

00322

66



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

La posición filogenética del esfenodonte albiano
Ankylospheonodon pachyostosis (Rhynchocephalia:
Reptilia) de la Cantera Tlayúa, Puebla

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGA

P R E S E N T A :

ADRIANA PETROVNA GÓMEZ BONILLA

DIRECTOR DE TESIS: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES



2003

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

PAGINACIÓN DISCONTINUA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

la Dirección General de Biblioteca
a difundir en formato electrónico e imp.
contenido de mi trabajo recepti
NOMBRE: Adriana Petrovna
Gómez Bonilla
FECHA: 28- marzo - 2003
FIRMA: [Firma]

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

La posición filogenética del esfenodonte albiano *Ankylosphenodon pachyostosus* (Rhynchocephalia: Reptilia) de la Cantera Tlayua, Puebla.

realizado por Adriana Petrovna Gómez Bonilla

con número de cuenta 9429814-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Propietario

Dra. Marisol Montellano Ballesteros

Propietario

M. en C. Georgina Santos Barrera

Suplente

Dra. Gabriela Parra Olea

Suplente

Biol. Jesús Alvarado Ortega

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA B

A mis padres y mi hermano por su apoyo incondicional y por estar ahí siempre.

A Ricardo Flores y a toda su gente, quienes con su cotidiano caminar me mostraron, que a pesar de las tormentas, hay cosas que valen la pena. Además de todas sus enseñanzas y alegrías que compartieron conmigo.

Al equipo Tercy: Sabina, Tercy, Brenda, David, Demian, Elinor, Oriana, Ciro, Pablo, Iliana Cynthia y Rodrigo: por el pedazo de historia que nos ha tocado construir juntos, por los kilómetros recorridos y sobretodo por las ideas comunes.

A mis viejos amigos con quienes comparti una parte de mi historia: Araceli, Verónica, Israel, Jorge, Margarita y Olenka (incluido Emiliano).

AGRADECIMIENTOS

A la familia Aranguty por haber encontrado y colectado los ejemplares de *Ankylosphenodon pachyostosis* aquí descritos.

A la Doctora María del Carmen Perrillat y al Doctor Shelton Appelgate por haberme permitido utilizar los ejemplares de *Ankylosphenodon pachyostosis*, sin los cuales no hubiese sido posible la realización de este trabajo.

Al Biólogo Jesús Alvarado por la preparación con ácido acético y la inclusión en resina del ejemplar IGM 7442 descrito en este trabajo.

Al Antropólogo Edgar Gaytán por la su colaboración en la realización de las figuras 12 y 13.

Al PAPIT IN210398 por haber financiado el proyecto: Peces y reptiles del Cretácico Temprano de Tepexi de Rodríguez, Puebla.

A PROBETEL 0125/2001 por haberme otorgado una beca para la realización de esta tesis.

Al Dr. Víctor Hugo Reynoso por la dirección de esta tesis.

A los sinodales: Dra. Marisol Montellano, M. en C. Georgina Santos, Dra. Gabriela Parra y al Biol. Jesús Alvarado por su lectura crítica y comentarios al escrito, que contribuyó a mejorar este trabajo.

Al M. en C. Víctor Aguirre y a los biólogos Daniel Barreto y Luis Canseco quienes con sus sugerencias aportaron ideas para mejorar algunas partes del escrito.

A Lisbeth García y a Roberto García quienes con sus pláticas ayudaron a ordenar algunas ideas.

A la Dra. Ana Luisa Carreño por su insistencia en la importancia de una visión integral de la biología. Además a la Dra. Marisol Montellano por sus explicaciones sobre paleontología.

Al señor Armando Boronio por su ayuda, así como a todos aquellos que formaron parte de la CNAR y contribuyeron de alguna forma a la realización de este trabajo.

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
OBJETIVOS.....	9
TRABAJOS PREVIOS.....	10
ÁREA DE PROCEDENCIA.....	22
Localización.....	22
Estratigrafía y edad.....	22
MATERIALES Y MÉTODOS.....	25
Material examinado.....	25
Preparación del material.....	25
Técnica de limpieza con ácido acético.....	26
Técnica de transferencia en resina.....	26
Técnica de aislamiento a través de barreras de plastilina.....	27
Ilustraciones, abreviaturas y acrónimos.....	28
Obtención de medidas de los ejemplares.....	28
Análisis cladista.....	28
Elaboración de la matriz de datos.....	28
Método utilizado en el análisis cladista.....	29
SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	32
Diagnos enmendada.....	32
Nuevo material referido.....	32
Descripción del cráneo de <i>Ankylosphenodon pachyostosis</i>	33

<i>Dermatocráneo</i>	34
<i>Paladar</i>	37
<i>Endocráneo y aparato hioideo</i>	39
<i>Mandíbula</i>	39
Incorporación de información nueva del postcráneo de <i>Ankylosphenodon</i>	
<i>pachyostosis</i>	42
<i>Vértabras y costillas</i>	42
<i>Esqueleto apendicular</i>	45
RESULTADO DEL ANÁLISIS CLADISTA	47
Revisión de caracteres y taxones.....	47
Análisis cladista.....	53
DISCUSIÓN	59
CONCLUSIONES	62
BIBLIOGRAFÍA	64
APÉNDICE I	71
APÉNDICE II	76
ABREVIATURAS	80

FIGURAS

1. Cráneo y vértebras de <i>Sphenodon</i> para ilustrar las características únicas de los esfenodontes.....	6
2. Cladograma obtenido por Whiteside (1986).....	17
3. Cladograma obtenido por Evans (1988).....	17
4. Cladograma obtenido por Fraser y Benton (1989) utilizando PAUP.....	18
5. Cladograma obtenido por Fraser y Benton (1989) utilizando CLICH	18
6. Cladograma obtenido por Wu (1994).....	19
7. Cladograma obtenido por Reynoso (1996).....	19
8. Cladograma obtenido por Reynoso (1997).....	20
9. Cladograma obtenido por Reynoso y Clark (1998).....	20
10. Cladograma obtenido por Reynoso (2000).....	21
11. Ubicación de la Cantera Tlayúa.....	23
12. Vista dorsal del cráneo de <i>Ankylosphenodon pachyostosis</i> (IGM 7442).....	35
13. Vista ventro-lateral del cráneo de <i>Ankylosphenodon pachyostosis</i> (IGM 7442).....	38
14. Reconstrucción del cráneo de <i>Ankylosphenodon pachyostosis</i> (IGM 7442, CT 5496-A).....	41
15. Detalle de la vista ventral del postcráneo de <i>Ankylosphenodon pachyostosis</i> fragmento preservado en IGM 7442.....	43
16. Ilustración de <i>Ankylosphenodon pachyostosis</i> (CT 5496-A). Ejemplar casi completo conservado en vista dorsal.....	44

17. Correlación del largo contra el alto de las mandíbulas de los esfenodontes.....	52
18. Consenso estricto del análisis cladista realizado con el programa PAUP 3.1.1.....	54

CUADROS

1. Sitios y edades de los esfenodontes fósiles que se han encontrado hasta el momento.....	7
2. Revisión de las propuestas para clasificar a los esfenodontes fuera y dentro del contexto cladista.....	13
3. Medidas del cráneo.....	33
4. Medidas del postcráneo de los ejemplares CT 5496-A y IGM 7442.....	45
5. Matriz de datos utilizada para realizar el análisis cladista de <i>Ankylosphenodon pachyostosis</i>	49
6. Caracteres de <i>Ankylosphenodon pachyostosis</i> que presentan modificaciones en sus estados, con relación a Reynoso (2000).....	50
7. Proporciones de las mandíbulas de los esfenodontes incluidos en el análisis cladista.....	51
8. Proporciones entre los elementos del postcráneo.....	53

La posición filogenética del esfenodonte albiano *Ankylosphenodon pachyostosis* (Rhynchocephalia: Reptilia) de la Cantera Tlayúa, Puebla

RESUMEN

Se efectuó un análisis cladista a partir de la redescrición de nuevo material del esfenodonte *Ankylosphenodon pachyostosis*, del Cretácico Temprano de la Cantera Tlayúa, para evaluar su posición filogenética. El nuevo material provee información sobre el cráneo de la especie, fundamental para establecer las relaciones cladistas del grupo al que pertenece. Su descripción original, se realizó con ejemplares cuyos cráneos no estaban bien preservados, por lo que aportaban poca información útil.

Los ejemplares revisados son IGM 7442 incluido en la descripción original de *Ankylosphenodon pachyostosis* que fue transferido en resina y preparado en ácido acético, descubriendo el cráneo en vista dorsal y ventro-lateral, algunas vértebras y el apéndice anterior izquierdo en parte y contraparte; y el ejemplar CT 5496-A recolectado recientemente, casi completo y conservado en vista dorsal.

La nueva información de *Ankylosphenodon pachyostosis* incluye características que no se habían observado en su descripción original como son la ausencia del proceso posterior del yugal reducido (por lo que no hay barra infratemporal), un escamoso muy ancho comparado al de la mayoría de los esfenodontes, un foramen del cuadratoyugal pequeño comparado con el de *Sphenodon*, una sutura entre los huesos parietales y frontales en forma de zig-zag y un sólo diente palatino muy largo y paralelo a los maxilares.

A partir del análisis cladista las características únicas para *Ankylosphenodon pachyostosis* son: longitud de la fenestra infratemporal equivalente a menos de una cuarta parte de la longitud total del cráneo, el maxilar excluido de la parte externa del nasal, proceso premaxilar del maxilar pequeño, proceso postventral del yugal ausente, poco contacto en la parte anterior de los pterigoides, yugal extendido hasta después de la mitad de la barra supratemporal, pterigoides incluido en la fenestra suborbital, mandíbula con movimiento propélico, dientes ankylotecodontos planos transversalmente y sin bordes, series dentales masticadoras superior e inferior sin regionalización.

El resultado del análisis cladista propone que *Ankylosphenodon pachyostosis* y *Sapheosaurus* son grupos hermanos con base en la fenestra supratemporal alargada anteroposteriormente y la longitud de la región anterorbital con una proporción que va de la tercera a la cuarta parte de la longitud total del cráneo. Esta hipótesis filogenética contrasta con la obtenida a partir de la descripción original de *Ankylosphenodon pachyostosis* que sugería una relación de grupo hermano entre este taxón, *Toxolophosaurus* y *Eilenodon*. Cambios en los caracteres que apoyaban esta hipótesis como que el proceso retroarticular no es reducido sino pronunciado y que la profundidad de la mandíbula resultó ser no informativa, fueron importantes en los resultados. Con la hipótesis actual el movimiento propélico de la mandíbula ahora se interpreta como homoplasia.

INTRODUCCIÓN

Los esfenodontes son reptiles diápsidos que conservan la barra infratemporal completa, el hueso cuadratoyugal, rudimentos del ojo pineal entre los huesos parietales, dentición acrodonta, una hilera de dientes palatinos paralelos a los dientes maxilares y vértebras anficélicas (Günther, 1867; Figura 1). Aunque en el pasado los esfenodontes fueron abundantes y muy diversos, actualmente sólo están representados por un solo género con dos especies: *Sphenodon punctatus* y *Sphenodon guntheri*, que habitan alrededor del archipiélago de Nueva Zelanda (Daugherty et al., 1990). Se les conoce con el nombre común de "tuatara".

Los esfenodontes aparecen en el registro fósil a partir del Triásico (Fraser, 1982; 1986; Fraser y Walkden, 1984; Whiteside, 1986; Fraser y Benton, 1989), pero alcanzaron su mayor diversidad a mediados del Mesozoico (Fraser, 1988). Los esfenodontes fueron remplazados alrededor de la mitad del Cretácico (Evans, 1992), cuando ocurrió la radiación de los escamados, grupo que comprende a las lagartijas, serpientes y anfisbénidos.

Se han encontrado registros de esfenodontes en casi todo el planeta (Cuadro 1) y México presentó una gran diversidad de ellos. En nuestro país se han descrito seis taxones diferentes, cf *Opisthias*, cf *Clevosaurus* (Reynoso, 1992), *Cynosphenodon huizachalensis* (Reynoso, 1996) y *Zapatadon ejidoensis* (Reynoso y Clark, 1998) de La Formación La Boca del Jurásico medio, en Tamaulipas; y *Pamizinsaurus tlayuensis* y *Ankylosphenodon pachyostosis* del Cretácico Temprano de la Cantera Tlayúa en Puebla (Reynoso, 1997; 2000).

La mayoría de los esfenodontes eran insectívoros, pero se han encontrado algunas especies herbívoras como *Toxolophosaurus* (Olson, 1960; Throckmorton et al., 1981),

Eilenodon (Rasmussen y Callison, 1981) y *Ankylosphenodon pachyostosis* (Reynoso, 2000). Las características que permitieron este cambio de hábitos alimenticios son: un incremento en las dimensiones verticales de la mandíbula, el cóndilo anteroposterior de la mandíbula más grande para poder masticar y dientes comprimidos lateralmente o con un crecimiento continuo.

Los esfenodontes habitaban en ambientes terrestres, pero hay evidencias que muestran, que algunos esfenodontes eran acuáticos como *Pleurosaurus* y *Palaeopleurosaurus* (Carroll, 1985 b). Se ha propuesto, que estos esfenodontes acuáticos surgieron a partir de un linaje típico que modificó su patrón estructural básico, el cual era muy parecido al de *Sphenodon* (Reynoso, 2000), adquiriendo un tronco largo y delgado, costillas delgadas, extremidades cortas y cola larga (Carroll, 1985 a), lo cual les facilitó el desplazamiento en un nuevo ambiente (Carroll y Wild, 1994).

Ankylosphenodon pachyostosis es un esfenodonte atípico. Se caracteriza por poseer dientes en empalizada empotrados profundamente en la mandíbula (ankylotecodontos) y costillas y vértebras engrosada (paquiostólicas), caracteres únicos entre los esfenodontes. Se ha sugerido que *Ankylosphenodon pachyostosis* es un esfenodonte herbívoro, ya que presenta una mandíbula alta y un incremento anteroposterior en el cóndilo de la mandíbula (Reynoso, 2000).

Tiene características postcraneales propias de organismos semiacuáticos, como son bordes de los miembros anteriores redondeados con epífisis aparentemente no osificados, engrosamiento de las costillas y vértebras con articulaciones intervertebrales fuertes con cigapófisis orientadas horizontalmente. Sin embargo, es posible que esta especie aun dependiera de la locomoción terrestre, ya que la carencia de un cuerpo alargado, los

miembros anteriores y posteriores reducidos y la forma del húmero, son semejantes a las que presentan los esfenodontes terrestres (Reynoso, 2000).

Cuando se realizó la descripción de *Ankylosphenodon pachyostosis* la mayoría de los cráneos de todos los ejemplares conocidos estaban mal preservados o parcialmente preparados, por lo que sólo se obtuvo información proveniente de los dientes y del postcráneo. Con esta descripción se realizó un análisis cladista (Reynoso, 2000), cuyo resultado sostiene que *Ankylosphenodon pachyostosis* es grupo hermano de los esfenodontes de apariencia herbívora: *Eilenodon* (Rasmussen y Callison, 1981) y *Toxolophosaurus* (Olson, 1960; Throckmorton et al., 1981).

Esta hipótesis mostró aspectos débiles, ya que para la realización de filogenias en esfenodontes son de gran importancia los caracteres craneales (Fraser y Benton, 1989; Wu, 1994); los taxones hermanos *Eilenodon* y *Toxolophosaurus* son géneros conocidos únicamente a partir de sus mandíbulas, mientras que la información de *Ankylosphenodon pachyostosis* se reducía a dientes y postcráneo. La matriz de datos original contaba únicamente con 39% del total de los caracteres informativos, lo que impidió obtener una hipótesis filogenética con apoyo suficiente.

La estructura ósea de *Ankylosphenodon pachyostosis* se parece mucho a *Sapheosaurus*. Los dos esfenodontes tienen postcráneos robustos y alargamiento de la región postorbital del cráneo con relación a la región anterorbital (Cocude-Michel, 1963; Ahmad, 1993). Sin embargo, con base en sus resultado filogenéticos, Reynoso (2000) los interpretó como homoplasias.

En este trabajo redescrive el cráneo de *Ankylosphenodon pachyostosis* y se completa la descripción del postcráneo a partir de información nueva que aportan los

ejemplares IGM 7442, ya descrito, pero que sólo se encontraba preparado parcialmente, y CT 5496-A un espécimen recolectado recientemente. Con este material se llevó a cabo un análisis cladista para obtener una hipótesis, que esclarezca la posición de este extraño reptil.

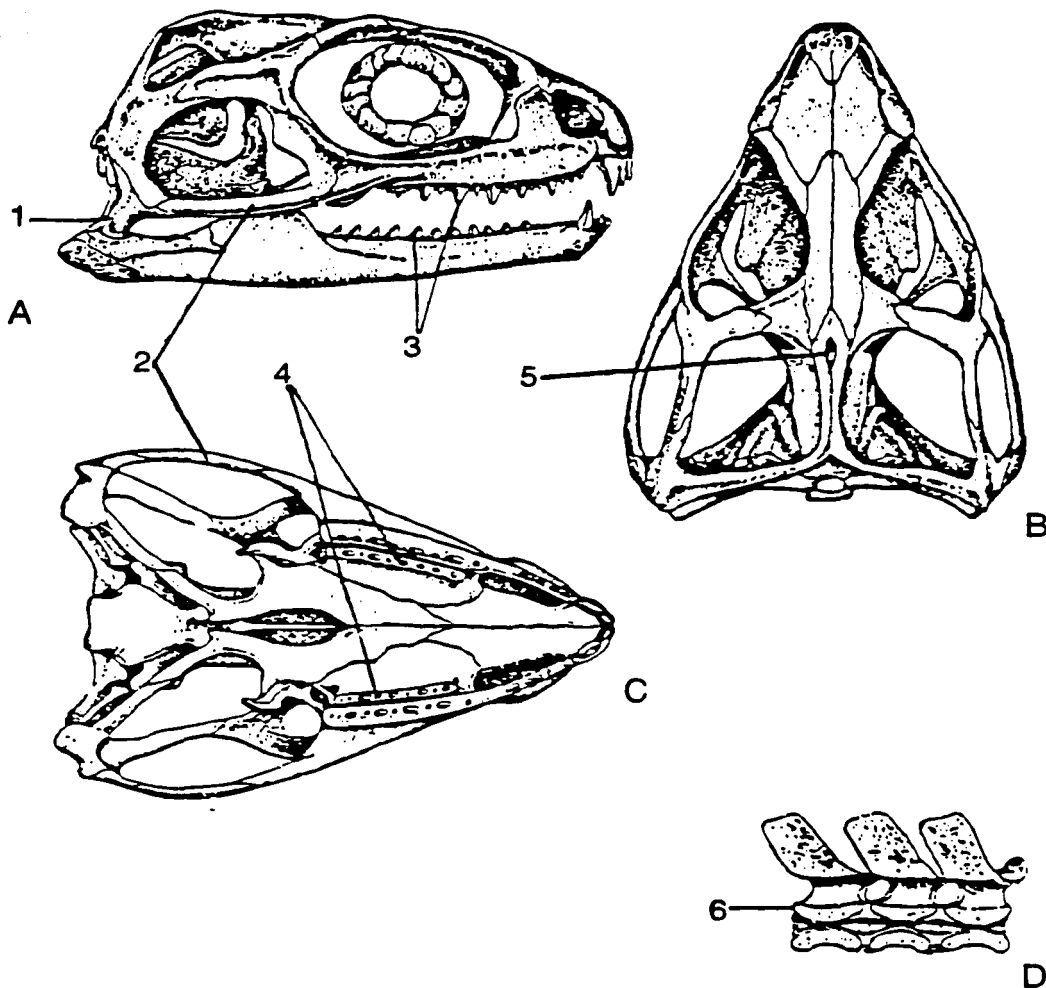


FIGURA 1. Cráneo y vértebras de *Sphenodon* para ilustrar las características únicas de los esfenodontes. 1, hueso cuadratoyugal; 2, barra infratemporal; 3, dientes acrodontos; 4, hilera de dientes palatinos; 5, rudimento del ojo pineal (entre los parietales); 6, vértebras anficélicas. A, B y C tomado de Romer, 1956; D, tomado de Günther, 1867; en Reynoso, 1992).

