

Un nuevo pterosaurio (Pterodactyloidea) en el Cretácico Inferior de La Rioja (España)

C. Fuentes Vidarte y M. Meijide Calvo

Almazán 17, E-42004 Soria.
carolfuentes@ono.com

RESUMEN

Se describe un pterosaurio del Cretácico Inferior (Aptiense inferior) de la Formación Leza de La Rioja (España) y se clasifica como un nuevo género y especie de Pterodactyloidea, *Prejanopterus curvirostra* n. gen. n. sp., basado en el holotipo FA 112 (rostró) y en los elementos craneales y postcraneales asociados. El rostró es alargado, acuminado, se curva hacia la izquierda y presenta un canal palatal muy patente. Los pares de alvéolos 1-5 y 10-11 son significativamente más pequeños que los pares 6-9 y 12-20. Los dientes del maxilar son bajos y comprimidos labio-lingualmente. La mandíbula es larga, delgada y no está curvada. La sínfisis mandibular es larga y ocupa aproximadamente el 35% de la longitud de la mandíbula. No aparecen crestas ni en el rostró ni en la mandíbula. Este nuevo taxón constituye el primer género y especie de pterosaurio propuesto para el Cretácico Inferior español.

Palabras clave: *Prejanopterus curvirostra*, Pterosauria, Cretácico Inferior, La Rioja España

A new pterosaur (Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of La Rioja (Spain)

ABSTRACT

A pterosaur from the Lower Cretaceous (Lower Aptian) Leza Formation of La Rioja (Spain) is assigned to a new genus and species of Pterodactyloidea, Prejanopterus curvirostra n. gen. n. sp., based on the holotype FA 112 (rostrum) and associated cranial and postcranial elements. The rostrum is elongated, sharp and curved to the left and has a pronounced midline palatal groove. The 1-5 and 10-11 pairs of dental alveoli are significantly smaller than pairs 6-9 and 12-20. The teeth of the maxilla are short and labiolingually compressed. The mandible is long and thin, and not curved. The mandibular symphysis is long, accounting for 35% of the length of the lower jaw. It has no crest either on the bill or the mandible. The new taxon represents the first genus and species of pterosaur from the Lower Cretaceous in Spain.

Key words: La Rioja, Lower Cretaceous, Prejanopterus curvirostra, Pterosauria, Spain

Introducción

Los pterosaurios alcanzaron su mayor expansión geográfica y su máxima diversidad taxonómica a mediados del Cretácico Inferior y principios del Cretácico Superior (Barremiense-Cenomaniense) (Weinhofer, 1991; Unwin, 2003).

En España se han encontrado sus huellas en el Jurásico Superior de Asturias (García Ramos *et al.*, 2000, 2006; Piñuela *et al.*, 2002) y en el norte de la provincia de Soria en el tránsito Titónico-Berriasiense inferior (Fuentes Vidarte, 2001; Fuentes Vidarte *et al.*, 2004a, 2004b; Meijide Calvo, 2001; Meijide Calvo y Fuentes Vidarte, 1999; Meijide Fuentes, 2001; Pascual Arribas y Sanz Pérez, 2000), y en el Grupo Enciso (Aptiense inferior) de La Rioja (Moratalla y Hernán, 2009). Sin embargo, sus restos directos son muy escasos.

En el intervalo Jurásico Superior-Cretácico Inferior

se han recogido varias falanges alares sin determinación específica en la Sierra de Oncala de Soria (Fuentes Vidarte y Meijide Calvo, 1996). En el Cretácico Inferior (Barremiense inferior) de Galve en Teruel (Canudo *et al.*, 1997; Krebs, 1985; Kuhne, 1966) se han recuperado varios dientes aislados y fragmentos de falanges aún sin clasificar; en el Barremiense superior de Vallipón, también en Teruel (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1998) se han recogido dientes aislados atribuidos a Pterodactyloidea sin determinación específica y en el Barremiense superior de Las Hoyas en Cuenca, dientes atribuidos a un Istiodactylidae basal y a un Ornithocheiridae indeterminado (Vullo *et al.*, 2009).

En el Cretácico Superior (Campaniense superior) de Laño (provincia de Burgos) se han recuperado numerosos restos postcraneales y un fragmento mandibular asignados a cf. *Azhdarcho* (Buffetaut, 1999) y en el Maastrichtiense de Tous (Valencia) han

aparecido vértebras cervicales y falanges alares de un Azhdarchidae indeterminado (Company *et al.*, 1999).

Los restos de pterosaurio que se describen en este trabajo proceden del yacimiento del Cretácico Inferior (Aptiense inferior) de Fuente Amarga en Préjano (La Rioja) y son, por el momento, los más completos que se han encontrado en España.

Contexto geográfico y geológico

El yacimiento de Fuente Amarga fue descubierto en 1980 por un equipo formado por los doctores Blaschke, Palacios y Pérez-Lorente, pero no fue posible la extracción del material fósil hasta 1993-94.

Dicho yacimiento se encuentra al sur del término municipal de Préjano, en el flanco occidental de Peña Isasa, en el paraje del mismo nombre y próximo al yacimiento de Sol de la Pita 2, en el que también se han citado restos de pterosaurios (Moratalla *et al.*, 1998, 2000) (Fig. 1).

Geológicamente el yacimiento queda incluido en la subcuenca oriental de la gran Cuenca sedimentaria de Cameros, Grupo Enciso (Beuther, 1966; Tischer, 1966) y dentro de éste en la Formación Leza, formada

por una alternancia monótona de calizas y margas lacustres con episodios de influencia marina. La Formación se ha datado como Aptiense inferior gracias a la presencia de algas dasicladales (calcáreas) en los estratos de influencia marina (Mas y Alonso, 1991; Alonso y Mas, 1993).

El afloramiento está formado por una capa superior de caliza con abundantes restos de algas e intercalaciones margosas, en las que se señalan huellas de dinosaurios saurópodos y una capa inferior de caliza arenosa, margas arenosas y areniscas intercaladas en la que han aparecido los restos óseos que han motivado este estudio.

Material y métodos

En la campaña de excavaciones 1993-94 se extrajeron 10 grandes bloques del estrato fosilífero, que debido a su tamaño y peso se dividieron en 25 placas menores, marcadas con una numeración que aún se mantiene y que permite, en cierta medida, reconstruir su situación en el yacimiento. En principio estas placas se depositaron en el laboratorio de Geología de la Universidad de La Rioja y actualmente se encuentran

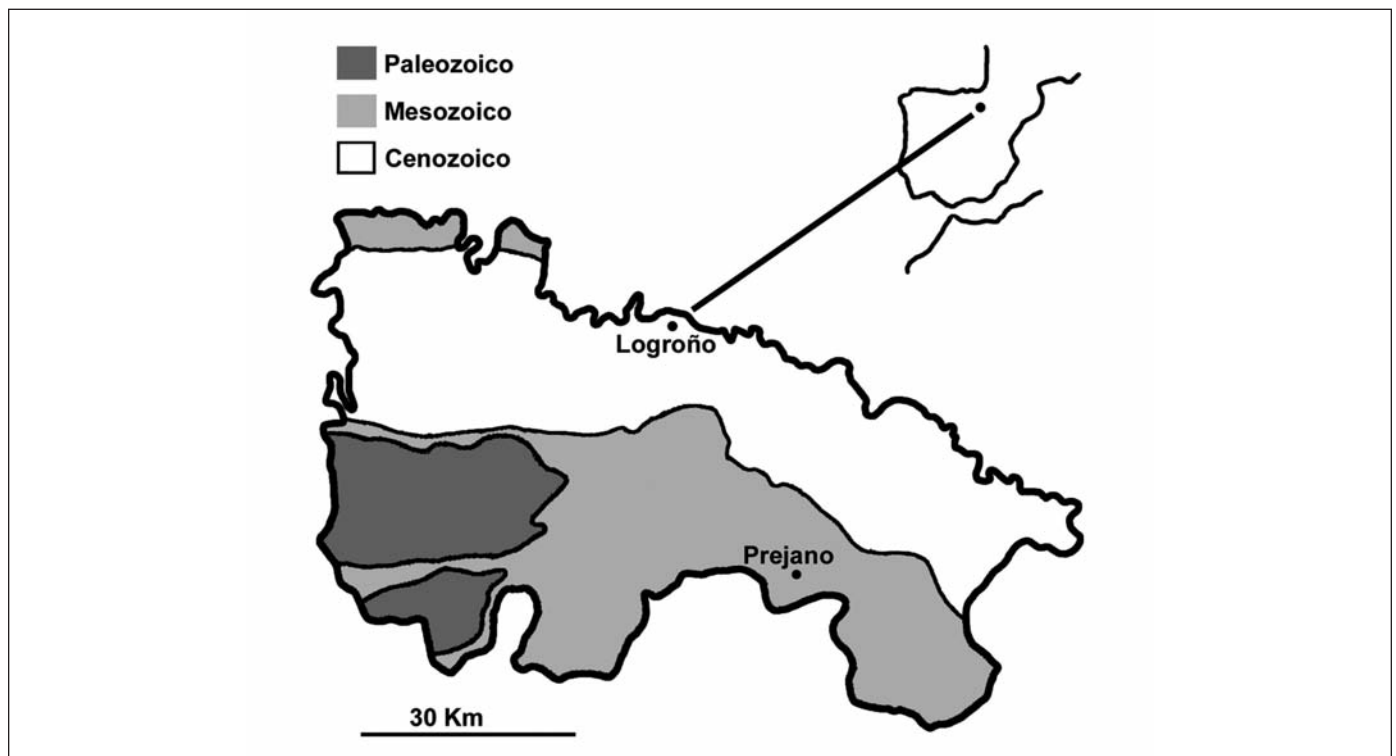


Figura 1. Situación geográfico-geológica del yacimiento de Fuente Amarga en Préjano (La Rioja, España)
Figure 1. Geographic and geological setting of the Fuente Amarga site near Préjano (La Rioja, Spain)

en los almacenes del Centro Paleontológico de Enciso.

