *Coloborhynchus* y *Haopterus*. A continuación, se detalla la comparación del espécimen QUI-1 con cada uno de estos géneros atendiendo a las diagnosis actualizadas y aceptadas de los mismos, pero antes es muy importante destacar que el espécimen QUI-1 difiere con todos estos en los siguientes cuatro caracteres (enumerados entre paréntesis): (1) Marcada sutura premaxilar paralela al plano transversal. (2) Elevación anterior de la cresta sagital premaxilar convexa desde a nivel del borde anterior del par de alvéolos 5 hasta a nivel del borde anterior del par de alvéolos 6 y perpendicular con respecto al eje antero-posterior a partir de este último punto. (3) Ornamentación superficial en todo el lateral del hueso premaxilar en depresiones concéntricas con forma de líneas sigmoideas que se extienden en sentido dorsofrontal desde la sutura premaxilar-maxilar hasta el borde anterior de los laterales del premaxilar. (4) Presencia de dos orificios sagitalmente simétricos ubicados en la cara dorsal del hueso premaxilar en la zona de elevación cóncava de la cresta sagital premaxilar, que marcan el inicio de dos surcos sagitalmente simétricos en la cara anterior de dicha cresta. Hay que tener en cuenta que los caracteres 2 y 3 y los caracteres 1 y 3 podrían no haber sido observados en otros especímenes de Ornithocheiridae a causa de dimorfismo sexual (Hone *et al.*, 2012) y de erosión superficial, respectivamente.

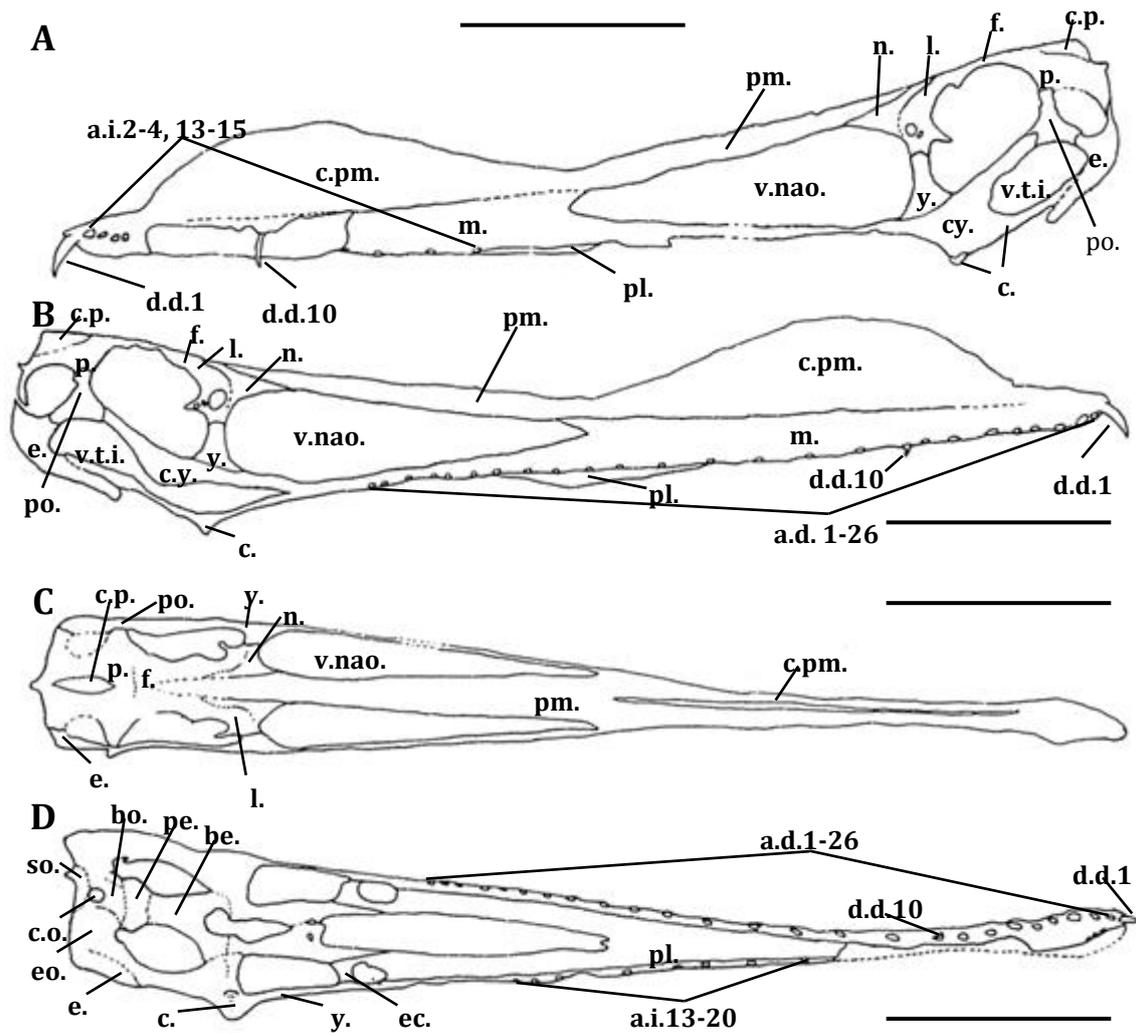


Figs. 17. Fotografías (A, C) y dibujos (B, D) del holotipo CAMSM B54428 de la especie tipo *Ornithocheirus simus* en vista lateral izquierda (A y B) y en vista ventral (C y D). Leyenda: a.d.1-4, alvéolo derecho 1-4; a.i.1, 2, alvéolo izquierdo 1, 2; pm, premaxilar; pm/m, premaxilar/maxilar. Barras de escala: 10 mm. (Modificado de Rodriguess y Kellner, 2013).

Anhanguera

La comparación entre el espécimen QUI-1 y *Anhanguera* revela que QUI-1 presenta los siguientes 2 caracteres diagnósticos para este género (enumerados entre paréntesis) de acuerdo con Campos y Kellner (1985): (1) Presencia de gran cresta sagital premaxilar en la parte anterior del cráneo (figs. 14, 15, 18-A, B). (2) Dentición premaxilar-maxilar con inicio en el extremo anterior de cráneo (figs. 14, 15, 18-A, B).

En cuanto a las diferencias, QUI-1 no presenta el siguiente carácter diagnóstico para *Anhanguera* (enumerados entre paréntesis) de acuerdo con Campos y Kellner (1985): Alargamiento distal del cráneo en la zona de ubicación de los dientes premaxilares (primer par de dientes) (fig. 18-A, B); en QUI-1 no se observa ningún alargamiento “atípico” de la zona anterior del cráneo (figs. 14, 15).



Figs. 18. Dibujos del holotipo MN4805-V de la especie tipo *Anhanguera blittersdorffi* en vista lateral izquierda (A), en vista lateral derecha (B), en vista dorsal (C) y en vista ventral (D). Leyenda: a.d.1-26, alvéolos derechos; ai.2-4, 13-15, alvéolos izquierdos 2-4, 13-15; ai.13-20, alvéolos izquierdos 13-20; bo, basioccipital; be, basiesfenoide; c, cuadrado; c.o; cóndilo occipital; c.p.m, cresta premaxilar; c.p.; cresta parietal; c.y., cuadradoyugal; d.d.1, 10, diente derecho 1, 10; e, escamoso; ec, ectopterigoide; eo, exoccipital; f, frontal; l, lacrimal; m., maxilar; n., nasal; p., parietal; pe., paraesfenoides; pl.; paladar; pm., premaxilar; po., postorbital; so., supraoccipital; v.nao., ventana nasoanteorbital; v.t.i., ventana temporal inferior; y., yugal. Barra de escala: 10 cm. (Modificado de Campos y Kellner, 1985).

Atendiendo a la diagnosis establecida para *Anhanguera* no pueden determinarse más diferencias importantes entre este género y el espécimen QUI-1. Esta situación es debida a falta de precisión en las características establecidas de los caracteres diagnósticos propuestos para *Anhanguera*. Por este motivo, en este caso se ha incluido la comparación del espécimen QUI-1 con el holotipo MN4805-V

de la especie tipo *A. blittersdorffi* (Campos y Kellner, 1985). Esta comparación revela que QUI-1 comparte con el espécimen MN4805-V la presencia del primer par de alvéolos orientados ventrofrontalmente y que difiere en los siguientes 2 caracteres (enumeradas entre paréntesis): (1) Presencia de cresta sagital premaxilar con forma de hemi-plato alargándose caudalmente hasta el borde anterior de la ventana nasointerorbital (figs. 18-A, B) (Campos y Kellner, 1985); en QUI-1 la cresta se eleva perpendicularmente en su borde anterior y, aunque no puede determinarse su forma exacta ni su alcance posterior porque está fragmentada dorso-caudalmente, se puede observar que es proporcionalmente mucho más alta que la presente en MN4805-V (figs. 14, 15). (2) Pares de alvéolos 3-5, 7 y 8 con los diámetros mayores más largos (fig. 24) (Steel *et al.*, 2005); en QUI-1 los alvéolos con los diámetros mayores más largos se corresponden con los pares 2, 3 y 6 (figs. 24).

Barbosania

La comparación entre el espécimen QUI-1 y *Barbosania* revela que QUI-1 solo presenta el siguiente carácter diagnóstico para este género de acuerdo con Elgin y Frey (2011): Primer par de alvéolos con orientación ventrofrontal (figs. 13-A, B, 14, 15, 19).

En cuanto a las diferencias, QUI-1 no presenta los siguientes 4 caracteres diagnóstico para *Barbosania* (enumerados entre paréntesis) de acuerdo con Elgin y Frey (2011): (1) Rostro estrecho, con forma de quilla, pero descrestado, y apuntado anteriormente (fig. 19); el rostro de QUI-1 aunque está comprimido lateralmente no llega a ser muy estrecho gracias a que la fusión anterior lateral del maxilar mantiene un mínimo de anchura 7,30 mm hasta el primer par de alvéolos (figs. 16-C, D), además QUI-1 posee una cresta sagital premaxilar y su extremo anterior presenta el frente plano (figs. 13-A, B, 16-A, B). (2) Márgenes laterales del rostro convergen gradualmente en el dorso (fig. 19); carácter que tampoco se cumple en QUI-1, el cual presenta en todo el rostro un borde dorsal plano que separa ambos laterales (figs. 16-A, B). (3) Pares de dientes 2 y 3 orientados ventrolateralmente (fig. 19); en QUI-1 esta disposición podría cumplirse para el par de dientes 3, pero no para el par de dientes 2, ya que sus alvéolos indican que estaría orientado ventrolaterofrontalmente (figs. 14, 15). (4) Aumento progresivo

en sentido caudal de la longitud de los diastemas (fig. 24); en QUI-1 no se cumple este carácter porque el diastema 3 es un 45% más corto que el 2 (figs. 24)

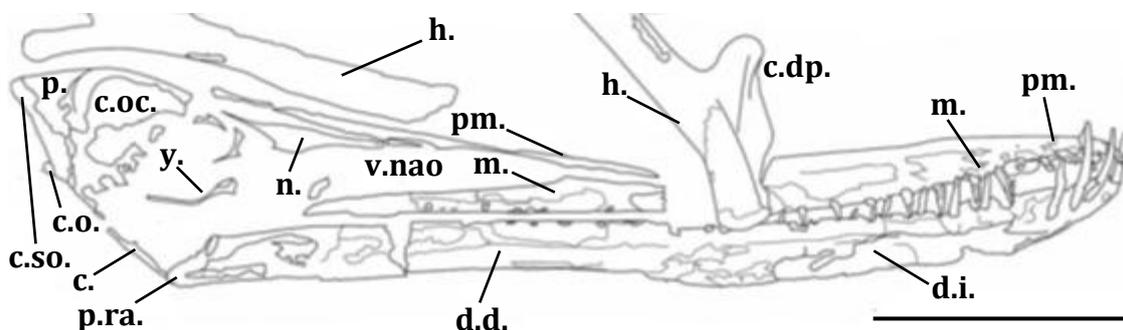


Fig. 19. Dibujo de los restos craneales del holotipo MHNS/00/85 de la especie tipo *Barbosania gracilirostris* en vista lateral derecha. Leyenda: c., cuadrado; c.dp, cresta deltopectoral; c.o., cóndilo occipital; c.oc., cavidad ocular; c.so., cresta supraoccipital; d.d., dentario derecho; d.i., dentario izquierdo; h., húmero; m., maxilar; n., nasal; pm., premaxilar; p., parietal; p.ra., proceso retroarticular; v.nao., ventana nasointerorbital; y., yugal. Barra de escala: 100 mm. (Modificado de Elgin y Frey, 2011).

