

MUSEO DE HISTORIA NATURAL Y CULTURAL
DEL DESIERTO DE ATACAMA.
CALAMA, CHILE

"CORPORACIÓN DE CULTURA Y TURISMO, CALAMA"

PUBLICACIÓN OCASIONAL N°3 / OCCASIONAL PAPER N°3

LOS PTEROSAURIOS DE CHILE: SU DESCUBRIMIENTO Y ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO

*THE PTEROSAURS OF CHILE:
THEIR DISCOVERY AND CURRENT
STATE OF KNOWLEDGE*



**MUSEO DE HISTORIA NATURAL Y CULTURAL
DEL DESIERTO DE ATACAMA,
CALAMA, CHILE**

PUBLICACIÓN OCASIONAL N°3 / OCCASIONAL PAPER N°3

Diseño e impresión
www.agenciaredes.cl

MUSEO DE HISTORIA NATURAL Y CULTURAL
DEL DESIERTO DE ATACAMA,
CALAMA, CHILE

“CORPORACIÓN DE CULTURA Y TURISMO, CALAMA”

PUBLICACIÓN OCASIONAL N°3 / OCCASIONAL PAPER N°3

LOS PTEROSAURIOS DE CHILE: SU DESCUBRIMIENTO Y ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO

*THE PTEROSAURS OF CHILE:
THEIR DISCOVERY AND CURRENT
STATE OF KNOWLEDGE*



PRESENTACIÓN

Con especial atención, entregamos la “Publicación Ocasional N° 3”, su autor Jhonatan Alarcón Muñoz, Asesor permanente de este Museo, nos lleva de viaje a remotos periodos de la vida en la tierra, mostrándonos quienes fueron los conquistadores del aire, estos reptiles voladores que poblaron el mundo, no estuvieron ausentes en el actual territorio Chileno con una variada distribución, y es en las cercanías de Calama, en el área de “Cerritos Bayos”, donde encontramos sus huesos, como mudos testigos de estos antiguos habitantes, de los acantilados de los mares jurasicos.

No podemos dejar de agradecer a nuestros asesores científicos, Rodrigo Otero González, Jennyfer Rojas Vásquez, Sergio Soto Acuña, quienes con sus investigaciones, sabios consejos y asesorías especializadas, nos han permitido avanzar en estas complejas materias, las cuales tienen especial interés, y posesionan la Comuna de Calama en el contexto científico internacional.

Nuestro agradecimiento por su permanente apoyo e interés en nuestras actividades, a la Ilustre Municipalidad de Calama, representada por el Señor Alcalde y su cuerpo de Concejales, a nuestra Dirección Ejecutiva, la cual nos permite hacer realidad estos aportes al conocimiento del territorio, a la Empresa Mainstream, por su compromiso medio ambiental, y su especial interés por la cultura y el patrimonio de nuestra región.

La obra, está dedicada a los estudiantes de nuestra región, y se les entrega como una herramienta de trabajo, para conocer su territorio, amarlo y entenderlo, con un profundo sentido de respeto e identidad con esta tierra generosa.

Osvaldo Rojas Mondaca
Director Museo de Historia Natural y Cultural
Del Desierto de Atacama
Corporación de Cultura y Turismo de Calama

PRESENTATION

The Occasional Publication N ° 3 written by Jhonatan Alarcón Muñoz is proudly presented below. Mr. Alarcon, the permanent advisor of this Museum, conveys us to remote periods of life on earth in order to display "the conquerors of the air"; flying reptiles which populated and existed in the current Chilean territory with a varied distribution, especially near to Calama in the area of "Cerritos Bayos", At this place, bones were found as mute witnesses of these ancient inhabitants of the Jurassic seas.

We can't help but thank our scientific advisors, Rodrigo Otero González, Jennyfer Rojas Vásquez, Sergio Soto Acuña, who with their research, wise advice and specialized mentoring, have allowed us to progress in these complex subjects, focusing in the commune of Calama in the international scientific context. We are all grateful for their abiding interest in our endeavors and support to the Illustrious Municipality of Calama, represented by the Excellency Mayor and his body of Councilors, to our Executive Directorate, who allows these contributions to the knowledge of the territory, to Mainstream Company, for its environmental commitment, and its special interest in the culture and heritage of our region.

The work is dedicated to the students of our region who may use this paper as a learning tool to investigate, understand and love their territory, acquiring a deep sense of respect and identity with this generous land.

Osvaldo Rojas Mondaca

Director of the "Natural and Cultural History Museum of the Atacama Desert"

Culture and Tourism Corporation of Calama

REQUIRIMIENTO INVESTIGACIÓN PTEROSAURIOS

Mainstream Renewable Power tiene el orgullo de presentar este importante material de investigación sobre los pterosaurios en Chile, reptiles voladores que dominaron los cielos durante la era Mesozoica, entre hace 250 y 66 millones de años atrás, y cuyos fósiles se han encontrado también en la cordillera de Domeyko, en la Región de Antofagasta.

En línea con la política de Mainstream por el respeto por el entorno donde nos insertamos, el aporte a esta publicación busca contribuir a la valoración del patrimonio cultural, paleontológico y geológico de la zona de El Loa.

En Mainstream consideramos esencial ayudar al desarrollo sostenible del país a través de la generación de energía limpia a bajo costo, pero también buscamos transmitir a las futuras generaciones la riqueza y valor histórico de los territorios de los que formamos parte.

Ximena Martel Zambrano
Antofagasta Communities and Stakeholder
Manager Mainstream



RESEARCH PTEROSAURS REQUEST

Mainstream Renewable Power is proud to present this important research material on pterosaurs in Chile, flying reptiles dominating the skies during the Mesozoic era, between 250 and 66 million years ago, and whose fossils have also been found in the Domeyko mountain range in Antofagasta region. In line with Mainstream's policy for respect for the local environment, the contribution to this publication seeks to provide to the assessment of the cultural, paleontological and geological heritage of the El Loa area.

At Mainstream we consider it essential to help the country's sustainable development through low-cost clean energy generation, besides seeking to convey future generations the richness and historical value of the territories of which we are a part.

Ximena Martel Zambrano
Antofagasta Communities and Stakeholder
Manager Mainstream

LOS PTEROSAURIOS DE CHILE: SU DESCUBRIMIENTO Y ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO.

Jhonatan Alarcón-Muñoz¹, Rodrigo A. Otero^{1,2,3}, Osvaldo Rojas³,
Jennyfer Rojas³

¹Red Paleontológica Universidad de Chile, Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile, alarconmunoz@ug.uchile.cl, otero2112@gmail.com

²Consultora Paleosuchus Ltda., Huelén 165, Oficina C, Providencia, Santiago, Chile;

³Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama. Interior Parque El Loa s/n, Calama, Región de Antofagasta, Chile.

Resumen

En la presente contribución, damos a conocer un resumen actualizado de lo que se sabe hasta ahora sobre los pterosaurios que habitaron en lo que hoy es territorio chileno. Estos animales fueron muy diversos durante el Mesozoico. Mientras los pterosaurios dominaban el cielo, los dinosaurios ocupaban tierra firme, y una impresionante diversidad de reptiles ocupaban el ambiente acuático. Su gran diversidad es demostrada por el extenso registro fósil que actualmente tenemos de estos animales, el cual se extiende por todos los continentes, incluida la Antártica. Sin embargo, mucho de lo que sabemos actualmente sobre los pterosaurios proviene de huesos fragmentarios, los cuales muchas veces no permiten tener un panorama claro sobre aspectos tan diversos como su apariencia, comportamiento e historia evolutiva. Favorablemente, un número cada vez mayor de especialistas ha comenzado a dar un nuevo impulso

THE PTEROSAURS OF CHILE: THEIR DISCOVERY AND CURRENT STATE OF KNOWLEDGE.

Jhonatan Alarcón-Muñoz¹, Rodrigo A. Otero^{1, 2, 3}, Osvaldo Rojas³, Jennyfer Rojas³

¹Red Paleontológica Universidad de Chile, Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile, alarconmunoz@ug.uchile.cl, otero2112@gmail.com

²Consultora Paleosuchus Ltda., Huelén 165, Oficina C, Providencia, Santiago, Chile;

³Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama. Interior Parque El Loa s/n, Calama, Región de Antofagasta, Chile.

Abstract

In this contribution, we present an updated summary of the knowledge about the pterosaurs that inhabited what is now Chilean territory. These animals were very diverse during the Mesozoic. While pterosaurs ruled the sky, dinosaurs occupied firm land, and an impressive diversity of reptiles occupied the aquatic environment. Their great diversity is demonstrated by the extensive fossil record that we currently have of these animals, which spans all continents, including Antarctica. However, much of what we currently know about pterosaurs comes from fragmentary bones, which often do not allow us to have a clear overview of aspects as diverse as their appearance, behavior and evolutionary history. Favorably, an increasing number of specialists have begun to give a new impetus to the study of pterosaurs, and Chile is not left out. In our country, the findings are scarce and fragmentary. However,



en el estudio de los pterosaurios, y Chile no se queda fuera. En nuestro país, los hallazgos son escasos y fragmentarios. No obstante, lo anterior es compensado por el extraordinario valor científico que poseen estos especímenes. Hasta el momento, se conocen cuatro localidades con hallazgos de pterosaurios en Chile. La primera de ellas corresponde a Quebrada La Carreta, en la Cordillera de Domeyko, Región de Antofagasta, localidad en que se descubrieron los primeros restos de un pterosaurio en Chile, hallados en rocas del Cretácico Inferior, y que permitieron describir la única especie reconocida hasta ahora en nuestro país: *Domeykodactylus ceciliae*. Otras dos localidades corresponden a Cerro La Isla y Cerros Bravos, ambos en la Región de Atacama, en las cuales afloran rocas del Cretácico Inferior. La presencia de huesos de pterosaurio en Cerro La Isla es conocida desde fines de la década de 1980. En este lugar se ha descrito una gran acumulación de huesos, los que pertenecen al menos a una especie indeterminada del clado Ctenochasmatidae. Por otro lado, en Cerros Bravos, recientemente se ha ubicado un nuevo yacimiento, el cual ha sido denominado “Cerro Tormento” por sus descubridores. Estudios futuros podrán responder varias preguntas concernientes al origen del yacimiento y la identidad de los pterosaurios preservados en este. Por último, en las cercanías de Calama se descubrieron en rocas del Jurásico Superior los restos del que es hasta ahora el pterosaurio más antiguo hallado en nuestro país. Estudios recientes han demostrado que presenta características que permiten atribuirlo a Rhamphorhynchidae, un grupo de pterosaurios de cola larga que hasta antes de este descubrimiento solamente había sido registrado en el hemisferio norte. La presencia de este grupo de pterosaurios en estas latitudes, y la fauna que convivió con



this is compensated by the extraordinary scientific value that these specimens possess. So far, four locations with pterosaur findings are known in Chile. The first of them corresponds to Quebrada La Carreta, in the Cordillera Domeyko, Antofagasta Region, a locality where the first remains of a pterosaur were discovered in Chile, found in Lower Cretaceous rocks, and which allowed the description of the only species recognized to date in our country: *Domeykodactylus ceciliae*. Two other localities correspond to Cerro La Isla and Cerros Bravos, both in the Atacama Region, in which Lower Cretaceous rocks outcrop. The presence of pterosaur bones in Cerro La Isla has been known since the late 1980s. In this place, a large accumulation of bones has been described, which belong to at least one indeterminate species of the clade Ctenochasmatidae. On the other hand, in Cerros Bravos, a new deposit has recently been located, which has been named "Cerro Tormento" by its discoverers. Future studies will be able to answer several questions concerning the origin of the site and the identity of the pterosaurs preserved in it. Finally, in the vicinity of Calama, the remains of what is so far the oldest pterosaur found in our country were discovered in Upper Jurassic rocks. Recent studies have shown that this specimen possesses characters that allow its referral to Rhamphorhynchidae, a group of long-tailed pterosaurs that until before this discovery had only been recorded in the northern hemisphere. The presence of this group of pterosaurs in these latitudes, and the fauna that lived with it, constitute a body of evidence that indicates that, at the end of the Jurassic, the faunal connection between the faunas of Laurasia and Gondwana was relatively constant. It is very possible that future prospects in the old and new locations will



él, constituyen un conjunto de evidencia que indica que, a fines del Jurásico, la conexión faunística entre las faunas de Laurasia y Gondwana era relativamente constante.

Es muy posible que prospecciones futuras en las antiguas y nuevas localidades entregarán más sorpresas que ayudarán a comprender cada vez más cómo fueron los antiguos dragones que dominaron los cielos de lo que hoy es Chile.



deliver more surprises helping to understand about the ancient dragons that dominated the skies of what is now Chile.

1. Introducción

Los pterosaurios, también conocidos como “reptiles voladores” fueron un grupo exitoso de vertebrados que vivieron en la Era Mesozoica (la cual transcurrió entre los 251 y 66 millones de años atrás), también conocida como “La Era de los Reptiles” (Wellnhofer, 1991; Unwin, 2006). Frecuentemente, los pterosaurios son llamados “dinosaurios voladores”, sin embargo, estos animales no son dinosaurios, aunque sí están cercanamente relacionados a ellos (Padian, 1997; Kellner, 2003; Unwin, 2006; Witton, 2013). Muchos pterosaurios poseían crestas estafalarias, algunas formadas de tejido blando, mientras que otras estaban parcial o completamente constituidas por hueso (Bennett, 1992, 2002a; Kellner, 2004; Witton, 2013). Los pterosaurios presentaban huesos con paredes muy delgadas y llenos de agujeros, lo cual hacía que sus esqueletos fueran muy ligeros, lo que sin duda les facilitaba el vuelo (Wellnhofer, 1991; Unwin, 2006). El ala de los pterosaurios estaba formada por una membrada reforzada con múltiples y finas varillas cuya composición es actualmente desconocida, aunque se cree que pudieron ser de queratina (Unwin, 2006, Elgin et al., 2011; Witton 2013). A diferencia de otros vertebrados voladores, como las aves y los murciélagos, el ala de los pterosaurios era sostenida principalmente por un solo dedo, más específicamente el cuarto, mientras que los tres primeros dedos eran libres y presentaban garras afiladas, mientras que carecían por entero de un quinto dedo (Elgin et al., 2011).

Los pterosaurios más antiguos han sido descubiertos en Italia, y tienen una data que ronda los 225 millones de años de antigüedad, edad que corresponde a fines del Triásico, el primer periodo de la Era Mesozoica (Dalla Vecchia, 2013, 2019). Los pterosaurios más antiguos son relativamente bien conocidos (Witton, 2013), sin embargo, aún es un misterio cómo eran sus ancestros. Por ahora solo existen hipótesis sobre cómo pudieron haber sido, pero no tenemos fósiles de ellos que nos entreguen una idea precisa (Wellnhofer, 1991; Witton, 2013).

1. Introduction

Pterosaurs, also known as “flying reptiles” were a successful group of vertebrates that lived in the Mesozoic Era (which elapsed between 251 and 66 million years ago), also known as “The Age of Reptiles” (Wellnhofer, 1991; Unwin, 2006). Pterosaurs are often called “flying dinosaurs,” however these animals are not dinosaurs, although they are closely related to them (Padian, 1997; Kellner, 2003; Unwin, 2006; Witton, 2013). Many pterosaurs possessed bizarre skull crests, some made of soft tissue, while others were partially or completely made of bone (Bennett, 1992, 2002a; Kellner, 2004; Witton, 2013). Pterosaurs had very thin-walled and hollow bones, which made their skeletons very light, which undoubtedly facilitated flight (Wellnhofer, 1991; Unwin, 2006). The pterosaur wings consisted of a reinforced membrane with multiple fine rods whose composition is currently unknown, although it is believed that they could be conformed by keratin (Unwin, 2006; Elgin et al., 2011; Witton, 2013). Unlike other flying vertebrates such as birds and bats, the pterosaur wings were held mainly by a single finger, more specifically the fourth, while the first three fingers were free and had sharp claws, with the entirely lacking of a fifth finger (Elgin et al., 2011).

The oldest pterosaurs have been discovered in Italy, with a data that is around 225 million years old, an age that corresponds to the end of the Triassic, the first period of the Mesozoic Era (Dalla Vecchia, 2013, 2019). The oldest pterosaurs are relatively well known (Witton, 2013), however, what were their ancestors is still a mystery. For now, there are only hypotheses about how they could have been, but we do not have fossils that give us a precise idea (Wellnhofer, 1991; Witton, 2013).

Based on their general morphology, two morphotypes of pterosaurs can be distinguished. The first type are the non-pterodactyloid pterosaurs. These pterosaurs were characterized by having sizes ranging from small



A partir de su morfología general, se pueden distinguir dos morfotipos de pterosaurios. El primer morfotipo es el de los pterosaurios no-pterodactiloideos. Estos pterosaurios se caracterizaban por presentar tamaños que van desde pequeño a mediano, cabezas relativamente pequeñas y con dientes, vértebras del cuello relativamente cortas, colas largas y huesudas (a excepción de una familia llamada Anurognathidae, Bennett, 2002b), con el cuarto metacarpal alar (hueso de la muñeca) relativamente corto, y con el quinto dedo del pie bien desarrollado (Kellner, 2003; Unwin, 2003; Andres et al., 2014). Además, la mayoría de estos pterosaurios tenían la apertura craneal correspondiente a la fosa nasal separada de una apertura ubicada delante de la órbita, denominada apertura anteorbital (Kellner, 2003; Unwin, 2003). Este tipo de pterosaurios vivieron desde finales del Triásico hasta mediados del Cretácico (hasta hace 110 millones de años aproximadamente), correspondiente al tercer y último periodo de la Era Mesozoica (Barrett et al., 2008). El segundo morfotipo de pterosaurios corresponde a un grupo llamado Pterodactyloidea. Entre sus miembros se encuentran los vertebrados voladores más grandes que hayan existido, con algunos de ellos bordeando los 12 m de envergadura (Lawson, 1975; Witton, 2013). Los miembros de este grupo de pterosaurios se caracterizaban por tener cabezas proporcionalmente grandes, muchos de ellos con tendencia a la pérdida de dientes. Las vértebras del cuello tienden a ser alargadas, el metacarpal alar era proporcionalmente largo, tenía la cola corta y el quinto dedo del pie estaba reducido o ausente (Kellner, 2003; Unwin 2003). Los miembros de este grupo aparecieron a finales del Jurásico, y se extinguieron a fines del Cretácico. Es importante mencionar que los miembros del morfotipo “no-pterodactiloideo” antiguamente se agrupaban en el orden “Rhamphorhynchoidea”, el cual era considerado un grupo separado de Pterodactyloidea. Sin embargo, esta clasificación actualmente no se considera correcta (Kellner, 2003; Unwin, 2003).



to medium, relatively small heads with teeth, relatively short neck vertebrae, long and bony tails (except for a family called Anurognathidae, Bennett, 2002b), with the fourth wing metacarpal (wrist bone) relatively short, and with a well-developed fifth finger (Kellner 2003, Unwin, 2003; Andres et al., 2014). Furthermore, most of these pterosaurs had the cranial opening corresponding to the nostril separated from an opening located in front of the orbit, called the anteorbital opening (Kellner, 2003; Unwin, 2003). This type of pterosaurs lived from the end of the Triassic to the mid Cretaceous (until approximately 110 million years ago), corresponding to the third and last period of the Mesozoic Era (Barrett et al., 2008). The second pterosaur morphotype corresponds to a group called Pterodactyloidea. Its members include the largest flying vertebrates that have ever existed, with some of them bordering 12 m in wingspan (Lawson, 1975; Witton, 2013). The members of this group of pterosaurs were characterized by having proportionally large heads, many of them with a trend to loose teeth. The vertebrae in the neck tend to be elongated, the wing metacarpal was proportionally long, had a short tail, and the fifth finger was reduced or absent (Kellner, 2003; Unwin, 2003). Members of this group appeared in the Upper Jurassic and became extinct in the Upper Cretaceous. It is important to mention that the members of the “non-pterodactyloid” morphotype were formerly grouped in the order “Rhamphorhynchoidea”, which was considered a separate group from Pterodactyloidea. However, classification is currently considered incorrect (Kellner, 2003; Unwin, 2003).