En 1998-99 se levantó el plano de cada placa, en el que cada pieza ósea recibió una sigla F. A. (Fuente Amarga) y un número de inventario (F. A. 1-F. A. 186), planos e inventario que se encuentran desde entonces en el Instituto de Estudios Riojanos (IER) de Logroño (Fuentes Vidarte *et al.*, 1999). De los 186 restos inventariados sólo 118 han podido ser identificados. Debido a su fragilidad, los restos óseos se han preparado "in situ" y sólo se han extraído en muy contadas ocasiones de la superficie de las placas.

El grado de integridad de los restos es variable. Existe una importante proporción de esquirlas sin posible determinación anatómica, restos algo mayores que se han siglado pero que tampoco son determinables y restos más o menos completos de huesos de pterosaurios. La mayoría de estos huesos aparecen depositados paralelamente a la estratificación del sustrato y muy mezclados entre sí (fig. 2).

Sistemática

Pterosauria Kaup, 1834
Pterodactyloidea Plieninger, 1901
Prejanopterus n. gen.

Derivatio nominis: es una combinación entre el nombre del pueblo donde se encuentra el yacimiento, Préjano y pterus, del griego: ala.

Diagnosis: como tipo con una especie (los caracteres se indican en la diagnosis de la especie).

Prejanopterus curvirostra n.sp.

Derivatio nominis: *curvirostra* se refiere a la forma curvada del rostro.

Holotipo: F. A. 112, tres fragmentos de rostro contiguos (figs. 2, A, B)

Paratipo: F. A. 185, fragmento de rostro (fig. 2, C)

Localidad tipo y horizonte: Yacimiento de Fuente Amarga, Préjano (La Rioja, España), Grupo Enciso, Formación Leza, Cretácico Inferior (Aptiense inferior).
Material de referencia: Rostro (F. A. 112), fragmento de rostro (F. A. 185), mandíbulas (F. A. 3, 160, 163), hueso cuadrado (F. A. 114) y numerosos restos postcraneales que se relacionan en el inventario (Anexo II) de esta publicación.

Diagnosis: Pterosaurio pterodactiloideo. El rostro carece de cresta, es puntiagudo, alargado, se curva hacia la izquierda a partir de su tercio medio y presenta un surco palatal central muy marcado que se extiende a lo largo del paladar. El premaxilar posee 4

pares de alvéolos y el maxilar 16 pares. Los pares 1-5 y 10-11 son de menor tamaño que los pares 6-9 y 12-20. Los dientes preservados son unicúspides y de sección elíptica. La mandíbula es recta, puntiaguda, delgada y no presenta ningún tipo de cresta. La sínfisis mandibular ocupa aproximadamente el 35% de la longitud de la mandíbula.

Descripción del material

Esqueleto craneal

1. Rostro

F. A. 112 (holotipo) es un rostro completo dividido en tres fragmentos e incrustado en la roca (fig. 3 A). Es

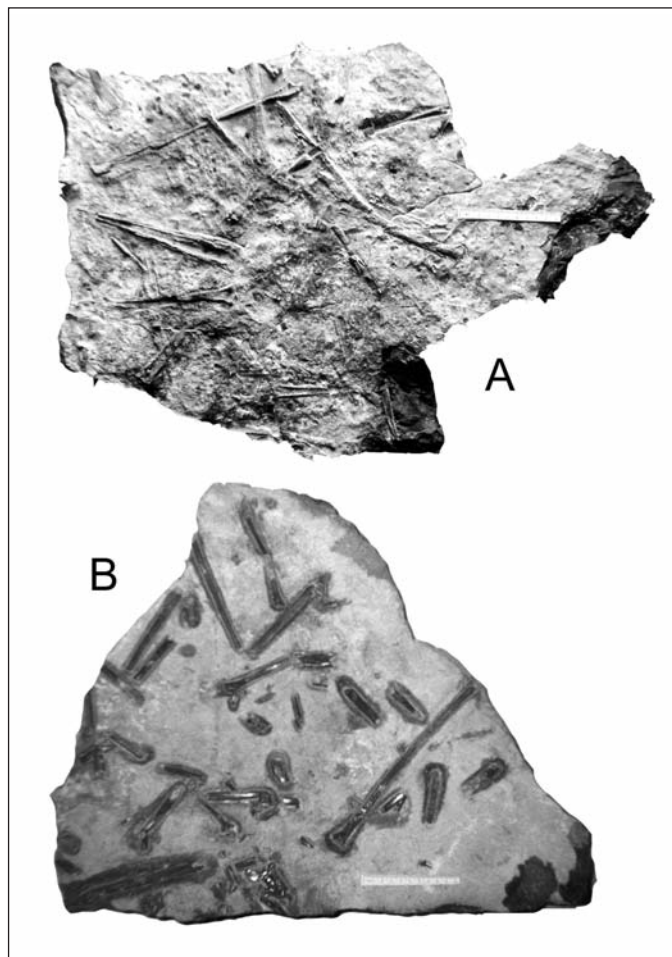


Figura 2. Vista general de las placas 37+ (A) y 12 (B) del yacimiento de Fuente Amarga en La Rioja (España), que se conservan en el Centro Paleontológico de Enciso (La Rioja)

Figure 2. Photographs of two sandstone blocks, 37+ (A) and 12 (B) from the Fuente Amarga site, housed in the Centro Paleontológico de Enciso (La Rioja, Spain)

un hueso muy comprimido, de sección triangular. El borde dorsal es convexo y sin cresta; las caras laterales están recorridas por un surco rectilíneo prácticamente paralelo al margen alveolar, que corresponde con la sutura premaxilar/maxilar; el paladar está recorrido por un surco medio profundo (1,5 mm) que corresponde a la sutura de los maxilares derecho e izquierdo. Debido a estos tres surcos la sección del hueso más que triangular es trilobulada.

El rostro no es recto sino que se curva hacia la izquierda en un arco muy amplio, sin que la curvatura se deba a una deformación post-mortem ya que esa torsión se repite, con las mismas características, en F. A. 185. El premaxilar no se ensancha sino que termina en punta. La longitud total del rostro es de 130,0 mm, su diámetro transversal proximal es de 9,0 mm y el diámetro transversal distal a nivel del premaxilar es de 8,0 mm.

F. A. 112 conserva 20 alvéolos en cada lado, 4 pares en el premaxilar y 16 pares en el maxilar. Las zonas inter-alveolares son ligeramente cóncavas y de diferentes longitudes debido a la torsión del rostro. Los bordes de los alvéolos se elevan sobre el paladar y se dirigen hacia el exterior. Los alvéolos son ovalados, el diámetro mayor se orienta antero-posteriormente y su tamaño es variable (Tabla 1, Anexo I). Del análisis de dichas medidas se desprende que los pares de alvéolos 1-5 y 10-11 son mucho más pequeños que los pares 6-9 y 12-20.

F. A. 185 (fig. 3 B, C, D, E) es un fragmento del tercio medio del rostro que, al igual que el anterior, se curva hacia la izquierda y que ha podido separarse del sustrato. No presenta ningún tipo de cresta sino que su borde dorsal es redondeado. El paladar está igualmente recorrido por un surco medio (1,5 mm de profundidad) y en las caras laterales se observa un surco que corresponde a la sutura premaxilar/maxilar con lo que su sección transversal parece también trilobulada. Conserva 4 alvéolos y 3 dientes en el maxilar derecho y 6 alvéolos y 1 diente en el maxilar izquierdo.

2. Dentición

Los dientes que se han conservado en el fragmento F. A. 185 (fig. 3 B, C, D) son unicúspides, comprimidos

en sentido labio-lingual, de sección elíptica y están ligeramente dirigidos hacia el exterior. Los ápices están gastados y redondeados pero no fracturados ni erosionados. El diámetro mesio-distal varía entre 1,8 y 2,9 mm y el labio-lingual entre 1,1 y 1,8 mm.

3. Mandíbula

Se han inventariado tres mandíbulas (F. A. 3, 160 y 163) que conservan las dos ramas mandibulares pero que se encuentran incluidas en la matriz de modo que sólo son visibles sus bordes inferiores y, en dos casos, la sínfisis mandibular.

En F. A. 160 y F. A. 163 las dos ramas mandibulares son rectas, convergentes y terminan de forma acuminada. No presentan ningún tipo de cresta sino que los bordes visibles son redondeados. En F. A. 3 también las dos ramas son rectas y convergentes pero la rama mandibular izquierda está ligeramente desplazada. La longitud total de F. A. 160 es de 148 mm, la de F. A. 163 es de 104 mm y la de F. A. 3 es de 112 mm. En F. A. 160 la longitud de la sínfisis mandibular equivale al 35% de la longitud de la mandíbula (fig. 3 F), en F. A. 163 equivale al 40% y en ambos casos la línea media de la sínfisis está recorrida por una línea de sutura ligeramente hundida (1 mm de profundidad).