Brasileodactylus

La comparación entre el espécimen QUI-1 y *Brasileodactylus* revela que QUI-1 presenta los siguientes 2 caracteres diagnósticos para este género (enumerados entre paréntesis) de acuerdo con Kellner (1984): (1) Sección posterior del premaxilar-maxilar con forma triangular (fig. 13-D). (2) Alvéolos con forma subredondeada-elipsoidal (figs. 15, 16, 16-C, D).

En cuanto a las diferencias, QUI-1 no presenta las siguientes 2 caracteres diagnóstico para *Brasileodactylus* (enumerados entre paréntesis) de acuerdo con Kellner (1984): (1) Cráneo estrecho en su zona posterior y ensanchado anteriormente a partir del par de alvéolos 3 formando una superficie plana (Kellner, 1984); al contrario, QUI-1 presenta un cráneo ancho en su zona posterior conservada (figs. 16-C, D, 24), el cual se hace más estrecho en sentido anterior desde una posición caudal al par de alvéolos 8 y se mantiene bastante constante en anchura a partir de la posición entre el par de alveolos 6 y 7, coincidiendo con la extensión de la fusión anterior lateral del maxilar, a excepción de la zona del par de alveolos 3, que es un poco más ancha (fig. 13-A, B). (2) Aumento progresivo en sentido caudal de la longitud de los diastemas (fig. 20); en QUI-1 no se cumple este carácter porque el diastema 3 es un 45% más corto que el 2 (figs. 24).

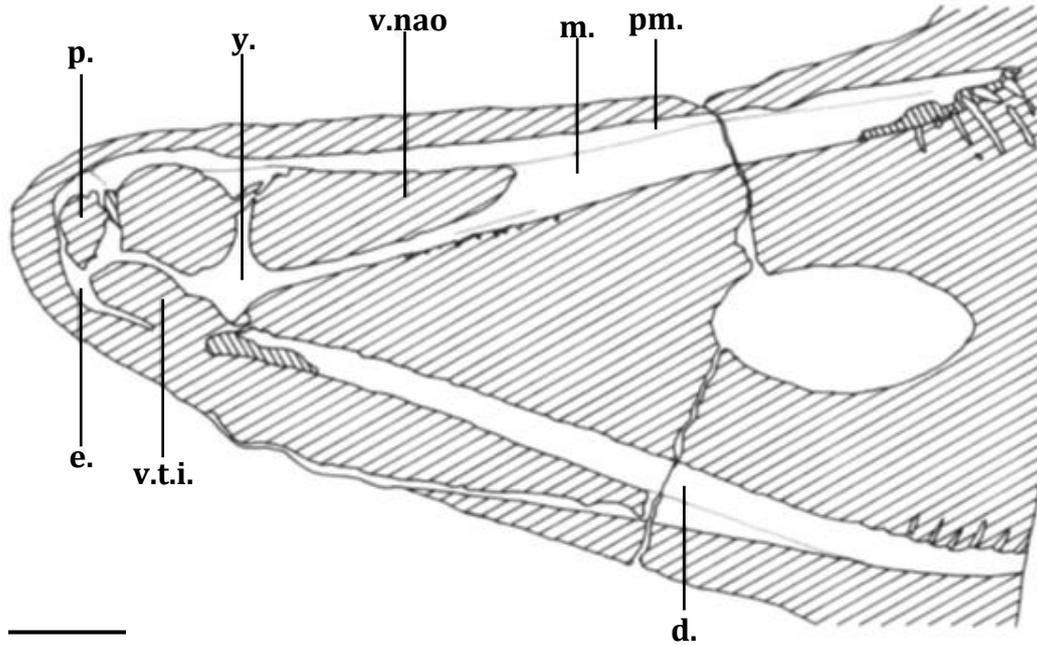
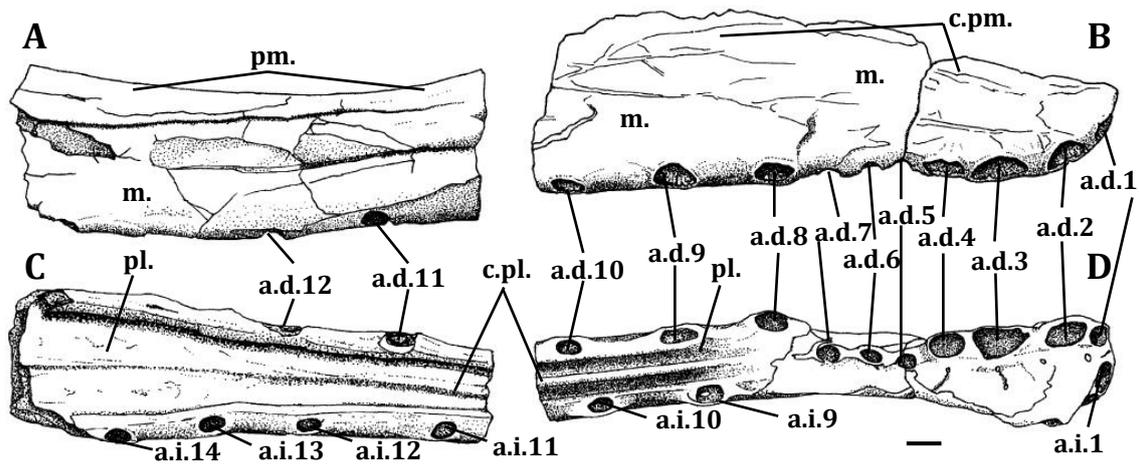


Fig. 20. Dibujo de los restos craneales del espécimen AMNH 24444 identificado como *Brasileodactylus* sp. en vista lateral derecha. Leyenda: d., dentario; e, escamoso; m., maxilar; p., parietal; pm., premaxilar; v.nao, ventana nasoanteorbital; v.t.i, ventana temporal inferior; y., yugal. Barra de escala: 50 mm. (Modificado de Veldmeijer, 2003).

Caulkicephalus

La comparación entre QUI-1 y *Caulkicephalus* revela que QUI-1 no presenta ninguno de los caracteres diagnósticos para este género. Estos caracteres son los 4 siguientes (enumerados entre paréntesis) de acuerdo con Steel *et al.* (2005): (1) Presencia de sutura premaxilar-maxilar que se extiende desde su extremo anterior en sentido caudoventral (figs. 21-A, B); en QUI-1 la sutura premaxilar-maxilar se mantienen en toda su extensión paralela al plano transversal (figs. 14, 15). (2) Alvéolos similares en sección con forma subcircular-elipsoidal y con tamaños similares a excepción del tercer par de alvéolos, que presenta el mayor tamaño, y de los pares de alvéolos 5-7, que presentan los menores tamaños y que además son similares entre sí (figs. 21-C, D, 24); en QUI-1 los alvéolos también son similares en sección con forma subcircular-elipsoidal y con tamaños similares a excepción del par de alvéolos 3, que también es el mayor, pero QUI-1 no presenta los pares de alvéolos 5-7 con los menores tamaños y además posee los pares de alvéolos 2 y 6 con tamaños similares entre sí y más grandes que la mayoría de menor tamaño (figs. 14, 15, 24). (3) Presencia de cresta sagital paladar que se extiende anteriormente hasta cerca del par de alvéolos 8 (figs. 21-C, D); al contrario, QUI-1

no presenta cresta paladar (figs. 16-E, F). (4) Presencia de cresta sagital premaxilar (figs. 21); en principio, QUI-1 comparte ese carácter, pero hay que aclarar que en *Caulkicephalus* la zona anterior de elevación de la cresta es a nivel del tercer par de alvéolos (fig. 21-B), mientras que en QUI-1 es a nivel del borde anterior del quinto par de alvéolos (figs. 14, 15).

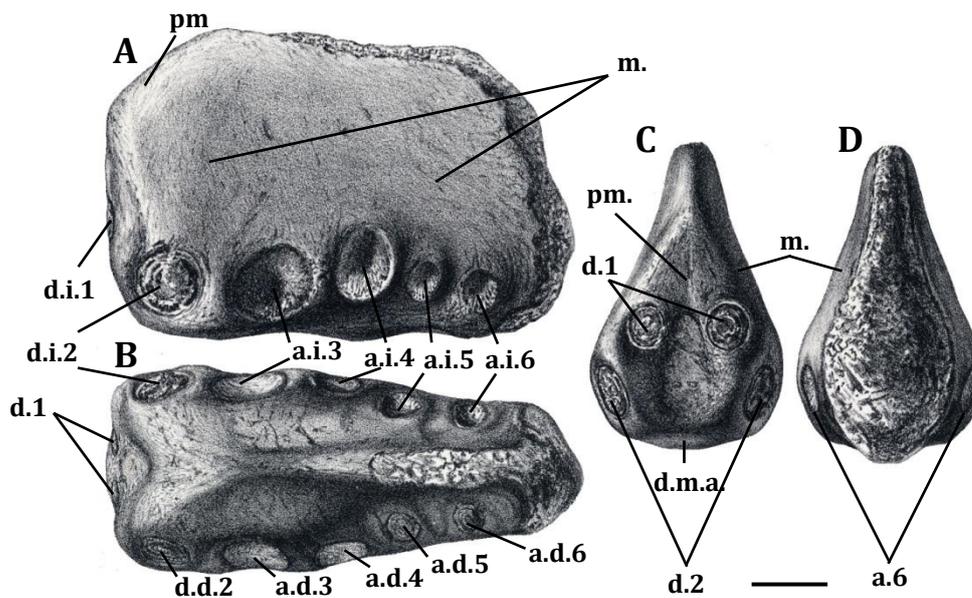


Figs. 21. Dibujos del holotipo IWCMS 2002.189.1, 2, 4 de la especie tipo *Caulkicephalus trimicrodon* en vista lateral derecha (A y B) y en vista ventral (C y D). Leyenda: a.d.1-12, alvéolo derecho 1-12; a.i.1, 9-14, alvéolo izquierdo 1, 9-14; c.pm., cresta premaxilar; m., maxilar; pl., paladar; pm., premaxilar. Barra de escala: 10 mm. (Modificado de Steel *et al.*, 2005).

Coloborhynchus

La comparación entre QUI-1 y *Coloborhynchus* revela que QUI-1 no presenta ninguno de los caracteres diagnósticos para este género. Los caracteres con los que difiere son los 5 siguientes (enumerados entre paréntesis) de acuerdo con Lee (1994) y modificado por Fastnacht (2001): (1) Par de alvéolos 3 con el mayor tamaño y par de alvéolos 2 con tamaño superior al del resto de alvéolos pero menor al del tercer par. (figs. 22-A, B, C, 24); en QUI-1 este carácter no se cumple porque además de presentar el par de alvéolos 3 como el mayor seguido por el 2, el par de alvéolos 6 es similar en tamaño que el 2 (figs. 14, 15, 24). (2) Primer par de dientes con proyección anterior a una altura significativamente superior con respecto al resto del paladar (figs. 22-A, C); en QUI-1 este carácter no se cumple porque la elevación anterior del paladar es a 45° con respecto al plano transversal y no a 90°, implicando que el primer par de alvéolos este orientado ventrofrontalmente y no frontalmente, como en *Coloborhynchus* (figs. 14, 15). (3)

Presencia de depresión medial en el margen anterior-ventral del paladar (fig. 22-C); QUI-1 no presenta este carácter (figs. 13-A, B). (4) Margen anterior aplanado del premaxilar triangular (figs. 22-A, C); QUI-1 tampoco muestra este carácter (figs. 13-A, B, 14, 15). (4) Presencia de cresta sagital premaxilar que comienza a elevarse en el extremo anterior del rostro (fig. 22-A); si bien QUI-1 si posee cresta sagital premaxilar, esta comienza a nivel del borde anterior del par de alvéolos 5 y no en el extremo anterior del rostro (figs. 14, 15).