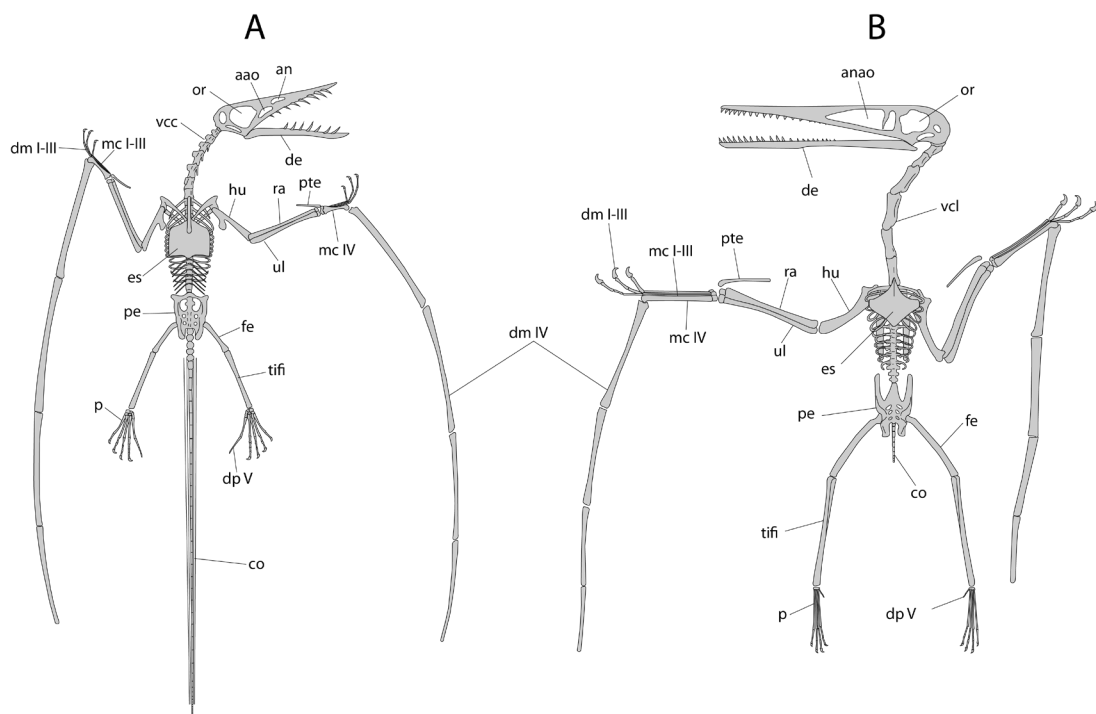


Figura 1. Representaciones esquemáticas de los dos morfotipos de pterosaurios. **A**, morfotipo no-pterodactiloideo. **B**, morfotipo pterodactiloideo. Abreviaciones: an: apertura nasal, aao: apertura anteorbital, anao: apertura nasoanteorbital, co: cola, de: dentario, dm I-III: dedos 1 al 3, dm IV: dedo 4, dp V: dedo 5 del pie, es: esternón, fe: fémur, hu: húmero, mc I-III: metacarpales 1 a 3, mc IV: metacarpal 4, or: órbita, p: pie, pe: pelvis, pte: pteroides, ra: radio, ul: ulna, vcc: vértebras cervicales cortas, vcl: vértebras cervicales largas.

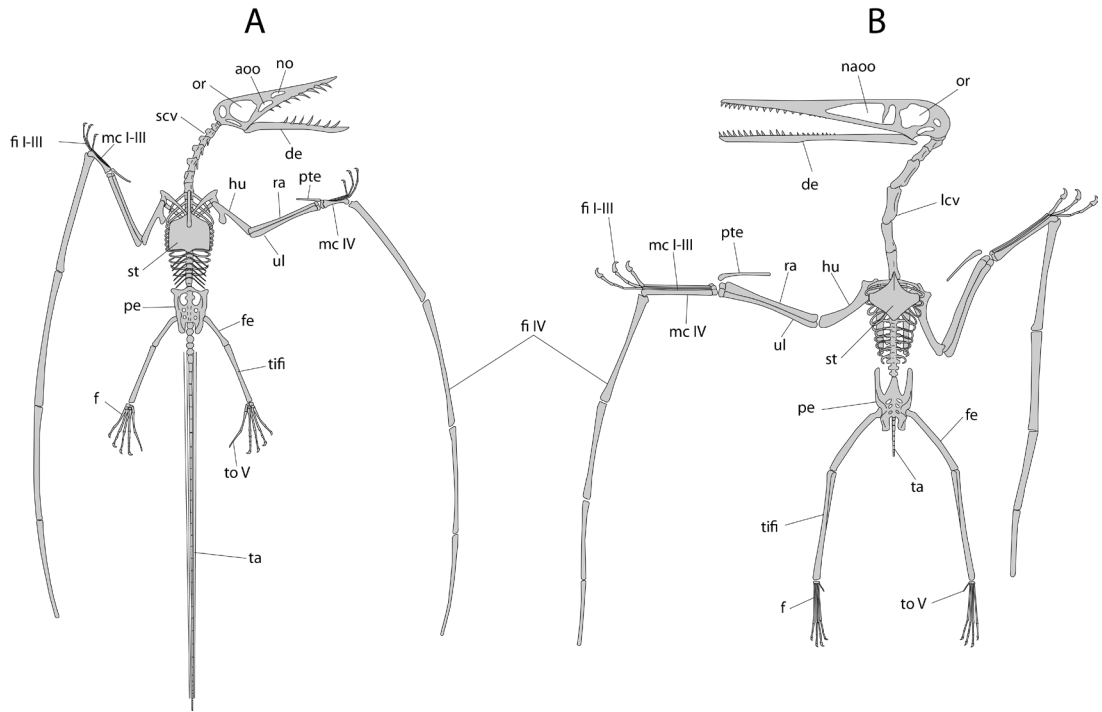


Figure 1. Schematic representations of the two pterosaur morphotypes. **A**, non-pterodactyloid morphotype. **B**, pterodactyloid morphotype. Abbreviations: , aoo: anteorbital opening, de: dentary, fi I-III: fingers 1 to 3, fi IV: finger 4, to V: toe 5, st: sternum , fe: femur, hu: humerus, mc I-III: metacarpals 1 to 3, mc IV: metacarpal 4, na: nasal opening, naoo: nasoanteorbital opening, or: orbit, f: foot, pe: pelvis, pte: pteroides, ra: radius, ta: tail, ul: ulna, scv : short cervical vertebrae, lcv: long cervical vertebrae.



La mayor parte de los pterosaurios conocidos provienen de rocas sedimentarias que se formaron en ambientes marinos con aguas relativamente tranquilas, lo cual permitió que sus frágiles huesos tuviesen más posibilidades de preservarse (Padian y Clemens, 1985; Unwin, 1987, 2006). En contraste, los fósiles de pterosaurios que vivieron en ambientes tierra adentro son mucho más escasos, por lo que sabemos mucho menos sobre ellos en comparación a sus contrapartes que habitaron en ambientes marinos. Este sesgo, al cual podríamos llamar ambiental, no es el único causante del conocimiento dispar que tenemos sobre los pterosaurios. Existe un segundo sesgo, al cual quizás podríamos llamar histórico. Si revisamos la cada vez más extensa bibliografía que existe sobre pterosaurios, tanto referente a artículos científicos como de divulgación, nos daremos cuenta de que gran parte de lo que sabemos sobre los pterosaurios es a partir de ejemplares encontrados en el hemisferio norte. Países como Estados Unidos, Alemania, Inglaterra, Francia y China concentran la mayoría de los hallazgos de pterosaurios (Barrett et al., 2008; Butler et al., 2013; Upchurch et al., 2015). Esto, claro está, tiene que ver en gran parte con los magníficos yacimientos que existen en algunos de estos países, tales como las calizas jurásicas de Solnhofen en Alemania o los depósitos del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de la Provincia de Liaoning, en China, los cuales han proporcionado ejemplares magníficamente preservados (Wang y Zhou, 2006; Jiang y Wang, 2011a, b; Jiang et al., 2016). A lo anterior, se suma además que los estudios sistemáticos sobre pterosaurios del hemisferio norte vienen realizándose desde el siglo XIX, aunque tomaron un auge a partir de los años 70 del siglo XX, gracias a los estudios realizados por el legendario pterosauriólogo alemán Peter Wellnhofer (Wellnhofer, 1978, 1991). En contraste, los pterosaurios del hemisferio sur son mucho menos conocidos, lo que en parte se relaciona con el menor tiempo que lleva su estudio en estas latitudes, así como también debido al menor número



Most of the known pterosaurs come from sedimentary rocks that were formed in marine environments with relatively calm waters, which allowed their fragile bones to have a better chance of being preserved (Padian y Clemens, 1985; Unwin, 1987, 2006). In contrast, fossils of pterosaurs that lived in inland environments are much rarer, so we know much less about them compared to their counterparts that lived in marine environments. This bias, which we could call environmental, is not the only cause of the uneven knowledge we have about pterosaurs. There is a second bias, which we could perhaps call historical. If we review the increasingly extensive bibliography that exists on pterosaurs, both in terms of scientific and popular articles, we will realize that much of what we know about pterosaurs is from specimens found in the northern hemisphere. Countries such as the United States, Germany, England, France and China concentrate the majority of the pterosaur finds (Barrett et al., 2008; Butler et al., 2013; Upchurch et al., 2015). Of course, this is largely related with the magnificent deposits present in some of these countries, such as the Jurassic Solnhofen limestones in Germany or the Upper Jurassic and Lower Cretaceous deposits of Liaoning Province, China, which have provided magnificently preserved specimens (Wang and Zhou, 2006; Jiang and Wang, 2011a, b; Jiang et al., 2016). To the above, it is also added that systematic studies on pterosaurs in the northern hemisphere have been carried out since the 19th century, although they took a boom from the 70s of the 20th century, thanks to studies carried out by the legendary German pterosaurologist Peter Wellnhofer (Wellnhofer, 1978, 1991). In contrast, southern hemisphere pterosaurs are less known, which is partly related to the shorter historic lapse of study in these latitudes, and due to the smaller number of paleontologists specialized in those flying vertebrates. South America has the major number of pterosaur finds in the southern hemisphere. Alexander Kellner is among the main references on southern hemisphere



de paleontólogos especializados en aquellos vertebrados voladores. Sudamérica es el lugar del hemisferio sur en el que más hallazgos de pterosaurios se han realizado hasta el momento. Entre los principales referentes del estudio de los pterosaurios del hemisferio sur se encuentra Alexander Kellner, paleontólogo que ha descrito un gran número de nuevos géneros y especies de este grupo, principalmente procedentes de yacimientos de edad cretácica del noreste de Brasil (Kellner, 1996, 2006, 2012; Kellner et al., 2013). Entre los pterosaurios más llamativos descubiertos en Sudamérica se encuentran los tapejáridos, extraños pterosaurios con extravagantes crestas similares a velas, a los cuales se les suele atribuir una dieta frugívora (Kellner, 2004; Unwin, 2006; Witton, 2013). Otra especialista en pterosaurios sudamericana es Laura Codorniú, quién ha realizado varios trabajos sobre *Pterodaustro guinazui*, un extraño pterosaurio con hocico largo y curvado, y finos dientes en la mandíbula, los cuales probablemente usaba para alimentarse de una manera similar a los flamencos actuales (Codorniú, 2005; Codorniú et al., 2015). Además, Laura Codorniú junto a otros investigadores, entre los que se cuentan la famosa paleontóloga Zulma Gasparini, han comenzado a dilucidar cómo eran los pterosaurios que vivieron durante el Jurásico medio y superior de Sudamérica (Codorniú et al., 2006, 2016).

Los descubrimientos de los últimos años en Sudamérica, especialmente en Brasil y Argentina, han demostrado que existe un enorme potencial para la generación de nuevo conocimiento que ayude a comprender cómo evolucionaron y se diversificaron estos particulares vertebrados voladores. Y de esto último Chile no se queda fuera. A partir de fines de la década de 1980, se han venido realizando nuevos hallazgos de pterosaurios en territorio nacional, aunque el progreso en las investigaciones sobre estos vertebrados fósiles ha avanzado relativamente lento. No obstante, en los últimos años se han dado a conocer nuevos hallazgos que tímidamente comienzan a situar a Chile como una nueva frontera en cuanto al estudio de los pterosaurios.



pterosaur studies; he is a paleontologist who has described a large number of new genera and species of this group, mainly from Cretaceous sites in northeastern Brazil (Kellner, 1996, 2006, 2012; Kellner et al., 2013). One of the most striking pterosaurs ever discovered in South America are tapejarids, strange pterosaurs with flamboyant sail-like crests, which are often considered to have a frugivorous diet (Kellner, 2004; Unwin, 2006; Witton, 2013). Another South American pterosaur specialist is Laura Codorniú, who has done several works on *Pterodaustro guinazui*, a strange pterosaur with a long and curved snout, and fine teeth in the jaw, which it probably used to feed in a similar way to modern flamingos (Codorniú, 2005; Codorniú et al., 2015). In addition, Laura Codorniú together with other researchers, including the famous paleontologist Zulma Gasparini, have begun to elucidate how were those pterosaurs that lived during the middle and upper Jurassic of South America (Codorniú et al., 2006, 2016).

The discoveries in South America on recent years, especially in Brazil and Argentina, have shown an enormous potential for the generation of new knowledge, helping to understand how these particular flying vertebrates evolved and diversified. And Chile is not left out of the latter. Since the late 1980s, new pterosaur discoveries have been made in the national territory, although the research progress on these fossil vertebrates has advanced relatively slowly. However, in recent years, new findings have been made known that timidly begin to position Chile as a new frontier in the study of pterosaurs.

2. Unidades geológicas con hallazgo de pterosaurios en Chile

En Chile, los restos de pterosaurios han sido descubiertos en tres unidades geológicas, todas distribuidas en la zona norte del país. La más antigua corresponde a la Formación Cerro Campamento (Jurásico Superior), la cual se originó en un ambiente marino y en la que fue descubierto un esqueleto parcial de un pterosaurio relativamente pequeño. Las otras dos unidades son del Cretácico Temprano, aunque no se conoce su edad con precisión. Los depósitos en los que se descubrió *Domeykodactylus ceciliae* (el primer pterosaurio descubierto en Chile) se originaron en un ambiente costero, y fueron atribuidos originalmente a la Formación Santa Ana, aunque actualmente existen dudas sobre esa asignación. Por último, la Formación Quebrada Monardes se depositó en un ambiente continental relativamente seco. En esta formación se han descubierto los yacimientos más ricos en pterosaurios del país. A continuación, se entregan detalles de cada una de estas unidades.

2. Geological units with pterosaur findings in Chile

In Chile, the remains of pterosaurs have been discovered in three geological units, all distributed in the north of the country. The oldest corresponds to the Cerro Campamento Formation (Upper Jurassic), which originated in a marine environment and in which a partial skeleton of a relatively small pterosaur was discovered. The other two units are from the Early Cretaceous, although their age is not precisely known. The deposits in which *Domeykodactylus ceciliae* (the first pterosaur discovered in Chile) was discovered originated in a coastal environment, and were originally attributed to the Santa Ana Formation, although there are currently doubts about that assignment. Finally, the Quebrada Monardes Formation was deposited in a relatively dry continental environment. In this formation, the richest deposits in pterosaurs in the country have been discovered. Details of each of these units are provided below.

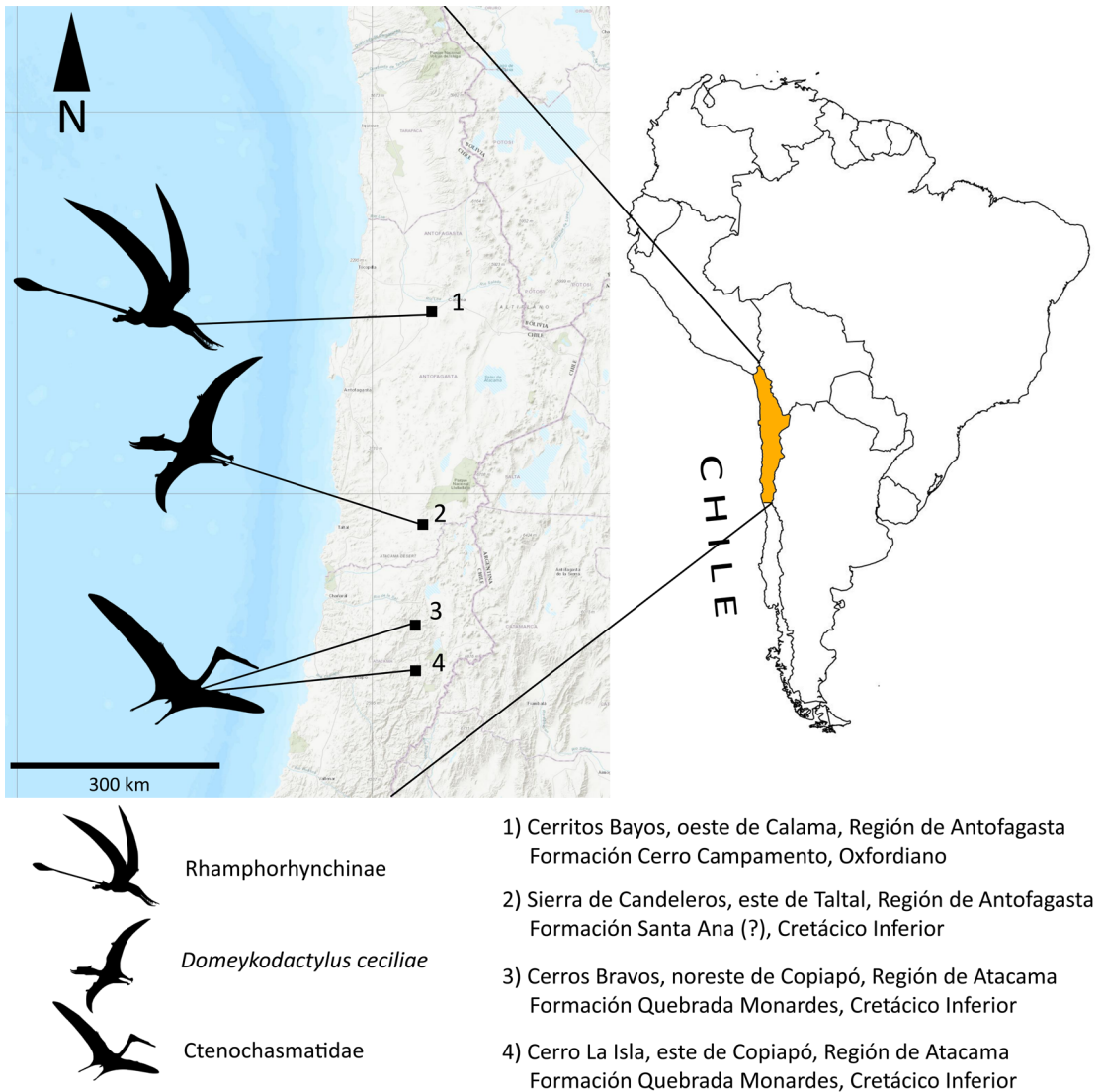


Figura 2. Localidades en las que se han descubierto pterosaurios en Chile. Hasta el momento, todos los hallazgos están restringidos a la zona norte del país, y han sido realizados en rocas del Jurásico Superior y Cretácico Inferior.

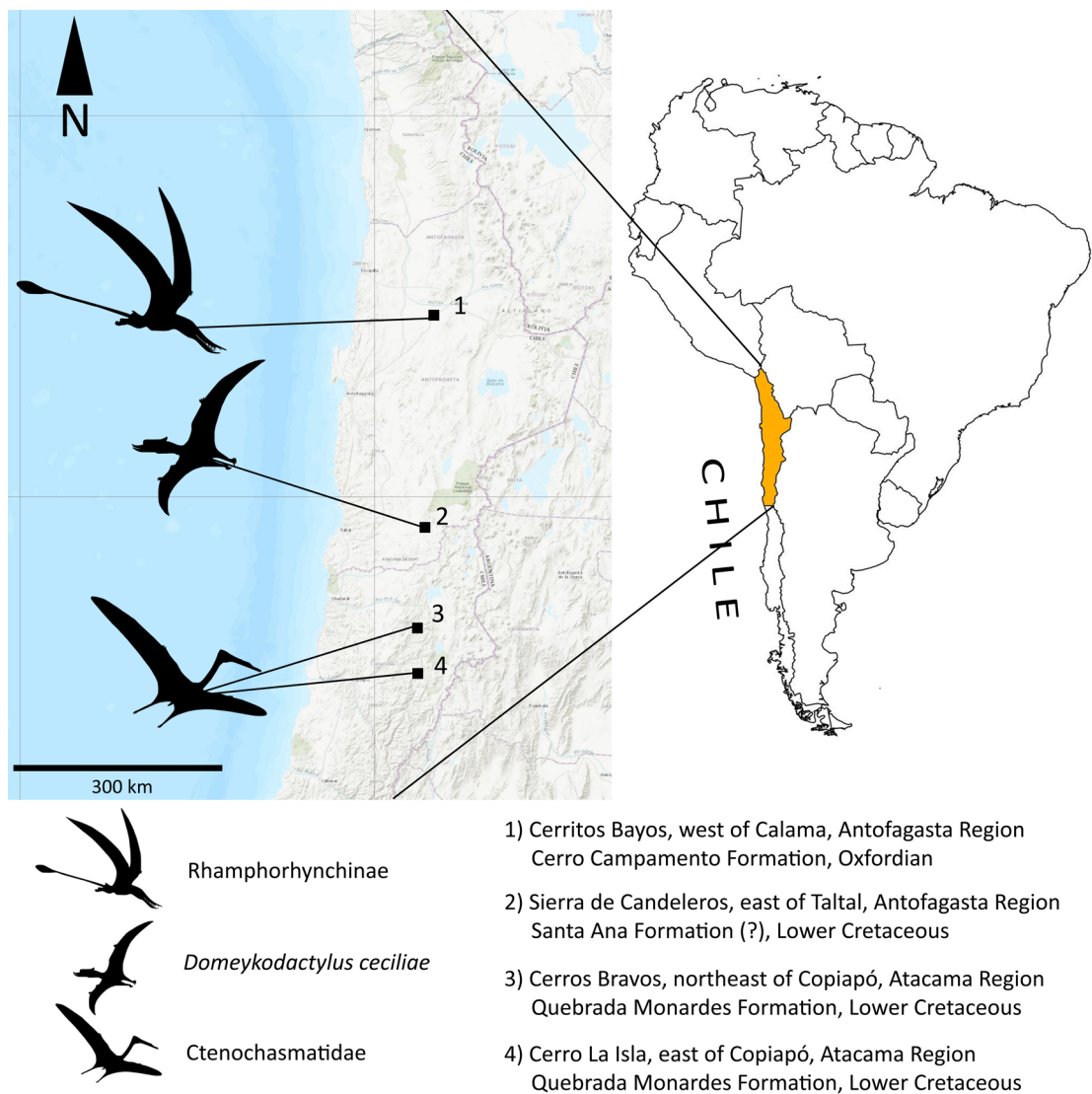


Figure 2. Localities where pterosaurs have been discovered in Chile. So far, all the finds are restricted to the north of the country and have been made in rocks from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous.