4. Hueso cuadrado

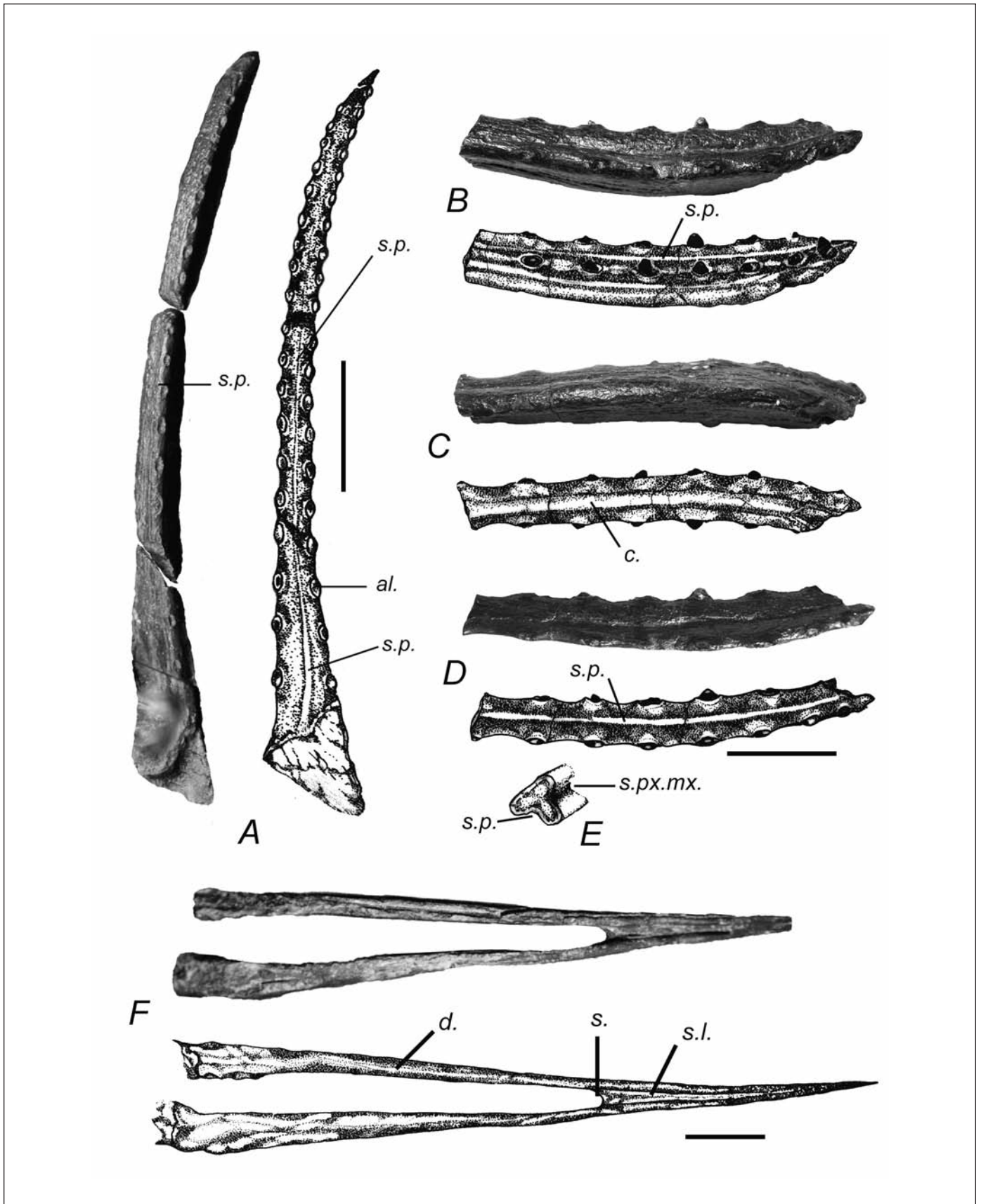
F. A. 114 está incrustado en la matriz y sólo es visible por su cara posterior. Es un hueso alargado en el que el extremo distal está fuertemente ensanchado para articular con la mandíbula, formando una articulación basal muy compleja, con una gran tróclea, mientras que el extremo proximal es fino, aplastado y de sección rectangular. La lámina media es relativamente estrecha y de bordes redondeados y está recorrida en toda su longitud por una cresta ligeramente sinuosa (fig. 4 A).

La longitud total de este hueso es de 46,0 mm, el diámetro transversal del extremo distal es de 7,2 mm y el del proximal de 4,5 mm.

En el extremo distal aparece adosado el hueso cuadrado-yugal, que tiene forma de escama.

Figura 3. *Prejanopterus curvirostra* n. gen. n. sp. A, rostrum F. A. 112 (holotipo). B, C y D, fragmento del rostrum F. A. 185 en norma latero-ventral, dorsal y palatal. E, sección transversal del fragmento F. A. 185 (s. p., surco palatal; al., alvéolo; s. px. mx., surco premaxilar-maxilar; c., curvatura dorsal del rostrum). F, mandíbula F. A. 160 en norma dorsal (d., dentario; s. l., surco lingual; s., sínfisis mandibular). Escala: 2 cm

Figure 3. *Prejanopterus curvirostra* n. gen. n. sp. A, rostrum F. A. 112 (holotype). B, C, D, fragment of rostrum F. A. 185 in lateral, dorsal and palatal views. E, cross section of the rostrum F. A. 185 (s. p., groove palatal; al., alveole; s. px. mx., groove premaxilla-maxilla; c., dorsal margin of the rostrum). F, mandibles F. A. 160 in dorsal view (d., dentary; s. l., groove lingual; s., symphysis). Scale bar: 2 cm



Esqueleto postcranial

5. Ulna

Se han podido determinar siete fragmentos ulnares, tres pertenecientes a la extremidad derecha (F. A. 45, 151, 166) y cuatro a la izquierda (F. A. 1, 87, 153, 161). Todos están incrustados en la matriz y deteriorados. En conjunto se trata de un hueso largo, pneumatizado, comprimido antero-posteriormente, de sección elíptica en el centro de la diáfisis y ensanchado transversalmente en los extremos proximal y distal. Sus medidas se encuentran en el Anexo I, Tabla 2.

6. Carpales

F. A. 26 es un carpal distal perteneciente a la muñeca izquierda visible solamente por su cara dorsal. Es un hueso rectangular del que sobresale un tubérculo lateral bastante prominente por debajo del cual aparece una pequeña faceta elíptica que sirve de articulación para el carpal lateral.

F. A. 71 es un carpal proximal perteneciente a la muñeca izquierda visible por su cara dorsal. La faceta articular para el carpal distal presenta la característica forma en "silla". Las facetas ulnar y radial están poco marcadas pero bien separadas por medio de una cresta central.

F. A. 129 es un carpal distal de la muñeca izquierda visible por su cara lateral interna, que aparece como un hueso cuadrangular con un pequeño reborde lateral redondeado. Está en conexión con el carpal lateral F. A. 128, solo visible por su cara lateral, que es también cuadrangular y que presenta una faceta casi central para la articulación del hueso pteroiide, F. A. 130, de sección subcircular, ligeramente curvado y corto (60 mm de longitud).

7. Metacarpal IV

Se han inventariado cinco fragmentos (F. A. 21, 41, 113, 145, 158) relativamente bien conservados en los que los cóndilos articulares distales son muy visibles,

tienen forma de polea y sobresalen ampliamente sobre la cara posterior del hueso. Sólo F. A. 21 conserva las dos cabezas articulares, aunque la epífisis proximal está muy deteriorada.

Sus medidas se encuentran en el Anexo I, Tabla 3.

8. Falanges alares

Se han inventariado cinco fragmentos de la primera falange alar (F. A. 13, 14, 33, 152, 154), once de la segunda (F. A. 7, 8, 9, 40, 52, 65, 99, 117, 136, 159, 164) y 56 fragmentos de falanges alares sin posible determinación.

La diáfisis de la primera falange alar es ligeramente arqueada y de sección triangular. La cabeza articular proximal se abre en forma de lengüeta en cuya cara posterior se desarrolla una doble cavidad glenoidea para articular con la cabeza distal del metacarpal IV. La cabeza distal es ligeramente aplanada en sentido transversal. No presenta ninguna estría longitudinal en su cara posterior (fig. 4 F). Las medidas de las primeras falanges alares quedan registradas en la Tabla 4 del Anexo I.

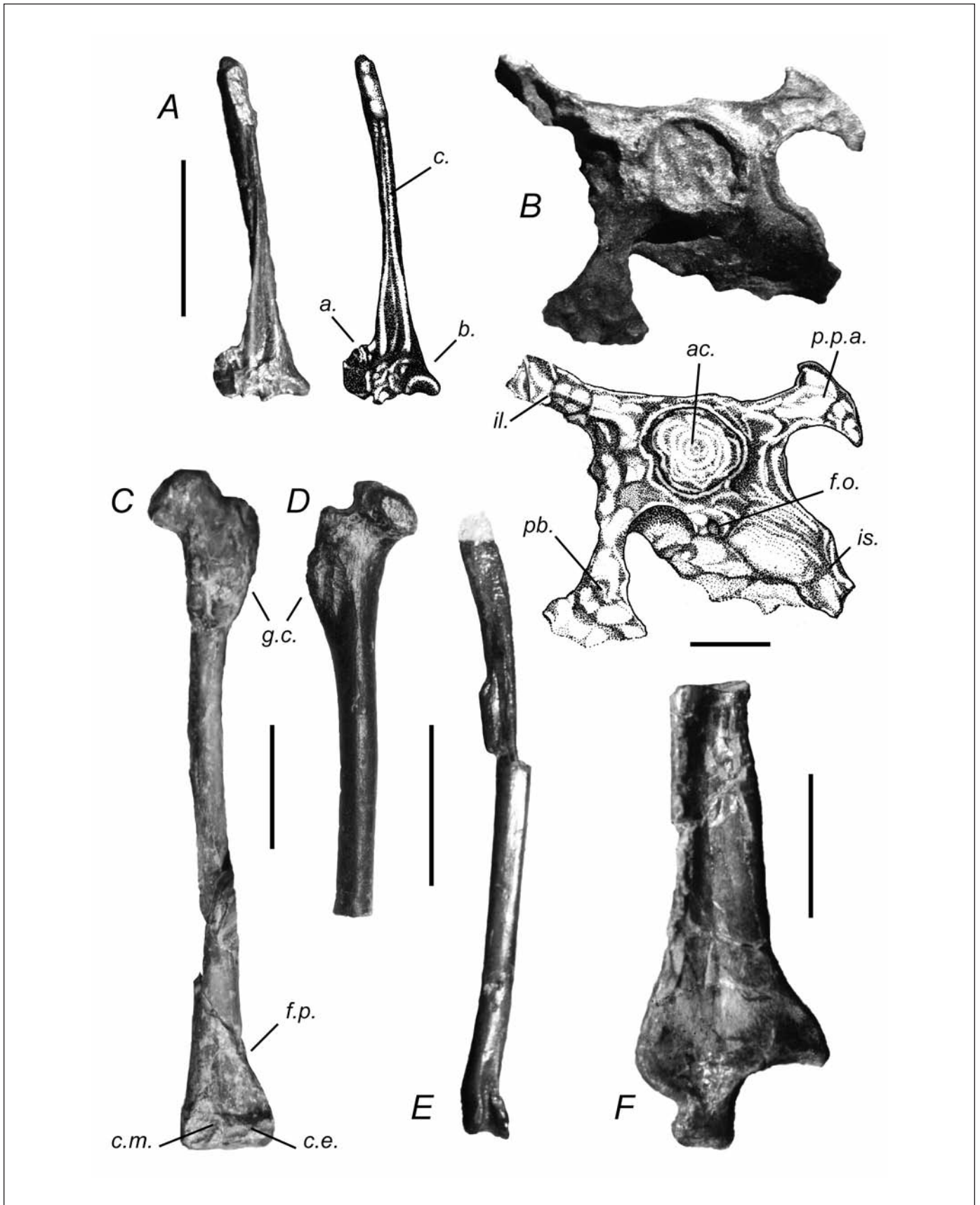
La diáfisis de la segunda falange alar está muy arqueada y es de sección subelíptica. La epífisis proximal es ligeramente cóncava, ensanchada y con una pequeña cresta transversal. La epífisis distal se ensancha en forma de paleta. Carece de estriación posterior.