CUADRO 1. Sitios y edades de los esfenodontes fósiles que se han encontrado hasta el momento.

Lugar	Esfenodonte	Edad	Referencia
Gran Bretaña	<i>Gephyrosaurus bridensis</i>	Jurásico Temprano	Evans, 1980; 1981
	<i>Clevosaurus hudsoni</i>	Triásico Tardío	Fraser, 1988
	<i>Planocephalosaurus robinsonae</i>	Triásico Tardío	Fraser y Walkden, 1984
	<i>Sigmala sigmala</i>	Triásico	Fraser, 1986
	<i>Diphydontosaurus avonius</i>	Triásico Tardío	Whiteside, 1986
	<i>Brachyrhinodon taylori</i>	Triásico Tardío	Fraser y Benton, 1989
Italia	<i>Diphydontosaurus</i> sp.	Triásico Tardío	Renesto, 1995
Alemania	<i>Palaeopleurosaurus posidoniae</i>	Jurásico Temprano	Carroll, 1985 a
	<i>Polysphenodon mulleri</i>	Triásico Tardío	Fraser y Benton, 1989
Francia	<i>Kallimodon pulchellus</i>	Jurásico Tardío	Cocude-Michel, 1963
	<i>Sapheosaurus thiollierei</i>	Jurásico Tardío	Cocude-Michel, 1963
	<i>Piocormus laticeps</i>	Jurásico Tardío	Cocude-Michel, 1963
	<i>Homoeosaurus maximilliani</i>	Jurásico Tardío	Cocude-Michel, 1963; Fabre, 1973
	<i>Homoeosaurus solnhofensis</i>	Jurásico Tardío	Cocude-Michel, 1963
	<i>Pleurosaurus ginsburgi</i>	Jurásico Tardío	Fabre, 1974
China	<i>Clevosaurus petilus</i>	Triásico Tardío	Wu, 1994
	<i>Clevosaurus mcgilli</i>	Jurásico Temprano	Wu, 1994
	<i>Clevosaurus wangi</i>	Jurásico Temprano	Wu, 1994
Sudáfrica	<i>Opisthias</i>	Jurásico Tardío	Rich et al., 1983
África del Norte	<i>Tingitana anoualae</i>	Cretácico Temprano	Evans y Sigogneau-Russell, 1997

CUADRO I. (Continuación).

Canadá	<i>Clevosaurus bairdi</i>	Jurásico Temprano	Sues et al., 1994
E. U. A	<i>Opisthias rarus</i>	Jurásico Tardío	Gilmore, 1909
	<i>Toxolophosaurus claudi</i>	Cretácico Temprano	Throckmorton et al., 1981
	<i>Eilenodon robustus</i>	Jurásico Tardío	Rasmussen y Callison, 1981
México	cf. <i>Clevosaurus</i>	Jurásico	Reynoso, 1992
	cf. <i>Opisthias</i>	Jurásico	Reynoso, 1992
	<i>Cynosphenodon huizachalensis</i>	Jurásico medio	Reynoso, 1996
	<i>Pamizinsaurus tlayuensis</i>	Cretácico Temprano	Reynoso, 1997
	<i>Zapatadon ejidoensis</i>	Jurásico medio	Reynoso y Clark, 1998
	<i>Ankylosphenodon pachyostosis</i>	Cretácico Temprano	Reynoso, 2000

OBJETIVOS

Objetivo General

Realizar un análisis cladista que aclare la posición filogenética de *Ankylosphenodon pachyostosis*.

Objetivos particulares

- a) Redescribir a *Ankylosphenodon pachyostosis* (Reynoso, 2000), con base en IGM 7442 previamente estudiado y el nuevo ejemplar CT 5496-A.
- b) Establecer una hipótesis filogenética, resolviendo la posición de *Ankylosphenodon pachyostosis* en el cladograma a partir de la nueva evidencia.

TRABAJOS PREVIOS

Desde que Günter (1867) identificó a los esfenodontes como un grupo diferente al de los escamados, se han hecho múltiples propuestas de clasificación, pero no fue sino hasta 1986 que los esfenodontes se empezaron a agrupar con base en sus relaciones de grupo hermano, utilizando el cladismo (Cuadro 2; Figuras 2 a la 10).

El primer trabajo fue elaborado por Whiteside (1986). Su propuesta incluía pocos taxones y pocos caracteres y generó un cladograma con todas las relaciones resueltas (Figura 2). El trabajo de Evans (1988) fue más completo ya que la propuesta filogenética formó parte de un trabajo más amplio sobre las relaciones filogenéticas de los reptiles diápsidos. Esta propuesta se sustentó en un número de caracteres muy amplio, agregando nueve taxones adicionales a la propuesta anterior. El resultado generó un cladograma con las relaciones filogenéticas totalmente resueltas y casi igual al obtenido en el trabajo de Whiteside, pero *Sphenodon* aparece como grupo hermano de *Opisthias*, un taxón que antes no se había incluido (Figura 3).

La propuesta de Fraser y Benton (1989) consistió en dos análisis, los cuales generaron resultados diferentes. En estos análisis se incluyeron dos taxones diferentes *Polysphenodon* y *Brachyrhinodon*. Se retomaron los caracteres propios de los esfenodontes empleados por Evans (1988), resultando propuestas diferentes a las anteriores. Aunque se obtuvieron cladogramas con las relaciones resueltas, éstas no incluían a todos los taxones considerados al inicio del análisis, ya que conforme éste se iban realizando, se fueron eliminando taxones (Figuras 4 y 5).

Wu (1994) analizó nueve taxones del trabajo de Fraser y Benton (1989) y cinco taxones de Evans (1988). Utilizó un número grande de caracteres, pero únicamente

craneales y dentales. No tomó en cuenta a los caracteres del postcráneo que también pueden proporcionar información. El análisis tuvo la desventaja adicional de utilizar únicamente los caracteres presentes en las especies del género *Clevosaurus* descritas en su trabajo, lo cual implica ignorar información disponible que puede resolver las relaciones en otros taxones (Reynoso, 1996; 1997; Reynoso y Clark, 1998). El resultado (Figura 6) generó un cladograma con relaciones resueltas, pero sólo dos taxones, *Gephyrosaurus* y *Diphydontosaurus*, conservaron su posición en el cladograma como sugirió Evans (1988).

Reynoso (1996; 1997) y Reynoso y Clark (1998) retomaron las propuestas anteriores y aumentando el número de caracteres. Emplearon dos grupos externos, lo cual proporcionó más solidez a la monofilia del grupo interno (Maddison et al., 1984). Se agregó información proporcionada a partir de los caracteres del postcráneo y se incluyeron taxones que en las propuestas anteriores no se habían contemplado, *Toxolophosaurus* (Throckmorton et al., 1981) y *Eilenodon* (Rasmussen y Callison, 1981), y taxones, cuya descripción era nueva *Cynosphenodon* (Reynoso, 1996), *Pamizinsaurus* (Reynoso, 1997) y *Zapatadon* (Reynoso y Clark, 1998).

Las propuestas de Reynoso (1996; 1997) presentaron cladogramas con las relaciones resueltas. El resultado fue muy semejante al obtenido por Wu (1994), cambiando la posición de algunos taxones como *Sphenodon* y *Palaeopleurosaurus*, como consecuencia de la inclusión de los nuevos taxones (Figuras 7 y 8).

La propuesta de Reynoso y Clark (1998) presentó la misma topología que las propuestas anteriores, pero sin resolver las relaciones para *Toxolophosaurus*, *Eilenodon*, *Sphenodon*, *Cynosphenodon*, *Zapatadon* y *Opisthias*, lo cual probablemente se debió a que la mayoría de los estado de carácter para *Opisthias* eran desconocidos (Figura 9).

La propuesta más reciente (Reynoso, 2000) retomó las anteriores adicionando un número mayor de caracteres, más taxones y un tercer grupo externo, que podría generar una propuesta sólida para resolver la filogenia de los esfenodontes. Sin embargo, no se logró generar una hipótesis con las relaciones resueltas, ya que la descripción de *Ankylosphenodon pachyostosis*, tenía poca información del cráneo, por lo que el estado de muchos caracteres era desconocido (Figura 10).

CUADRO 2. Revisión de las propuestas para clasificar a los esfenodontes fuera y dentro del contexto cladista.

Hipótesis propuesta y taxones incluidos	Se encuentra dentro del contexto cladista y elementos que sustentan la hipótesis propuesta	Autor
Los esfenodontes pertenecen a un sólo orden diferente a los escamados: Rhynchocephalia	No	Günter, 1867
Los esfenodontes quedan agrupados en Sphenodontia	No	Williston, 1925
Esfenodontes agrupados en: Orden Rhynchocephalia Suborden Sphenodontia Esfenodontes triásicos: <i>Palacrodon</i> <i>Brachyrhinodon</i> <i>Polysphenodon</i> <i>Clevosaurus</i> Familias: Sphenodontidae <i>Homoeosaurus</i> <i>Opisthias</i> <i>Sphenodon</i> Sapheosauridae <i>Sapheosaurus</i> <i>Piocornus</i> Monjorosuchidae (invalidado por Kequin, 2000) Orden Pleurosauria Familia Pleurosauridae <i>Pleurosaurus</i>	No	Hoffstetter, 1955

CUADRO 2. (Continuación).

Esfenodontes del Jurásico de Europa Occidental agrupados en:	No	Cocude-Michel, 1963
Familia Sphenodontidae		
Géneros		
<i>Homoeosaurus</i>		
<i>Kallimodon</i>		
<i>Sapheosaurus</i>		
<i>Piocormus</i>		
<i>Meyasaurus</i>		
(invalidado por Evans y Barbadillo, 1997)		
Esfenodontes agrupados en Familia Sphenodontidae	No	Rasmussen y Callison, 1981
Subfamilia		
Brachyrhinodontinae		
Sphenodontinae		
Homoeosaurinae		
Eilenodontinae		
(Figura 2)	Si Analizó siete taxones. Es la primera propuesta basada en el método de Hennig para llevar a cabo análisis filogenéticos. La polaridad se obtuvo con un grupo externo: Lacertilia	Whiteside, 1986
(Figura 3)	Si Analizó 16 taxones y 119 caracteres. La polaridad se obtuvo usando un grupo externo: Squamata	Evans, 1988

CUADRO 2. (Continuación).

(Figuras 4 y 5)	Si Utilizaron el programa PAUP y CLICH. Realiza un análisis con cada programa. Con PAUP. 2.4, analizaron 15 taxones y 29 caracteres. Con CLICH 3.1 analizaron 11 taxones y 16 caracteres. Obtuvieron la polaridad con un grupo externo: <i>Youngina</i>	Fraser y Benton, 1989
(Figura 6)	Si Utilizó PAUP 3.1.1, 14 taxones y 36 caracteres craneanos. La polaridad se obtuvo con un grupo externo: Squamata	Wu, 1994
(Figura 7)	Si Utilizó PAUP 3.1.1, modificó la matriz de datos usada por Wu (1994). Analizó 14 taxones y 42 caracteres. La polaridad se obtuvo con dos grupos externos: <i>Youngina</i> y Squamata	Reynoso, 1996
(Figura 8)	Si Retomó a Reynoso (1996). Utiliza PAUP 3.1.1, analizó 17 taxones, con 42 caracteres. La polaridad se obtuvo con dos grupos externos: <i>Youngina</i> y Squamata	Reynoso, 1997

CUADRO 2. (Continuación).

(Figura 9)	Si Retomaron a Reynoso (1996, 1997). Utilizaron PAUP 3.1.1, analizaron 20 taxones, utilizaron 52 caracteres. Obtuvieron la polaridad con dos grupos externos: <i>Youngina</i> y Squamata	Reynoso y Clark, 1998
(Figura 10)	Si Retomó a Reynoso y Clark (1998). Realizó el análisis con PAUP 3.1.1, analizó 20 taxones y 53 caracteres. La polaridad se obtuvo con varios grupos externos: <i>Youngina</i> , <i>Prolacerta</i> y Squamata	Reynoso, 2000

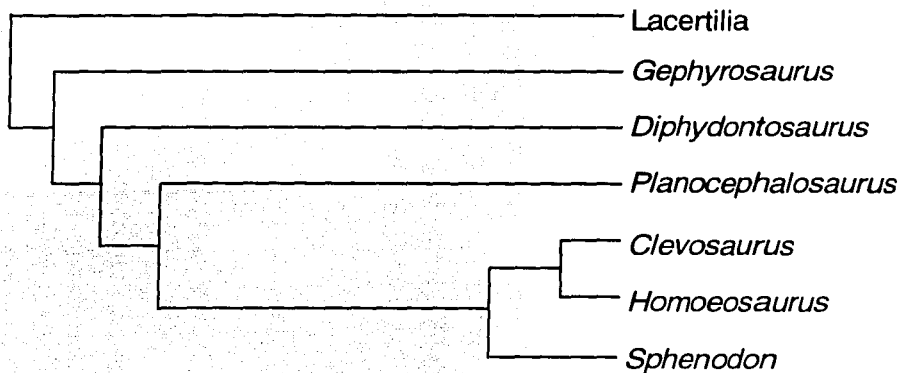


FIGURA 2. Cladograma obtenido por Whiteside (1986).

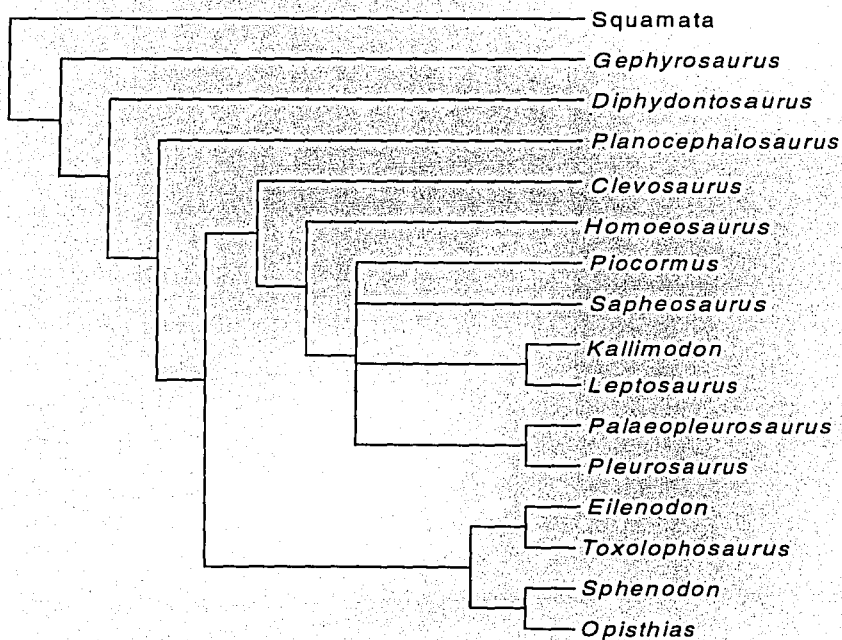


FIGURA 3. Cladograma obtenido por Evans (1988).

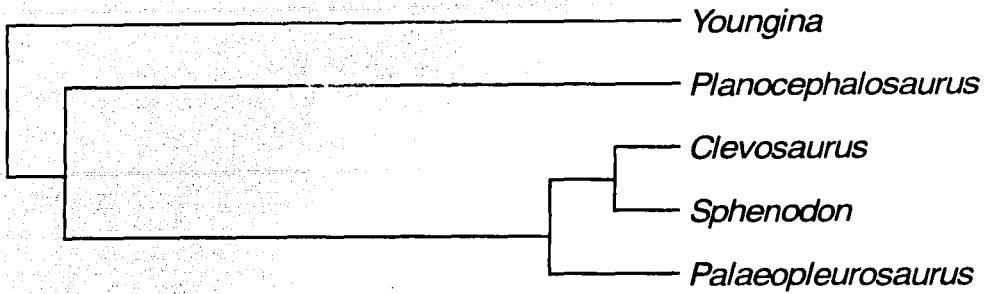


FIGURA 4. Cladograma obtenido por Fraser y Benton (1989) utilizando PAUP.

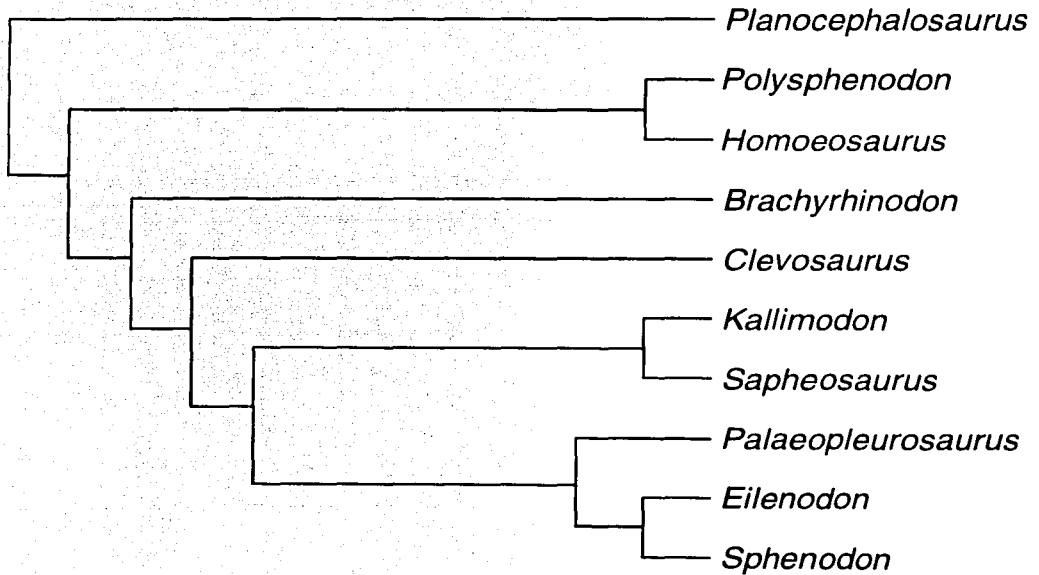


FIGURA 5. Cladograma obtenido por Fraser y Benton (1989) utilizando CLICH.