Formación Cerro Campamento

Biese (1957, 1961) describió una sección estratigráfica jurásica con niveles portadores de fósiles. Esta sección, principalmente marina, aparentemente representa de una forma continua la mayor parte del Jurásico (Otero et al., 2020). Su base está conformada por unos 50 a 60 m de una capa de *Arietites*, denominado por Biese (1961) como "Calizas de *Arietites*", atribuidas al Lias Inferior (Jurásico Inferior, Sinemuriano, alrededor de 195 millones de años de antigüedad). Esta sección se extiende hasta el Titoniano (Jurásico Superior, unos 150 millones de años de antigüedad), cuyos depósitos se caracterizan por estar constituidos por areniscas arcillosas que fueron depositadas en un entorno continental, en las que se han descrito fósiles de gastrópodos, "huellas de lagartos" y ondulitas (Biese, 1961). Esta sección estratigráfica jurásica fue posteriormente denominada Formación Cerritos Bayos por Lira (1989). Estos depósitos marinos representan un régimen regresivo con facies someras, junto con intercalaciones de evaporitas y calizas laminadas (Charrier et al., 2007). El espécimen de pterosaurio descubierto en las cercanías de Calama proviene de esta última Formación. El espécimen se preservó en una concreción (estructura sedimentaria esférica) de arenisca calcárea de color gris amarillento. Junto al pterosaurio se preservaron abundantes restos de amonoideos de la especie *Subvinialesphinctes profetae* Gygi and Hillebrandt, junto a restos menos frecuentes de *Euaspidoceras* sp. Según lo que plantea Biese (1957, 1961), el nivel fosilífero del que provienen estas concreciones está unos metros más debajo de las distintivas lutitas negruzca que forman el techo de la sección estratigráfica. Biese (1975, 1961) atribuyó una edad Caloviana superior a esos niveles, lo cual fue sustentado en la presencia del amonoideos del género '*Cosmoceras*'. No obstante, la abundancia de amonoideos de la especie *Subvinialesphinctes profetae* en asociación con *Euaspidoceras*

Cerro Campamento Formation

Biese (1957, 1961) described a Jurassic stratigraphic section with fossil bearing levels. This section, mainly marine, apparently represents in a continuous way most of the Jurassic (Otero et al., 2020). Its base comprise about 50 to 60 m of a layer of *Arietites*, named by Biese (1961) as "*Arietites* Limestones", attributed to the Lower Lias (Lower Jurassic, Sinemurian, around 195 million years old). This section extends until the Titonian (Upper Jurassic, about 150 million years ago), whose deposits are conformed by clayey sandstones that were deposited in a continental environment, in which gastropod, "lizards footprints" and ripple marks have been described (Biese, 1961). This Jurassic stratigraphic section was later named the Cerritos Bayos Formation by Lira (1989). These marine deposits represent a regressive regime with shallow facies, together with intercalations of evaporites and laminated limestones (Charrier et al., 2007). The pterosaur specimen discovered in the vicinity of Calama came from the latter Formation. The specimen was preserved in a yellowish-gray calcareous sandstone concretion (spherical sedimentary structure). Along with the pterosaur, abundant ammonoid remains of the species *Subvinialesphinctes profetae* Gygi and Hillebrandt were preserved, together with less frequent remains of *Euaspidoceras* sp. According to Biese (1957, 1961), the fossil level from which these concretions come is placed few meters below the distinctive black shales that form the roof of the stratigraphic section. Biese (1975, 1961) attributed an upper Callovian age to these levels, which was supported by the presence of the ammonoids of the genus '*Cosmoceras*'. However, the abundance of ammonoids of the species *Subvinialesphinctes profetae* in association with *Euaspidoceras* sp., together with the absence of ammonoids of the genus *Kosmoceras* (not '*Cosmoceras*'), suggest that in fact those concretionary levels are middle Oxfordian in age, thus, they dates back



sp., junto con la ausencia de amonoideos del género *Kosmoceras* (no '*Cosmoceras*') sugiere que en realidad aquellos niveles fosilíferos con concreciones datan del Oxfordiano medio, o sea, tienen una antigüedad que ronda los 160 millones de años. La sección fosilífera de Cerritos Bayos, y especialmente los afloramientos de Cerro Campamento, fueron reasignados a una nueva unidad, la Formación Cerro Campamento, por Duhart et al. (2018).



to 160 million years ago. The Cerritos Bayos fossil section, and especially the Cerro Campamento outcrops, were reassigned to a new unit, the Cerro Campamento Formation, by Duhart et al. (2018).



Figura 3. Panorama general de Cerro Campamento, en el cual se exponen estratos fosilíferos pertenecientes a la Formación Cerro Campamento. La flecha roja señala a Osvaldo Rojas, quien prospecta en busca de concreciones con fósiles de vertebrados.



Figure 3. General panorama of Cerro Campamento, in which fossil strata belonging to the Cerro Campamento Formation are exposed. The red arrow points to Osvaldo Rojas, who is prospecting for concretions with vertebrate fossils.

Formación Santa Ana (?)

Los depósitos en los que se hallaron los fósiles de *Domeykodactylus* fueron considerados parte de la Formación Santa Ana (sensu Naranjo y Puig 1984). No obstante, en Soto-Acuña et al. (2015), la unidad geológica de procedencia de los restos de *Domeykodactylus* se considera como “no confirmada”. Existe la posibilidad que los depósitos en que se hallaron los huesos fósiles sean parte de los Estratos de Quebrada del Chaco (Venegas et al., 2013). Esta incertidumbre solo podrá aclararse mediante nuevas prospecciones al sitio del hallazgo.

El nivel estratigráfico en el que se preservaron los restos de *Domeykodactylus* forma parte de una amplia secuencia compuesta por areniscas, tobas, conglomerados y brechas, así como sedimentos de grano más fino, junto a rocas volcánicas andesíticas.

Las facies litológicas y las estructuras sedimentarias sugieren que el ambiente en que vivió *Domeykodactylus* era costero, probablemente asociado con estuarios (Chong 1976).

Los restos de pterosaurio fueron preservados en depósitos de arenisca arcósica de color púrpura (Chong, 1976; Martill et al., 2000). Según Martill et al. (2000), la edad de los afloramientos en que se preservaron los restos de pterosaurio no puede ser determinada con precisión debido a la carencia de fósiles guía, aunque se cree que podrían ser del Jurásico Tardío o del Cretácico Temprano. Por ejemplo, algunas margas con concreciones en la base se correlacionan con algunas exposiciones de rocas similares que se encuentran en zonas relativamente cercanas, para las que se ha atribuido una edad oxfordiana (Jurásico Tardío). Martill et al. (2000) mencionan que en niveles estratigráficos que se encuentran por sobre el nivel en que se descubrieron fósiles de pterosaurio se han encontrado abundantes restos de peces, además de plantas de los géneros *Brachyphyllum* y *Williamsonia*. Además, en areniscas rojas próximas al

Santa Ana Formation (?)

The deposits in which *Domeykodactylus* were considered part of the Santa Ana Formation (*sensu* Naranjo and Puig, 1984). However, in Soto-Acuña et al. (2015), the geological unit of provenance of *Domeykodactylus* remains is currently considered as “unconfirmed”. It is possible that the deposits in which the fossil bones were found could be part of the Estratos de Quebrada del Chaco unit (Venegas et al., 2013). This uncertainty can only be clarified by further prospecting at the discovery site.

The stratigraphic level at which the *Domeykodactylus* remains were preserved is part of a thick sequence composed of sandstones, tuffs, conglomerates and breccias, as well as fine-grained sediments, along with andesitic volcanic rocks. Lithological facies and sedimentary structures suggest that the environment in which *Domeykodactylus* lived was coastal, probably associated with estuaries (Chong, 1976; Martill et al., 2000). The pterosaur remains were preserved in deposits of arcotic purple sandstone. According to Martill et al. (2000), the age of the outcrops in which the pterosaur remains were preserved cannot be accurately determined due to the lack of index fossils, although it is considered to be Late Jurassic or Early Cretaceous. For example, some marls with concretions at the base correlate to some similar rock exposures found in relatively nearby areas, for which an Oxfordian (Late Jurassic) age has been attributed. Martill et al. (2000) mentioned that at stratigraphic levels placed above the pterosaur-bearing strata, abundant fish remains have been discovered, and plants of the genera *Brachyphyllum* and *Williamsonia*. In addition, bivalves of the genera *Megatrifonia* and *Pterotrifonia* (*Scabrotrifonia*) have been discovered in red sandstones close to the pterosaur bone-bearing level, suggesting an Early Cretaceous age (Chong, 1976; Casamiquela and Chong, 1980).



nivel portador de huesos de pterosaurios se han descubierto bivalvos de los géneros *Megatrighonia* y *Pterotrighonia* (*Scabrotrighonia*), los cuales sugieren una edad Cretácico Temprano (Chong, 1976; Casamiquela y Chong, 1980).

Formación Quebrada Monardes

La Formación Quebrada Monardes fue definida por Mercado (1982) y aflora en la Precordillera de Copiapó, en la Región de Atacama, norte de Chile (Hillebrandt, 1973; Covacevich, 1985; Reyes y Pérez, 1987). Esta formación se depositó en una cuenca extensional intra-arco de 50 km de ancho delimitada por fallas, generando un profundo y estrecho canal en dirección norte-sur, paralelo a una cadena volcánica andesítica originada a partir de la subducción de la placa oceánica bajo el margen continental (Bell y Suárez, 1993).

La Formación Quebrada Monardes constituye una sucesión de rocas clásticas rojas de origen continental, compuesta principalmente por areniscas, específicamente areniscas arcósicas rojas, areniscas guijarrosas y conglomerados en menor proporción, así como limolitas, evaporitas y lutitas, teniendo parte de los depósitos un origen eólico (Bell y Suárez, 1985; Bell, 1991; Bell y Suárez, 1993). Estos depósitos se extienden a lo largo de aproximadamente 200 km de norte a sur entre los 26° y 28°S y 69° y 70° W (Bell y Suárez, 1989). La potencia máxima de la sucesión de rocas sedimentarias es de cerca de 1500 metros, los que se alcanzan en la Quebrada El Patón (Bell y Padian, 1995). Aunque casi no existen dataciones radiométricas de esta unidad, se postula que las rocas de la Formación Quebrada Monardes fueron depositadas durante el Cretácico Temprano, ya que la subyacen unidades del Jurásico Superior como las

Quebrada Monardes Formation

The Quebrada Monardes Formation was defined by Mercado (1982) and crops out in the Copiapó Precordillera, in the Región de Atacama, northern Chile (Hillebrandt, 1973; Covacevich, 1985; Reyes and Pérez, 1987). This formation was deposited in a 50 km wide intra-arc extensional basin delimited by faults, generating a deep and narrow channel in a north-south direction, parallel to an andesitic volcanic chain originated from the subduction of the oceanic plate under the continental margin (Bell and Suárez, 1993). The Quebrada Monardes Formation constitutes a succession of red clastic rocks of continental origin, composed mainly of sandstones, specifically red arcotic sandstones, pebble sandstones and conglomerates to a lesser extent, as well as siltstones, evaporites and shales, with part of the deposits having an aeolian origin (Bell and Suárez, 1985, 1993; Bell, 1991). These deposits extend for approximately 200 km from north to south between 26° and 28°S and 69° and 70°W (Bell and Suárez, 1989). The maximum thickness of the sedimentary succession is about 1500 meters, which is reached in the Quebrada El Patón (Bell and Padian, 1995). Although there are almost no radiometric dating of this unit, it is postulated that the rocks of the Quebrada Monardes Formation were deposited during the Early Cretaceous, since it is underlain by Upper Jurassic units such as the marine limestones of the Lautaro Formation (probably Kimmeridgian-Tithonian). In Cerro La Isla, and is overlaid by Upper Cretaceous rocks such as volcanic deposits of the Quebrada Seca Formation (Chong, 1976; Muzzio, 1980; Mercado, 1982; Naranjo and Puig, 1984; Covacevich, 1985; Reyes and Pérez, 1987; Cornejo et al. 1998), although the oldest dating of this unit is close to 72 million years (Iriarte et al. 1999), which still leaves a great margin of uncertainty about the age of the Quebrada Formation Monardes. Stratigraphic columns made by Bell and Suárez (1985) in the localities



calizas marinas de la Formación Lautaro (probablemente Kimeridgiano-Titoniano) en Cerro La Isla, y la sobreyacen rocas del Cretácico Superior, como por ejemplo rocas volcánicas de la Formación Quebrada Seca (Chong, 1976; Muzzio, 1980; Mercado, 1982; Naranjo y Puig, 1984; Covacevich, 1985; Reyes y Pérez, 1987; Cornejo et al., 1998), aunque la datación más antigua de esta unidad es próxima a los 72 millones de años (Iriarte et al. 1999), lo que aún deja un gran margen de incertidumbre sobre la edad de la Formación Quebrada Monardes.

Columnas estratigráficas realizadas en las localidades de Quebrada Codocedo y en Quebrada El Patón, ambas en Cerro La Isla, por Bell y Suárez (1985), mostraron que aproximadamente los dos tercios inferiores de esta sucesión clástica roja están compuestos de areniscas y limolitas con laminación cruzada y horizontal, mientras que el tercio superior está formado por alternancias de conglomerados y areniscas con intercalaciones de evaporitas de 2 a 3 metros de potencia. Estos autores reconocieron en Cerro La Isla un nivel con troncos fósiles que indican la existencia de bosques. Las areniscas rojas se depositaron en un sistema de ríos trenzados, mientras que los conglomerados de la parte superior representan depósitos de abanicos aluviales. En contraste, la presencia de evaporitas (rocas sedimentarias que se originan a partir de la cristalización de sales disueltas en masas de agua) indican la existencia de un clima seco durante su depositación (Bell y Suárez, 1985). La actividad eólica es evidenciada, entre otras cosas, por la presencia de ventifactos (rocas que presentan marcas producto de la arena impulsada por el viento) entre los clastos que forman parte de los conglomerados (Bell y Suárez, 1985; Suárez y Bell, 1986; Bell, 1991).

Se conocen dos yacimientos con pterosaurios en la Formación Quebrada Monardes, uno ubicado en Cerro La Isla y otro en el sector de Cerros Bravos. No obstante, prácticamente toda la información estratigráfica y tafonómica sobre los huesos de pterosaurio provienen



of Quebrada Codocedo and Quebrada El Patón, both in Cerro La Isla, showed that the lower two thirds of this red clastic succession are composed of cross-bedded sandstones and siltstones, and horizontal, while the upper third is formed by alternations of conglomerates and sandstones with intercalations of 2 to 3 meter-thick evaporite levels. These authors recognized in Cerro La Isla a level with fossil trunks that indicate the existence of forests. The red sandstones were deposited in a braided river system, while the conglomerates at the top represent alluvial fan deposits. In contrast, the presence of evaporites (sedimentary rocks that originate from the crystallization of salts dissolved in bodies of water) indicate the existence of a dry climate during their deposition (Bell and Suárez, 1985). Wind activity is evidenced, among other things, by the presence of ventifacts (rocks that show marks from the sand driven by the wind) between the clasts that are part of the conglomerates (Bell and Suárez, 1985; Suárez and Bell, 1986 ; Bell, 1991).

Two sites with pterosaurs are known in the Quebrada Monardes Formation, one located in Cerro La Isla and the other in the Cerros Bravos sector. However, practically all the stratigraphic and taphonomic information on the pterosaur bones come from studies carried out at Cerro La Isla, while there are still no studies that contextualize the Cerros Bravos fossils. Cerro La Isla pterosaur bones were first reported by Bell and Suárez (1989). Bell and Padian (1995) mention the presence of thousands of scattered pterosaur bones that are preserved in a single sedimentary level that has a thickness between 60 cm and 4 m. These authors described the stratigraphy of the flying reptile-bearing level, which they called the "pterosaur horizon", differentiating three sections, which were referred from base to roof as units A, B and C. The basal unit (A) is composed of conglomerate sandstones with cross-bedding in trough; it is a material with very poor selection, which includes large blocks of rock. The intermediate unit (B) consists of cross-bedded and horizontal



de los estudios realizados en Cerro La Isla, mientras que aún no existen estudios que contextualicen los fósiles de Cerros Bravos. Los huesos de pterosaurio de Cerro La Isla fueron reportados por primera vez por Bell y Suárez (1989). Bell y Padian (1995) mencionan la presencia de miles de huesos dispersos de pterosaurios están preservados en un solo nivel sedimentario que presenta un grosor comprendido entre los 60 cm y los 4 m. Estos autores describieron la estratigrafía del nivel fosilífero con huesos de reptiles voladores, al que denominaron “horizonte de los pterosaurios”, diferenciando tres tramos, los que fueron referidos de base a techo como unidades A, B y C. La unidad basal (A) está compuesta por areniscas conglomeráticas con laminación cruzada en artesa; es un material con muy mala selección, que incluye grandes bloques de roca. La unidad intermedia (B) está formada por areniscas con laminación cruzada y horizontal. Por último, la unidad de techo (C), mucho menos potente, se compone de sedimentos finos (limolitas y lutitas) con laminación paralela y muy buena selección.

Según Bell y Padian (1995), las facies sedimentarias y las secuencias de facies evidencian un clima cálido y árido, con escasas lluvias estacionales. La depositación de la Formación Quebrada Monardes ocurrió en una cuenca desértica flanqueada por montañas y volcanes, la que se caracterizaba por presentar un paisaje formado por campos de dunas, lagunas salinas, lodazales, abanicos aluviales y llanuras inundables (Bell y Suárez, 1985, 1989; Bell y Padian, 1995). Se piensa que la línea costera durante el tiempo en que se depositó el nivel portador de fósiles estaba a aproximadamente 20 km, o como mucho, a 50 km hacia el oeste (Bell y Suárez, 1993).

Los depósitos inmediatamente por sobre y debajo del “horizonte de los pterosaurios” se originaron por inundaciones producto del desbordamiento de ríos en una extensa llanura aluvial (Bell y Padian, 1995). El nivel portador de huesos de pterosaurios corresponde a depósitos de



bedded sandstones. Finally, the much less thicker roof unit (C) is made up of fine sediments (siltstones and shales) with parallel lamination and very good selection.

According to Bell and Padian (1995), the sedimentary facies and the facies sequences show a warm and arid climate, with little seasonal rains. The deposition of the Quebrada Monardes Formation occurred in a desert basin flanked by mountains and volcanoes, which was characterized by presenting a landscape formed by dune fields, saline lagoons, mud flats, alluvial fans and flood plains (Bell and Suárez, 1985, 1989; Bell y Padian, 1995). The coastline at the time the fossil-bearing layer was deposited is thought to be approximately 20 km, or at most 50 km to the west (Bell and Suárez, 1993).

Deposits immediately above and below the “pterosaur horizon” originated from flooding caused by overflowing rivers in an extensive alluvial plain (Bell and Padian, 1995). The pterosaur bone-bearing level, as mentioned above, corresponds to deposits of debris and sediments carried by an enormous flow of water, which is evidenced by the change in granulometry, selection, and stratification as one ascends through this level, being the most basal unit (A) characterized by having cross-bedding and very poor clast selection, with some very large; (B) shows a better selection than A and partial horizontal lamination, while the uppermost unit (C) is characterized by mudstones with very good selection, horizontal lamination and lack of clasts. This leads to the interpretation that units A and B were deposited by a huge flow of high-energy water that carried a substantial load of sediment, clasts of various sizes, and the bones of pterosaurs, dinosaurs, and other animals through the floodplain, wearing down the surface of the floodplain to a depth of 1 m (evidenced by an erosive interface between unit A and the underlying level) (Bell and Padian, 1995). This interpretation successfully explains the decrease in clasts, the change in selection and stratification



escombros y sedimentos arrastrados por un enorme flujo de agua, lo que se evidencia por el cambio de granulometría, selección, y estratificación a medida que se asciende por este nivel, siendo la unidad más basal (A) caracterizada por tener estratificación cruzada y muy mala selección de clastos, con algunos muy grandes; B muestra una mejor selección que A y en parte laminación horizontal, mientras que la unidad más superior (C) se caracteriza por fangolitas con muy buena selección, laminación horizontal y carencia de clastos. Esto lleva a interpretar que las unidades A y B fueron depositadas por enorme flujo de agua de alta energía que arrastró una carga sustancial de sedimentos, clastos de distintos tamaños, y los huesos de pterosaurios, dinosaurios y de otros animales a través de la planicie aluvial, desgastando la superficie de ésta hasta una profundidad de 1 m (evidenciada por una superficie de contacto erosiva entre la unidad A y el nivel subyacente) (Bell y Padian, 1995). Esta interpretación explica muy bien el decrecimiento en los clastos, el cambio de selección y de la estratificación a medida que se asciende desde la unidad A hasta la C, ya que las 2 primeras representarían las fases de mayor energía del evento, mientras que la C representa los depósitos en suspensión de las aguas fangosas una vez que disminuyó la energía del flujo (Bell y Padian, 1995).



as one ascends from unit A to C, since the first two would represent the highest energy phases of the event, while C represents the suspended deposits of the muddy waters once the energy of the flow decreased (Bell and Padian, 1995).