9. Pelvis

F. A. 50 es una pelvis izquierda solamente visible por su cara externa, en la que se distinguen claramente las tres ramas pelvianas y el acetábulo. El ilion está roto, es ligeramente curvado hacia arriba y forma el borde dorsal del acetábulo. El proceso postacetabular es prominente, está orientado más o menos horizontalmente, su margen ventral es cóncavo y el ápice del margen dorsal se eleva sobre el proceso formando una cresta redondeada y conspicua.

El pubis forma la zona antero-ventral del acetábulo. Parece estar separado del isquion desde su base y está roto por debajo del foramen obturador que se

Figura 4. *Prejanopterus curvirostra* n. gen. n. sp. S, hueso cuadrado F. A. 114 visto por su cara posterior (a., hueso cuadrado-yugal; b., cóndilo distal; l., lamela). B, pelvis izquierda F. A. 50 en norma lateral (il., ilion; is., isquion; pb., pubis; ac., acetábulo; p. pa., proceso postacetabular; f. o., foramen obturador). C, fémur F. A. 150 en vista posterior (g. c., gran trocánter; f. p., fosa poplítea; c. m., cóndilo medio; c. e., cóndilo externo). E, fragmento distal de tibia F. A. 69. F, fragmento proximal de la primera falange del dedo alar F. A. 33. Escala: 2 cm
Figure 4. *Prejanopterus curvirostra* n. gen. n. sp. A, posterior view of the quadrate F. A. 114. (a., quadratojugal; b., distal condyle; c., lamella). B, left pelvis F. A. 50 in lateral view (il., ilium; is., ischium; pb., pubis; ac., acetabulum; p. pa., postacetabular process; f. o., obturator foramen). C, D, femur F. A. 150 in posterior view (g. c., greater trochanter; f. p., poplitea fossa; c. m., medial condyle; c. e., lateral condyle). E, distal fragment of tibia F. A. 69. F, proximal fragment of the first phalanx of manual digit IV, F. A. 33. Scale bar: 2 cm



encuentra muy cerca del acetábulo. Su borde anterior está ligeramente excavado de modo que el margen del hueso describe una curva muy abierta.

El isquion es laminar y forma el borde posterior del acetábulo. Está roto al mismo nivel que el pubis. Forma parte del proceso postacetabular al que sobrepasa ligeramente ya que su borde postero-dorsal describe una curva muy cerrada.

El acetábulo es prácticamente circular, su borde dorsal sobresale menos que el ventral y no está perforado. Su diámetro horizontal es de 14,0 mm y el vertical de 12,0 mm.

10. Prepubis

Se han inventariado tan solo dos prepubis F. A. 137 y F. A. 155. Son huesos planos, con el extremo proximal en forma de varilla rectangular y el distal ensanchado en forma de paleta redondeada y dividido en tres lóbulos bastante patentes. El fragmento más completo (F. A. 155) mide 60,0 mm de longitud, el diámetro transversal del extremo proximal mide 5,0 mm y el del extremo distal mide 13,0 mm.

El prepubis F. A. 137 tiene una longitud total de 36,0 mm y sus diámetros transversos distal y proximal miden respectivamente 5,0 y 13,0 mm.

11. Fémur

F. A. 150 es un fémur derecho solamente visible por su cara posterior al estar incrustado en la matriz. Es un hueso largo y delgado (120,0 mm de longitud), ligeramente curvado dorso-ventralmente. La sección de la diáfisis es subcircular y su diámetro transversal es de 6,0 mm en su zona media (fig. 4 C).

La cabeza articular proximal es amplia (10,0 mm de diámetro transversal), elíptica y bien diferenciada del cuello, que se orienta dorso-medialmente con un ángulo de 130° con respecto a la diáfisis.

El gran trocánter, fuerte y bien desarrollado, posee una cresta redondeada y muy patente que recorre todo su borde externo, El diámetro transversal del hueso a nivel del trocánter es de 13,5 mm.

La epífisis distal es ancha y asimétrica (16,5 mm de diámetro transversal), el cóndilo externo es de menor tamaño que el interno y el surco intercóndileo es amplio y va a conectar con una gran fosa poplíteica semejante en extensión a la señalada por Wellnhofer (1985) para *Araripesaurus*.

F. A. 84 es un fragmento proximal de fémur izquierdo que ha podido ser extraído del sustrato y que presenta los mismos caracteres morfológicos

que el anterior. Mide 55,0 mm de longitud, el diámetro transversal de la cabeza articular es de 10,0 mm y el de la diáfisis de 4,0 mm. El ángulo del cuello con respecto a la diáfisis es de 130°. El diámetro transversal del hueso a nivel del gran trocánter es de 14,0 mm (fig. 4 D).

12. Tibia

Se han inventariado seis fragmentos tibiales (F. A. 53, 54, 55, 59, 69, 138), cuyas medidas se encuentran en la Tabla 5 del Anexo I.

En conjunto, la tibia es un hueso largo, fino y recto. La epífisis proximal está ensanchada en sentido latero-interno y su perfil es oblicuo de modo que el borde externo, donde se encuentra la faceta glenoidea externa, es más alto que el borde interno, que aloja la faceta glenoidea interna. Ambas facetas se separan por medio de una pequeña cresta redondeada. El ángulo de inclinación de la superficie articular con respecto a la vertical es de 60° en F. A. 55 y de 54° en F. A. 53.

La sección de la diáfisis es ligeramente elíptica y en su cara dorsal se aprecia un surco longitudinal relativamente ancho.

La epífisis distal en F. A. 69 y F. A. 138 se ensancha ligeramente y presenta dos cóndilos bien fusionados y muy sobresalientes en forma de polea, separados por un canal cóndileo muy marcado, de modo que su aspecto es casi idéntico al de la extremidad articular distal del tibio-tarso de un ave (fig. 4 E).

13. Metatarsales

Han aparecido tres metatarsales completos F. A. 172, 173 y 174, entrelazados entre sí. Tienen forma de bastoncillo muy fino, recto y ligeramente ensanchado en los extremos. Sus longitudes respectivas son 74,0 mm, 90,0 mm y 60,0 mm y su diámetro transversal varía entre 1,5 y 4,0 mm.

Envergadura

A falta de elementos esenciales tales como la cintura escapular y el húmero y al no haber aparecido los restos alares en conexión, es muy difícil estimar la envergadura del pterosaurio de Préjano. El único sistema viable sería, como proponen Averianov *et al.*, (2005), aplicar el coeficiente de correlación de Pearson, utilizando la fórmula $Z = 3,036 + 0,082Y$, en la que Z es la envergadura e Y el diámetro transversal de

la cabeza distal del fémur. En el caso del pterosaurio en estudio, el diámetro transversal del fémur F. A. 150 es de 15,0 mm, de modo que $Z = 3,036 \pm 0,082.15$, con lo que la envergadura del ejemplar al que perteneció este fémur sería de 4,26 m.

Con este mismo sistema Averianov *et al.* (*op. cit.*) calculan para *Istiodactylus latidens* una envergadura de 5,0 m. y para *Coloborhynchus robustus* y *Coloborhynchus spielbergi* una envergadura de 5,90 m.

Discusión y resultados

Pterodactyloidea es un suborden complejo, con una gran variedad de formas que se inician en el paso del Jurásico al Cretácico y tienen su mayor difusión en el Cretácico Inferior aunque sus últimos ejemplares se extingan al final del Cretácico Superior. Como suborden mantiene cierto número de caracteres comunes que le separan del suborden Rhamphorhynchoidea: narinas y ventanas anteorbitales confluyentes, cráneo alargado y comprimido, rostro alargado de sección triangular, mandíbulas de contorno triangular en vista dorsal, cuello alargado, posibilidad de presencia de notarium, cola corta, metacarpo largo, falanges del dedo alar sin estría longitudinal en su cara posterior, quinto dedo del pie reducido (Wellnhofer, 1974).

A los que hay que añadir una corta serie de caracteres mensurables propuestos por Kellner (2003) que toma como base de comparación la longitud del metacarpal IV: la longitud de la ulna es menos del doble que la longitud del metacarpal IV, la longitud de la primera falange alar es el doble que la longitud del metacarpal IV y la longitud del fémur es aproximadamente igual a la del metacarpal IV.

