



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Sistemática de Pterosaurios de la Cantera Tlayúa,  
Puebla, México**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G O  
P R E S E N T A:**

**Romero Capistrán Braulio Renato de Jesús**



**DIRECTOR DE TESIS: Dr. Jesús Alvarado Ortega**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

## Agradecimientos

### *“Parte del viaje es su final”*

*“Todos quieren un final feliz, ¿no?, pero a veces las cosas no salen así. Tal vez esta vez sí.”*

¿Por donde empezar?...Hubo tantas personas que me ayudaron en este viaje, que francamente me es difícil escribir esto sin redactar muchas hojas o dejar fuera a muchos, pero aquí vamos... Desde que entré por primera vez al Insituto para la entrevista sabía que estaba dando un paso adelante por que estaba dejando mi miedo a un lado y arriesgandome (cosas que hoy en día debo de hacer más) buscando algo que me gustara o un lugar a cual pertenecer.

A todos aquellos que me ayudaron en la colección o en la limpieza del ejemplar, a los que me dieron clases (A los Doctores Iriliana, Marisol y Kleyton), a los miembros del taller que me ayudaron, me acompañaron, que tanto me hicieron reir, pasarla increíble. Todo el aprendizaje que obtuve de ti, Mocosa. A mis amigos que ya llevan años conmigo desde la secundaria (Diego, Ángel) o CCH, sobre todo tú LAURA, que siempre hemos estado ahí el uno para el otro y así seguirá, a mis amigas que conocí en ciencias y hoy siguen apoyándome (Liz, Ana y Ari). A mi asesor, el Dr. ¡Jesús! Que siempre que exclamaba su nombre corría (y lo sigue haciendo) a ayudarme, gracias por estar conmigo.

A mi familia:

Yo siempre dejo lo mejor para el final, por eso están aquí, los amo, gracias por estar conmigo siempre, A TODOS, pero sobre todo a ustedes; BETO eres mi hermano menor. Sobre todo a mis tres MAMÁS; MANUELA, MAGO y LUISA. Sin ustedes no sería nada, soy lo que soy gracias a ustedes, ustedes forman parte de mi y siempre será así, ustedes que siempre me han dado su mano, me han cuidado y visto por mí, espero algún día retribuírse los, los amo.

A todos los que fueron parte de este viaje y si estuviste conmigo durante algún momento del 2017 hasta ahora (2022) sientete parte de esto por que es una de las etapas más bonitas de mi vida y tú fuiste parte de ello.

¡GRACIAS TOTALES!

*“Parte del viaje es su final, ¿Para que me preocupo? Todo va a salir exactamente como debe ser.” T.S. 2019.*

*“Ser un científico es ser ingenuo. Estamos tan enfocados en encontrar la verdad que no consideramos la poca gente que quiere que la hallemos. Pero está siempre ahí, sea que la veamos o no,elijamos verla o no. A la verdad no le importa nuestras necesidades o deseos; no le importa nuestros gobiernos, nuestras ideologías, nuestras religiones. Se quedará esperando ser descubierta. Si antes temía el costo de la verdad, ahora solo pregunto... ¿Cuál es el costo de las mentiras?” Valery Legasov en Chernobyl 2019*

## RESUMEN

Los restos de pterosaurios recuperados en México hasta ahora son escasos, fragmentarios y en consecuencia poco significativos en el entendimiento de estos reptiles. El mayor número de ejemplares pterosaurios fósiles de México han sido recuperados en la Cantera Tlayúa. Este es un sitio paleontológico de conservación extraordinaria, emblemático de Puebla, que comprende una secuencia de rocas calizas laminares fosilíferas de edad albiana media-tardía cercana a la población de Tepexi de Rodríguez. Hasta ahora, los restos de pterosaurios de Tlayúa solo estaban representados por elementos óseos poscraneales aislados o articulados. El estudio previo de estos fósiles de Tlayúa permitió que diferentes autores señalaran que son posibles representantes de los géneros pteranodontes *Pteranodon* y *Nyctosaurus*. Recientemente, durante el año 2018, en la Cantera Tlayúa, se recuperó el ejemplar CT 8045, el primer pterosaurio que conserva elementos craneales con caracteres diagnósticos claros, así como partes del apéndice miembro anterior y la cintura pélvica. En esta tesis se abordó el estudio osteológico detallado de este fósil con el objetivo de determinar su identidad taxonómica, privilegiando su posible identificación como representante de los géneros previamente registrados en Tlayúa. Como resultado de este estudio se concluye que este ejemplar no pertenece a ninguno de los géneros pteranodontes previamente identificados; por el contrario, éste exhibe un borde dorsal de la orbital ubicado debajo del borde dorsal de la fosa nasointerorbital, rasgo sinapomórfico del clado Azhdarchoideo —el borde dorsal de la orbital está ubicado debajo del borde dorsal de la fosa nasointerorbital (NAOF). Este ejemplar representa el primer azhdarchoideo conocido en México y el más austral de Norteamérica, es reconocido como un nuevo género y especie de afinidad incierta porque muestra rasgos craneales únicos como son—la presencia de tres crestas craneales (la sagital, la premaxilar y la frontoparietal); la cresta sagital es muy corta y se posiciona sobre la parte media de la fosa nasointerorbital, un proceso nasal en forma de aguja y un ligero prognatismo de la mandíbula inferior—así como la combinación única de caracteres no exclusivos que involucran la forma y proporciones de la fosa nasointerorbital y el rostro. La presencia de este nuevo taxón tiene implicaciones importantes porque complementa el conocimiento de los pterosaurios de la Cantera Tlayúa y exhibe aspectos novedosos sobre la diversidad morfológica y taxonómica de los pterosaurios del Cretácico temprano, escasamente conocidos en Norteamérica.

## ÍNDICE

Agradecimientos.....	2
Resumen.....	3
Capítulo 1	
Introducción.....	6
Los pterosaurios en México.....	14
Objetivos.....	23
Hipótesis.....	23
Capítulo 2	
La Cantera Tlayúa.....	24
Historia de la Cantera.....	24
Aspectos geológicos.....	26
Capítulo 3	
Materiales y métodos.....	30
Preparación del material fósil.....	30
Técnicas de fotografía.....	32
Procesamiento de imágenes.....	32
Acrónimos.....	33
Nomenclatura y abreviaciones anatómicas.....	33
Capítulo 4	
Resultados.....	34
Sistemática Paleontológica.....	34
Descripción.....	38
Capítulo 5	
Discusión.....	54
Determinación taxonómica de CT 8045.....	54
Capítulo 6	
Conclusiones.....	70
Bibliografía	
	73

## Índice de Figuras y Tablas

Figuras	
Figura 1. Reconstrucción idealizada de un pterosaurio mostrando sus adaptaciones al vuelo.	7
Figura 2. Comparación del esqueleto de pterosaurios ranforrincoideos y pterodáctilos.	8
Figura 3. Comparación del cráneo de pterosaurios ranforrincoideos y pterodáctilos.	9
Figura 4. Hipótesis filogenética y diversidad morfológica de los principales clados de pterosaurios.	11
Figura 5. Hipótesis filogenética de Pteranodontia, según Longrich <i>et al.</i> , 2018	13
Figura 6. Los pterosaurios de México.	14

Figura 7. IGM 3494, holotipo de <i>Dimorphodon weintraubi</i> .	16
Figura 8. IGM 8621, holotipo de <i>Muzquizopteryx coahuilensis</i> .	17
Figura 9. IGM 7708, tibia izquierda? de Pterodactyloidea de El Pelillal, Coahuila.	18
Figura 10. MUZ-910 Ejemplar Ornithocheridae indet.	19
Figura 11. Fósiles de <i>Pteraichnus</i> encontrados en México.	21
Figura 12. Icnitas de un pterosaurio de Rancho Soledad, Coahuila.	22
Figura 13. Mapa de la Cantera Tlayúa y columna estratigráfica del Miembro Medio de la Formación Tlayúa.	25
Figura 14. Reconstrucción paleoambiental de la Cantera Tlayúa como una laguna restringida.	28
Figura 15. Diagrama del proceso general de preparación de los vertebrados fósiles de la Cantera Tlayúa.	31
Figura 16. Método para calcular los principales índices de CT8045.	38
Figura 17. Fotografías de CT8045 con diversas técnicas.	39
Figura 18. Silueta del ejemplar CT8045.	42
Figura 19. Fotografía con UV del ejemplar CT8045.	44
Figura 20. Región posterior del cráneo de CT 8045.	47
Figura 21. Acercamiento a la región posteroventral del cráneo de CT 8045.	50
Figura 22. Vértebras, costillas y gastralía conservada en CT8045.	51
Figura 23. Elementos de la extremidad anterior de CT 8045.	53
Figura 24. Comparación de los cráneos de <i>Pteranodon</i> y CT8045.	61
Figura 25. Mandíbula inferior de CT8045.	62
Figura 26. Comparación del ángulo rostral de Azhdarchoideos y Pteranodontia, incluyendo CT8045.	63
Figura 27. Porcentaje del NAOF con respecto al largo total del cráneo.	64
Figura 28. Comparación de los índices rostrales de pterodáctilos desdentados incluyendo a CT8045.	65
Figura 29. Afilamiento rostral o Rostral taper, pertenecientes a pteranodones contrastados con CT8045.	66
Figura 30. Proporción (Ratio) del NAOF de CT8045 y pteranodones.	67
Figura 31. Comparación del índice rostral de CT 8045, Pteranodontia y Azdarchoidea.	68
Figura 32. Comparación de la proporción (Ratio) del NAOF de CT 8045, Pteranodontia y Azdarchoidea.	69
Figura 33. Comparación de cráneos de CT8045, Pteranodontia y Azdarchoidea.	72
Tablas	
Tabla 1. Registro fósil óseo e icnitas de pterosaurios en México.	15
Tabla 2. Medidas generales del cráneo de CT8045.	37
Tabla 3. Comparación de los rasgos de la cabeza de los pterosaurios desdentados, incluyendo a CT 8045, Pteranodontia y Azhdarchoidea.	56

## Introducción

Los pterosaurios, del griego “ptero” o ala y “saurio” o lagarto (Witton, 2013), son “reptiles alados” que forman un grupo extinto de saurópsidos arcosaurios mesozoicos altamente especializados con capacidad de volar (Chatterjee y Templin, 2004; Barrett *et al.*, 2008). Estos organismos, formalmente agrupados en el orden Pterosauria, fueron reconocidos como un grupo natural por Kaup (1834). Los pterosaurios fueron organismos que vivieron prácticamente en todo el mundo; sus restos han sido encontrados en todos los continentes, incluyendo la Antártida (Pickrel, 2019) dentro de secuencias sedimentarias depositadas durante 145 millones de años, desde el Triásico tardío (cerca de 215 millones de años) hasta el límite Cretácico-Paleógeno (hace de 66 millones de años) (Dalla Vecchia, 2013; Witton, 2013). Sus fósiles han sido recuperados en yacimientos continentales asociados a bosques, desiertos y lagos, así como a ambientes transicionales como zonas costeras poco profundas, lagunas, e incluso depósitos de mar abierto que demuestran que estos organismos fueron capaces de volar sobre regiones oceánicas alejadas de las costas (Everhart, 2005). Otras evidencias de pterosaurios reconocidas son secuencias de pisadas o icnofósiles encontrados en sedimentos jurásicos y cretácicos en América (Argentina, México y USA), Europa (Francia, España, Polonia, Inglaterra), Asia (China, Corea) y África (Marruecos) (Stokes, 1957; Lockley *et al.*, 1995; Peng *et al.*, 2004; Meyer *et al.*, 2005; Lockley *et al.*, 2008; y Li *et al.*, 2015, entre otros). También se han recuperado huevos de pterosaurio en sedimentos del Cretácico inferior de Argentina y China (Grellet-Tinner *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2014, 2017). La mayoría de los pterosaurios fueron depredadores activos, cazadores de insectos, peces, vertebrados terrestres, aves, e incluso omnívoros; también existieron especies carroñeras y con hábitos alimenticios altamente especializados, durófagos y filtradores (Lü *et al.*, 2011; Witton, 2013; Witton y Naish, 2015; Naish y Witton, 2017; entre otros).

La mecánica del vuelo de los pterosaurios aún no es entendida del todo; sin embargo, distintos autores consideran que estos organismos fueron los primeros vertebrados en dominar el vuelo activo (Yang *et al.*, 2019; Longrich, *et al.*, 2018). En los restos de los

pterosaurios se ha identificado un elevado número de rasgos altamente especializados que les brindaron la capacidad de volar (Figuras 1 y 2); entre los que destacan: 1) La presencia de un par de alas formadas por membranas dérmicas extendidas entre los costados del cuerpo; 2) las falanges del dígito IV de las extremidades anteriores hipertrofiadas; 3) el desarrollo de huesos muy delgados y huecos (= Neumatización); 4) la presencia de un cerebro relativamente pequeño (Witmer et al, 2003); 5) La presencia del hueso pteroide al frente de la muñeca soportando las alas (Bennett, 2007); 6) Una cintura escapular morfológicamente compleja, articulada a un esternón amplio y parcialmente quillado; 7) la hipertrofia de los miembros anteriores en comparación del resto del torso (Unwin, 2006).

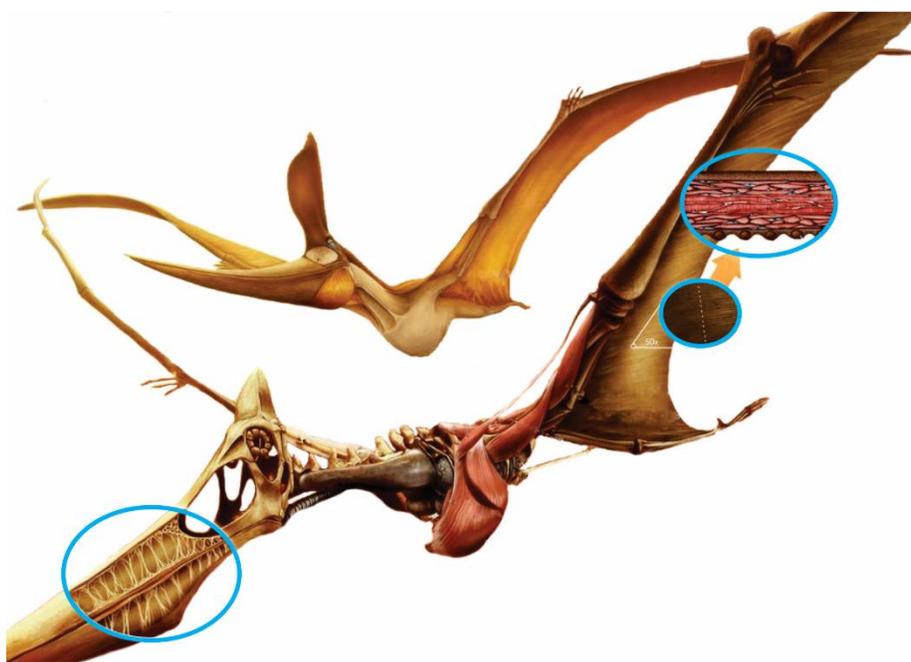


Figura 1. Reconstrucción idealizada de un pterosaurio mostrando sus adaptaciones al vuelo. Presencia de membranas dérmicas o alas (círculo azul, superior derecha); neumatización de los huesos (círculo azul, inferior izquierda). Sin escala modificado de Salaís López (2020).

Diferentes especies han sido señaladas como posibles formas ancestrales de los pterosaurios, incluyendo a *Euparkeria capensis* Broom, 1913, *Sharovipteryx mirabilis* Sharov, 1971 y *Scleromochlus taylori* Woodward, 1907 (Witton, 2013). No obstante, recientemente, Ezcurra *et al.*, (2020) propuso que los lagerpétidos son el ancestro del orden de reptiles voladores debido a que tanto los lagerpétidos como los pterosaurios comparten una morfología del oído interno única entre los arcosaurios y una morfología del cerebro

similar, compuesta por canales semicirculares muy reondeados y la presencia de un flóculo prominente, lo cual se relaciona con información sensorial y del equilibrio, que hoy se puede asociar al vuelo. Gracias a estos caracteres neuroanatómicos se puede haber allanado el camino hacia el origen del vuelo activo en los pterosaurios (Ezcurra *et al.*, 2020).

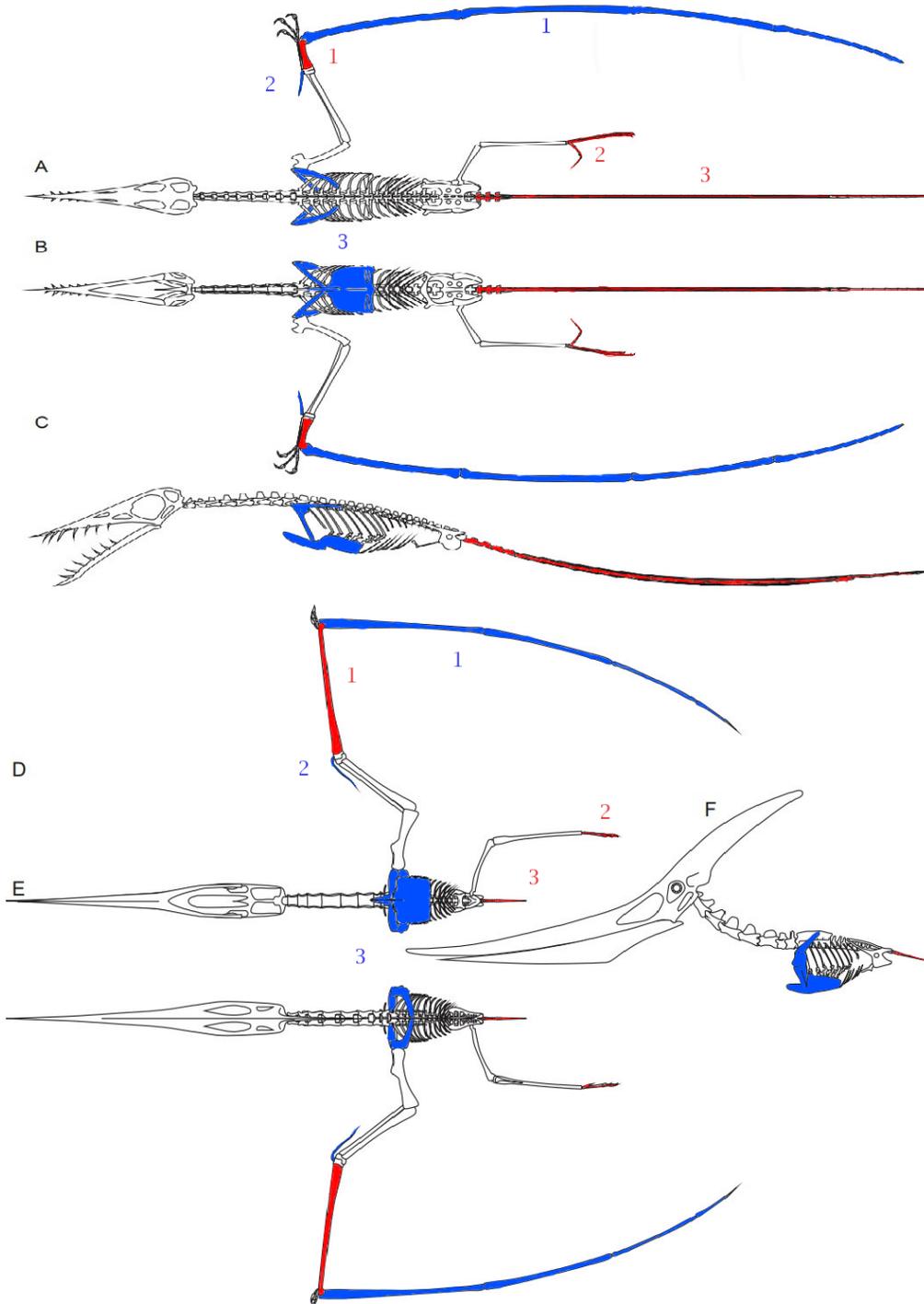


Figura 2. Comparación del esqueleto de pterosaurios ranforrincoideos y pterodáctilos. *Ramphorhynchus muensteri* (Goldfuss, 1831), del Jurásico, en vistas: dorsal (A), ventral (B) y lateral (C). *Pteranodon longiceps* Marsh, 1876, del Cretácico tardío, en vistas: dorsal (D), ventral (E) y lateral (F). En azul se muestran los rasgos compartidos que permiten el vuelo: 1, hipertrofia de falanges del dígito IV; 2, hueso pteróide; 3, Una cintura escapular morfológicamente compleja, articulada a un esternón amplio y parcialmente quillado. En rojo se señalan las diferencias anatómicas: 1, el tamaño del metacarpal IV; 2, presencia/ausencia del dígito podal V; 3, tamaño de la cola. (Modificado de Witton, 2013, fig. 4.2).

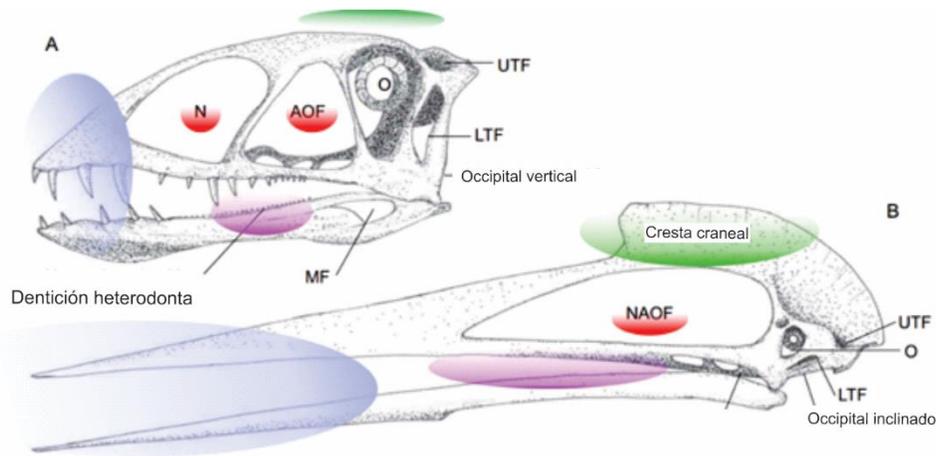


Figura 3. Comparación del cráneo de pterosaurios ranforrincoideos y pterodáctilos. A) Ranforrincoideos *Dimorphodon* Clark, Hopson, Hernández, Fastovsky y Montellano, 1998, mostrando las fenestras nasal y anteorbital separadas, la ausencia de crestas craneales, la presencia de dientes y mandíbulas cortas. B) Pterodactiloide *Quetzalcoatlus* sp. Lawson, 1975, mostrando la fusión de las fenestras nasal y la abertura anteorbital, la presencia de cresta craneal, la ausencia de dientes y el alargamiento anterior de la mandíbula y rostro. Abreviaturas: AOF, apertura anteorbital; LTF, fenestra temporal inferior; MF, fenestra mandibular; N, abertura nasal; NAOF, apertura nasanteorbital; O, órbita; UTF, fenestra temporal superior; sin escalas (modificado de Witton, 2013, fig.4.3).

Hasta el 2018, el orden Pterosauria contaba con 190 especies nominales válidas (Bestwick et al, 2018), divididas en dos grandes grupos (Butler *et al.*, 2013) (Figuras 2-4). Por un lado, el “suborden” Rhamphorhynchoidea reúne a las especies más antiguas y primitivas, presentes entre el Triásico tardío y el Cretácico temprano (Padian, 1988; Unwin, 2003). Actualmente, se les reconoce como un grupo artificial (Witton, 2013). Los ramforincoideos poseen cinco rasgos fácilmente reconocidos; su cola es larga, el cráneo típico de arcosaurio aún conserva las fenestras o aperturas nasal y antorbital separadas, el cráneo carece de crestas óseas, el hocico es corto, y en la mayoría de los casos poseen de dientes (Figuras 2.A-C, 3) (Romer, 1967).

Por otro lado, los pterosaurios del suborden Pterodactyloidea son comparativamente más diversos y recientes. Su registro fósil se extiende desde el Jurásico medio hasta el límite Cretácico-Paleoceno (Andres, *et al.*, 2014). Los rasgos distintivos de pterodáctilos son adaptaciones al vuelo y el desarrollo de esqueletos más ligeros; entre estos rasgos se cuenta con la reducción extrema de la cola, la fusión de las fenestras nasal y antorbital para formar una sola (la fenestra nasalantorbital), los metacarpales son notablemente alargados y el

quinto dedo en las extremidades posteriores desaparece; en los miembros más derivados del suborden hay una pérdida progresiva de los dientes, un alargamiento de las mandíbulas formando una estructura semejante al pico de las aves y el desarrollo de crestas craneales que varían ontogenética y sexualmente de forma y tamaño (Figuras 2.D-F, 3) (Padian, 1988; Colbert, 1991).

Aunque los primeros pterosaurios fueron organismos relativamente pequeños, con cerca de 1 m de envergadura, como en *Eudimorphodon ranzii* Zambelli, 1973, que es uno de los pterosaurios más antiguos (Triásico tardío); a lo largo de la evolución de los pterosaurios, estos organismos desarrollaron tallas menores y mayores. Por un lado, *Nemicolopterus crypticus* Wang, Kellner, Zhou y Campos, 2008, cuyos restos fueron recientemente recuperados en yacimientos del Cretácico inferior de China (Albiano), representa el pterosaurio más pequeño hasta ahora conocido con sólo 25 cm de envergadura. Por otro lado, *Quetzacoatlus northropi* Lawson, 1975, fue la última especie conocida de este orden (Maastrichtiano) y también su representante de mayor envergadura, de entre 12 y 15 metros (Wang, *et al.*, 2008), aunque recientemente (Andres y Langston, 2021) sugieren que en realidad medía 10 metros de envergadura.

De manera peculiar, la diversidad de los pterosaurios muestra un descenso marcado a mediados del Cretácico (Longrich, *et al.*, 2018). En la última parte del Cretácico tardío, entre el Coniaciano y el Maastrichtiano, algunos grupos remanentes todavía experimentaron una diversificación y lograron sobrevivir 23 millones de años más, antes de extinguirse (Figura 4). Los últimos registros de pterosaurios corresponden a fósiles de distintas especies representantes de tres familias: Pteranodontidae, originalmente nominada por Marsh (1876); Nyctosauridae, reconocida por Nicholson y Lydekker (1889); y Azhdarchidae, recientemente establecida por Nesov (1984).

Los ramforincoideos más basales son conocidos como Eopterosauria (Andres *et al.*, 2014) incluyen a *Preondactylus bufarinni* Dalla Vecchia, 2013, del Triásico Superior (Noriano) como el pterodáctilo más antiguo hasta ahora conocido (Figura 4). Otros ramforincoideos descendientes de este grupo son: Dimorphodontia Seeley, 1870a, Campylognathoididae Kuhn, 1967, Rhamphorhynchidae Seeley, 1870a, Darwinoptera Lü *et al.*, 2010 y Aurognathidae Nopcsa, 1928 (Andres, *et al.*, 2014).

El suborden Pterodactyloidea, o pterodáctilos, es el grupo de pterosaurios más diverso y avanzado, en donde se incluye a *Kryptodrakon progenitor* Andres, et al, 2014 y linajes más derivados (Figura 4). De acuerdo con Andres (2021), excluyendo a *Kryptodrakon* y un propterodactyloideo de Painten, Alemania, aún no descrito, los otros pterodáctilos conforman el clado Lophocratia sugerido por Unwin (2003), en donde se reconocen dos superfamilias que se diferencian principalmente por la posición de la articulación mandíbular respecto a la órbita. En Archeopteridactyloidea, previamente reconocida por Kellner (1996), la articulación mandibular está por detrás de la órbita mientras que en Ornithocheiroidea, establecida por Seeley (1870b), esta articulación está adelante.