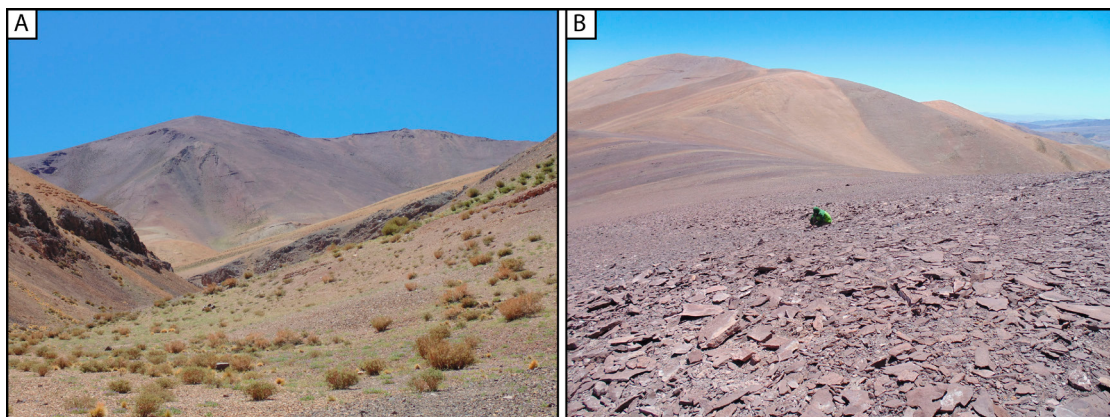


Figura 4. “Cerro Tormento”, nueva localidad con restos de pterosaurios de la Formación Quebrada Monardes (Cretácico Inferior). **A**, vista general del cerro en cuya cima se descubrió el yacimiento con pterosaurios. **B**, Yacimiento con huesos de pterosaurios. Muchas de las lajas de arenisca roja que se observan en la imagen preservan huesos desarticulados de pterosaurios.

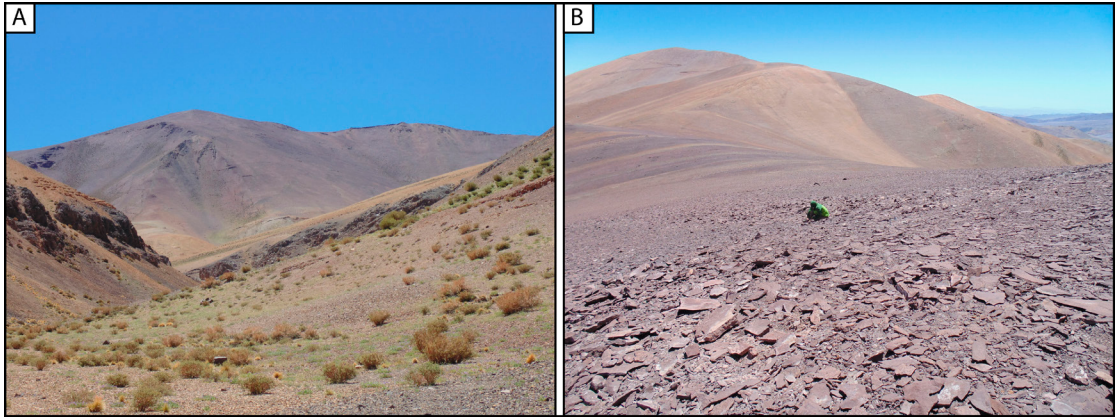


Figure 4. “Cerro Tornado”, a new locality with remains of pterosaurs from the Quebrada Monardes Formation (Lower Cretaceous). **A**, general view of the hill at the top of which the site with pterosaurs was discovered. **B**, Site with pterosaur bones. Many of the red sandstone slabs seen in the image preserve disarticulated pterosaur bones.

3. Pterosaurios en Chile

Los hallazgos de pterosaurios en Chile son muy escasos, a diferencia de lo que ocurre en otras regiones de Sudamérica. Prácticamente todos los reportes de hallazgos de pterosaurios en Chile provienen del norte del país, específicamente de tres unidades geológicas repartidas entre las regiones de Antofagasta y Atacama. A continuación, se presenta cada uno de estos interesantes hallazgos.

3.1. El pterosaurio que no era *Pterodaustro*: El descubrimiento del primer pterosaurio en Chile.

El primer hallazgo de un pterosaurio en Chile fue realizado en Quebrada La Carreta, ubicada en la Sierra de Candeleros, Región de Antofagasta. Esta sierra forma parte de la gran Cordillera de Domeyko, localizada en pleno Desierto de Atacama. Los huesos de este pterosaurio fueron descubiertos por Guillermo Chong (Chong, 1976). Consciente de la importancia de su hallazgo, el profesor Chong invitó al paleontólogo argentino Rodolfo Casamiquela en el invierno de 1973 para que fuera al sitio del descubrimiento. Casamiquela reconoció de inmediato la relevancia del hallazgo, especialmente porque en ese momento los registros de pterosaurios en Sudamérica eran aún muy escasos. Los restos fueron extraídos con la ayuda del técnico Hugo Cotapos, quién era colaborador de Guillermo Chong, mientras que la preparación técnica de los huesos (remoción de la roca que los cubría) fue realizada por los técnicos Martín Vince y Eulice Inostrosa (Casamiquela y Chong, 1980).

Casamiquela y Chong (1980) fueron los primeros en describir estos huesos, correspondientes a un húmero, una mandíbula incompleta y porciones del premaxilar. Casamiquela y Chong (1980) observaron que el premaxilar presentaba una morfología muy particular. Su superficie

3. Pterosaurs in Chile

The findings of pterosaurs in Chile are very scarce, unlike what happens in other regions of South America. Practically all the reports of pterosaurs in Chile come from the north of the country, specifically from three geological units distributed between the Antofagasta and Atacama regions. Each of these interesting findings is presented below.

3.1. The pterosaur that was not *Pterodaustro*: The discovery of the first pterosaur in Chile.

The first find of a pterosaur in Chile was made in Quebrada La Carreta, located in the Sierra de Candeleros, Región de Antofagasta. This mountain range is part of the great Cordillera de Domeyko, located in the middle of the Atacama Desert. The bones of this pterosaur were discovered by Guillermo Chong (Chong, 1976). Aware of the importance of his find, Professor Chong invited Argentine paleontologist Rodolfo Casamiquela in the winter of 1973 to the site of the discovery. Casamiquela immediately recognized the relevance of the find, especially since at that time pterosaur records in South America were still very scarce. The remains were extracted with the help of technician Hugo Cotapos, who was a collaborator of Guillermo Chong, while the technical preparation of the bones (removal of the rock that covered them) was carried out by technicians Martín Vince and Eulice Inostrosa (Casamiquela and Chong, 1980).

Casamiquela and Chong (1980) were the first to describe these bones, corresponding to a humerus, an incomplete mandible, and portions of the premaxilla. Casamiquela and Chong (1980) observed that the premaxilla had a very particular morphology. Its outer surface had numerous vertical grooves, closely spaced. This morphology was

exterior tenía numerosas estrías verticales, muy juntas entre sí. Esa morfología era muy similar a la que Rodolfo Casamiquela había observado en el pterosaurio argentino *Pterodaustro guinazui*, el cual había sido descrito en el año 1970 por el renombrado paleontólogo de vertebrados José Bonaparte, a partir de ejemplares descubiertos en depósitos lacustres de edad Cretácico Inferior, ubicados en Sierra de las Quijadas, en la Provincia de San Luis, Argentina. Casamiquela observó una gran semejanza entre esas estrías y los dientes de *Pterodaustro*. Este pterosaurio es particularmente llamativo debido a su extraña dentición. Su hocico es muy largo y estrecho, y su porción anterior está curvada hacia arriba. Los dientes en el maxilar y premaxilar, no son particularmente extraños: éstos son pequeños y están espaciados regularmente. Sin embargo, los dientes en el dentario son completamente diferentes. Estos dientes son largos y muy finos, y están muy próximos entre sí, de modo que forman una estructura que de cierta forma recuerda a las barbas de las ballenas. El largo de los dientes excede la altura del propio cráneo al momento de cerrar la mandíbula. Casamiquela y Chong (1980) interpretaron las estrías observadas en el premaxilar chileno representaban dientes con la misma morfología presente en *Pterodaustro*, por lo que dichos investigadores propusieron que ese conjunto de huesos pertenecía a aquel género de pterosaurio. Muchos años después, los investigadores David Martill, Eberhard Frey, Guillermo Chong y Charles Michael Bell examinaron algunos de los restos originales que Casamiquela y Chong habían atribuido a *Pterodaustro* en 1980. Particularmente, estos elementos fueron reinterpretados como una mandíbula incompleta, la cual preserva parte de ambas ramas mandibulares y la sínfisis (el punto de unión entre las dos ramas mandibulares), junto a una porción de premaxilar. Estos investigadores se dieron cuenta que los supuestos dientes de *Pterodaustro* identificados en uno de los fragmentos fósiles en realidad correspondían a estrías de una cresta craneal. Además, estos

very similar to that observed by Rodolfo Casamiquela in the Argentine pterosaur *Pterodaustro guinazui*, which had been described in 1970 by the renowned vertebrate paleontologist José Bonaparte, from specimens discovered in Lower Cretaceous lake deposits. located in Sierra de las Quijadas, in the Province of San Luis, Argentina. Casamiquela observed a great resemblance between these grooves and the teeth of *Pterodaustro*. This pterosaur is particularly striking due to its strange dentition. Its snout is very long and narrow, and its anterior portion is curved upwards. The teeth in the maxilla and premaxilla are not particularly strange: they are small and regularly spaced. However, the teeth in the dentary are completely different. These teeth are long and very fine, and they are very close to each other, forming a structure that in a certain way resembles the baleen of whales. The length of the teeth exceeds the height of the skull itself when closing the jaw. Casamiquela and Chong (1980) interpreted the striations observed in the Chilean premaxilla as teeth with the same morphology present in *Pterodaustro*, for which these researchers proposed that this set of bones belonged to that genus of pterosaur. Many years later, researchers David Martill, Eberhard Frey, Guillermo Chong and Charles Michael. Bell examined some of the original remains that Casamiquela and Chong had attributed to *Pterodaustro* in 1980. In particular, these elements were reinterpreted as an incomplete mandible, which preserves part of both mandibular rami and the symphysis (the junction point between the two mandibular rami), together with a portion of the premaxilla. These researchers realized that the supposed *Pterodaustro* teeth identified in one of the fossil fragments actually corresponded to grooves on a cranial ridge. In addition, these researchers observed that the jaw preserved robust and protruding alveoli (the cavities that housed the teeth). In any manner, these characteristics could belong to *Pterodaustro*, but the specimen corresponded to a pterosaur clade that until then it had only



investigadores observaron que la mandíbula preservaba alveolos robustos y sobresalientes (cavidades que alojaban los dientes). Estas características mostraron que de ninguna manera se trataba de *Pterodaustro*, sino que el ejemplar correspondía a un pterosaurio de un clado que hasta ese momento solamente había sido identificado en el hemisferio norte: Dsungaripteridae. Este grupo se caracteriza por poseer llamativos cráneos crestados, un pico desdentado y curvado dorsalmente, y dientes ubicados más posteriormente, los cuales son bajos, romos, y están insertos en alveolos robustos y sobresalientes (Wellnhofer, 1991; Martill et al., 2000; Witton, 2013). En base a la dentición, se piensa que estos pterosaurios se alimentaban principalmente de moluscos, a los cuales trituraban usando sus dientes romos. Un miembro bien conocido de este grupo es *Dsungaripterus weii*, del Cretácico Inferior de China (Young, 1964). En base a comparaciones, David Martill y su equipo se dieron cuenta que el dsungariptérico del norte de Chile no era *Dsungaripterus*, ya que se diferenciaba de este género principalmente en el número de alveolos. Debido a este y otros rasgos distintivos, este dsungariptérico fue nombrado *Domeykodactylus ceciliae*, lo que hizo de este animal el primer (y hasta ahora único) pterosaurio nombrado en Chile.



been identified in the northern hemisphere: the Dsungaripteridae. This group is characterized by having striking crested skulls, a dorsally curved toothless beak, and teeth located more posteriorly, which are low, blunt, and inserted in robust and protruding alveoli (Wellnhofer, 1991; Martill et al., 2000; Witton, 2013). Based on its dentition, these pterosaurs are thought to feed primarily on mollusks, which they ground up using their blunt teeth. A well-known member of this group is *Dsungaripterus weii*, from the Lower Cretaceous of China (Young, 1964). Based on comparisons, David Martill and his team realized that the dsungaripterid of northern Chile was not *Dsungaripterus*, since it differed from this genus mainly in the number of alveoli. Due to this and other distinctive features, this dsungaripterid was named *Domeykodactylus ceciliae*, which made this animal the first (and so far, only) pterosaur named in Chile.

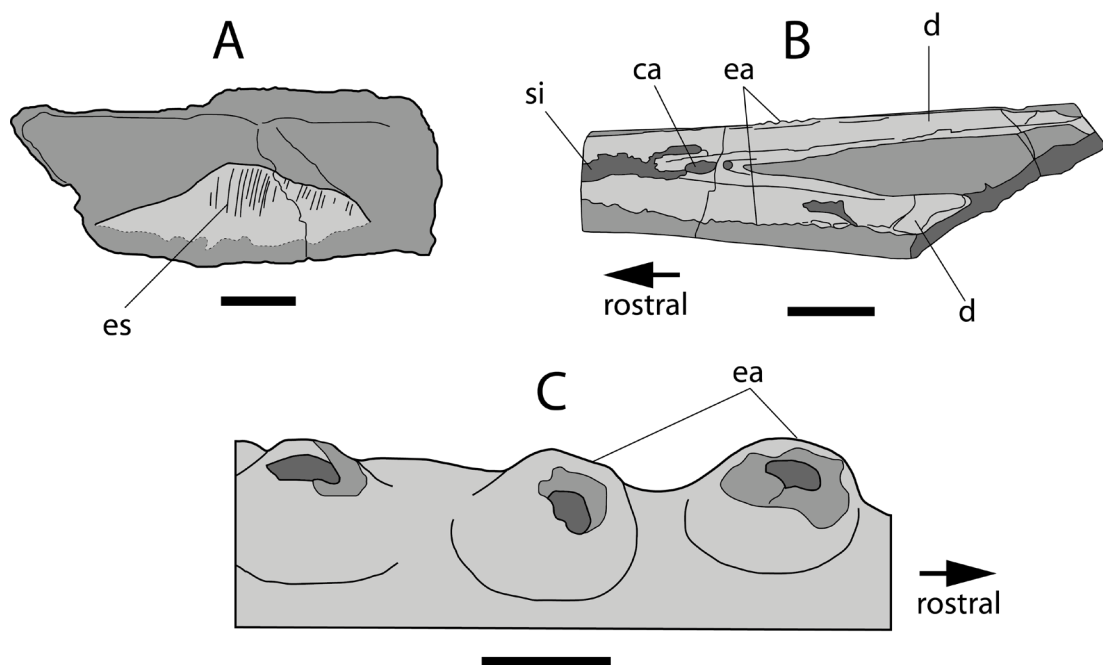


Figura 5. Fragmentos craneales de *Domeykodactylus ceciliae*. **A**, Porción de premaxilar con parte de la cresta sagital preservada. **B**, mandíbula incompleta. **C**, detalle de los alvéolos. Redibujados de Martill et al. (2000). Abreviaciones: ae: alveolos expandidos, ca: cavidad, d: dentario, es: estrías, si: sínfisis. Barras de escala en A y B=20 mm. Barra de escala en C= 2 mm.

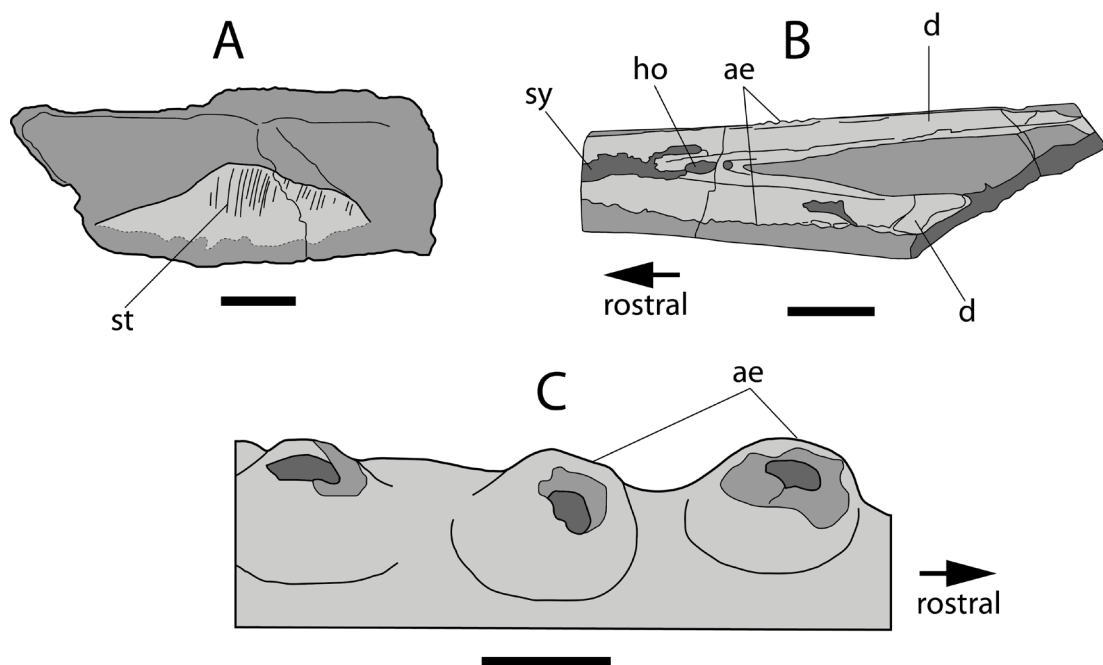


Figure 5. Cranial fragments of *Domeykodactylus ceciliae*. **A**, Portion of premaxilla with part of the sagittal crest preserved. **B**, incomplete jaw. **C**, detail of the alveoli. Redrawn from Martill et al. (2000). Abbreviations: d: dentary, ea: expanded alveoli, ho: hole, st: striations, sy: symphysis. Scale bars at A and B = 20 mm. Scale bar in C = 2 mm.



Figura 6. Reconstrucción del posible aspecto en vida de *Domeykodactylus ceciliae* (Pterodactyloidea: Dsungaripteridae), el único pterosaurio nombrado hasta ahora en Chile.



Figure 6. Reconstruction of the possible appearance in life of *Domeykodactylus ceciliae* (Pterodactyloidea: Dsungaripteridae), the only pterosaur named so far in Chile.