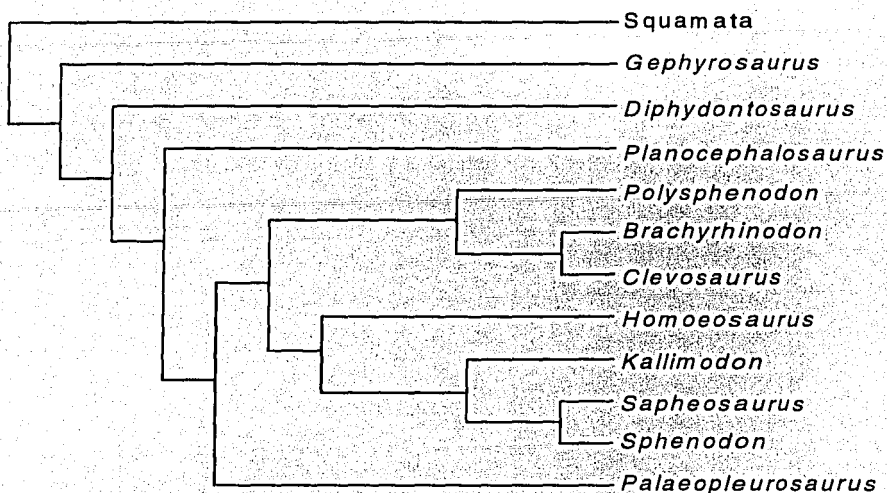


FIGURA 6. Cladograma obtenido por Wu (1994).

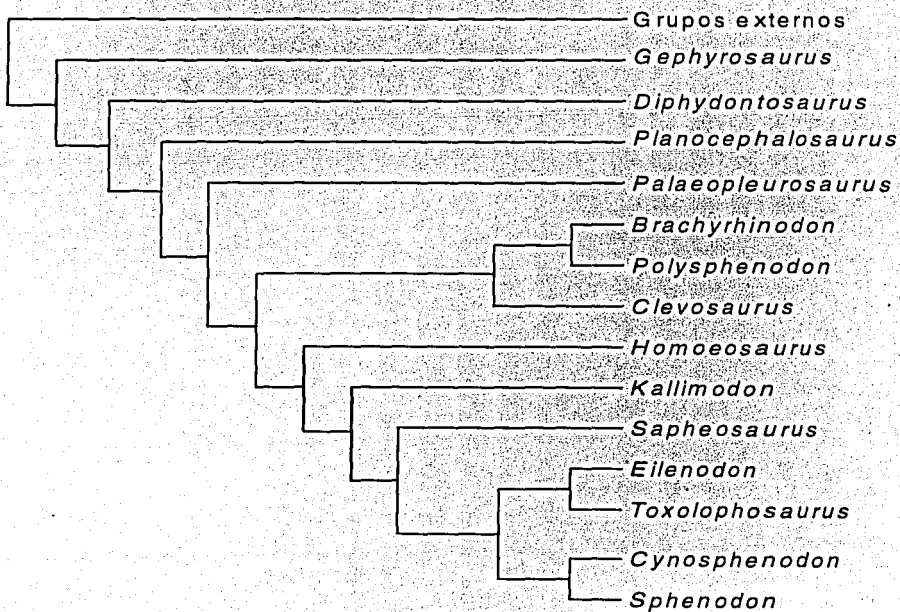


FIGURA 7. Cladograma obtenido por Reynoso (1996).



FIGURA 8. Cladograma obtenido por Reynoso (1997).

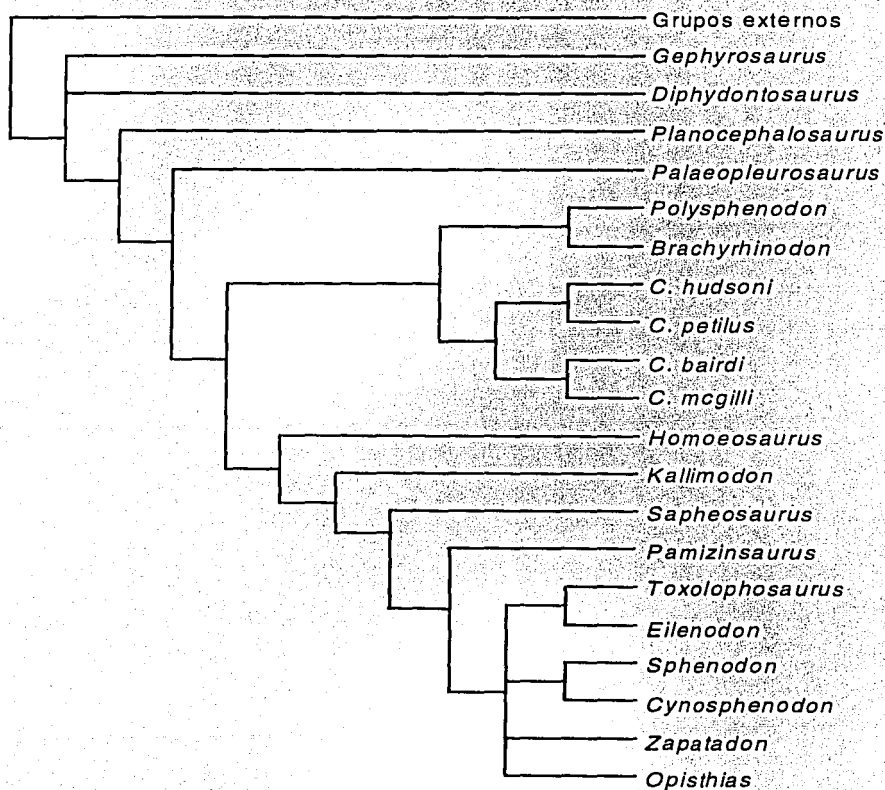


FIGURA 9. Cladograma obtenido por Reynoso y Clark (1998).

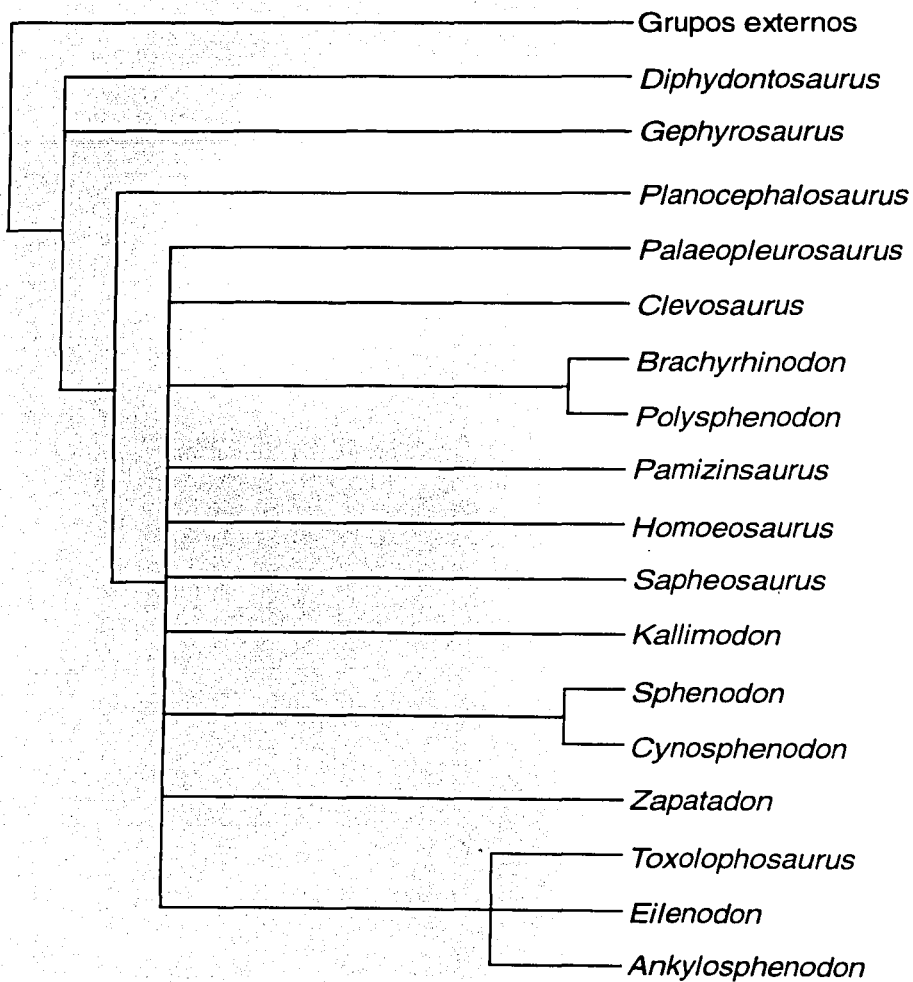


FIGURA 10. Cladograma obtenido por Reynoso (2000).

ÁREA DE PROCEDENCIA DE *Ankylosphenodon pachyostosus*

Los ejemplares de *Ankylosphenodon pachyostosus* conocidos se han recolectado en la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Hasta el momento se han recuperado siete ejemplares, de los cuales seis se encuentran incluidos en la descripción original de *Ankylosphenodon pachyostosus* (Reynoso, 2000), el séptimo ejemplar, CT 5496-A, fue recolectado recientemente.

Localización

La Cantera Tlayúa está localizada a 2 km al sureste de la Colonia Morelos al noreste del pueblo de Tepexi de Rodríguez entre las coordenadas 18° 35' en latitud norte y 97° 54' longitud oeste, en la parte sur del estado de Puebla (1992; Figura 11).

Estratigrafía y edad

La Formación Tlayúa se propuso para designar a una secuencia de al menos 300 metros de rocas calizas, la cual aflora en la barranca que lleva el mismo nombre. La Formación Tlayúa ha sido dividida en tres miembros: Miembro Inferior, Miembro Medio y Miembro Superior (Pantoja-Alor et al., 1988).

El Miembro Inferior es una secuencia de caliza micríticas masivas de color gris-crema, que presenta algunos intraclastos y abundantes miliólidos. En las calizas hay concreciones de sílice blanco y negro, al igual que lentes de pedernal oscuro. Su estratificación es variable desde masiva a gruesa con biostromas delgados, presentando rudistas de la especie *Toucasia polygyra* (Alencáster, 1973) y ostréidos del género *Chondrodonta*. Se desconoce el espesor total del Miembro Inferior (Pantoja-Alor et al., 1988).

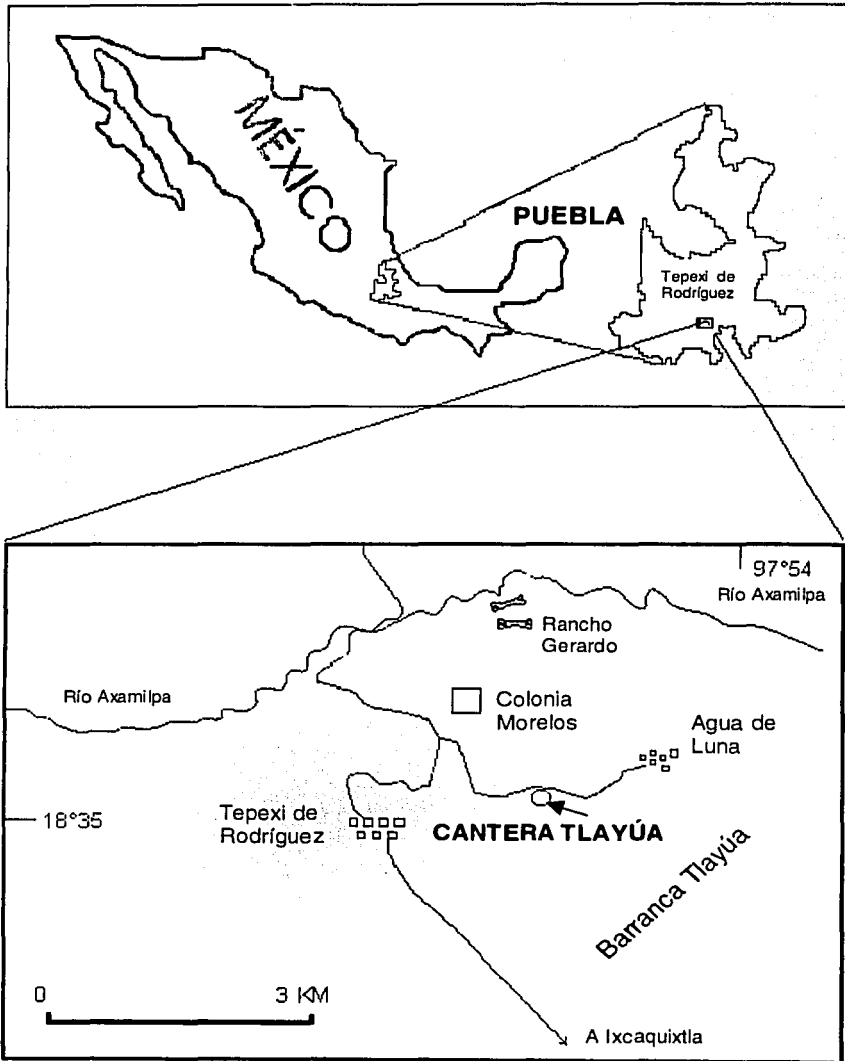


FIGURA 11. Ubicación de la Cantera Tlayúa, sitio donde fueron encontrados los ejemplares de *Ankylosphenodon pachyostosis*. (Tomado de Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996).

El Miembro Medio está formado por una secuencia de 48 a 50 m de espesor con calizas micríticas, laminadas, color crema. La estratificación abarca desde unos milímetros hasta 15 cm de espesor. En los estratos hay caliza y pedernal oscuro. Los planos de estratificación están compuestos de arcillas ricas en hemátita (Pantoja-Alor et al., 1988). La edad del Miembro Medio ha sido establecida como Albiano medio-superior tomando como base las especies de belemnites *Neohibolites praeultimus*, *N. aff. minimus pinguis*, *N. minimus obtusus* y *N. minimus clavaformis* (Seibertz y Buitrón, 1987) y amonoideos del género *Morticeras* (Buitrón-Sánchez y Malpica-Cruz, 1987).

El Miembro Superior es una secuencia incompleta con capas que van de medianas a gruesas de dolomía y caliza dolomítica de color gris, de grosor mediano y grueso. En estos sustratos se han encontrado *Dicyclina schlumbergeri* que indica una edad albiana tardía (Pantoja-Alor, 1992).

MATERIALES Y MÉTODOS

Material examinado

Paratipo. IGM 7442 de *Ankylosphenodon pachyostosis* designado por Reynoso (2000).

Esqueleto bien preservado, comprimido y conservado en parte (en vista dorsal) y contraparte (en vista ventro-lateral). Ambas partes se incluyeron en resina poliéster transparente.

El cráneo está casi completo, faltándole la premaxila y el nasal. Del postcráneo está conservado el complejo atlas-axis, cinco vértebras, cuatro fragmentos de las costillas, la escápula, el coracoides, el húmero, la ulna, el radio y el central del lado izquierdo, todo en vista ventral. Fue colectado en la localidad 2432-Cantera Tlayúa.

Preparación del material

Los ejemplares de la especie *Ankylosphenodon pachyostosis* utilizados en este trabajo forman parte de la Colección del Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM. Los ejemplares tienen asignados los números IGM 7442 y CT 5496-A. Para obtener mayor información de estos ejemplares fue necesario prepararlos. Antes de la preparación el ejemplar IGM 7442 solamente mostraba algunas características de las vértebras cervicales, un brazo y los dientes, mientras que el cráneo no mostraba detalles anatómicos suficientes para realizar una descripción certera. El ejemplar se encontraba partido longitudinalmente, por lo tanto solamente mostraba la parte interna del hueso. Para la preparación del ejemplar se empleó la técnica de limpieza con ácido acético y de transferencia en resina propuestas por Maisey (1991), adaptadas de acuerdo a los ejemplares provenientes de la Cantera Tlayúa (Alvarado-Ortega, 1998).

El ejemplar CT 5496-A es un esqueleto completo conservado en vista dorsal. Para su preparación se empleó ácido acético con una concentración del 10% y del 25% en los últimos baños. Las vértebras, las costillas y las extremidades inferiores necesitaron un mayor número de baños con ácido acético, por lo que se emplearon barreras de plastilina para aislarlas.

Técnica de limpieza con ácido acético

El ejemplar se sumergió en una solución de ácido acético a concentraciones de 10% y 25%, agregándose 2.7 gramos de fosfato de calcio por cada litro para impedir la pérdida de fosfato de calcio de las estructuras óseas durante 24 horas, colocando hacia arriba la parte de la matriz rocosa donde estaban expuestos los huesos. Una vez concluido el tiempo, el ejemplar se sacó de la solución, se lavó durante 24 horas con agua corriente y se dejó secar al aire libre. Todo el proceso se repitió varias veces hasta que la matriz rocosa fue eliminada totalmente y permitió la exposición de las estructuras óseas. Las concentraciones de ácido de 10% y 25% se utilizaron en diferentes momentos, dependiendo de las características que iba presentando la matriz rocosa durante el proceso de limpieza.

La técnica de limpieza con ácido acético en la preparación de fósiles, es posible gracias a que la reacción entre el ácido acético y el carbonato de calcio, componente principal de la matriz rocosa, es mucho más rápida con respecto a la reacción que tiene con el fosfato de calcio contenido en los huesos fósiles (Maisey, 1991).