Unwin (2003, 2006) divide el suborden Pterodactyloidea en cuatro clados: Dsungaripteroidea (Germanodactylidae + Dsungaripteridae), Azhdarchoidea (*Tapejara* + (*Tupuxuara* + Azhdarchidae)), Ctenochasmatoidea (*Cycnorhynchus* + *Pterodactylus* + Lonchodectidae + Ctenochasmatidae) y Ornithocheiroidea (*Istiodactylus* + Ornithocheiridae + Pteranodontidae).

Por el contrario Kellner (2003) y Wang (Wang *et al.*, 2005) dividen Pterodactyloidea en dos grupos. Archaeopterodactyloidea (*Pterodactylus* + *Germanodactylus*) + (Gallodactylidae + Ctenochasmatidae) y Dsungaripteroidea con Nyctosauridae en posición basal seguida por Pteranodontoidea + (*Istiodactylus* + *Ornithocheirus*) y también en posición basal Dsungaripteridae + Tapejaridae + Azhdarchidae.

El pterosaurio de Préjano se incluye en

Pterodactyloidea de acuerdo con los siguientes caracteres: rostro largo, comprimido y de sección triangular, mandíbula triangular en vista dorsal, metacarpo largo, falanges del dedo alar sin estriación posterior. Sin embargo, su inclusión en alguna de la superfamilias, familias y géneros en que se divide el suborden Pterodactyloidea es muy problemática dado que posee una serie de caracteres exclusivos.

Azhdarchoidea, Lonchodectidae y Pteranodontidae (*sensu* Unwin 2003) carecen de dientes en ambas mandíbulas y se desarrollan casi exclusivamente en el Cretácico superior por lo que no puede establecerse ningún tipo de comparación con el pterosaurio de Préjano.

Dsungaripteroidea (*sensu* Unwin 2003, *sensu* Kellner 2003) cuenta con un buen número de géneros en el Jurásico medio y terminal pero tienen pocos representantes en el Cretácico Inferior. Su característica principal es que el ápice de sus mandíbulas está desdentado y se curva hacia arriba mientras que el resto de las mismas presenta dientes bajos y robustos implantados en alvéolos anchos y prominentes. Tal es el caso de *Dsungaripterus wei* (Young, 1964) y *Noriopterus complicidens* (Young, 1973) de Sinkiang en China, mientras que en *Domeykodactylus ceciliae* (Martill *et al.*, 2000) de Antofagasta en Chile, la mandíbula es de sínfisis corta y los dientes carecen de alveolos y se insertan en una escotadura del borde maxilar.

En el pterosaurio de Préjano el ápice del maxilar posee dientes, el rostro se curva lateralmente, la mandíbula es recta y acuminada y la sínfisis mandibular es larga.

De Ctenochasmatoidea (*sensu* Unwin, 2003), Ctenochasmatidae (*sensu* Kellner, 2003) se han encontrado también pocos representantes en el Cretácico Inferior y de momento ninguno en Europa. Su carácter más llamativo es la existencia en una o en las dos mandíbulas, de gran número de dientes subiguales. Los ejemplares de *Eosipterus yangi* (Ji y Ji, 1997), *Beipiaopterus chemanus* (Lu, 2003) de la Formación Yixian y *Elanodactylus prolatus* (Andrés y Li, 2003) de Liaoning en China carecen de cráneo y su determinación se basa en caracteres postcraneales (vértebras cervicales alargadas, forma del húmero) que permiten incluirlos en el clado Ctenochasmatoidea.

Feilongus youngi (Wang *et al.*, 2005) de la Formación Yixian posee crestas craneana y rostral, la mandíbula es más corta que el maxilar y ambos se curvan hacia arriba. Los dientes son muy finos, curvados hacia atrás y sólo están presentes en el tercio anterior de las mandíbulas. *Gegepterus changi* (Wang *et al.*, 2007) de la misma Formación posee un rostro

largo, cóncavo, sin crestas y con numerosos dientes aciculares.

Pterodaustro guiñazui (Bonaparte, 1985) se ha encontrado en la Formación Lagarcito de la Patagonia (Argentina) y en la Formación Santana de Brasil. Posee un rostro y una mandíbula inferior curvados hacia arriba y dientes aciculares sólo en la mandíbula, que se insertan en una muesca paralela al eje de la misma. *Cearadactylus atrox* (Leonardi y Borgomanero, 1985) también de la Formación Santana brasileña es una excepción dentro de los Ctenochasmátidos, ya que está representado por un gran fragmento rostral en el que ha quedado imbricada la mandíbula, con grandes y poderosos dientes que se proyectan hacia el exterior. *Cearadactylus ligabuei* (Dalla Vecchia, 1993) de la misma edad (Aptiense) y Formación, presenta crestas premaxilar y craneal y el ápice del rostro espatulado muestra 4 pares de dientes premaxilares muy grandes seguidos por los dientes maxilares mucho más pequeños. Para Kellner (2003) se trata de un Anhanguerido, para Unwin (2002) su nombre debería ser *Anhanguera ligabuei* mientras que para Steell (*et al.*, 2005) debería ser *Coloborhynchus ligabuei*.

En el pterosaurio de Préjano el número de dientes maxilares es reducido, 20 pares de pequeño tamaño, bajos, comprimidos labio-lingualmente, de sección elíptica e implantados en alvéolos. No aparece ningún tipo de cresta.

Ornithocheiroidea (*sensu* Unwin, 2003) cuenta con un gran número de representantes en el Cretácico Inferior y con un amplio registro mundial.

Istiodactylus latidens (Howse *et al.*, 2001), antes *Ornithodesmus latidens* (Hooley, 1914), de la Formación Vectis de la isla de Wight, tiene el borde distal de las mandíbulas espatulado, con fuertes dientes comprimidos lateralmente, cortos y robustos que se acumulan en la parte anterior de las mandíbulas y encajan de forma alternativa. En el Barremiense-Aptiense de China se han encontrado otros tres géneros de istiodactílidos: *Nurhachius ignaciobrito* (Wang *et al.*, 2005), *Liaopterus brachyognathus* (Dong y Lu, 2005) y *Longchengterus zhaoi* (Wang *et al.*, 2006), en los que el ápice del rostro es estrecho.

En el caso del pterosaurio de Préjano, el borde distal del maxilar es acuminado y los dientes se distribuyen a lo largo del mismo.

Ornithocheiridae (*sensu* Unwin, 2003) cuenta con un buen número de caracteres propios: el ápice del rostro se expande transversalmente formando una roseta; el paladar está recorrido por una cresta media; pueden existir crestas craneal, rostral y mandibular y los dientes maxilares y mandibulares son cortos y afilados. Además, según Bennett (1994) y Unwin (1995)

la longitud de la sínfisis mandibular equivale aproximadamente al 30% de la longitud de la mandíbula.

Ornithocheirus simus Seeley 1869, que da nombre a la familia, cumple con todos estos requisitos. Otros ejemplares como *Cryorhynchus* Owen 1874, de las Greensand de Cambridge en el reino Unido y *Tropeognathus mesembrinus* Wellnhofer 1987, de la Formación Santana de Brasil, han sido incluidos también en el género *Ornithocheirus* (Unwin, 2003).

Coloborhynchus clavirostris Owen 1874 también de Inglaterra se caracteriza porque la sección transversal del rostro tiene forma de cruz (pasó a denominarse *Coloborhynchus sedgwicki* por el propio Owen en el mismo año). Actualmente ha aumentado su número de especies, ya que *Santanadactylus araripensis* (Wellnhofer, 1985) ha pasado a ser *Coloborhynchus araripensis* (Veldmeijer, 2003) y *Anhanguera piscator* (Kellner y Tomida, 2000) es ahora *Coloborhynchus piscator* (Veldmeijer, 2003), aunque no todos los autores comparten esta nueva nomenclatura.

Caulkicephalus trimicrodon (Steell *et al.*, 2005), de la Formación Yaverland de la isla de Wight en Inglaterra, presenta una dentición heterodonta, de modo que en el maxilar los pares de alvéolos 5-7 son muy reducidos en comparación con los pares 1-4 y 8-9. Además cuenta con cresta craneal y maxilo-premaxilar, una cresta palatal y un rostro expandido en forma de roseta.

Anhanguera, del Aptiense de la Formación Santana en Brasil, está representado por dos especies *A. santanae* (Wellnhofer, 1985) y *A. blitterdorffi* (Campos y Kellner, 1985). El maxilar, según Steell (*et al.*, 2005, fig. 7) tiene los pares alveolares 3-5 y 7-8 mayores que los restantes y presenta una cresta palatal (Lee, 1994; Wellnhofer, 1987).

Brasileodactylus araripensis (Kellner, 1984), del Aptiense de la Formación Santana en Brasil, tiene el rostro largo y acuminado, carece de cresta y sus dientes son cónicos, largos y dirigidos hacia atrás. Según Steell (*et al.*, 2005, fig. 7) en su mandíbula los alvéolos 4-5 son de menor tamaño que el resto y los de mayor tamaño son precisamente los tres primeros. *Ludodactylus sabbicki* (Frey *et al.*, 2003) del Aptiense de la Formación Crato en Brasil es, según Frey (2007), posiblemente sinónimo de *Brasileodactylus* (Unwin y Martill, 2007).

Boreopteris curiae (Lu y Ji, 2005), de la Formación Yixian en China (Barremiense-Aptiense), tiene un rostro redondeado y los primeros 9 pares de dientes, finos y curvados, forman una malla que sobresale hacia el frente. Los pares 3-4 son de mayor tamaño. *Hapteris gracilis* (Wang y Lu, 2001), de la misma Formación y edad, posee un cráneo largo, bajo, con

12 pares de dientes en los dos primeros tercios de la mandíbula. Estos dientes son robustos, bajos, puntiagudos y curvados hacia atrás, siendo el tercer par de mayor tamaño (Steell *et al.*, 2005, fig. 7). En principio fue clasificado como un miembro de Pterodactylidae (Wang y Lu, 2001) pero ha sido transferido a Ornithocheiridae (Lu y Ji, 2006).