3.2. Los pterosaurios que vigilaban el desierto

En el año 1989, los investigadores Charles Michael Bell y Manuel Suárez dieron a conocer un interesante descubrimiento en una localidad llamada Cerro La Isla, ubicada aproximadamente 80 km al este de la ciudad de Copiapó, en la Región de Atacama. En aquel lugar, estos investigadores descubrieron un diverso registro de huesos fósiles, huellas y madrigueras atribuidos a vertebrados mesozoicos. Ellos encontraron huesos y huellas atribuidos a dinosaurios, así como huesos fragmentarios pertenecientes a otros vertebrados. El hallazgo más llamativo correspondió a un estrato formado principalmente por arenisca y conglomerados que preserva cientos (o quizás miles) de huesos fragmentarios y dispersos de pterosaurios. Unos años después, esta capa fue estudiada más detalladamente por Charles Michael Bell y David Padian, quienes en 1995 publicaron los resultados de este estudio. En aquel, estos investigadores resaltaron la alta abundancia de huesos de pterosaurios, los cuales en su mayoría parecían no presentar una asociación clara entre sí. Algunos de estos huesos fueron cortados para generar láminas delgadas que permitieran estudiar la estructura interna bajo el microscopio. A partir de estas láminas delgadas, los investigadores se dieron cuenta que algunos de los huesos pertenecían a individuos juveniles. La gran acumulación de huesos, junto con la presencia de individuos jóvenes, llevó a estos investigadores a sugerir que se trataba de una colonia de pterosaurios que habían habitado en lo que hoy es el norte de Chile durante el Cretácico Temprano. La pregunta es, ¿por qué hay tantos huesos acumulados? Las características del estrato que contenía los huesos sugerían que se había formado de forma abrupta, como consecuencia de un violento flujo de agua y sedimentos. Pero entonces, ¿este flujo de alta energía es el causante de la muerte de toda esa colonia de pterosaurios? Bell y Padian (1995) lo sugirieron como una posibilidad, ya que encontraron que

3.2. The pterosaurs that guarded the desert

In 1989, researchers Charles Michael Bell and Manuel Suárez published an interesting discovery in a locality called Cerro La Isla, located approximately 80 km east of the city of Copiapó, in the Atacama Region. In that site, these researchers discovered a diverse record of fossil bones, tracks, and burrows attributed to Mesozoic vertebrates. They found bones and tracks attributed to dinosaurs, as well as fragmentary bones belonging to other vertebrates. The most striking finding corresponded to a stratum formed mainly by sandstone and conglomerates that preserved hundreds (or perhaps thousands) of fragmentary and scattered bones of pterosaurs. A few years later this layer was studied in more detail by Charles Michael Bell and David Padian, who published the results of this study in 1995. In it, these researchers highlighted the high abundance of pterosaur bones, most of which did not seem to present a clear association with each other. Some of these bones were cut to generate thin sheets that allowed to study the internal structure under the microscope. From these thin sheets, the researchers realized that some of the bones belonged to juvenile individuals. The large accumulation of bones, together with the presence of young individuals, led these researchers to suggest that it was a colony of pterosaurs that had inhabited what is now northern Chile during the Early Cretaceous. The question is, why are there so many accumulated bones? The characteristics of the stratum that contained the bones suggested that it had formed abruptly as a result of a violent flow of water and sediment. But then, is this high-energy flux the cause of the death of that entire colony of pterosaurs? Bell and Padian (1995) suggested this as a possibility, as they found that some bones appeared to show association with each other. However, they postulated that another possibility is that this flow has carried both carcasses and disarticulated bones of animals that had died at the site



algunos huesos parecían mostrar asociación entre sí. Sin embargo, ellos postularon que otra posibilidad es que este flujo haya arrastrado tanto carcazas como huesos desarticulados de animales que habían muerto en el lugar con anterioridad (quizás durante generaciones). Esta incógnita aún debe ser resuelta a partir de estudios detallados del estrato y de los huesos preservados en ella. Otra pregunta que surge es, ¿qué tipo de pterosaurios son? En su artículo, Bell y Padian (1995) mencionaron una vértebra cervical que presenta características que sugieren afinidades con el grupo de los pterodactiloideos. Sin embargo, dichos autores no hicieron ninguna precisión sobre el grupo particular de pterosaurios pterodactiloideos que vivieron en aquel lugar.

Varios años después, más precisamente en 2006, un nuevo estudio liderado por el paleontólogo británico David Martill entregó nuevas pistas sobre la identidad de los pterosaurios preservados en Cerro La Isla. Estos investigadores describieron tres fragmentos mandibulares, dos de ellos probablemente correspondientes a partes del dentario, mientras que el tercero preservaba parte de la sínfisis mandibular (sitio de unión entre ambas mandíbulas, análogo a nuestro mentón). Adicionalmente, estos investigadores describieron un fragmento de la primera falange alar, el cuál preservaba la superficie que articulaba con el metacarpal alar, en la cual se producía el movimiento de flexión y extensión del ala. La morfología y disposición de los dientes incompletos preservados en los fragmentos de mandíbula entregaron información mucho más precisa que ayudó a identificar el tipo de pterosaurios hallados en Cerro La Isla. Estos dientes eran finos, estaban muy próximos entre sí y estaban orientados anterolateralmente (oblicuamente con respecto al eje longitudinal de la mandíbula). Estos caracteres son propios de un clado altamente especializado de pterosaurios pterodactiloideos, denominados Ctenochasmatidae (Unwin, 2003). Los pterosaurios que forman parte de este grupo poseían hocicos muy largos y estrechos con



before (perhaps for generations). This question has yet to be resolved from detailed studies of the stratum and the bones preserved in it. Another question that arises is, what kind of pterosaurs are they? In their article, Bell and Padian (1995) mentioned a cervical vertebra that presents characteristics that suggest affinities with the pterodactyloid group. However, these authors did not make any precision about the particular group of pterodactyloid pterosaurs that lived in that place. Several years later, more precisely in 2006, a new study led by British paleontologist David Martill provided new clues about the identity of the pterosaurs preserved in Cerro La Isla. These researchers described three mandibular fragments, two of them probably corresponding to parts of the dentary, while the third preserved part of the mandibular symphysis (union site between both jaws, analogous to our chin). Additionally, these researchers described a fragment of the first wing phalanx, which preserved the surface that articulated with the wing metacarpal, in which the flexion and extension movement of the wing occurred. The morphology and disposition of the incomplete teeth preserved in the jaw fragments provided much more precise information that helped to identify the type of pterosaurs found at Cerro La Isla. The teeth were fine, very close to each other and oriented anterolaterally (obliquely relative to the longitudinal axis of the mandible). These characters are typical of a highly specialized clade of pterodactyloid pterosaurs, called Ctenochasmatidae (Unwin, 2003). The pterosaurs that are part of this group had very long and narrow snouts with fine needle-like teeth (Martill et al., 2006). From this morphology, it has been inferred that the members of this group probably fed on small aquatic organisms which they trapped through water filtration, which was possible thanks to their teeth, which are fine and are arranged very close together, a way similar to how the current flamingos feed (Wellnhofer, 1991; Unwin, 2006). These pterosaurs lived from the Upper Jurassic to the late Lower

finos dientes similares a agujas (Martill et al., 2006). A partir de esta morfología, se ha inferido que los miembros de este grupo probablemente se alimentaban de pequeños organismos acuáticos los cuales atrapaban mediante filtración del agua, la que era posible gracias a sus dientes, los cuales son finos y se disponen muy juntos, de una manera similar a como se alimentan los actuales flamencos (Wellnhofer, 1991; Unwin, 2006). Estos pterosaurios vivieron desde el Jurásico Superior hasta la última etapa del Cretácico Inferior (Martill et al. 2006; Alarcón-Muñoz et al., 2020). Los miembros de este grupo se conocen en Europa (*Ctenochasma* y *Gnathosaurus*), Asia (*Huanhepterus*, *Gegepterus*, *Pterofiltrus*, entre otros), Norteamérica (*Kepodactylus*) y Sudamérica (*Pterodaustro*) (Von Meyer, 1834; Bonaparte, 1970; Dong, 1982; Harris y Carpenter, 1996; Jouve, 2004; Wang et al., 2007; Jiang y Wang, 2011a, b). También existe referencia a la existencia de ctenocasmátidos en África, específicamente en Tanzania, aunque por ahora esta identificación se encuentra en duda (Andres y Ji, 2008; Costa et al., 2015). Unos años después, Alarcón-Muñoz et al. (2020), describieron nuevos restos de pterosaurios de Cerro La Isla, los cuales habían sido colectados en 1988 por Larry Marshall, Charles Michael Bell, Patricia Salinas and Manuel Suárez. En esta última publicación se describieron nuevos restos mandibulares junto a un fragmento de rostro. La morfología y disposición de las bases dentales son similares a la de los restos mandibulares descritos el año 2006 por David Martill y sus colaboradores, lo cual apoya la propuesta inicial sobre la identidad de los pterosaurios de Cerro La Isla. Sin embargo, en este estudio se obtuvo información adicional que ayudó a precisar un poco más esta asignación. El fragmento de rostro estudiado preservaba claramente dientes en alveolos distribuidos en los maxilares. ¿qué tiene esto de relevante? Pues bien, resulta que el único ctenocasmátido sudamericano nominado hasta el momento, *Pterodaustro guinazui*, no posee alveolos en los maxilares, sino que los dientes probablemente se fijaban al hueso mediante algún

Cretaceous (Martill et al., 2006; Alarcón-Muñoz et al., 2006). Members of this group are known from Europe (*Ctenochasma* and *Gnathosaurus*), Asia (*Huanhepterus*, *Gegepterus*, *Pterofiltrus*, among others), North America (*Kepodactylus*) and South America (*Pterodaustro*) (Von Meyer 1834; Bonaparte, 1970; Dong, 1982; Harris and Carpenter, 1996; Jouve, 2004; Wang et al., 2007; Jiang and Wang, 2011a, b). There is also reference to the existence of ctenochasmatids in Africa, specifically in Tanzania, although for now this identification is in doubt (Andres and Ji, 2008; Costa et al., 2015). A few years later, Alarcón-Muñoz et al. (2020), described new pterosaur remains from Cerro La Isla, which had been collected in 1988 by Larry Marshall, Michael Bell, Patricia Salinas and Manuel Suárez. In this latest publication, new mandibular remains were described together with a fragment of the rostrum. The morphology and disposition of the dental bases are like that of the mandibular remains described in 2006 by David Martill and his collaborators, which supports the initial proposal on the identity of the pterosaurs of Cerro La Isla. However, in this study additional information was obtained that helped to refine this allocation a bit more. The rostrum fragment studied clearly preserved teeth in alveoli distributed in the jaws. What is relevant about this? Well, it turns out that the only South American ctenochasmatid nominated so far, *Pterodaustro guinazui*, does not have alveoli in the maxillae, but rather that the teeth were probably fixed to the bone by means of some type of soft tissue (Chiappe et al., 2000, Wang et al. 2007). This difference in morphology indicates that the ctenochasmatids of Cerro La Isla corresponds to a different species, although at the moment there is not enough material available to give it a distinctive name. Additionally, Alarcón-Muñoz et al. (2020) described two middle cervical vertebrae, which are elongated and with the neural arch integrated to the rest of the vertebral body. In addition, in one of these vertebrae the neural spine is preserved, which is very low, while the



tipo de tejido blando (Chiappe et al., 2000, Wang et al., 2007). Esta diferencia en la morfología indica que el ctenocasmátido de Cerro La Isla corresponde a una especie diferente, aunque por el momento no se dispone del material suficiente como para poder darle un nombre distintivo. Adicionalmente, Alarcón-Muñoz et al. (2020) describieron dos vértebras cervicales medias, las cuales son alargadas y con el arco neural integrado al resto del cuerpo vertebral. Además, en una de estas vértebras está preservada la espina neural, la cual es muy baja, mientras que la otra vértebra preserva un foramen neumático oval a cada lado del cuerpo vertebral. Esta morfología concuerda con aquella observada en las vértebras cervicales medias presentes en otros miembros de Ctenochasmatidae, lo cual constituyó evidencia adicional que sustenta de manera más robusta la presencia de esta familia de pterosaurios pterodactiloideos durante el Cretácico Temprano en lo que hoy es el norte de Chile (Alarcón-Muñoz et al., 2020).



other vertebra preserves an oval pneumatic foramen on each side of the vertebral body. This morphology agrees with that observed in the middle cervical vertebrae present in other members of Ctenochasmatidae, which constituted additional evidence that more robustly supports the presence of this family of pterodactyloid pterosaurs during the Early Cretaceous in what is now northern Chile. (Alarcón-Muñoz et al., 2020).

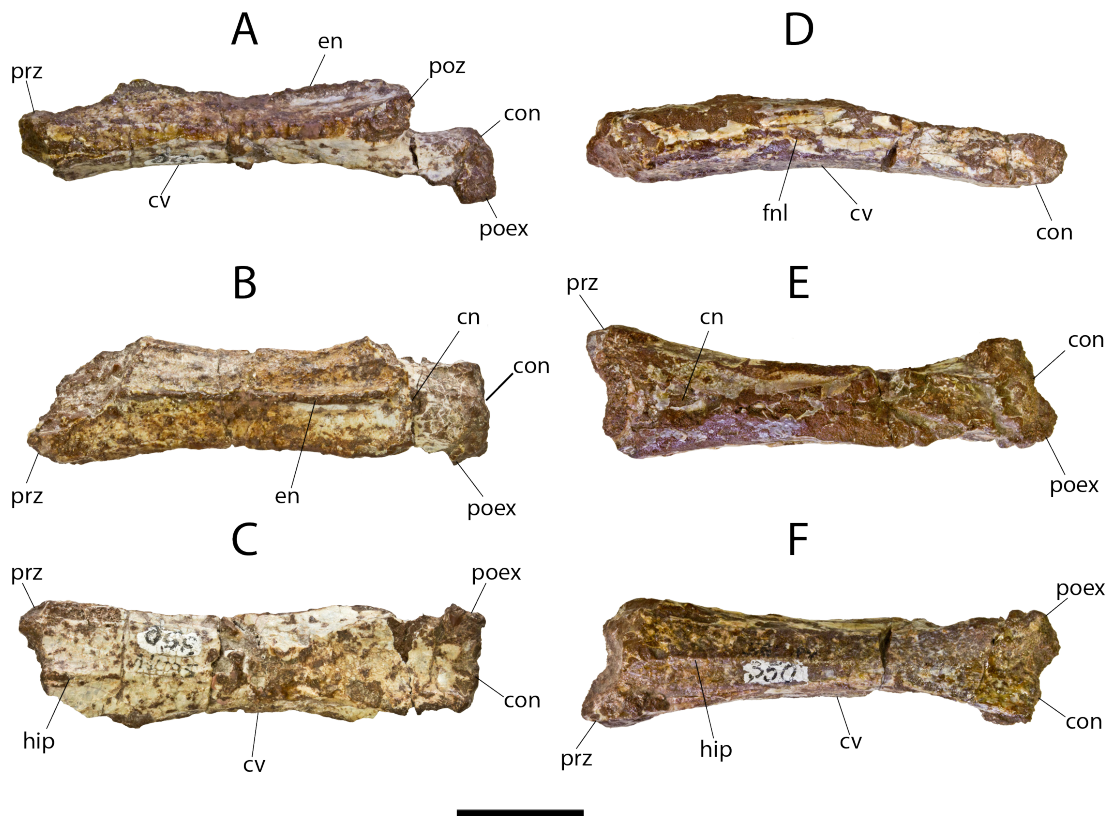


Figura 7. Vértabras cervicales medias de pterosaurios ctenocasmátidos procedentes de Cerro La Isla, descritas en Alarcón-Muñoz et al. (2020). SGO.PV.350, **A**, vista lateral izquierda, **B**, vista dorsal, **C**, vista ventral. SGO. PV.351. **D**, vista lateral izquierda, **E**, vista dorsal, **F**, vista ventral. Abreviaciones: cn: canal neural, con: cóndilo, cv: centro vertebral, en: espina neural, fnl: forámina neumática lateral, hip: hipapófisis, poex: postexapófisis, poz: postzigapófisis, prz: prezigapófisis. Barra de escala = 20 mm.

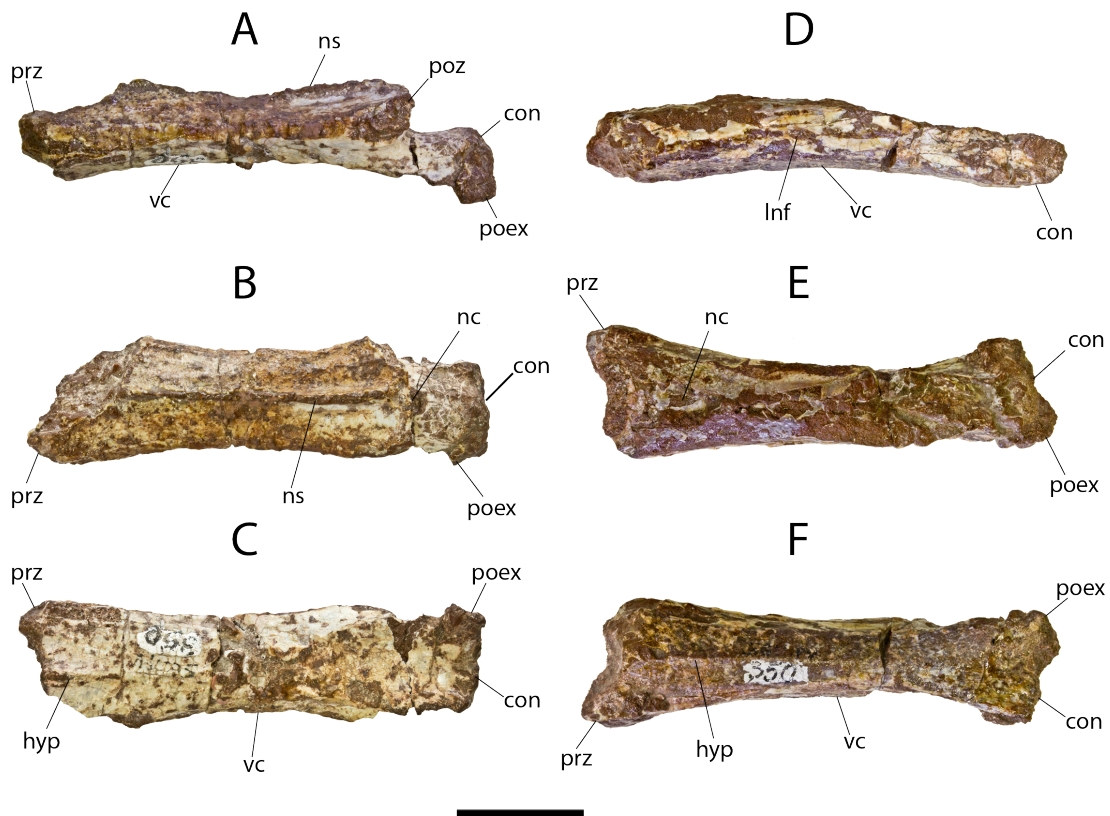


Figure 7. Middle cervical vertebrae of ctenochasmatid pterosaurs from Cerro La Isla, described in Alarcón-Muñoz et al. (2020). SGO.PV.350, **A**, left lateral view, **B**, dorsal view, **C**, ventral view. SGO.PV.351. **D**, left lateral view, **E**, dorsal view, **F**, ventral view. Abbreviations: co: condyle, hyp: hypapophysis, Inf: lateral pneumatic foramina, nc: neural canal, ns: neural spine, poex: postexapophysis, poz: postzygapophysis, prz: prezygapophysis, vc: vertebral centrum. Scale bar = 20 mm.



El año 2013, los entonces estudiantes de geología de la Universidad de Chile Edwin González y Hermann Rivas, se encontraban en un viaje de campo en el sector de Cerros Bravos, ubicado aproximadamente a 100 km al norte de Cerro La Isla, con el objetivo de explorar afloramientos de la Formación Quebrada Monardes. Mientras prospectaban en la zona, ambos profesionales hallaron unos extraños huesos e impresiones de huesos preservados en lajas de arenisca rojiza. Emocionados, González y Rivas recogieron los huesos y los llevaron al Museo Nacional de Historia Natural, donde fueron identificados como pertenecientes a pterosaurios. En diciembre de 2018 se organizó una expedición al sitio, con el objetivo de encontrar más huesos de pterosaurios. La búsqueda no fue fácil. El mejor sitio para acampar se encuentra sobre los 3000 m s.n.m. El punto GPS registrado por Edwin González indicaba que el supuesto yacimiento se encontraba mucho más alto. Después de horas de subida en pendiente, con dificultades para respirar con normalidad, y con radiación solar bastante potente, se logró ubicar la capa portadora de huesos, aproximadamente a 4320 m s.n.m. El sitio se encuentra literalmente en la cima de una montaña. El lugar está repleto de lajas rojizas de arenisca, muchas de ellas con huesos e impresiones de huesos de pterosaurios. El estrato del que se desprendieron aquellas lajas preserva muchos huesos desarticulados, la mayoría de ellos correspondientes a huesos de las extremidades. En aquella ocasión se colectaron varios especímenes, los cuales actualmente se encuentran en preparación y estudio. Las características generales de este yacimiento son muy similares a las de Cerro La Isla, por lo que de momento podemos hablar de un segundo sitio con una aparentemente gran acumulación de huesos de pterosaurios (Alarcón-Muñoz et al., 2018a). Nuevos estudios de estos materiales y de las características del yacimiento nos permitirán obtener información novedosa sobre estos dragones del Desierto de Atacama.



In 2013, the then geology students of the University of Chile Edwin González and Hermann Rivas, were on a field trip in the sector of Cerros Bravos, located approximately 100 km north of Cerro La Isla, with the objective of explore outcrops of the Quebrada Monardes Formation. While prospecting in the area, both professionals found some strange bones and bone impressions preserved in slabs of reddish sandstone. Excited, González and Rivas collected the bones and took them to the Museo Nacional de Historia Natural, where they were identified as belonging to pterosaurs. An expedition to the site was organized in December 2018, with the aim of finding more pterosaur bones. The search was not easy. The best place to camp is at over 3,000 meters above sea level. The GPS point recorded by Edwin González indicated that the alleged site was much higher. After hours of going uphill, with difficulty breathing normally, and with quite powerful solar radiation, it was possible to locate the bone-bearing layer, approximately at 4,320 m a.s.l. The site is literally on the top of a mountain. The place is littered with reddish slabs of sandstone, many of them with bones and prints of pterosaur bones. The layer from which those slabs were detached preserves many disarticulated bones, most of them corresponding to bones of the extremities. On that occasion, several specimens were collected, which are currently under preparation and study. The general characteristics of this site are very similar to those of Cerro La Isla, so for the moment we can speak of a second site with an apparently large accumulation of pterosaur bones (Alarcón-Muñoz et al. 2018a). New studies of these materials and the characteristics of the site will allow us to obtain novel information about these dragons from the Atacama Desert.