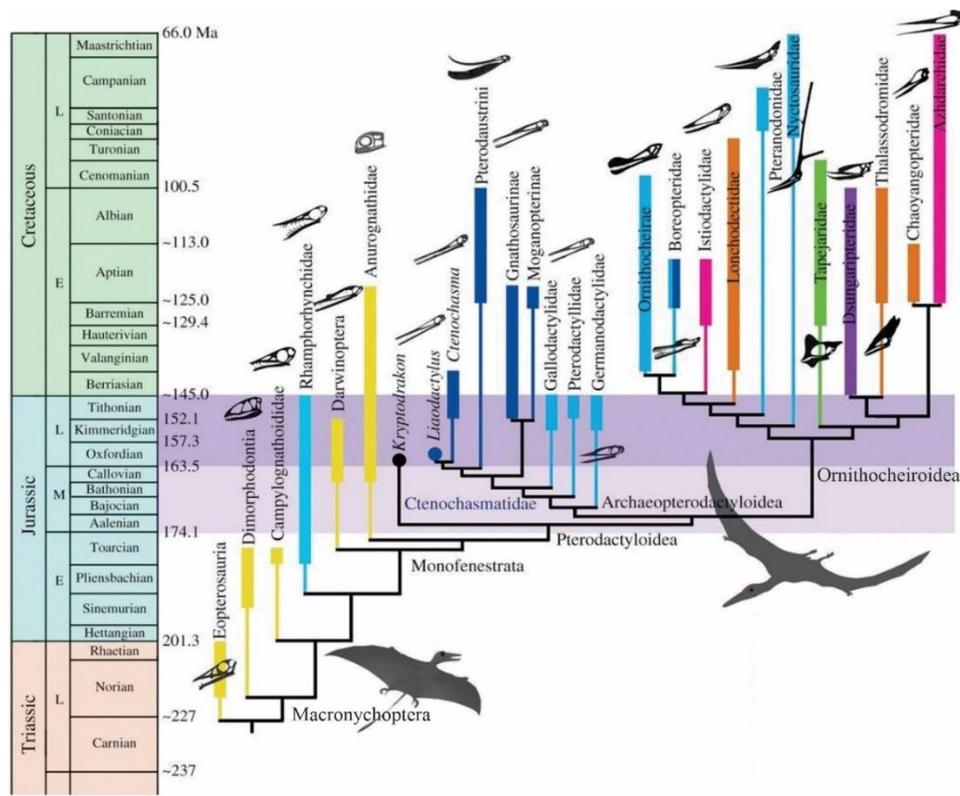


Figura 4. Hipótesis filogenética y diversidad morfológica de los principales clados de pterosaurios (Modificada de Zhou *et al.*, 2017, fig. 3).

La superfamilia Ornithocheiroidea incluye a las siguientes especies y sus formas afines, *Anhanguera blittersdorffi* Campos y Kellner, 1985; *Quetzalcoatlus northropi* Lawson, 1975; *Pteranodon longiceps* Marsh, 1876; y *Dsungaripterus weii* Young, 1964. De acuerdo con la

hipótesis filogenética de los pterosaurios publicadas recientemente (Zhou *et al.*, 2017; Longrich *et al.* (2018), esta superfamilia está dividida en dos grandes grupos hermanos (Figuras 4 y 5). El primero, formado por las familias Pteranodontoidea (*sensu* Kellner, 2003) que contiene a Ornithocheiromorpha (Andres, 2014) y Pteranodontia (*sensu* Unwin, 2003). En cambio, el segundo está formado por Azhdarchoidea (Unwin 1995, *sensu* Unwin, 2003) cuya composición es cuestionada. Según Andres (2014), Azhdarchoidea podría componerse de dos clados Tapejaromorpha (Andres, 2014) y Neoazhdarchia (*sensu* Unwin, 2003); sin embargo, Kellner *et al.*, (2019) consideraron que este grupo podrían contener tres clados: Tapejaromorpha, Chaoyangopteridae (Lü *et al.*, 2008) y Azdarchidae (Nesov, 1984). A continuación, se dará especial atención a Pteranodontia y a Azhdarchoidea.

El clado Azhdarchoidea, comúnmente llamados azhdarchoideos, es el grupo más grande y exitoso dentro del orden Pterosauria. Este incluye especies del Cretácico que, en su mayoría, comenzaron a ser descritas desde hace apenas 30 años (Unwin, 2006). En este grupo se incluyen los animales voladores más grandes de todos los tiempos. Azhdarchoidea incluye cinco clados: 1) Tapejaridae (Kellner, 1989), incluye los azdarchoideos desdentados más antiguos recuperados en Asia y América, bien caracterizados por poseer hocicos cortos y crestas craneales amplias; 2) Dsungaripteridae (Young, 1964) encontrados en América, Europa y Asia, representa a los únicos azhdarchoideos dentados conocidos hasta ahora; 3) Thalassodrominae (Kellner y Campos 2007), recuperados en un principio solo en Brasil pero con representantes en EUA y Marruecos, incluyó formas parecidas a los tapejaridae pero que fueron depredadores preferentemente continentales; 4) Azhdarchidae (Nesov, 1984) incluye a los pterosaurios más grandes hasta ahora conocidos y descubiertos en cualquier parte del mundo, siendo *Quetzalcoatlus* el mayor de ellos; 5) Chaoyangopteridae (Lü *et al.*, 2008) conocido por ejemplares descubiertos en China referidos a tres diferentes géneros que pudieron ser el equivalente ecológico de los azhdarchidos en Asia. Los azhdarchoideos son un grupo casi cosmopolita; mientras que, los miembros de Tapejaridae y Thalassodrominae son bien conocidos por sus abundantes descubrimientos en Brasil y otros recolectados recientemente en Asia y Estados Unidos; los restos de Chaoyangopteridae y Azhdarchidae se han encontrado mayormente en Asia, Norteamérica y Europa (Barret *et al.*, 2008; Vullo *et al.*, 2012, Witton, 2013; Campos, 2021). Las interrelaciones de los azhdarchoideos son tema de debate; de acuerdo con Kellner *et al.*, (2019) Dsungaripteridae no representa a este grupo

y Thalassodrominae es un subgrupo de Tapejaridae. Pêgas (2022) sugiere algo similar, esto es que Chaoyangipteridae y Azdarchidae forman un grupo dentro de Ahzdarchoidea.

El grupo Pteranodontia está constituido por las siguientes dos familias, Nyctosauridae establecida por Nicholson y Lydekker (1889) e incluye ejemplares de Norteamérica, Europa y África, y Pteranodontidae, sugerida por Marsh (1876), con taxa reconocidos en el norte de África y Norteamérica (Figura 5). Ambas familias incluyen taxa del Cretácico tardío que convivieron con miembros de la familia Azhdarchidae y desaparecieron hasta el Maastrichtiano, como parte del evento de extinción masiva del K/Pg, hace 66 millones de años (Unwin, 2006).

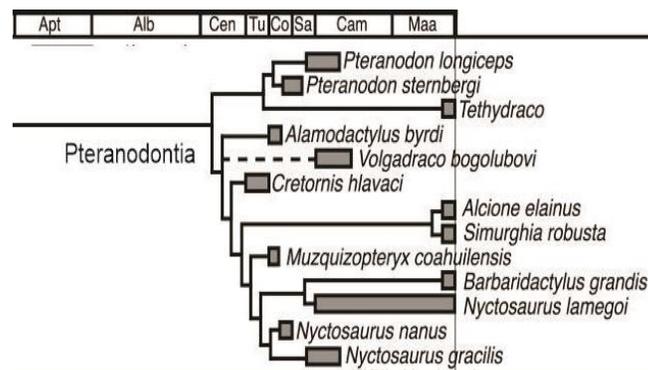


Figura 5. Hipótesis filogenética de Pteranodontia, según Longrich *et al.*, (2018, fig. 16).

Actualmente, la familia Pteranodontidae, cuenta con 2 géneros conocidos como pteranodóntidos. Entre éstos, *Pteranodon* (Marsh 1876) contiene 2 especies conocidas en yacimientos de Estados Unidos de América -*Pteranodon longiceps* (Marsh 1876) y *Pteranodon sternbergi* (Harksen 1966)- y *Tethydraco* Longrich, Nicholas, Martill, Andres y Penny, 2018, fue propuesto como un género monoespecífico de Marruecos. Kellner (2010) propuso la existencia de 3 géneros de pteranodóntidos adicionales, erigidos a partir de especímenes previamente referidos a *Pteranodon*; según este autor, *P. sternbergi* representa al género *Geosternbergia*; además, invalidó el supuesto dimorfismo sexual en *Pteranodon sternbergi* y a partir de lo que era el macho, nombró a *Dawndraco kanzai*. Estas conclusiones ahora son polémicas y se ha venido cuestionando la validez de *Geosternbergia* y *Dawndraco*. A reserva del resultado de estas controversias, *Dawndraco* no ha sido incluido

en ninguna de las hipótesis filogenéticas (Andres *et al.*, 2014; Andres, 2021; Longrich *et al.*, 2018, Pêgas *et al.*, 2022).

### Los pterosaurios de México

A pesar de que el registro fósil óseo de pterosaurios en América es diverso, abundante y contiene ejemplares extraordinariamente conservados; en México, éste es comparativamente escaso, fragmentario y restringido a pocas localidades (Frey y Stinnesbeck, 2014) (Figura 6). Las localidades paleontológicas en este país, donde se han recuperado fósiles de reptiles voladores se encuentran dispersas en los estados del norte (Tamaulipas y Coahuila) y centro (Puebla) (Cabral y Applegate, 1993; Clark *et al.*, 1998; Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz 1998; Reynoso *et al.*, 2000; Rodríguez- de la Rosa *et al.*, 2004; Frey *et al.*, 2006; Applegate, *et al.*, 2006; Solano-Templos, 2011) (Tabla 1, Figuras 6-12). De igual forma, existe material que ha sido referido a este grupo en los Estados de Baja California (Rodríguez-De la Rosa y Aranda-Manteca, 2000) y Chiapas (Carbot y Avendaño, 2002), cuya determinación taxonómica resulta dudosa y nunca fue precisada después de que fueron reportados por primera vez.

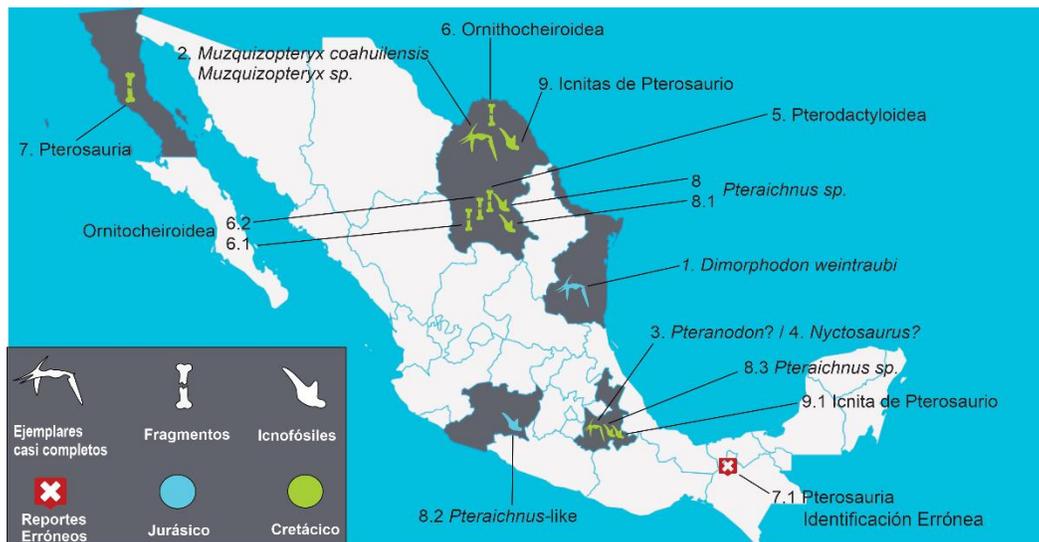


Figura 6. Los pterosaurios de México. 1. *Dimorphodon weintraubi*, Tamaulipas. 2. *Muzquizopteryx coahuilensis* y *Muzquizopteryx sp.*, Coahuila. 3. *Pteranodon?*, Puebla. 4. *Nyctosaurus?*, Puebla 5. Pterodactyloidea, Coahuila. 6. Ornithocheiroidea, Coahuila. 6.1 Ornithocheiroidea, Coahuila. 6.2. Ornithocheiroidea, Coahuila. 7. Pterosauria, Baja California. 7.1 Pterosauria, Identificación Errónea, Chiapas. 8. *Pteraichnus sp.*, Coahuila. 8.1.

*Pteraichnus* sp., Coahuila. 8.2. *Pteraichnus*-like, Michoacán. 8.3 *Pteraichnus* sp, Puebla. 9. Icnitas de pterosaurio, Coahuila. 9.1 Icnitas de pterosaurio, Puebla.

Los pterosaurios de México están representados tanto por fragmentos óseos aislados, ejemplares casi completos y articulados, así como, por icnitas como se muestra en la Tabla 1 y Figuras 6-12.

Tabla 1. Registro fósil óseo y de icnitas de pterosaurios en México.

ESPECIE	LOCALIDAD	EDAD/ FORMACIÓN	Material fósil
<i>Dimorphodon weintraubi</i>	El Huizachal, Tamaulipas	Jurásico Temprano/ La Boca	Ejemplar semiarticulado IGM 3494 Clark <i>et al.</i> , 1998
<i>Muzquizopteryx</i> <i>M. coahuilensis</i> <i>M. sp.</i>	El Rosario, Coahuila	Coniaciano/ Gpo. Austin	Ejemplar casi completo/ extremidades anteriores (alas) IGM 8621/CPC-484 Frey <i>et al.</i> , 2006, 2012
<i>Pteranodon?</i> sp./ <i>Nyctosaurus?</i> sp.	Cantera Tlayúa, Puebla	Albiano/Tlayúa	Extremidades anteriores (alas) y elementos asociados al tórax/? CT 5340, CT 6156 Y CT 6660/ Sin núm de catalogo Solano-Templos, 2011/ Cabral-Perdomo y Applegate (1993)
Pterodactyloidea	El Pelilla, Coahuila	Campaniano Tardío/ Cerro del Pueblo	Tibia izquierda? IGM 7708 Rodríguez-De la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998
<i>Pteraichnus</i>	El Quemado, Coahuila		Icnita SEPCP-48/250 a SEPCP-48/267 Rodríguez-de la Rosa 2003. Sin núm de catálogo
<i>Pteraichnus</i> -like	Chuta, Michoacán	Jurásico Tardío/ Sin nombre	Rodríguez-de la Rosa <i>et al.</i> , (2002, 2004). Sin núm de catálogo Rodríguez-de la Rosa (2004).
Ornithocheiroidea	Crema Bonfil, Coahuila	Cenomaniano Tardío/ Sin nombre	Fragmentos de ala

			MUZ-910 Frey <i>et al.</i> , 2020
	Rincón Colorado, Coahuila	Campaniano Tardío/ Cerro del Pueblo	Falange Sin núm de catálogo Frey <i>et al.</i> , 2006
Ornithoqueroidea?	¿?, Coahuila	Cuenca Parras, Coahuila	Falange? Sin núm de catálogo Rodríguez-de la Rosa 1996.
Pterosauria	Sitio Agua El Banco, Puebla	Cretácico Temprano/San Juan Raya	Ícnita Sin núm de catálogo Gío-Argaez <i>et al.</i> , (2012)
	Otlaltepec, Puebla	Jurásico Temprano /Otlaltepec	Sin núm de catálogo Lozano-Carmona <i>et al.</i> , 2017
	Ocozocouautla, Chiapas	Maastrichtiano/ Ocozocouautla	Diente?
	El Gallo, Baja California	Campaniano/El Gallo	Fragmentos óseos Sin núm de catálogo Frey <i>et al.</i> , 2006
	Rancho Soledad, Coahuila	Campaniano/Fm. Olmos	Ícnitas? Sin núm de catálogo Meyer <i>et al.</i> , 2005

- 1) *Dimorphodon weintraubi* Clark, Hopson, Hernández, Fastovsky y Montellano, 1998— El único ejemplar ranforrincoide hasta ahora conocido de la familia Dimorphodontidae (Figura 7), es el más antiguo hasta ahora encontrado en México, fue descubierto en los yacimientos vulcano-sedimentarios continentales del Jurásico temprano-medio de la Formación La Boca, expuestos en el Cañón del Huizachal, Tamaulipas, al noreste de México (Clark *et al.*, 1998; Frey y Stinnesbeck, 2014).

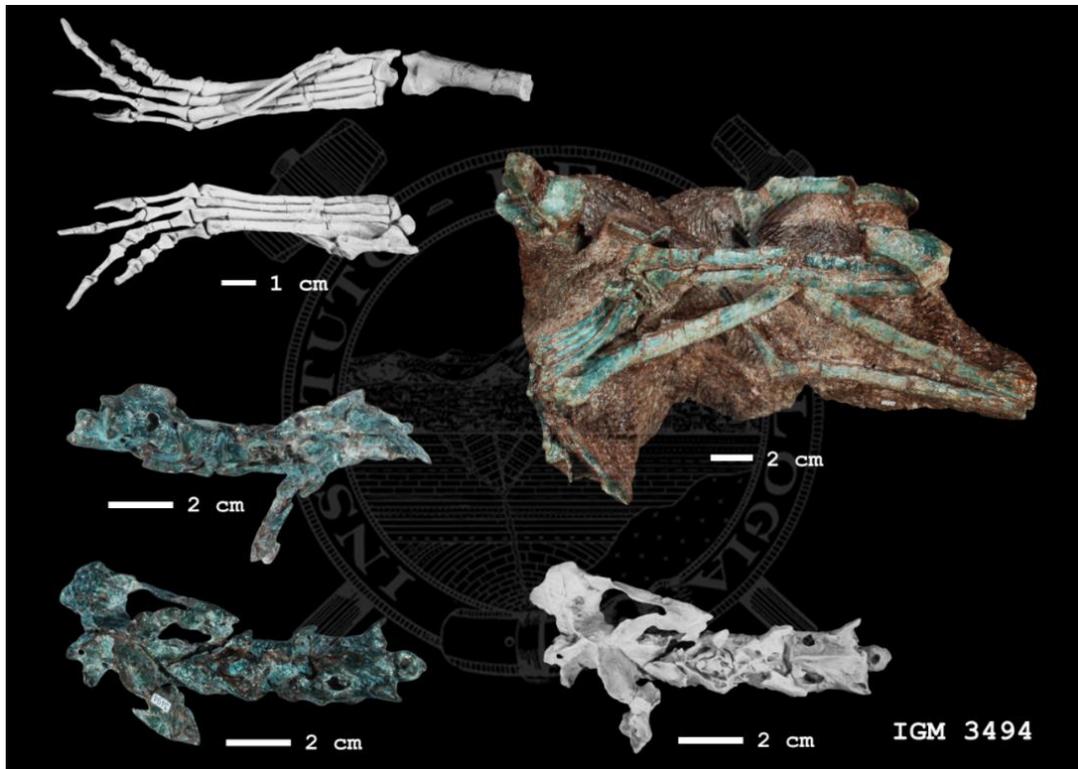


Figura 7. IGM 3494, holotipo de *Dimorphodon weintraubi* (Tomada de UNIPALEO).

- 2) *Muzquizopteryx coahuilensis* Frey, Buchy, Stinnesbeck, González-González y Di Stefano, 2006— Este pterodactyloideo de la familia Nictosauridae se conoce por un ejemplar recuperado en los sedimentos margosos marinos del Coniaciano pertenecientes al Grupo Austin, explotados en la cantera El Rosario, a 150 Km de Múzquiz, Coahuila, noreste de México (Figura 8). Este es el pterosaurio más joven y también el más completo hasta ahora recuperado en el país (Frey *et al.*, 2006, 2012). Un segundo ejemplar posiblemente perteneciente a la misma especie fue encontrado en la misma localidad y reportado como *Muzquizopteryx* sp. por Frey y Stinnesbeck (2014).



Figura 8. IGM 8621, holotipo de *Muzquizopteryx coahuilensis* (Tomada de UNIPALEO).

- 3) ***Pteranodon?***— Cabral-Perdomo y Applegate (1993) fueron los primeros en abordar el estudio de los restos óseos de pterosaurios del Albiano (Cretácico temprano) de la Cantera Tlayúa (Formación Tlayúa), en las cercanías de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Los autores sugirieron que algunos de estos fósiles podrían ser pteranodontoides pertenecientes al género *Pteranodon* Marsh, 1876 (también véase Reynoso-Rosales *et al.*, 2000; Frey y Stinnesbeck, 2014). Más recientemente, Solano-Templos (2011) retomó el estudio de los pterosaurios de Tlayúa, basándose en restos fragmentarios de las alas y el tronco asociados y parcialmente articulados. Esta autora concluyó que estos fósiles representan una nueva especie del género *Pteranodon* o un género nuevo cercano. Desafortunadamente, las ideas planteadas en su tesis aún no han sido publicadas. Finalmente, Romero-Capistrán y Alvarado-Ortega (2019), señalaron que el nuevo material con restos craneales y corporales estudiados en esta tesis (CT8045), podrían representar un pteranodóntido nuevo.

- 4) ***Nyctosaurus?***— Como ya se mencionó arriba, Cabral-Perdomo y Applegate (1993) abordaron el estudio de los restos óseos de pterosaurios del Albiano (Cretácico temprano), y además de sugerir la presencia de *Pteranodon* propusieron que parte del material de pteranodontoides son atribuibles al género *Nyctosaurus* Marsh, 1876 (también véase Reynoso-Rosales *et al.*, 2000; Frey y Stinnesbeck, 2015. Desafortunadamente, estos autores no concluyeron dichos estudios y actualmente, la presencia de *Nyctosaurus* en Tlayúa necesita ser verificada.
- 5) **Pterodactyloidea**— El fragmento terminal proximal de una posible tibia izquierda fuertemente aplastada, colectada en la localidad El Pelillal, donde afloran rocas de la Formación Cerro del Pueblo, Coahuila (Figura 9) fue descrito como perteneciente a un representante inmaduro del suborden Pterodactyloidea (Rodríguez-De la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998).



Figura 9. IGM 7708, tibia izquierda? de Pterodactyloidea del El Pelillal, Coahuila (Tomada de UNIPALEO).

- 6) **Ornitocheiroidea**— Existen tres reportes de ejemplares atribuibles al suborden Ornitocheiroidea. Por un lado, Frey, Stinnesbeck, Martill, Rivera Sylva y Múzquiz (2020) reportaron un ejemplar proveniente de la cantera de roca caliza “Crema Bonfil” en el Norte de Coahuila, perteneciente al Cenomaniano tardío (Figura 10).



Figura 10. MUZ-910 Ornithocheiridae indet. Preserva un metacarpal IV izquierdo con un sincarpal distal, fragmentos de metacarpales preaxiales y una falange del vuelo IV. Modificada de Frey *et al.*, 2020 (fig. 2).

Dicho ejemplar se logró identificar hasta nivel de familia, Ornithocheiridae, siendo éste el representante más joven a nivel mundial y el más austral de Norteamérica hasta ahora. Dicho ejemplar está formado por fragmentos de un ala que aproximadamente pudo tener una envergadura de 3.5 metros y consta de los siguientes elementos: un metacarpal IV izquierdo con un sincarpal distal, fragmentos de metacarpales preaxiales y una falange del vuelo IV. Por otra parte, Frey *et al.*, (2006) reportaron, a partir de la comunicación personal de Rodríguez-de la Rosa, la existencia de restos de un ejemplar, que cuenta con una falange de vuelo de un individuo cuya envergadura pudo ser de alrededor de 5 metros, recuperados en Rincón Colorado, Coahuila (Rodríguez-de la Rosa, com. pers. 2019). En cambio, Rodríguez-de la Rosa (1996) reportó que, en los sedimentos del Cretácico tardío de la Cuenca de Parras, Coahuila, una posible falange de vuelo atribuible a un pterosaurio del suborden Ornithocheiroidea; sin embargo,

posteriormente (Frey y Stinnesbeck, 2014) pusieron en duda tal determinación taxonómica.

- 7) **Pterosauria indeterminado, fragmentos óseos**— Existen reportes de la presencia de restos óseos de pterosaurios indeterminados en México. Frey *et al.*, (2006) reportaron la existencia de fragmentos óseos reconocibles como parte de pterosaurios, encontrados en la formación El Gallo, cerca del Rosario, Baja California, basados en una comunicación personal sostenida en 2003 con Aranda-Manteca. Hasta el momento no existe ninguna otra publicación que se refiera a estos fósiles.

Carbot-Chanona y Avendaño-Pasos (2002) señalaron la presencia de un diente de pterosaurio indeterminado proveniente del Maastrichtiano de la Formación Ocozocoautla, en las cercanías del pueblo del mismo nombre, en Chiapas. Carbot-Chanona y Than-Marchese (2013), concluyeron que dicho ejemplar en realidad es un diente palatino de un pez *Enchodus*.

- 8) ***Pteraichnus* Stokes 1957**— Existen cuatro localidades en México donde se reporta el icnofósil *Pteraichnus*, atribuible a marcas de pisadas de pterosaurios. Dos de éstas se encuentran en el Estado de Coahuila, una en Michoacán y otra en Puebla. Rodríguez-de la Rosa (2003) y Frey *et al.*, (2006) han señalado que en los sedimentos del Campaniano tardío de la Formación Cerro del Pueblo, expuestos en El Pelillal, Coahuila, se encuentran huellas de pterosaurios bien conservadas, en donde es posible reconocer una secuencia de pisadas con impresiones de las extremidades anteriores y posteriores, además de posibles marcas de arrastre de la cola de un mismo individuo (Figuras 11.A y 11.B).

Por otro lado, Rodríguez-de la Rosa *et al.*, (2002, 2004) han señalado que en el sitio El Quemado, en Coahuila, donde afloran rocas del Campaniano de la Formación Cerro del Pueblo, existen impresiones de huellas atribuibles a *Pteraichnus*.

La impresión de la mano de un pterosaurio referida como *Pteraichnus*-like fue publicado por Rodríguez-De la Rosa (2004) y Bravo-Cuevas y Rodríguez-de la Rosa (2014), en una secuencia de rocas vulcano-sedimentarias del Jurásico tardío expuestas en el sitio Chuta, Michoacán (Figura 11C).

Finalmente, Lozano-Carmona *et al.*, (2017) reportaron la existencia de este icnogénero sobre rocas areniscas de grano fino del Jurásico temprano pertenecientes a la Formación Otlatepec, expuestas en un sitio no definido dentro del Estado Puebla, con base en una impresión podial izquierda aislada con los cuatro dígitos, con talón y marcas de garras delgadas. Hasta el momento, la información de este resumen de congreso no ha sido ampliada.

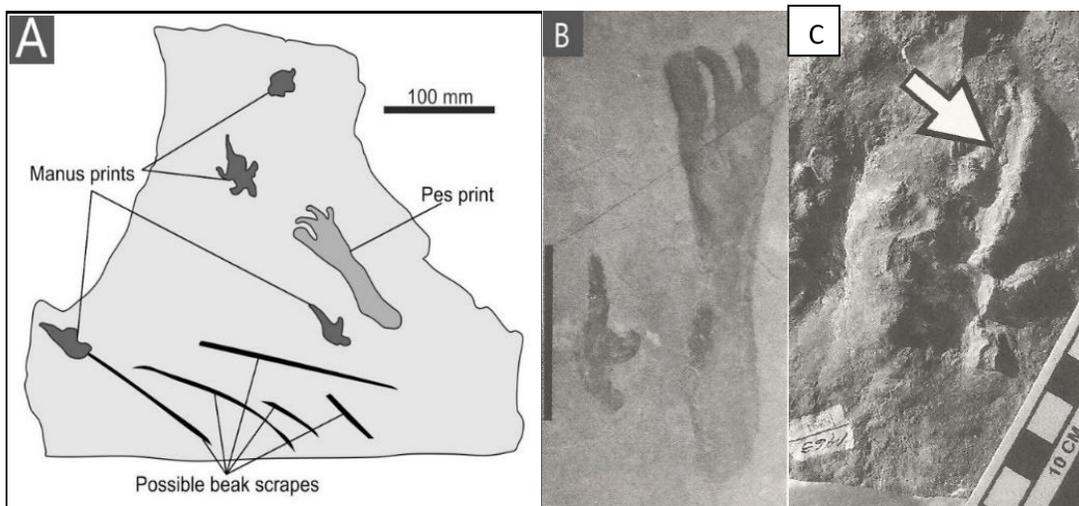


Figura 11. Fósiles de *Pteraichnus* encontrados en México. A) Reconstrucción de secuencia observada en El Pelillal, Coahuila (Rodríguez-de la Rosa, 2003, fig. 2). B) Impresión de pes y manus El Pelillal, Coahuila (Bravo-Cuevas y Rodríguez-de la Rosa, 2014, fig. 11.6. Escala en B=5cm.). C) Icnita referida como *Pteraichnus*-like del sitio Chuta, Michoacán (Bravo-Cuevas y Rodríguez-de la Rosa, 2014, fig. 11.6).