Figs. 22. Dibujos del holotipo RHMUK R1822 de la especie tipo *Coloborhynchus clavirostris* en vista lateral izquierda (A), en vista ventral (B), en vista frontal (C) y en vista caudal (D). Leyenda: a.6, alvéolos 6; a.d.3-6, alvéolo derecho 3-6; a.i.3-6, alvéolo izquierdo 3-6; d.1, 2, dientes 1, 2; d.d.2, diente derecho 2; d.i.1, 2 diente izquierdo 1, 2; m., maxilar., pm., premaxilar. Barra de escala: 10 mm. (Modificado de Owen, 1874).

Hapterus

La comparación entre QUI-1 y *Hapterus* revela que QUI-1 no presenta ninguno de los caracteres diagnósticos para este género. Los caracteres con los que difiere son los 2 siguientes (enumerados entre paréntesis) de acuerdo con Wang y Lü (2001): (1) Presencia de cráneo proporcionalmente bajo (figs. 23); QUI-1 no cumple este carácter porque posee un cráneo comprimido lateralmente, lo que le da una forma proporcionalmente alta (figs. 13-A, B, 16-A, B). (2) Presencia de los tres primeros pares de dientes largos y estrechos y el resto de dientes más cortos pero también estrechos (figs. 23); en QUI-1 no puede establecerse la forma ni longitud completa

de los dientes porque no se conserva ningún diente completo, pero la forma subcirculares-elipsoidales de las áreas alveolares implica que los dientes no puedan ser considerados estrechos, por lo que QUI-1 tampoco cumple este carácter (figs. 14, 15, 16-C, D).

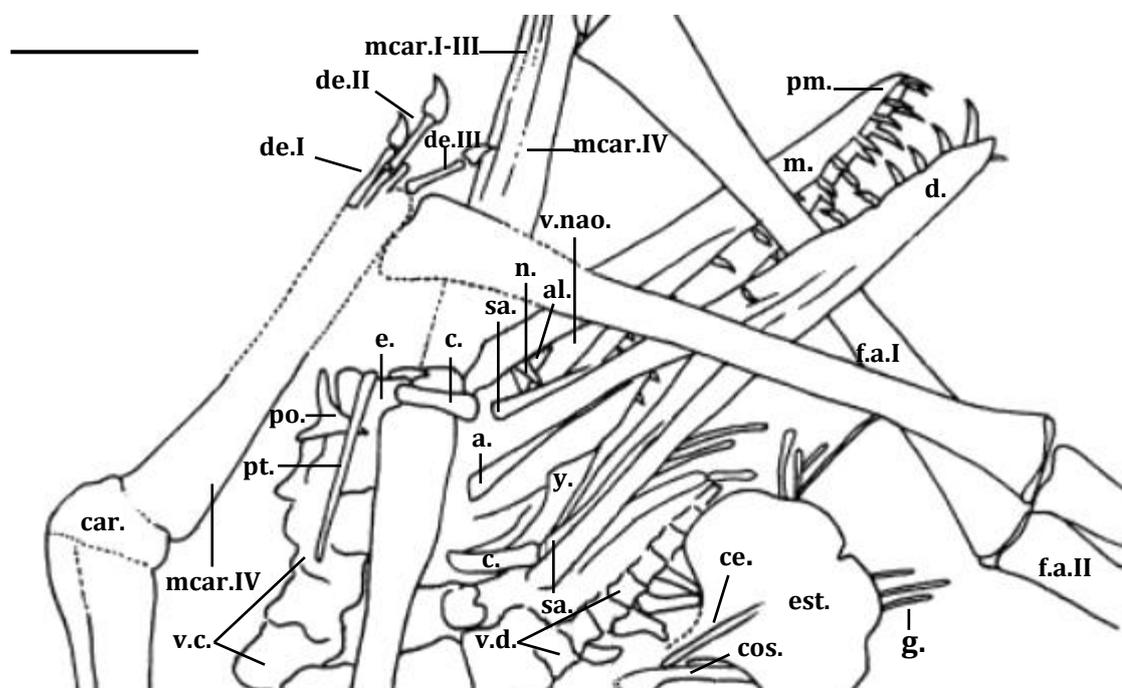


Fig. 23. Dibujo de los restos craneales del holotipo IVPP V11726 de la especie tipo *Haopterus gracilis* con los restos craneales en vista ventral-lateral derecha. Leyenda: a, angular; al., adlacrimal; c., cuadrado; car., carpo; ce., cristoespina; cos., costilla; d., dentario; de. I-III, dedo I-III; e., escamoso; est., esternón; f.a.I, II, falange alar I, II; g., gastralia; mcar.I-IV, metacarpo I-IV; n., nasal; pm., premaxilar; po., postorbital; pt., pteroide; sa., surangular; v.c., vértebras cervicales; v.d., vértebras dorsales; v.nao., ventana nasoanteorbital; y., yugal. Barra de escala: 5 cm. (Modificado de Wang y Lü, 2001).

Atendiendo a la diagnosis establecida para *Haopterus* no pueden determinarse más diferencias importantes entre este género y el espécimen QUI-1. Esta situación es debida en parte a la falta en QUI-1 de material tanto craneal como postcraneal comparable con *Haopterus* y en parte porque la diagnosis establecida para este último no recoge todos sus caracteres potencialmente diagnósticos. Por este motivo, de modo similar a previamente en *Anhanguera*, se ha incluido la comparación del espécimen QUI-1 con el holotipo IVPP V11726 de la especie tipo *H. gracilis* (Wang y Lü, 2001). Esta comparación revela que QUI-1 no presenta los siguientes 3 caracteres importantes observables en el espécimen IVPP V11726

(enumerados entre paréntesis): (1) Parte anterior del cráneo es descrestada (fig. 23) (Wang y Lü, 2001); QUI-1 no cumple este carácter porque posee una cresta sagital premaxilar (figs. 14, 15). (2) Parte anterior del cráneo ensanchada a partir del par de alvéolos 8 (fig. 24) (Steel *et al.*, 2005); como ya se citó para *Brasileodactylus*, QUI-1 presenta un cráneo ancho en su zona posterior conservada (figs. 16-C, D, 24), el cual se hace más estrecho en sentido anterior desde una posición caudal al par de alvéolos 8 y se mantiene bastante constante en anchura a partir de la posición entre el par de alveolos 6 y 7, coincidiendo con la extensión de la fusión anterior lateral del maxilar, a excepción de la zona del par de alveolos 3, que es un poco más ancha (fig. 13-A, B). (3) Elevación anterior del paladar a partir del paladar a partir del punto medio del segundo par de alvéolos (fig. 24) (Steel *et al.*, 2005); en QUI-1 la elevación anterior del paladar comienza en el borde caudal del tercer par de alvéolos.

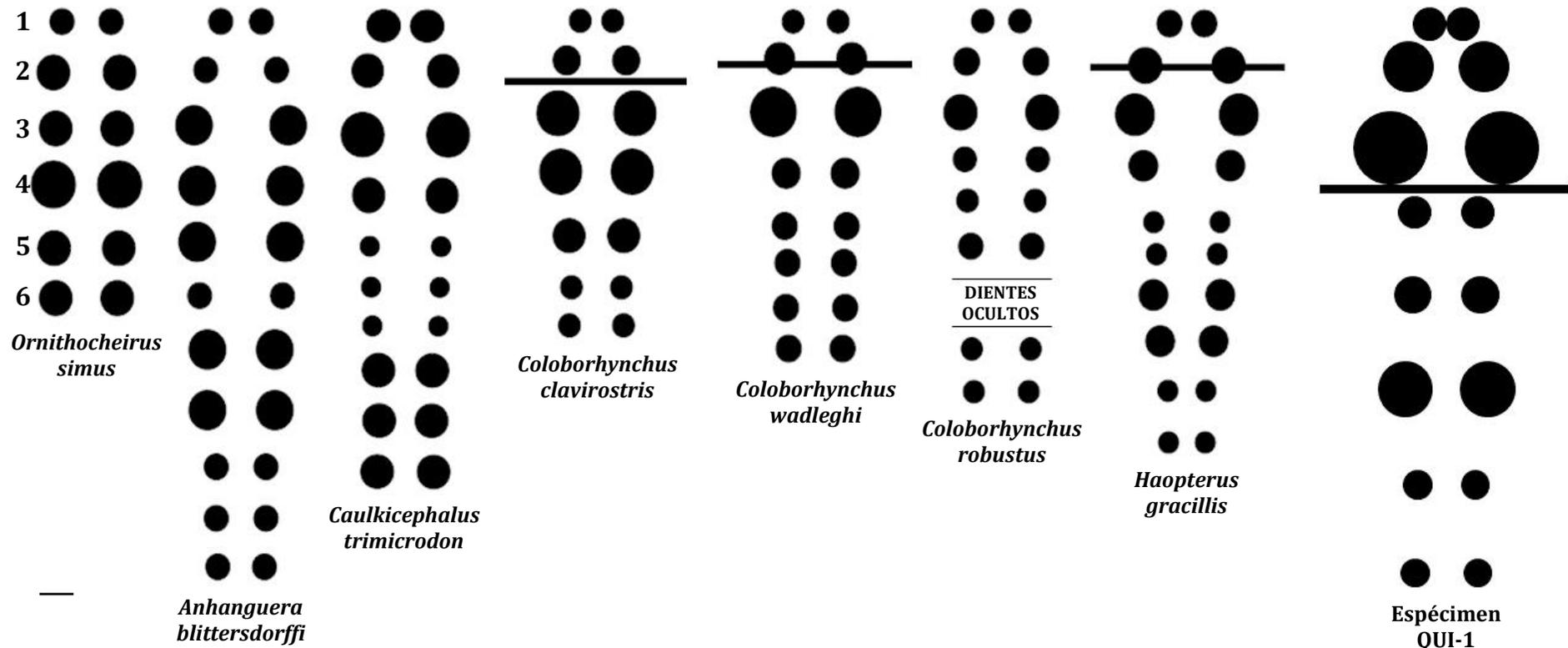


Fig. 24. Esquema comparativo de la distribución alveolar en el maxilar entre integrantes del grupo Ornithocheiridae. Las áreas alveolares se basan en el diámetro mayor de los alvéolos (diámetro paralelo al eje anteroposterior). Las líneas reflejan el punto de inicio de la elevación anterior en sentido dorsal del paladar. Barra de escala: 10 mm. Nótese las proporciones y el patrón de distribución alveolar único del espécimen QUI-1. (Modificado de Steel *et al.*, 2005).

Filogenia: La filogenia aquí presente se corresponde con la obtenida por Lü *et al.* (2009) con la inclusión de la predicción de la posición filogenética más plausible para el espécimen QUI-1 (fig. 25-A).