Figura 8. Reconstrucción del posible aspecto en vida de los pterosaurios de Cerro La Isla (Pterodactyloidea: Ctenochasmatidae) y del ambiente en que vivieron.



Figure 8. Reconstruction of the possible appearance in life of the pterosaurs of Cerro La Isla (Pterodactyloidea: Ctenochasmatidae) and the environment in which they lived.

3.3. El pterosaurio más antiguo descubierto en Chile

En otra zona del Desierto de Atacama, específicamente en las cercanías de la ciudad de Calama, Región de Antofagasta, se descubrió el esqueleto parcial de un pterosaurio. Este hallazgo ha comenzado a mostrar que los patrones biogeográficos de algunos tipos de pterosaurios fueron más complejos de lo que se ha asumido hasta el momento.

El año 2007, Osvaldo Rojas, director del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama, se encontraba prospectando en una localidad denominada Cerritos Bayos, ubicada unos 20 km al suroeste de Calama. Cerritos Bayos es un lugar alucinante. Como su nombre lo sugiere, el paisaje está conformado por numerosos cerros de no más de 50 m de altura desde su base. El paisaje es dominado por diversas tonalidades de gris, amarillo, naranja y marrón. El lugar es extremadamente seco, con mucha radiación solar, sin sombras durante el día, y de paisaje muy homogéneo, lo que causa desorientación. A primera vista, nada haría sospechar que, hace unos 160 millones de años, este lugar estaba cubierto por mar, en el que una gran diversidad de especies de vertebrados e invertebrados habitaban. ¿La prueba de esto?, bueno, no hay más que observar con detenimiento las laderas de aquellos cerros para darse cuenta de que el lugar está repleto de evidencias indicando que antiguamente esta zona fue un ambiente marino prolífico. La diversidad de fósiles que se pueden encontrar es notable. Algunos de estos cerros están prácticamente cubiertos de concreciones (amalgamiento de sedimentos que forman una estructura que tiende a ser esférica), las cuales en su interior suelen conservar fósiles. Los más comunes son las conchas de amonites, cefalópodos emparentados con los pulpos y calamares, pero con una concha dorsal enrollada, los que convivieron con los reptiles mesozoicos. Sin embargo, algunas de estas concreciones guardan otros tesoros, que nos muestran la diversidad de fauna de vertebrados que

3.3. The oldest pterosaur discovered in Chile

In another area of the Atacama Desert, specifically near the city of Calama, Antofagasta Region, the partial skeleton of a pterosaur was discovered. This finding has begun to show that the biogeographic patterns of some types of pterosaurs were more complex than has been assumed so far.

In 2007, Osvaldo Rojas, director of the Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama, was prospecting in a locality called Cerritos Bayos, located about 20 km southwest of Calama. Cerritos Bayos is an amazing place. As its name suggests, the landscape is made up of numerous hills no more than 50 m high from their base. The landscape is dominated by various shades of gray, yellow, orange and brown. The place is extremely dry, with a lot of solar radiation, no shadows during the day, and a very homogeneous landscape, which causes disorientation. At first glance, nothing would make one suspect that, some 160 million years ago, this place was covered by sea, in which a great diversity of species of vertebrates and invertebrates inhabited. The proof of this? Well, you just have to look closely at the slopes of those hills to realize that the place is full of evidence indicating that this area was once a prolific marine environment. The diversity of fossils that can be found is remarkable. Some of these hills are practically covered with concretions (amalgamation of sediments that form a structure that tends to be spherical), which in their interior usually preserve fossils. The most common are ammonite shells, cephalopods related to octopuses and squids, but with a rolled dorsal shell, which coexisted with Mesozoic reptiles. However, some of these concretions keep other treasures, which show us the diversity of vertebrate fauna that inhabited the place. Among several dozen concretions with ammonites, there are some that contain bones and teeth, mainly of marine reptiles. Among the most



habitó el lugar. Entre varias decenas de concreciones con amonites, hay algunas que contienen huesos y dientes, principalmente de reptiles marinos. Entre los huesos más frecuentes están las vértebras de ictiosaurio, reptiles marinos similares los actuales delfines, dotados con grandes ojos y dientes afilados que les ayudaban a cazar su alimento.

Oswaldo ya sabía esto. Como en otras ocasiones, se dirigió a Cerritos Bayos con la esperanza de hacer un descubrimiento importante. En la ladera de uno de estos cerros, denominado Cerro Campamento, Oswaldo comenzó a revisar concreciones naturalmente fracturadas por el clima. De pronto, Oswaldo encontró una concreción relativamente grande, aproximadamente oval. Le dio algunos martillazos hasta que la concreción se partió. Al abrirse, Oswaldo observó huesos en su interior. Estos huesos eran largos, pequeños y estaban preservados tridimensionalmente. Claramente habían pertenecido a un animal de constitución ligera. Este hallazgo fue realizado en depósitos de una unidad geológica denominada Formación Cerro Campamento, la cual data de finales del Jurásico. La presencia de amonites de las especies *Subvinialesphinctes profetae* asociado a *Euaspidoceras* sp. y la ausencia de amonites del género *Kosmoceras* (llamado ‘*Cosmoceras*’ por Biese, 1961) permitió determinar que los depósitos en los que se preservaron estos huesos se habían formado en el Oxfordiano medio (Otero et al., 2020), correspondiente a la etapa más baja del Jurásico Superior. Esto le otorga al hallazgo una edad que ronda los 160 millones de años.

A fines de 2009 Oswaldo contactó al paleontólogo Rodrigo Otero para que analizara su hallazgo. La constitución grácil y las paredes delgadas de los huesos, junto a otras características anatómicas, sugerían que los huesos habían pertenecido a un arcosaurio muy grácil. Estas observaciones levantaron las primeras sospechas de que se trataba de un animal de fines del Jurásico, “similar a un ave costanera”.

Un tiempo después, la concreción fue trasladada a Santiago para



frequent bones are the vertebrae of ichthyosaurs, marine reptiles similar to the extant dolphins, endowed with large eyes and sharp teeth that helped them hunt for food.

Oswaldo already knew this. As on other occasions, he headed to Cerritos Bayos in hopes of making an important discovery. On the slope of one of these hills, called Cerro Campamento, Oswaldo began to review concretions naturally fractured by the weather. Suddenly, Oswaldo found a relatively large concretion, roughly oval. He hammered it a few times until the concretion cracked. When it opened, Oswaldo observed bones inside. These bones were long, small, and three-dimensionally preserved. They had clearly belonged to a lightly built animal. This finding was made in deposits of a geological unit called the Cerro Campamento Formation, which dates from the end of the Jurassic. The presence of ammonites from the species *Subvinialesphinctes propetae* associated with *Euaspidoceras* sp. and the absence of ammonites of the genus *Kosmoceras* (called 'Cosmoceras' by Biese, 1961) allowed determining that the deposits in which these bones were preserved had formed in the Middle Oxfordian (Otero et al., 2020), corresponding to the most Lower Jurassic Upper. This gives the find an age of around 160 million years.

At the end of 2009 Oswaldo contacted the paleontologist Rodrigo Otero to analyze his finding. The graceful build and thin walls of the bones, along with other anatomical features, suggested that the bones had belonged to a very graceful archosaur. These observations raised the first suspicions that it was an animal from the late Jurassic, "similar to a coastal bird."

Sometime later, the concretion was transferred to Santiago to be prepared. The objective was to clean the bones as much as possible to better appreciate their morphology. After an initial study, it was determined that several of the features corresponded to those seen in pterosaur bones. An almost complete humerus, a fragment of a



ser preparada. El objetivo era limpiar los huesos lo más posible para poder apreciar mejor su morfología. Luego de un estudio inicial, se determinó que varios de los rasgos se correspondían con los observados en los huesos de los pterosaurios. Se identificó un húmero casi completo, un fragmento de una falange alar, una vértebra cervical posterior o dorsal anterior y un esternón incompleto. Los primeros resultados de su estudio fueron presentados en el XIV Congreso Geológico Chileno, realizado el año 2015 en La Serena (Alarcón et al., 2015). Luego de esa primera presentación, los restos del pterosaurio se siguieron estudiando. Ya se sabía que era un pterosaurio, el más antiguo descubierto en Chile. Sin embargo, quedaban muchas preguntas pendientes: ¿a qué grupo de pterosaurios pertenecía?, ¿se trataba de una especie desconocida? Estas preguntas no son tan fáciles de contestar, sobre todo en el caso de los pterosaurios. La primera dificultad es lo fragmentario del espécimen. Se tienen muy pocos huesos, ninguno de ellos perteneciente al cráneo. La mayor parte de los rasgos útiles para clasificar a los pterosaurios se encuentran en el cráneo; la forma de los dientes, proporciones del hocico, disposición y tamaño de las aperturas craneales, entre otros rasgos, son los más usados a la hora de identificar un pterosaurio. Los demás huesos del esqueleto tienen generalmente menos rasgos informativos. Los más importantes se relacionan con las proporciones entre los huesos de las alas, la morfología de las vértebras cervicales o del húmero, especialmente de la cresta deltopectoral (Kellner, 2003; Unwin, 2003). Esta cresta se encuentra en el extremo del húmero que forma parte del hombro, y corresponde a la zona en el que se fija musculatura que mueve las alas durante el vuelo. La forma de esta cresta varía entre los diferentes grupos de pterosaurios por lo que frecuentemente es útil para distinguirlos (Kellner, 2003; Unwin, 2003). Desafortunadamente el húmero del pterosaurio de Calama no preservó la cresta deltopectoral. Es posible que la perdiera durante su proceso de enterramiento, poco después de morir.



wing phalanx, a posterior cervical or anterior dorsal vertebra, and an incomplete sternum were identified. The first results of their study were presented at the XIV Congreso Geológico Chileno, held in 2015 in La Serena (Alarcón et al., 2015). After that first presentation, the remains of the pterosaur continued to be studied. It was already known that it was a pterosaur, the oldest discovered in Chile. However, many questions remained: which group of pterosaurs did it belong to? Was it an unknown species? These questions are not so easy to answer, especially in the case of pterosaurs. The first difficulty is the fragmentation of the specimen. There are very few bones, none of them belonging to the skull. Most of the useful features for classifying pterosaurs are found in the skull; the shape of the teeth, the proportions of the snout, the arrangement and size of the cranial openings, among other features, are the most used when identifying a pterosaur. The other bones of the skeleton generally have fewer informative features. The most important are related to the proportions between the wing bones, the morphology of the cervical vertebrae or the humerus, especially the deltopectoral crest (Kellner, 2003; Unwin, 2003). This crest is located at the end of the humerus that is part of the shoulder and corresponds to the area in which the muscles that move the wings during flight are attached. The shape of this crest varies between different groups of pterosaurs, so it is often useful to distinguish them (Kellner, 2003; Unwin, 2003). Unfortunately, the humerus of the Calama pterosaur did not preserve the deltopectoral crest. It is possible that he lost it during his burial process, shortly after he died.

Another problem that makes it difficult to identify isolated pterosaur bones is that most of the species described so far are known from very fragmentary bones. Furthermore, many of these animals have been baptized exclusively from skull fragments (Kellner, 1996). The case of *Domeykodactylus* that we mentioned earlier is a clear example of



Otro problema que dificulta la identificación de huesos aislados de pterosaurios es que la mayor parte de las especies descritas hasta ahora se conocen a partir de huesos muy fragmentarios. Además, muchos de estos animales han sido bautizados exclusivamente a partir de fragmentos de cráneo (Kellner, 1996). El caso de *Domeykodactylus* que mencionamos anteriormente es un ejemplo claro de esto último (Martill et al., 2000). Además, otro gran porcentaje de los huesos de pterosaurios se conservan aplastados, debido al peso de los sedimentos que se acumularon sobre los delgados y ahuecados huesos de estos animales (Unwin, 2006; Butler et al., 2013). Estos dos factores implican que varios detalles anatómicos de los huesos de muchos pterosaurios son desconocidos, ya sea porque no se conoce algún hueso específico de una especie en particular, o porque los huesos de esa especie están tan aplastados que no podemos observar caracteres como sus proporciones o la presencia de depresiones o forámenes, lo que dificulta la comparación con huesos apendiculares aislados que están preservados tridimensionalmente. A pesar de que el escenario anterior puede sonar un poco desalentador para intentar determinar el tipo de pterosaurio encontrado en Calama, uno de los huesos preservados entregó la pista que ayudó a resolver el misterio. La falange del espécimen está incompleta, aunque está preservada en tres dimensiones. Debido a que carece de ambos extremos, es complicado determinar a cuál de las cuatro falanges alares corresponde. Su grosor sugiere que se trata de una de las falanges más proximales, probablemente la primera falange alar. Al observarla detenidamente, el rasgo más notable que salta a la vista es la presencia de un profundo surco, el cual recorre al hueso en toda su extensión. Al observar la sección transversal de la falange, nos damos cuenta de que la superficie opuesta al surco es convexa, mientras que el surco en sí está limitado por dos crestas longitudinales, una de ellas más sobresaliente que la otra. La presencia de surcos en falanges alares de pterosaurios fue descrita por el paleontólogo



the latter (Martill et al., 2000). In addition, another large percentage of pterosaur bones are kept crushed, due to the weight of sediment that accumulated on the thin, hollowed bones of these animals. These two factors imply that various anatomical details of the bones of many pterosaurs are unknown, either because a specific bone of a particular species is not known, or because the bones of that species are so crushed that we cannot observe characters such as their proportions or the presence of depressions or foramina, which makes it difficult to compare with isolated appendicular bones that are three-dimensionally preserved. Although the above scenario may sound a bit daunting in trying to determine the type of pterosaur found in Calama, one of the preserved bones provided the clue that helped solve the mystery. The phalanx of the specimen is incomplete, although it is preserved in three dimensions. Because it lacks both ends, it is difficult to determine which of the four wing phalanxes it corresponds to. Its thickness suggests that it is one of the more proximal phalanges, probably the first wing phalanx. When observed carefully, the most notable feature that stands out is the presence of a deep groove, which runs through the bone in its entirety. Looking at the cross section of the phalanx, we realize that the surface opposite the groove is convex, while the groove itself is bounded by two longitudinal ridges, one of them more protruding than the other. The presence of grooves in pterosaur wing phalanges was described by the paleontologist specializing in pterosaurs David Unwin (2003) in a subgroup of the family Rhamphorhynchidae called Rhamphorhynchinae. Among the members of Rhamphorhynchinae is the famous genus *Rhamphorhynchus*, a non-pterodactyloid pterosaur whose remains have been discovered in rocks from the late Jurassic of Germany and England (Wellnhofer, 1975a, b; O'Sullivan and Martill, 2015). This pterosaur inspired the name "Rhamphorhynchoidea", which, as we have seen previously, grouped all the pterosaurs that are currently called



especialista en pterosaurios David Unwin (2003) en un subgrupo de la familia Rhamphorhynchidae denominada Rhamphorhynchinae. Entre los miembros de Rhamphorhynchinae se encuentra el famoso género *Rhamphorhynchus*, un pterosaurio no-pterodactiloideo cuyos restos han sido descubiertos en rocas de finales del Jurásico de Alemania e Inglaterra (Wellnhofer, 1975a, b; O'Sullivan and Martill, 2015). Este pterosaurio inspiró el nombre "Rhamphorhynchoidea", que como hemos visto anteriormente agrupaba a todos los pterosaurios que actualmente son denominados no pterodactiloideos. *Rhamphorhynchus* era un pterosaurio que podía alcanzar los dos metros de envergadura alar, tenía una cola larga terminada en una estructura con forma romboidal, y una cabeza relativamente pequeña, alargada y puntiaguda, con varios dientes agudos y dirigidos hacia anterior (Wellnhofer, 1975a, 1991). La morfología dental, el ambiente generalmente marino en el que se preservan los especímenes de este género, e incluso la preservación de contenido alimenticio en el tracto digestivo, han servido para interpretar a *Rhamphorhynchus* como un animal costanero, principalmente piscívoro (Wellnhofer, 1975a, b, c, 1991; Frey and Tischlinger, 2012; Witton, 2013; O'Sullivan and Martill, 2015). Una interpretación similar se ha hecho para la mayor parte de los miembros del clado Rhamphorhynchidae (Wellnhofer, 1991; Gasparini et al., 2004; Unwin, 2006; Witton, 2013), aunque algunas especies de este grupo se han hallado en yacimientos fosilíferos formados en ambientes continentales (He et al., 1983; Czerkas and Ji, 2002; Andres et al., 2010; Lü et al., 2012). Esto sugiere que los miembros de Rhamphorhynchidae posiblemente ocupaban diversos hábitats, aunque con preferencia de ambientes marinos.

Unwin (2003) observó que las falanges alares de los miembros de Rhamphorhynchinae, tales como *Rhamphorhynchus* y *Nesodactylus* del Jurásico Superior de Cuba (Colbert, 1969), poseen un surco longitudinal que recorre la superficie caudal, el cual está flanqueado por una



non-pterodactyloids. *Rhamphorhynchus* was a pterosaur that could reach two meters of wingspan, had a long tail ending in a rhomboid-shaped structure, and a relatively small, elongated and pointed head, with several sharp and anteriorly directed teeth (Wellnhofer, 1975a, b, 1991). Dental morphology, the generally marine environment in which specimens of this genus are preserved, and even the preservation of nutritional content in the digestive tract, have served to interpret *Rhamphorhynchus* as a coastal animal, mainly piscivorous (Wellnhofer, 1975a, b, c, 1991; Frey and Tischlinger, 2012; Witton, 2013; O'Sullivan and Martill, 2015). A similar interpretation has been made for most of the members of the clade *Rhamphorhynchidae* (Wellnhofer, 1975a, 1991; Gasparini et al., 2004; Unwin, 2006), although some species of this group have been found in fossil deposits formed in continental environments (He et al., 1983; Czerkas and Ji, 2002; Andres et al., 2010; Lü et al., 2012). This suggests that members of the *Rhamphorhynchidae* possibly occupied various habitats, albeit with a preference for marine environments.

Unwin (2003) observed that the wing phalanges of members of *Rhamphorhynchinae*, such as *Rhamphorhynchus* and *Nesodactylus* from the Upper Jurassic of Cuba (Colbert, 1969), have a longitudinal groove that runs along the caudal surface, which is flanked by a dorsal and a ventral crest, of which the dorsal is noticeably more prominent than the ventral. Unwin (2003) considered this feature to be characteristic of the *Rhamphorhynchinae*, since it had not been described in any other group of pterosaurs. The morphology of the wing phalanges of those pterosaurs is the same that we can observe in the phalanx of the *Calama* pterosaur. The presence of this longitudinal groove made it possible to identify the *Calama* pterosaur as a member of the clade *Rhamphorhynchinae* (Alarcón-Muñoz et al., 2018b).



cresta dorsal y una ventral, de las cuales la dorsal es notoriamente más sobresaliente que la ventral. Unwin (2003) consideró ese rasgo como propio de Rhamphorhynchinae, ya que no había sido descrito en ningún otro grupo de pterosaurios. La morfología de las falanges alares de aquellos pterosaurios es la misma que podemos observar en la falange del pterosaurio de Calama. La presencia de este surco longitudinal permitió identificar al pterosaurio de Calama como un miembro del clado Rhamphorhynchinae (Alarcón-Muñoz et al., 2018b).





Figura 9. MUHNCAL.20165, Rhamphorhynchinae indet. **A.** Húmero en vista anterior. **B.** Vértebra cervical posterior o dorsal anterior. **C.** Fragmento de falange alar en vista caudal. **D.** Detalle de la sección transversal del fragmento de falange alar. Abreviaciones: cdo: cresta dorsal, cdp: cresta deltopectoral, ch: cabeza humeral, cm: cresta medial, cn: canal neural, cr: cresta, cv: centro vertebral, cve: cresta ventral, dia: diáfisis, ect: ectepicóndilo, ed: extremo distal, en: espina neural, ent: entepicóndilo, dep: depresiones, san: superficie anterior, su: surco. Barras de escala= 10 mm.

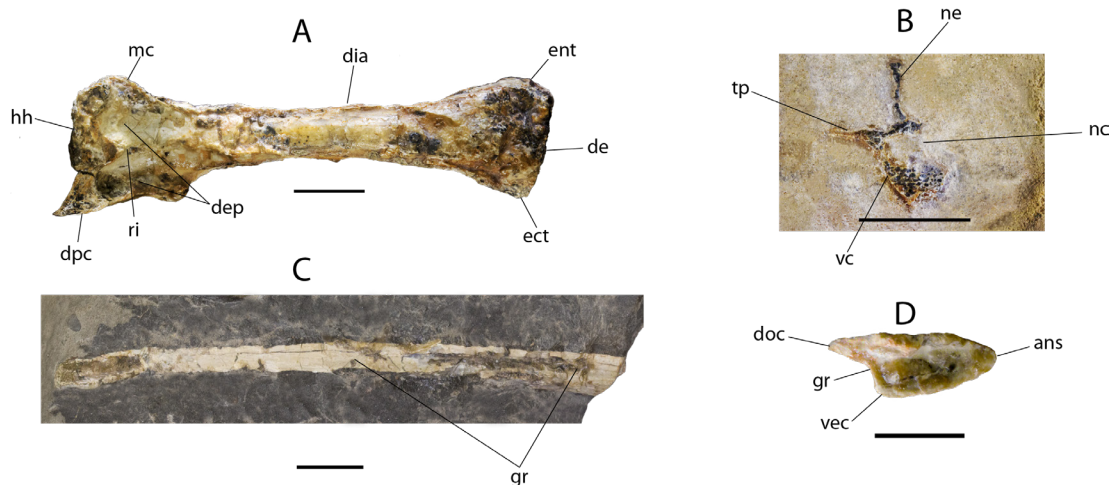


Figure 9. MUHNCAL. 20165, Rhamphorhynchinae indet. **A**, Humerus in anterior view. **B**, Posterior cervical or anterior dorsal vertebra. **C**, Fragment of wing phalanx in caudal view. **D**, Detail of the cross section of the wing phalanx fragment. Abbreviations: ans: anterior surface, cr: crest, dep: depressions, dia: diaphysis, doc: dorsal crest, dpc: deltopectoral crest, ect: ectepicondyle, ent: entepicondyle, gr: groove, hh: humeral head, mc: medial crest, nc: neural canal, ns: neural spine, vc: vertebral centrum; vec: ventral crest. Scale bars = 10 mm.