- 9) **Otras icnitas de pterosaurio**— Existen dos reportes de icnitas de pterosaurios en México no referidas a ningún icnogénero. Por un lado, Meyer *et al.*, (2005) reportaron el hallazgo de impresiones posiblemente producidas durante el nado de un pterosaurio, incluyendo las impresiones de sus garras, en rocas del Campaniano explotadas en el Rancho Soledad, cerca de Sabinas, Coahuila, que forman parte de la Formación Olmos y fueron depositadas en un ambiente lacustre dentro de la Cuenca Sabinas (Figura 12).

Sin embargo, Gío-Argaez *et al.*, (2012) y Bravo-Cuevas y Rodríguez-De la Rosa (2014) reportaron la presencia de huellas atribuibles a pterosaurios, conservadas en la superficie de rocas del Cretácico temprano de la Formación San Juan Raya, expuestas

en la localidad Agua el Banco, Puebla. En la misma formación, Ordoñez-Rodríguez (2021) identificó huellas que se asumen pertenecen a *Pteraichnus*.

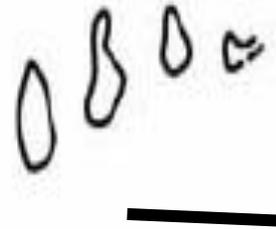


Figura 12. Icnitas de un pterosaurio de Rancho Soledad, Coahuila. Tomado de Meyer et al (2005, pl. 1, fig. C). Escala= 5 cm.

Actualmente, la localidad con la mayor cantidad de restos óseos de pterosaurios en México es la Cantera Tlayúa, en Puebla. Numerosos restos de estos reptiles voladores están depositados en la Colección Nacional de Paleontología (CNP), incorporada al Museo María del Carmen Perrilliat del Instituto de Geología de la UNAM. Algunos de estos ejemplares han sido estudiados con anterioridad y referidos vagamente como posibles representantes de los géneros *Pteranodon* y *Nyctosaurus*, o incluido como taxa nuevos (Cabral-Perdomo y Applegate, 1993; Reynoso-Rosales *et al.*, 2000; Solano-Templos, 2011); sin embargo, dichos trabajos no han sido concluidos y la diversidad taxonómica de estos reptiles en Tlayúa sigue siendo desconocida.

Recientemente, en 2019, en la Cantera Tlayúa fue recuperado el primer ejemplar de pterosaurio con cráneo, el cual está depositado en la Colección Nacional de Paleontología, del Instituto de Geología, UNAM, bajo el número de campo CT 8045. Los rasgos más sobresalientes de este ejemplar son la presencia de tres crestas en el cráneo, de un hocico largo y desdentado, dichos caracteres son determinantes taxonómicamente y lo asignan como un pterosaurio distinto. A partir de las observaciones previas, el objetivo de esta tesis es identificar este nuevo ejemplar y aportar más información sobre la diversidad de los pterosaurios de Tlayúa.

### **Hipótesis de trabajo**

- Dadas las investigaciones anteriores sobre pterodáctilos en tlayúa, se espera que la anatomía ósea del ejemplar CT 8045 muestre rasgos osteológicos que permiten determinar su identidad taxonómica dentro de la familia Pteronodontidae.

### **Hipótesis nula**

- Los rasgos osteológicos del ejemplar CT 8045 son insuficientes para determinar su identidad taxonómica dentro de la familia Pteronodontidae.

### **Objetivos**

El objetivo general de esta tesis es proporcionar una descripción detallada del ejemplar CT 8045 y determinar su identidad taxonómica dentro de la familia Pteronodontidae, a través de un ejercicio de anatomía comparada.

- Describir los detalles osteológicos conservados en el ejemplar CT 8045
- Llevar a cabo un ejercicio de anatomía comparada que incluya el ejemplar CT 8045 y otros pterosaurios pteranodóntidos.

### **Metas**

- Preparar y conservar el ejemplar CT 8045, aplicando diferentes técnicas paleontológicas de naturaleza mecánica y química.
- Obtener imágenes fotográficas detalladas de los rasgos osteológicos conservados en el ejemplar CT 8045 aplicando distintos modos de contraste e iluminación.
- Identificar los rasgos anatómicos óseos conservados en CT 8045.
- Recopilar información morfológica de los pteranodóntidos que permitan elaborar un ejercicio de anatomía comparada que incluya el ejemplar CT 8045.

## La Cantera Tlayúa

### Historia de la Cantera

La Cantera Tlayúa es un sitio paleontológico emblemático de México, es la localidad de peces fósiles del Cretácico temprano más importante en Norteamérica y la primera localidad de conservación extraordinaria o Lagerstätte del país (Applegate *et al.*, 2006; Martill, 1989; Alvarado-Ortega *et al.*, 2007). Este sitio, ubicado en la región Mixteca Alta, en el Municipio de Tepexi de Rodríguez y al sur del Estado de Puebla, es una cantera comercial, extendida en el borde noroeste de la Barranca Tlayúa, de la cual toma su nombre (Figura 13). En náhuatl, tlayúa significa “lugar del Crepúsculo o de la Oscuridad”. Actualmente, la Cantera Tlayúa es reconocida por la abundancia, diversidad y extraordinario estado de conservación de sus fósiles, entre los que se han registrado microfauna, algas, plantas, bivalvos, gasterópodos, amonitas, insectos, isópodos, cangrejos, reptiles y especialmente peces (Applegate, 1996; Applegate *et al.*, 2006; Alvarado-Ortega, 2005; Alvarado-Ortega *et al.*, 2006).

A finales de la década de 1950, Don Miguel y su familia descubrieron los fósiles de Tlayúa cuando comenzaron a extraer rocas de su Cantera Tlayúa. En esta Cantera es posible extraer las rocas calizas en forma de lajas o láminas delgadas, cuyas superficies muestran arcillas enriquecidas con óxidos de hierro que generan una amplia gama de tonalidades rojizas. La dureza y belleza de estas lajas las hacen susceptibles para ser usadas en la construcción, como coberturas de paredes y pisos. Eventualmente, durante la extracción de las lajas en Tlayúa, Don Miguel y sus trabajadores comenzaron a descubrir restos de distintos organismos depositados sobre las superficies de contacto de las lajas. Al no reconocer a los organismos conservados en la roca, Don Miguel sospechó que no se trataba de simples esqueletos y asumió que debían significar algo; su curiosidad le permitió pensar que estos objetos eran un tesoro que debía ser estudiado por especialistas. A partir de ese momento, él buscó en gente de distintos oficios y profesiones, desde sacerdotes a políticos, a aquéllos que le pudieran ayudar a comprender esos huesos en las rocas. Fue hasta 1980, cuando tras un encuentro con

la Familia Aranguthy, el periodista H. Möller publicó la primera noticia sobre los Aranguthy, la Cantera Tlayúa y sus extraordinarios fósiles (Alvarado-Ortega, 2005).

La noticia sobre Tlayúa llegó a oídos del Dr. Shelton P. Applegate y su equipo de trabajo en el Instituto de Geología de la UNAM. Tras visitar a Don Miguel Aranguthy y convencido del valor científico de los fósiles de este sitio, Don Miguel y el Dr. Applegate establecieron un acuerdo para fomentar el rescate, preservación y estudio de los fósiles de Tlayúa. Hasta hoy, dicho acuerdo se mantiene vigente entre los hijos de Don Miguel y la UNAM. Como parte importante de este esfuerzo, en 1981 se inauguró el Museo Pie de Vaca (desde 2005, Museo Regional Mixteco Tlayúa), a la entrada del Municipio de Tepexi de Rodríguez y a escasos dos kilómetros de la Cantera Tlayúa. En éste, el primer museo paleontológico de sitio en México, se exponen de manera permanente los fósiles que avalan los avances alcanzados en los estudios geológico-paleontológicos en Tepexi de Rodríguez y sus alrededores (Alvarado-Ortega, 2005).

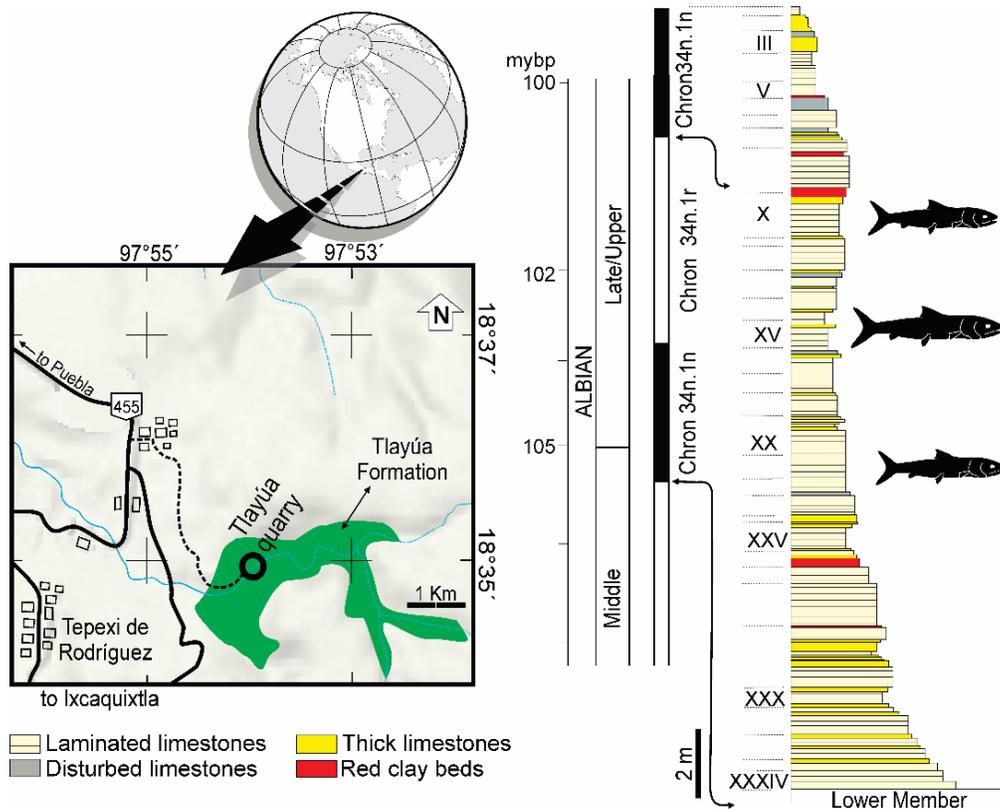


Figura 13.- Mapa de la Cantera Tlayúa y columna estratigráfica del Miembro Medio de la Formación Tlayúa. Tomada de Alvarado-Ortega y Alves, 2022 (Figura 1).

Los fósiles colectados en la Cantera Tlayúa son albergados en la Colección Nacional de Paleontología (CNP), incorporada al Museo María del Carmen Perrilliat del Instituto de Geología (Igl) de la UNAM. Hasta hoy, cerca de 9000 fósiles de este sitio han sido registrados en la CNP, haciendo de ésta, la colección más importante de peces fósiles en todo México. Actualmente, las rocas fosilíferas de Tlayúa están siendo extraídas en otras canteras; sin embargo, no es claro el destino que tienen los fósiles que ahí son extraídos.

### **Aspectos geológicos**

La Cantera Tlayúa está ubicada a 60 km al sureste de Puebla de Zaragoza, ciudad capital del Estado de Puebla, dentro del polígono enmarcado por las coordenadas  $97^{\circ}54'38.56''$ — $97^{\circ}54'08.23''$  W y  $18^{\circ}35'05.39''$ — $18^{\circ}35'08.04''$  N. A partir de su descubrimiento, la Cantera Tlayúa fue objeto de múltiples estudios. Distintos autores ofrecieron los primeros datos de geológicos, involucrando aspectos regionales, tectónicos y de facies; sin embargo, fue Pantoja-Alor (1992) quien sugirió que las rocas fosilíferas de la Cantera Tlayúa forman parte de una unidad geológica propia, a la que dio el nombre de Formación Tlayúa.

En la región de Tepexi de Rodríguez, las rocas más antiguas son los esquistos y filitas de edad cámbrica-devónica del Complejo Acatlán (Ortega-Gutiérrez, 1978). Capas rojas terrígenas con lentes calcáreos de edad entre el Jurásico Superior y el Cretácico, cubren en discordancia angular a esas rocas paleozoicas (Ortega-Guerrero, 1989). Aunque no existe un contacto expuesto, Pantoja-Alor (1992) señaló que encima de la secuencia anterior, existe una unidad de al menos 300 metros de espesor de rocas que forman parte de la Formación Tlayúa, la cual fue descrita a partir de los estratos rocosos expuestos a lo largo de la Barranca Tlayúa. La Formación Tlayúa está cubierta en discordancia angular por una secuencia de conglomerados continentales cenozoicos (Eoceno-Oligoceno) conocidos como las formaciones Tepexi el Viejo y Balsas. Finalmente, las rocas más recientes en el área son los sedimentos continentales fluviolacustres y aluviales correspondientes a las formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna de edad del Plioceno y Pleistoceno, respectivamente (Cabral-Perdomo, 1995; Castro-Azuara, 1997).

A pesar de que en la Formación Tlayúa el límite inferior está cubierto y el límite superior está erosionado; Pantoja-Alor (1992) señaló que ésta se compone de tres miembros:

**El Miembro inferior**— Esta sección se compone de una secuencia de estratos masivos de calizas de color gris-cremoso, ligeramente azuladas, dispuestas en estratos masivos paralelos que en suma alcanzan un espesor de al menos 50 metros. El límite inferior de este miembro es desconocido. Concreciones de sílice blanco y negro están presentes dentro de las calizas, en donde también están presentes fósiles completamente silicificados del rudista *Toucasia polygyra* Alencaster, 1973, y del bivalvo *Chondrodonta* Stanton, 1901.

**Miembro medio**— Esta sección es la más importante y distintiva en términos paleontológicos debido a la riqueza fosilífera de sus estratos laminares explotadas comercialmente en la Cantera Tlayúa. Este miembro tiene un espesor de entre 25 y 30 metros (Benammi *et al.*, 2006) y se compone de una intercalación de estratos horizontales paralelos que incluye calizas de grano fino color crema, así como finas capas de arcillosa de una amplia gama de tonalidades rojizas. Estas calizas de texturas micríticas, delgadas, laminadas y portadoras de abundantes microfósiles. En cambio, los estratos arcillosos son ricos en óxidos de hierro que les dan la coloración rojiza y además constituyen superficies de contacto que fácilmente pueden ser separados al ser golpeados (Applegate *et al.*, 2006; Alvarado-Ortega, 2005). Los macrofósiles de Tlayúa generalmente están depositados en los planos de interestratificación de las calizas, en contacto con estas capas arcillosas (Figuras 13, 14).

La edad del miembro medio de la Formación Tlayúa ha sido determinada como albiana media-superior a través de la identificación de estudios bioestratigráficos de amonites y belemnites (Cantú-Chapa, 1987; Seibertz and Buitrón-Sánchez, 1987a, b), de geología regional (Pantoja-Alor, 1992) y registro paleomagnetoestratigráfico (Benammi *et al.*, 2006). A pesar de que Kashiyama y colaboradores (2004), con base al conjunto de foraminíferos encontrados en Tlayúa, sugirieron una edad aptiana; hasta el momento, la identificación de dichos microfósiles es cuestionable porque no hay imágenes publicadas de éstos y su ocurrencia tampoco ha sido documentada en Tlayúa por otros autores. Benammi y colaboradores (2006) estudiaron el registro paleomagnético en rocas de la Cantera Tlayúa, encontrando que la parte media de éstas se depositaron durante el Crón C34n.r1 y sus extremos en parte de los cronos C34n.1n y C34n.2n; es decir, el Miembro medio de la

Formación Tlayúa es de edad albiána media-superior y se depositó entre los 100 y los 105 millones de años (Figura 13). Recientemente, se identificaron estratos gruesos de arcilla rojizas como sedimentos volcánicos alterados, donde los feldespatos potásicos señalan la edad de 97,8 millones de años (Bermúdez-Chávez, 2021) y los residuos isotópicos U-Pb 121 conservada en zircones indican que estos fueron depositados en un único evento, hace 110 millones de años, cerca del límite Albiano temprano-medio (Riquelme *et al.*, 2021).

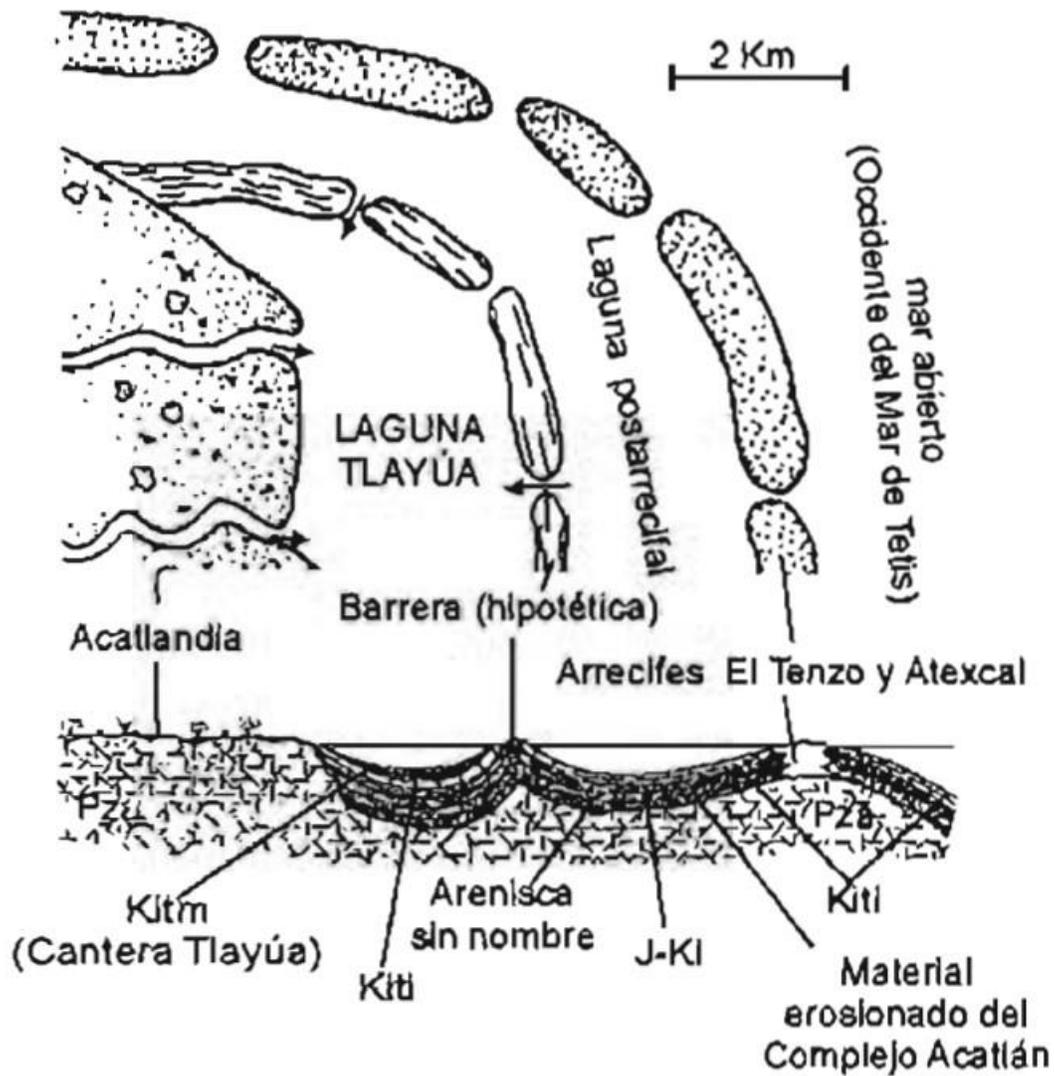


Figura 14. Reconstrucción paleoambiental de la Cantera Tlayúa como una laguna restringida (tomado de Alvarado-Ortega, 2005, fig. 2.6).

Diversos escenarios paleoambientales han sido propuestos para explicar las características litológicas y paleontológicas de la Cantera Tlayúa. El modelo paleoambiental mejor documentado hasta ahora es el propuesto por Espinosa-Arrubarena y Applegate (1996) (Figura 14); éste considera que estas rocas se depositaron en un ambiente transicional que incluye una laguna restringida y poco profunda, llamada laguna Tlayúa, la cual estaba bordeada por una barrera hipotética compuesta de arena que al mismo tiempo estaba rodeada por grandes arrecifes de coral. El extremo oeste de esta laguna contaba con corrientes de agua o ríos que aportaban sedimentos y organismos continentales. La preservación excepcional encontrada en Tlayúa fue promovida por una la circulación restringida en un ambiente tropical, que eventualmente se tornaba hipersalina y anóxica debido a las altas tasas de evaporación provocando la muerte y lenta descomposición de los organismos atrapados en esta laguna y la ausencia de organismos bentónicos (Bennami *et al.*, 2006). En Tlayúa hay una variedad en la conservación de la paleobiota, desde cuerpos perfectamente articulados hasta aquellos parcialmente o totalmente desarticulados; lo que demuestra que las condiciones de depósitos fueron dinámicas. El desarrollo de colonias bacterianas en forma de tapetes algales evitó la desarticulación de la mayoría de algunos cadáveres depositados en el fondo de la laguna (Alvarado-Ortega, 2005).

Hoy en día, la asociación fósil de Tlayúa incluye icnitas de invertebrados y restos de vertebrados, foraminíferos, algas, esponjas, corales, cangrejos, ostrácodos, algunos insectos, bivalvos, gasterópodos, amonites, equinodermos, posibles anélidos, escasos restos de plantas terrestres y abundantes vertebrados representados por cocodrilos, pterosaurios, tortugas, lagartos, tuátaras, así como una rica diversidad de peces óseos y un batoideo (Reynoso, 1998; Alvarado-Ortega, 2005; Alvarado-Ortega *et al.*, 2006; Machado *et al.*, 2013; González-Cruz, 2015; Alves *et al.*, 2020; entre otros).

**Miembro superior**— Esta es una secuencia incompleta de capas de dolomía grisácea que cambian progresivamente a calizas de grano fino, su color es crema-rosado, y forma estratos de grosor variable (Pantoja-Alor *et al.*, 1989). De acuerdo con Fernández-Becerra (1985), los miliólidos de la especie *Dicyclina schiumbergeri* Munier-Chalmas, 1902, encontrados en este miembro indican que se depositó durante el Cenomaniano; sin embargo, Pantoja-Alor (1992) considera que esta es una secuencia del Abiano superior.

## Materiales y métodos

### Preparación del material fósil

El material fósil, fue recuperado en varios fragmentos al haber estado incluido en un bloque de roca que fue desprendido de una parte elevada de la cantera, que posteriormente se dejó caer a ras de suelo donde fue golpeado para descomponerlo en lajas. En una de estas lajas el ejemplar fue identificado y los cantereros se dieron a la tarea de recuperar todos los fragmentos de ese nivel que contuvieran restos de este fósil. A juzgar por el hecho de que este ejemplar se encontraba en el borde lateral del fragmento rocoso recuperado, es posible pensar que el resto del ejemplar aún está atrapado en el borde de la Cantera Tlayúa que aún no ha sido trabajado.

Este fósil fue entregado por el Sr. Ranulfo Aranguthy, quien escribió los datos de campo correspondientes en cada una de sus partes, las envolvió de manera cuidadosa en papel periódico y las colocó en una caja de cartón para ser transportado a la Colección Nacional de Paleontología. El primer trabajo de esta investigación fue reconocer y armar todas las partes recuperadas del ejemplar. Se consiguió armar distintas regiones del esqueleto conservadas en parte y contraparte. Los distintos fragmentos del fósil fueron pegados con una mezcla de cianocrilato comercial (marca Kola-loka) y bicarbonato de sodio. A continuación, este se sometió a un proceso de preparación que tiene el objetivo de liberar y exponer la superficie ósea conservada. Para lograr esto, se siguieron los pasos del procedimiento descrito por Alvarado-Ortega (2005), en la preparación de otros vertebrados fósiles de Tlayúa (Figura 15). Este procedimiento incluye la aplicación de las siguientes técnicas:

**Limpieza química-mecánica**— Se aplican soluciones de ácidos débiles para disolver la matriz de roca calcárea que contengan restos de vertebrados, compuestos de fosfato de calcio (Toombs y Rixon, 1959). En este caso, se aplicó una solución de ácido sulfámico ( $H_3NSO_3$ ) al 5%, cuya reacción en la roca genera un burbujeo superficial débil.

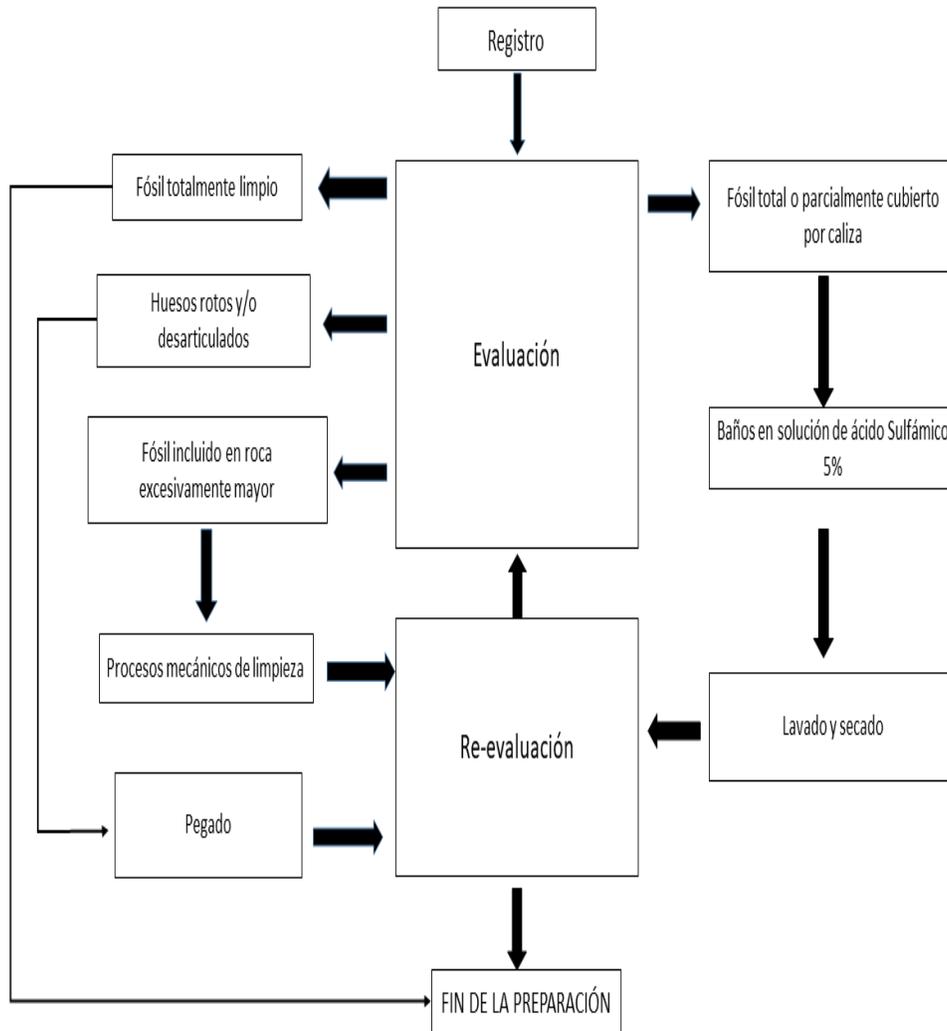


Figura 15. Diagrama del proceso general de preparación de los vertebrados fósiles provenientes de la Cantera Tlayúa (modificado de Alvarado-Ortega, 2005).

El ejemplar fue sumergido en esta solución durante una hora, más adelante se le dio un baño de agua limpia durante un periodo de 2-3 hrs. Posteriormente, se dejó secar al aire y bajo la sombra.

Tras evaluar los resultados de la limpieza química, se tomó la decisión de eliminar sedimento del cráneo a través de la aplicación puntual de la solución ácida y del uso de excavadores y agujas de disección, para remover el sedimento de algunas regiones donde aún existían restos cubriendo estructuras óseas.

Los huesos expuestos por la limpieza química-mecánica descrita fueron endurecidos con una solución débil de plexygum en acetato de etilo, la cual se aplicó con un pincel limpio y seco sobre los huesos. Los fragmentos óseos que se desprendieron durante el baño de ácido o durante la acción mecánica descritos arriba, fueron pegados en su posición original con cianocrilato que se fue aplicando en pequeñas cantidades del siguiente modo. Se aplicaron varias gotas de este pegamento en una roca distinta al fósil, con ayuda de la punta de las agujas de disección, se colectó una pequeña cantidad de este pegamento; la punta se acercó a la superficie a ser pegada y por absorción el pegamento inunda los espacios vacíos entre el fósil y a roca.