Liaoningopterus qui (Wang y Zhou, 2003) de la Formación Jiufetang en China (Barremiense-Aptiense) presenta crestas rostral y mandibular y dientes muy grandes. El cuarto par de dientes alcanza 81 mm de longitud mientras que el resto sobrepasa los 40 mm. El rostro es puntiagudo. Fue clasificado como Anhangueridae (Wang y Zhou, 2003), pero según Unwin (2003) se trata de un miembro de Ornithocheiridae.

El pterosaurio de Préjano posee un rostro largo acabado en punta, comprimido, de sección triangular, cuyo borde dorsal es convexo, redondeado y carente de cresta. Paladar recorrido por un surco medio profundo. Caras laterales recorridas por un surco rectilíneo prácticamente paralelo al márgen alveolar. El rostro se curva hacia la izquierda en un arco muy amplio que se repite en los dos ejemplares estudiados F. A. 112, y F. A. 185, el primero de los cuales conserva 20 pares de alvéolos (4 pares premaxilares y 16 pares maxilares). Los pares alveolares 1-5 y 10-11 son mucho más pequeños que los restantes. Los dientes maxilares son bajos, unicúspides, comprimidos vestibulo-lingualmente, de sección elíptica y dirigidos ligeramente hacia el exterior.

La mandíbula tiene el ápice afilado y puntiagudo, no presenta ningún tipo de torsión ni cresta. La longitud de la sínfisis mandibular varía entre el 35% y el 40% de la longitud mandibular.

Los datos referentes al esqueleto postcraneano de los Pterodactyloidea son relativamente escasos, existen pocos ejemplares completos de modo que no siempre se pueden establecer comparaciones entre determinados restos óseos. En el caso del pterosaurio de Préjano se cuenta con numerosos restos postcraneales pero, no han aparecido elementos clave como puedan ser la escápula, el húmero o el sacro, de manera que la comparación con el esqueleto postcraneal de otros pterodactiloideos es muy reducida.

Los prepubis (F. A. 137, F. A. 155) son semejantes a los del género *Pterodactylus* (Wellnhofer, 1978 fig. 15; 1991b, p. 56). Su extremo distal tiene forma de paleta redondeada y es trilobulado mientras que, en los prepubis conocidos de otros pterosaurios, es liso o ligeramente excavado y de formas tan diversas que pueden servir de elemento distintivo para diferentes géneros (Wellnhofer, 1978, figs. 14, 15; 1991b, p. 56).

En la pelvis (F. A. 50, fig. 4 B) la lámina iliaca está

rota casi en la base, pero se advierte claramente que se curva hacia arriba. El proceso post-acetabular es muy parecido al de la pelvis de *Ornithocheirus* figurada por Fastnacht (2005, fig. 8 C) aunque su extremo superior es más romo y más bajo, cercano al de *Pterodactylus* (Fastnacht, 2005, fig. 8 B; Wellnhofer, 1978, fig. 15), mientras que su extremo inferior desciende hasta situarse, aproximadamente, a la altura del centro del acetábulo como en *Ornithocheirus*.

El borde anterior del pubis es ligeramente cóncavo mientras que el borde posterior del isquion forma una curva muy cerrada, curvaturas totalmente diferentes a las de los géneros citados y a la de los otros géneros figurados por Fastnacht, *Dsungaropterus* y *Germanodactylus* o a los figurados por Wellnhofer, *Pteranodon*, *Nyctosaurus* y *Gallodactylus*. Además, la lámina isquiática no se eleva hacia el proceso post-acetabular sino que, después de un pequeño reborde que tiende a cerrar la curva, se torna descendente.

El orificio obturador está situado directamente por debajo del centro del acetábulo y muy cerca del mismo como ocurre en *Ornithocheirus*.

La longitud del fémur (F. A. 150, fig. 4 C) equivale aproximadamente a 1,5 veces la longitud del metacarpal IV, como ocurre en diversos Rhamphorhynchoidea (Wang *et al.*, 2005, análisis filogenético), mientras que en Pterodactyloidea sus longitudes son equivalentes.

En conclusión, teniendo en cuenta las claras diferencias morfológicas que presenta el pterosaurio de La Rioja con los géneros de Pterodactyloidea con los que se ha comparado, tanto a nivel del esqueleto craneal como del post-craneal, tal y como se ha ido exponiendo en la discusión precedente, se le incluye en el suborden Pterodactyloidea y se propone la denominación de *Prejanopterus curvirostra* n. gen. n. sp. para el mismo.

Agradecimientos

Al Instituto de Estudios Riojanos de la Consejería de Educación, Cultura, Juventud y Deportes del Gobierno de la Rioja, que en 1998 nos concedió una Ayuda a la Investigación para la preparación, inventario y estudio del material fósil de Préjano. Al personal del Centro Paleontológico de Enciso y en especial a Rafael, alcalde del Ayuntamiento de Enciso.

Al Dr. Pérez Lorente por todas las facilidades dada para la realización de este estudio, por la información aportada conjuntamente con M. Romero y F. Torcida y por la realización en 1999 de una exposición sobre los pterosaurios y el pterosaurio de Préjano en el Centro Paleontológico de Enciso, dirigida por él

mismo y en la que se presentó la maqueta de este nuevo pterosaurio.

Nuestra gratitud a los Drs. P. Wellnhofer, G. Leonardi y J. Welle por la bibliografía aportada, y a nuestros hijos Manuel y Federico por su colaboración y apoyo en la preparación de este manuscrito.

Por último, queremos expresar nuestro reconoci-

miento al Dr. J. J. Moratalla por su interés en que se publique este trabajo y al Dr. Alexander W. A. Kellner, que tuvo la amabilidad y la paciencia de leer el manuscrito inicial y cuyas sugerencias y observaciones fueron muy importantes y esclarecedoras a la hora de establecer muchas de nuestras conclusiones.

ANEXO I

<i>Prejanopterus curvirostra</i> nov. gen. nov. sp. Tablas de medidas.		
Par	izquierda	derecha
1	1,5	1,5
2	1,5	1,5
3	1,6	1,5
4	1,5	1,6
5	1,5	-
6	2,2	-
7	2,9	-
8	2,9	2,8
9	2,2	2,0
10	1,5	1,6
11	1,5	1,5
12	2,9	-
13	2,9	3,1
14	2,9	3,0
15	3,6	3,5
16	2,9	-
17	2,9	-
18	3,7	-
19	3,0	-
20	2,9	-

Tabla 1. Diámetro antero-posterior máximo de los alvéolos del rostro F. A. 112. (medidas en mm)
Table 1. Measurements in mm of maximal diameters of alveoli of the rostrum F. A. 112

	F.A. 1 lzda.	F. A.45 Dcha.	F.A.87 lzda.	F.A.151 Dcha.	F.A.153 lzda.	F.A.161 lzda.	F.A.167 Dcha.
Longitud del fragmento	67,0	82,0	-	150,0	112,0	67,0	109,0
Diam. transverso diáfisis	10,0	7,0	8,5	9,0	12,0	-	7,0
Diam. transv. proximal	-	15,0	-	17,0	-	19,0	-
Diam. transv. distal	21,0	-	20,0	14,0	12,5	-	11,0

Tabla 2 Medidas de la ulna en mm
Table 2. Ulna, measurements in mm

	F.A.21	F.A.41	F.A.113	F.A.145	F.A.158
Longitud del fragmento	86,0	-	-	-	-
Diam. transverso diáfisis	9,5	9,5	8,0	8,0	8,5
Diam. antero-post. cóndilo	17,0	19,0	12,0	16,0	16,0

Tabla 3. Medidas del metacarpo IV en mm
Table 3. Fourth metacarpal, measurements in mm

	F.A.53	F.A.55	F.A.59	F.A.69	F.A.138
Longitud del fragmento	140,0	91,0	146,0	135,0	130,0
Diam. transv. proximal	8,0	13,0	16,0	-	-
Diam. transv. diáfisis	4,5	7,0	8,0	8,0	8,0
Diam. transv. distal	-	-	-	10,0	10,0

Tabla 5. Medidas de la tibia en mm
Table 5. Tibia, measurements in mm

	F.A. 13	F.A. 14	F.A. 33	F.A 152	F.A.154
Longitud del fragmento	155,0	205,0	61,5	105,0	245,0
Diam. transv. proximal	27,0	-	26,5	-	17,0
Diam. transv. diáfisis	13,0	10,0	10,8	10,0	9,0
Diam. transv. distal	-	-	-	19,0	19,0

Tabla 4. Medidas de la primera falange alar en mm
Table 4. First phalanx of wing digit, measurements in mm

ANEXO II

Nº registro	Nº de placa	Elemento
F. A. 1	1	Fragmento distal ulna izquierda
F. A. 3	3	Mandíbula
F. A. 6	5	Fragmento 2ª falange alar
F. A. 7	7	Fragmento proximal 2ª falange alar
F. A. 8	9	Fragmento proximal 2ª falange alar
F. A. 9	9	Fragmento falange alar
F. A. 10	9	Fragmento falange alar
F. A. 13	35+ y 12	Fragmento proximal 1ª falange alar
F. A. 14	35+ y 12	1ª falange alar
F. A. 17	35	Fragmento falange alar
F. A. 20	35+	Fragmento esternón?
F. A. 21	35	Fragmento distal metacarpal IV
F. A. 23	22	Fragmento falange alar
F. A. 24	22	Fragmento falange alar
F. A. 25	22	Fragmento falange alar
F. A. 26	22	Carpal distal
F. A. 27	22	Fragmento falange alar
F. A. 28	7	Fragmento costilla?
F. A. 31	20	Dos cuerpos vertebrales
F. A. 33	20	Fragmento distal 1ª falange alar
F. A. 39	14	Fragmento 2º falange alar
F. A. 40	14	Fragmento falange alar
F. A. 41	14	Fragmento distal metacarpal IV
F. A. 44	24+	Fragmento falange alar
F. A. 45	24+	Fragmento proximal ulna
F. A. 50	12	Fragmento pelvis izquierda
F. A. 53	21	Fragmento tibia
F. A. 55	13	Fragmento proximal tibia
F. A. 56	13	Cuerpos vertebrales