Técnica de transferencia en resina

Para transferir el fósil en resina fue necesario limpiar la superficie del fósil con solventes como alcohol o acetona para dejarlo libre de grasa y polvo. Se construyó un contenedor de cartón cubierto de aluminio pulido con una altura de dos centímetros y con

un perímetro de 0.5 cm mayor al perímetro del ejemplar, adhiriéndose el ejemplar al contenedor con silicón. En un recipiente aparte se mezcló la resina poliéster MC-40 con 1% de catalizador, agregándose además monómero de estireno en un 15% del volumen total de la resina para disminuir la viscosidad. Una vez preparada la resina y aún en estado líquido, se vació en el contenedor tratando de evitar la formación de burbujas. Ya endurecida la resina se desechó el contenedor quedando cubierto el fósil por una capa de poliéster transparente. El lado aun cubierto por la matriz rocosa se expuso al ácido acético para disolverla.

La transferencia en resina se elaboró en las instalaciones del Laboratorio de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM, con la colaboración del biólogo J. Alvarado-Ortega.

Técnica de aislamiento a través de barreras de plastilina

La técnica de aislamiento con plastilina se utilizó una vez que ya se habían aplicado varios baños con ácido acético y algunas partes del fósil aun estaban cubiertas por la matriz rocosa. Las partes cubiertas se rodearon con una barrera de plastilina de cinco centímetros de altura y un centímetro de ancho aproximadamente, adhiriéndose perfectamente a la roca logrando una impermeabilidad total. Se agregó ácido acético diluido al 10% ó 25% en el interior de la barrera, y en la parte externa se agregó agua hasta cubrir el fósil, procurando que el nivel del agua fuera igual al del ácido acético. Esto es importante ya que de lo contrario el hueso se rompe por la recristalización del carbonato de calcio. Se dejó que el ácido acético actuará sobre la matriz rocosa, después de lo cual fue retirado. El fósil se enjuagó varias veces con agua para garantizar la eliminación total del ácido y se dejó secar

por un tiempo mínimo de 24 horas antes de volver a iniciar el proceso. Una vez finalizado el proceso de preparación se retiraron las barreras de plastilina.

Ilustraciones, abreviaturas y acrónimos

La ilustración se llevó a cabo realizando dibujos de los ejemplares completos y de huesos importantes sobre hojas de acetato transparente con tinta china negra. Los dibujos se realizaron colocando fotografías ampliadas del ejemplar, con la finalidad de obtener las proporciones adecuadas del organismo.

La nomenclatura y abreviaturas de los huesos es la utilizada por Reynoso (1996, 1997 y 2000). La lista de abreviaturas utilizadas se anexa al final del trabajo. Los acrónimos utilizados son CT = Cantera Tlayúa, IGM= Instituto de Geología, UNAM, México y UNAM = Universidad Nacional Autónoma de México.

Obtención de las medidas de los ejemplares

Las mediciones de los ejemplares se hicieron utilizando un calibrador vernier electrónico, para que los resultados obtenidos fueran hasta milésimas de milímetro.

Análisis cladista

Elaboración de la matriz de datos

La matriz de datos se capturó en el programa de computadora Mac Clade versión 3.05. La matriz de datos cuenta con 24 taxones, 41 caracteres binarios y 15 caracteres multiestado (Apéndice I). Se empleó como base las matrices de datos utilizadas en trabajos anteriores acerca de filogenias de esfenodontes encontrados en México (Reynoso, 1996; 1997; 2000; Reynoso y Clark, 1998)

La numeración de los caracteres en la matriz de datos cambió en relación con el asignado para el análisis realizado por Reynoso (2000; Apéndice 1), lo cual no tiene implicaciones en el resultado del análisis cladista.

Se modificó la redacción del carácter (8): límite de la parte posterior del maxilar. El límite se toma con base en la relación que hay entre la parte posterior del maxilar y el proceso dorsal del yugal, en la formación de la órbita. Antes el carácter era proceso dorsal del yugal, y su relación con el límite posterior del maxilar.

Se evaluó el carácter (32): profundidad de la mandíbula haciendo una correlación del alto contra el largo de las mandíbulas de los esfenodontes incluidos en este análisis.

Método del análisis cladista

Las relaciones filogenéticas de *Ankylosphenodon pachyostosis* se establecieron mediante el programa PAUP 3.1.1 (Swofford, 1993), utilizando una búsqueda heurística. Este algoritmo permite encontrar árboles cortos de manera rápida, sin garantizar que el árbol obtenido sea el más corto, como lo hace una búsqueda de branch and bound. La búsqueda heurística explora las topologías posibles de los árboles, y el número de repeticiones indica cuando esta se debe detener en el conjunto de posibilidades donde pueden encontrarse topologías diferentes. Para garantizar una mayor exploración de los árboles posibles, se utilizaron 100 repeticiones al azar. Según Kitching (1992b) si no se encuentran nuevas topologías después de 100 repeticiones, son pocas las probabilidades de que éstas existan.

Los caracteres no se ordenaron, ya que se desconoce como se presentaron los cambios evolutivos en el grupo de los esfenodontes, siendo preferible no asumir ninguna dirección del cambio. Mientras que los caracteres multiestado se consideraron polimorfos,

lo cual implica que estos caracteres tienen la misma probabilidad de transformación al siguiente estado o de presentar una reversión al estado previo (Kitching, 1992 b). Además se excluyó el carácter (32): profundidad de la mandíbula.

La polaridad se obtuvo a partir de tres grupos externos: *Youngina*, *Prolacerta* y *Squamata*. La polarización a través del grupo externo provoca que el estado plesiomorfo se encuentre en el grupo externo, mientras el apomorfo se localiza en el grupo interno. Existen algunas condiciones para poder utilizar a los grupos externos como criterio de polarización: el grupo interno debe ser monofilético; no puede haber politomías entre el grupo externo y el grupo interno, además no debe variar la cantidad de caracteres utilizados entre el grupo interno y el grupo externo (Mayden y Wiley, 1992). El método de polarización a través del grupo externo se considera como indirecto (Kitching, 1992 a) y es el criterio más aceptado para realizar filogenias de esfenodontes.

Otro aspecto importante es la optimización, es la forma de definir el cambio que presentan algunos caracteres (Mayden y Wiley, 1992). En este análisis la optimización se llevó a cabo por medio de ACCTAN (Transformación Acelerada) y de DELTRAN (Transformación Retardada).

Se reportaron algunos índices calculados por PAUP 3.1.1. como son la longitud del árbol, índice de consistencia, índice de retención e índice de consistencia rescalda. La longitud de un árbol es calculada sumando el número de cambios en los caracteres a lo largo de cada rama e intervalo del árbol (Farris, 1970), considerando al árbol de menor longitud el mejor (Wiley et al., 1991). El índice de consistencia (IC) fue propuesto por Kluge y Farris (1969) y se define como el cociente del número de caracteres de la matriz de datos entre el número total de caracteres del árbol, multiplicado por 100. El valor máximo

para el IC es de uno, por lo tanto entre más cercano a uno sea el valor del IC indica un menor número de homoplasias (Brooks y McLennan, 1991). El índice de retención (IR) expresa la homoplasia relativa que se observa en relación con la cantidad máxima de homoplasia que el carácter puede presentar en cualquier árbol. Trata de retener caracteres que a pesar de ser homoplasias, pueden aportar información. El índice de consistencia reescalada (CR) es el producto del índice de consistencia (IC) por el índice de retención (IR) (Wiley et al., 1991). El índice de consistencia reescalada expresa la cantidad de sinapomorfias a través de un análisis de la cantidad de homoplasias (Siebert, 1992).

Finalmente se obtuvo un árbol de consenso estricto, el cual resume las ramas similares a partir de árboles con topologías diferentes (Mayden y Wiley, 1992). Este tipo de consenso encuentra los grupos monofiléticos comunes en todos los árboles (Sokal y Rohlf, 1981) y si no hay similitud entre los árboles, el resultado es una politomía, pero si sólo en algunos taxones no hay similitudes entonces la politomía sólo se presenta en los taxones involucrados (Mayden y Wiley, 1992). El consenso estricto sirve para resolver el problema que implica escoger entre varios árboles igualmente cortos (Wiley et al., 1991).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

LEPIDOSAURIA Dumeril y Bribon, 1839 (sensu Romer, 1956)

RHYNCHOCEPHALIA Günther, 1867

SPHENODONTIA Williston, 1925

ANKYLOSPHENODON Reynoso, 2000

Ankylosphenodon pachyostosus Reynoso, 2000

Diagnosis enmendada. Esfenodonte robusto con la región postorbital muy grande; longitud de la fenestra infratemporal equivalente a menos de una cuarta parte de la longitud total del cráneo; el maxilar excluido de la parte externa del nasal; proceso premaxilar del maxilar pequeño; sutura entre los huesos frontales y parietales en forma de zig-zag; sin proceso postventral del yugal (por lo tanto barra infratemporal ausente); proceso posterodorsal del yugal extendido hasta después de la mitad de la barra supratemporal, escamoso muy amplio formando casi toda la barra supratemporal; poco contacto en la parte anterior de los pterigoides; pterigoides incluido en la fenestra suborbital; mandíbula con movimiento propélico; dientes ankylotecodontos planos transversalmente (sin bordes), series dentales masticadoras superiores e inferiores sin regionalización; un solo diente palatino muy largo paralelo a los maxilares; vértebras paquiostóticas con cigapófisis protuberantes y superficies articulares orientadas hacia el plano horizontal; costillas paquiostóticas.

Nuevo material referido. Ejemplar CT 5496-A conservado en vista dorsal y comprimido.

El cráneo está completo y el postcráneo está casi completo, pero fracturado. Hay 26 vértebras definidas, las cuatro vértebras siguientes no se pueden apreciar bien y faltan la mayoría de las vértebras caudales. La mayoría de las costillas están conservadas, pero las

cinturas escapular y pélvica sólo se conservaron parcialmente. También están presentes los miembros anteriores y posteriores derechos. Fue colectado en la localidad 2777-Cantera Tortuga.

Descripción del cráneo de *Ankylophenodon pachyostosus*

Los cráneos de los ejemplares IGM 7442 y CT 5496-A presentan medidas y proporciones semejantes (Cuadro 3).

CUADRO 3. Medidas del cráneo, (en mm).

Ejemplar	IGM 7442	CT 5496-A
Longitud total del cráneo	80.1	81.99
Longitud de la región anterorbital	26.0	27.14
Longitud de la región orbital (diámetro anteroposterior)	19.9	21.42
Longitud de la fenestra supratemporal	31.1	32.74
Longitud de la fenestra infratemporal	32.8	---
Longitud de la región postorbital	39.8	41.21
Índice longitud de la región anterorbital/longitud del cráneo	0.32	0.33
Índice orbita (diámetro anteroposterior)/longitud del cráneo	0.24	0.26
Índice longitud de la fenestra supratemporal/longitud del cráneo	0.38	0.39
Índice longitud de la fenestra infratemporal/longitud del cráneo	0.41	---
Índice longitud de la región postorbital/longitud del cráneo	0.49	0.5

Dermatocráneo

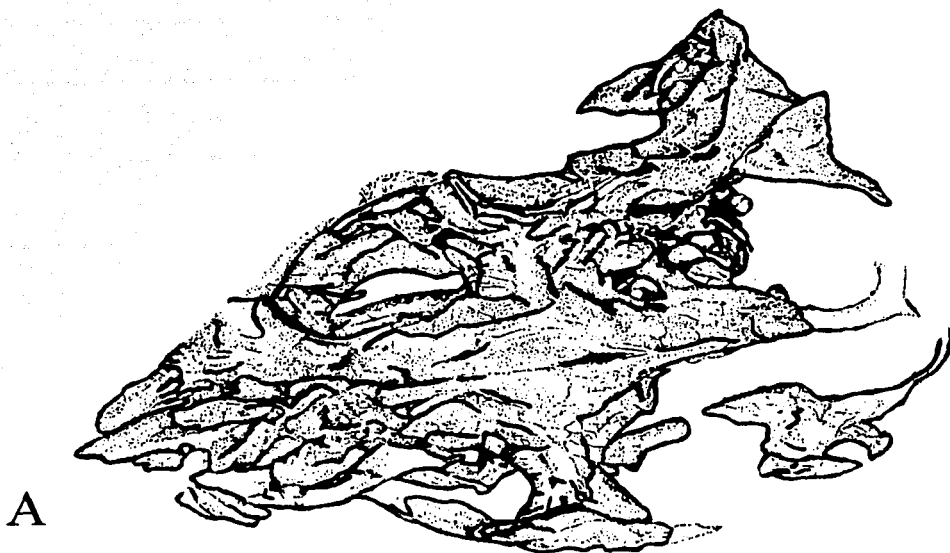
La premaxila y el nasal no se conservaron, pero se aprecia una porción del dentario debajo de lo que sería la premaxila y el nasal (Figura 12).

La maxila derecha completa está conservada en vista dorsal en IGM 7442. Su anchura es variable, en la parte anterior es más estrecha que la parte central y es igual a la del prefrontal. La parte posterior de la maxila forma la mitad del borde lateral externo de la fenestra orbital, disminuyendo su anchura anteroposteriormente. Se articula con el yugal (Figura 12B). La maxila izquierda está conservada en vista dorsal y lateral. La parte lateral se encuentra fragmentada y en oclusión con la mandíbula. Hay nueve dientes bien definidos. Otros seis dientes parcialmente visibles se encuentran cubiertos por hueso que forma parte de la maxila.

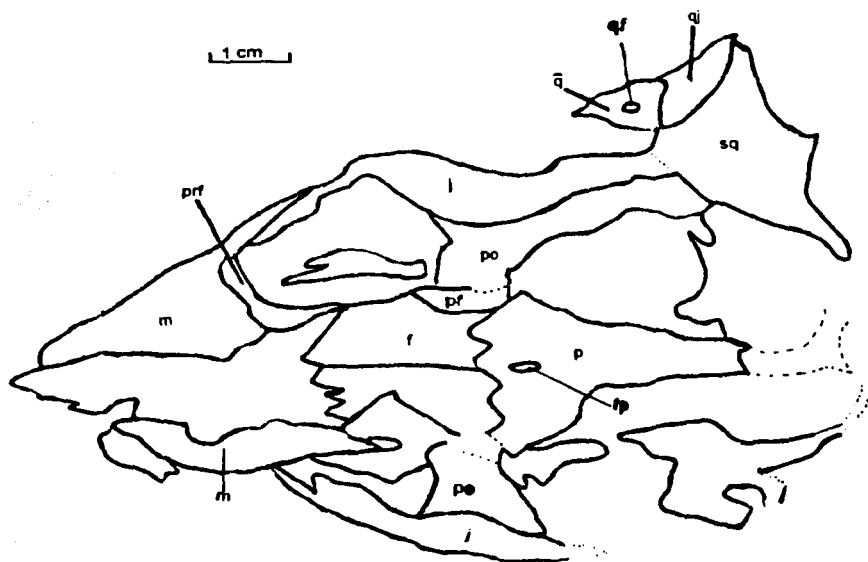
El ejemplar IGM 7442 exhibe detalladamente el prefrontal, frontal, parietal, postfrontal, postorbital, yugal y escamoso derechos en vista dorsal (Figura 12B). Sin embargo, la reconstrucción de la vista dorsal se completó con el ejemplar CT 5496-A.

El prefrontal tiene una forma de "L" con las puntas redondeadas. Toda la porción anterior mantiene contacto con la maxila y forma la mayor parte del margen anterior de la fenestra orbital. La parte posterior presenta una reducción en lo ancho y forma la tercera parte del margen anterolateral de la fenestra orbital. El prefrontal está articulado con el frontal separando al nasal.

Los frontales tienen una forma trapezoide ensanchándose anteroposteriormente. Son más anchos en el punto que forma la parte del borde lateral interno de la fenestra orbital disminuyendo posteriormente su anchura, similar al frontal de *Clevosaurus petilus*. La sutura entre los frontales y los parietales es en forma de zig-zag (Figura 12B).



A



B

FIGURA 12. Vista dorsal del cráneo de *Ankylosphenodon pachyostosus* (IGM 7442).
 A, ilustración del cráneo; B, definición del límite de los huesos del cráneo,
 lista de abreviaturas al final del trabajo.

Los parietales son delgados y largos. Forman la mitad anterior, toda la parte lateral interna y la mitad posterior de la fenestra supratemporal. La porción anterior de los parietales es la parte más ancha. El foramen parietal se encuentra en el centro de los parietales, muy cerca de la sutura frontoparietal y posterior al margen anterior de la fenestra supratemporal. La cresta parietal está presente y tiene una proporción aproximada entre la tercera y cuarta parte de la longitud total de los parietales (Figura 12B).

El postfrontal y postorbital se encuentran formando el borde posterior de la fenestra orbital. El postfrontal es delgado, con una forma rectangular y una curvatura convexa en la sutura con el frontal. El postorbital es muy ancho en la parte anterior y en la parte posterior se adelgaza. El borde lateral externo del postorbital sutura con el yugal, mientras que el borde posterior sutura con el escamoso (Figura 12B).

La forma del escamoso es tetraradial, similar al que presenta *Clevosaurus hudsoni*. Su región anterior está cubierta por la porción posterior del yugal. El escamoso es grande y ancho en comparación con el de *Sphenodon*, y forma la mitad de la parte lateral externa y la tercera parte posterior del margen de la fenestra supratemporal (Figura 12B).

La parte anterior del yugal es estrecha, pero se ensancha gradualmente alcanzando el máximo antes de finalizar el margen de la fenestra orbital, después de lo cual mantiene una anchura constante. El proceso postventral del yugal no está, por lo tanto *Ankylosphenodon pachyostosis* no tiene la barra infratemporal. El yugal articula en su parte anterior a la tercera parte posterior de la maxila quedando muy cerca del punto de articulación entre la maxila y el prefrontal. La parte posterior se encuentra en contacto con el postorbital y forma el borde lateral posterior de la fenestra orbital (Figura 12B).

El foramen que se encuentra entre el cuadrado y el cuadratoyugal es pequeño en comparación con el de *Sphenodon*. El cuadratoyugal es triangular y se encuentra en la parte externa del escamoso como resultado de la compresión. El cuadrado es de forma triangular y se encuentra articulado a la parte anterior del cuadratoyugal (Figura 12B).