### **Técnicas de fotografía**

Para potenciar la observación del ejemplar bajo el microscopio, fue cubierto con humo de magnesio, lo cual permitió observar detalles de la superficie del hueso al eliminar el efecto del color y lograr mejorar un mejor contraste. Esta técnica también fue aplicada en la obtención de fotografías bajo condiciones controladas, usando luz blanca rasante en un cuarto oscuro, lo cual permite obtener imágenes de alto contraste en tonos de grises. También se obtuvieron fotografías del ejemplar bajo luz ultravioleta, técnica que permite obtener buenas imágenes sobre la forma de los huesos, aún y cuando éstos estén mal conservados.

### **Procesamiento de imágenes**

Las imágenes fotográficas de alta definición que ilustran este trabajo fueron obtenidas utilizando varias técnicas: usando luz natural, blanca y UV, con el ejemplar sin contrastar y contrastados con cloruro de amonio o magnesio. Las imágenes fueron procesadas con el programa Photoshop 2019 para mejorar el contraste, equilibrar el contraste de colores y resaltar las suturas entre los huesos. Los dibujos que ilustran esta tesis fueron elaborados con el programa Coral Draw versión 2019.

## Acrónimos

Las abreviaturas institucionales: **SEPCP**, Coordinación de Paleontología de la Secretaría de Educación Pública de Coahuila. **CNP**, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Ciudad Universitaria, Universidad Nacional Autónoma de México. **CT**, Colección Tlayúa [número informal que representa el número de campo registrado en los fósiles provenientes de la Cantera Tlayúa depositados dentro de la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología UNAM (IGM)]. **Igl**, Instituto de Geología, Ciudad Universitaria, Universidad Nacional Autónoma de México. **MUZ**, Museo de Paleontología de Múzquiz, Coahuila, México. **UNAM**, Universidad Nacional Autónoma de México.

## Nomenclatura y Abreviaciones Anatómicas

Los nombres asignados y las abreviaturas adoptadas en este trabajo, para describir los diferentes huesos y estructuras óseas observadas en el ejemplar estudiado, fueron tomadas de trabajos previos similares, entre los que se destacan (Bennet, 1994, Bennet, 2001, Bennet, 2003, Unwin, 2003, Kellner, 2003 y Frey *et al.*, 2006). La lista de abreviaturas morfológicas considerada en este trabajo es la siguiente:

AE- Anillo esclerótico	MF- Fenestra mandibular	SS- Vértebras sinsacras
EN- Espina neural	NA- Nasal	ULN- Ulna
AOF- Apertura anteorbital	N- Abertura nasal	UTF- Fenestra temporal superior
C- Costillas	NAOF- Fenestra nasanteorbital	V- Vertebra
CY- Cuadratoyugal	O- Órbita	VDL- Vértebras dorsales libres
D- dígito	P- Falange	WP- Falange del vuelo
DSC- Sincarpal distal	PA- Parietal	Y- Yugal
F- Frontal	PC- Carpal preaxial	
G- Gastralía	PM- Premaxilar	
IL- Ilium	PPU- Prepubis	
L- Lacrimal	PSC- Sincarpal proximal	
LG- Elementos laterales de la gastralía	PT-Pteroide	
LTF- Fenestra temporal inferior	RAD- Radio	
LTC- Longitud total del cráneo	SES B- sesamoideo B	

M- Maxilar	SNP- Placa supraneural	
MC- Metacarpal	SQ- Escamoso	

## RESULTADOS

### Sistemática Paleontológica

Orden Pterosauria Kaup, 1834

Suborden Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Superfamilia Ornithocheiroidea Seeley 1870 *sensu* Kellner, 2003

Azhdarchoidea Nesov 1984

Familia indeterminada

Gen. y sp. nov.

**Notas sobre la denominación taxonómica**— De acuerdo con el artículo 7 de El Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ) (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 1999), los nombres científicos nuevos aplicables a géneros y especies deben aparecer en publicaciones formales que faciliten el acceso público permanente. Entre estas publicaciones, se consideran las revistas científicas periódicas, series científicas y libros especializados. El presente trabajo no es una publicación científica. Por ello, el fósil aquí descrito, aunque es considerado como representante de un nuevo género y nueva especie, es nombrado informalmente como “CT8045 gen. y sp. nov.”. Este nombre sólo es válido para el presente trabajo; en el futuro próximo, este taxón será nombrado formalmente siguiendo las normas nomenclaturales del CINZ.

**Material referido**— CT 8045, ejemplar incompleto compuesto de parte (CT8045 A) y contraparte (CT 8045 B) que conserva los huesos articulados de un cráneo completo de 649 mm de longitud exponiendo el lado izquierdo, parte media de ambas extremidades anteriores y parte de la cintura pélvica (Figura 16).

**Ocurrencia**—Calizas litográficas del Albiano medio-superior del Miembro medio de la Formación Tlayúa, explotadas en la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. (Pantoja-Alor, 1992; Benammi *et al.*, 2006).

**Diagnosis**— Pterosaurio Azhdarchoideo que se distingue por: tres crestas craneales (cresta sagital semicircular colocada por encima de la parte media de la NAOF, cresta premaxilar laminar triangular colocada por encima de la órbita, y una cresta frontoparietal robusta inclinada hacia atrás desde la nuca); el proceso nasal es prominente, más largo que ancho y en forma de aguja; ligero prognatismo (la mandíbula inferior sobresale anteriormente de la punta del rostro en apenas 20 mm). Además, presenta una combinación única de caracteres que incluye un rostro largo, bajo, curvo, con la punta ligeramente inclinada hacia arriba y con un Índice Rostral de 5.5 (Figura 16); la cresta marginal mandibular es inconspicua y apenas sobresale 0.92 mm; un ángulo del rostro de 10°; aparentemente las vértebras cervicales son relativamente cortas y cerca de dos veces más largas que anchas; proporción (Ratio) del NAOF de 2.50 (Figura 16); porcentaje del NAOF de 40%.

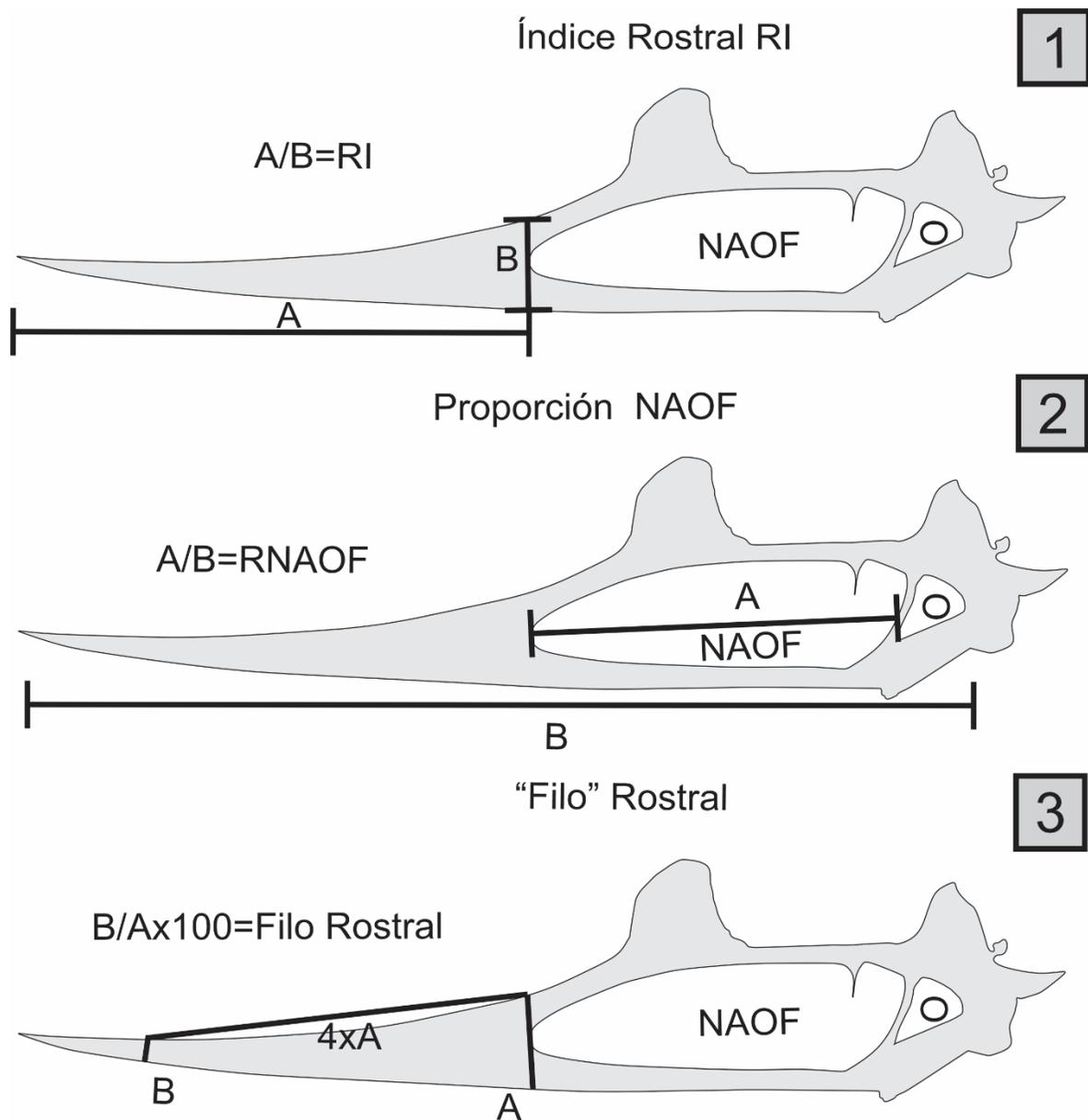


Figura 16. Método para calcular los principales índices de CT8045. Dibujo a línea. 1, Índice rostral (RI) *sensu* Martill y Naish, 2006; 2, proporción del NAOF (RNAOF) *sensu* Martill y Naish, 2006; 3 “Filo” rostral (Rostral Taper) *sensu* Martin-Silverstone, 2017.

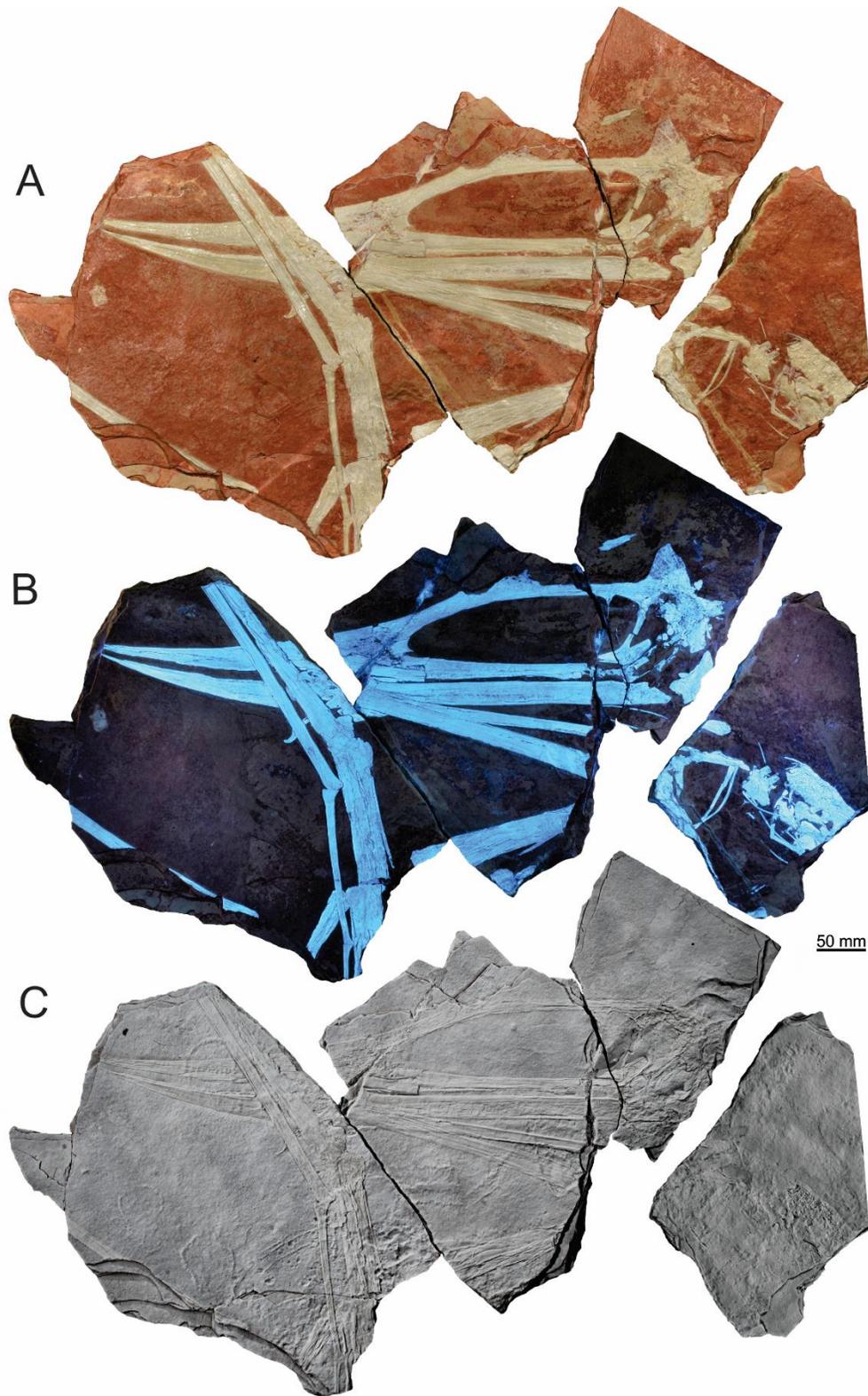


Figura 17. Se muestra el ejemplar CT8045 con diferentes técnicas fotográficas; A, luz blanca; B, luz UV; C, Magnesio..

Tabla 2. Datos generales del cráneo de CT8045.

Hueso	Comentarios	Medida (mm)
Cráneo	Largo de la punta de la premaxila al escamoso (LTC)	649.02
	Largo de la punta de la premaxila a la parte posterior de la órbita (LTC) <i>sensu</i> Martill y Naish, 2006	613.241
	Largo de la punta de la premaxila a la articulación craneomandibular	566.4
	Altura máxima desde la punta de la cresta 1 a la parte ventral del cráneo	149.09
	Ángulo basicraneal <i>sensu</i> Bennett, 2001	23°
	Cresta sagital	80\55
	Cresta premaxilar	40\50
	Cresta frontoparietal	40
Rostro	Largo de la punta de la premaxila hasta la parte anterior del NAOF	334.185
	Altura anterior a al NAOF	59.82
	Largo del NAOF anteroposterior	245.427
	Alto del NAOF dorsoventral	71.349
	Diámetro de la órbita <i>sensu</i> Bennett, 2001	34.1
	Ángulo del rostro	10°
	RI radio <i>sensu</i> Martill y Naish, 2006	5.59
	RT porcentaje de afilamiento del rostro <i>sensu</i> Martin-Silverstone, 2017	29.99%
	Proporción (Ratio) del NAOF <i>sensu</i> Martill y Naish, 2006	2.5
	Porcentaje que representa el NAOF en la longitud total del cráneo (LTC)	37.82%
Mandíbula	Largo de la punta de la mandíbula inferior a la articulación craneomandibular	590.2
	Largo del proceso retroarticular	15.5

## Descripción

### Cráneo

**Rasgos generales**— El cráneo y las mandíbulas están lateralmente comprimidos y exhiben su superficie lateral izquierda (Figuras 17 y 18). El cráneo es triangular y con tres crestas, la cresta sagital, colocada por encima de la fenestra nasoorbital (NAOF, por su abreviatura en inglés), y las crestas premaxilar y frontoparietal (semejante a la descrita por Bennett, 1992), ubicadas por encima y detrás de la órbita respectivamente. El cráneo es cerca de 4.3 veces más largo que alto; su longitud total (LTC) es de 649 mm (a través de un eje que corre a lo largo de su borde ventral, desde la punta del hocico hasta la nuca) mientras que su altura máxima (medida como una línea horizontal trazada desde el eje longitudinal hasta el punto más elevado del cráneo incluyendo la cresta premaxilar) es de 149 mm.

El cráneo se divide en las regiones rostral, nasal, orbital y postorbital. La región rostral, por adelante de la NAOF, tiene una longitud de 334.1 mm y representa el 51.49% de la LTC. La región nasal corresponde a la longitud de la NAOF que mide 245.4 mm y corresponde el 37.82 % de la LTC. La región orbital corresponde al diámetro de la órbita (O) en su extremo superior (como lo sugiere Bennett, 2001), el cual es de 34.1 mm y representa el 5.25 % de la LTC. La región postorbital, por detrás de la órbita tiene una longitud de 35.4 mm y corresponde al 5.4 % de la LTC. El rostro es agudo y muestra el borde dorsal cóncavo con la punta ligeramente hacia arriba. Así, el extremo terminal anterior del rostro se inclina un poco hacia arriba mientras que su extremo posterior es más alto y se eleva por encima de la NAOF, hasta alcanzar la cresta premaxilar. Los bordes dorsal y ventral del cráneo por encima de la NAOF y detrás de la cresta premaxilar son paralelos. La altura del cráneo sin la mencionada cresta premaxilar es de 93.5 mm.

La región postrostral del cráneo presenta tres cavidades prominentes. La anterior es la mayor y corresponde a la fenestra nasoorbital que es ovalada, ligeramente más alta en su extremo posterior y tan larga que representa el 43.36% de la longitud preorbital del cráneo. La proporción del NAOF o “Ratio NAOF” (RNAOF= el largo máximo del NAOF entre el largo total del cráneo desde la punta de la premaxila a la parte más posterior de la órbita, Martill y Naish, 2006) es de 2.50 (Figura 16). El Índice Rostral (RI = largo del rostro desde

la punta de la premaxila al NAOF sobre la altura vertical del rostro anterior al NAOF, en Martill y Naish, 2006) es de 5.59 (Figura 16) y el “Filo” Rostral (Rostral Taper= el porcentaje de reducción en la altura rostral desde la base rostral hasta una distancia cuatro veces mayor que la altura de la base, en Martin-Silverstone, 2017) es de 29.9% (Figura 16). La órbita es una cavidad en forma de gota invertida, posicionada por debajo del margen dorsal del NAOF por al menos 9 mm. El borde ventral del cráneo tiene una escotadura pequeña por debajo de la órbita, así como un borde recto en la base del cráneo que forma un ángulo basicraneal de 23° respecto al borde ventral del cráneo. Delante de este ángulo, el cráneo presenta un proceso condiloide pequeño (Figura 18).

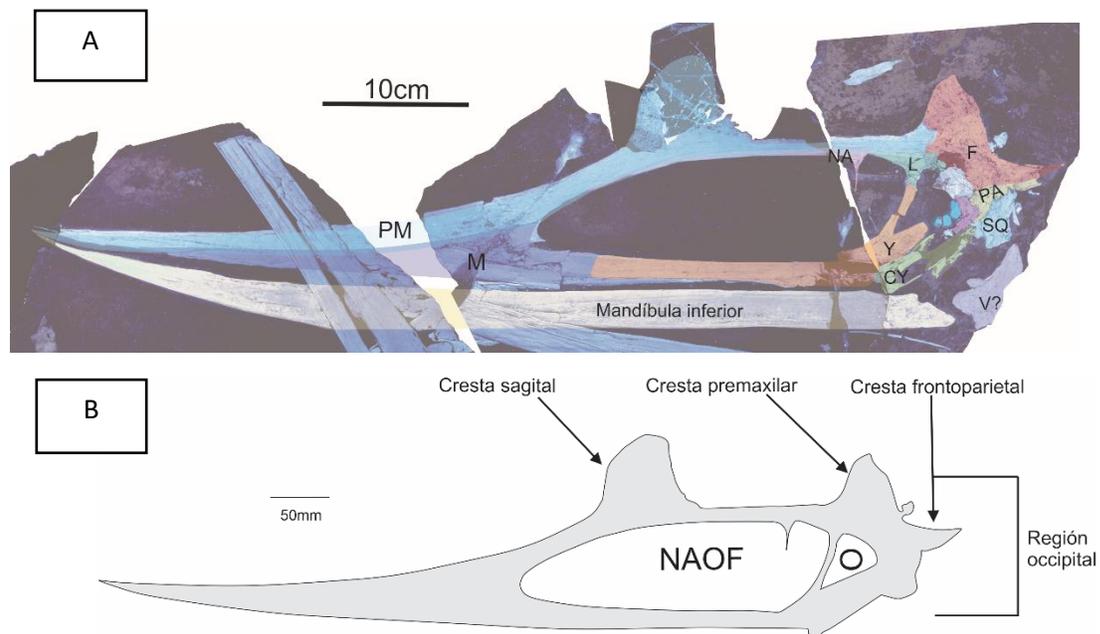


Figura 18. Ejemplar CT8045. Fotografía tomada con luz UV (A) y dibujo a línea (B). Se muestra la posición de las crestas sagital (arriba del NAOF), premaxilar (por encima de la órbita), frontoparietal (en la parte occipital) y la silueta del cráneo. CY, Cuadratoyugal; F, frontal; L, lacrimal; M, maxilar; NA, Nasal; O, órbita; PA, parietal; PM, premaxilar; SQ, escamoso; V, vértebra; Y, Yugal.

El cráneo presenta tres crestas que aquí son nombradas de acuerdo con su posición. La cresta sagital, ubicada por encima de la mitad anterior de la NAOF y el extremo medio dorsal del premaxilar, es laminar, triangular y la más alta de las tres; ésta es ligeramente más larga ( $\approx 80$  mm) que alta ( $\approx 55$  mm). El contorno de la cresta sagital es redondeado en su borde

anterodorsal y ligeramente cóncava posteriormente, en su parte posterior tiene un aspecto fibroso.

En cambio, la cresta premaxilar, se ubica por encima de la órbita, se origina a partir del extremo posterior del premaxilar y está formada principalmente como una extensión dorsal laminar del frontal. Esta estructura es triangular, con 40 mm de alto y cerca de 50 mm de ancho, en donde el borde anterior es recto en su tercio basal y convexo en el ápice mientras que, el borde posterior es recto en sus dos tercios nasales y cóncavo el ápice.

Finalmente, la cresta frontoparietal es una estructura en forma triangular, recta, gruesa y masiva que se inclina posteriormente desde el frontal y el parietal, por detrás de la órbita, mostrando un ápice agudo, la longitud de la cresta postorbital, medida en su eje principal, es cercana a 40 mm.

Las suturas entre los huesos que componen el cráneo son casi imposibles de reconocer debido, quizás, a la fuerte compresión post mortem que sufrió CT 8045. No obstante, esto también podría deberse a que en este ejemplar los huesos craneales podrían estar parcial o totalmente fusionados, como típicamente ocurre en los pterosaurios (Bennett, 2001). A pesar de ello, en este trabajo se presenta una reconstrucción idealizada de los huesos que componen el cráneo basada en la observación de suturas a través del microscopio; así como también de las reportadas por Bennet, 2001 y Andres 2021 (Figura 19).

**Premaxila-maxila (rostro)** — En CT 8045, la mandíbula superior o el rostro expone su superficie lateral izquierda (Figuras, 17-19). El rostro al igual que todos los pterodáctilos se compone de la premaxila y maxila pero en este ejemplar la sutura entre ambos huesos se desconoce, estos huesos podrían estar fusionados en el extremo anterior del rostro, donde la sutura entre estos huesos está obliterada, como es común en los Pteranodontidae y en muchos otros pterosaurios, como fue reportado por Bennet (2001).

La premaxila es un hueso liso y extremadamente largo que forma el techo del cráneo, incluyendo sus regiones rostral y nasal (Figura 19). En vista lateral, este es cóncavo en sus mitades dorsoanterior que forma el margen del rostro, y posteriormente se torna convexo hasta su contacto con el frontal, ventralmente forma parte de la parte anterior del NAOF aunque el contacto es interrumpido con la extensión anterior del nasal, formando una sutura curva con este hueso. Este hueso presenta la cresta sagital en el segundo cuarto de la longitud

de la NAOF y participa formando la región basal anterior de la cresta premaxilar por arriba del borde anterior de la órbita. Este también forma la punta del hocico, el cual es muy agudo, ligeramente inclinada dorsoanteriormente, y muestra un ángulo de  $10^\circ$ .

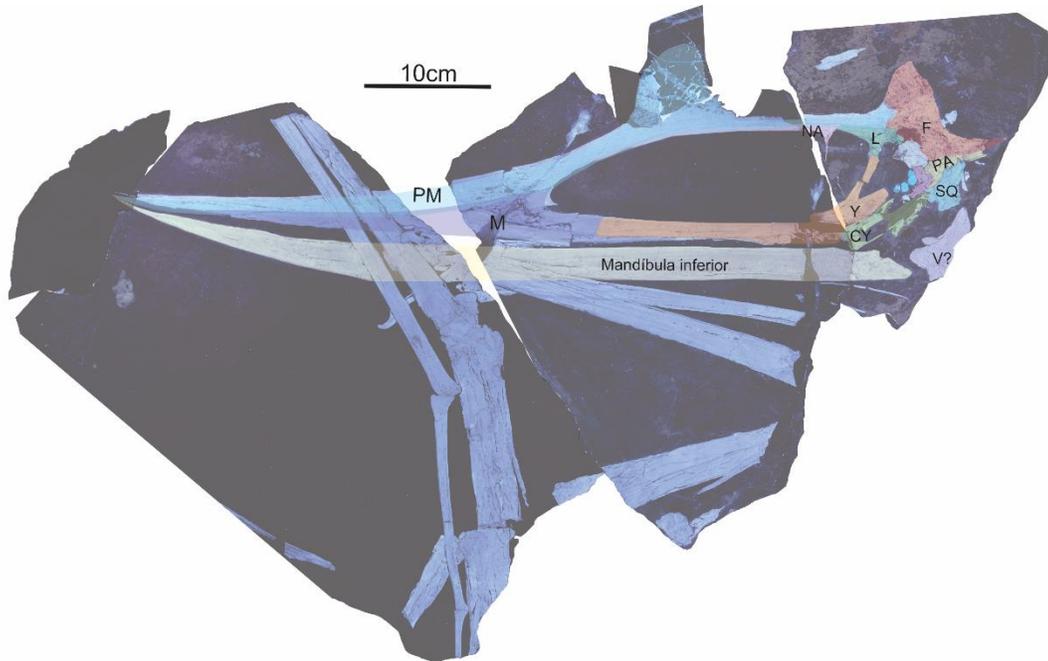


Figura 19. Fotografía con UV del ejemplar CT8045. Cada hueso está delimitado por colores. CY, Cuadratoyugal; F, frontal; L, lacrimal; M, maxilar; NA, Nasal; O, órbita; PA, parietal; PM, premaxilar; SQ, escamoso; V, vértebra; Y, Yugal.

En vista lateral, la maxila es un hueso de aspecto triangular muy alargado, plano y casi totalmente liso, anteriormente fusionado al extremo anterior premaxilar mientras que, dorsal y posteriormente está suturado a la premaxila y el yugal, respectivamente (Figura 19). Aunque su extensión anterior sólo puede ser estimada, su extremo posterior forma un proceso muy delgado que se extiende por debajo del yugal hasta cerca de la mitad de la NAOF; así, la maxila forma gran parte del borde ventral de la mandíbula superior. A la mitad de su longitud, este hueso alcanza su mayor altura, su margen posterior forma el borde anterior de la NAOF antes de proyectarse horizontalmente para formar una pequeña parte del borde ventral de la NAOF. Aunque la sutura entre la maxila y el proceso anterior del yugal está obliterada, es posible reconocer que existe un proceso ventroposterior muy largo en este hueso. El borde ventral de las mandíbulas es afilado y está bordeado cercanamente por crestas dorsales, rectas y amplias que no sobresalen lateralmente más allá de 0.4 mm.

Posteriormente, este borde tiende a ser más amplio y menos pronunciado, e incluso desaparece cerca de la NAOF, cuando la mandíbula alcanza una altura de 5-8 mm.