F. A. 57	13	Fragmento falange alar
F. A. 58	13	Fragmento distal ulna
F. A. 59	16	Fragmento tibia
F. A. 61	16	Fragmento falange alar
F. A. 62	16	Fragmentos metacarpianos?
F. A. 63	16	Fragmento proximal fíbula
F. A. 64	16	Fragmento cotilla?
F. A. 65	16	Fragmento proximal 2ª falange alar
F. A. 66	16	Fragmento falange alar
F. A. 67	16	Fragmento falange alar
F. A. 68	16	Fragmento falange alar
F. A. 69	11	Fragmento tibia
F. A. 70	17	Fragmento falange alar
F. A. 71	17	Carpal proximal
F. A. 72	17	Fragmento falange alar
F. A. 77	17	Fragmento falange alar
F. A. 80	17	Vértebra
F. A. 81	18	Fragmento falange alar
F. A. 84	18	Fragmento proximal fémur
F. A. 85	18	Fragmento falange alar
F. A. 86	18	Fragmento falange alar
F. A. 87	18	Fragmento distal ulna
F. A. 88	18	Fragmento falange alar
F. A. 89	18	Fragmento falange alar
F. A. 92	18	Fragmento falange alar
F. A. 93	18	Fragmento falange alar
F. A. 95	6	Fragmento falange alar
F. A. 97	6	Fragmento falange alar
F. A. 98	6	Fragmento falange alar
F. A. 99	6	Segunda falange alar
F. A. 100	6	Fragmento falange alar

F. A. 102	6	Fragmento falange alar
F. A. 103	6	Fragmento falange alar
F. A. 104	6	Fragmento falange alar
F. A. 105	6	Fragmento falange alar
F. A. 107	6	Segunda falange dedo II-III mano
F. A. 110	6	Fragmento pelvis
F. A. 112	6	Rostro
F. A. 113	6	Fragmento distal metacarpal IV
F. A. 114	6	Hueso cuadrado
F. A. 115	6	Fragmento falange alar
F. A. 116	6	Fragmento falange alar
F. A. 117	6	Fragmento 2ª falange alar
F. A. 118	6	Fragmento falange alar
F. A. 119	6	Fragmento falange alar
F. A. 120	6	Fragmento falange alar
F. A. 121	6	Fragmento falange alar
F. A. 122	6	Fragmento falange alar
F. A. 123	6	Fragmento falange alar
F. A. 124	6	Fragmento falange alar
F. A. 125	6	Fragmento vértebra
F. A. 128	8	Carpal lateral y hueso pteroiode
F. A. 129	8	Carpal distal
F. A. 134	8	Fragmento falange alar
F. A. 136	8	Fragmento proximal 2ª falange alar
F. A. 137	8	Prepubis
F. A. 138	8	Fragmento tibia
F. A. 139	8	Fragmento falange alar
F. A. 140	8	Fragmento falange alar
F. A. 145	15	Fragmento distal metacarpal IV
F. A. 146	36+	Fragmento falange alar
F. A. 147	36+	Fragmento falange alar
F. A. 148	36+	Fragmento falange alar
F. A. 149	36+	Fragmento falange alar
F. A. 150	36+ y 37+	Fémur
F. A. 151	36+	Fragmento distal ulna
F. A. 152	36+ y 37+	Falange 1ª alar
F. A. 153	36+ y 37+	Fragmento ulna
F. A. 154	37+	Falange 1ª alar
F. A. 155	37+	Prepubis
F. A. 156	37+	Fragmento falange alar
F. A. 158	37+	Fragmento distal metacarpal IV
F. A. 159	37+	Fragmento falange 2ª alar
F. A. 160	37+	Mandíbula
F. A. 161	37+	Fragmento distal ulna
F. A. 162	37+	Fragmento falange 2ª alar
F. A. 163	37+	Mandíbula
F. A. 164	37+	Fragmento falange 2ª alar
F. A. 165	37+	Fragmento falange 2ª alar
F. A. 167	0-0-1	Fragmento ulna
F. A. 169	1-1-1	Fragmento falange alar
F. A. 170	1-1-3	Fragmento falange alar
F. A. 171	1-2-1	Fragmento falange alar
F. A. 172	1-2-1	Metatarsiano
F. A. 173	1-2-2	Metatarsiano
F. A. 174	1-2-2	Metatarsiano
F. A. 175	1-2-2	Fragmento falange alar
F. A. 176	1-2-2	Fragmento falange alar
F. A. 177	1-2-2	Fragmento falange alar
F. A. 178	1-2-2	Fragmento falange alar
F. A. 185	3-1-1	Fragmento rostro

Tabla 6. Inventario del material osteológico del yacimiento de Fuente Amarga en Préjano (La Rioja, España)
 Tabla 6. Referred material to the Fuente Amarga site of Préjano (La Rioja, Spain)

Referencias

- Alonso, A. y Mas, J. R. 1993. Control tectónico e influencia del eustatismo en la sedimentación del Cretácico Inferior de la Cuenca de los Cameros, España. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 1, 285-310.
- Andrés, B. y Li, Q. 2003. Two new pterosaur facies from Liaoning, China, and the relationships of the Pterodactyloidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23 (supplement to 3), 29A.
- Averianov, A. O., Kurochkin, E. N., Pervushov, E. M. e Ivanov, A. V. 2005. Two bone fragments of ornithocheiroid pterosaurs from the Cenomanian of Volgograd Region, Southern Russia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50 (2), 289-294.
- Bennet, S. C. 1994. Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 169, 1-70.
- Beuther, A. 1966. Geologische Untersuchungen in Wealden and Utrillas Schichten im Westteil der Sierra de los Cameros (nordwestliche Iberische Ketten, Spanien). *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch*, 44, 103-121.
- Bonaparte, J. F. 1971. Descripción del cráneo y mandíbula de *Pterodaustro guñazui* (Pterodactyloidea, Pterodaustriidae nov.) de la Formación Lagarcito, San Luis, Argentina. *Publicaciones Museo Municipal Ciencias Naturales*, 1, 263-272.
- Buffetaut, E. 1999. Pterosaurian from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula): a preliminary comparative study. *Estudios Museo Ciencias Naturales Alava*, 14, 289-294.
- Campos, D. A. y Kellner, A. W. A. 1985. Panorama of the Flying Reptiles Study in Brazil and South America (Pterodactyloidea/Anhangueridae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 57 (4), 141-142 y 453-466.
- Canudo, J. I.; Cuenca-Bescós, G.; Ruiz-Omeñaca, J. I. y Soria, A. R. 1997. Registro fósil de vertebrados en el tránsito Jurásico-Cretácico de Galve (Teruel). *Revista de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza*. Ser. 2ª, 51, 221-236.
- Company Rodríguez, J., Ruiz-Omeñaca, J. I. y Pereda-Suberbiola, X. 1999. A long-neck pterosaur (Pterodactylidae, Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Valencia, Spain. *Geologie en Mijnbouw*, 78 (3-4): 319-333.
- Dalla Vecchia, F. 1993. *Cearadactylus? ligabuei* nov. sp. a new early Cretaceous (Aptian) pterosaur from Chapada do Araripe (Northeastern Brazil). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 32 (3), 401-409.
- Dong, Z. y Lu, J. C. 2005. A new Ctenochasmatid pterosaur from the Early Cretaceous of Liaoning Province. *Acta Geologica Sinica*, 79 (2), 164-167.
- Fastnacht, M. 2005. The first dsungaripterid pterosaur from the Kimmeridgian of Germany and the biomechanics of pterosaur long bones. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50 (2): 273-288.
- Frey, E., Martin, D. M. y Buche, M. C. 2003. A new crested ornithocheiroid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. In Buffetaut, E. y Mazin, J. M. (Eds.), *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society of London, Special Publications, 217, 55-63.
- Fuentes Vidarte, C. 2001. A new species of *Pteraichnus* from the Spanish Lower Cretaceous: *Pteraichnus cidacoi*. *Strata*, "Two hundred years of pterosaurs" ser. I (communications), 11, 44-46.
- Fuentes Vidarte, C. y Meijide Calvo, M. 1996. Restos de Pterosaurios en el "Weald" de Soria (España). *Studia Geologica Salmanticensis*, 32, 15-22.
- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M. y Torcida, F. 1999. *Restos de pterosaurios en Préjano (La Rioja)*. Informe-inventario para el Instituto de Estudios Riojanos (inédito).
- Fuentes Vidarte, C., Meijide Calvo, M., Meijide Fuentes, F. y Meijide Fuentes, M. 2004a. Huellas de pterosaurios en la sierra de Oncala (Soria, España). Nuevas icnoespecies: *Pteraichnus vetustior*, *Pteraichnus parvus*, *Pteraichnus manueli*. *Celtiberia*, 98, 471-490.
- Fuentes Vidarte, C. Meijide Calvo, M., Meijide Fuentes, F. y Meijide Fuentes, M. 2004b. *Pteraichnus longipodus* nov. icnosp. en la sierra de Oncala (Soria, España). *Studia Geologica Salmanticensis*, 40, 103-114.
- Ji, S. A. y Ji, Q. 1997. Discovery of a new pterosaur in western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica*, 71 (1), 1-6.
- García-Ramos, J. C., Piñuela, L. y Lires, J. 2006. *Atlas del Jurásico de Asturias*. Ediciones Nóbels, Oviedo, 255 pp.
- García-Ramos, J. C., Piñuela, L.; Lires, J. y Fernández, L. A. 2000. Icnitas de reptiles voladores (pterosaurios): impresiones de la piel en el Jurásico superior de Asturias (N. de España). *I Congreso Ibérico de Paleontología, Sociedad Española de Paleontología, Evora, Portugal*, Resúmenes, 87-88.
- Howse, S. C. B. y Milner, A. R. y Martill, D. M. 2001. Pterosaurs. In Martill, D. M. y Naish, D. (Eds.), *Dinosaurs of the isle of Wight*. The Palaeontological Association of London, 324-335.
- Kaup, J. J. 1834. Versuch einer Eintheilung der Saugethiere. *Isis*, 3, 311-315.
- Kellner, A. W. A. 1984. Ocorrência de una mandíbula de Pterosauria (*Brasileodactylus araripensis*, nov. gen. nov. sp.) na Formação Santana, Cretáceo da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *An. 23º Congr. Brasil. Geologia, Rio de Janeiro*, 578-590.
- Kellner, A. W. A. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In Buffetaut, E. y Mazin, J. M. (Eds.) "Evolution and paleobiology of pterosaurs". Geological Society, London, Special Publication, 217: 105-137.
- Kellner, A. W. A. y Tomida, Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian) Northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs Tokio*, 17, 1-135.
- Krebs, B. 1985. Theria (Mammalia) aus der Unterkreide von Galve (Provinz Teruel, Spanien). *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, 60 (A), 29-48.
- Kühne, W. 1966. Découverte de dents de mammifères dans le Wealdien de Galve (Province de Teruel, Espagne). *Teruel*, 35, 159-161.