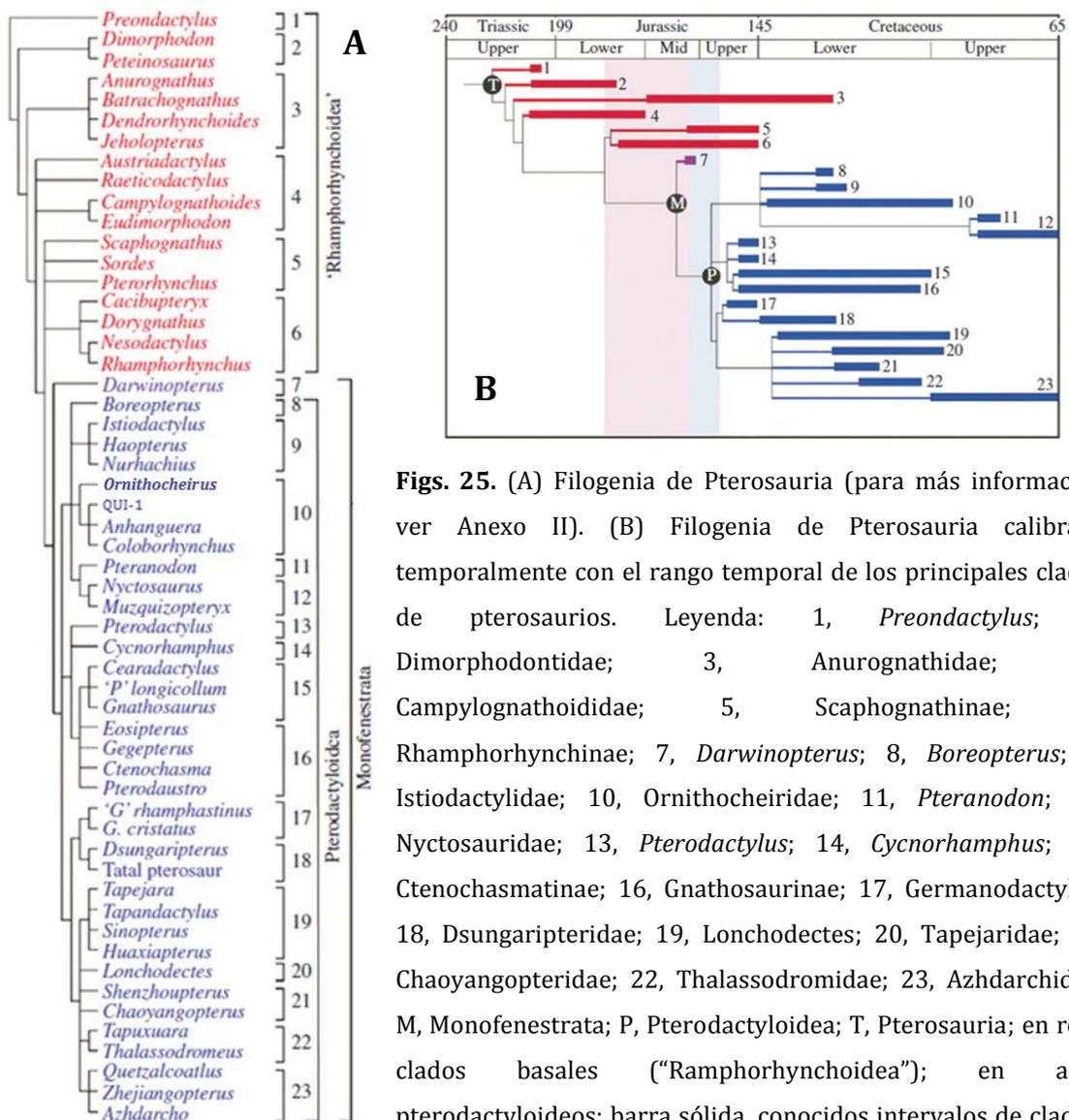
La filogenia de Lü *et al.* (2009) concuerda en estructura básica con las filogenias obtenidas en investigaciones previas por Kellner (2003), Unwin (2003a, b), Lü & Ji (2006), Andres & Ji (2008) y Lü *et al.* (2008) y en ella pueden distinguirse los principales grupos morfotipo de Pterosauria: desde el basal y parafilético grupo “Rhamphorhynchoidea” (figs. 25, clados en rojo), hasta el derivado y monofilético grupo Pterodactyloidea (figs. 25, clados en azul), con la inclusión de un tercer grupo intermedio constituido por el género *Darwinopterus* (figs. 25, clado en violeta), que exhibe características craneales de Pterodactyloidea y postcraneales de “Rhamphorhynchoidea”. *Darwinopterus* se trata de un género de gran interés, ya que implica un nuevo nodo en la evolución de Pterosauria, el grupo Monofenestrata, el cual posee como principal carácter la fusión de la ventana nasal con la anteorbital (Lü *et al.*, 2009).

Para el grupo Pterodactyloidea, la filogenia muestra tres grupos principales: el primero, constituido por Ornithochoeroidea (figs. 25, grupos 8-12); el segundo, constituido por Ctenochasmatoidea (figs. 25, grupos 13-16) y el tercero, constituido por Dsungaripteroidea (figs. 25, grupos 17-18) y Azhdarchoidea (figs. 25, grupos 19-23). Estos resultados concuerdan con la clasificación principal establecida para Pterodactyloidea (Steel *et al.* 2005) a excepción del tercer grupo, en el que dos de los grupos principales (Dsungaripteroidea y Azhdarchoidea) aparecen más relacionados entre sí que con los otros dos grupos principales.

El grupo Ornithochoeroidea resulta constituido por el género *Boreopterus* (figs. 25, grupo 8), por el grupo Istiodactylidae (figs. 25, grupo 9), caracterizados por el rostro aplanado dorsoventralmente y con borde anterior redondeado (Steel *et al.*, 2005), por el grupo Ornithocheiridae (figs. 25, grupo 10) y por el único grupo desdentado dentro de Ornithochoeroidea formando por el género *Pteranodon* (figs. 25, grupo 11) y Nictosauridae (figs. 25, grupo 12) (Wellnhofer, 1991).

En función de la comparación previamente obtenida, se predice que la posición filogenética del espécimen QUI-1 será dentro del grupo Ornithocheiridae, en una posición más estrechamente relacionada con *Coloborhynchus* y *Anhanguera*, que con *Ornithocheirus*. Esta previsión se basa principalmente en que QUI-1 comparte

con *Coloborhynchus* la presencia de elevación anterior del paladar (aunque el ángulo de elevación sea distinto) y con *Anhanguera* la presencia del primer par de alvéolos con orientación ventrofrontal (aunque la posición exacta sea diferente debido a que el paladar de *Anhanguera* apenas se eleva anteriormente) (Martill y Unwin, 2012); y en que difiere con *Ornithocheirus* en la presencia de orientación casi vertical del primer par de alvéolos y en la ausencia de elevación anterior del paladar (Rodrigues y Kellner, 2013).



Figs. 25. (A) Filogenia de Pterosauria (para más información ver Anexo II). (B) Filogenia de Pterosauria calibrada temporalmente con el rango temporal de los principales clados de pterosaurios. Leyenda: 1, *Preondactylus*; 2, Dimorphodontidae; 3, Anurognathidae; 4, Campylognathoididae; 5, Scaphognathinae; 6, Rhamphorhynchinae; 7, *Darwinopterus*; 8, *Boreopterus*; 9, Istiodactylidae; 10, Ornithocheiridae; 11, *Pteranodon*; 12, Nyctosauridae; 13, *Pterodactylus*; 14, *Cycnorhamphus*; 15, Ctenochasmatinae; 16, Gnathosaurinae; 17, *Germanodactylus*; 18, *Dsungaripteriidae*; 19, *Lonchodectes*; 20, *Tapejaridae*; 21, *Chaoyangopteridae*; 22, *Thalassodromidae*; 23, *Azhdarcho*; M, Monofenestrata; P, Pterodactyloidea; T, Pterosauria; en rojo, clados basales (“Rhamphorhynchoidea”); en azul, pterodactyloideos; barra sólida, conocidos intervalos de clados;

línea coloreada, inferidos intervalos “fantasma”. Unidades estratigráficas y edad en millones de años basado en Grandstein *et al.* (2005). (Modificado de Lü *et al.*, 2009).

DISCUSIÓN

Origen y función de los orificios premaxilares y estructura asociadas

El espécimen QUI-1 presenta tres caracteres nunca antes observados en pterosaurios que resultan especialmente interesantes. Estos caracteres son los dos orificios premaxilares, los dos surcos en la cara anterior de la cresta premaxilar en comunicación con estos orificios y el engrosamiento del tejido óseo compacto en la zona circundante a los citados orificios (fig. 13-C). El interés sobre estos caracteres reside en su posible origen y función. A falta de más pruebas que ayuden a responder a estas cuestiones, en este trabajo se plantean dos hipótesis.

La primera hipótesis considera que los dos orificios premaxilares podrían tratarse de las estructuras óseas asociadas a dos poros de secreción glandular, los dos surcos en la cara anterior de la cresta sagital serían los canales de salida de la secreción y el engrosamiento del tejido óseo compacto circundante a los orificios podría tratarse de un proceso inflamatorio derivado de la infección de los vasos de secreción de la citada glándula que desembocaban en los orificios. Más en concreto, la glándula en cuestión podría haberse tratado de una glándula homóloga a la glándula de la sal presente actualmente en muchos vertebrados marinos como tortugas, iguanas, serpientes y aves (fig. 26) (Fanjul *et al.*, 1998). Esta glándula tendría la función de excretar el exceso de sal ingerido con la dieta (Fanjul *et al.*, 1998). Si esta hipótesis fuese correcta, una prueba de TAC (Tomografía Axial Computarizada) debería revelar una cavidad en el interior del premaxilar o premaxilar y maxilar en posición adyacente a los orificios citados en donde se ubicaría la considerada glándula o uno o dos conductos comunicados con estos orificios que se extenderían caudalmente hasta la posición de esta glándula. Argumentos a favor de esta interpretación podrían ser la ampliamente aceptada hipótesis que considera una dieta piscívora para muchos pterodactiloideos, como en el caso de la mayoría de los pertenecientes al grupo Ornithocheiridae (grupo en el que ha sido clasificado el espécimen QUI-1) (Wellnhofer, 1985), que a su vez serviría para explicar los frecuentes hallazgos de restos fósiles de este grupo en facies marinas o con influencia marina (como en el caso del espécimen QUI-1), y la frecuente existencia de glándulas con esta función en múltiples vertebrados marinos como los ya citados (Fanjul *et al.*, 1998). Argumentos en contra de esta

interpretación inicialmente solo afectarían a la interpretación del mayor engrosamiento del tejido óseo circundante a los orificios como causa de un proceso inflamatorio, ya que si esto fuese así, el mayor engrosamiento debería ser irregular y no mostrar una simetría casi total con respecto al plano sagital como se observa en el espécimen QUI-1 (fig. 13-C, 16-A, B).

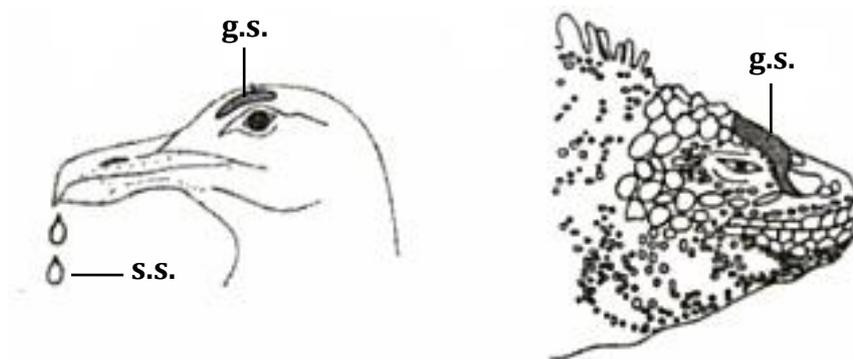


Fig. 26. Representación de la glándula de la sal en una gaviota (izquierda) y en una iguana marina (derecha). Leyenda: g.s., glándula de la sal; s.s., secreción salina. (Fanjul *et al.*, 1998).

La segunda hipótesis considera que el mayor grosor del tejido óseo compacto circundante a los orificios premaxilares es un carácter sin origen anómalo y que los orificios premaxilares son el equivalente a forámenes incisivos para la inervación e irrigación sanguínea. Si esta hipótesis fuese correcta, de nuevo una prueba de TAC debería revelar la existencia de dos conductos que se comunicarían con los orificios y que se extenderían caudalmente para comunicar la inervación y vasos sanguíneos con el resto del sistema nervioso y sanguíneo (respectivamente). Argumentos a favor de esta hipótesis es la existencia tan común en cráneos de vertebrados de este tipo de orificios para inervar e irrigar las fosas nasales (fig. 27). Al contrario, argumentos en contra son que no tiene sentido inervar e irrigar tan poderosamente una zona sin función sensorial ni efectora específica como lo es parte anterior del premaxilar en pterodactyloideos (grupo al que pertenece el espécimen QUI-1), ya que las fosas nasales están ubicadas mucho más caudalmente en la ventana nasoantorbital (Wellnhofer, 1991); además, esta segunda hipótesis tampoco permite explicar una posible relación entre estos orificios y los surcos de la cara anterior de la cresta premaxilar con los cuales se comunican, ya que no hay indicios en el espécimen QUI-1 de una estructura sensorial o efectora en la posición de estos surcos.