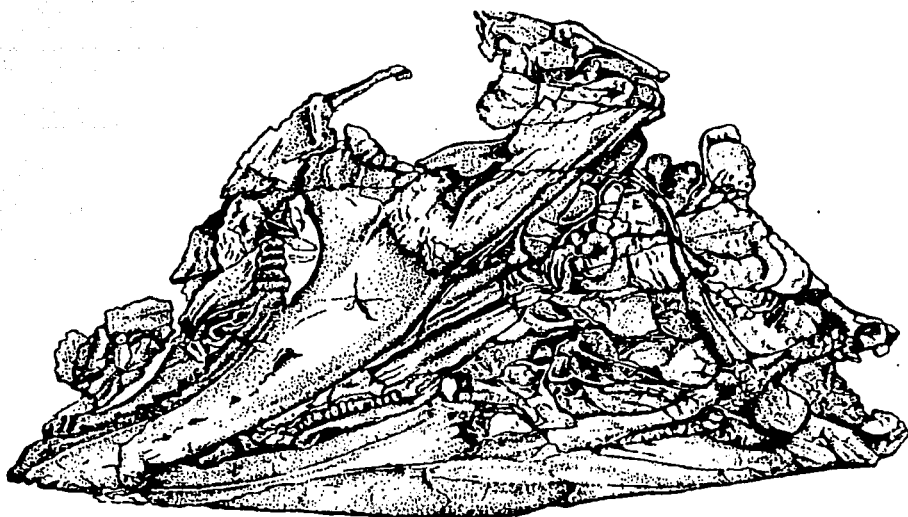
Paladar

El paladar sólo se observa en el ejemplar IGM 7442 parte ventral. En este ejemplar el paladar se encuentra cubierto parcialmente por el dentario izquierdo, el pterigoides y el ectopterigoides izquierdos y el palatino fracturados (Figuras 13).

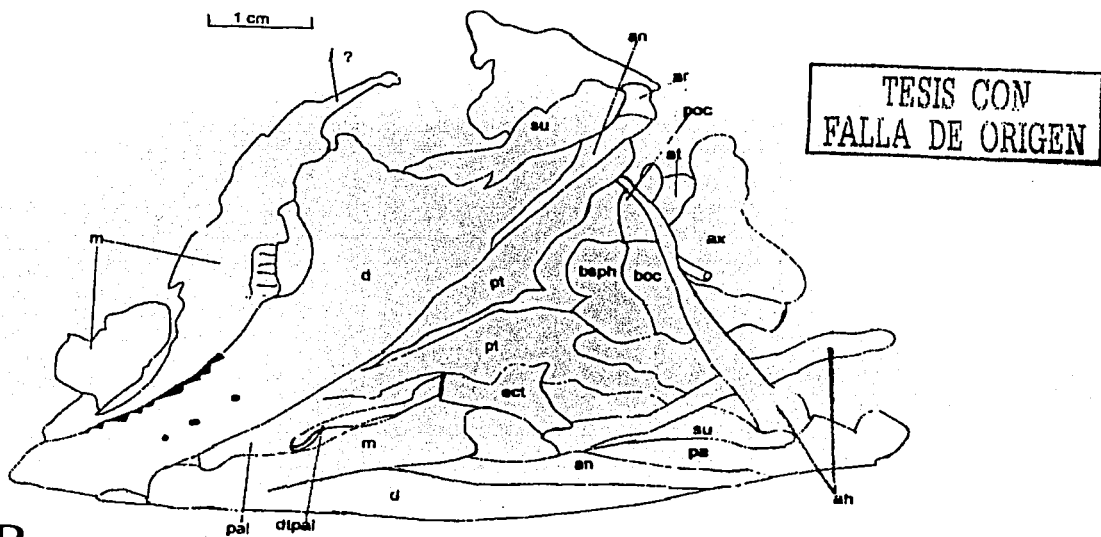
Sólo el palatino derecho es visible. No se puede definir su forma, ya que se encuentra fracturado y cubierto por un pedazo de cartílago que probablemente provino del aparato hioideo. En el margen lateral externo se encuentra un sólo diente largo y delgado que se extiende a lo largo de la fenestra orbital en más de la mitad posterior del palatino (Figura 13B).

El pterigoides es el hueso más grandes del paladar. La separación entre los pterigoides se puede distinguir a partir de la porción donde termina el diente palatino. La región central del pterigoides es la parte más ancha. La primera mitad del borde lateral externo está articulado al palatino, mientras que una porción pequeña de la segunda mitad mantiene contacto con el ectopterigoides. El pterigoides izquierdo es adyacente a la mitad del dentario y a la mayor parte del angular (Figuras 13B).

El ectopterigoides es delgado y largo en la parte anterior, anteriormente. Mantiene contacto con el palatino separando al pterigoides de la fenestra orbital. En su parte posterior presenta el proceso descendente, el cual se encuentra comprimido sobre el dentario (Figura 13B).



A



B

FIGURA 13. Vista ventro-lateral del cráneo de *Ankylosphenodon pachyostosis* (IGM 7442).
 A, ilustración del cráneo; B, definición del límite de los huesos del cráneo,
 lista de abreviaturas al final del trabajo.

Endocráneo y aparato hioideo

Los huesos del endocráneo conservados son el basiesfenoides, el basioccipital, el paraoccipital y probablemente una parte del aparato hioideo (Figura 13A). El basiesfenoides es angosto en la parte anterior y en la parte posterior se ensancha, presenta un surco que forma en el centro una depresión. Los bordes están redondeados y la articulación con el basioccipital y el paraoccipital es recta. El paraoccipital se encuentra articulado al basioccipital y al basiesfenoides, las suturas con ambos son rectas y en la parte posterior es triangular. El basioccipital es rectangular (Figura 13B).

Los remanentes del aparato hioideo son dos huesos largos y delgados, que no se pueden determinar con precisión para saber que huesos son. El hueso derecho descansa entre la mandíbula y el pterigoides, su parte anterior está debajo de la parte posterior del ectopterigoides. El hueso izquierdo descansa perpendicular al primero sobre el surangular en un extremo, atraviesa a lo ancho al endocráneo (Figura 13B).

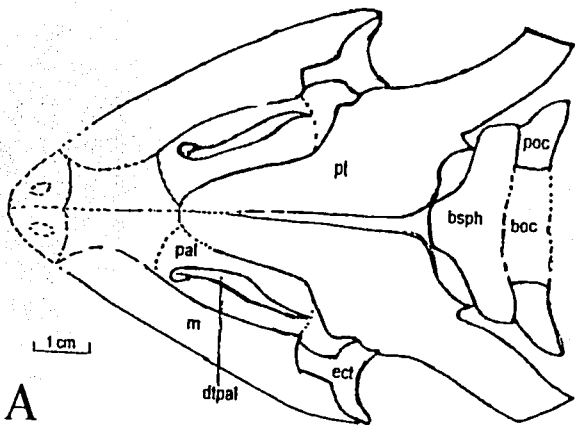
Mandíbula

El dentario derecho (Figura 13B) se adelgaza hacia la parte posterior y termina en forma triangular. El proceso coronoides tiene las mismas proporciones en altura y anchura y tiene una sutura con el angular en forma convexa. El angular es delgado en la porción anterior y se va ensanchando hasta la mitad del hueso, después nuevamente disminuye su anchura hacia la parte posterior terminado en una forma puntiaguda. El prearticular inicia en la mitad posterior del angular al cual articula con una sutura ligeramente curvada. Se ensancha hasta su primera cuarta parte y después mantiene una anchura constante. El surangular se encuentra cubierto por algunos huesos; sin embargo, en su parte central se puede apreciar una depresión.

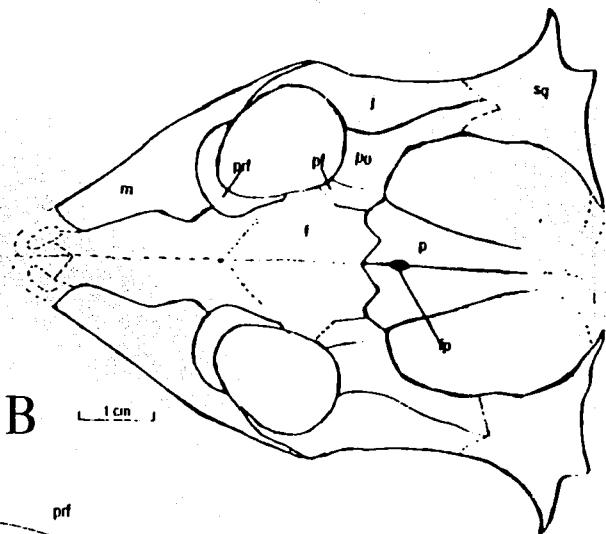
El dentario izquierdo está conservado en vista lateral en IGM 7442 (Figura 13B), en su parte lateral anterior sobresale un borde con forma triangular. En la primera mitad del dentario hay cuatro forámenes. En la parte media del dentario, posterior a la serie dental hay una curvatura pronunciada, de la cual emerge un proceso coronoides robusto.

El angular izquierdo se extiende a lo largo de la última cuarta parte de la longitud del dentario. En la parte anterior es delgado, ensanchándose hacia la parte posterior y haciendo contacto con el surangular en su punto máximo. En su parte posterior presenta una forma cóncava. El surangular izquierdo es alargado, y alto en su parte posterior. Sus bordes ventral y dorsal son cóncavos y su borde posterior redondeado. Este hueso se une al dentario a lo largo de su borde anterior y dos terceras parte de su borde ventral (Figura 14C). El articular tiene contacto con el angular y el surangular. Sus bordes están redondeados en la porción posterior. El proceso retroarticular es grande.

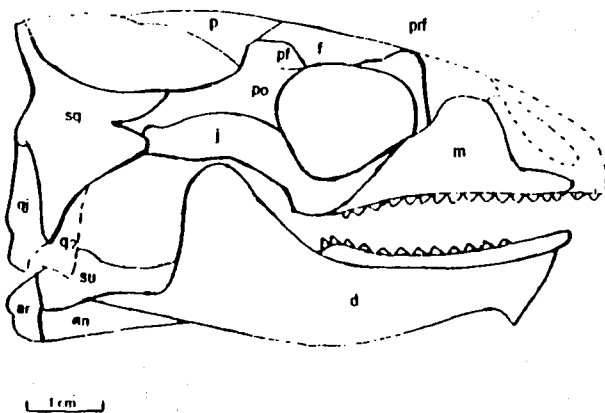
La información anterior obtenida a partir de la descripción de los cráneos de los ejemplares IGM 7442 y CT 5496-A, permitió realizar la reconstrucción total del cráneo de *Ankylosphenodon pachyostosis* (Figura 14).



A



B



C

TESIS CON
 FALTA DE ORIGEN

FIGURA 14. Reconstrucción del cráneo de *Ankylosphenodon pachyostoxus* (IGM 7442, CT 5496-A). A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista lateral; lista de abreviaturas al final del trabajo.

Incorporación de información nueva del postcráneo de *Ankylosphenodon pachyostosis*

La descripción del postcráneo fue presentada detalladamente en Reynoso (2000). Aquí sólo se completan aspectos desconocidos, utilizando los ejemplares IGM 7442 y CT 5496-A. El ejemplar IGM 7442 (Figura 15) sólo presenta algunas vértebras, algunas costillas y el miembro anterior izquierdo. El ejemplar CT 5496-A tiene el postcráneo casi completo, sólo faltando el miembro anterior izquierdo, el miembro posterior izquierdo, el radio derecho, la ulna derecha, y la mayoría de las vértebras caudales (Figura 16). Este es el único ejemplar que tiene las series de vértebras presacras completa y articulada. Las medidas de los ejemplares se presentan en el Cuadro 4.

Vértebras y costillas

El complejo atlas-axis se encuentra rodeado por la matriz rocosa en el ejemplar CT 5696-A, por lo tanto no se pudieron obtener detalles. Sin embargo, la conservación del ejemplar IGM 7442 muestra algunas características generales del atlas y del axis (Figura 13B).

El borde lateral interno y posterior del atlas se articulan en la parte anterior del axis. El axis tiene una base de forma triangular que se ensancha hacia la parte posterior. Se encuentra comprimido dorso-ventralmente por lo tanto no se pueden apreciar las características de la espina neural, pero, se puede observar que el canal neural tiene una forma circular.

Las vértebras presacras aumentan su tamaño progresivamente hasta llegar a la vértebra 16, a partir de la cual todas tienen el mismo tamaño. Las cigapófisis son muy gruesas. En las últimas vértebras de la región presacra se puede observar que las espinas neurales son poco pronunciadas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

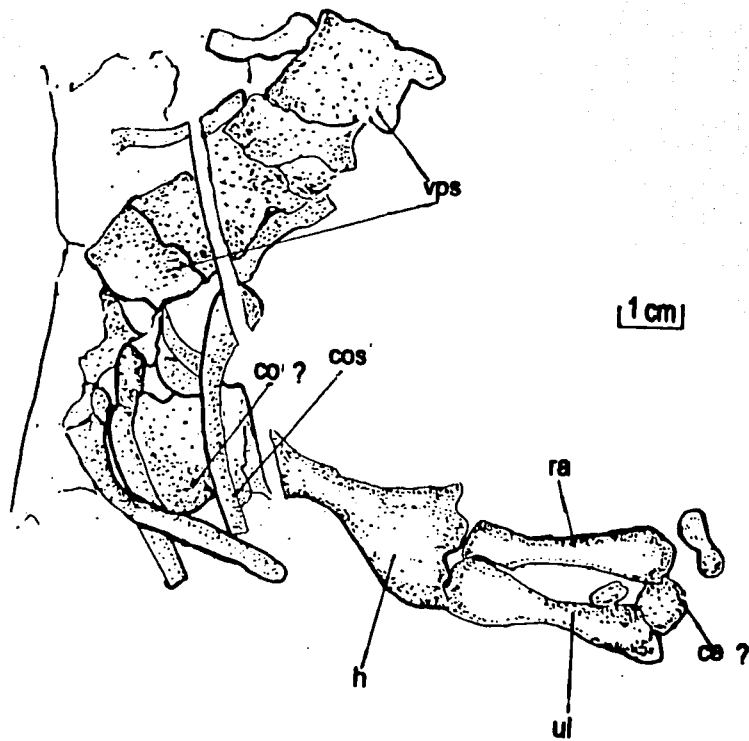


FIGURA 15. Detalle de la vista ventral del postcráneo de *Ankylosphenodon pachyostosus* fragmento preservado en IGM 7442, lista de abreviaturas al final del trabajo.

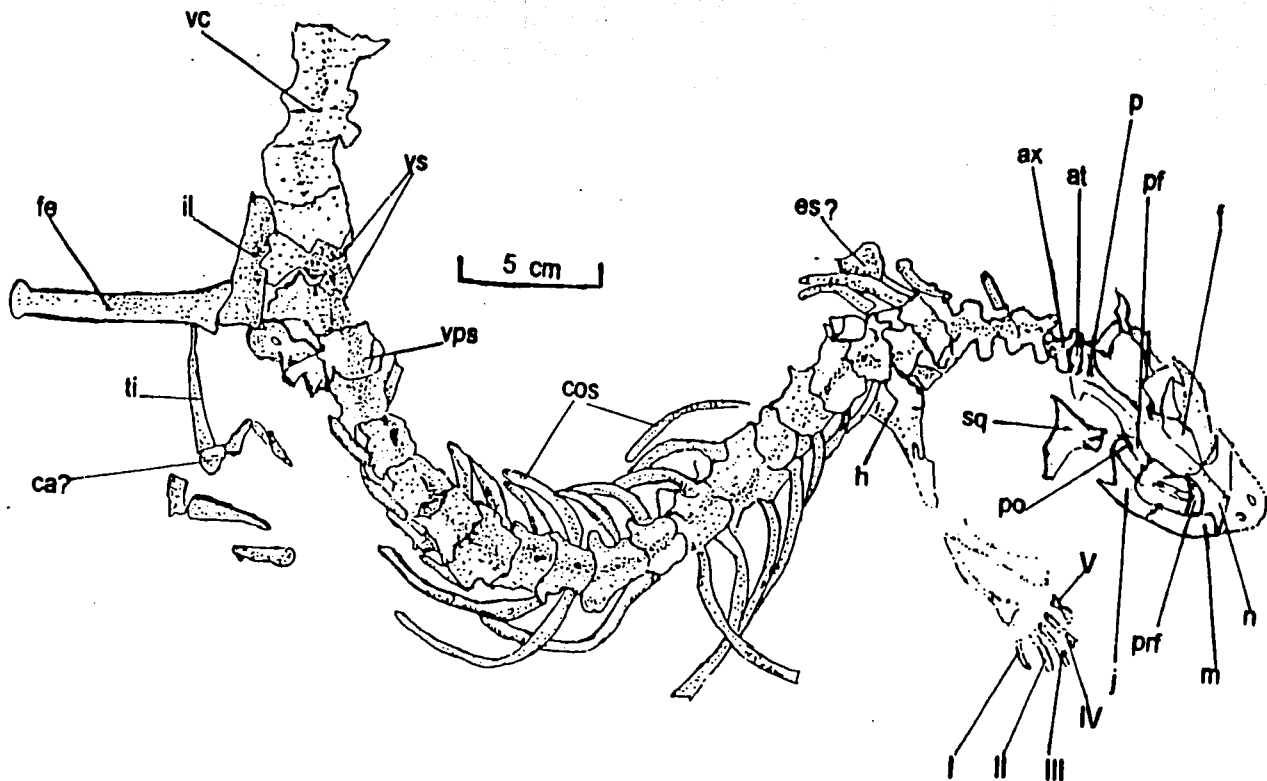


FIGURA 16. Ilustración de *Ankylosphenodon pachyostosus* (CT 5496-A). Ejemplar casi completo conservado en vista dorsal, lista de abreviaturas al final del trabajo.

Las vértebras sacras son gruesas. A pesar de que las vértebras se encuentran un poco comprimidas dorso-ventralmente se puede apreciar una espina neural poco pronunciada como en la mayoría de los esfenodontes. Sólo se conservaron cuatro vértebras caudales mal preservadas (Figura 15), por lo que las características de la cola siguen siendo inciertas.

CUADRO 4. Medidas del postcráneo de los ejemplares CT 5496-A y IGM 7442, (medidas en mm).

Ejemplar	Longitud de la región de la columna vertebral presacra	Longitud del húmero	Longitud de la ulna	Longitud del radio	Longitud del fémur	Longitud de la tibia
CT 5496-A	379.86	50.25	32.92	32.98	76.28	55
IGM 7442	----	59.39	39.55	40.59	----	---

Esqueleto apendicular

La escápula y el coracoides se encuentran separados. La escápula es grande disminuyendo su anchura anteroposteriormente y el coracoides tiene una forma triangular. La cintura pélvica sólo se encuentra conservada en el ejemplar CT 5496-A. El ilion está presente, el pubis se aprecia parcialmente y presenta un foramen y el isquion está cubierto por las vértebras y costillas sacras.

El húmero es muy ancho con el foramen ectoepicondilar pequeño en comparación con el de otros esfenodontes tales como *Planocephalosaurus*. El fémur es ancho en la parte

proximal y disminuye su grosor en la parte distal. Tiene sus bordes redondeados (Figura 15).