**Nasal**— En vista lateral el nasal se exhibe como un hueso delgado con forma de gancho; con un proceso anterior muy largo suturado al borde posteroventral de la premaxila y formando gran parte del borde dorsal de NAOF (Figura 19). Este hueso tiene una proyección ventral acicular, el llamado proceso nasal mide 25 mm de largo y no se proyecta más allá de un tercio de la NAOF y se extiende verticalmente al iniciar el último sexto de la longitud de esta misma cavidad. El nasal se extiende cerca de la esquina anterior del NAOF hasta la esquina posterior del NAOF. El proceso nasal forma un ángulo de 90° respecto al eje longitudinal pero su ápice del hueso. Adicionalmente, el nasal presenta un proceso posterior que se extiende sobre el borde dorsal del lacrimal y posiblemente se una al prefrontal (como lo sugiere Bennet (2001a) que ocurre entre los pterodáctilos), aunque en realidad la región de esta sutura está muy fracturada y no es posible reconocerla (Figura 20).

**Frontal**— El frontal es largo y forma la mayor parte de la superficie dorsal de las regiones orbital y postorbital del cráneo (Figuras 19 y 20). Los extremos anterior y posterior de este hueso forman la mayor parte las crestas supramaxilar y frontoparietal. Dado que este hueso es amplio y forma la bóveda craneana, la compresión lateral experimentada por CT 8045 provocó la deformación y las numerosas fracturas del frontal. Aunque su contacto con el prefrontal no está conservado porque esta región del cráneo se perdió, su borde posteroventral forma parte de la sutura frontoparietal que lo une al parietal.

**Lacrimal**— El lacrimal es pequeño y triangular y se extiende entre el nasal y el prefrontal formando los márgenes dorsoposterior y anteroposterior de la NAOF y la órbita respectivamente. La parte central de este hueso muestra un proceso descendente relativamente corto que se une al yugal, el cual divide la parte dorsal de la NAOF y la órbita. Posteriormente, el lacrimal está fracturado y es posible observar su contacto con el prefrontal. La superficie lateral de este hueso muestra pliegues que tienden a ser más prominentes anteroposteriormente. Además, exhibe un foramen lacrimal ovalado (Figuras 19 y 20).

**Postorbital**— El postorbital está pobremente conservado en CT 8045. Este hueso de aspecto rectangular forma el margen posterior de la órbita y seguramente su extremo se

ventroanterior unía al yugal. Además, este hueso está en contacto con el escamoso posteriormente y al parietal posterodorsalmente (Figuras 19 y 20).

**Parietal**— El parietal tiene un aspecto romboidal, ocupa la región media de la superficie lateral del cráneo. Aunque sus suturas están fuertemente obliteradas, este hueso se une al postorbital anteroventralmente, al escamoso posteriormente y al frontal dorsalmente mediante la sutura frontoparietal. Además, la extensión dorsoposterior de este hueso alcanza la región posterior de la base de la cresta frontoparietal (Figuras 19 y 20).

**Postfrontal**— Este hueso es laminar y delgado, forma la superficie del techo y bordea posterodorsalmente la órbita. Su borde dorsal se une al frontal y prefrontal, mientras que su borde ventral lo hace con el postorbital y el parietal (Figura 20).

**Escamoso**— Este es un hueso de aspecto masivo que forma la parte basal posterior del cráneo (Figuras 19 y 20). En vista lateral, este hueso es de forma rectangular, cerca de dos veces más alto que largo y acotado entre la mitad dorsal de su margen anterior y casi todo su margen dorsal. Este hueso se une dorsalmente al frontal, anterodorsalmente al parietal y anteroventralmente al postorbital. Aparentemente, su región ventroanterior forma la parte dorsoposterior de la fenestra temporal inferior. También es posible que el extremo anteroventral desarrollara un proceso, el llamado proceso ótico, que se extiende anteroventralmente uniéndose al cuadratoyugal.

**Yugal**— Este es un hueso robusto triradial que bordea las principales cavidades craneales (Figuras 19 y 20). Su proceso maxilar se extiende anteriormente, con la región apical deprimida y su región dorsal bordeando parcialmente la región posteroventral del NAOF. Su proceso lacrimal se extiende e inclina dorsoposteriormente hasta alcanzar el proceso descendente del lacrimal; así, éste forma el borde anterior de la órbita y del margen posterior del NAOF. Finalmente, su proceso postorbital, también conocido como proceso posterior del yugal, es el más desarrollado porque compone la mayor parte del hueso, es el más ancho y su ápice se torna más agudo hasta unirse con el hueso postorbital. Además, el proceso postorbital forma el borde ventral de la órbita y todo el borde dorsal y posterior de la fenestra temporal inferior. La parte posteroventral del yugal se une al cuadratoyugal.

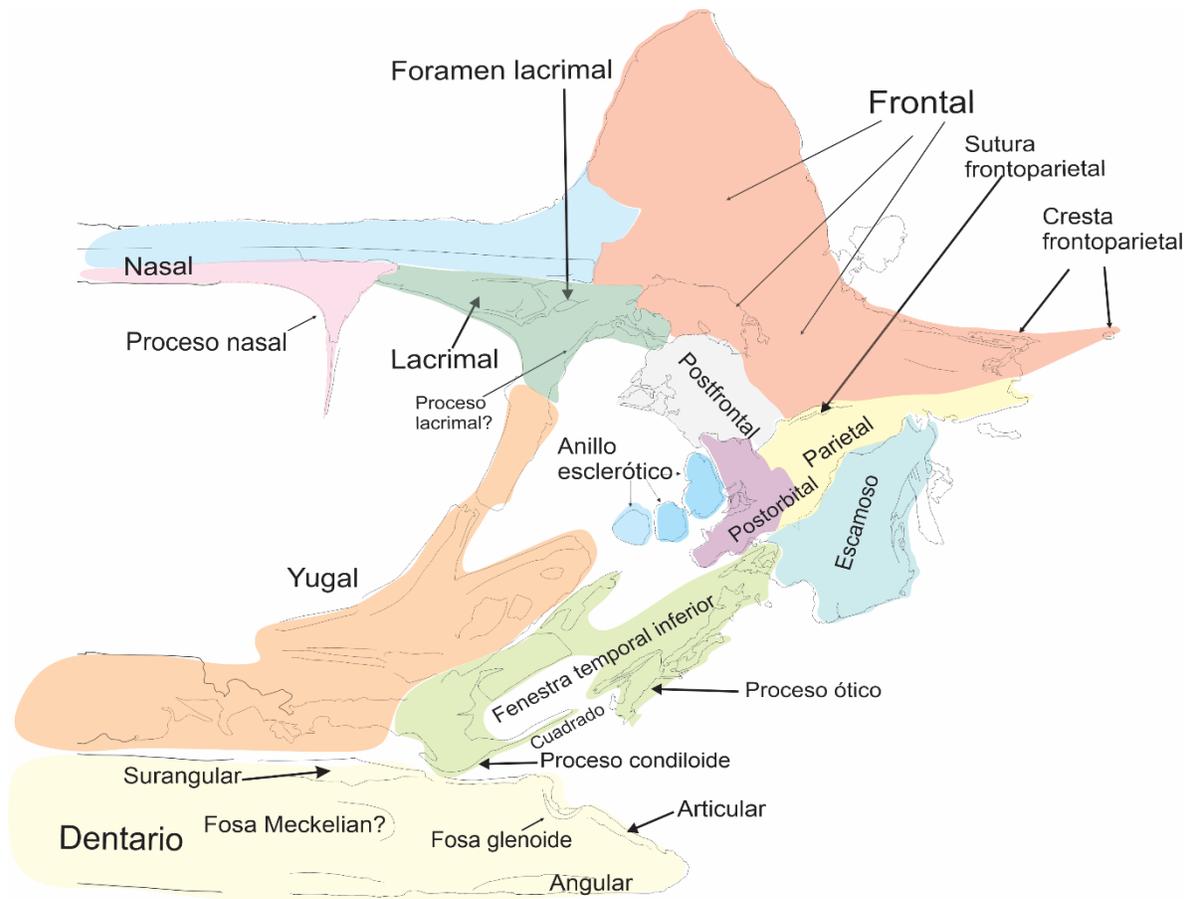


Figura 20. Región posterior del cráneo de CT 8045; superior, fotografía tomada con luz UV; inferior, dibujo de líneas.

**Cuadrado y cuadratoyugal**— El cuadrado y el cuadratoyugal están conservados sólo por algunos fragmentos. Estos forman una delgada barra ósea que dorsalmente bordea la fenestra temporal inferior, posterodorsalmente se une al escamoso. El proceso condiloide es una estructura semicircular que se articula con la mandíbula inferior y ocupa el extremo más ventral de la región anterior del cuadratoyugal (Figuras 19 y 20).

### Anillo esclerótico

En CT 8045, el anillo esclerótico sólo se conserva parcialmente. Sólo se conservan 3 huesos escleróticos de la parte posterior del anillo que son de aspecto cuadrangular con bordes redondeados (Figuras 19 y 20).

## **Mandíbula inferior**

En CT 8045 se exhibe sólo la superficie lateral de la mandíbula inferior izquierda (Figuras 19 y 20). Esta es una estructura casi triangular, plana y alargada que tiene 24.7 mm en su punto más alto, cerca de 590.2 mm de longitud total, entre el ápice de la mandíbula inferior y la articulación craneomandibular. En el extremo posterior de esta estructura, el proceso retroarticular es pequeño y solo mide 15.5 mm de longitud. En el ejemplar estudiado, la mandíbula inferior está conservada fuera de lugar, al colocarla en su posición de manera digital resulta que CT 8045 muestra un ligero prognatismo porque la mandíbula inferior sobrepasa por 20 mm el ápice del rostral.

**Dentario**— Este hueso forma prácticamente toda la superficie lateral de la mandíbula inferior, excepto por unas pequeñas superficies cerca de su extremo posterior se exponen al angular, al surangular, y al articular (Figuras 19 y 20). El tercio anterior del dentario es ligeramente curvo y termina en una punta aguda proyectada anterodorsalmente que termina en un ángulo cercano a 7°; en cambio, en sus dos tercios posteriores este hueso es recto y los bordes dorsal y ventral son paralelos. El borde dorsal del dentario es enteramente desdentado y carente de alveólos. El borde dorsal es afilado en toda su longitud y está bordeado ventralmente por una cresta amplia y poco protuberante, cuya proyección lateral no es mayor a 1 mm. Posteriormente, esta cresta lateral se vuelve más amplia y menos pronunciada terminando en una protuberancia longitudinal ensanchada y poco pronunciada. En la parte media del dentario, cerca de su borde ventral, se presentan algunos forámenes neurovasculares laterales de aproximadamente 4 mm de largo que forman una fila (Figura 25).

En la superficie lateral del dentario, cerca del inicio de su último cuarto, tiene una depresión con forma de “media luna”, cóncava anteriormente y convexa posteriormente, que pudo ser generada por la fuerte compresión del ejemplar y corresponder a la fosa o canal? meckeliana que se abre en la superficie medial de la mandíbula inferior (Figura 20).

**Surangular, angular y articular**— Estos huesos se exponen mayormente en la superficie medial de la mandíbula inferior; en CT 8045 pequeñas porciones marginales de estos elementos son visibles en los bordes dorsal y posterior de la parte terminal de la mandíbula

inferior (Figuras 19 y 20). El surangular está presente en el borde anterodorsal de la fosa glenoide, el angular se une al borde ventral del dentario y el articular forma parte del proceso retroarticular de la mandíbula inferior y de la fosa glenoide que permite la articulación con el cráneo.

### **Esqueleto axial y cintura pélvica**

Los elementos del esqueleto axial conservados en CT 8045 incluyen una vértebra cervical, vértebras torácicas y sacras, así como costillas y huesos de la gastralia. De los elementos de la cintura pélvica sólo parte del illium está conservado (Figuras 17 y 22).

**Vértebra cervical**— El fragmento de una posible vértebra cervical está presente cerca del borde ventroposterior del cráneo (Figura 21). Este centro vertebral es anficélico y se expone en vista ventral mostrando una forma similar a la de un reloj de arena, constreñida al centro y expandido en ambos extremos, siendo el extremo rostral ligeramente más ancho. En el extremo rostral, el cóndilo articular no es visible; sin embargo, a ambos lados se muestran prezigopófisis redondeadas. El extremo terminal de la espina neural aparece conservado por debajo de la vértebra, extendiéndose en la mitad rostral de este centro vertebral y mostrando una inclinación caudal. Sólo la mitad del extremo caudal está conservado mostrando una profunda mella triangular y mostrando una postzigopófisis aguda, ligeramente inclinada lateralmente. La superficie ventral de este centro vertebral es lisa. La longitud de este centro vertebral es cercana a los 56 mm de largo y su anchura mayor es próxima a los 28 mm.

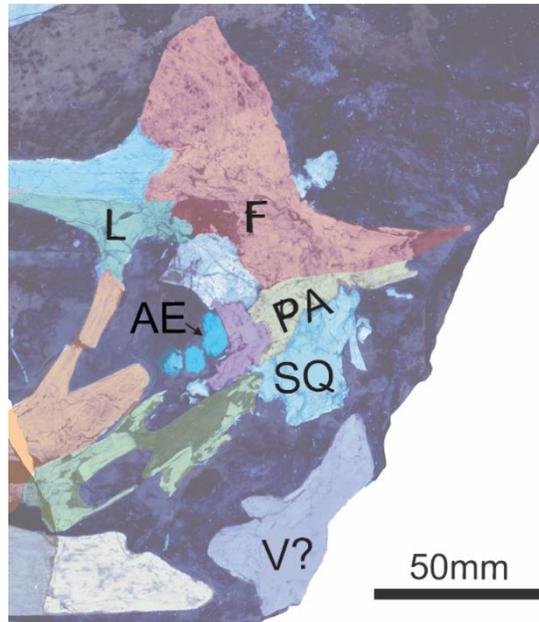


Figura 21. Acercamiento a la región posteroventral del cráneo de CT 8045. Se muestra la presencia de la única vértebra cervical conservada. Abreviaturas: AE, Anillo esclerótico; F, frontal; L, lacrimal; PA, parietal; SQ, escamoso; V?, vértebra.

**Vértebras dorsales libres-** Se conservan 5 vértebras dorsales libres, dos exponen la superficie lateral y tres la dorsal (Figura 22). En vista lateral, estas vértebras son cortas; poseen un cóndilo articular prominente; además, sus espinas neurales de aspecto rectangular y talla uniforme, se inclinan unos 15° posteriormente. En vista dorsal, estas vértebras se reconocen por la prominencia de sus procesos transversos.

**Vértebras sinsacras**— En el ejemplar CT 8045, las vértebras dorsales fusionadas 1-3 están conservadas en vista dorsal (Figura 22). Estas forman una estructura cilíndrica, cerca de dos veces más larga que ancha, en la que muestran procesos transversos prominentes, semirectangulares y fusionados al extremo proximal del ilium.

**Ilium**— Sólo la parte terminal anterior del ilium izquierdo está conservado (Figura 22). Este fragmento de cerca de 51 mm de longitud exhibe una superficie dorsal oblonga, la cual se dispone en paralelo y se fusiona a las vértebras sinsacras 1-3.

**Prepubis**— Este hueso está pobremente conservado en CT 8045 (Figura 22). El prepubis es un hueso plano, con la superficie cubierta de pequeños tubérculos. Este hueso se conservó

por debajo del ilium y algunas gastralias, lo que imposibilita su correcta descripción; sin embargo, tiene aparente forma de H como ocurre en otros pterodáctilos (Bennett, 2001).

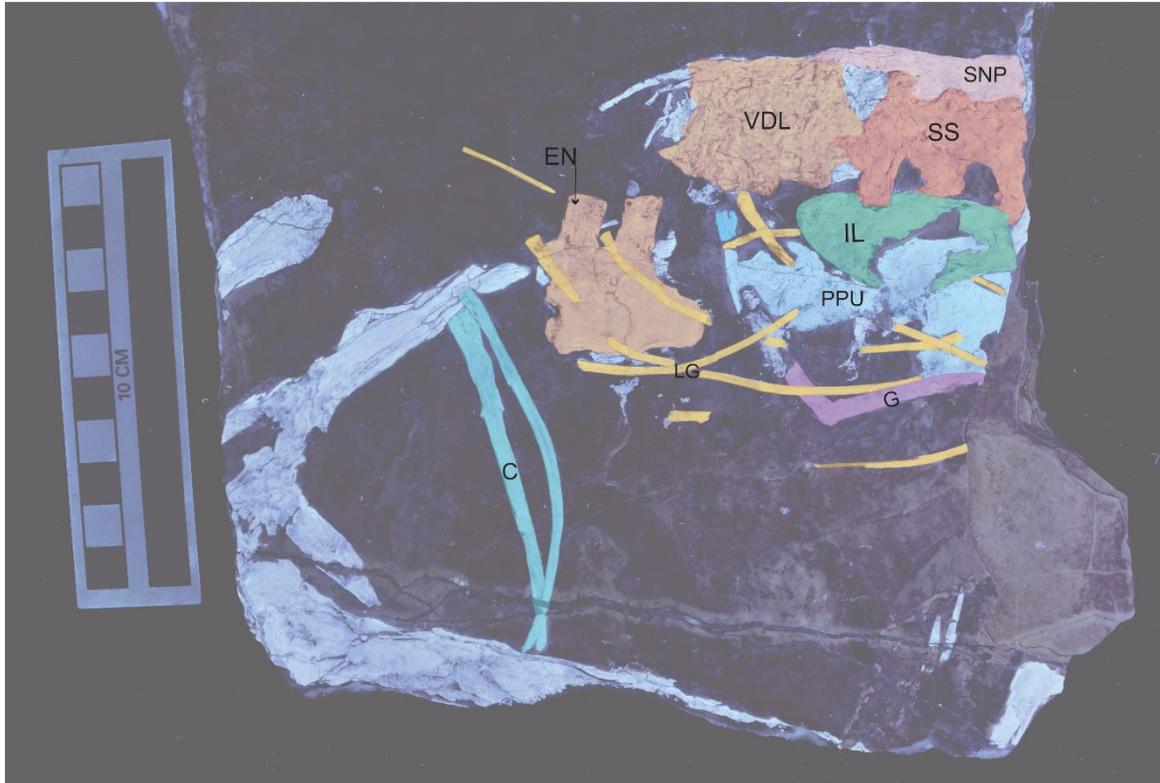


Figura 22. Vértices, costillas y gastralia conservadas en CT8045 gen. y sp. nov. Abreviaturas: EN, Espina neural; C, Costillas; G, gastralia; IL, ilium; LG, elementos laterales de la gastralia; PPU, prepubis; SNP, placa supraneural; SS, vértebras sinsacras; VDL, vértebras dorsales libres.

**Placa supraneural**— En el ejemplar CT 8045, esta placa ósea es una barra que se encuentra en el borde dorsal de las vértebras sinsacras y un par de vértebras dorsales anteriores (Figura 22), de cerca de 71 mm de longitud y al menos 8.2 de altura. La superficie de esta barra ósea muestra estrías longitudinales paralelas.

**Costillas y gastralias**— En CT 8045, los fragmentos terminales proximales de dos costillas están conservados (Figura 22). Estas son estructuras alargadas, curvas y progresivamente un poco expandidas en su extremo proximal. No es posible observar la forma de la cabeza articular de estas dos costillas porque están cubierta por grandes fragmentos óseos no

identificados. La longitud de la costilla más completa es de 80 mm y su anchura es de 6 mm, ninguna muestra la cabeza articular.

En este ejemplar, los huesos que componen la gastralía incluyen elementos medios alargados, anchos y con forma de V, delgados, con forma de rama, con un grosor de 4 mm, fusionados por la mitad de la V. Además, existen ocho elementos laterales de la gastralía, son huesos más cortos (70 mm), más delgados (2 mm), armoniosamente curvos, con su extremo terminal adelgazado pero redondeado y su extremo proximal ensanchado y abruptamente recto.

### **Extremidades anteriores**

**Radio y ulna**— En CT 8045, tanto el radio como la ulna del miembro izquierdo están expuestos de manera lateral e incompletos en la parte proximal (Figura 23). La ulna es el hueso más robusto y largo y casi dos veces más ancho que el radio. El fragmento conservado de la ulna mide 206 mm y en la región media su anchura alcanza los 20 mm; en cambio, en el radio sólo se conservaron 138 mm de su longitud y en su parte medial su anchura llega a ser cercana a 12 mm. En los extremos distales de estos dos huesos, se observan cavidades convexas y poco profundas que representan las superficies articulares para el sincarpal proximal. Además, en el radio dicha articulación está más expandida que la ulna.

**Carpos**— CT 8045 sólo conserva los carpos de la extremidad izquierda, exponiendo su superficie dorsal (Figura 23). Los extremos proximales de estos huesos se articulan con el radio y la ulna, mientras que sus extremos posteriores (distal vs proximal) lo hacen con el metacarpal IV. En la parte laterodorsal el complejo formado por los carpos y huesos asociados muestran un posible desplazamiento lateral; aquí, los carpos están fusionados formando los sincarpales proximal y sincarpal distal. Adicionalmente, estos huesos están asociados a un carpal preaxial, el sesamoideo y el pteroide.

Aunque la forma y dimensiones del sincarpal proximal no se pueden precisar porque este hueso se encuentra parcialmente cubierto por el sincarpal distal; la altura de este elemento es cercana a la del radio y la ulna juntos, con los cuales se articula a través de facetas cóncavas. El extremo distal del sincarpal proximal se articula con el sincarpal distal a través de una faceta igualmente cóncava.

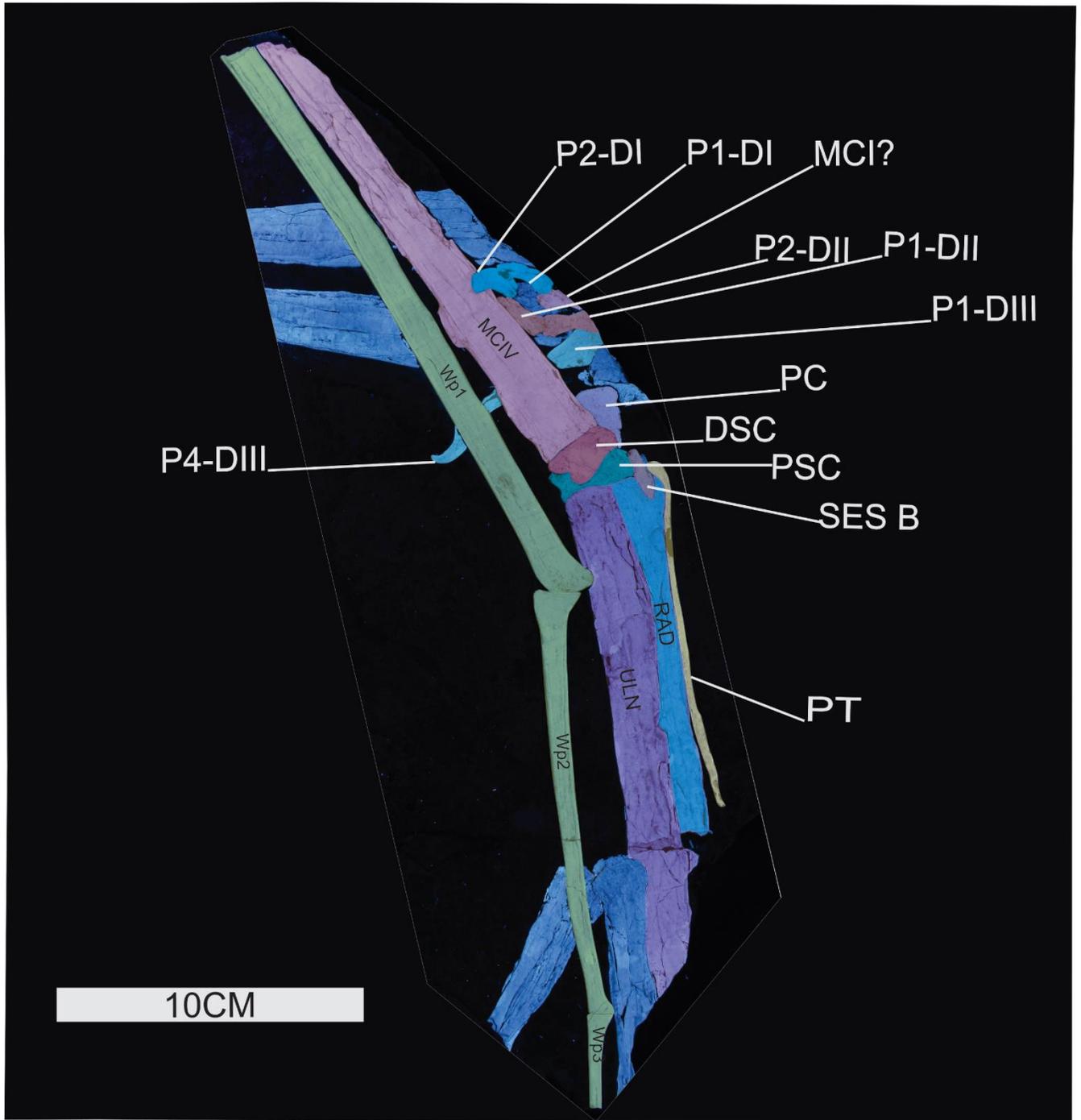


Figura 23. Elementos de la extremidad anterior de CT 8045. Abreviaciones: MCIV, metacarpal IV; MCI, metacarpal I; DSC, sincarpal distal; RAD, radio; PC, carpal preaxial; PSC, sincarpal proximal; PT, pteroides; P, falange D, dígito; SES B, sesamoideo B; ULN, ulna; WP, falange del vuelo.

El sincarpal distal es un hueso lateralmente trapezoidal en vista ventral, casi dos veces más alto que largo, liso superficialmente y su altura es similar al metacarpal IV. El borde proximal de este hueso es convexo y se articula con el sincarpal proximal. Ventralmente, éste muestra dos tubérculos articulares separados por un surco, los cuales permiten su articulación con el sincarpal proximal; de éstos, el distal es más largo que el proximal. El borde distal del sincarpal distal es un poco sinuoso y se articula con el metacarpal IV.

El carpal preaxial es un hueso pequeño en comparación con los sincarpales. Su forma triangular es cerca de dos veces más ancha que larga. Su borde ventral se articula con el sincarpal distal.

**Sesamoideos**— En CT 8045, el sesamoideo B es un hueso superficialmente oblongo y estriado (Figura 23), con 20 mm de ancho y 5.5 mm de largo. Este está articulado al borde ventral del petroide. Posiblemente este hueso está fuera de lugar, porque cubre una pequeña superficie lateral de la región distal del radio y tal vez el sesamoideo C (según Bennett (2001) entre los pterodáctilos el sesamoideo B está en contacto con el sesamoideo C). En este ejemplar no se observa el sesamoideo A, mismo que en otros pterodáctilos es un hueso pequeño que se encuentra en contacto con el carpal preaxial (Bennett, 2007).

**Pteroide**— El pteroide es un hueso grácil, elongado, en forma de barra, agudo en su extremo proximal y distalmente curvado y ensanchado (Figura 23). Este hueso tiene 134.3 mm de longitud y se ubica lateralmente a la parte distal del radio. El pteroide presenta una cabeza distal ensanchada y curva con la que le es posible articularse con los sesamoides. La inclinación de esta cabeza articular respecto al eje longitudinal de este hueso es de 40°.

**Metarcapales**— En CT 8045, se conservan los restos fragmentados del metacarpal I derecho y el metacarpal IV izquierdo (Figura 23). El metacarpal I es comparativamente pequeño, alargado, curvo y con sus bordes redondeados. Sólo se conservan 17.4 mm de la longitud de su parte distal, y se conserva justo debajo de la primera falange del dígito I.

El metacarpal IV izquierdo es un hueso más robusto, largo, recto y trapezoidal. Al parecer, en CT 8045, este hueso exhibe su superficie lateral, conserva 202 mm de su longitud desde su extremo proximal, su altura mayor en su borde proximal es de 25.5 mm y este parámetro disminuye progresivamente en su extremo distal, siendo de 15.6 mm en su extremo fracturado. En la parte proximal, el metacarpal IV se articula con el sincarpal distal.

**Falanges de los dígitos**— Aunque los dígitos del lado derecho están presentes en CT 8045; éstos exhiben su extremo distal principalmente porque están conservados sólo parcialmente ya que están fracturados o cubiertos (Figura 23). Por esta razón la fórmula digital en CT 8045 no se puede determinar; sin embargo, sus falanges muestran el patrón 2-3-4-3-x. Cada dígito termina en un ungual fuertemente curvado ventralmente. El número de falanges por dígito y el largo de los dígitos aumentan conforme en el orden I-III.

La primera falange del dígito I se muestra casi completa, su longitud es de 22.3 mm. En su extremo proximal, este hueso muestra un tubérculo flexor basal prominente y semicircular. La segunda falange del dígito I o ungual I es elongada, extremadamente curva, dorsoventralmente comprimida y proximalmente expandida. Su extremo proximal muestra un tubérculo flexor conspicuo con una base amplia.