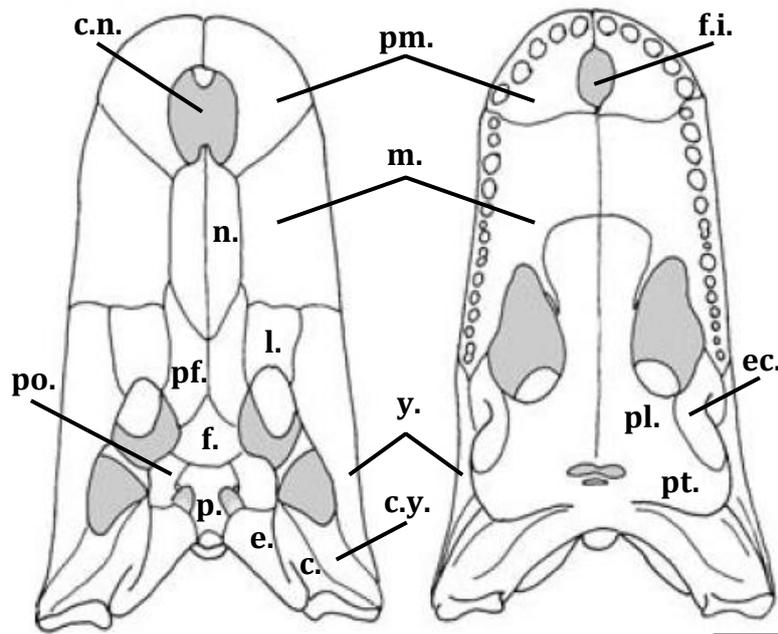


Fig. 27. Ejemplo de vertebrado avesuquio con forámenes incisivos, en este caso fusionados: dibujo del cráneo del crocodilio extinto *Purussaurus neivensis* en vista ventral (izquierda) y en vista ventral (derecha). Leyenda: c., cuadrado; c.n., cavidad nasal; c.y., cuadradoyugal; e., escamoso; ec., ectopterigoide; f., frontal; f.i., forámenes incisivos; l., lacrimal; m., maxilar; p., parietal; pf., prefrontal, pl., paladar; pm., premaxilar; po., postorbital; pt., pterigoide; y., yugal. Barra de escala: 10 cm. Nótese que la cavidad nasal y el foramen incisivo fusionado están comunicados. (Modificado de Aguilera *et al.*, 2006).

La posibilidad de un origen anómalo para el engrosamiento del tejido óseo compacto premaxilar circundante a los orificios premaxilares implica que *a priori* no deba ser considerado una autapomorfía.

CONCLUSIONES

El espécimen QUI-1 se trata de un nuevo género y especie de pterosaurio ornitoqueirido del Barremiense inferior de la Península Ibérica, que supone el primer nuevo género y especie de Ornithocheiridae y tercer nuevo género y especie de Pterosauria identificado hasta la actualidad en este territorio (Barret *et al.*, 2008; Holgado *et al.*, 2011; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2012; Vullo *et al.*, 2012). Este espécimen está constituido por la parte anterior de los huesos premaxilar y maxilar y por fragmentos de los dientes derechos 4, 5 y 7 e izquierdo 8. El estado de conservación de este espécimen es excepcional, ya que conserva la forma

tridimensional casi intacta, situación poco frecuente en pterosaurios debido a que solían fosilizar aplastados a causa de la fragilidad de su tejido óseo neumatizado (Wellnhofer, 1991). Otro hecho importante es que el espécimen QUI-1 conserva todos los caracteres superficiales, pese a presentar diversas zonas con el tejido óseo compacto totalmente erosionado. QUI-1 representa un nuevo género y especie caracterizado por la combinación única de 11 sinapomorfías y la presencia de 4 autapomorfías. De entre las 11 sinapomorfías destacan la elevación anterior del paladar y la posición ventrofrontal de su primer par de alvéolos, caracteres que predicen una posición filogenética para QUI-1 próxima a los géneros de ornitoqueiridos *Coloborhynchus* (Owen, 1874) y *Anhanguera* (Campos y Kellner, 1985), respectivamente, y lo alejan de otros miembros del grupo sin elevación de la parte anterior de paladar y con el primer par de alvéolos en posición ventral o casi ventral, como el género *Ornithocheirus* (Rodríguez y Kellner, 2013). De entre las 4 autapomorfías destaca por sus posibles implicaciones la presencia de dos orificios sagitalmente simétricos ubicados en la cara dorsal del hueso premaxilar en la zona de elevación cóncava de la cresta sagital premaxilar, orificios que además se asocian con el acentuado mayor espesor del tejido óseo compacto premaxilar circundante a los mismos. El interés de estos caracteres reside, por un lado, en que los orificios puedan tratarse de poros de excreción de una posible glándula de la sal y, por otro, que el acentuado mayor espesor del tejido óseo compacto circundante a estos pueda deberse a una infección en los conductos que desembocaban en los citados orificios. Lo interesante de esta hipótesis es que es la primera vez que se plantea la existencia de una glándula de la sal en pterosaurios, lo cual reforzaría la hipótesis ampliamente extendida de una dieta piscívora para muchos pterodactiloideos (Wellnhofer, 1991), como los ornitoqueiridos, y ayudaría a explicar porque la mayoría de los hallazgos de este tipo de pterosaurios suceden en facies marinas, como en el caso del espécimen QUI-1. Otras hipótesis pueden ser planteadas para explicar las citadas estructuras, pero en cualquier caso más investigaciones respaldadas con pruebas de imagen, como la Tomografía Axial Computarizada (TAC), serán necesarias para observar el interior del espécimen QUI-1 y poder establecer la verdadera causa del origen y posible función de estas estructuras. En definitiva, el espécimen QUI-1 se trata de un resto fósil óseo de un pterosaurio ornitoqueirido con un conjunto de caracteres nunca antes observados

que demuestra una vez más la gran diversidad que alcanzaron los pterosaurios a lo largo de su evolución.

AGRADECIMIENTOS

Agradecer la colaboración en este proyecto de Zarela Herrera Toledo por la realización de las fotos del espécimen QUI-1, de Eduardo Puértolas Pascual por su ayuda en el manejo del software de dibujo y del software de análisis cladístico, de Sonia Taboada Roca por su asesoría acerca el posible origen y función de los orificios premaxilares y estructuras asociadas presentes en el citado espécimen, de la Willi Hennig Society por la licencia gratuita del software TNT versión 1.1 y, en especial, del director de este proyecto, José Ignacio Canudo Sanagustín, por su ayuda y supervisión y por la gran oportunidad que ha sido trabajar con un resto fósil de pterosaurio tan excepcional.

REFERENCIAS

- Aguilera, O.A.; Riff, D. y Bocquentin-Villanueva, J. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from The Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4 (3): 221-232.
- Andres, B., Clark, J.M. y Xu, X. 2010. A new rhamphorhynchid pterosaur from the Upper Jurassic of Xinjiang, China, and the phylogenetic relationships of basal pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (1): 163-187.
- Andres, B. y Ji, Q. 2008 A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology* 51: 453–469. DOI:10.1111/j.1475-4983.2008.00761.x
- Aurell, M., Bádenas, B., Casas, A. y Alberto, S. 2011. *La Geología del Parque Cultural del Río Martín*. Asociación del Parque Cultural del Río Martín. Editorial Zaragoza. España. 170 pp.
- Aurell, M.; Robles, S.; Bádenas, B.; Rosales, I.; Quesada, S.; Mélenlez, G. y García-Ramos, J.C. 2003. Transgressive–regressive cycles and Jurassic

- palaeogeography of northeast Iberia. *Sedimentary Geology* 162: 239 – 271.
DOI:10.1016/S0037-0738(03)00154-4
- Barrett, P.M.; Butler, R.J.; Edwards, N.P. y Milner, A.R. 2008. Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana* B 28: 61-107.
- Bennett, S.C. 2005. Pterosaur science or pterosaur fantasy? *Prehistoric Times* 70: 21-40.
- Benton, M.J. 1984. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 302: 605–720.
- Benton, M.J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 84: 97–164.
- Benton, M.J. 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of the dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences* 354: 1423-1446.
- Benton, M.J. y J.M. Clark. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En: Benton, M.J. *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. The Systematics Association. Oxford, UK. 1: 295-338.
- Campos, D.A. y A.W.A. Kellner. 1985. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 1 (57): 453-466.
- Canudo, J.I.; Amo, O.; Cuenca-Bescós, G.; Meléndez, A.; Ruiz-Omeñaca, J.I. y Soria, A.R. 1997. Los vertebrados del Tithónico-Barremiense de Galve (Teruel, España). *Cuadernos de Geología Ibérica* 23: 209-241.
- Company, J. 2007. First record of toothed pterosaurs (Pterodactyloidea, Ornithocheiridae) from Albian deposits of the Iberian Peninsula (Utrillas Formation, Southeastern Iberian Range, Spain). En: *Flugsaurier. The Wellnhofer pterosaur meeting*. Bavarian State Collection for Palaeontology. Munich, Alemania. 11-12.
- Elgin, R.A. y Frey, E. 2011. A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. nov. (Pterosauria, Pterodactylidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil. *Swiss Journal Palaeontology* 130: 259–275.
DOI:10.1007/s13358-011-0017-4
- Fanjul, M.L; Hiriart, M.; Fernández de Miguel, F.; Massieu, L.; González-Gómez, H.; Fuentes-Pardo, B.; Moreno-Sáenz, E.; Pérez-León, J. y Salceda, R. 1998. *Biología funcional de los animales*. 1ª edición. Editorial Siglo XXI. México. 585 pp.

- Fuentes-Vidarte, C. y Meijide-Calvo, M. 2010. Un nuevo pterosaurio (Pterodactyloidea) en el Cretácico Inferior de La Rioja (España). *Boletín Geológico y Minero* 121 (3): 311-328.
- Galton, P.M. 1994. Notes on Dinosauria and Pterodactylia from the Cretaceous of Portugal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 194: 253-267.
- Gasca, J.M., Badiola, A., Canudo, J.I., Moreno-Azanza, M. y Puértolas, E. 2010. Asociación de vertebrados del Yacimiento Pochancalo 1 (Valaginiense-Hateriviense). En: Huerta, P. y Fernández-Baldor, F.T. *V Jornadas internacionales sobre paleontología de dinosaurios y su entorno* (Libro de Resúmenes). Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (C.A.S.). Salas de los Infantes, España. 59-61.
- Goloboff, P.; Farris, J., y Nixon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Gradstein, F. M., Ogg, J. G. y Smith, A. G. 2005 *A geological timescale 2004*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 610 pp.
- Holgado, B.; Martínez-Pérez, C. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2011. *Revisión actualizada del registro fósil de Pterosauria en la Península Ibérica*. (Pendiente de publicación): 1-12.
- Hone, D.W.E. 2012. Pterosaur Research: Recent Advances and a Future Revolution. *Acta Geologica Sinica* 6 (86): 1366-1376.
- Hone, D.W.E.; Naish, D. y Cuthill, I.C. 2012. Does mutual sexual selection explain the evolution of head crest in pterosaurs and dinosaurs? *Lethaia* 45: 139-156. DOI:10.1111/j.1502-3931.2011.00300.x
- Kaup, J. 1834. Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. *Isis* 3: 311-315.
- Kellner, A.W.A. 1984. Ocorrência de uma mandíbula de Pterosauria (*Brasileodactylus araripensis* nov.gen.; nov.sp.) na formação Santana, Cretáceo da Chapada do Araripe, Ceará-Brasil. *Anais do Congresso Brasileiro de Geologia*. 2: 578-590.
- Kellner, A. W. A. 2003 Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. En: Buffetaut, E. y Mazin, J.-M. *Evolution and palaeobiology*

- of pterosaurs*. The Geological Society of London. London, UK. Special Publications 217: 105-137.
- Kellner, A. W. A. 2004 New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana* 41: 521-534.
- Lee, Y.-N. 1994. The Early Cretaceous pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus* from North America. *Palaeontology* 4 (37): 755-763.
- Lu, J.C. y Ji, Q. 2006 Preliminary results of a phylogenetic analysis of the pterosaurs from Western Liaoning and surrounding areas. *Journal of the Paleontology Society of Korea* 1 (22): 239-261.
- Lü, J.C.; Ji, S., Yuan, C. X. y Ji, Q. 2006 *Pterosaurs from China*. Geological Publishing House. Beijing, China. 147 pp.
- Lü, J.C.; Unwin, D. M.; Jin, X.; Liu, Y. y Ji, Q. 2009. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 277: 383-389. DOI:10.1098/rspb.2009.1603.
- Lü, J.C.; Unwin, D. M.; Xu L. y Zhang, X. 2008 A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of China and its implications for pterosaur phylogeny and evolution. *Naturwissenschaften* 95: 891-897. DOI:10. 1007/s00114-008-0397-5
- Lü, J.C.; Xu, L. y Ji, Q. 2008 Restudy of *Liaoxipterus* (Istiodactylidae: Pterosauria), with comments on the Chinese istiodactylid pterosaurs. *Zitteliana* B 28: 229 – 241.
- Martill, D.M. y Unwin, D.M. 2012. The world's largest toothed pterosaur, NHMUK R481, an incomplete rostrum of *Coloborhynchus capito* (Seeley, 1870) from the Cambridge Greensand of England. *Cretaceous Research* 34: 1-9. DOI:10.1016/j.cretres.2011.09.003
- Mayoral, E. y Sequeiros, L. (1983): El Cretácico Inferior en la región de Plou-Cortes de Aragón-Josa (Teruel). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología.)* 81 (1-2): 111-123.
- Montani, R, 1997. Temporal and spatial distribution of tooth implantation in ichthyosaurs. En: Callaway, J.M. y Nicholls, E.L. *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press. 81-103. 501 pp.