Con el ejemplar CT 5496-A se pudo precisar las proporciones del húmero y fémur con respecto a la columna vertebral presacra. Las medidas y proporciones de los huesos se presentan en el Cuadro 4. La proporción longitud del húmero/longitud de la columna vertebral presacra = 0.132 y la longitud del fémur/la longitud de la región presacra = 0.208. Las medidas y proporciones son muy semejantes a las encontradas por Reynoso (2000) quien estimó las proporciones longitud del húmero/longitud de la columna vertebral presacra = 0.133 y 0.132 y longitud del fémur/longitud de la región presacra = 0.202 y 0.203 con base en el holotipo y el ejemplar IGM 7443.

RESULTADOS DEL ANÁLISIS CLADISTA

Revisión de caracteres y taxones

La nueva información del cráneo de *Ankylosphenodon pachyostosus* permitió codificar 54 de los 56 caracteres que forman la matriz de datos utilizada en el análisis cladista (Cuadro 5 y Apéndice I). Dicha revisión también provocó el cambio en la codificación del carácter 37, tamaño del proceso retroarticular, que en *Ankylosphenodon pachyostosus* se consideraba reducido (Reynoso, 2000), siendo pronunciado. Los estados de los caracteres 5, 6, 19, 20 y 29 se modificaron (Cuadro 6) y se agregaron tres caracteres nuevos: 12, contribución del yugal al margen de la barra supratemporal; 13, anchura del proceso posterodorsal del yugal; y 23, forma de la fenestra supratemporal.

La correlación comparando el largo contra el alto de las mandíbulas de los esfenodontes incluidos en este trabajo, indicó que todos los esfenodontes presentan mandíbulas largas y angostas, incluyendo las de *Ankylosphenodon pachyostosus* y las de *Toxolophosaurus* que en trabajos anteriores se codificaban como mandíbulas profundas (Reynoso, 2000). Solamente la mandíbula de *Eilenodon* queda fuera de la línea de regresión (Cuadro 7 y Figura 17) pudiéndose codificar como una mandíbula alta. Este carácter, sin embargo, se convierte en autapomorfico para este taxón, por lo que el carácter fue excluido del análisis.

A partir de las medidas del CT 5496-A se corroboró la proporción de la longitud del húmero y fémur en relación con la longitud de la columna vertebral presacra (Cuadro 8). Las proporciones son semejantes a las encontradas por Reynoso (2000), por lo que la codificación del carácter 56 no se modificó, quedando para *Ankylosphenodon pachyostosus*

las proporciones del húmero y fémur con relación a la longitud de la columna vertebral presacra mostrando tendencia similar los saurios (Caracter 56 en el Apéndice I).

El número de taxones aumentó de 20 a 24, ya que se consideraron las cuatro especies de *Clevosaurus*: *C. hudsoni*, *C. bairdi*, *C. petilus* y *C. mcgilli*. El aumento en el número de taxones hizo necesario aplicar búsquedas heurísticas, pues la búsqueda "branch and bound" utilizada en el análisis de Reynoso (2000) solamente es adecuada en análisis con 20 taxones o menos (Kitching, 1992 b). *Opisthias* fue eliminado, debido a que carece de información.

CUADRO 5. Matriz de datos utilizada para realizar el análisis cladista de *Ankylosphenodon pachyostosis*. 0 representa el estado de carácter primitivo; 1, 2, 3, 4 representan estados de carácter derivados; ? representa un estado de carácter desconocido; -representa un carácter no aplicable; x es un carácter que puede tener el estado (0 & 1); v es un carácter que puede tener el estado (1 & 2).

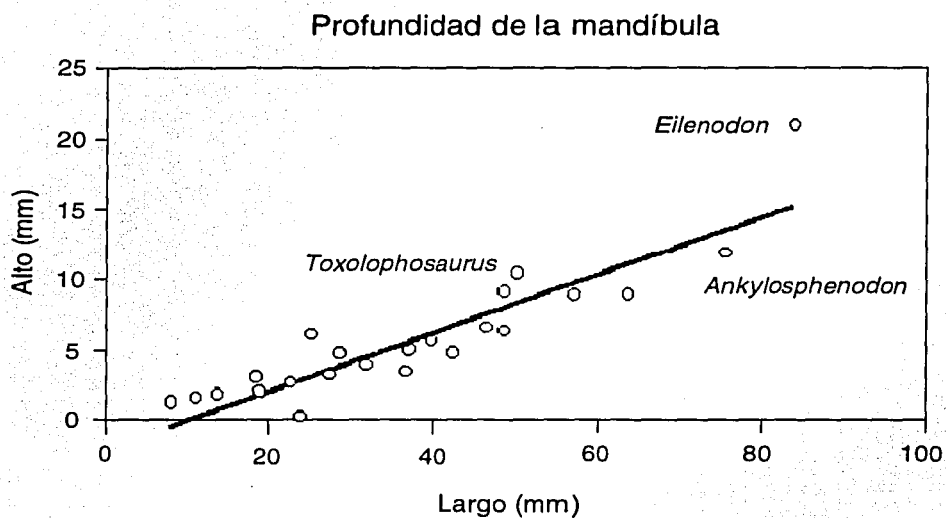
Taxón	1									2									3									4									5																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0																				
<i>Youngina</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Prolacerta</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0										
<i>Squamata</i>	0	v	0	v	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	x	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gephyrosaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diphydontosaurus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	x	x	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Planocephalosaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1										
<i>Polysphenodon</i>	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Brachyrhinodon</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>C. hudsoni</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0	0	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	v														
<i>C. bairdi</i>	2	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>C. petilus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	x	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1										
<i>C. mcgilli</i>	2	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1										
<i>Palaeopleurosaurus</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	1	0	1	0	1	1	0	2	0	0	1	0	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0	0	2	1	2	1	1	0	2	1	1	0	1	2	1	1	0	2										
<i>Homoeosaurus</i>	0	v	0	0	0	0	1	0	0	1	v	1	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	2	1	1	0	2	1	1	1	0	2										
<i>Kallimodon</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	2										
<i>Pamizinsaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0	2	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Ankylosphenodon</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1										
<i>Sapheosaurus</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	2	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1											
<i>Eilenodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Toxolophosaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Opisthias</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Zapatadon</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	2	1	2	0	1	0	1	1	0	0	2	0	0	2	0	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Cynosphonodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Sphenodon</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	0	1	0	1	0	1	0											

CUADRO 6. Caracteres de *Ankylosphenodon pachyostosis* que presentan modificaciones en sus estados, con relación a Reynoso (2000).

Número de carácter	Caracter	Estado	Reynoso (2000) consideró	Ahora se considera
5	Proceso postdorsal del premaxilar	1	Presente	Maxilar excluido de la parte externa del nasal
6	Proceso premaxilar del maxilar	0	Alargado	Extendido hasta la parte externa del nasal
15	Longitud del proceso postventral del yugal	2	No se había planteado	Ausente
19	Forma del margen posterior del parietal	0	Muy encorvado	Convexo
		1	Ligeramente encorvado	Una curva muy pronunciada
		2	Convexo	Casi plano
20	Posición del foramen parietal	0	Posterior al margen anterior de la fenestra supratemporal	Posterior a la parte media de la fenestra supratemporal
		1	Sobre o anterior al margen de la fenestra supratemporal	Posterior al margen anterior de la fenestra supratemporal
		2	Se había planteado dentro del estado 1	Anterior al margen anterior de la fenestra supratemporal
29	Forma de la región central del pterigoides	0	Corta	Delgada y angosta
		1	Larga	Corta y ancha

CUADRO 7. Proporciones de las mandíbulas de los esfenodontes incluidos en el análisis cladista. La profundidad se obtiene calculando el índice alto/largo de las mandíbulas.

Esfenodonte	Largo (mm)	Alto (mm)	Profundidad	Referencia
<i>Ankylosphenodon pachyostosis</i> 7442-IGM	76.4	11.7	0.153	Esta tesis
<i>Sapheosaurus thiollierei</i>	42.72	4.71	0.110	Cocude-Michel, 1963
<i>Eilenodon robustus</i>	83.86	20.8	0.248	Rasmussen y Callison, 1981
<i>Youngina</i>	48.51	6.26	0.129	Gow, 1975
<i>Prolacerta</i>	63.57	8.75	0.137	Gow, 1975
<i>Gephyrosaurus</i>	36.54	3.47	0.094	Evans, 1980
<i>Diphydontosaurus</i>	11.7	1.4	0.119	Whiteside, 1986
<i>Planocephalosaurus</i>	18.79	1.76	0.093	Fraser y Walkden, 1984
<i>Brachyrhinodon</i>	24.01	1.65	0.068	Fraser y Benton, 1989
<i>Clevosaurus hudsoni</i>	39.85	5.58	0.140	Fraser, 1988
<i>Clevosaurus bairdi</i>	25.17	4.98	0.197	Sues et al., 1994
<i>Clevosaurus petilus</i>	31.73	3.89	0.122	Wu, 1994
<i>Clevosaurus mcgilli</i>	18.59	3.04	0.163	Wu, 1994
<i>Clevosaurus mcgilli</i>	28.5	4.67	0.163	Wu, 1994
<i>Palaeopleurosaurus</i>	56.77	8.73	0.153	Carroll, 1985 a
<i>Homoeosaurus</i>	27.45	3.12	0.113	Cocude-Michel, 1963
<i>Kallimodon cerinesis</i>	36.96	4.81	0.130	Cocude-Michel, 1963
<i>Kallimodon pulchellus</i>	22.57	2.57	0.113	Cocude-Michel, 1963
<i>Pamizinsaurus</i>	13.46	1.52	0.112	Reynoso, 1997
<i>Toxolophosaurus</i>	48.47	9.02	0.186	Throckmorton et al., 1981
<i>Opisthias</i>	50.27	10.22	0.203	Gilmore, 1909
<i>Zapatadon</i>	7.8	1.14	0.146	Reynoso y Clark, 1998
<i>Cynosphenodon</i>	27.72	3.19	0.115	Reynoso, 1996
<i>Sphenodon</i>	46.7	6.4	0.137	Howes y Swinnerton., 1901



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

FIGURA 17. Correlación del largo contra el alto de las mandíbulas de los esfenodontes incluidos en el análisis. *Eilenodon* queda fuera de la línea de regresión, por que el carácter es autapomórfico para este taxón.

CUADRO 8. Proporciones entre los elementos del postcráneo.

Ejemplar	Longitud del húmero/ longitud de la región de la columna vertebral presacra	Longitud de la ulna/ longitud del húmero	Longitud del húmero/ longitud del fémur	Longitud de la tibia/ longitud del fémur	Longitud del fémur/ longitud de la región presacra
CT 5496A	0.132	0.659	0.658	0.712	0.208
IGM 7442	---	0.665	---	---	---

Análisis cladista

Se obtuvieron tres árboles igualmente cortos (longitud del árbol = 150, índice de consistencia = 0.540, índice de homoplasia = 0.520, índice de retención = 0.710 e índice de consistencia reescalada = 0.383). El árbol de consenso y su descripción se presenta en la Figura 18.

El análisis cladista sugiere que *Ankylosphenodon pachyostosis* es grupo hermano de *Sapheosaurus*. *Ankylosphenodon pachyostosis* se incluye en Rhynchocephalia con base en los siguientes caracteres no ambiguos: supratemporal ausente, poco contacto en la parte anterior del pterigoides y proceso posterior del dentario rebasando posteriormente al coronoides. DELTRAN presenta un caracter adicional: hileras de los dientes palatinos alargados. El caracter barra infratemporal arqueada que define a Rhynchocephalia no coincide, ya que *Ankylosphenodon pachyostosis* perdió la barra infratemporal por completo siendo el caracter no aplicable. El

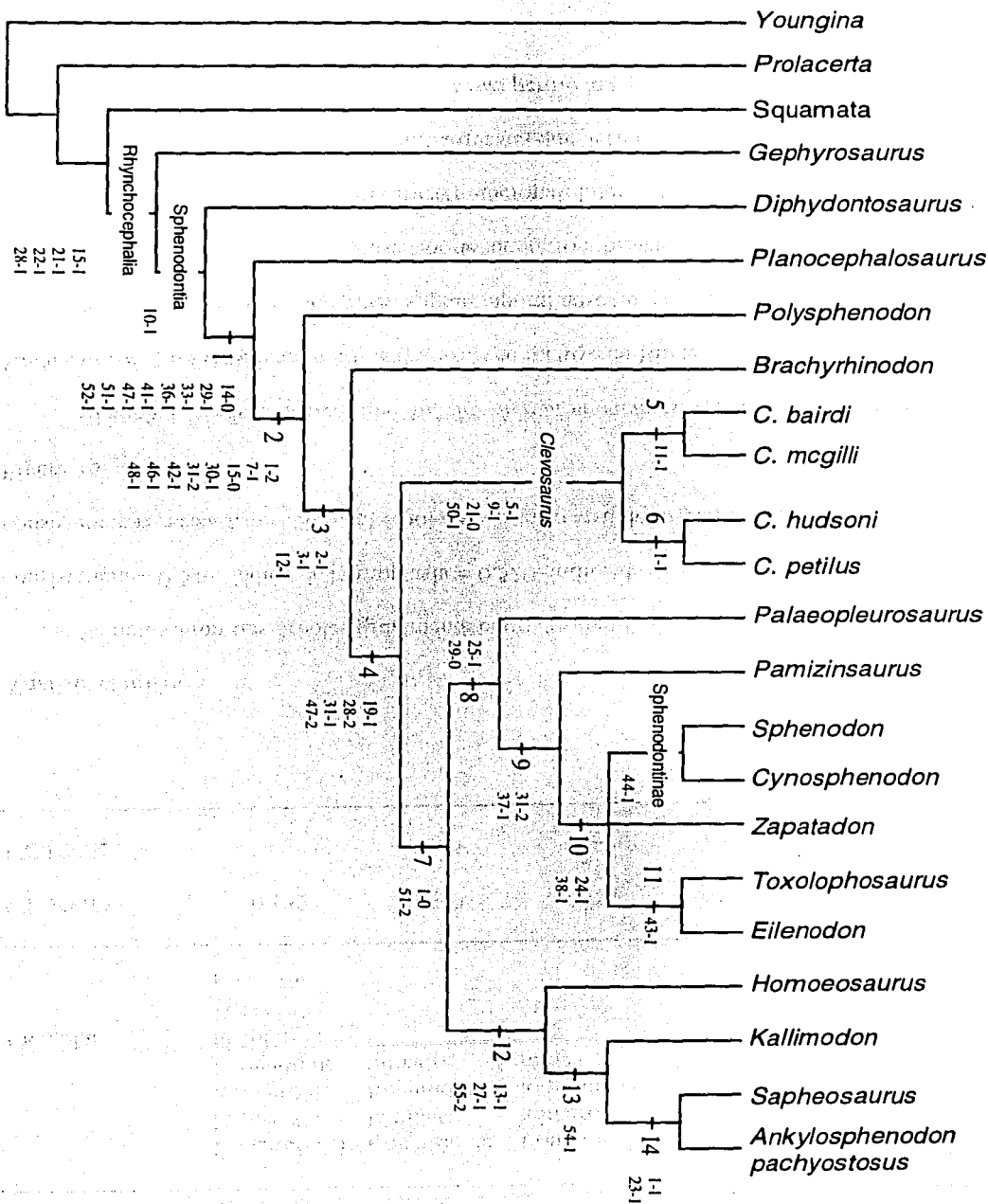


FIGURA 18. Consenso estricto del análisis cladista realizado con el programa PAUP 3.1.1. El resultado son tres árboles igualmente cortos (longitud del árbol = 150; índice de consistencia = 0.540; índice de homoplasia = 0.520; índice de retención = 0.710; índice de consistencia reescalada = 0.383). El árbol consenso indica una relación de grupo hermano entre *Ankylosphenodon pachyostosis* y *Sapheosaurus*. Descripción del árbol: caracteres no ambiguos que sostienen cada nodo del árbol consenso obtenido en este trabajo. **Rhynchocephalia:** 15, frontales fusionados; 21, supratemporal ausente; 22, barra infratemporal arqueada; 28, contacto ligero en la parte anterior del pterigoides; 35, proceso posterior del dentario rebasa al coronoides. **Sphenodontia:** 10, lacrimal ausente. **Nodo 1:** 14, proceso postventral del yugal toca el cuadrado; 29, región central del pterigoides corta y ancha; 33, sínfisis mandibular profunda; 36, proceso del coronoides delgado y alto; 41, dientes juveniles de la mandíbula y maxila presentes; 47, dientes maxilares con bordes pequeños; 51, dos hileras de dientes en el pterigoides; 52, dientes de la mandíbula con bordes y canales. **Nodo 2:** 1, longitud de la región anterorbital de menos de la cuarta parte de la longitud total del cráneo; 7, maxilar engrosado dorsoventralmente; 15, frontales separados; 30, pterigoides excluido de la fenestra suborbital; 31, apertura posterior de la vacuidad interpterigoidal cerrada con respecto a la vacuidad misma; 42, marcas del desgaste dejado por los dientes laterales y medios muy marcadas; 46, dientes premaxilares fusionados y una hilera de dientes palatinos; 48, una hilera de dientes palatinos. **Nodo 3:** 2, longitud de la órbita menos de la tercera parte de la longitud total del cráneo; 3, longitud de la fenestra supratemporal igual o mayor a la cuarta parte de la longitud total del cráneo; 12, yugal extendido hasta la mitad de la barra supratemporal. **Nodo 4:** 19, el margen posterior del parietal cóncavo con una curva muy pronunciada; 28, contacto amplio entre los pterigoides en la parte anterior; 31, apertura posterior de la vacuidad interpterigoidal igual que la vacuidad misma; 47, dientes maxilares con bordes medios grandes. **Clevosaurus:** 5, proceso postdorsal del premaxilar excluye al maxilar de la parte externa del nasal; 9, maxilar excluido de la fenestra suborbital; 21, supratemporal presente; 50, presencia de bordes y canales en algunos dientes del palatino. **Nodo 5:** 11, contacto entre el yugal y el prefrontal. **Nodo 6:** 1, proporción de la región anterorbital en relación con la longitud del cráneo entre una tercera y cuarta parte. **Nodo 7:** 1, longitud de la región anterorbital más de la tercera parte de la longitud total del cráneo; 51, una sola hilera de dientes en el pterigoides o dientes en el pterigoides ausentes. **Nodo 8:** 25, foramen del cuadrado y cuadratoyugal pequeño; 29, el cuadratoyugal grande y región central del pterigoides delgada y angosta. **Nodo 9:** 31, apertura de la vacuidad interpterigoidal más cerrada en relación con la vacuidad misma; 37, proceso retroarticular reducido. **Nodo 10:** 24, concha del cuadrado reducida; 38, mandíbula con movimiento propélico. **Sphenodontinae:** 44, dientes caniniformes presentes. **Nodo 11:** 43, dientes marginales expandidos mediolateralmente. **Nodo 12:** 13, ancho del proceso postrodorsal del yugal equivalente a la del postorbital; 27, parte posterior del palatino ancha; 55, isquion con un proceso posterior prominente. **Nodo 13:** 54, cigapófisis dorsal protuberante. **Nodo 14:** 1, longitud de la región anterorbital entre una tercera y una cuarta parte de la longitud total del cráneo; 23, fenestra supratemporal alargada anteroposteriormente.

caracter frontales fusionados, presenta su condición derivada frontales separados en *Ankylosphenodon pachyostosis*.