En el dígito II, sólo se observan claramente las falanges 1 y 2; sin embargo, no se descarta la presencia de la falange 3 por debajo del metacarpal IV (Figura 23). Estas falanges son más robustas, largas y anchas que las observadas en el dígito I. Además, la diferencia entre el ensanchamiento de los extremos y la constricción media en estas falanges más notable que en el dígito I. Aunque el extremo distal la falange 2 está cubierta y el extremo proximal de la falange 1 no está conservado, al parecer, la longitud de ambas falanges es similar. La primera falange posee un extremo proximal formando una cabeza articular ensanchada con una articulación gínglimoide amplia y redondeada. La segunda falange presenta un ensanchamiento en su extremo terminal no tan pronunciado como la 1-II, en donde se presenta una articulación proximal profundamente sinuosa cuya forma es similar a la de una silla de montar.

El dígito III está ampliamente cubierto por el metacarpal IV y la primera falange de vuelo (= falange 1 del dígito 4); así, los extremos de sus falanges no están expuestos (Figura 23). En su parte expuesta, la primera falange de este dígito III es triangular, notoriamente ensanchado en su región proximal y se vuelve estrecho distalmente. Toda la segunda falange y gran parte de la tercera están cubiertas debajo del metacarpal IV. Parte de la región distal de la falange 3 está expuesta en el espacio libre entre ese metacarpal y la falange 1 de vuelo. Gran parte de la falange 4 o ungual del dígito III está expuesto y exhibiendo su forma de gancho o garra.

Las falanges del dígito IV, mejor conocido como dígitos del vuelo, son huesos hipertrofiados, notoriamente más robustos y tan largos (hiper-elongados) que forman la parte distal del esqueleto del ala (Figura 23). CT 8045 conserva tres falanges del vuelo del lado izquierdo y parte de la falange del vuelo 1 del lado derecho (con 242 mm de largo). La falange del vuelo 1 del lado izquierdo, esta falange está casi completa y tal vez sólo carece de su terminación proximal. Esta primera falange es uniformemente rectangular; su longitud es cercana a 252.2 mm y su anchura es de 13 mm mientras que, su extremo distal tiene una superficie articular redondeada, rugosa y cuenta con una expansión irregular con una proyección posterior mayor. La falange del vuelo 2 muestra una forma similar pero más pequeña que la falange de vuelo 1; éste es un hueso esbelto con 164.5 mm de longitud, cuya anchura varía entre 9.3 mm en su región proximal y 6.7 mm en su región distal, en donde los extremos terminales están expandidos. En su extremo proximal dichas expansiones son casi simétricas y entre ellas se forma un borde proximal o articular ligeramente cóncava. En cambio, su extremo distal, culmina en un borde articular convexo en el que la expansión dorsal es notablemente mayor. El extremo distal de la falange del vuelo 3 no está conservada; sin embargo, es posible señalar que este hueso es armoniosamente esbelto y similar al de las falanges anteriores; en su parte conservada, éste tiene una longitud 36.3 mm de largo y su expansión proximal es casi simétrica y muestra un borde articular casi recto.

## DISCUSIÓN

### Determinación taxonómica de CT 8045

**E**l ejemplar CT8045 exhibe el único rasgo diagnóstico que permite reconocer su pertenencia al orden Pterosauria. Según Padian (2004) y Andres y Myers (2012), entre otros, en este grupo el cuarto metacarpal y sus dígitos adyacentes están hipertrofiados brindando soporte a un ala membranosa, rasgo que se encuentra presente en ejemplar estudiado en el presente trabajo (Figura 19). Además, de acuerdo con Lü *et al.*, (2010), un clado no clasificado dentro de este orden, el Monofenestrata, tiene como sinapomorfía la presencia de la NAOF formada por la unión de las fosas nasal y anteorbital, tal y como ocurre en CT 8045 (Figuras 17-20).

De acuerdo con Kellner (2003), Unwin (2003) y otros autores, dentro de los pterosauria, los miembros del suborden Pterodactyloidea se distinguen por presentar las siguientes tres sinapomorfías: un hueso pteroide largo y delgado, un cráneo elongado, y la NOAF representando menos del 45% de la longitud total del cráneo. Todos estos rasgos están presentes en CT 8045 (Figuras, 19 y 23), lo que permite su reconocimiento como parte de este suborden.

Según Kellner (2003), dentro de los pterodactyloides, la superfamilia Ornitocheiroidea que fue establecida por Seeley (1870b), la presencia de un parietal que constituye la base de la porción posterior de la cresta craneal y la articulación entre el cráneo y la mandíbula colocada por debajo de la parte anterior de la órbita, son rasgos derivados compartidos por los miembros de esta superfamilia. De nuevo, en este caso, CT 8045 muestra estos rasgos (Figuras 19 y 20), permitiendo reconocerlo como un ornitocheiroideo.

Dentro de la superfamilia Ornitocheiroidea, formada por las familias Azhdarchoidea y Pteranodontoidea, siendo esta última compuesta por Ornithocheiromorpha y Pteranodontia (parafilético), hay presencia de mandíbulas desdentadas. De acuerdo con Unwin (2003) esta

condición desdentada es un rasgo diagnóstico de Pteranodontia; sin embargo, en estudios más recientes este grupo ha sido señalado como parafilético (Figura 4; Zhou *et al.*, 2017). La ausencia de dientes es un rasgo homoplásico que apareció al menos dos veces; los ornithocheiromorfos poseen dientes bien desarrollados; en cambio, los elementos mandibulares en todos pteranodontes y los azhdarchoideos, excepto los miembros de Dsungaripteridae, son enteradamente desdentados e incluso no presentan alvéolos. Los azhdarchoideos de la familia Dsungaripteridae, como *Dsungaripterus weii*, Young, 1964, y *Domeykodactylus ceciliae*, Martill, Frey, Diaz, y Bell, 2000, son desdentados sólo en los extremos anterior y posterior de las mandíbulas y presentan dientes en su región media. En este escenario, CT 8045 podría ser un miembro de pteranodontia o azhdarchoideos desdentados. La Tabla 3 muestra la comparación de otros rasgos cefálicos presentes de CT 8045, Azhdarchoidea y Pteranodontia.

En este escenario descrito arriba, CT 8045 podría ser un miembro de pteranodontia o azhdarchoideos desdentados. Por un lado, Pteranodontia está representado por las familias Pteranodontidae y Nyctosauridae mientras que, los azhdarchoideos desdentados han sido agrupados en cuatro familias, Tepejaridae, Thalassodromidae, Chaoyangopteridae, y Azhdarchidae. La forma, posición y huesos que forman la(s) crestas craneales son rasgos variables entre los pterosaurios desdentados y algunos pterosaurios dentados (Tabla 3). Por un lado, en Ctenochasmatidae, un grupo basal dentro de Pterodactyloidea basal, así como en los azhdarchoideos dentados de la familia Dsungaripteridae, no-pterodactyloideos monofenestrata (como *Darwinopterus* Lü *et al* 2010, *Kunpegopterus* Wang *et al*, 2010) y azhdarchoideos desdentados (excepto Chaoyangopteridae) presentan una cresta sagital que se desarrolla sobre la NAOF y puede estar más o menos extendida rostralmente por delante de la NAOF y caudalmente hasta llegar a la región posterodorsal del cráneo. En cambio, en los miembros de Pteranodontia, sólo se presenta una cresta frontal o frontoparietal (nombrada según los huesos que la componen) que se extiende en la región dorsoposterior del cráneo, cuya interpretación filogenética ha sido confusa debido a su variabilidad sexual y ontogenética. En este punto, la afinidad de CT 8045 es ambigua porque presenta una cresta sagital como en los azhdarchoideos desdentados y/o desdentados además de una cresta frontoparietal como en Pteranodontia.

Una diferencia adicional clara entre Azhdarchoidea desdentados y Pteranodontia es la altura que guarda la sínfisis mandibular respecto a la altura de la región posterior de las ramas mandibulares (Unwin, 2003, carácter 44). En los primeros, estos dos puntos de la mandíbula inferior tienen la misma altura mientras que en Pteranodontia la región posterior de la mandíbula inferior se eleva por arriba de la sínfisis (Tabla 3). CT 8045 comparte la condición presente en los azhdarchoideos desdentados, lo que sugiere que éste es representante de dicha familia; sin embargo, tal condición es primitiva y por eso esta posible afinidad debe ser mejor analizada.

Tabla 3. Comparación de los rasgos del cráneo de los pterosaurios desdentados, incluyendo a CT 8045, Pteranodontia y Azhdarchoidea (datos de Pteranodontia y Azhdarchoidea basados en Unwin, 2003).

Carácter	AZHDARCHOIDEA	CT 8045	PTERANODONTIA
Mandíbulas	Desdentada (= Sinapomorfía de Pteranodontia, según Unwin, 2003).		
Crestas craneales	Ausentes o con una cresta sagital muy extendida, entre las regiones nasal hasta la región dorsoposterior del cráneo.	Cresta sagital y frontal	Crestas frontales o frontoparietales muy alargadas que surgen en el margen dorsoposterior del cráneo (Sinapomorfía de Pteranodontia, según Unwin,2003).
Región dorso-terminal de la mandíbula	Al mismo nivel que la sínfisis mandibular.		Arriba del nivel de la sínfisis mandibular (= sinapomorfía de Pteranodontia, según Unwin, 2003)

### ¿CT 8045 es un miembro de Pteranodontia?

En trabajos previos sobre la identidad taxonómica de otros restos de pterosaurios procedentes de la Cantera Tlayúa se ha determinado la presencia de *Nyctosaurus* sp. y del género *Pteranodon* y (Cabral-Perdomo y Applegate, 1993; Solanos-Templos, 2011), miembros emblemáticos de los pteranodontia de Norteamérica agrupados en las familias Nyctosauridae y Pteranodontidae. Por eso, en este trabajo se emprendió un ejercicio de anatomía comparada incluyendo al ejemplar CT 8045 y ambas familias pteranodontia.

De acuerdo con distintos autores, los rasgos diagnósticos de la familia Nyctosauridae (Unwin, 2003; Frey et al, 2012; Longrich et al, 2018) corresponden a la forma de la cresta deltopectoral del húmero (con forma de hacha), al ángulo elevado del hueso pteroide (= 90°), a la pérdida de los dígitos I-III en la extremidad anterior, y la reducción de las falanges de vuelo (dígito IV) a sólo tres. Aunque las falanges de vuelo de CT 8045 no se conservaron completas y por lo tanto es imposible determinar si éstas son 3 o cuatro, dicho ejemplar puede ser excluido de esta familia porque carece de los otros rasgos diagnósticos: su pteroide muestra un ángulo entre 40 y 45°, y su extremidad anterior claramente muestra los elementos que componen los dígitos I-III (Figura 23).

De acuerdo con Bennett (2001), los rasgos diagnósticos de la familia Pteranodontidae se concentran en el húmero. Dado que CT 8045 carece de este hueso, en este trabajo es imposible determinar si dicho ejemplar pertenece o no a dicha familia. A pesar ello, la comparación de CT 8045 con los dos géneros de esta familia. *Pteranodon* y *Tethydraco*, permitirá resolver esta cuestión. Por un lado, en el estudio *Pteranodon* publicado por Kellner (2010), señala que los materiales y especies descritos de este género en realidad representan tres géneros –*Pteranodon*, *Geosternbergia* y *Dawndraco*-. Sin embargo, se ha venido desechando dichas conclusiones por aquellas más integrales y mejor documentadas de Bennett (1994; 2001), quien concluyó que *Pteranodon* se compone de dos especies con amplias variaciones ontogenéticas y sexuales en la morfología de las crestas craneales y otros elementos esqueléticos.

De acuerdo con Bennet (1994) *Pteranodon* presenta 20 sinapomorfías, incluyendo 8 craneales y 12 postcraneales. En cambio, *Tethydraco* sólo es conocido por elementos postcraneales apendiculares (ulna, fémur y tibia) que son elementos no conocidos en CT 8045, por ahora es imposible comparar estos taxa. Por el momento, se asume que *Tethydraco* es un pteranodóntido que fue descrito por Longrich *et al.*, (2018) y los rasgos diagnósticos de la familia (presentes en el húmero) son extensivos a esta especie del norte de África. Los rasgos craneales de *Pteranodon* y CT 8045 que pueden ser contrastados son los siguientes.

- 1) *Pteranodon* posee sólo una cresta craneal, la llamada cresta frontoparietal que es una estructura laminar expandida, inclinada posterodorsalmente y colocada arriba y/o detrás de la órbita (Figura 24). En cambio, en CT 8045, se presentan tres crestas craneales –una

detrás por encima de la NAOF (cresta sagital), otra encima del ojo (la aquí llamada cresta premaxilar) y otra en la parte posterior del cráneo (aquí identificada como cresta frontoparietal, que es más bien robusta, muy aguda e inclinada caudalmente)-. A pesar de que las crestas frontoparietales de *Pteranodon* y CT 8045 pueden ser consideradas homólogas, por estar formadas por los huesos frontales y los parietales, y de que en *Pteranodon* la forma de esta cresta es muy variable ontológica y sexualmente, la forma de la cresta en CT 8045 es única y permite diferenciarla de *Pteranodon*.

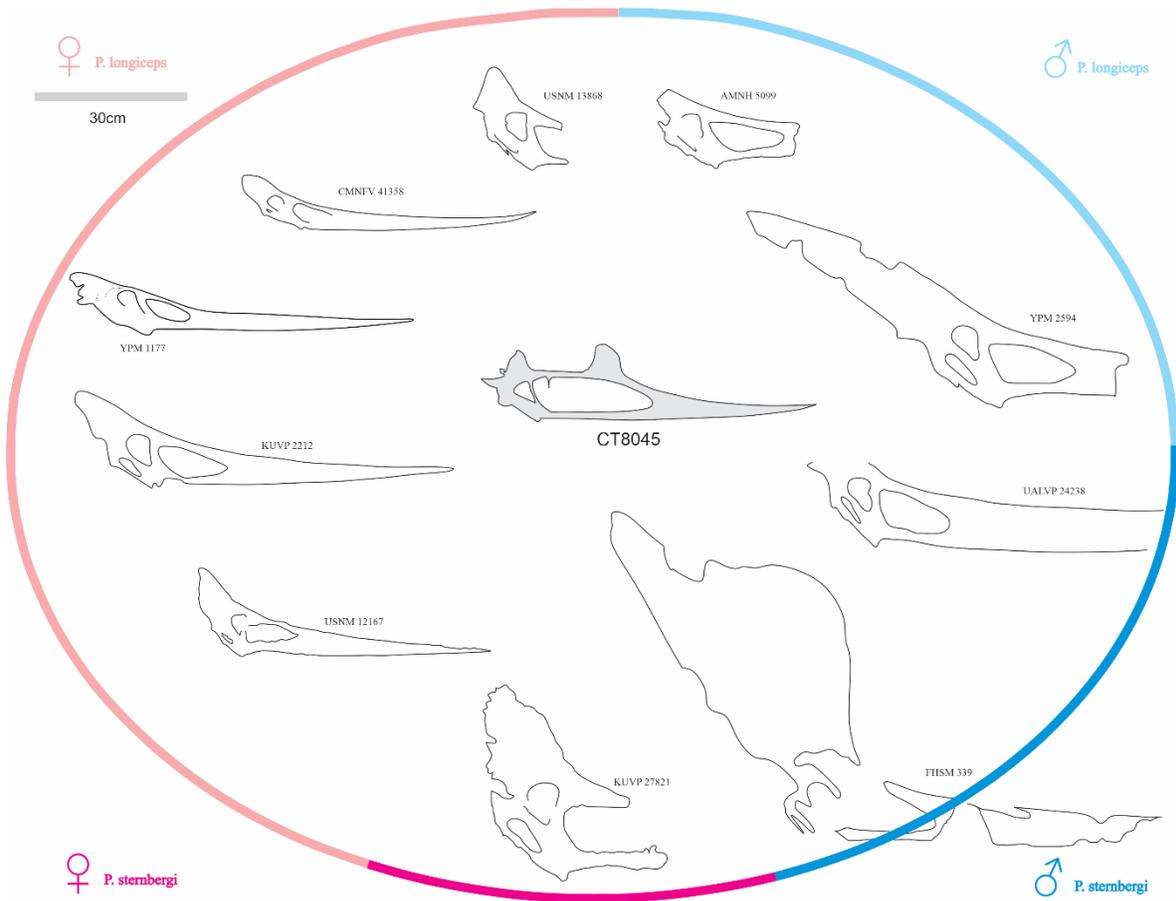


Figura 24. Comparación de los cráneos de *Pteranodon* y CT8045. (Las imágenes de *Pteranodon* fueron reproducidas a partir de Brandao, 2018, Figura 7).

- 2) En *Pteranodon*, así como en miembros de Nyctosauridae, las mandíbulas presentan crestas marginales conspicuas, cerca y a lo largo de los bordes alveolares del dentario y el rostro. Algunos miembros de Azhdarchoidea (Chaoyangopteridae) existen estructuras similares a estas crestas, pero muy poco conspicuas, las cuales reciben el nombre de borde bajo del rostro (Wu et al, 2017) y que pudieran ser rasgos homólogos a las crestas

marginales. Bennett (2001) registró que en *Pteranodon* estas crestas pueden tener una altura de entre 3 y 4 mm, desde la superficie lateral del hueso. Por el contrario, en CT 8045 la cresta marginal es comparativamente poco desarrollada y escasamente llega a tener una altura de 0.92 mm, cerca de la punta de la mandíbula donde su desarrollo es mayor (Figura 25). Dada la probabilidad que, el pobre desarrollo de las crestas marginales en estos organismos pudiera variar a lo largo de su desarrollo ontogenético, volviéndose más conspicuas en formas adultas; en este trabajo se planteó que CT 8045 representa un organismo juvenil o adulto. Aquí, se concluyó que CT 8045 representa un individuo subadulto o adulto debido a que, sus huesos carpales se fusionan en sincarpales (en individuos juveniles de otros pterosaurios, estos huesos no se fusionan). De acuerdo con lo anterior, es posible señalar que el escaso desarrollo de las crestas marginales observadas en CT 8045 son un rasgo distintivo que lo separa de *Pteranodon*.

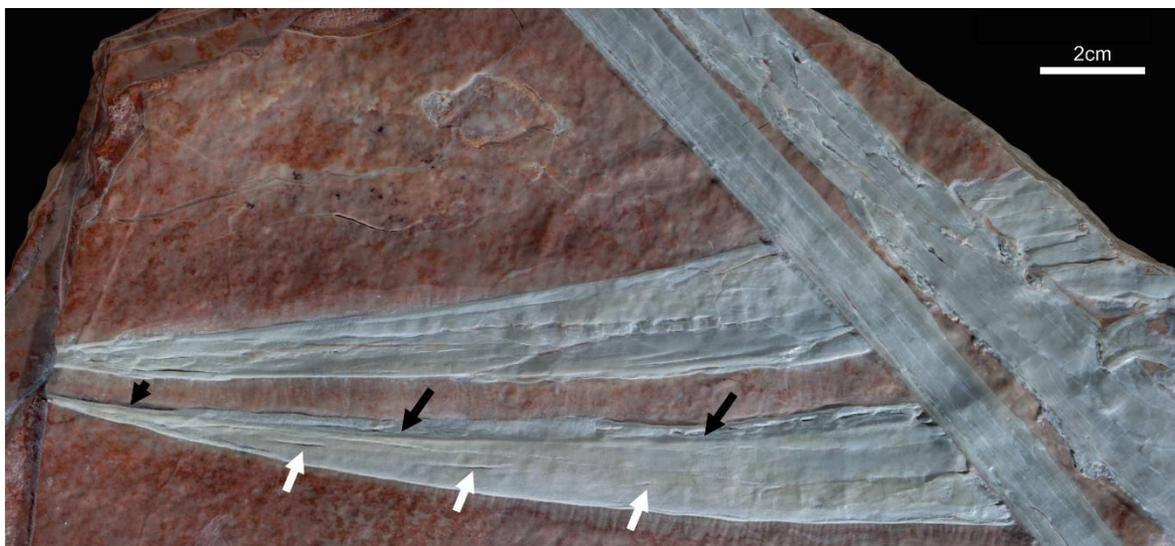


Figura 25. Mandíbula inferior de CT8045. Flechas negras resaltan la cresta marginal y flechas blancas los forámenes neurovasculares.

- 3) La presencia de rostros alargados o con forma de pico es un rasgo común presente en diferentes pterosaurios, como *Pteranodon*, *Nyctosaurus*, *Xericeps*, *Azhdarcho*, *Dsungariperus*, *Thalassodromeus*, y *Banguela*, entre los cuales existe una amplia gama de formas (Martill et al, 2018). Entre los pterosaurios desdentados, uno de los rasgos considerados para caracterizar y diferenciar la forma de estos picos es el ángulo lateral del rostro. El valor de este ángulo se determina directamente como aquel arco formado entre los bordes alveolar y dorsal del rostro. Es notorio que en Pteranodontia, en particular

*Pteranodon* y *Nyctosaurus*, el ángulo lateral del rostro es restringido, muy agudo y apenas llega a los 10° (Figura 26); en cambio en Azhdarchoidae, este ángulo tiene un rango muy amplio, desde los 5° como en *Chaoyangopterus* hasta 28° como en *Tupandactylus*. En el caso particular de CT 8045, el ángulo lateral rostral es de 10°, un valor muy cercano al observado en algunos chaoyangoptéridos, como *Apartorhamphus*, *Shezhoupterus*, *Aerotitan* y *Jirapterus*. De nuevo, en este caso CT 8045 difiere claramente de *Pteranodon*.

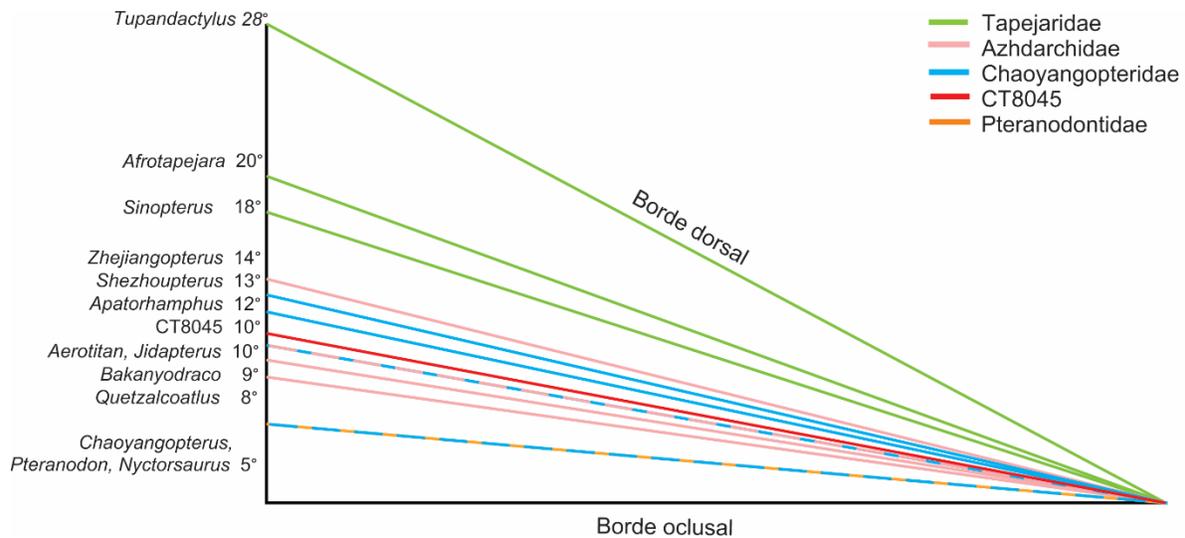


Figura 26. Comparación del ángulo rostral (formado por los bordes oclusal y dorsal) de Azhdarchoideos y Pteranodontia, incluyendo CT8045 (modificada de Smith et al, 2021, fig. 9).

- 4) En *Pteranodon*, la premaxila se extiende anteriormente más allá del límite anterior de la mandíbula inferior. La condición de estas estructuras óseas difiere claramente en CT 8045, en donde existe un ligero prognatismo debido a que la mandíbula inferior sobrepasa cerca de 20 mm la punta anterior de la premaxila.
- 5) El proceso nasal es muy reducido y redondeado en *Pteranodon*. Por el contrario, CT 8045 presenta un proceso nasal distintivo, agudo y largo.

A continuación, se incluyen otros parámetros morfológicos que recientemente han sido definidos y utilizados para caracterizar los rasgos craneales de los pterodáctilos (Martill y Naish, 2006; Martin-Silverstone, 2017). Algunos de éstos se utilizan para valorar la posible

afinidad o pertenencia de CT 8045 al género *Pteranodon*, como fue propuesto anteriormente. Continuando con la numeración anterior, estos rasgos son:

- 6) En *Pteranodon*, la NAOF es una cavidad relativamente reducida y redondeada; en cambio, en CT8045 ésta es más larga y oblonga. Las figuras 24 y 27, ilustran esta notoria diferencia al mostrar el porcentaje que guarda la longitud de la NAOF respecto a la longitud total del cráneo. Se observa que, esta proporción varía entre 14 y 28% en ambas especies de *Pteranodon*; por el contrario, en CT 8045, esta proporción es notoriamente diferente al alcanzar los 38 (Figura 27).

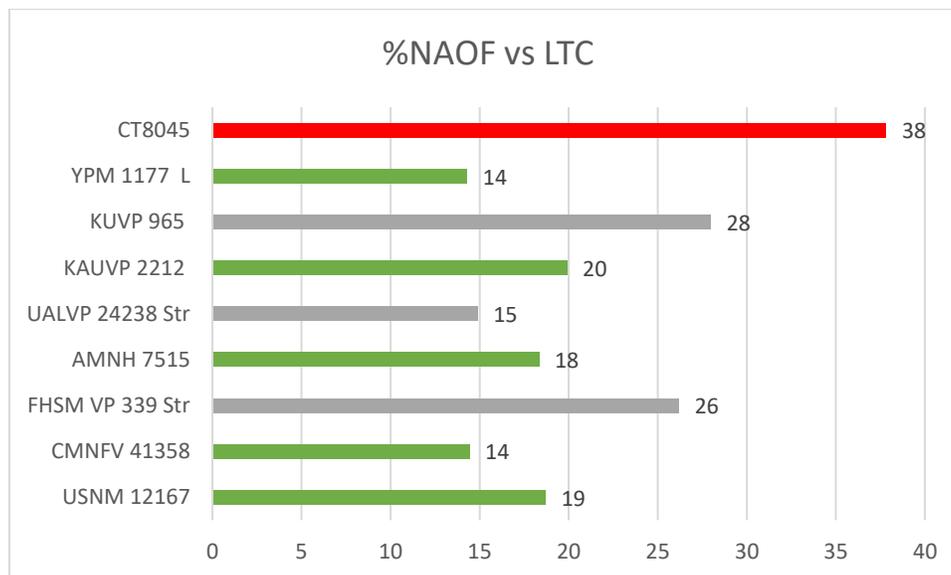


Figura 27. Porcentaje del NAOF con respecto al largo total del cráneo. CT8045 en contrapunto con ejemplares de *Pteranodon*. Rojo, CT8045; Verde, cráneos de pteranodones completos; Gris, cráneos de pteranodones parcialmente completos.

- 7) En los pterodáctilos, el Índice Rostral o RI es un parámetro que mide la proporción entre la altura y la longitud del rostro a partir de la NAOF ( $RI = \text{longitud del rostro a partir del borde anterior de la NAOF} / \text{altura vertical del rostro anterior al NAOF}$ ). Considerando ejemplares de ambas especies de *Pteranodon*, se reconoce que su RI es variable entre 7.77 y 10. En cambio, el RI observado en CT 8045 sólo es de 5.5, similar al observado en *Nyctosaurus* (Figura 28).

