

## Pterosaurios: otra forma de volar

**Sergio Pérez González**

Departamento de Zoología y Antropología Física. Facultad de Ciencias Biológicas.  
Universidad Complutense de Madrid. c/ José Antonio Novais, 2. 28040 Madrid.  
[unlobogris@gmail.com](mailto:unlobogris@gmail.com)

**Resumen:** Se hace un repaso de los conocimientos actuales sobre Pterosaurios, tratando la historia de sus descubrimientos, sus orígenes y relaciones de parentesco, su anatomía, fisiología, adaptaciones al vuelo, comportamiento, reproducción, desarrollo, modos de alimentación, etc., con el objetivo de mostrar las claves del éxito evolutivo de los primeros vertebrados que conquistaron en medio aéreo. Por último se presenta una filogenia consensuada del grupo y se detallan las características principales de las familias que componen este grupo de animales.

**Palabras clave:** Vuelo. Adaptación. Pterosauria. Archosauria. Diversidad.

### INTRODUCCIÓN ¿QUÉ ES UN PTEROSAURIO?

Los pterosaurios (del griego *pteros*: ala y *sauros*: reptil, “reptiles alados”) fueron un grupo extinto de arcosaurios voladores que vivieron en el Mesozoico. Representan el primer y más antiguo intento de conquistar el vuelo activo entre los vertebrados, una hazaña biológica solo igualada por aves y murciélagos (con el permiso de los insectos).

Todos estamos familiarizados con estos animales. Vemos repetidamente su imagen en el cine y la televisión, en los juguetes para niños, en los libros, etc., pero sólo algunos con un interés más profundo se dan cuenta de la versión tergiversada y mitificada que se hace de ellos. Popularmente son parte de ese folclore moderno de “monstruos prehistóricos”, al igual que los dinosaurios, con los que mucha gente los confunde.

Los primeros fósiles de pterosaurio fueron descubiertos en 1767, en la cantera alemana de Solnhofen. Acabaron en manos de un naturalista italiano, COSSIMO ALESSANDRO COLLINI, que hizo un estudio preliminar de los restos, identificándolos como pertenecientes a algún tipo de criatura voladora. Más tarde, en 1809, GEORGE CUVIER acuña el término “*ptero-dactyle*” para el animal de Solnhofen (formalizado posteriormente como el género *Pterodactylus*). La historia del estudio de estos animales ha sido controvertida desde entonces, dando pie a interpretaciones muy

variadas (seres reptiloides, marsupiales voladores, nadadores tipo pingüino, etc.) antes de llegar al aspecto “moderno”.

La concepción actual de los pterosaurios es la de un grupo diverso y exitoso de eficaces voladores. Se extendieron por todo el mundo y alcanzaron un amplio abanico de estrategias y modos de vida.

Aparecieron en el Triásico, hace aproximadamente 225 millones de años, perdurando hasta la extinción del final del Cretácico, hace 65 millones de años. Esto implica una extensión de 160 millones de años, lo que si comparamos con los aproximadamente 150 millones de años que llevan las aves, o los 50 de los murciélagos nos da una idea de su éxito. Coexistieron con los dinosaurios y, posiblemente, compitieron favorablemente con las aves durante buena parte de su existencia.

Forman parte del linaje de los [Arcosaurios](#), un grupo de amniotas diápsidos caracterizados por la presencia de dos fenestras postorbitales y una fenestra anteorbital en el cráneo; hoy en día representado por cocodrilos y aves. Son el grupo hermano de los [Dinosauriformes](#), conformando el clado [Ornithodira](#). No son dinosaurios. Ni pájaros. Pero son parientes cercanos (Fig. 1).