Un sólo caracter no ambiguo incluye a *Ankylosphenodon pachyostosis* en Sphenodontia: lacrimonasal ausente. DELTRAN muestra tres caracteres adicionales: foramen mandibular grande, dientes de reemplazo adicionándose en la parte posterior de la mandíbula y proceso posterior de la segunda vértebra sacra prominente. El caracter implantación dental parcialmente acrodonta que define este clado, presenta una condición derivada en *Ankylosphenodon pachyostosis* quien tiene dientes ankylotecodontos.

La inclusión en el Nodo 1 está sostenida por cuatro caracteres no ambiguos: región central del pterigoides corta y ancha, sínfisis mandibular ancha, proceso del coronoides delgado y alto. ACCTRAN agrega un caracter adicional: tres o menos dientes premaxilares, mientras que DELTRAN adiciona dos: reemplazo de dientes alternado y proceso posterior de la segunda vértebra sacra prominente. Hay tres caracteres que no coinciden para *Ankylosphenodon pachyostosis*: el proceso postventral del yugal no toca al cuadrado ya que la barra infratemporal se pierde de forma derivada; las hileras de dientes en el pterigoides también se pierden de forma derivada; y los borde y canales en los dientes de la mandíbula están ausentes, debido a que la dentición de *Ankylosphenodon pachyostosis* es muy especializada.

Ankylosphenodon pachyostosis está incluido en el Nodo 2 sostenido por cuatro caracteres no ambiguos: maxilar ensanchado dorsoventralmente, pterigoides excluido de la fenestra suborbital, marcas del desgaste dejado por los dientes laterales y medios muy marcadas y una hilera de dientes palatinos. ACCTRAN adiciona dos caracteres: la fenestra infratemporal con una cuarta parte de la longitud total del cráneo y proceso premaxilar del

maxilar excluido del nasal. Sin embargo, hay cinco caracteres de *Ankylosphenodon pachyostosis* que no son consistentes con el Nodo 2. Longitud de la región anterorbital de menos de la cuarta parte de la longitud total del cráneo, que en *Ankylosphenodon pachyostosis* presenta una reversión a la condición alargada; frontales separados, que en *Ankylosphenodon pachyostosis* los frontales fusionados son derivados; la vacuidad interpterigoidal cerrada posteriormente, *Ankylosphenodon pachyostosis* presenta la condición derivada apertura posteriores tan amplia como la vacuidad; y dientes premaxilares fusionados, incierto en *Ankylosphenodon pachyostosis*.

Ankylosphenodon pachyostosis está incluido en el Nodo 3 con base en dos caracteres no ambiguos: longitud de la órbita menos de la tercera parte de la longitud total del cráneo y longitud de la fenestra supratemporal igual o mayor a la cuarta parte de la longitud total del cráneo. El carácter proceso posterodorsal del yugal extendido hasta la mitad de la barra supratemporal no coincide, ya que en *Ankylosphenodon pachyostosis* se extiende hasta después de la mitad siendo la condición derivada.

Los caracteres no ambiguos que incluyen a *Ankylosphenodon pachyostosis* en el Nodo 4 son dos: el margen posterior del parietal con una curva muy pronunciada y la apertura de la vacuidad interpterigoidal tan amplia como la vacuidad. ACCTAN adiciona el carácter región interparietal más angosta que la interorbital. Los caracteres contacto amplio entre los pterigoides en la parte anterior y dientes maxilares con bordes medios grandes no coinciden ya que en *Ankylosphenodon pachyostosis* presentan los estados diferentes derivados poco contacto en la parte anterior de los pterigoides y los dientes maxilares no poseen canales debido a su especialización.

Ankylosphenodon pachyostosis se incluye en el Nodo 7 con base en un caracter no ambiguo: una sola hilera de dientes o dientes pterigoides ausentes. ACCTTRAN agrega el caracter foramen parietal posterior al margen anterior de la fenestra supratemporal. El caracter longitud de la región anterorbital más de la tercera parte de la longitud total del cráneo no coincide ya que *Ankylosphenodon pachyostosis* presenta una reversión a la longitud de la región anterorbital entre una cuarta y una tercera parte de la longitud total del cráneo.

Los caracteres no ambiguos que sostienen la inclusión de *Ankylosphenodon pachyostosis* en el Nodo 12 son dos: ancho del proceso posterodorsal del yugal equivalente al del postorbital e isquion con un proceso posterior prominente. El caracter: parte posterior del palatino ancha, no coincide ya que es desconocido para *Ankylosphenodon pachyostosis*.

La inclusión de *Ankylosphenodon pachyostosis* en el nodo 13 está sostenida por un sólo caracter no ambiguo: cigapófisis dorsal protuberante, además de un caracter que adiciona ACCTTRAN: límite posterior del maxilar casi excluyendo al yugal de la orbita, y tres que adiciona DELTRAN: región interparietal más angosta que la interorbital, cresta parietal presente y foramen parietal posterior al margen anterior de la fenestra supratemporal.

La relación de grupo hermano entre *Ankylosphenodon pachyostosis* y *Sapheosaurus* (Nodo 14) está sostenida por dos caracteres no ambiguos: longitud de la región anterorbital entre una tercera y una cuarta parte de la longitud total del cráneo y fenestra supratemporal alargada anteroposteriormente. ACCTTRAN adiciona siete caracteres: pterigoides incluido en la fenestra suborbital, mandíbula con movimiento propélico, dientes ankylotecodontos, dientes juveniles de la mandíbula y de la maxila ausentes, dientes marginales expandidos

transversalmente, dientes maxilares y mandibulares sin bordes ni canales. La ubicación de estos caracteres con ACCTAN en este nodo se debe a que se codificaron como ausentes o no aplicables en *Sapheosaurus*, siendo desplazados hacia abajo del árbol por la transformación acelerada. DELTRAN sólo adiciona un caracter: parte posterior del maxilar largo.

Los caracteres únicos para *Ankylosphenodon pachyostosis* son: longitud de la fenestra infratemporal menos de una cuarta parte de la longitud total del cráneo, el maxilar excluido de la parte externa del nasal, proceso premaxilar del maxilar pequeño, proceso postventral del yugal ausente, yugal extendido hasta después de la mitad de la barra supratemporal (señalado como ACCTAN y DELTAN simultáneamente) y poco contacto en la parte anterior de los pterigoides. DELTRAN presenta siete caracteres más: pterigoides incluido en la fenestra suborbital, mandíbula con movimiento propélico, dientes ankylotecodontos, dientes juveniles de la mandíbula y de la maxila ausentes, dientes marginales planos transversalmente, dientes maxilares y mandibulares sin bordes ni canales.

DISCUSIÓN

Reynoso (2000) en un análisis cladista reportó que las relaciones filogenéticas de *Ankylosphenodon pachyostosis* eran inciertas. Mientras que las características morfológicas eran parecidas a *Sapheosaurus*, el resultado cladista indicó relaciones de grupo hermano con *Eilenodon* y *Toxolophosaurus*.

El análisis cladista aquí presentado se realizó con nueva evidencia, y generó una hipótesis filogenética que propone que *Ankylosphenodon pachyostosis* es grupo hermano de *Sapheosaurus*. De las dos sinapomorfías no ambiguas que sostienen esta relación, la proporción de la región anteorbital en relación con el cráneo, era un carácter desconocido para Reynoso (2000), mientras que la forma de la fenestra supratemporal no se había considerado.

Los resultados aquí expuestos descartan que *Ankylosphenodon pachyostosis* sea grupo hermano de *Toxolophosaurus* y *Eilenodon* (Reynoso, 2000). El análisis de caracteres y la modificación algunos de ellos ponderó los resultados. Así, el proceso retroarticular antes considerado reducido, una sinapomorfía que sostenía esta hipótesis, es certeramente pronunciado; mientras que el carácter de profundidad de la mandíbula fue eliminado por haberse encontrado que no es informativo. El movimiento propélico de la mandíbula que anteriormente se interpretó como una sinapomorfía entre *Ankylosphenodon pachyostosis*, *Toxolophosaurus*, y *Eilenodon*, con el nuevo análisis se define como una homoplasia.

El árbol resultante muestra resolución casi completa a diferencia del presentado por Reynoso (2000) a quien se le colapsó al incluir a *Ankylosphenodon pachyostosis* en el análisis.

En el árbol, *Gephyrosaurus*, *Diphydontosaurus* y *Planocephalosaurus* mantienen la misma posición que se había presentado en la mayoría de análisis anteriores (Whiteside, 1986; Evans, 1988; Wu, 1994; Reynoso, 1996; 1997), pero es diferente con respecto a Reynoso y Clark (1998) y Reynoso (2000), ya que en estos dos últimos trabajos esta relación no estaba resuelta (Figuras 2, 3, 6, 7, 8, 9 y 10).

Polysphenodon y *Brachyrhinodon* en el análisis de Reynoso (1996) y Reynoso y Clark (1998), presentaron una relación de grupo hermano con *Clevosaurus*, en cambio ahora tiene una posición basal con respecto a *Clevosaurus*, *Palaeopleurosaurus*, *Pamizinsaurus*, *Sphenodon*, *Cynosphenodon*, *Zapatadon*, *Toxolophosaurus*, *Eilenodon*, *Homoeosaurus*, *Kallimodon*, *Sapheosaurus* y *Ankylosphenodon pachyostosis*.

Palaeopleurosaurus es el clado que sufrió la más grande modificación en cuanto a su posición filogenética, ubicándose en la base de *Pamizinsaurus*. Fraser y Benton (1989) sugirieron que *Palaeopleurosaurus* tiene una relación de grupo hermano con *Sphenodon* y *Clevosaurus*, mientras en otros análisis (Wu, 1994; Reynoso, 1996; 1997; Reynoso y Clark, 1998) lo ubicaron arriba de *Gephyrosaurus*, *Diphydontosaurus* y *Planocephalosaurus*, con una posición basal con respecto a *Polysphenodon* y *Brachyrhinodon*.

La relación entre *Sphenodon*, *Cynosphenodon*, *Zapatadon*, *Toxolophosaurus* y *Eilenodon* se mantiene igual a la propuesta obtenida en el análisis de Reynoso y Clark (1998). *Sapheosaurus* antes se ubicaba como grupo hermano de este clado, pero ahora esta posición está ocupada por *Pamizinsaurus*.

Homoeosaurus, *Kallimodon* y *Sapheosaurus* tenían una posición basal con respecto a *Pamizinsaurus*, *Eilenodon*, *Toxolophosaurus*, *Cynosphenodon* y *Sphenodon* (Reynoso,

1997) y ahora los tres géneros están en la base de *Ankylosphenodon pachyostosis*, formando un grupo monofilético.

CONCLUSIONES

Las combinación única de caracteres craneales observadas en *Ankylosphenodon pachyostosis* son la región postorbital muy grande, longitud de la fenestra infratemporal equivalente a menos de una cuarta parte de la longitud total del cráneo, el maxilar excluido de la parte externa del nasal, proceso premaxilar del maxilar pequeño, sutura entre los huesos frontales y parietales en forma de zig-zag, sin proceso postventral del yugal y por lo tanto sin barra infratemporal, proceso posterodorsal del yugal extendido hasta después de la mitad de la barra supratemporal, escamoso muy amplio formando casi toda la barra supratemporal, poco contacto en la parte anterior de los pterigoides, pterigoides incluido en la fenestra suborbital, mandíbula con movimiento propélico, dientes ankylotecodontos planos transversalmente en empalizada y sin regionalización dentaria, un solo diente palatino muy largo paralelo a los maxilares.

El nuevo análisis cladista generó una hipótesis filogenética que propone una relación de grupo hermano entre *Ankylosphenodon pachyostosis* y *Sapheosaurus*, sostenida por dos caracteres no ambiguos: la longitud de la región anterorbital con una proporción entre una tercera a una cuarta parte de la longitud total del cráneo y la forma de la fenestra supratemporal alargada anteroposteriormente.

A partir de este análisis se descarta que *Ankylosphenodon pachyostosis* sea grupo hermano de *Toxolophosaurus* y *Eilenodon*. Nueva evidencia demostró que el proceso retroarticular no es corto sino prominente. El movimiento propélico de la mandíbula que anteriormente era considerado sinapomorfía, con el nuevo análisis se interpreta como una homoplasia, mientras que el carácter de profundidad de la mandíbula fue eliminado por

haberse encontrado que no es informativo, siendo la mandíbula alta y corta un carácter autapomórfico para *Eilenodon*.

El árbol resultante mostró considerables cambios a hipótesis anteriores *Gephyrosaurus*, *Diphydontosaurus*, *Planocephalosaurus*, *Polysphenodon* y *Brachyrhinodon* sucesivamente tienen una posición basal en el árbol. *Palaeopleurosaurus* se ubica en la base de *Pamizinsaurus*, que a su vez es grupo hermano de *Sphenodon*, *Cynosphenodon*, *Zapatadon*, *Toxolophosaurus* y *Eilenodon*. Este clado es a su vez grupo hermano de *Homoeosaurus*, *Kallimodon*, *Sapheosaurus* y *Ankylosphenodon pachyostosis*, mientras que *Clevosaurus* se encuentra como grupo hermano de todos los anteriores.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahmad, D. 1993. Un sphenodontien du Jurassique Superior de Cerin (France) et la question des "sapheosaures" (Diapsida, Sphenodontia. Tesis de Maestría. Universidad de París VII, 28 p.
- Alencáster, G. 1973. Una nueva especie de *Toucasia* en el Cretácico Medio de los Estados de Oaxaca y Puebla: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana 36:4-20.
- Alvarado-Ortega, J. 1998. Descripción preliminar de un género nuevo de ichthyodectiforme (Neopterygii: Teleostei) de la Cantera Tlayúa (Cretácico temprano), en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 88 p.
- Brooks, D. R., y D. A. McLennan. 1991. Phylogeny, ecology and behavior. The University of Chicago Press, Chicago, 434 p.
- Buitrón-Sánchez, B.E. y Malpica-Cruz, R. 1987. Tepexi de Rodríguez, Puebla, una localidad fosilífera famosa de México: México, Sociedad Mexicana de Paleontología, Congreso Nacional de Paleontología, Libreto-guía de la excursión, 1-24 p.
- Carroll, R. 1985a. A pleurosaur from the Lower Jurassic and the taxonomic position of the Sphenodontida. *Paleontographica*, Abteilung A, 189:1-28.
- Carroll, R. 1985b. Evolutionary constraints in aquatic diapsid reptiles. *Special Papers in Paleontology*, 33:145-155.
- Carroll, R., y R. Wild. 1994. Marine members of the Sphenodontia. P. 70-83, en N. Fraser y H-D. Sues (eds.), *The Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*.

Cambridge University Press, Cambridge and New York.

- Cocude-Michel, M. 1963. Les rhynchocéphales et les sauriens des calcaires lithographiques (Jurassique supérieur) d'Europe occidentale. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle*, Lyon 7:1-187.
- Daugherty, C.H., Cree, A., Hay, y J. M., Thompson, M. B. 1990. Neglected taxonomy and continuing extinction of tuatara (*Sphenodon*). *Nature*, 347:177-179.
- Espinosa-Arrubarrena, L., y S. Appelgate. 1996. A paleoecological model of the vertebrate bearing beds in the Tlayua Quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. P. 539-550, en: G. Arratia y G. Viohl (eds.), *Mesozoic Fish Systematics and Paleocology*. Verlag, München, Germany.
- Evans, S.E. 1980. The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 70:203-264.
- Evans, S. E. 1981. The postcranial skeleton of the Lower Jurassic eosuchian *Gephyrosaurus bridensis*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 73:81-116.
- Evans, S. E. 1988. The early history and relationship of the Diapsida. P. 221-260, en M. J. Benton (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volumen 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Clarendon Press, Oxford.
- Evans, S. E. 1992. A sphenodontian (Reptilia: Lepidosauria) from Middle Jurassic of England. *Neues Jaorbuch Für Geologische und Paläontologische*, 8: 449-457.
- Evans, S. E., y J. Barbadillo. 1997. Early Cretaceous lizards from Las Hoyas, Spain. *Zoological Journal of the Linnean society*, 119: 23-49.
- Evans, S. E. y D. Sigogneau-Rossell. 1997. New sphenodontians (Diapsida: Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Early Cretaceous of North Africa. *Journal of Vertebrate*

Paleontology, 17:45-51.

Farris, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 19:83-92.

Fabre, J. 1973. Un squelette d' *Homoeosaurus* aff. *Solihofensis* (Rhynchocephalia) du Portlandien du Petit Plan Canjuers (Var). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 276:1139-1142.

Fabre, J. 1974. Un squelette de *Pleurosaurus ginsburgi* nov. sp. (Rhynchocephalia) du Portlandien du Petit Plan Canjuers (Var). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris. Serie D* 278:2417-2420.

Fraser, N. C. 1982. A new Rhynchocephalian from the British Upper Trias. *Palaeontology*, 25:709-725.

Fraser, N. C. 1986. New Triassic sphenodontids from south west England and review of their classifications. *Paleontology*, 29:165-186.

Fraser, N.C. 1988. The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontida). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 321:125-178.

Fraser, N. C., y M. J. Benton. 1989. The Triassic reptiles *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon* and their relationships of sphenodontids. *Zoological Journal of Linnean Society*, 96:413-445.

Fraser, N. C., y G. M. Walkden. 1984. The postcranial skeleton of the Upper Triassic sphenodontid *Planocephalosaurus robinsonae*. *Paleontology*, 27:575-595.

Gauthier, J. A., R. Estes, y K. D. Queiroz. 1988. A phylogenetic análisis of Lepidosauromorpha, P. 15-98, en R. Estes y G. Pregill (eds), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford University Press. Standford.