- Moratalla, J.J.; Sanz, J.L. y Jiménez, S. 1998. Restos de pterosaurios y peces en el área de Sol de la Pita (Préjano). *Estrato* 9: 111-115.
- Moratalla, J.J.; Sanz, J.L. y Jiménez, S. 1999. Nuevos hallazgos de dinosaurios y pterosaurios en el Cretácico Inferior de La Rioja. *Estrato* 10: 91-96.
- Nesbitt, S.J. 2011. The early evolution of Archosaurs: Relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 352. 292 pp.
- Owen, R. 1874. Fossil Reptilia of the Mesozoic Formations, I Pterosauria. *Monographs of the Palaeontographical Society* 27: 1-14.
- Padian, K. 2008. Were pterosaur ancestors bipedal or quadrupedal?: Morphometric, functional, and phylogenetic considerations. *Zitteliana* B 28: 21-33.
- Pereda-Suberbiola, X.; Knoll, F.; Ruiz-Omeñaca, J.I.; Company, J. y Torcida Fernández-Baldor, F. 2012. Reassessment of *Prejanopterus Curvirostris*, a basal pterodactyloid pterosaur from the early Cretaceous of Spain. *Acta Geologica Sinica* 86 (6):1389-1401.
- Plieninger, F. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. *Palaeontographica* 48: 65-90.
- Prentice, K.C.; Ruta, M. y Benton, M.J. 2011. Evolution of morphological disparity in pterosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, iFirst: 1-17. DOI:10.1080/14772019.2011.565081.
- Rodriguess, T. y Kellner, A.W.A. 2013. Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous England. *ZooKeys* 308: 1-112. DOI:10.3897/zookeys.308.5559.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. y Canudo, J.I. 2001. Dos yacimientos excepcionales con vertebrados continentales del Barremiense (Cretácico Inferior) de Teruel: Vallipón y La Cantalera. *Naturaleza Aragonesa* 7: 8-18.
- Ruiz-Omeñaca, J.I.; Canudo, J.I. y Cuenca-Bescós, G. 1997. Primeros restos de reptiles voladores (Pterosauria: Pterodactyloidea) en el Barremiense superior (Cretácico Inferior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de la Matas* 17: 225-249.
- Sánchez-Hernández, B.; Benton, M.J. y Naish, D. 2007. Dinosaurs and other fossil vertebrates from the Late Jurassic and Early Cretaceous of the Galve area, NE

- Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249: 180-215.
DOI:10.1016/j.palaeo.2007.01.009
- Seeley, H.G. 1870. *The Ornithosauria. An elementary study of the bones of pterodactyls, made from fossil remains found in the Cambridge Upper Greensand, and arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge.* Deighton, Bell y Co. Cambridge, UK. xii + 135 pp.
- Seeley, H.G. 1891. On the shoulder girdle in Cretaceous Ornithosauria. *Annals and Magazine of Natural History* 6 (7): 438-445.
- Steel, L.; Martill, D. M.; Unwin, D. U. y Winch, J. D. 2005. A new pterodactyloid pterosaur from the Wessex Formation (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight, England. *Cretaceous Research* 26: 686-698. DOI:10.1016/j.cretres.2005.03.005
- Soria de Miguel, A.R. 1997. *La sedimentación en las cuencas marginales del surco ibérico durante el Cretácico Inferior y su control estructural* (Tesis Doctoral). Zaragoza, España. 382 pp.
- Unwin, D. M. 2003a. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. En: Buffetaut, E., Mazin, J.-M. *Evolution and palaeobiology of pterosaurs.* The Geological Society of London. London, UK. Special Publications 217: 139-190.
- Unwin, D. M. 2003b. *Eudimorphodon* and the early history of pterosaurs. En: Renesto, S. y Pagganoni, A. *A symposium honouring the 30th anniversary of the discovery of Eudimorphodon, Bergamo 2003.* Riv. Mus. civ. Sc. Mat. "E. Caffi" Bergamo, 22. Bérgamo, Italia. 41-48.
- Veldmeijer, A.J. 2003. Preliminary description of a skull and wing of a Brazilian Cretaceous (Santana Formation; Aptian-Albian) pterosaur (Pterodactyloidea) in the collection of the AMNH. *Vertebrate Palaeontology* 0 (0): 1-13.
- Vullo, R.; Bernárdez, E. y Buscalioni, A.D. 2009a. Vertebrates from the middle-late Cenomanian La Cabaña Formation (Asturias, northern Spain): Palaeoenvironmental and palaeobiogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 276: 120-129.
DOI:10.1016/j.palaeo.2009.03.004
- Vullo, R.; Marugán-Lobón, J.; Buscalioni, A.D. y Moratalla, J.J. 2009b. The first tapejarid pterosaur from Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (supplement to number 3): 196A-197A.

- Vullo, R.; Marugán-Lobón, J.; Kellner, A. W. A.; Buscalioni, A.D.; Gómez, B., de la Fuente, M. y Moratalla, J.J. 2012. A new crested pterosaur from the early Cretaceous of Spain: The first european tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *PlosOne* 7 (7): 1-12. DOI:10.1371/journal.pone.0038900
- Wang, X. y Lü, J. 2001. Discovery of a pterodactylid pterosaur from the Yixian Formation of western Liaoning, China *Chinese Science Bulletin* 1 (46): 1-6.
- Wellnhofer, P. 1985. Neue pterosaurier aus der Santana Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica A* 187: 105-182.
- Wellnhofer, P. 1991. *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. 1ª Edición. Salamander Books Limited. China. 192 pp.
- Woodward, A.S. 1907. On a New Dinosaurian Reptile (*Scleromochlus taylori*, gen. et sp. nov.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin. *Quarterly Journal of the Geological Society* 63: 140–144. DOI:10.1144/GSL.JGS.1907.063.01-04.12.

ANEXOS

ANEXO I: TABLA DE MEDIDAS DEL ESPÉCIMEN QUI-1

General

Longitud 198,00 mm aprox.

Premaxilar

Longitud No determinable, superior a 110,00 mm

Altura máxima 90,50 mm aprox.

Anchura a nivel alvéolos 5 15,89 mm aprox.

Anchura a nivel alvéolos 6 21,93 mm aprox.

Anchura a nivel alvéolos 7 (a nivel ventral) No determinable

Anchura a nivel alvéolos 7 (a nivel dorsal) 9,50 mm aprox.

Anchura a nivel alvéolos 8 (a nivel ventral) 17,00 mm aprox.

Anchura a nivel alvéolos 8 (a nivel dorsal)	6,90 mm
Espesor medio hueso compacto:	1,80 mm aprox.
Diámetro mayor orificio derecho	5,20 mm aprox.
Diámetro menor orificio derecho	3,00 mm aprox.
Diámetro mayor orificio izquierdo	5,20 mm aprox.
Diámetro menor orificio izquierdo	3,00 mm aprox.
Anchura inicial canal orificio derecho	3,50 mm aprox.
Anchura inicial canal orificio izquierdo:	3,50 mm aprox.

Maxilar

Longitud	190,00 mm aprox.
Anchura a nivel alvéolos 1	10,20 mm aprox.
Altura máxima	53,50 mm aprox.
Anchura media hueso compacto	1,75 mm aprox.
Longitud fusión anterior lateral maxilar	127,60 mm aprox.
Anchura paladar a nivel alvéolos 1	0,00 mm
Anchura paladar a nivel alvéolos 2	7,30 mm aprox.
Anchura paladar a nivel alvéolos 3	11,00 mm aprox.
Anchura paladar a nivel alvéolos 4	9,00 mm aprox.
Anchura paladar a nivel alvéolos 5	9,00 mm aprox.
Anchura paladar a nivel alvéolos 6	8,00 mm aprox.
Anchura paladar a nivel alvéolos 7	8,50 mm aprox. (estimación)
Anchura paladar a nivel alvéolos 8	10,00 mm aprox. (estimación).
Espesor medio hueso compacto	1,75 mm aprox.
Diámetro mayor alvéolo derecho 1	9,60 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo derecho 1	5,00 mm aprox. (estimación)
Diámetro mayor alvéolo izquierdo 1	9,80 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo izquierdo 1	5,00 mm aprox. (estimación)
Diámetro mayor alvéolo derecho 2	15,00 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo derecho 2	8,00 mm aprox.
Diámetro mayor alvéolo derecho 3	22,00 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo derecho 3	9,50 mm aprox.

Diámetro mayor alvéolo derecho 4	9,60 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo derecho 4	6,50 mm aprox.
Diámetro mayor alvéolo derecho 5	11,00 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo derecho 5	6,00 mm aprox. (estimación)
Diámetro mayor alvéolo derecho 6	16,50 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo derecho 6	7,00 mm aprox. (estimación)
Diámetro mayor alvéolo derecho 7	8,7 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo derecho 7	6,00 mm aprox.
Diámetro mayor alvéolo izquierdo 7	9,00 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo izquierdo 7	7,50 mm aprox.
Diámetro mayor alvéolo izquierdo 8	8,60 mm aprox.
Diámetro menor alvéolo izquierdo 8	5,60 mm aprox.
Longitud diastema 1	0,00 mm
Longitud diastema 2	5,50 mm aprox.
Longitud diastema 3	3,00 mm aprox.
Longitud diastema 4	14,00 mm aprox.
Longitud diastema 5	13,70 mm aprox.
Longitud diastema 6	15,40 mm aprox.
Longitud diastema 7	17,30 mm aprox.

Dientes

Diámetro mayor diente derecho 4	9,60 mm aprox.
Diámetro menor diente derecho 4	6,50 mm aprox.
Diámetro mayor diente derecho 5	9,80 mm aprox.
Diámetro menor diente derecho 5	6,50 mm aprox.
Diámetro mayor diente derecho 7	8,70 mm aprox.
Diámetro menor diente derecho 7	6,00 mm aprox.
Diámetro mayor diente izquierdo 8	8,60 mm aprox.
Diámetro menor diente izquierdo 8	5,50 mm aprox.
Longitud diente derecho 4 (medible)	3,90 mm aprox.
Longitud diente derecho 5 (medible)	3,40 mm aprox.

ANEXO II: ANÁLISIS CLADÍSTICO

El análisis cladístico presente en Lü *et al.*, 2009 es de parsimonia y emplea una matriz de datos que consiste en una recopilación basada en Andres y Ji (2008), Kellner (2003, 2004), Lü *et al.* (2006, 2008a, 2008b) y Unwin (2003a, 2003b) de 117 caracteres esqueléticos informativos parsimoniosos (62 craneales y 55 postcraneales) establecidos para 56 géneros, empleado los géneros de Archosauria *Euparkeria*, *Ornithosuchus* y *Herrerasaurus* como grupos externos. La matriz de taxón-caracteres es analizada usando la opción de búsqueda *heuristic* y añadiendo *furthest secuencia*. Los caracteres de estados múltiples son tratados como desordenados. Los caracteres que exhiben múltiples estados para un particular taxón terminal son tratados como polimórficos.

Lista de caracteres

1. Tip of rostrum downturned: absent (0); present (1).
2. Tip of rostrum laterally expanded: absent (0); present (1).
3. Tip of rostrum: laterally compressed (0); dorsoventrally compressed (1).
4. Rostrum: high with convex outline (0); low with straight or concave dorsal outline (1); anterior region of rostrum low, but antorbital region expanded dorsally (2).
5. Prenarial rostrum: less than (0); or more than 50% skull length (1).
6. Rostral index: 1.5 or less (0); 1.5-3.0 (1), >3.0 (2).
7. Preorbital rostrum: <80% skull length (0); >80% (1).
8. Dorsal margin of nasoantorbital opening bounded by slender bar: absent (0); present (1).
9. Premaxillary crest: absent (0); low, rounded, confined to rostrum (1); comb-like free margin and extends from above anterior end of nasoantorbital fenestra to apex of skull (2); extends from tip of rostrum to apex of skull and confluent with fronto-parietal crest (3); tall, narrow, stands on anterior half of premaxillae (4); keel-like, anterior margin extends no further forward than midpoint of nasoantorbital fenestra (5).
10. Skull broad with very short preorbital region: absent (0); present (1).
11. Ventral margin of skull: straight (0); downcurved caudally (1).