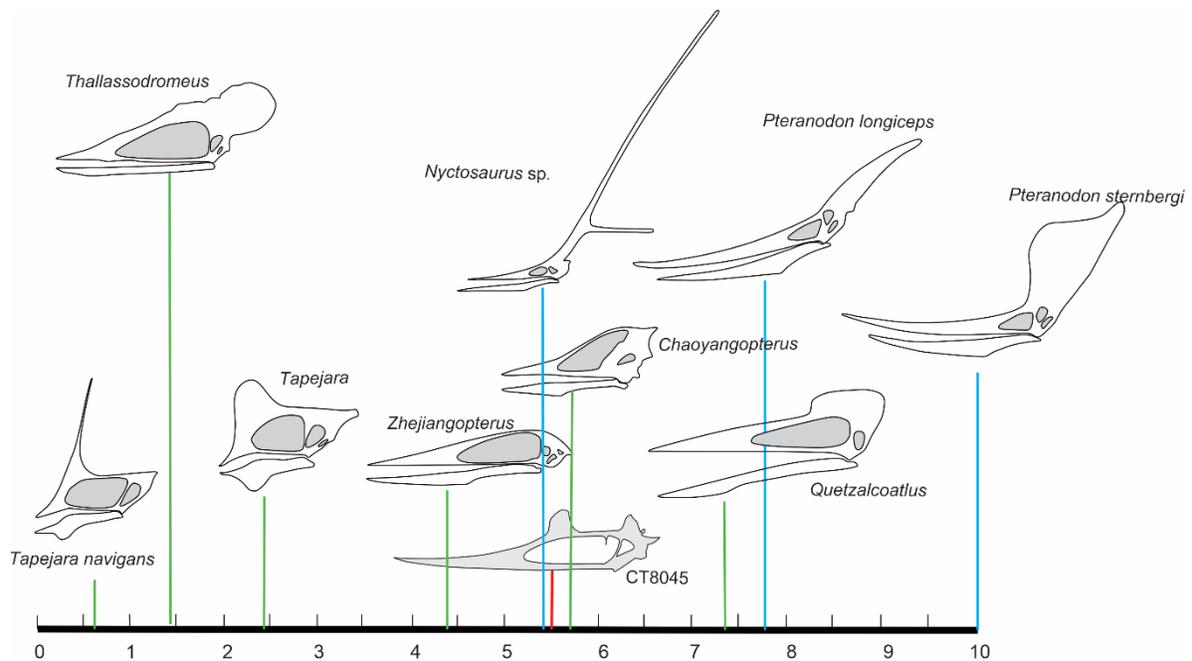


Figura 28. Comparación de los índices rostrales de pterodáctilos desdentados (Verde; Azdarchoidea, Azul; Pteranodontia, Rojo; CT8045) incluyendo a CT8045 (modificada de Martill y Naish, 2006, fig. 3).

- 8) El perfil de afilamiento rostral o “rostral taper”, propuesto por Martin-Silverstone (2017) es un parámetro que mide la reducción en la altura del rostro a partir de la NAOF, esto se determina como el radio que guarda la altura del rostro en el borde anterior de la NAOF ( $=a$ ) y la altura que se observa en el rostro a una distancia igual a cuatro veces de su altura en la NAOF ( $b$ ). En los ejemplares de ambas especies de *Pteranodon* se observa que este índice es variable entre 41 y 62. Contrariamente, en CT 8045 éste índice es menor y distintivo y apenas es cercano a 30. Estos valores indican que, la altura del rostro en CT 8045 disminuye más rápidamente a partir de la NAOF en comparación a *Pteranodon* (Figura 29).

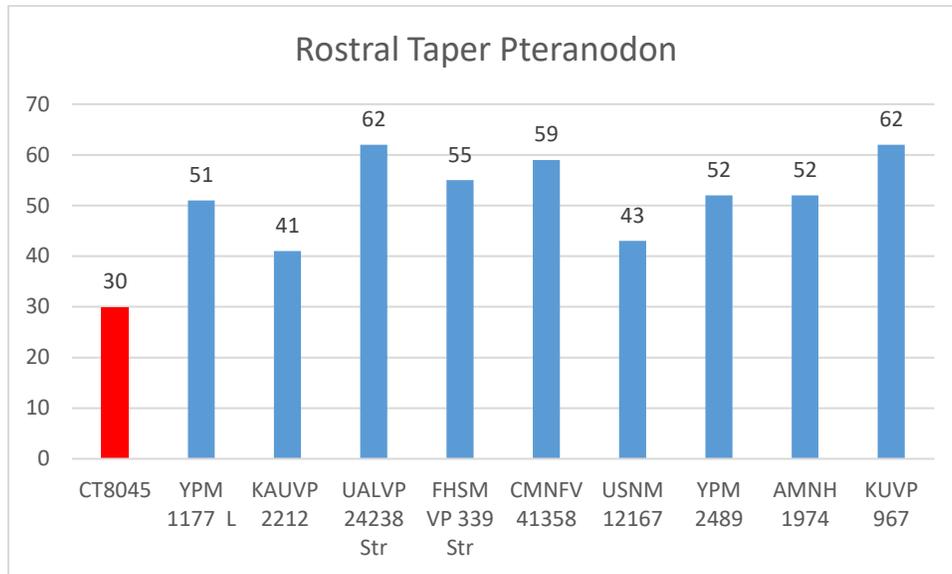


Figura 29. Afilamiento rostral o Rostral taper, pertenecientes a pteranodontes contrastados con CT8045 (medidas tomadas Martin-Silverstone, 2017, Fig. 9).

9) La proporción (Ratio) de la NAOF, o RNAOF, es otro índice que permite comparar el tamaño y la forma de la NAOF entre los pterodáctilos. Este fue propuesto por Martill y Naish (2006) y representa la proporción de la longitud máxima del NAOF entre la longitud cráneo, desde la punta de la premaxila a la parte más posterior de la órbita (Figura 30). Considerando ejemplares de ambas especies de *Pteranodon*, se observa que en este género el RNAOF podría variar desde 3.58 a 6.68. En cambio, en CT8045 este índice es distintivo al alcanzar el valor de 2.50.

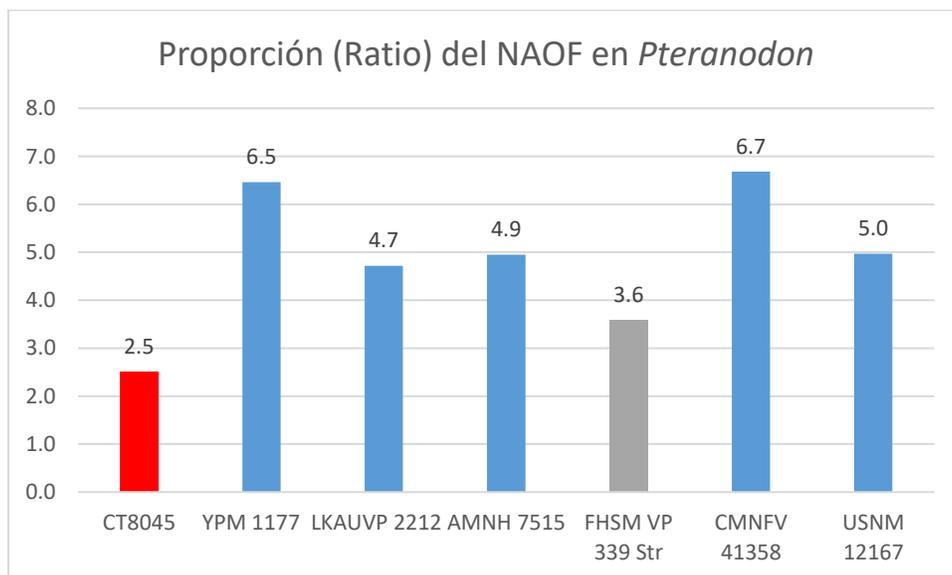


Figura 30. Proporción (Ratio) del NAOF de CT8045 y pteranodones. Tomado en ejemplares completos (Azul) o mayormente completos (Gris) de *Pteranodon* Contrastados con CT8045.

Los resultados de los nueve incisivos anteriores ilustran diferencias importantes de la morfología craneal existentes entre CT 8045 y *Pteranodon*. Dado que no se conocen elementos osteológicos craneales de *Tethydraco* y que no hay elementos comparables entre éste y CT 8045, es posible señalar que las conclusiones anteriores podrían extenderse a la familia Pteranodontidae. En este contexto es posible concluir que CT8045 no es *Pteranodon*, ni pertenece a las familias Pteranodontidae o Nyctosauridea, y tampoco representa un Pteranodontia.

### ¿CT 8045 es un miembro de Azhdarchoidea?

Tomando en cuenta las diagnósticas de Azhdarchoidea propuestas por Unwin (2003) y Kellner (2003), las cuales están basadas en hipótesis filogenéticas. En ambas proponen como principal carácter diagnóstico y sinapomórfico del clado la posición de la órbita por debajo del borde dorsal del NAOF (es decir, la órbita está enteramente por detrás del borde posterior del NAOF y el borde dorsal de la órbita está al menos un poco alejado del borde dorsal del NAOF). En otros pterodáctilos, el borde dorsal de la órbita está por encima del borde dorsal del NAOF, como en *Pteranodon* (Figura 24), o bien ambos bordes están al mismo nivel, como en *Muzquizopterix* (Frey *et al.*, 2006, fig. 4). La inclusión CT8045 en Azhdarchoidea se justifica porque éste presenta la mencionada sinapomorfia. Kellner (2003) reconoció otra sinapomorfia de Azhdarchoidea – las falanges de vuelo I y II guardan una proporción de 0.70:1; en CT 8045, la falange de vuelo 1 está incompleta, por ello es imposible corroborar la presencia de esta sinapomorfia en CT 8045.

En el presente trabajo se consideraron otros rasgos craneales de CT 8045 que permiten identificarlo como un miembro de Azhdarchoidea. En primer lugar, como se discutió en el inciso tres del subtítulo anterior de esta tesis y la Figura 26, el ángulo lateral del rostro de CT8045 es de 10° y está dentro del rango mostrado por otros azhdarchoideos, en algunos chaoyangptéridos este valor varía entre 5°-13°, está por debajo del mostrado en los Azhdarchidae que es de 8°-14° y está muy por debajo del valor mostrado en Tepejaridae (18°-

28°). Por otra parte, los valores del Índice Rostral y proporción (Ratio) del NAOF (ver incisos 7 y 9 del subtítulo anterior de esta tesis) mostrados por CT 8045 (Figuras 31 y 32) muestran valores semejantes a los observados en Azhdarchoidea y alejados a los mostrados en Pterodontia. Sin embargo, el índice Rostral de CT8045 es de 5.58, lejos del mostrado en *Pteranodon* (7.7 - 10) y cercano al observado en *Nyctosaurus* (5.4) y los azhdarchoideos de las familias Chaoyangopteridae (4.8-5.3) y Azhdarchidae (4.36-7.33). Otro punto es que la proporción (Ratio) del NAOF es relativamente bajo entre los Azhdarchoideos y variable entre 1.6 y 3, en cambio valores notablemente mayores en Pterodontia (en Pteranodontidae es 4.94-6.6) y en Nyctosauridae es 5.22); en el caso de CT8045, esta proporción (Ratio) es de 2.49, entra dentro del rango de los Azhdarchoideos, y se aleja de los observados en Pterodontia (Figura 31).

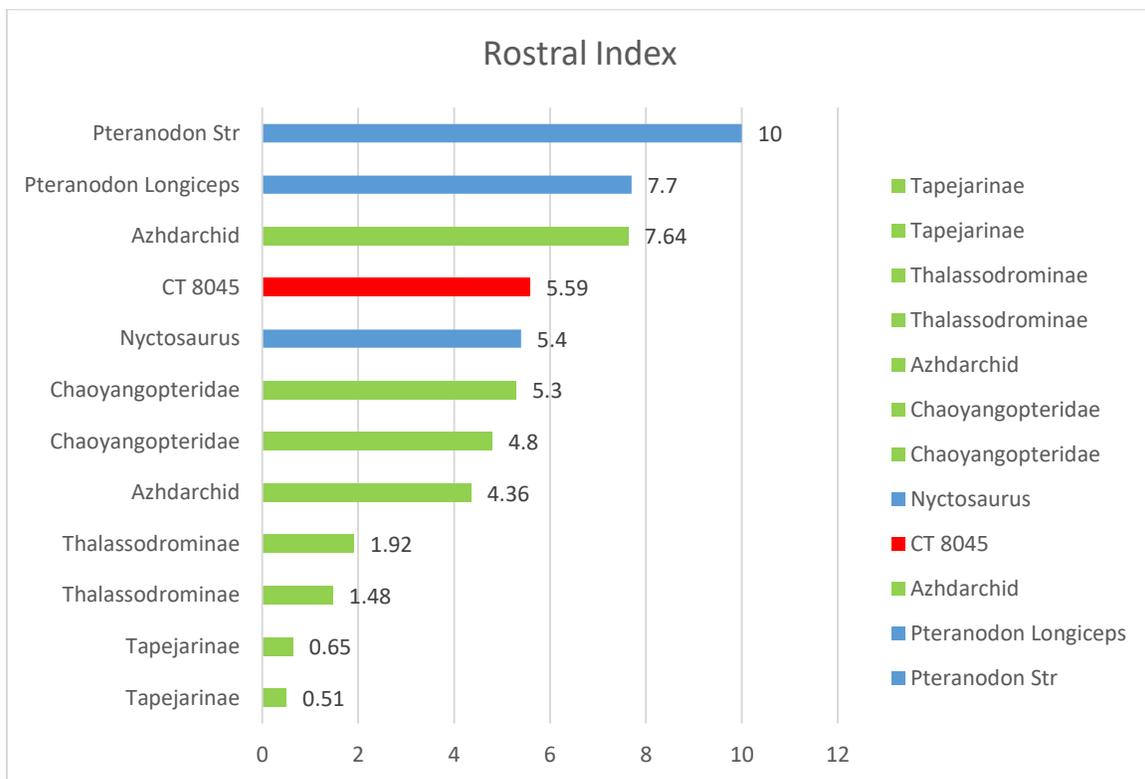


Figura 31. Comparación del índice rostral de CT 8045, Pteranodontia y Azhdarchoidea. Rojo, CT8045; Verde, Azhdarchoidea; Azul, Pteranodontia.

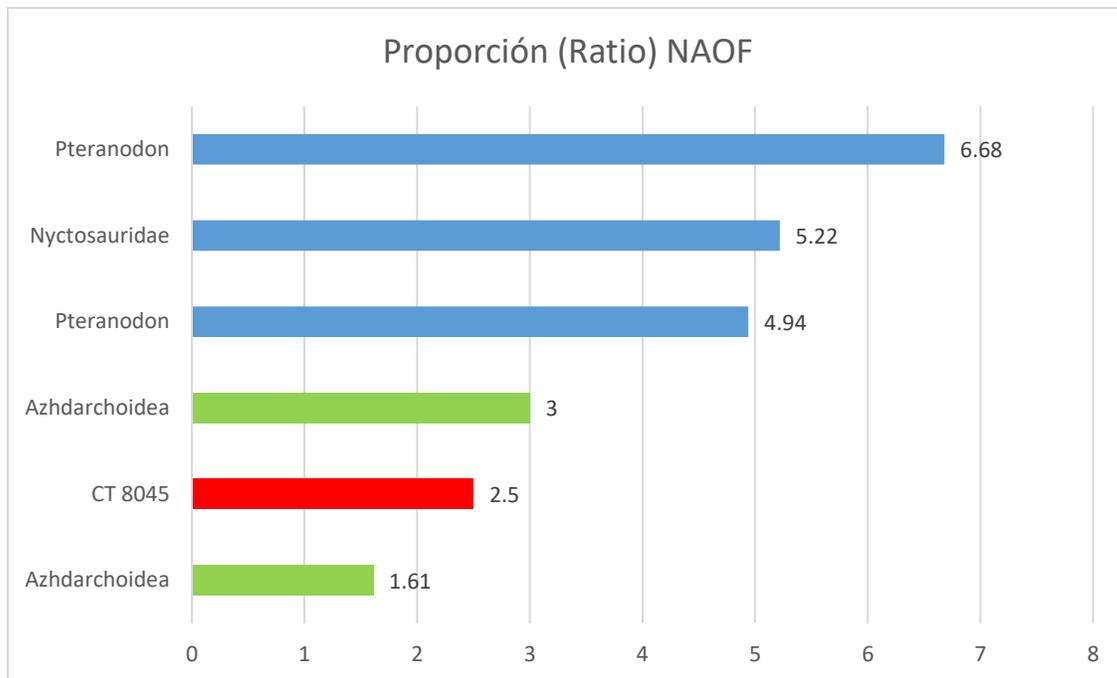


Figura 32. Comparación de la proporción del (Ratio) NAOF de CT 8045, Pteranodontia y Azhdarchoidea. Rojo, CT8045; Verde, Azhdarchoidea; Azul, Pteranodontia.

No obstante, CT 8045 presenta forámenes neurovasculares elongados en la mandíbula inferior (Figura 25), los cuales podrían ser estructuras que se modifican a durante el desarrollo ontogenético, siendo más numerosos y cortos en formas juveniles que en formas adultas (Smith et al, 2022). Nuevamente, en el caso de CT 8045 se identifica como un individuo subadulto o adulto debido a que estos forámenes son escasos y alargados o aciculares. Sin embargo, es necesario resaltar que, estos forámenes han sido observados en un amplio número de Azhdarchoideos representantes de las familias Azhdarchidae, Thalassodromidae, Tapejaridae, y Chaoyangopteridae; la primera de estas familias es peculiar por poseer forámenes neurovasculares conspicuos (Smith, et al, 2021). Entre los los azhdarchoideos, sólo los géneros conocidos por individuos de mayor tamaño –como *Quetzalcoatlus* y *Zhejiangopterus* Cai y Wei, 1994- carecen de estos forámenes (McPhee et al, 2020). Aunque este rasgo es conocido en otros pterodáctilos, como Ornithocheiroidea, Ctenochasmatidae y Dsungaripteridae (Smith et al, 2021); nunca ha sido documentado entre los Pteranodontia (Bennet, 2001; MCPhee et al, 2020). De esta manera, la presencia de forámenes neurovasculares en la mandíbula inferior de CT 8045 también confirma su

exclusión de Pteranodontia y, en combinación con otros rasgos (condición desdentada), señala afinidad con los Azhdarchoideos.

Entre los pterodáctilos desdentados, el clado Azhdarchoideos es el más diverso morfológica (Figura 33) y taxonómicamente; actualmente, sus miembros se agrupan en 3 y 5 familias -Azhdarchidae, Tepejaridae, Dsungaripteridae, Dsungaripteridae y Chaoyangopteridae (Unwin 2003; Kellner 2003; Martil y Naish, 2006; Andres 2021).

La familia Azhdarchidae, erigida por Nesov (1984), incluye entre 15 y 19 géneros (Andres, 2021) que comparten rasgos sinapomórficos concentrados en las vértebras cervicales y la órbita. Por un lado, Kellner (2003) reconoce que este grupo posee vértebras cervicales extremadamente alargadas, poseedoras de espinas neurales extremadamente reducidas o ausentes. Sin embargo, las sinapomorfías mencionadas por Unwin (2003) señalan características distintivas de la quinta vértebra cervical – que es 8 veces más larga que ancha y muestra un arco neural fusionado al centro vertebral formando una estructura tubular- y de la órbita -pequeña, subcircular, representando un tercio o menos del tamaño de la NAOF y colocada por debajo de la mitad de la altura del NAOF. Por el momento no hay evidencia suficiente que permita reconocer a CT 8045 como parte de esta familia; su única vértebra cervical conocida es cerca de dos veces más larga que ancha y su arco y espina neurales son apenas expuestos y además su órbita es pequeña (al menos tres veces menor que el NAOF), con forma de pera y se ubica por encima de la mitad de la altura del NAOF.

La familia Tepejaridae fue erigida por Kellner (1989) y hoy incluye entre 6 y 12 géneros, (Andres, 2014; Kellner *et al.*, 2019; Pêgas *et al.*, 2022). Según Kellner (2003) este grupo comparte al menos dos sinapomorfías -la NAOF ocupa más del 45% de la longitud total del cráneo, y la cresta sagital se eleva desde la porción anterior del cráneo y se extiende hasta su nuca. Nuevamente, estos rasgos difieren de aquellos observados en CT 8045, donde la NAOF ocupa sólo el 40% de la longitud total del cráneo y la cresta sagital es pequeña y solo se limita a la región media de la NAOF. Dado este escenario, no es posible reconocer a CT 8045 como un tepejárido.

La familia Dsungaripteridae fue erigida por Young (1964) como parte de la familia superfamilia Ornithochireoidea. Pero fue Unwin (2003), quien reconoció que este grupo forma parte de los azhdarchoideos, en donde actualmente se incluyen entre 4 y 8 géneros. De

acuerdo con Kellner (2003) y Unwin (2003), los miembros de Dsungaripteridae presentan tres sinapomorfías, dientes en la región media de las mandíbulas, hueso yugal con una apófisis postorbital desarrollada que se une hueso lagrimal y separa una órbita circular dorsal de una pequeña hendidura suborbital, además, la cresta sagital es corta, rectangular y se extiende desde la región postorbital hasta adelante del NAOF-. La anatomía craneal de CT 8045 descrita en esta tesis permite reconocer su exclusión de la familia Dsungaripteridae, dado que este no muestra ninguno de estos rasgos. Por el contrario, CT 8045 es enteramente desdentado; su yugal carece de apófisis postorbital y por ello, la órbita tiene forma de pera o gota invertida; además, la cresta sagital es muy corta y se restringe a la zona media del NAOF.

La familia Thalassodromidae, originalmente descrita por Kellner y Campos (2002) como la tribu Thalassodrominae y dentro de la familia Tepejaridae, y posteriormente, Kellner y Campos (2007) y Witton (2009) lo reconocen como una familia. Actualmente este grupo incluye entre 3 y 7 géneros. Según Martill y Naish (2006), la sinapomorfía que demuestra la naturalidad de este grupo es el inusual desarrollo del premaxilar por encima del NAOF, de tal manera que la región premaxilar del rostro colocada por encima de la parte anterior del NAOF es aproximadamente cuatro veces más alto que la barra formada por el yugal y el maxilar. El ejemplar CT 8045 se diferencia de los thalassodrómidos porque carece de este rasgo y, por el contrario, por arriba del NAOF la altura del premaxilar es entre 1.5 y 2 veces mayor a aquella de la barra yugal-maxilar.

Finalmente, Lü et al (2008) erigieron la familia Chaoyangopteridae para incluir cuatro géneros de pterodáctilos chinos a los cuales, posiblemente, se sumen otros cinco o seis géneros (Andres, 2021; Pêgas *et al.*, 2022). Al contrario de la familia arriba señalada, el rasgo sinapomórfico de Chaoyangopteridae es el pobre desarrollo del premaxilar por encima del NAOF, de tal manera que, este hueso es muy delgado desde el NAOF hasta su terminación por detrás del nivel de la mandíbula. De nuevo, en este caso, CT 8045 es excluido de Chaoyangopteridae por no presentar este rasgo. Por el contrario, en este fósil mexicano, la altura del premaxilar por encima y detrás de la NAOF es similar a la presente en otros azhdarchoideos no-thalassodromidos.

Dado lo expuesto en los párrafos anteriores, aquí se concluye que el ejemplar CT 8045 es un azhdarchoideos con afinidad indeterminada.

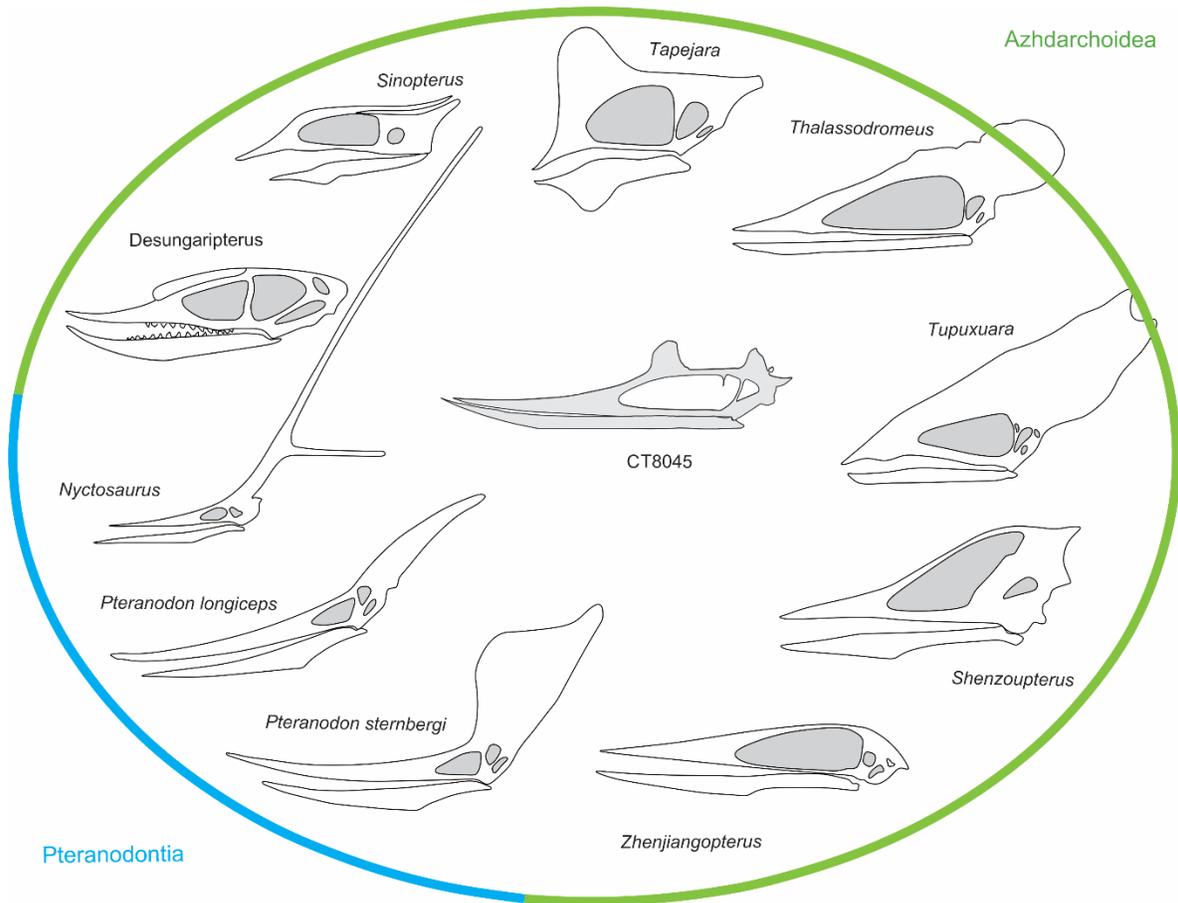


Figura 33. Comparación de cráneos de CT8045, Pteranodontia y Azhdarchoidea *sensu* Unwin, 2003. (Las imágenes sin escala fueron reproducidas a partir de Smith et al, 2021).

## CONCLUSIONES

La comparación de los rasgos anatómicos conservados en CT 8045 con aquellos de otros pterosaurios ya conocidos, permite reconocer que este fósil de Tlayúa representa a una entidad biológica que es parte del orden Pterosauria, clado Monofenestrata, el suborden Pterodactyloidea y superfamilia Ornitocheiroidea. Sin embargo, estas mismas observaciones obligan al rechazo de la hipótesis de trabajo planteada en el inicio de esta tesis; es decir, los detalles anatómicos de CT 8045 no permiten reconocerlo como representante de la familia Pteronodontidae.

Por otro lado, el ejemplar CT 8045 y *Pteranodon* comparten dos rasgos diagnósticos, la presencia de mandíbulas desdentadas y de una cresta frontoparietal en la parte terminal del cráneo—. No obstante, estos difieren claramente en un conjunto de nueve rasgos significativos previamente considerados de este género, entre los que se incluyen cinco sinapomorfías craneales—relacionadas el tamaño, aspecto y posición de la cresta frontoparietal; el tamaño de las crestas marginales en las mandíbulas; el ángulo lateral del rostro; la extensión relativa del premaxilar y el dentario; la forma y tamaño del proceso nasal—, así como por otros cuatro rasgos distintivos de *Pteranodon* —forma y tamaño de la NAOF en relación a la longitud total de la cabeza; los valores de la proporción (ratio) de la NAOF y el índice rostral, el grado afilamiento rostral—. Dados estos resultados, el ejercicio de anatomía comparada se extendió procurando reconocer con mayor precisión la identidad taxonómica de CT 8045.

Otro análisis comparativo, incluyendo el ejemplar CT 8045 y el clado Azhdarchoidea, permite concluir que este fósil mexicano es un miembro indiscutible de dicho grupo. Tal designación taxonómica está firmemente soportada porque CT 8045 presenta el principal rasgo diagnóstico de los azhdarchoideos—el borde dorsal de la órbita está ubicado por debajo del borde dorsal del NAOF—. Además, se observó que CT 8045 y los azhdarchoideos tienen valores semejantes en tres rasgos craneales adicionales —el ángulo rostral, el índice rostral y la proporción (Ratio) del NAOF— No obstante, esta aproximación no permitió reconocer la afinidad a nivel de familia de CT 8045 porque sus rasgos craneales no muestran las

sinapomorfías de ninguna de las cinco familias azhdarchoideos. En tal escenario, en este trabajo, se considera que CT 8045 es un azhdarchoideo de afinidad incierta.