- Gilmore, C. 1909. A new rhychocephalian reptile from the Jurassic of Wyoming, with notes on the fauna of Quarry. *Proceedings of the National Museum*, 37:35-42.
- Gow, C. E. 1975. The morphology and relationships of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington. *Paleontologia Africana*, 18:89-101.
- Günther, A. 1867. Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus*, Owen). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 157:596-629.
- Hoffstetter, R. 1955. Rhynchocephales. P 556-576, en J. Piveteau, (ed.), *Traité de Paléontologie*, vol. 5. Masson et Cie, Paris.
- Howes, G. B., y H. H. Swinnerton. 1901. On the development of the skeleton of the tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the egg, hatching, and on the hatched young. *Transactions of the Zoological Society of London*, 16:1-74.
- Kequin, G. S, Evans, J, Quing, M, Norell, y J. Shu. 2000. An exceptional fossil material of semi-aquatic reptile from China: The resolution of an enigma. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20:417-421.
- Kitching, I.J. 1992a. The determination of character polarity. P 22-43, en P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D.M. Williams (eds.), *Cladistics; A Practical Course in Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- Kitching, I.J. 1992b. Tree-building techniques. P 44-8, en P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D.M. Williams (eds.), *Cladistics; A Practical Course in Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- Kluge, A. G. y J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18:1-32.
- Maddison, W. P., M. J. Donoghue y D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and

- parsimony. *Systematic Zoology*, 33:83-103.
- Maisey, J. G. 1991. *Santana Fossils, an illustrated atlas*, T.F.H. Publications Inc. Neptune City, New Jersey. 459 p.
- Mayden, R. L., y E. O. Wiley. 1992. The fundamentals of phylogenetic systematics. P 114-185, en R. L. Mayden (ed), *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes*. Stanford University Press.
- Olson, E. 1960. A trilophosaurid reptile from the Kootenai Formation (Lower Cretaceous). *Journal of Paleontology*, 34:551-555.
- Pantoja-Alor, J., V. Malpica-Cruz, y G. Galguera-Rosas. 1988. Geología de los alrededores de la Cantera de Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Tercer Simposium de Geología Regional de México, Memoria, 61-69 p.
- Pantoja-Alor, J. 1992. Geología y paleoambientes de la Cantera de Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 9:156-169.
- Rasmussen, T. E. y G. Callison. 1981. A new herbivorous sphenodontid (Rhynchocephalia: Reptilia) from the Jurassic of Colorado. *Journal of Paleontology*, 55:1109-1116.
- Renesto, S. 1995. A sphenodontid from the Norian (Late Triassic) of Lombardy (northern Italy): a preliminary note. *Modern Geology*, 20:149-158.
- Reynoso, V-H. 1992. Descripción de los esfenodontes (Sphenodontia: Reptilia) de la Fauna del Cañon del Huizachal (Jurásico temprano-medio), Tamaulipas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 86 p
- Reynoso, V-H. 1996. A Middle Jurassic *Sphenodon*-like sphenodontian (Diapsida:

- Lepidosauria) from Huizachal Canyon, Tamaulipas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16:210-221.
- Reynoso, V-H: 1997. A "beaded" sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17:52-59.
- Reynoso, V-H. y J. M. Clark: 1998. A dwarf sphenodontian from the Jurassic La Boca Formation of Tamaulipas, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18:333-339.
- Reynoso, V- H. 2000. An unusual aquatic Sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua Formation (Albian), Central Mexico. *Journal of Paleontology*, 74:133-148.
- Reynoso, V. H. , Cabral P. y J. Clark: 2000. The reptiles of the Tlayua Formation. P 106-111, en O. Caranza, (ed) *Guide Book of the Field Trips. Society of Vertebrate Paleontology, Mexico 2000.*
- Rich, T.H.V, R. E. Molinar y P. V. Rich: 1983. Fossil vertebrates from the Late Jurassic or Early Cretaceous Kirkwood Formation, Algoa Basin, Southern Africa. *Transaction of the Geological Society of Africa*, 86:281-291.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago. 772 p.
- Seibertz, E, y B. E. Buitrón: 1987. Investigaciones paleontológicas y su aplicación bioestratigráfica de los neohibolites de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Albiano, Cretácico medio, México). P 87 en Barbarín-Castillo, J. M., Gursky, H. J., y Meiburg, Peter, (eds.), *El Cretácico de México y América Central*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Actas de la Facultad de Ciencias de la Tierra, Volumen 2, Simposio Internacional, Linares.
- Siebert, D. 1992. Tree statistics; trees and confidence; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. P. 72-88, en P.

- L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D.M. Williams (eds.), *Cladistics; A Practical Course in Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha reexamined. *Systematic Zoology*, 37:245- 253.
- Sues, H-D., N. H. Shubin y P. E. Olsen. 1994. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the McCoy Brook Formation (Lower Jurassic) of Nova Scotia, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14:327-340.
- Swofford, D. L. 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1. Computer program distributed by The Illinois Natural History Survey, Champaign.
- Throckmorton, G.S., J.A. Hopson y P. Parks. 1981. A redescription of *Toxolophosaurus claudi* Olson, a Lower Cretaceous herbivorous sphenodontid reptile. *Journal of Paleontology*, 55:586-597.
- Whiteside, D.I. 1986. The head skeleton of the rhaetian sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. and the modernizing of living fossil. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 312:379-430.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk. 1991. *The Compleat Cladist. A primer of Phylogenetic Procedures*. The University of Kansas Museum of Natural History, Special Publication 19. 158 p.
- Williston, S. W. 1925. *The osteology of reptiles*. Cambridge. 300 p.
- Wu, X. 1994. Late Triassic - Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the Sphenodontia. P. 39-69, en N. C. Fraser y H-D Sues. (eds.). *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. University of Cambridge Press.

APÉNDICE I: Caracteres y sus estados

Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis cladista de *Ankylosphenodon pachyostosus*. El número entre paréntesis corresponde al número de carácter usado por Reynoso (2000).

1 (1). Proporción de la región anteorbital en relación con la longitud total del cráneo: (0), más de una tercera parte (0), entre una cuarta parte y una tercera parte (1), menos de una cuarta parte (2).

2 (49). Proporción de la orbita en relación con la longitud total del cráneo: una tercer parte o más (0), menos de una tercera parte (1).

3 (2). Proporción de la fenestra supratemporal en relación con la longitud total del cráneo: menos de una cuarta parte (0), una cuarta parte o más (1).

4 (3). Proporción de la fenestra infratemporal en relación con la longitud total del cráneo: una cuarta parte o menos (0), más de una cuarta parte (1).

5 (43 modificado). Proceso postdorsal del premaxilar: ausente (0), el maxilar queda excluido de la parte externa del nasal (1).

6 (4 modificado). Proceso premaxilar del maxilar: extendido hasta la parte externa del nasal (0), pequeño o ausente (1).

7 (5). Forma del maxilar hacia la parte posterior: se vuelve angosta hacia delante (0), se engrosa dorsoventralmente (1).

8 (7 cambio la redacción). Límite de la parte posterior del maxilar: extendido hasta la mitad de la orbita (0), casi excluye al yugal de la orbita (1).

9 (46). Proporción de la maxila en relación con la fenestra suborbital: el maxilar está incluido en la fenestra suborbital (0), el maxilar queda excluido de la fenestra suborbital (1).

- 10 (6). Lacrimal: presente (0), ausente (1).
- 11 (44). Contacto entre el prefrontal y el yugal: ausente (0), un contacto entre los huesos o se encuentran muy cercanos (1).
- 12 . Contribución del yugal al margen de la barra supratemporal: el yugal se encuentra excluido de la barra supratemporal por el escamoso (0), el yugal llega hasta la mitad de la barra supratemporal (1), el yugal se extiende después de mitad de la barra supratemporal (2).
13. Anchura del proceso posterodorsal del yugal: angosto (0), tan ancho como el postorbital (1).
- 14 (15 modificado). Longitud del proceso postventral del yugal: llega hasta el cuadrado (0), finaliza sin tocar el cuadrado (1), ausente (2).
- 15 (8). Relación entre los frontales: separados (0), fusionados (1).
- 16 (9). Relación entre los parietales: separados (0), fusionados (1).
- 17 (10). Proporción de la región interparietal en relación con la amplitud de la región interorbital: la región interparietal es más ancha que la interorbital (0), la región interparietal es más angosta que la interorbital (1).
- 18 (11). Cresta parietal: ausente (0), presente (1).
- 19 (12 modificado). Forma del margen posterior del parietal: convexo (0), cóncavo con una curva muy pronunciada (1), casi recto (2).
- 20 (13 modificado). Posición del foramen parietal: posterior a la parte media de la fenestra supratemporal (0), posterior al margen anterior de la fenestra supratemporal (1), anterior al margen anterior de la fenestra supratemporal (2).
- 21 (45). Supratemporal: presente (0), ausente (1).

- 22 (14). Forma y posición de la barra infratemporal: alineada con los dientes maxilares (0), arqueada (1).
- 23 . Forma de la fenestra supratemporal: redonda (0), alargada anteroposteriormente (1).
- 24 (50). Tamaño de la concha del cuadrado y cuadratoyugal: pronunciada (0), reducida (1).
- 25 (51). Tamaño del foramen del cuadrado y cuadratoyugal: pequeño (0), grande (1).
- 26 (52). Posición del foramen del cuadrado: entre el cuadrado y el cuadratoyugal (0), en el cuadrado (1).
- 27 (16). Forma de la parte posterior del palatino: se vuelve más angosta hacia la parte posterior (0), llega a ser relativamente más ancha (1).
- 28 (48). Contacto de los huesos pterigoides en la parte anterior: no hay contacto (0), hay contacto ligero (1), contacto amplio (2).
- 29 (17 modificado). Forma de la región central del pterigoides: delgada y angosta (0), corta y ancha (1).
- 30 (18). La relación del pterigoides con la fenestra suborbital: el pterigoides está incluido en la fenestra suborbital (0), el pterigoides está excluido de la fenestra suborbital (1).
- 31 (47). Apertura posterior de la vacuidad interpterigoidal: apertura más abierta que la vacuidad misma (0), apertura igual que la vacuidad (1), apertura cerrada en relación con la vacuidad (2).
- 32 (20). Profundidad de la mandíbula: delgada y larga (0), gruesa y ancha (1).
- 33 (21). Sínfisis mandibular: delgada (0), profunda (1).
- 34 (22). Tamaño del foramen mandibular: pequeño o ausente (0), grande (1).
- 35 (23). Límite del proceso posterior del dentario: termina antes del coronoides (0), termina después del coronoides (1).

- 36 (24). Tamaño del proceso coronoides: grueso y corto (0), delgado y alto (1).
- 37 (25). Tamaño del proceso retroarticular: pronunciado (0), reducido (1).
- 38 (19). Tipo de movimiento presentado por la mandíbula: ortal (0), propélico (1).
- 39 (26). Tipo de implantación dental: pleurodonta (0), parcialmente acrodonta (1), totalmente acrodonta (2), tecodonta (3), ankylotecodonta (4).
- 40 (27). Tipo de remplazo de los dientes: alternado (0), adicionándose en la maxila (1).
- 41 (30). Características de los dientes juveniles de la mandíbula y de la maxila: ausentes (0), presentes (1).
- 42 (28). Marcas de desgaste dejadas por los dientes laterales y medios: ausentes o ligeras (0), muy marcadas (1).
- 43 (29). Dientes marginales: con la misma longitud (0), expandidos mediolateralmente (1), planos transversalmente (2).
- 44 (31). Dientes caniniformes: ausentes (0), presente (1).
- 45 (32). Número de dientes premaxilares: más de siete (0), de cuatro a siete dientes (1), tres o menos (2).
- 46 (33). Estructura de los dientes premaxilares: separada (0), fusionada (1).
- 47 (34). Forma de los dientes maxilares: simples (0), con bordes medios pequeños (1), con canales medios grandes (2).
- 48 (36). Número de hileras de dientes palatinos: más de una (0), una (1).
- 49 (35). Tamaño de las hileras de los dientes palatinos: pequeñas (0), grandes (1).
- 50 (37). Presencia de los bordes y canales de los dientes palatinos: ausentes (0), presentes en algunos dientes (1).

- 51 (38). Número de hileras de dientes en los pterigoides: tres o más hileras (0), dos hileras (1), una hilera o ausentes (2).
- 52 (39). Bordes y canales de los dientes de la mandíbula: ausentes (0), presentes (mínimo uno) (1).
- 53 (40). Proceso posterior de la segunda vértebra sacra: pequeño (0), prominente (1), ausente (2).
- 54 (53). Forma de la cigapófisis dorsal: planas (0), protuberantes (1).
- 55 (41). Isquion: parte posterior ininterrumpida (0), tubérculos en la parte posterior (1), proceso posterior prominente (2).
- 56 (42). Proporción del húmero y fémur en relación con la presencia de las vértebras: tendencia a parecerse a los sapheosauros (0), tendencia a parecerse a los homoeosauros (1), tendencia a parecerse a los pleurosauros (2).

APÉNDICE II : Análisis y resultados

Análisis y resultados. La matriz de datos tuvo 26 taxones y 56 caracteres. Los caracteres no se ordenaron. *Youngina*, *Prolacerta* y *Squamata* fueron los grupos externos. Los caracteres multiestado se interpretaron como polimorfismos, los árboles no se enraizaron y se ocupó una búsqueda heurística con secuencia de adición al azar y 100 repeticiones.

Se obtuvieron tres árboles cortos, longitud del árbol = 150, índice de consistencia = 0.540, índice de homoplasia = 0.520, índice de retención = 0.710, índice de consistencia reescalada = 0.383.

Lista de apomorfías interpretadas por ACCTTRAN (los caracteres marcados con asterisco son ambiguos. Nodos correspondientes a la figura 18.

Rhynchocephalia: 15, 21, 22, 28, 35.

Sphenodontia: 10, 34*, 39*, 40*, 45*, 53*.

Nodo 1: 14(0), 29, 33, 36, 41, 45(2)*, 47, 51, 52.

Nodo 2: 1(2), 4*, 6*, 7, 15(0), 30, 31(2), 39(2)*, 42, 46, 48.

Nodo 3: 2, 3, 12.

Nodo 4: 17*, 19, 28(2), 31, 47(2).

Nodo *Clevosaurus*: 5, 9, 21(0), 50.

Nodo 5: 11, 14*, 26*.

Nodo 6: 1.

Nodo 7: 1(0), 4(0)*, 6(0)*, 18*, 20*, 51(2).

Nodo 8: 7(0)*, 16*, 25, 29(0), 30(0)*.

Nodo 9: 1*, 4*, 31(2), 37, 47*, 50*, 53(2)*.

Nodo 10: 24, 38.

Nodo Sphenodontinae: 7*, 8*, 16(0)*, 27*, 30*, 44.

Nodo 11: 43.

Nodo: 12, 13, 27, 55(2).

Nodo 13: 8*, 12(0)*, 54.

Nodo: 14: 1, 23, 30(0)*, 38*, 39(4)*, 41(0)*, 43(2)*, 47(0)*, 52(0)*.

Ankylosphenodon pachyostosis: 4, 5, 6, 12(2)*, 14(2), 28.

Sapheosaurus: 31(0).

Kallimodon: 19(2).

Homoeosaurus: 3(0), 17(0)*, 18(0)*, 20(2)*, 37, 56.

Zapatadon: 2(0), 3(0), 11, 20(2)*, 21(0).

Pamizinsaurus: 5.

Palaeopleurosaurus: 12(0), 14, 19(2), 20(0)*, 22(0), 23, 26, 56(2).

C. petilus: 8, 17(0)*, 20.

C. mcgilli: 2(0), 17(0)*, 27.

Polysphenodon: 56.

Planocephalosaurus: 16, 26, 28(2), 34(0)*.

Diphydontosaurus: 1.

Gephyrosaurus: 16.

Lista de apomorfías interpretadas por DELTRAN (los caracteres marcados con asterisco son ambiguos. Nodos correspondientes a la figura 18.

Rhynchocephalia: 2(0)*, 15, 21, 22, 28, 35, 49*.

Sphenodontia: 10.

Nodo 1: 14(0), 29, 33, 36, 40*, 41, 45(2)*, 47, 51, 52, 53*.

Nodo 2: 1(2), 7, 15(0), 30, 31(2), 39(2)*, 42, 46, 48.

Nodo 3: 2, 3, 12, 34*.

Nodo 4: 19, 28(2), 31, 47(2).

Clevosaurus: 4*, 5, 6*, 9, 21(0), 50.

Nodo 5: 11.

Nodo 6: 1.

Nodo 7: 1(0), 51(2).

Nodo 8: 17*, 18*, 25, 29(0).

Nodo 9: 31(2), 37.

Nodo 10: 1*, 4*, 24, 38, 47*.

Nodo Sphenodontinae: 44.

Nodo 11: 43.

Nodo 12: 13, 27, 55(2).

Nodo 13: 17*, 18*, 20*, 54.

Nodo 14: 1, 8*, 23.

Ankylosphenodon pachyostosis: 4, 5, 6, 12(2)*, 14(2), 28, 30(0)*, 38*, 39(4)*, 41(0)*, 43(2)*, 47(0), 52(0)*.

Sapheosaurus: 12(0)*, 31(0).

Kallimodon: 19(2).

Homoeosaurus: 3(0), 20(2)*, 37, 56.

Zapatadon: 2(0), 3(0), 7(0)*, 11, 16*, 20(2)*, 21(0), 30(0)*.

Sphenodon: 8*, 20*, 27*, 50*, 53(2)*.

Pamizinsaurus: 5.
Palaeopleurosaurus: 7(0)*, 12(0), 14, 16*, 19(2), 22(0), 23, 26, 30(0)*, 56(2).
C. hudsoni: 17*.
C. petilus: 8, 20.
C. bairdi: 14*, 17*.
C. mcgilli: 2(0), 26*, 27.
Brachyrhinodon: 4*, 6*.
Polysphenodon: 56.
Planocephalosaurus: 16, 26, 28(2), 39*.
Diphydontosaurus: 1, 34*, 45*.
Gephyrosaurus: 16.

LISTA DE ABREVIATURAS USADAS EN LAS FIGURAS

a. angular	n. nasal
ah. aparato hioideo	p. parietal
ar. articular	pa. prearticular
at. atlas	pal. palatino
ax. axis	po. postorbital
boc. basiccípital	poc. paraoccípital
bsph. basiesfenoides	pf. postfrontal
ca. calcareo	prf. prefrontal
ce. central	pt. pterigoides
co. coracoides	q. cuadrado
cos. costillas	pu. pubis
d dentario	qf. foramen el cuadrado
dtpal. dientes palatinos	qj cuadratoyugal
ect. ectopterigoides	ra. radio
es. escápula	ul. ulna
f. frontal	sq. escamoso
fe. fémur	su. surangular
fp. foramen parietal	ti. tibia
h. húmero	vc. vértebras caudales
il. íleon	vps. vértebras presacras
j. yugal	vs. vértebras sacras
m. maxila	I, II, III, IV y V. metacarpales