12. Posterior extent of premaxillae: terminates level with frontals (0); overlaps frontals (1).
13. Nasal process of maxilla: vertical-subvertical (0); inclined backwards (1); absent (2).
14. Maxilla-nasal contact: narrow (0); broad (1); lost (2).
15. Nasal opening: terminal (0); subterminal (1).
16. External nasal opening: height similar to or greater than anteroposterior length (0); elongate (1).
17. Nares: form the largest skull opening (0); smaller than the orbit or nasoantorbital opening (1).
18. Antorbital fenestra lies behind and below the naris: absent (0); present (1).
19. Antorbital fenestra: less than twice as long as it is deep (0); at least as twice as long as it is deep (1).
20. Naris and antorbital opening: separate (0); confluent (1).
21. Nasoantorbital fenestra: <40% skull length from tip of rostrum to posterior margin of orbit (0); >40% (1).
22. Posterior margin of nasoantorbital fenestra: straight (0); concave (1).
23. Orbit shape: subcircular, jugal processes at right angle (0); tall, oval, jugal processes at acute angle (1).
24. Orbit: smaller than antorbital opening (0); larger (1).
25. Basal region of orbit: open (0), infilled (1), infilled by horizontal bar (2).
26. Dorsal margin of orbit: level with dorsal margin of nasoantorbital opening (0); or below it (1).
27. Frontal extends anterior to the lacrimal-jugal bar: absent (0); present (1).
28. Fronto-parietal crest: absent (0); flange-like, short (1); flange-like, elongate (2); rod-like, short (3); rod-like, elongate (4); sail-like (5).
29. Posterior region of skull rounded: absent (0); present (1).
30. Squamosal position: above, or level with the orbit (0); entirely below the orbit (1).
31. Supratemporal fenestra largest skull opening after the orbit: absent (0); present (1).
32. Occiput: faces posteriorly or posteroventrally (0); or ventrally (1).

33. Distal ends of paroccipital processes: unexpanded (0); rounded, tongue-like flange (1).
34. Quadrate: vertical (0); inclined backward (1); subhorizontal (2).
35. Palatal elements reduced to thin bars of bone: absent (0); present (1).
36. Position of the jaw joint: under the posterior third of the orbit (0); under the middle third of the orbit (1); under the anterior third of the orbit (2).
37. Palatal ridge: absent (0); present (1).
38. Dentary: <50% length of lower jaw (0); >50% (1).
39. Anterior tip of the mandible: horizontal (0); downturned (1).
40. Anterior end of the lower jaw: unexpanded (0); expanded (1).
41. Anterior end of mandibular symphysis: laterally compressed or as wide as deep (0); dorsoventrally compressed (1).
42. Bony mandibular symphysis: absent (0); present (1).
43. Mandible tips fused into a short symphysis bearing a forward projecting 'tooth-like' prow and a number of large, fang-like, procumbent teeth forming a fish grab: absent (0) present (1).
44. Anterior end of dentary: level (0); dorsally expanded forming low rounded eminence (1); high rounded eminence (2).
45. Mandibular rami; level with symphysis (0); elevated well above level of symphysis (1).
46. Dentary bony sagittal crest: absent (0); present (1).
47. Caudal end of mandible with distinct dorsal 'coronoid' eminence: present (0); absent (1).
48. Dimorphodontid dentition: absent (0); present (1).
49. Teeth are small, peg-like and widely spaced: absent (0); present (1).
50. Multicusped teeth: absent (0); present (1).
51. Rostral dentition: more than 11 pairs of teeth (0); less (1).
52. Rostral dentition: more than nine (0); nine or less relatively straight (or slightly recurved teeth (1).
53. Mandibular dentition: more than six pairs of teeth (0); six or less (1).
54. Heterodonty in the mandibular dentition: present (0); absent (1).
55. Dentition: present (0); absent (1).
56. Largest teeth in caudal half of dentition: absent (0); present (1).

57. First three pairs of teeth large, 4th-6th small, 7th-9th large: absent (0); present (1).
58. Short, broad teeth in at least part of the dentition: absent (0); present (1).
59. Dentition: extends to jaw tips (0); jaw tips toothless, but followed by tooth row (1).
60. Teeth relatively elongate with a long cylindrical crown of even width and a short tapering distal tip: absent (0); present (1).
61. Total of more than 192 long, fine teeth: absent (0); present (1).
62. Laterally compressed, triangular teeth in at least part of the dentition: absent (0); present (1).
63. Postexapophyses on cervical vertebrae: absent (0); present (1).
64. Lateral pneumatic foramen on centrum of the cervical: absent (0); present (1).
65. Mid-series cervicals: short (0); elongate (1); very elongate (2).
66. Cervical ribs: present (0); highly reduced or absent (1).
67. Neural arch of cervicals: high (0); depressed down onto, or even confluent with, the centrum (1).
68. Neural spines of mid-series cervicals: tall, blade-like (0); tall, spike-like (1); low or absent (2).
69. Notarium: absent (0); present (1).
70. Number of caudal vertebrae: more than 15 (0); 15 or fewer (1).
71. Combined length of caudal vertebrae: longer than the dorsal series (0); shorter (1).
72. Filiform extensions of zygapophyses and hypapophyses: absent (0); present (1).
73. Sternum: absent (0); rectangular (1); triangular (2); semicircular (3), square with posterolateral projections (4).
74. Cristospine of sternum: unconstricted (0); constricted (1).
75. Coracoid: less than two thirds length of scapula (0); from at least two thirds up to similar length to scapula (1); longer than scapula (2).
76. Coracoid with well-developed brachial flange: absent (0); present (1).
77. Coracoidal contact surface with sternum: articulation surface flattened, lacking posterior expansion (0); articulation surface oval, with posterior expansion (1).
78. Proximal surface of scapula: elongated (0); sub-oval (1).

79. Shape of scapula: elongate (0); stout with constricted shaft (1).
80. Appendicular bones with thin cortex and wide lumen: absent (0); present (1).
81. Forelimb: up to 2.5 times length of hind limb (f+t+mt) (0); 2.5-3 times length of hind limb (1); 3-4 times length of hind limb (2); at least 4 times length hind limb (3).
82. Pneumatic opening in palmar surface of humerus: absent (0); present (1).
83. Pneumatic opening in anconal surface of humerus: absent (0); present (1)
84. Deltopectoral crest of humerus: small (0); large and subtriangular with apex directed proximally (1); proximo-distally elongate, rectangular (2); hatchet-shaped (3); tongue-shaped with necked base (4); antero-posteriorly elongate with rectangular shape (5); warped (6); distally expanded (7).
85. Distal end of humerus: D-shaped (0); triangular (1).
86. Diameter of radius: more than half the ulna (0); less (1).
87. Ulna: considerably shorter than dorsals+sacrals (0); similar in length to dorsals+sacrals (1).
88. Ulna: less than 133% humerus (0); 133-150% (1); >150% (2).
89. Ulna/tibia ratio: 0.9-1.2 (0), 1.2-1.4 (1); >1.4 (2); <0.9 (3).
90. Ornithocheiroid carpus: absent (0); present (1).
91. Pteroid: less than 30% length humerus: (0); 30-60% (1); >60% (2).
92. Metacarpals I-III: disparate lengths (0); the same length (1).
93. Contact between distal syncarpal and metacarpals I-IV: all four in contact (0); only I and IV contact syncarpal (1); only IV contacts the syncarpal (2).
94. Wing-metacarpal : humerus ratio: less than 0.8 (0); between 0.8 and 2.2 (1); > 2.2 (2).
95. Unguals of manus and pes: similar in size (0); manual unguals twice the size, or more, of pedal unguals (1).
96. Manus digit iv (wing-finger): 57.5%, or less, of total forelimb length (0); >57.5% (1); >65% (2).
97. Proceeding distally, wing phalanges 1-4 exhibit a rapid decline in length, contributing 40%, 30%, 20% and 10% to the wing-finger respectively: absent (0); present (1).

98. Manus digit iv (wing-finger) phalange 1 compared to length of tibiotarsus: shorter (0); 1 to 1.5 times longer (1); 1.5-2.0 times longer (2); more than twice the length (3).
99. Longitudinal ventral ridge on wing-phalanges two and three: absent (0); present (1).
100. Wing-finger phalanges with deep posterior groove: absent (0); present (1).
101. Contribution of wing-phalange 1 to wing-finger length: less than 30% (0); 30-40% (1); more than 40% (2).
102. Manus digit iv (wing-finger) phalanges: decline in length distally (0); phalanges 2 and/or 3 longer than phalange 1 (1).
103. Preacetabular process of ilium: similar length to postacetabular process (0); longer (1).
104. Anterior profile, in lateral view, of pubis: convex or straight (0); slightly concave (1); deeply concave (2).
105. Pubis and ischium: unfused (0); fused to form a plate with a straight ventral margin that meets the posterodorsal margin at an acute angle (1); with convex ventral border, ischium that projects below level of the pubis and obtuse posterior apex (2); dsungaripterid ischiopubis (3).
106. Prepubis: distal expansion longer than broad or similar width to length (0); transversely expanded (1); cojoined prepubes forming H shape (2).
107. Leg length (Femur+Tibia): less than 1.5 x length of dorsal+sacral vertebral series (0); more than 1.5 times (1).
108. Femur caput: directed inward at about 135° (0); directed steeply almost parallel to long axis of femur shaft (1).
109. Strongly bowed femur: absent (0); present (1).
110. Prominent anteriorly directed tubercle on dorsal apex of external trochanter of femur: absent (0); present (1).
111. Pneumatic opening in posterior face of collum femoris: absent (0), present (1).
112. Distal end of femur with complex condylar morphology: absent (0), present (1).
113. Fibula: subequal in length (0), or less than 80 percent the length of the tibia (1); reduced to a small splint or lost altogether (2).

- 114. Length of metatarsal III compared to tibia: <30% (0); >30% (1).
- 115. Length of metatarsal 4: similar in length of metatarsals i-iii (0); shorter than metatarsals i-iii (1).
- 116. Fifth pedal digit: two phalanges (0); one very short phalange, or less (1).
- 117. Phalange two of pedal digit v with distinctive angular flexure at mid-length, such that the distal half of the phalanx lies at 40-45° to the proximal half: absent (0); present (1).

Matriz de datos

(0: carácter ancestral; 1-7: carácter derivado; ?: carácter desconocido)

- Espécimen QUI-1: 0000? ???4? ????? ????? ????? ????? ????? ?0??? ????? ?0000
????0 ?0?0? 00??? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ??
- Outgroup: 000{01}0 00000 00000 0{01}000 00000 00000 00000 0?000 00000
00000 00000 00000 00000 00000 000?0 00000 00000 00000 00000 00000
00000 ?0{01}00 00000 00
- *Anhanguera*: 01010 21010 11221 10001 01111 00000 00010 21101 01000
{01}1000 00010 01000 00110 10111 10312 01111 30161 11{12}11 21121
10200 10101 ?1100 0020? ??
- *Anurognathus*: 00?00 00001 00000 00000 0?000 00000 00??1 0?100 00000
0?010 11010 00000 000?0 10?00 10??1 0?001 10020 01110 00001 10100
2010? ?0000 00110 00
- *Austriadactylus*: 00010 10020 ?1111 11000 00110 00000 ?0?0? 0?1?0 0????
?0001 00000 00000 00??0 00000 00??? ?0001 ?????0 0????0 ?????1 ?0?00 ?1???
????0? ??1?? ??
- *Azhdarcho*: 000?? ?????0 ?????1 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????0 0100? ?0000 00001
00000 00102 1121? ?????? ?????1 ?1050 ?????0 ?????? ???10 ?????? ?0001 11??? ??
- *Batrachognathus*: 00?00 00001 00000 00000 0?000 00000 ?00?1 0?100 00000
00010 00010 00000 00??0 ???00 10101 ?0001 ??020 0??1? ?0??1 ?????? ??1??
????00 ??110 00
- *Boreopterus*: 00011 210{01}0 11221 ?0001 011?1 00000 00010 2?100 01000
01000 00010 01000 001?0 101?1 10??? ?????1 1???? 1111? 11121 10200 10???
?0100 ??201 1?