- Hooley, R. W. 1914. On the Ornithosaurian genus *Ornithocheirus*, with a review of the specimens from the Cambridge Greensand in the Sedgwick Museum, Cambridge. *The Annals and Magazine of Natural History*, 78.
- Lee, Y. 1994. The early Cretaceous pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus* from North America. *Palaeontology*, 37, 755-763.
- Leonardi, G. y Borgomanero, G. 1985. *Cearadactylus atrox* (nov. gen. nov. sp.) Novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *D.N.P.M. Colatana de trabalhos Paleontológicos*, Ser Geol., 27, 75-80.
- Lu, J. C. 2003. A new pterosaur: *Beipiaopterus chenianus*, gen. et sp. nov. (Reptilia: Pterosauria) from western Liaoning province of China. *Memoirs Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, 2, 153-160.
- Lu, J. C. y Ji, Q. 2005. A new ornithocheirid from the early Cretaceous of Liaoning province, China. *Acta Geologica Sinica*, 79 (2), 157-163.
- Lu, J. C. y Ji, Q. 2006. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the pterosaurs from western Liaoning and surrounding area. *Journal of the Paleontological Society of Korea*, 22 (1), 239-261.
- Martill, D. M., Frey, E., Diaz, G. C. y Bell, C. M. 2000. Reinterpretation of a Chilean pterosaur and the occurrence of Dsungaripteridae in South America. *Geological Magazine*, 137 (1), 19-25.
- Mas, J. R. y Alonso, A. 1991. Sistemas lacustres/costeros del Cretácico inferior de la Cuenca de cameros. Controles tectónicos y eustáticos. III. *Coloquio del Cretácico en España, Morella*, Resúmenes, 47.
- Meijide Calvo, M. 2001. Pterosaur trace in Oncala Berriasian (Soria, Spain). New ichnospecies, *Pteraichnus manueli*. *Strata "Two hundred years of pterosaurs"*, ser. I (communications), 11, 72-74.
- Meijide Calvo, M. y Fuentes Vidarte, C. 1999. Huellas de Pterosaurios en el Weald de Soria (España). *I Jornadas Internacionales de Paleontología de Dinosaurios y su entorno. Salas de los Infantes, Burgos*, 397-406.
- Meijide Fuentes, F. 2001. Pterosaur tracks in Oncala mountain range (Soria, Spain). A new ichnospecies: *Pteraichnus vetustior*. *Strata "Two hundred years of pterosaurs"* ser. I (communications), 11, 70-71.
- Moratalla, J. J. y Hernán, J. 2009. Turtle and pterosaur tracks from the Los Cayos dinosaur tracksite, Cameros Basin (Cornago, La Rioja, Spain): tracking the Lower Cretaceous bio-diversity. *Revista Española de Paleontología*, 24 (1), 59-77.
- Moratalla, J. J., Sanz, J. L. y Jiménez, S. 1998. Restos de pterosaurios y peces en el área de Sol de la Pita (Préjano). *Estrato*, 9, 111-115.
- Moratalla, J. J., Sanz, J. L. y Jiménez, S. 2000. Yacimiento de icnitas de la Virgen del Prado (Inestrillas-Aguilar del Río Alhama) y excavaciones en Sol de la Pita 2 (Préjano) y La Llana (Aguilar del Río Alhama). *Estrato*, 11, 92-97.
- Owen, R. 1874. *Monograph on the Order Pterosauria*. Palaeontographical Society, 14 pp.
- Pascual Arribas, C. y Sanz Pérez, E. 2000. Huellas de pterosaurios en el grupo Oncala (Soria, España). *Pteraichnus palaciei-saenzi* nov. icnosp. *Estudios Geológicos*, 56, 73-100.
- Piñuela, L., García Ramos, J. C. y Lires, J. 2002. Un nuevo yacimiento de icnitas de pterosaurios Jurásicos. Acantilados de Quintueles (Asturias). *I Congreso Internacional de Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España, Logroño*, Resúmenes, 46.
- Plieninger, F. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. *Palaeontographica*, 48, 65-90.
- Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I. y Cuenca-Bescós, G. 1998. Primeros restos de reptiles voladores (Pterosauria: Pterodactyloidea) en el Barremiense superior (Cretácico inferior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Grupo de Estudios Masinos*, 17, 225-249.
- Seeley, H. G. 1869. Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia in the Woodwardian Museum Cambridge. *Proceedings Cambridge Society*, 3, 169.
- Steell, L., Martill, D. M., Ubwin, D. M. y Winch, J. D. 2005. A new Pterodactyloid pterosaur from the Wessex Formation (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight, England. *Cretaceous Research*, 26, 686-698.
- Tischer, G. 1966. Über die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der östlichen Sierra de los Cameros in der nordwestliche Iberischen Ketten (Spanien). *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch*, 44, 123-164.
- Unwin, D. M. 1995. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the Pterosauria (Diapsida: Archosauria). In Sun, A. y Wang, Y. (Eds), *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. China Ocean Press, Beijing*, 69-72.
- Unwin, D. M. 2002. On the systematic relationships of *Cearadactylus atrox*, an enigmatic Early Cretaceous pterosaur from the Santana Formation of Brazil. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftlichen Reihe* 5, 239-261.
- Unwin, D. M. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. In Buffetaut, E. y Mazin, J. M. (Eds.), *Evolution and paleobiology of pterosaurs*. Geological Society, London, Special Publication, 217, 139-190.
- Unwin, D. M. 2006. *The Pterosaurs: From Deep Time*. Pi Press, New York, 273 pp.
- Veldmeijer, A. J. 2003. Preliminary description of a skull and wing of a Brazilian Lower Cretaceous (Santana Formation, Aptian-Albian) pterosaur (Pterodactyloidea), in the collection of the AMNH. *PalArch, Series Vertebrate palaeontology*, 1-13.
- Vullo, R., Buscalioni, A. D., Marugan-Lobón, J. y Moratalla, J. J. 2009. First pterosaur remains from the Early Cretaceous Lagerstätte of Las Hoyas, Spain: palaeoecological significance. *Geological Magazine*, 8, 931-936.
- Wang, X. y Lu, J. 2001. Discovery of a pterodactylid pterosaur from the Yixian Formation of western Liaoning, China. *Chinese Science Bulletin*, 46 (13), 1112-1117.
- Wang, X. y Zhou, Z. 2003. Two new Pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China. *Vertebrata Palasiatica*, 41 (1), 34-41.
- Wang, X., Kellner, W. A. W., Zhou, Z. y Almeida Campos, D.

2005. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 437, 875-879.
- Wang, X., Duan, Y. y Cheng, S. L. 2006. A new istiofacylid pterosaur from western Liaoning, China. *Geological Bulletin of China*, 25 (6), 737-740.
- Wang, X., Kellner, W. A. W., Zhou, Z. y Almeida Campos, D. 2007. A new pterosaur (Ctenochasmatidae, Archaeopteroactyloidea) from the Lower Cretaceous Yoxian Formation of China. *Cretaceous Research*, 28 (2), 2245-2260.
- Wang, X., Almeida Campos, D., Zhou, Z. y Kellner, W. A. W. 2008. A primitive istiodactylid pterosaur (Pterodactyloidea) from the Jinfortang Formation (Early Cretaceous) northeast China. *Zootaxa*, 1813, 1-18.
- Wellnhofer, P. 1978. *Pterosauria*. In Kuhn, O. y Wellnhofer, P. (Eds.), *Handbuch der Paläoherpetologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York, 82 pp.
- Wellnhofer, P. 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt.) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica A*, 187, 105-182.
- Wellnhofer, P. 1987. New crested pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, 27, 175-186.
- Wellnhofer, P. 1991a. Weitere Pterosaurier-Funde aus der Santana Formation (Apt.) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica A*, 215, 43-101.
- Wellnhofer, P. 1991b. *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. Salamander Books, London, 192 pp.
- Young, C. C. 1964. On a new Pterosaurian from Sinkiang, China. *Vertebrata Paleasiatica*, 8, 221-256.
- Young, C. C. 1973. Reports of paleontological Expedition to Sinkiang (II). Pterosaurian fauna from Wuerho, Sinkiang. *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Palaeoanthropology, Academia Sinica*, 11, 18-35.
- Recibido: enero 2010
Revisado: marzo 2010
Aceptado: abril 2010
Publicado: julio 2010