¿Qué implicancias tienen este hallazgo? Bueno, son bastantes. Existen algunas menciones en literatura científica que describen hallazgos de pterosaurios atribuidos al clado Rhamphorhynchidae en el hemisferio sur, incluyendo Sudamérica. Sin embargo, con el tiempo, todos esos hallazgos han sido considerados dudosos o han sido atribuidos a otros grupos de pterosaurios. Por ejemplo, en depósitos del Jurásico de la Formación Cañadón Asfalto, Unwin et al. (2004) propuso la presencia de los dos subgrupos del clado Rhamphorhynchidae, correspondientes a Scaphognathinae y Rhamphorhynchinae. No obstante, estudios más recientes sugieren que estos pterosaurios no pertenecen a Rhamphorhynchidae (Codorníu et al., 2010; 2016). Esto implica que el pterosaurio del Jurásico Superior hallado en Calama es el primer representante de la familia Rhamphorhynchidae que se ha descubierto en el hemisferio sur.



What are the implications of this finding? Well, these are quite a few. There are some mentions in scientific literature that describe findings of pterosaurs attributed to the clade Rhamphorhynchidae in the southern hemisphere, including South America. However, over time, all of those findings have been considered doubtful or have been attributed to other groups of pterosaurs. For example, in Jurassic deposits of the Cañadón Asfalto Formation, Unwin et al. (2004) proposed the presence of the two subgroups of the clade Rhamphorhynchidae, corresponding to Scaphognathinae and Rhamphorhynchinae. However, more recent studies suggest that these pterosaurs do not belong to Rhamphorhynchidae (Codorniu et al., 2010, 2016). This implies that the Upper Jurassic pterosaur found in Calama is the first representative of the clade Rhamphorhynchidae to be discovered in the southern hemisphere.



Figura 10. Reconstrucción del posible aspecto en vida del pterosaurio descubierto en Cerritos Bayos (Rhamphorhynchidae: Rhamphorhynchinae), el cual representa el espécimen más antiguo de este grupo de animales encontrado hasta ahora en Chile.



Figure 10. Reconstruction of the possible appearance in life of the pterosaur discovered in Cerritos Bayos (Rhamphorhynchidae: Rhamphorhynchinae), which represents the oldest specimen of this group of animals found so far in Chile.

La presencia de un pterosaurio del clado Rhamphorhynchidae en lo que hoy es el norte de Chile tiene importantes implicancias en cuanto a la distribución geográfica de este grupo. La primera conclusión obvia es que la ocurrencia de este clado en tierras australes (Gondwana) aumenta la distribución conocida de este grupo de pterosaurios. Sin embargo, adicionalmente, el contexto en el que fue realizado el hallazgo sugiere un escenario más complejo. En los depósitos en los que se descubrió este pterosaurio también se han encontrado otros componentes faunísticos. Algunos de estos permiten reconstruir una historia interesante referente a la dispersión de estos animales entre distintos territorios. En Cerritos Bayos se han descubierto géneros de reptiles marinos tales como *Muraenosaurus* y *Vinialesaurus*, que también han sido registrados en afloramientos de edad similar en el hemisferio norte (Otero et al., 2020). Anteriormente, los restos de *Muraenosaurus* solamente habían sido descubiertos en afloramientos del Jurásico Superior de Inglaterra, mientras que *Vinialesaurus* ha sido registrado en depósitos del Jurásico Superior de Cuba (Otero et al., 2020). Un patrón similar de componentes faunísticos comunes entre lo que antiguamente fue el mar de Tetis y el sur de Sudamérica ha sido descrito para algunos peces (Arratia, 1998; 2008; Arratia y Tischlinger, 2010), ictiosaurios (Fernández, 1997), plesiosaurios (Gasparini, 1992; Bardet et al., 2014), cocodrilos talattosuquios (Gasparini et al., 2000), ammonoideos (Leanza, 1996), belemnoides (Mutterlose, 1986) y bivalvos (Aberham, 2001, 2002), lo que sugiere que durante el Jurásico Superior existió una conexión faunística entre ambas zonas del planeta, las cuales al menos durante el Oxfordiano, pudieron estar conectadas mediante de una ruta marina a través del Caribe (Iturralde-Vinent, 2003, 2006). La presencia de pterosaurios del clado Rhamphorhynchidae en depósitos del antiguo mar de Tetis y en lo que hoy es Calama probablemente responde al mismo patrón. Es posible que pterosaurios de aquel grupo se hayan desplazado entre ambas zonas



The presence of a pterosaur from the clade Rhamphorhynchidae in what is now northern Chile has important implications regarding the geographic distribution of this group. The first obvious conclusion is that the occurrence of this clade in southern lands (Gondwana) increases the known distribution of this group of pterosaurs. However, additionally, the context in which the finding was made suggests a more complex scenario. Other faunal components have also been found in the deposits in which this pterosaur was discovered. Some of these allow us to reconstruct an interesting story regarding the dispersal of these animals between different territories. In Cerritos Bayos, genera of marine reptiles such as *Muraenosaurus* and *Vinialesaurus* have been discovered, which have also been recorded in outcrops of similar age in the northern hemisphere (Otero et al., 2020). Previously, *Muraenosaurus* remains had only been discovered in Upper Jurassic outcrops in England, while *Vinialesaurus* has been recorded in Upper Jurassic deposits in Cuba (Otero et al., 2020). A similar pattern of common fauna components between what was formerly the Tethys Sea and southern South America has been described for some fish (Arratia, 1998, 2008; Arratia and Tischlinger, 2010), ichthyosaurs (Fernández, 1997), plesiosaurs (Gasparini, 1992; Bardet et al., 2014), talattosuchian crocodiles (Gasparini et al., 2000), ammonoids (Leanza, 1996), belemnoids (Mutterlose, 1986) and bivalves (Aberham, 2001, 2002), which suggests that during the Upper Jurassic there was a faunal connection between both areas of the planet, which at least during the Oxfordian, could be connected by a marine route through the Caribbean (Iturralde-Vinent, 2003, 2006). The presence of pterosaurs of the clade Rhamphorhynchidae in deposits of the ancient Sea of Tethys and in what is now Calama probably responds to the same pattern. It is possible that pterosaurs from that group have moved between both areas following a similar route to that of some components of the marine fauna. This hypothesis is supported by the presence of the members of the clade



siguiendo una ruta similar a la de algunos componentes de la fauna marina. Esta hipótesis se ve sustentada por la presencia de los miembros del clado *Rhamphorhynchidae* *Nesodactylus* y *Cacibupteryx* en rocas del Oxfordiano (Jurásico Superior) de Cuba (Colbert et al., 1969; Gasparini et al., 2004), lo que hace a ambos géneros contemporáneos al pterosaurio de Calama. Es cierto que no necesariamente estos pterosaurios tuvieron que haber seguido rutas marinas para desplazarse entre ambas áreas, considerando que, como animales voladores, pudieron seguir rutas de dispersión relativamente independientes del ambiente marino. Sin embargo, la dieta marina predominantemente inferida para los pterosaurios del clado *Rhamphorhynchidae* parcialmente sugiere que estos animales voladores hayan tenido rutas cercanas a la costa, de manera de no alejarse de sus potenciales fuentes de alimento.

Aún quedan varias preguntas pendientes sobre el pterosaurio de Calama. El próximo paso será determinar si se trata de un género y especie ya conocida o si corresponde a un nuevo miembro del clado *Rhamphorhynchidae*. Esta y otras incógnitas podrán ser resueltas mediante nuevos estudios de este ejemplar, gracias a una preparación de mayor detalle, y si la fortuna acompaña, gracias a nuevos ejemplares que podrían ser descubiertos en medio del Desierto de Atacama.



Rhamphorhynchidae *Nesodactylus* and *Cacibupteryx* in rocks from the Oxfordian (Upper Jurassic) of Cuba (Colbert et al., 1969; Gasparini et al., 2004), which makes both genera contemporaneous with the pterosaur of Calama. It is true that these pterosaurs did not necessarily have to have followed marine routes to move between both areas, considering that, as flying animals, they could follow dispersal routes relatively independent of the marine environment. However, the predominantly inferred marine diet for pterosaurs of the clade Rhamphorhynchidae partially follows that these flying animals have had routes close to the coast, so as not to stray from their potential food sources.

Several questions remain about the Calama pterosaur. The next step will be to determine if it is a genus and species already known or if it corresponds to a new member of the clade Rhamphorhynchidae. This and other unknowns may be resolved through new studies of this specimen, thanks to a more detailed preparation, and if fortune accompanies, thanks to new specimens that could be discovered in the middle of the Atacama Desert.



Figura 11. Reconstrucción del posible aspecto en vida del pterosaurio hallado en Cerritos Bayos y de su ambiente.



Figure 11. Reconstruction of the possible appearance in life of the pterosaur found in Cerritos Bayos and its environment.

3.4. Otras referencias al hallazgo de pterosaurios en Chile

Referencias adicionales al hallazgo de pterosaurios en Chile son escasas, y algunas de ellas no han podido ser confirmadas. En la Quebrada Los Cóndores, Región de Atacama, se reportaron los restos de un “pterosaurio grande” en niveles marinos de la Formación Totoralillo (Salinas et al., 1991), asignado por Mourgues (2001) al Barremiano (Cretácico Inferior). Actualmente, estos ejemplares se encuentran depositados en las colecciones paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile. Se debe revisar la procedencia estratigráfica de estos restos, ya que existe la posibilidad de que provengan de la Formación Bandurrias, correspondiente a una unidad volcánica con intercalaciones sedimentarias clásticas y calcáreas marinas de edad Hauteriviano-Albiano (Creixell et al., 2013). Aunque los huesos son largos y tubulares, sus características sugieren que no pertenecen a pterosaurios. Entre otras cosas, estos huesos no presentan paredes delgadas, como es característico en estos animales (Kellner, 1996; Unwin, 2006). Posiblemente estos huesos corresponden a costillas de dinosaurio (R. Otero, obs. pers.).

Otero y Soto-Acuña (2012) describieron dos fragmentos óseos tubulares y huecos procedentes de una unidad geológica denominada Estratos de la Quebrada Municipalidad (Maastrichthiano inferior), Región de Valparaíso. Estos huesos fueron interpretados como un fragmento de diáfisis de un hueso apendicular indeterminado y un posible fémur incompleto, los cuales fueron referidos como aff. Pterosauria indet. Sin embargo, el material es demasiado incompleto, y rasgos como el grosor de las paredes óseas no coincide con lo descrito en los huesos de pterosaurios (S. Soto-Acuña y J. Alarcón-Muñoz, obs. pers. 2016), en los cuales son extremadamente delgadas, incluso más que en las aves (Unwin, 2006). Lo más probable es que los huesos correspondan a las

3.4. Other references to the finding of pterosaurs in Chile

Additional references to the finding of pterosaurs in Chile are scarce, and some of them have not been confirmed. In the Quebrada Los Cóndores, Atacama Region, the remains of a “large pterosaur” were reported at sea levels in the Totoralillo Formation (Salinas et al., 1991), assigned by Mourgues (2001) to the Barremian (Lower Cretaceous). Currently, these specimens are deposited in the paleontological collections of the Museo Nacional de Historia Natural of Santiago de Chile. The stratigraphic provenance of these remains should be reviewed, since there is the possibility that they come from the Bandurrias Formation, corresponding to a volcanic unit with clastic sedimentary and marine calcareous intercalations of Hauterivian-Albian age (Creixell et al., 2013). Although the bones are long and tubular, their characteristics suggest that they do not belong to pterosaurs. Among other things, these bones do not have thin walls, as is characteristic of these animals (Kellner, 1996; Unwin, 2006). These bones possibly correspond to dinosaur ribs (R. Otero, pers. obs.).

Otero and Soto-Acuña (2012) described two hollow tubular bone fragments from a geological unit called Estratos de la Quebrada Municipalidad (Lower Maastrichtian), Valparaíso Region. These bones were interpreted as a diaphysis fragment of an indeterminate appendicular bone and a possible incomplete femur, which were referred to as aff. Pterosauria indet. However, the material is too incomplete, and features such as the thickness of the bone walls do not coincide with that described in pterosaur bones (S. Soto-Acuña and J. Alarcón-Muñoz, pers. obs. 2016), in the which are extremely thin, even thinner than in birds (Unwin, 2006). Most likely the bones correspond to the ribs of an indeterminate archosaur (R. Otero, pers. obs. 2017).

Yury-Yáñez et al. (2013) mentioned the finding of an incomplete



costillas de un arcosaurio indeterminado (R. Otero, pers. obs. 2017).

Yury-Yáñez et al. (2013) mencionaron el hallazgo de un cráneo incompleto de un pterosaurio no-pterodactiloideo en los estratos oxfordianos de la Formación Cerritos Bayos. Sin embargo, gracias a una revisión posterior del material mediante CT-Scan fue posible constatar que este espécimen (MUHNCAL.20148) corresponde a un robusto dentario de un pez óseo, el cual es dorsoventralmente alto y con una apertura lateral propia de este elemento anatómico. Debido a la marcada altura del dentario, este fue primeramente interpretado como un rostro alto con una amplia apertura (confundida con la fosa nasal), atribuido a un pterosaurio similar al del género *Dimorphodon*. Actualmente, tras la inspección del espécimen mediante CT-Scan, fue posible reconocer que se trata del dentario de un pez Pachycormiformes (R. Otero, pers. obs. 2018).



skull of a non-pterodactyloid pterosaur in the oxfordian strata of the Cerritos Bayos Formation. However, thanks to a later revision of the material by CT-Scan it was possible to verify that this specimen (MUHNCAL. 20148) corresponds to a robust dentary of a bony fish, which is dorsoventrally high and with a lateral opening typical of this anatomical element. Due to the marked height of the dentary, this was first interpreted as a tall rostrum with a wide opening (confused with the nostril), attributed to a pterosaur like that of the genus *Dimorphodon*. Currently, after inspection of the specimen by CT-SCAN, it was possible to recognize that it is the dentary of a Pachycormiformes fish (R. Otero, pers. obs. 2018).

4. CONCLUSIONES

El registro fósil de pterosaurios en Chile consiste mayormente en restos fragmentarios. Los yacimientos con mayor abundancia de especímenes corresponden a Cerro La Isla y Cerro Tormento (Cerros Bravos), en los que probablemente cientos o miles de especímenes desarticulados están preservados en depósitos lacustres y/o fluviales de la Formación Quebrada Monardes (Cretácico Superior). Los primeros estudios de algunos huesos hallados en Cerro La Isla han revelado que estos pterosaurios corresponden a pterodactiloideos, miembros del clado Ctenochasmatidae. Por otro lado, los estudios sobre los pterosaurios preservados en Cerro Tormento aún son incipientes. Sin embargo, algunas características de los huesos muestran que estos pterosaurios también son pterodactiloideos. Se requieren nuevas expediciones con el objetivo de extraer más especímenes que permitan contestar las preguntas pendientes. Es posible que este nuevo sitio entregue información novedosa que posiblemente será un aporte significativo al conocimiento de los pterosaurios que vivieron en el extremo sur de Gondwana.

Los otros dos hallazgos están representados por escasos restos. *Domeykodactylus ceciliae* fue el primer pterosaurio descubierto en Chile. Sin embargo, es muy poco lo que actualmente se sabe sobre este animal. Hasta el momento, se han realizado muy pocos intentos para regresar al sitio del descubrimiento con el objetivo de buscar más especímenes. Además, huesos adicionales hallados junto a los materiales utilizados para describir la especie no han sido estudiados detalladamente. El estudio de aquellos especímenes sin duda podría ayudar a tener un mejor entendimiento de la anatomía de este animal, así como de sus relaciones filogenéticas. Por último, el pterosaurio del Jurásico Superior de Calama es relevante debido a que probablemente constituye una evidencia adicional de la conexión entre faunas jurásicas de Tetis y

4. CONCLUSIONS

The fossil record of pterosaurs in Chile consists mostly of fragmentary remains. The deposits with the greatest abundance of specimens correspond to Cerro La Isla and Cerro Tormento (Cerros Bravos), in which probably hundreds or thousands of disarticulated specimens are preserved in lake and / or fluvial deposits of the Quebrada Monardes Formation (Upper Cretaceous). The first studies of some bones found in Cerro La Isla have revealed that these pterosaurs correspond to pterodactyls, members of the clade Ctenochasmatidae. On the other hand, studies on the pterosaurs preserved in Cerro Tormento are still incipient. However, some features of the bones show that these pterosaurs are also pterodactyl. New expeditions are required in order to extract more specimens to answer the pending questions. It is possible that this new site will provide novel information that will possibly be a significant contribution to the knowledge of the pterosaurs that lived in the southern tip of Gondwana.

The other two finds are represented by scant remains. *Domeykodactylus ceciliae* was the first pterosaur discovered in Chile. However, little is currently known about this animal. So far, very few attempts have been made to return to the discovery site in order to search for more specimens. Furthermore, additional bones found alongside the materials used to describe the species have not been studied in detail. The study of those specimens could undoubtedly help to have a better understanding of the anatomy of this animal, as well as its phylogenetic relationships. Finally, the Upper Jurassic Calama pterosaur is relevant because it probably constitutes additional evidence of the connection between the Jurassic faunas of Tethys and the southern tip of Gondwana. Further studies on the anatomy and phylogenetic relationships of this specimen will probably provide novel information



del extremo sur de Gondwana. La realización de más estudios sobre la anatomía y relaciones filogenéticas de este espécimen probablemente permitirá obtener información novedosa sobre el pterosaurio más antiguo registrado en Chile, y el único del clado Rhamphorhynchidae que se ha descubierto hasta ahora en Gondwana.

Pese a que los hallazgos de pterosaurios en Chile son pocos, su estudio ha aportado valiosa información sobre la anatomía, diversidad y patrones biogeográficos de los pterosaurios. Es necesaria la realización de más trabajo de campo en las localidades conocidas para la búsqueda de más especímenes y para la contextualización del ambiente de depositación. También es imprescindible la realización de dataciones más precisas que ayuden a delimitar la edad de los hallazgos chilenos. Por último, la realización de prospecciones a nuevas localidades con depósitos continentales mesozoicos posiblemente permitirá descubrir nuevos especímenes que ayudarán al incremento de la hasta ahora escasa información que tenemos sobre los pterosaurios que habitaron en lo que hoy es Chile.



about the oldest pterosaur recorded in Chile, and the only one from the clade Rhamphorhynchidae that has been discovered so far in Gondwana.

Although the findings of pterosaurs in Chile are few, their study has provided valuable information on the anatomy, diversity and biogeographic patterns of pterosaurs. It is necessary to carry out more field work in known localities to search for more specimens and to contextualize the deposition environment. It is also essential to carry out more precise datings that help to delimit the age of the Chilean finds. Finally, prospecting for new locations with Mesozoic continental deposits will possibly allow the discovery of new specimens that will help increase the so far scarce information we have on the pterosaurs that inhabited what is now Chile.



AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos agradecer a la Corporación de Cultura y Turismo de Calama y al Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama por el apoyo durante las investigaciones realizadas en Cerritos Bayos y Ojo Opache. También agradecemos al Proyecto Anillo ACT-172099 (ANID-Chile) por el apoyo brindando a las investigaciones de vertebrados sobre pterosaurios en la Región de Atacama, y por facilitar acceso a laboratorio para la preparación de parte de los especímenes acá revisados. Agradecemos al Dr. David Rubilar, jefe del área de Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile), por facilitar el acceso al estudio de los pterosaurios de la Formación Quebrada Monardes. JAM agrade a Mauricio Álvarez por su ayuda en la elaboración de la reconstrucción ambiental de los ctenocasmátidos de Cerro La Isla. Por último, agradecemos a todos las paleontólogas y paleontólogos que han contribuido en el estudio de los pterosaurios de Chile.



ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank the Corporación de Cultura y Turismo de Calama and the Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama for their support during the investigations carried out in Cerritos Bayos and Ojo Opache. We also thank the ACT-172099 Proyecto Anillo (ANID-Chile) for the support providing vertebrate research on pterosaurs in the Atacama Region, and for providing access to the laboratory for the preparation of part of the specimens reviewed here. We thank Dr. David Rubilar, head of the Paleontology area of the Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile), for facilitating access to the study of the pterosaurs of the Quebrada Monardes Formation. JAM thanks to Mauricio Álvarez for his help in the elaboration of the environmental reconstruction of the pterosaurs of Cerro La Isla. Finally, we thank all the paleontologists who have contributed to the study of the pterosaurs of Chile.