- *Cacibupteryx*: 00010 00000 11111 11010 01110 00000 00?00 00??? ?????
 ???0? 1?0?0 00??? 0???? ????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
 ??
- *Campylognathoides*: 00010 10000 01111 11000 00010 00000 10010 0?110
 00010 00000 00000 00000 00010 00000 01401 00001 30030 00010
 {01}0011 20200 01112 10000 00011 00
- *Cearadactylus*: 01111 21000 1?221 ??0?1 100?1 0???? ?0?1? 2?101 11000
 01000 00000 00001 00111 110?? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
 ?????? ??
- *Chaoyangopterus*: 0002? 2?100 ??221 ?????? ?????? ?????? ??1? ??100 01001
 0?000 00001 00000 00??1 112?? 1????? ?????? 1????? ??13? 2122? 01000 20???
 ?100? ??10? 1?
- *Coloborhynchus*: 01010 21010 11221 ??0?1 011?1 00000 00010 21101 01000
 11000 00010 01000 00110 10111 10312 01111 30161 11111 ?1121 10200
 10101 ?0100 00201 1?
- *Ctenochasma*: 00111 210{02}0 11221 ??001 000?0 00011 01020 1?100 11000
 01000 00010 00001 10??1 11201 10?01 ?0001 1?050 00{01}0? 11020 10100
 101?2 10000 00111 1?
- *Cycnorhamphus*: 00110 20000 11221 ??0?1 000?0 00011 0102? 20100 11000
 01000 11010 00000 00000 10001 10301 10001 20050 00130 21020 10100
 10112 10000 ?0101 ??
- *Darwinopterus*: 00010 21020 11221 10001 11100 00000 00010 11100 01000
 01000 00010 00000 00??1 01200 01301 00001 2?010 00{12}00 11010 10000
 011?2 10100 ?0111 01
- *Dendrorhynchoides*: 00?00 0?001 ??000 0??0? 0???? ????0 ?0??1 ?????0 0?000
 0?010 ?????0 00000 000?0 10000 10??1 00001 2?020 01010 00001 102?0
 201?? ?0100 ?0110 00
- *Dimorphodon*: 00000 00000 00001 00000 00100 00000 00000 0?100 00000
 00100 00000 00000 00010 00?00 01??1 00001 10010 00{01}00 00011 10000
 01001 00000 00000 00
- *Dorygnathus*: 00010 10000 11111 11110 01110 00000 00010 0?100 01100
 01000 10010 00000 00??0 00000 01201 00001 20040 00220 10011 10100
 01102 10000 00111 00

- *Eosipterus*: ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
 ?????1 11201 10??1 10001 10050 00000 11020 10100 001?? ?0000 00111 1?
- *Eudimorphodon*: 00010 10000 01111 11000 00010 00000 10010 0?110 00010
 00001 00000 00000 000?0 00000 00401 10001 20030 00{01}{01}0 10011
 {12}0{12}00 01012 10{01}00 00111 00
- *Dsungaripterus*: 00010 20020 01221 ??0?1 001?2 00300 00110 10100 01000
 00000 00000 10110 00110 11011 10101 10000 ?0050 0???0 ???20 ?0?00
 ??123 ?1011 011?? ??
- *Gegepterus*: 00111 21000 11221 1?001 00010 00011 01020 1?10? 110?0
 01000 00010 00001 10111 1120? ????? 10??1 ????? ?????0 ????? ?0100 ?01??
 ???0? ?011? ??
- *Germanodactylus cristatus*: 00010 20020 01221 10001 00110 00000 0011?
 1?100 01000 00000 00000 10110 00?10 1000? 10??1 ?0000 1?050 01130
 ?1020 10{01}00 10?? ?1011 01111 1?
- *Germanodactylus rhamphastinus*: 00010 20020 01221 10001 10110 00000
 00110 1?100 01000 00000 00000 10100 00?10 10001 10??1 00001 1?050
 01200 ??020 00000 1012? 11011 ??101 1?
- *Gnathosaurus*: 01111 21020 11221 1?001 00010 00011 01020 10101 11000
 01000 00010 00001 00?? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
 ????? ??
- *Haopterus*: 00110 1?000 ??221 ??001 0???? ?0?? ????10 ??100 11000 01000
 00010 01000 01??0 10?0? ??302 0?111 ???61 1?1?1 10021 10?00 10?? ????
 ?????1 1?
- *Huaxiapterus*: 10020 00040 ?1221 ??0?1 100?0 11400 00010 10100 01000
 10000 00001 00000 00??1 112?1 10??1 10??1 11050 01130 21120 01100
 {12}0??? 11001 ??10? ??
- *Istiodactylus*: 00110 10000 11221 ??001 101?0 00000 00010 20100 11000
 01000 00010 00000 01110 1011? ???02 00111 30161 1?211 ?012? 10200
 10?? ?100 002?? ??
- *Jeholopterus*: 00?00 00001 ????? ?????0 0???? ?000? ?0?? 0???? 0?000 0?010
 ?????0 00000 00??0 1?200 10??1 00001 2?020 01120 0?001 10200 101??
 00000 ?0110 00

- *Lonchodectes*: 000?? ??{01}0 ???1 ??? ???? ???? ???? ?1100 11000
{01}0000 00000 00000 00101 112?? ????? 1?0?0 ?1050 ????? ????? ?????
??001 1???? ??
- *Ludodactylus*: 01010 21000 11221 10001 01111 00100 00010 2?10? 01000
01000 00010 01000 00??? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ??
- *Nesodactylus*: ????? ????? ????? ???0 0???? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ?????0 000?? ?1201 00001 ?0040 0?2?0 ?101? 20?01 00102 0?0?? ????? ??
- *Noripterus*: ????? ?????0 ????? ????? ????? ????? ?1?0 ?1??? ?000? ?0000
??110 0?110 10??? ????? ????? ?0050 0?030 ?1120 ?0100 ?01?? ?011 0?111 1?
- *Nurhachius*: 00110 21000 ?1221 10001 10110 0?0?? 0??10 20100 11000
01000 00010 ?0000 01?10 1011? ?????2 00111 ?0?6? 1?2?? ?112? 10200 201??
??100 ??201 ??
- *Nyctosaurus*: 00011 21000 11221 ??0?1 010?1 00200 00010 20100 01001
01000 00001 00000 00100 10111 10102 10111 2107? 11221 2?23? {01}0300
20111 20100 00211 1?
- *Muzquizopteryx*: ???0? ?0000 11221 ??0?1 ?10?1 00200 0001? 2?1?? ?????1
01000 00001 00000 00??0 10?11 1011? 1??11 ??07? 11??? ??2?? ????? ?1??
20100 002?? 1?
- *Ornithocheirus*: 01010 21010 11221 ??0?1 011?1 00100 00010 21101 01000
11000 00010 01000 00??? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ??
- *Peteinosaurus*: ????? ?0?0 0???? ????? ????? ????? ????? ?100 00000 00100
00000 00000 00??0 ?0?00 01?01 00001 1?010 00000 00011 10000 010?1
0000? ?0010 00
- *Preondactylus*: 00000 00000 ?0001 00000 0?100 00000 ?00?? 0?000 00000
00101 00000 00000 00??0 000?0 00??0 0?001 0??1? 00000 00010 10000
01001 ?0000 ??110 0?
- *Pteranodon*: 00011 21000 11221 ??0?1 011?1 00200 00010 20100 01001
01000 00001 00000 00110 10111 10112 00111 11061 11101 11231 10300
10101 20100 00101 1?

- *Pterodactylus*: 00010 20000 11221 10001 00010 00011 01020 10100 01000
01000 00010 00000 00001 11201 10201 00001 20050 00{01}00 21021
10{01}00 {01}0112 10000 00111 1?
- *Pterodactylus longicolum*: 01111 20000 11221 ??0?1 0?0?0 0001? 01020
10101 11000 01000 00010 00001 001?1 11201 10??1 10001 00050 00030
?1120 00100 10112 11000 ?0101 1?
- *Pterodaustro*: 00111 21000 11221 ??001 000?0 00011 01020 1?100 11000
01000 00010 00001 10111 112?0 10301 10001 00050 0?000 ?1120 10100
10112 10000 00111 1?
- *Pterorhynchus*: 00010 10020 11111 11010 00010 00000 0001? 0?100 0?000
01000 11010 00000 00??0 ?00?0 01??? ?????1 2???0 0022? 1?01? 10100 01???
?0?0? ?????? 0?
- *Quetzalcoatlus*: 00021 21050 1?221 ??0?1 001?0 11??? ???10 20100 01001
00000 00001 00000 00102 1121? ???01 10001 11050 0?130 2?230 01110
20??? ??001 1120? 1?
- *Raeticodactylus*: 00010 00020 1?111 11000 00010 0?000 00010 0?100 0?020
10001 00000 00000 00010 ?000? ?????? ?????1 ?0?30 ??01? ?0??? ?0100 ?1???
??000 001?? ??
- *Rhamphorhynchus*: 00010 20000 11111 11110 01010 00000 00010 00100
01100 01000 10010 00000 00010 00000 01{12}01 00001 30040 00220
11011 20301 00102 10000 00111 00
- *Scaphognathus*: 00010 10000 11111 11000 00010 00000 00010 00100 01000
01000 11110 00000 00??0 00000 01201 0?001 20040 00220 11011 10100
01102 10000 ?0111 01
- *Shenzhoupterus*: 00020 21100 11221 ??0?1 101?0 11500 0001? 2?100 01001
00000 00001 00000 00??1 1120? 10??1 1?001 1??50 01230 ?1220 01100
20??? ?100? ???0? 1?
- *Sinopterus*: 10020 00000 ?1221 ??0?1 101?0 11300 00010 1?100 01000 10000
00001 00000 001?1 11201 10101 1??01 1??5? 01130 21?20 01100 20102
11001 ?1101 1?
- *Sordes*: 00010 10000 11111 11000 00010 00000 00010 0?100 01000 01000
11110 00000 00??0 00000 012?1 00001 30040 00210 11011 10100 01102
10000 001{01}1 01

- *Tapejara*: 10020 00040 11221 ??0?1 101?0 11300 00010 20100 01000 10000
00001 00000 00101 1120? ??101 10001 ?0050 0?1?0 ??120 ?1?00 ?0102
??000 0?10? 1?
- *Tatal pterosaur*: 00010 20020 01221 ??0?1 001?2 00300 00110 1?100 01000
00000 00000 10110 00110 1100? ?????1 1?000 20050 0?130 ?1120 ?0100
?0??? ?1011 0110? ??
- *Thalassodromeus*: 00020 11030 11221 ??0?1 101?0 11500 00010 21100
01000 00000 00001 00000 00??? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ??
- *Tupandactylus*: 10020 01040 11221 ??0?1 101?0 11400 0001? 2?100 01000
10000 00001 00000 00??? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ??
- *Tupuxuara*: 00020 11030 11221 ??0?1 101?0 11500 00010 21100 01000
00000 00001 00000 00110 11011 10101 10001 11050 01030 21220 01100
20102 ?1001 11101 1?
- *Zhejiangopterus*: 00020 21000 11221 ??0?1 100?0 11000 0101? 2?100 01001
00000 00001 00000 00??2 11211 10?01 1?001 1?05? 0123? 21?30 01110
?0102 01001 ?1201 1?

ACLARACIONES

El proyecto aquí expuesto se enfrentó al problema de la ausencia de trabajos científicos previos tanto para el yacimiento Quiñones como para el contexto inmediato de mismo. Ante esta situación, fue necesario realizar un estudio del yacimiento Quiñones para poder abordar el objetivo de determinar la posición estratigráfica, edad y medio de fosilización del objeto de estudio de este trabajo, el espécimen QUI-1. A este hecho hay que añadir que la estructura de presentación de resultados en Paleontología Sistemática no permite el detallado profundo de los resultados de tipo enteramente geológico en su apartado Localización y datación. Debido a estas dos circunstancias y sumado a la correcta estructura de un trabajo científico de Geología, en este informe se da la situación de que el apartado principal Situación Geográfica y Geológica coincide con los resultados en detalle del apartado Localización y datación de la Paleontología Sistemática.