El ejemplar CT 8045 es el primer ejemplar azhdarchoideo identificado en la Cantera Tlayúa; éste también es el primer azhdarchoideo reportado en México y el más austral hasta ahora descubierto en Norteamérica. Este ejemplar es significativo porque permite complementar el conocimiento de la diversidad reconocida de los pterosaurios encontrados en este país. Es deseable y necesario que, en el futuro, la posición filogenética de CT 8045 se resuelva a través de un análisis filogenético integral en el que se incluya el estudio anatómico detallado de otros fósiles pterodáctilos de Tlayúa, incluyendo aquellos que alguna vez fueron identificados como *Pteranodon* o *Nyctosaurus*, ya que al hacer la comparación pertinente del material de esta tesis y de los los analizados previamente, se podrá determinar si había una o más especies de reptil volador en Tlayúa así como también que diferencias habría entre ellos (dimorfismo sexual, hábitos alimenticios). Tal ejercicio permitirá determinar con mayor precisión la diversidad taxonómica real de los pterodáctilos de Tlayúa, lo que sin duda mejorará el entendimiento de la historia de estos reptiles extraordinarios.

## Bibliografía

- Alvarado-Ortega J, 2005. Sistemática de los peces Ichthyodectiformes de la cantera Tlayúa, Puebla, México. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 6-43.
- Alvarado-Ortega J, 2019. Tlayúa. Un proyecto paleontológico emblemático de Puebla. *Spinor*, 9 (37), 14-17.
- Alvarado-Ortega J, y Alves YM, 2022. *Nusaviichthys nerivelai* gen. et sp. nov., an Albian crossognathiform fish from the Tlayúa lagerstätte, Mexico. *Cretaceous Research*, 135, 105189.
- Alvarado-Ortega J, Espinosa-Arrubarrena L, Blanco A, Vega FJ, Benammi M, y Briggs DE, 2007. Exceptional preservation of soft tissues in Cretaceous fishes from the Tlayúa Quarry, central Mexico. *Palaios*, 22(6), 682-685.
- Alvarado-Ortega J, González-Rodríguez KA, Blanco-Piñón A, Espinosa-Arrubarrena L, Ovalles-Damián E, 2006. Mesozoic Osteichthyans of Mexico. In: Vega FJ, Nyborg TG, Perrilliat MC, Montellano-Ballesteros M, Cevallos-Ferriz SRS, Quiroz-Barroso SA (eds), *Studies on Mexican Paleontology. Topics in Geobiology*, vol 24. Springer, Dordrecht.
- Alves YM, Alvarado-Ortega J, Brito PM, 2020. *Epaelops martinezi* gen. and sp. nov. from the Albian limestone deposits of the Tlayúa quarry, Mexico -A new late Mesozoic record of Elopiformes of the western Tethys. *Cretaceous Research* 110, 104260.
- Andres B, y Myers TS, 2012. Lone star pterosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 103(3-4), 383-398.
- Andres B, Clark J, Xu X, 2014. The earliest pterodactylid and the origin of the group. *Current Biology*, 24(9), 1011-1016.
- Andres B, 2021. Phylogenetic systematics of *Quetzalcoatlus* Lawson 1975 (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea), *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41:sup1, 203-217.
- Andres B, y Langston Jr W, 2021. Morphology and taxonomy of *Quetzalcoatlus* Lawson 1975 (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(sup1), 46-202.

- Applegate SP, 1996. An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Mesozoic Fishes*, 1, 529-538.
- Applegate SP, Espinosa-Arrubarrena L, Alvarado-Ortega J, Benammi M, 2006. Revision of recent investigations in the Tlayúa quarry. 276–304 p. En: Vega FJ, Nyborg TG, Perrilliat MC, Montellano-Ballesteros M, Cevallos-Ferriz SRS (Eds.), *Studies on Mexican Paleontology, Topics on Geobiology* 24. Springer Verlag, Dordrecht, Netherlands.
- Barrett PM, Butler RJ, Edwards NP, Milner AR, 2008. Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana Reihe B: Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Palaontologie und Geologie*. 28, 61-107.
- Benammi M, Alvarado-Ortega J, Urrutia-Fucugauchi J, 2006. Magnetostratigraphy of the Lower Cretaceous strata in Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, Mexico. *Earth, Planets and Space*, 58, 1295-1302.
- Bennett SC, 1992. Sexual dimorphism of Pteranodon and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12(4), 422-434.
- Bennett SC, 1994. Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur Pteranodon (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Occasional Papers of the Natural History Museum, University of Kansas* 169, 1-70.
- Bennett SC, 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur Pteranodon Part I. General description of osteology. *Palaeontographica Abteilung A* 260, 1-112.
- Bennett SC, 2007. Articulation and function of the pteroid bone of pterosaurs, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27:4, 881-891.
- Bermúdez-Chávez CC, 2021. Mineralogía, geoquímica y geocronología de la fracción arcilla en las formaciones Tlayúa, Pimienta y Matzitzí, como indicadores diagenéticos y de metamorfismo de bajo grado. Master Thesis, Posgrado en Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional Autónoma de México, 168 p.
- Bestwick J, Unwin, DM, Butler RJ, Henderson, DM, y Purnell MA, 2018. Pterosaur dietary hypotheses: a review of ideas and approaches. *Biological Reviews*, 93(4), 2021-2048.

- Brandao RS, 2018. Variação Ontogenética e Dimorfismo Sexual em Pterossauros Pteranodontidae. Tese de Mestrado. Centro de ciencias humanas e naturais. UFES. Cidade de vitória, Espírito Santo, Brasil.
- Bravo-Cuevas V, Rodríguez-de la Rosa RA, 2014. A summary of the Mesozoic vertebrate tracks of Mexico. 181-192 pp. in: Rivera-Sylva HE, Carpenter K, Frey E (Eds.). Dinosaurs and Other Reptiles from the Mesozoic of Mexico. Indiana University Press.
- Broom, 1913. On the South-African pseudosuchian *Euparkeria* and allied genera. Proceedings of the Zoological Society of London. 1913; 1913,619–633.
- Butler RJ, Benson RB, Barrett PM, 2013. Pterosaur diversity: untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 372, 78-87.
- Cabral MP, 1995. Los icnofósiles de vertebrados terrestres del Terciario Tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla: Univ. Nal. Autón. de México, Fac. de Ciencias, Tesis Profesional, 118 pp.
- Cabral MP y Applegate SP, 1993. Primer reporte del registro más austral de Pterosaurios (Archosauria: Pterodactyloidea) del Cretácico de Norteamérica. Libro de resúmenes del IV Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología. Mexico D.F. Pag.24.
- Cai Z, Wei F, 1994. On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Pal Asiatica* 32, 181e194.
- Campos DA, y Kellner AWA. 1985. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 57(4), 453-466.
- Campos HBN, 2021. A new azhdarchoid pterosaur from the Late Cretaceous Javelina Formation of Texas. *Biologia*, 1-9.
- Cantú-Chapa A, 1987. Los amonitas del Albiano superior de Tepexi de Rodriguez. *Revista Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1, 156-160.
- Carbot-Chanona G, Than-Marchese BA, 2013. Presencia de *Enchodus* (Osteichthyes: Aulopiformes: Enchodontidae) en el Maastrichtiano (Cretácico Tardío) de Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*, 63(1), 8-16.

- Carbot G, y Avendaño J, 2002. Los dinosaurios de Chiapas. Revista de la Universidad Autónoma de Chiapas (UNACH). Julio-diciembre, 99-107.
- Castro-Azuara HE, (1997). Descripción de un gliptodonte (*Xenarthra*: Mammalia) del Pleistoceno de la Mixteca alta poblana, México. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla., México, 98p.
- Chatterjee S, Templin RJ, 2004. Posture, locomotion, and paleoecology of pterosaurs. Geological Society of America, 376.
- Clark JM, Hopson JA, Hernandez RR, Fastovski DE, y Montellano M, 1998. Foot posture in a primitive pterosaur. *Nature*, 391, 886-889.
- Colbert EH, 1991. Evolution of the vertebrates: a history of the backboned animals through time. Michigan University. p. 180.
- Dalla Vecchia FM. 2013. Triassic pterosaurs. In: Nesbitt SJ, Desojo JB, Irmis RB, eds. Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. Vol. 379. London: Geological Society London, Special Publication, 119–155.
- Eaton GF, 1910. Osteology of *Pteranodon*. *Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* 2,1–38.
- Espinosa-Arrubarrena L, y Applegate SP, 1996. A paleoecological model of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa Quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleocology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 539-550.
- Everhart MJ, 2005. *Oceans of Kansas: A Natural History of the Western Interior Sea*: Bloomington, Indiana, Indiana University Press, 344p.
- Ezcurra, MD, Nesbitt SJ, Bronzati M, Dalla Vecchia FM, Agnolin, FL, Benson RB, ... y Langer, M. C, 2020. Enigmatic dinosaur precursors bridge the gap to the origin of Pterosauria. *Nature*, 588(7838), 445-449.
- Fernández-Becerra S, 1985. Levantamiento a detalle de columnas estratigráficas en el área de Tepexi de Rodríguez. Puebla “Cantera Tlayúa”: *Petróleos Mexicanos*, Superintendencia General de Exploración, Iona Centro, Distrito Poza Rica, 31.
- Frey ED, Buchy MC, Stinnesbeck W, González AG, Di Stefano A, 2006. *Muzquizopteryx coahuilensis* n.g., n. sp., a nyctosaurid pterosaur with soft tissue preservation from the Coniacian (Late Cretaceous) of northeast Mexico (Coahuila). *Oryctos*, 6, 19-40.

- Frey ED, Elgin RA, Stinnesbeck W, Gutiérrez JMP, Ifrim C, Giersch S, González AHG, 2012. A new specimen of nyctosaurid pterosaur, cf. *Muzquizopteryx* sp. from the Late Cretaceous of northeast Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(1), 131-139.
- Frey ED, y Stinnesbeck W, 2014. Mexican Pterosaurs-Rare Jewels in the Fossil Record. 126-140 pp. En Rivera-Sylva, HE, Carpenter K, y Frey E (Eds.). *Dinosaurs and Other Reptiles from the Mesozoic of Mexico*. Indiana University Press.
- Frey ED, Stinnesbeck W, Martill DM, Rivera-Sylva HE, Porras Múzquiz H, 2020. The geologically youngest remains of an ornithocheirid pterosaur from the late Cenomanian (Late Cretaceous) of northeastern Mexico with implications on the paleogeography and extinction of Late Cretaceous ornithocheirids. *Palaeovertebrata* 43 (1)-e4.
- Gío-Argaez, Gómez-Espinoza, Martínez-Villa, Royo-Torres, A. Cobos, 2012. Pterosaur Tracks and trails from the Early Cretaceous of San Juan Raya, Puebla, Mexico. Tenth Annual Meeting of European Association of Vertebrate Paleontologists, 95-97.
- González-Cruz MT, 2015. Palinología de la Formación Tlayúa (Cretácico temprano), Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 136 p.
- Grellet-Tinner G, Thompson MB, Fiorelli LE, Argañaraz E, Codorniú L, y Hechenleitner EM, 2014. The first pterosaur 3-D egg: Implications for Pterodaustro guinazui nesting strategies, an Albian filter feeder pterosaur from central Argentina. *Geoscience Frontiers*, 5(6), 759-765.
- Harksen JC, 1966. *Pteranodon sternbergi*, a new fossil pterodactyl from the Niobrara Cretaceous Kansas. *Proceedings of the South Dakota Academy of Science* 45:74-77.
- Kashiyama Y, Fastovsky DE, Rutherford S, King J, Montellano M, 2004. Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: Paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, Mexico). *Cretaceous Research*, 25(1), 153-177.
- Kaup JJ, 1834. Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen *Isis*, vol. 3, pp. 311e315.
- Kellner AWA, 1996. Description of new material of tapejaridae and anhangueridea (pterosauria, pterodactyloidea) and discussion of pterosaur phylogeny. PhD thesis, Columbia University. [Published by University Microfilms International/ProQuest].

- Kellner AWA, y Campos DA, 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science*, 297(5580), 389-392.
- Kellner AWA, 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Volume 217, E. Buffetaut and J.-M. Mazin, eds. (London: Geological Society, Special Publications), pp. 105-137.
- Kellner AWA, y Campos DA, 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Boletim do Museu Nacional*. 75, 1–14.
- Kellner AWA, 2010. Comments on the Pteranodontidae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with the description of two new species. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82(4), 1063-1084.
- Kellner AWA, Weinschütz LC, Holgado B, Bantim RA, y Sayao JM, 2019. A new toothless pterosaur (Pterodactyloidea) from Southern Brazil with insights into the paleoecology of a Cretaceous desert. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91.
- Kuhn O, 1967. *Die fossile Wirbeltierklasse Pterosauria*. Krailling: Oeben-Verlag. 52 pp.
- Lawson DA, 1975. Pterosaur from the latest Cretaceous of West Texas: discovery of the largest flying creature. *Science*, 187(4180), 947-948.
- Li D, Xing L, Lockley M, G, Piñuela L, Zhang J, Dai H, y Kong D, 2015. A manus dominated pterosaur track assemblage from Gansu, China: implications for behavior. *Science Bulletin*, 60(2), 264-272.
- Lockley MG, Harris JD, Mitchell L. 2008. A global overview of pterosaur ichnology: tracksite distribution in space and time. *Zitteliana, Serie B*, 28,187–198.
- Lockley MG, Logue TJ, Moratalla JJ et al 1995. The fossil trackway *Pteraichnus* is pterosaurian, not crocodylian: implications for the global distribution of pterosaur tracks. *Ichnos* 4,7–20.
- Longrich NR, Martill DM, y Andres B. 2018. Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PLoS biology*, 16(3), e2001663.
- Lozano-Carmona D, Rodriguez-de la Rosa RA, Castillo-Alvarado JG. 2017. *Pteraichnus* Stokes 1957, primer hallazgo en el Jurásico de Puebla: contribución al registro

- icnológico de pterosaurios en México. XV Congreso Nacional de Paleontología, México, Sociedad Mexicana de Paleontología. *Paleontología Mexicana*, 83.
- Lü J, Unwin DM, Xu L, Zhang X, 2008. A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of China and its implications for pterosaur phylogeny and evolution. *Naturwissenschaften*. 95(9), 891–897.
- Lü J, Unwin DM, Jin X, Liu Y, y Ji Q. 2010. Evidence for Modular Evolution in a Long-Tailed Pterosaur with a Pterodactyloid Skull. *Proceedings: Biological Sciences*, 277(1680), 383–389.
- Lü J, Xu L, Chang H, y Zhang X, 2011. A new darwinopterid pterosaur from the Middle Jurassic of western Liaoning, northeastern China and its ecological implications. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 85(3), 507-514.
- McPhee J, Ibrahim N, Kao A, Unwin DM, Smith R, y Martill DM. 2020. A new? chaoyangopterid (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Cretaceous Kem Kem beds of southern Morocco. *Cretaceous Research*, 110, 104410.
- Machado GP, Alvarado-Ortega J, Machado LP, Brito PM, 2013. *Teoichthys brevipina*, sp. nov., a new ophiopsid fish (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(2), 482-487.
- Marsh OC, 1876. Notice of a new sub-order of Pterosauria. *American Journal of Science Series 3*, 507–509.
- Martill DM, 1989. A new ‘Solenhofen’ in Mexico. *Geology today*, 5(1), 25-28.
- Martill DM, Frey E, Diaz, GC, Bell CM, 2000. Reinterpretation of a Chilean pterosaur and the occurrence of Dsungeripteridae in South America. *Geological Magazine*. 137(1), 19–25.
- Martill DM, y Naish D, 2006. Cranial crest development in the Azhdarchoid pterosaur Tupuxuara, with a review of the genus and tapejarid monophyly. *Palaeontology*, 49, 925-941.
- Martill DM, Unwin DM, Ibrahim N, y Longrich N, 2018. A new edentulous pterosaur from the Cretaceous Kem Kem beds of south eastern Morocco. *Cretaceous Research*, 84, 1-12.

- Martin-Silverstone E, 2017. Redescription of *Dawndraco kanzai* Kellner, 2010 and reassignment of the type specimen to *Pteranodon sternbergi* Harksen, 1966. *Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology*, 3.
- Meyer CA, Frey ED, Thüering B, Etter W, Stinnesbeck W, 2005. Dinosaur tracks from the Late Cretaceous Sabinas Basin (Mexico). *Kaupia*, 14, 41–45.
- Munier-Chalmas E, 1902. Sur les Foraminifères ayant un réseau de mailles polygonales. *Bulletin de la Société Géologique de France*, ser. 4, 2, 349-353.
- Naish D, y Witton MP, 2017. Neck biomechanics indicate that giant Transylvanian azhdarchid pterosaurs were short-necked arch predators. *PeerJ*, 5, e2908.
- Nesov LA, 1984. Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia. *Paleontologicheskii Zhurnal*. 1984 (1), 47–57.
- Nicholson HA, y Lydekker R, 1889. A manual of palaeontology for the use of students: with a general introduction on the principles of palæontology, Volume II. Blackwood, 1889.
- Nopcsa F, 1928. "The genera of reptiles". *Palaeobiol.* 1, 163–188.
- Ordoñez-Rodríguez PC, 2021. Análisis e interpretación de huellas de tortuga y pterosaurio en desplazamiento subacuático de la formación San Juan Raya, Puebla. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Estado de México.
- Ortega-Gutiérrez F, 1978. Estratigrafía del Complejo Acatlán en la Mixteca baja, estados de Puebla y Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 2(2), 112-131.
- Ortega-Guerrero B, 1989. Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del área de Totoltepec-Ixcaquixtla, Estados de Puebla y Oaxaca, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Unpublished Master Thesis, UNAM., Fac. Ciencias.
- Padian K. (Ed.). 1988. The beginning of the age of dinosaurs: faunal change across the Triassic-Jurassic boundary. Cambridge University Press. p.224.
- Padian K, 2004. The nomenclature of Pterosauria (Reptilia, Archosauria). In *First International Phylogenetic Nomenclature Meeting*, M. Laurin, ed. (Paris, France: Muséum National d'Histoire Naturelle), p. 27.
- Pantoja-Alor J, 1992. Geología y paleoambiente de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, 9, 156-169.

- Pantoja-Alor J, Malpica-Cruz V, Galguera-Rosas G, 1989. Geología de los alrededores de la cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. 61-69 p. in: Tercer simposio de la Geología Regional de México, Memoria, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología.
- Pêgas RV, Holgado B, David LDO, Baiano MA, y Costa FR. 2022. On the pterosaur *Aerotitan sudamericanus* (Neuquén Basin, Upper Cretaceous of Argentina), with comments on azhdarchoid phylogeny and jaw anatomy. *Cretaceous Research*, 129, 104998.
- Peng BX, Du YS, Li DQ et al 2004. The first discovery of the Early Cretaceous pterosaur track and its significance in Yanguoxia, Yongjing County, Gansu Province. *J Chin Univ Geosci (Earth Sci)* 29,21–24
- Pickrel J, 2019. Huge Antarctic pterosaur found in fire-struck museum. *National Geographic.com* en <https://www.nationalgeographic.com/science/2019/10/huge-pterosaur-from-antartica-found-in-fire-struck-museum-brazil/> (consultado el 12 de noviembre de 2019).
- Plieninger F, 1901. Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. *Palaeontographica* 48, 65-90.
- Reynoso VH, 1998. Acatlántida y el origen insular de la fauna terrestre de Tlayúa. *Avances en Investigación: Paleontología de Vertebrados*. Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 4-11.
- Reynoso-Rosales VH, Cabral MP, Clark JM, 2000. The reptiles of the Tlayua Formation. 106-110 p. in: Espinosa-Arrubarrena L, Montellano-Ballesteros M, Applegate SP, (Coordinators). *Paleontologicals highlights of the Mixteca Poblana in Central Mexico*. Field Guide, 60th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, Ciudad de México. Universidad Autónoma de México y Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, *Avances en investigación, Publicación especial 1*.
- Riquelme F, Ramos-Arias M, Aguilar-Franco M, Alvarado-Ortega J, Ruvalcaba-Sil JL, 2021. Zircon U-Pb age of the Cretaceous Tlayúa Fossil-Lagerstätte in Central Mexico. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 1061 157-169.

- Rodríguez-de la Rosa RA, 1996. Vertebrate remains from Late Cretaceous locality (Campanian, Cerro Del Pueblo Formation), Coahuila, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16 (Supl. 3),60.
- Rodríguez-de la Rosa RA, 2003. Pterosaur tracks from the latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southeastern Coahuila, Mexico. 275-282 p. in: Buffetaut E, Mazin JM (eds.). *Evolution and paleobiology of pterosaurs*. Geological Society, London, Special Publications. 217.
- Rodríguez-de la Rosa RA, 2004. Nuestras observaciones sobre las huellas de dinosaurios de Chuta (Jurásico Tardío), Michoacán, México. IX Congreso Nacional de Paleontología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Sociedad Mexicana de Paleontología, Libro de Resúmenes, p 87.
- Rodríguez-de la Rosa RA, Aguillón-Martínez MC, López-Espinoza J, Eberth DA, 2004. The Fossil Record of Vertebrate Tracks in Mexico. *Ichnos*, 11 (1-2), 27-37.
- Rodríguez-de la Rosa R, y Aranda-Manteca FJ, 2000. Nuevos hallazgos de vertebrados de la Formación El Gallo (Campaniano Tardío) del Estado de Baja California. En VI Congreso Nacional de Paleontología y I Simposio Geológico en el noreste de México, Memorias (pp. 65-66).
- Rodríguez-de la Rosa RA, Cevallos-Ferriz SRS, 1998. Vertebrates of Pelillal locality (Campanian, Cerro del Pueblo Formation), Southeastern Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18 (4), 751-764.
- Rodríguez-de la Rosa RA, López-Espinoza J, Vallejo-González JI, Eberth DA, Simith JA, 2002. Huellas de vertebrados cretácicos (Campaniano Tardío, Formación Cerro del Pueblo) del sureste de Coahuila, México. VIII Congreso Nacional de Paleontología, Guadalajara, Jalisco. Sociedad Mexicana de Paleontología, Libro de Resúmenes, p. 75–76.
- Romer AS, 1967. *Vertebrate paleontology*. University of Chicago Press. USA. Pp. 468.
- Romero-Capistrán BRJ, Alvarado-Ortega J, 2019. Un nuevo pteranodóntido (Archosauria: Pterosauria) de las calizas litográficas de la Cantera Tlayúa, Puebla (Albiano). XVI Congreso Nacional de Paleontología. Septiembre 29-octubre 4, Chihuahua. *Paleontología Mexicana*, Número especial 5, p. 121.

- Salas López J, 2020. Infografía del vuelo del Pterosaurio. Tomada el 12 de enero de 2020 en: <https://www.deviantart.com/hsilustration/art/Pterosaur-Flight-Infography-555762889>.
- Seeley HG. 1870a. Remarks on Prof. Owen's Monograph on *Dimorphodon*. Annals and Magazine of Natural History, Series 4, 6, 129.
- Seeley HG. 1870b. "The Orithosauria: An Elementary Study of the Bones of Pterodactyles" Cambridge, 135p.
- Seibertz E, Buitrón BE, 1987a, Paleontología y estratigrafía de los *Neohibolites* del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Cretácico Medio, México): Sociedad Mexicana de Paleontología, 1, 285-299.
- Seibertz E, Buitrón BE, 1987b, Investigaciones paleontológicas y su aplicación bioestratigráfica de los *Neohibolites* de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Albiano, Cretácico medio, México): El Cretácico de México y América Central, resúmenes, Actas de la Facultad de Ciencias de la Tierra de la Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, 2, 121-124.
- Sharov AG, 1971. New flying reptiles from the Mesozoic of Kazakhstan and Kirghizia. Transactions of the Paleontological Institute, Akademia Nauk, USSR, Moscow, 130, 104–113.
- Smith RE, Chinsamy A, Unwin DM, Ibrahim N, Zouhri S, y Martill DM. 2022. Small, immature pterosaurs from the Cretaceous of Africa: implications for taphonomic bias and palaeocommunity structure in flying reptiles. Cretaceous Research, 130, 105061.
- Smith RE, Martill DM, Kao A, Zouhri S, y Longrich N. 2021. A long-billed, possible probe-feeding pterosaur (Pterodactyloidea? Azhdarchoidea) from the mid-Cretaceous of Morocco, North Africa. Cretaceous Research, 118, 104643.
- Solano-Templos G, 2011. Pterosaurios cretácicos de la cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Ciudad de México.
- Stanton TW. 1901. The marine Cretaceous Invertebrates. In: Reports of The Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899. Volume IV-Palaeontology, Part I, 43p.
- Stokes WL, 1957. Pterodactyl tracks from the Morrison Formation. Journal of Paleontology, 31, 952-954.

- Toombs HA, Rixó AE, 1959. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils Curator, 2(4), 304-312.
- Unwin DM 1995. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the Pterosauria (Diapsida: Archosauria). In Sixth Symposium of Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, A. Sun and Y. Wang, eds. (Beijing: China Ocean Press), pp. 69-72.
- Unwin DM, 2003. *Eudimorphodon* and the early history of pterosaurs. Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali “Enrico Caffi, 22, 39-46.
- Unwin DM, 2006. The Pterosaurs: From Deep Time. Pi Press, New York, USA.
- Vullo R, Marugan-Lobon J, Kellner AW, Buscalioni AD, Gomez B, De la Fuente M, y Moratalla JJ. 2012. A new crested pterosaur from the Early Cretaceous of Spain: the first European tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). PloS one, 7(7), e38900.
- Wang X, Kellner AWA, Jiang S, Wang Q, Ma Y, Paidoula Y, Cheng X, Rodrigues T, Meng X, Zhan J, Li N. Zhou Z, 2014. Sexually dimorphic tridimensionally preserved pterosaurs and their eggs from China. Current Biology, 24(12), 1323-1330
- Wang X, Kellner AWA, Jiang S, Cheng X, Meng X, y Rodrigues, T. 2010. New long-tailed pterosaurs (Wukongopteridae) from western Liaoning, China. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 82(4), 1045-1062.
- Wang X, Kellner AWA, Jiang S, Cheng X, Wang Q, Ma Y, Paidoula Y, Rodrigues T, Chen H, Sayão JM, Li N, Zhang J, Bantim RAM, Meng Xi, Zhang X, Qiu R, Zhou Z, 2017. Egg accumulation with 3D embryos provides insight into the life history of a pterosaur. Science, 358 (367), 1197-1201.
- Wang X, Kellner AWA, Zhou Z, Campos DA, 2008. Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106(6), 1983–1987.
- Witmer LM, Chatterjee S, Franzosa J, Rowe T, 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. Nature, 425(6961): 950-953.
- Witton MP, 2009. A new species of *Tupuxuara* (Thalassodromidae, Azhdarchoidea) from the Lower Cretaceous Santana Formation of Brazil, with a note on the nomenclature of Thalassodromidae. Cretaceous Research. 30(5), 1293–1300.
- Witton MP, 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. Princeton University Press, New Jersey, USA.

- Witton MP, y Naish D, 2015. Azhdarchid pterosaurs: water-trawling pelican mimics or “terrestrial stalkers”? *Acta Palaeontologica Polonica* 60 (3), 651–660.
- Woodward AS, 1907. On a New Dinosaurian Reptile (*Scleromochlus Taylori*, gen. Et sp. Nov.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin. *Quarterly Journal of the Geological Society*. 63 (1–4): 140–144.
- Wu WH, Zhou CF, Andres B, 2017. The toothless pterosaur *Jidapterus edentus* (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Jehol Biota and its paleoecological implications. *PLoS ONE* 12(9): e0185486.
- Yang Z, Jiang B, McNamara ME, Kearns SL, Pittman M, Kaye TG, Orr PJ, Xu X, Benton MJ, 2019. Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 24-30.
- Young CC. 1964. On a new pterosaurian from Sinkiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, 8, 221-256.
- Zambelli R, 1973. *Eudimorphodon ranzi* gen. nov., sp. nov., uno pterosuero triassico. *Rend. Sci. Ist. Lomb.*, 107, 27-32, Milano.
- Zhou CF, Gao KQ, Yi H, Xue J, Li Q y Fox RC, 2017. Earliest filter-feeding pterosaur from the Jurassic of China and ecological evolution of Pterodactyloidea. *Royal Society Open Science*. 4. 160672. 10.1098/rsos.160672.