REFERENCIAS / REFERENCES

- Aberham, M. 2001. Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165: 375–394.
- Aberham, M. 2002. Opening of the Hispanic Corridor and Early Jurassic bivalve biodiversity. *Geological Society, London, Special Publications* 194: 127–139.
- Alarcón, J.; Soto-Acuña, S.; Otero, R.A.; Ossa-Fuentes, L.; Rojas, O. 2015. Primer registro de pterosaurios en el Jurásico superior (Oxfordiano) de la Formación Cerritos Bayos, Calama, Región de Antofagasta. *Actas XIV Congreso Geológico Chileno. La Serena*: 471.
- Alarcón-Muñoz, J.; Soto-Acuña, S.; Rubilar-Rogers, D.; Sallaberry, M. 2016. Nuevos restos mandibulares de pterosaurios (Pterodactyloidea: Ctenochasmatidae) de la Formación Quebrada Monardes (Cretácico Inferior), Región de Atacama, Norte de Chile. In: *Actas V Simposio de Paleontología en Chile. Concepción*: 25.
- Alarcón-Muñoz, J.; Soto-Acuña, S.; Codorniú, L.; Rubilar-Rogers, D.; Sallaberry, M. 2017. Ctenochasmatid pterosaurs from cerro La Isla (Quebrada Monardes Formation, Lower Cretaceous): a contribution to the discussion on convergence in cervical vertebrae between Ctenochasmatidae and Azhdarchidae. En *Actas: Libro de Resúmenes*

- de la I Reunión de Paleontología de Vertebrados de Chile. Santiago, Chile: 25
- Alarcón-Muñoz, J.; Soto-Acuña, S.; Rubilar-Rogers, D.; González, E.; Codorníu, L. 2018. Note on a new locality with pterosaurs (Archosauria: Pterodactyloidea) from the Atacama Region, Northern Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 67: 145–153.
- Alarcón-Muñoz, J.; Soto-Acuña, S.; Otero, R. A.; Rojas, O. 2018b. El primer pterosaurio no pterodactyloideo de Chile. En: Libro de resúmenes del I Congreso Chileno de Paleontología, Punta Arenas: 334-337.
- Alarcón-Muñoz, J.; Soto-Acuña, S.; Codorníu, L.; Rubilar-Rogers, D.; Sallaberry, M.; Suárez, M. 2020. New ctenochasmatid pterosaur record for Gondwana: discovery in the Lower Cretaceous continental deposits of the Atacama Desert, northern Chile. *Cretaceous Research* 110: 104378 (16 pp).
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104378>.
- Andres, B.; Ji, Q. 2008. A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology*, Vol.51, Part 2: 453-469.
- Andres, B., Clark, J.M., y Xu, X. 2010. A new rhamphorhynchid pterosaur from the Upper Jurassic of Xinjiang, China, and the phylogenetic relationships of basal pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 163–187.

- 
- Andres, B.; Clark, J.; Xu, X. 2014. The earliest pterodactyloid and the origin of the group. *Current Biology* 24: 1011-1016. (doi: 10.1016/j.cub.2014.03.030)
- Arratia, G. 2008. The varasichthyid and other crossognathiforms fishes, and the Break-up of Pangea. En: Calvin, L.; Longbottom, A.; Richter, M. (eds), *Fishes and the Break-up of Pangea*. Geological Society, London, Special Publications, 295: 71–92.
- Arratia, G. 1994. Phylogenetic and paleobiogeographic relationships of the varasichthyid group (Teleostei) from the Late Jurassic of Central and South America. *Revista Geológica de Chile* 21: 119–165.
- Arratia, G.; Tischlinger, H. 2010. The first record of Late Jurassic crossognathiform fishes from Europe and their phylogenetic importance for teleostean phylogeny. *Fossil Record* 13: 317–341.
- Bardet, N.; Falconnet, J.; Fischer, V.; Houssaye, A.; Jouve, S.; Pereda Suberbiola, X.; Pérez-García, A.; Rage, J.-C.; Vincent, P. 2014. Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Research* 26: 869–887.
- Bennett, S.C. 2002a. Soft tissue preservation of the cranial crest of the pterosaur *Germanodactylus* from Solnhofen. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(1): 43-48.
- Bennett, S.C. 1992. Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 422-434.

- Bennett, S. C. 2002b. A second specimen of *Anurognathus* from the Solnhofen Limestone of Southern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (supplement to 3): 36A.
- Bell, C.M.; Suárez, M. 1985. Formación Quebrada Monardes: Depositación fluvial en un ambiente árido, Jurásico-Cretácico, Atacama. Actas, IV Congreso Geológico Chileno, Antofagasta 1: 1-29.
- Bell, C.M.; Suárez, M. 1989. Vertebrate fossil and trace fossils in Upper Jurassic Lower Cretaceous red beds in the Atacama region, Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 2, N°4: 351-357.
- Bell, C.M.; Suárez, M. 1993. The depositional environments and tectonic development of a Mesozoic intra-arc basin, Atacama Region, Chile. *Geological Magazine*, 130 (4): 417-430
- Bell, C.M. 1991. The relationships between sedimentary structures, transport directions and dune types in Mesozoic Aeolian sandstones, Atacama Region, Chile. *Sedimentology*, 38: 289-300.
- Bell, C.M.; Padian, K. 1995. Pterosaurs fossils from the Cretaceous of Chile: Evidence for a pterosaur colony on an inland desert plain. *Geological Magazine*, 132 (1): 31-38.
- Biese, W. 1957. Der Jura von Cerritos Bayos, Calama, República de Chile, Provinz Atacama. *Geologische Jahrbuch* 72:439-493.
- Biese, W. 1961 El Jurásico de Cerritos Bayos. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile, Instituto de Geología, Publicación 19: 1-61.

- 
- Bonaparte, J.F., 1970. *Pterodaustro guinazui*, pterosaurio de la Formación Lagarcito, provincia de San Luis, Argentina, y su significado en la geología regional. Acta Geológica Lilloana 10, 207e226.
- Casamiquela, R.; Chong, G. 1980. La presencia de *Pterodaustro* Bonaparte (Pterodactyloidea), del Neojurásico (?) de la Argentina, en los Andes del norte de Chile. En: Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología. Buenos Aires 1978.T.I (1980):201-213.
- Charrier, R.; Pinto, L.; Rodríguez, M.P. 2007. Tectonostratigraphic evolution of the Andean Orogen in Chile, En: T. Moreno y W. Gibbons (eds.), The Geology of Chile: 21–114; The Geological Society of London (Londres).
- Chong, G. 1976. Las relaciones de los sistemas Jurásico y Cretácico en la zona preandina del Norte de Chile: significado cronológico y paleobiogeográfico. Revista Geológica de Chile 24: 103-106.
- Chiappe, L.M.; Kellner, A.W.A.; Rivaola, D.; Davila, S.; Fox, M. 2000. Cranial morphology of the *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Argentina. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science 483: 1-19.
- Codorniú, L.; Rauhut, O. W. M.; Pol, D. 2010. Osteological Features of Middle Jurassic Pterosaurs from Patagonia (Argentina). Acta Geoscientica Sinica, vol. 31, Supp. 1: 12–13.

- Codorniú, L., 2005. Morfología caudal de *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria: Ctenochasmatidae) del Cretácico de Argentina. *Ameghiniana* 42 (2), 505e509.
- Codorniú, L.; Paulina-Carabajal, A.; Gianechini, F., 2015. Braincase anatomy of *Pterodaustro guinazui*, Pterodactyloid pterosaur from the Lower Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*. <https://doi.org/10.1080/02724634.2015.1031340>.
- Codorniú, L.; Carabajal, A. P.; Pol, D.; Unwin, D.; Rauhut, O. W. M. 2016. A Jurassic pterosaur from Patagonia and the origin of the pterodactyloid neurocranium. *PeerJ* 4: e2311 (22 pp). doi: 10.7717/peerj.2311.
- Costa, F.R.; Sayão, J.M.; Kellner, A.W.A., 2015. New pterosaur material from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania), Africa. *Historical Biology* 27 (6), 646e655.
- Colbert, E. H. 1969. A Jurassic Pterosaur from Cuba. *American Museum Novitates* 2370: 1–26.
- Cornejo, P.; Mpodozis, C.; Tomlinson, A. 1998. Hoja Salar de Maricunga, Región de Atacama (carta geológica 1:100.000). Servicio Nacional de Geología y Minería N° 7. SERNAGEOMIN, Santiago, Chile.
- Covacevich, V. 1985. Nueva localidad para *Myophorella* (M.) hillebrandti (Reyes y Pérez) en el norte de Chile: Significado cronológico y paleobiogeográfico. *Revista Geológica de Chile* 24: 103-106.
- Creixell, C.; Labbe, M.; Arévalo, C.; Salazar, E. 2013. Geología del área

- Estación Chañar-Junta de Chingoles, regiones de Atacama y Coquimbo, Escala: 1:100.000 [monografías]. Santiago: SERNAGEOMIN: 85 pp.
- Czerkas, S.A.; Ji, Q. 2002. A new rhamphorhynchoid with a headcrest and complex integumentary structures. En: S.J. Czerkas (ed.), *Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight*. The Dinosaur Museum Journal 1. The Dinosaur Museum of Blanding, Utah: 15–41.
- Dalla Vecchia, F.M. 2013. Triassic pterosaurs. *Geological Society, London, Special Publications*, doi 10.1144/SP379.14.
- Dalla Vecchia, F.M. 2019. *Seazzadactylus venieri* gen. et sp. nov., a new pterosaur (Diapsida: Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of northeastern Italy. *PeerJ* 7: e7363 (59 pp). doi 10.7717/peerj.7363.
- Dong, Z., 1982. A new pterosaur (*Huanhepterus quingyangensis* gen. et sp. nov.) from Ordos, China. *Vertebrata Palasiatica* 20, 115–121.
- Duhart, O.P.; Muñoz, B. J.; Quiroz, P.D.; Maestre, B.A.; Varas, M.G. 2018. Carta Sierra Gorda, Región de Antofagasta. Escala 1:100.000. Carta Geológica de Chile, Serie Geología Básica: n.198. Servicio Nacional de Geología y Minería (Chile) 2018. 82 p.: 1 map + 1 cd. Santiago.
- Elgin, R.A.; Hone, D.W.E.; Frey, E., 2011. The extent of the pterosaur flight membrane. *Acta Palaeontologica Polonica* 56 (1), 99–111.
- Fernández, M.S. 1997. On the paleogeographic distribution of Callovian and Late Jurassic ichthyosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 752–754.
- Frey, E.; Tischlinger, H. 2012. The Late Jurassic pterosaur

- Rhamphorhynchus*, a frequent victim of the ganoid fish *Aspidorhynchus*? PLoS ONE, 7, e31945, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031945>
- Gasparini, Z. 1992. Marine reptiles of the Circum-Pacific region. In: G.E.G. Westermann (ed.), *The Jurassic of the Circum-Pacific. World and Regional Geological Series, Cambridge University Press* 3: 361–364
- Gasparini, Z.; Vignaud, P.; Chong, G. 2000. The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach. *Bulletin Société Géologique de France* 171: 657–664.
- Gasparini, Z.; Fernández, M.; de la Fuente, M. 2004. A new pterosaur from the Jurassic of Cuba. *Palaeontology* 47: 919–927.
- Harris, J.D.; Carpenter, K. 1996. A large pterodactyloid from the Morrison Formation (Late Jurassic) of Garden Park, Colorado. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Monatshefte* 1996 (8), 473e484.
- He, X.; Yang, D.; Su, C. 1983. A new pterosaur from the Middle Jurassic of Dashanpu, Zigong, Sichuan. *Journal of Chengdu College, Geology, Supplement* 1: 27–33
- Hillebrandt, A. von. 1973. Neue Ergebnisse über den Jura in Chile und Argentinien. *Münster Forschung für Geologie und Paläontologie* H31-32: 167-199.
- Jiang, X.; Wang, X. 2011a. A new ctenochasmatid pterosaur from the Lower Cretaceous western Liaoning, China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83 (4): 1243-1249.

- 
- Jiang, X.; Wang, X., 2011b. Important features of *Gegepterus change* (Pterosauria: Archaeopterodactyloidea, Chenochasmatidae) from a new specimen. *Vertebrata Palasiatica* 49 (2), 172e184.
- Jiang, S.; Cheng, X.; Ma, Y.; Wang, X. 2016. A new archaeopterodactyloid pterosaur from the Jiufotang Formation of Western Liaoning, China, with a comparison of sterna in Pterodactylomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology*. <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1212058>.
- Jouve, S. 2004. Description of the skull of *Ctenochasma* (Pterosauria) from the latest Jurassic of eastern France, with a taxonomic revision of European Tithonian Pterodactyloidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 542-554
- Kellner, A.W.A. 1996. Description of new material of Tapejaridae and Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of pterosaur phylogeny. PhD thesis, Columbia University. (Published by University Microfilms International): 347 pp.
- Kellner, A.W.A. 2004. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana* 41(4): 521-534.
- Kellner, A.W.A. 2006. *Pterossauros-os senhores do céu do Brasil*. Vieira & Lent, Rio de Janeiro: 176 pp.
- Kellner, A.W.A. 2012. A new unusual tapejarid (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation.

- Earth and Environmental Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 103: 1-13.
- Kellner, A.W.A.; Campos, D. d. A.; Sayão, J.M.; Saravia, A. A. F.; Rodrigues, T.; Oliveira, G.; Cruz, L.A.; Costa, F. R.; Silva, H.P.; Ferreira, J. S. 2013. The largest flying reptile from Gondwana: a new specimen of *Tropeognathus* cf. *Tropeognathus membresinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* (2013) 85(1): 113-135.
- Lawson, D.A. 1975. Pterosaur from the Latest Cretaceous of West Texas: Discovery of the Largest Flying Creature. *Science* 187(4189): 974-948.
- Leanza, H. 1996. The Tithonian ammonite genus *Chigaroceras* Howarth (1922) as a bioevent marker between Iraq and Argentina. In: A.C. Riccardi (ed.), *Advances in Jurassic Research*. GeoResearch Forum Volume 1: Trans Tech Publications, Inc., Zurich: 451–458.
- Lira, G. 1989. Geología del área pre-Andina de Calama, con énfasis en la estratigrafía y paleogeografía del Mesozoico, 22° a 22° 40' latitud Sur, Región de Antofagasta. Tesis, Departamento de Geología, Universidad de Chile, Santiago. 211 pp. No Publicada.
- Lü, J.C.; Unwin, D.M.; Zhou, B.; Chunling, G.; Shen, C. 2012. A new rhamphorhynchid (Pterosauria: Rhamphorhynchidae) from the Middle/Upper Jurassic of Qinglong, Hebei Province, China. *Zootaxa* 3158: 1–19.

- 
- Martill, D.M.; Frey E.; Chong Diaz, G.; Bell, C.M. 2000. Reinterpretation of a Chilean pterosaur and the occurrence of Dsungaripteridae in South America. *Geological Magazine*, 137 (1): 19-25.
- Martill, D.M.; Frey, E.; Bell, C.M.; Chong Díaz, G. 2006. Ctenochasmatid pterosaurs from the Early Cretaceous deposits in Chile. *Cretaceous Research* 27: 603-610.
- Mercado, M. 1982. Carta Geológica de Chile: Hoja Laguna del Negro Francisco, Región de Atacama (includes map and memoir of 73 pp.). Servicio Nacional de Geología y Minería, 56 (ISSN: 0716-0194).
- Mourgues, F.A. 2001. Bioestratigrafía y paleontología del Grupo Chañarillo, Cretácico Inferior, III Región, Chile (Inédito). Servicio Nacional de Geología y Minería, informe paleontológico, N° 2000-09: 88 pp
- Mutterlose, J. 1986. Upper Jurassic belemnites from the Orville Coast, Western Antarctica, and their palaeobiogeographical significance. *British Antarctic Survey Bulletin* 70: 1–22.
- Muzzio, G. 1980. Geología de la region comprendida entre el Cordón el Varillar y Sierra de Viscachas, Precordillera de Atacama. Tesis no publicada, Universidad de Chile.
- Naranjo, L.A.; Puig, A. 1984. Hojas Taltal y Chañaral. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile: 62-63.
- O’Sullivan, M.; Martill, D.M. 2015. Evidence for the presence of *Rhamphorhynchus* (Pterosauria: Rhamphorhynchinae) in the

- Kimmeridge Clay of the UK. Proceedings of the Geologists' Association, 126: 390–401.
- Otero, R.A.; Soto-Acuña, S. 2012. Primera evidencia de una diversidad de arcosaurios en el Maastrichtiano Temprano de Chile central. En: Actas III Simposio de Paleontología en Chile: 142-145.
- Otero, R.A.; Alarcón-Muñoz, J.; Soto-Acuña, S.; Rojas, J.; Rojas, O.; Ortiz, H. 2020. Cryptoclidid plesiosaurs (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Upper Jurassic of the Atacama Desert. Journal of Vertebrate Paleontology 1764573(14pp).doi:10.1080/02724634.2020.1764573.
- Padian, K. 1997. Pterosauriforms. En: Currie, P. J. y Padian, K. (eds), Encyclopedia of Dinosaurs. Academic Press, San Diego: 617-618.
- Padian, K.; Clemens, W. A. 1985. Terrestrial vertebrate diversity: episodes and insights. En *Phanerozoic Diversity Factors* (ed. J. W. Valentine): 41-96. Princeton University Press.
- Reyes, R.; Pérez, E. 1987. *Myophorella (M) hillebrandti* sp. Nov. (Bivalvia: Trigoniidae) del Neocomiano, norte de Chile. Revista Geológica de Chile 24: 93-101.
- Salinas, P.; Marshall, L.; Sepúlveda, P. 1991. Vertebrados continentales del Paleozoico y Mesozoico de Chile. En: Actas VI Congreso Geológico Chileno, Actas 1: 310-313.
- Soto-Acuña, S.; Otero, R.A.; Rubilar-Rogers, D.; Vargas, A. 2015. Arcosaurios no avianos fósiles de Chile: 209–263, En: D. Rubilar-Rogers; R. A. Otero; A. Vargas y M. Sallaberry (eds.), Vertebrados Fósiles de Chile.

- 
- Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile, 63. Santiago, Chile.
- Unwin, D. M. 1987. Pterosaur extinction: nature and causes. *Memoir de la Societe geologique de France*, No. 150:105-111.
- Unwin, D.M. 2006. The pterosaurs from the deep time. Nèraumont Publishing Company, New York: 347 pp.
- Unwin, D.; Rauhut, O.W.M.; Haluza, A. 2004. The first “Rhamphorynchoid” from South America and the early history of pterosaurs. 74° Annual Meeting of the Paläontologische Gesellschaft 235–37A.
- Upchurch, P.; Andres, B.; Butler, R. J.; Barrett, P. M. 2015. An analysis of pterosaurian biogeography: implications for the evolutionary history and fossil record quality of the first flying vertebrates. *Historical Biology*, 27(6): 697-717.
- Venegas, C.; Cervetto, M.; Astudillo, N.; Espinosa, F.; Cornejo, P.; Mpodozis, C.; Rivera, O. 2013. Carta Sierra Vaquillas Altas, Región de Antofagasta. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Serie Geología Básica N° 159, 1, mapa escala 1: 100.000. 87 pp. Santiago.
- Von Meyer, H., 1834. *Gnathosaurus subulatus*, ein Saurus aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen. *Museum Senckenbergianum* I, 3.
- Wang, X.; Zhou, Z., 2006. Pterosaur assemblages of the Jehol Biota and their implication for the Early Cretaceous pterosaur radiation.

- Geological Journal 41, 405e418.
- Wang, X.; Kellner, A.W.A.; Zhou, Z.; De Almeida Campos, D. 2007. A new pterosaur (Ctenochasmatidae, Archaeopteroedactyloidea) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of China. Cretaceous Research 28: 245-260.
- Wellnhofer, P. 1975a. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. I. Allgemeine Skelettmorphologie. Palaeontographica A 148:1–33.
- Wellnhofer, P. 1975b. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. II. Systematische Beschreibung. Palaeontographica A 148: 132–186.
- Wellnhofer, P. 1975c. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. III. Palökologie und Stammesgeschichte. Palaeontographica A 149: 1–30.
- Wellnhofer, P. 1978. Pterosauria. Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 19. Stuttgart. New York: Gustav Fischer Verlag. 82 pp.
- Wellnhofer, P. 1991. The illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. Salamander Books, London: 192 pp.
- Witton, M.P., 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. Princeton University Press, 340 pp.
- Young, C., 1964. On a new pterosaur from Sinkiang, China. Vertebrata Palasiatica 8, 221e255.



Yury-Yáñez, R.; Soto-Acuña, S.; Otero, R.; Rojas, O. 2013. New Upper Jurassic marine vertebrates from a bonebed in the Atacama Desert, Northern Chile. 72 Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, Los Angeles: 242.



MUSEO DE HISTORIA NATURAL Y CULTURAL
DEL DESIERTO DE ATACAMA.
CALAMA, CHILE

Avenida Bernardo O'Higgins s/n. Interior Parque El Loa,
Calama, Chile.