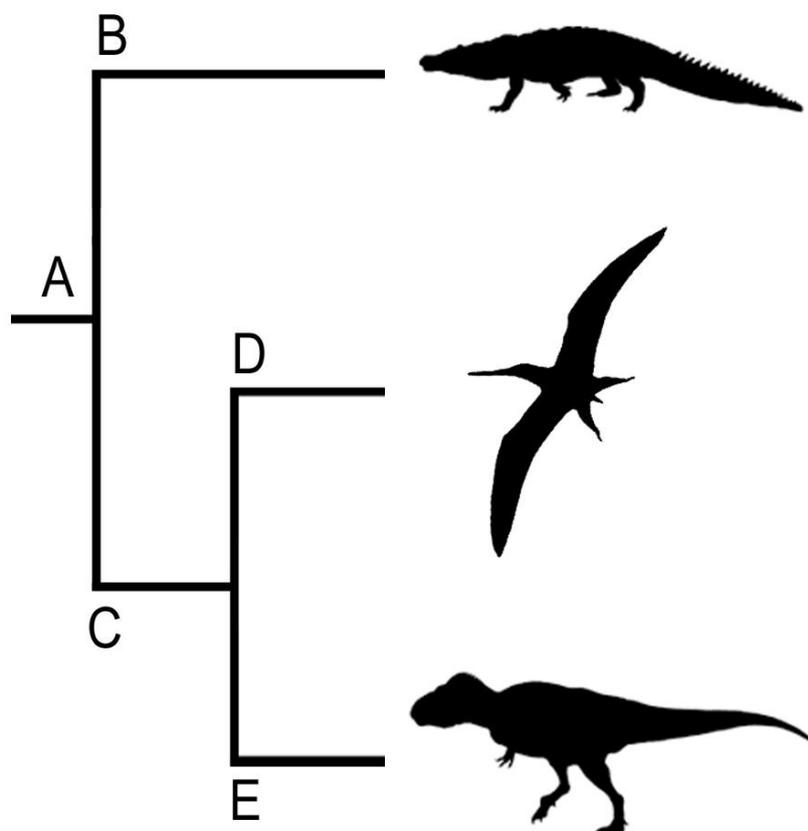


Figura 1. Esquema simplificado de las relaciones filogenéticas entre los diferentes grupos de arcosaurios. A: Archosauria. B: Crurotarsi. C: Ornithodira. D: Pterosauria. E: Dinosauriformes.

Los orígenes del grupo son inciertos. Aparecen en un periodo de “experimentación aérea” en varios grupos de amniotas. En esta época tenemos animales como *Coelurosauravus*, *Longisquama*, *Sharovipteryx*, etc., a los que se atribuye un modo de vida arborícola-planeador, semejante al del actual dragón volador (*Draco volans* Linneo, 1758) o al de las ardillas voladoras.

Por tanto, no es descabellado pensar que el origen de los pterosaurios esté en alguno de estos grupos, el problema es que los fósiles de los pterosaurios más antiguos conocidos ya presentan un aspecto muy derivado, con todas las características que los definen y todavía se desconoce la identidad de los hipotéticos “protopterosaurios”. Los últimos indicios apuntan a *Sharovipteryx* (un pequeño planeador) o *Schleromochlus* (un animalillo terrestre) como candidatos a parientes más cercanos al origen de los pterosaurios, pero hay cuestiones problemáticas, como el hecho de que ambos animales presentan unas patas delanteras muy pequeñas.

### Anatomía

La anatomía básica de un pterosaurio puede entenderse como la de un tetrápodo adaptado al vuelo. Consta por tanto, de un cuerpo pequeño y muy ligero, alas y cintura escapular bien desarrolladas, ojos y cerebro relativamente grandes y unas patas posteriores relativamente pequeñas.

El ala de los pterosaurios, a diferencia de aves y murciélagos, se ha desarrollado a partir de la hipertrofia del dedo IV de la mano, desapareciendo el dedo V y quedando muy reducidos los dedos I, II y III. Uno de los huesos del carpo, el pteroides, sujetaría un tendón en la parte delantera del propatagio, con implicaciones en el plegamiento y extensión del ala.

Las marcas de inserción muscular en los huesos y la comparación con aves y cocodrilos permiten reconstruir el aparato muscular de los pterosaurios. El resultado revela una musculatura especializada, capaz de batir las grandes alas.

Como veremos más adelante en detalle, se distinguen dos modelos morfológicos básicos en los pterosaurios: “ramforincoide” y “pterodactiloide” (Fig. 2).

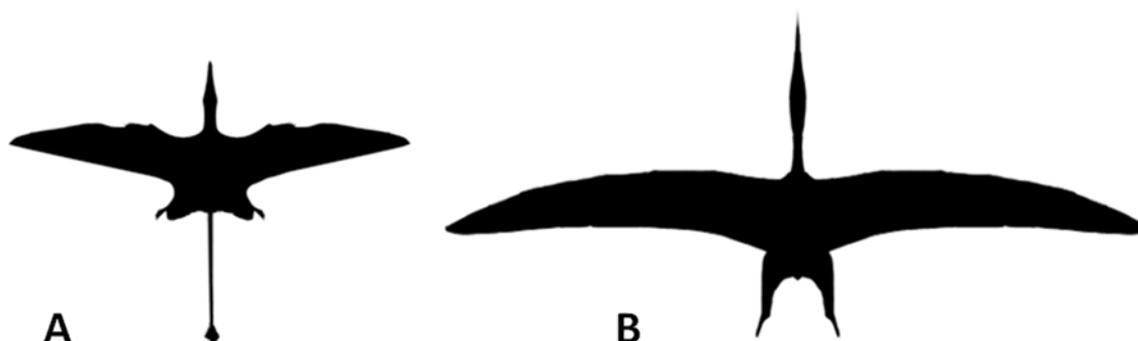


Figura 2. Morfologías de los pterosaurios. A. Modelo “ramforincoide”. B. Modelo “pterodactiloide”.

- **Modelo “ramforincoide”:** se caracteriza por mantener una cabeza relativamente corta (de longitud inferior a la del cuello), un cuerpo relativamente alargado y una cola larga y rígida, mantenida por tendones osificados. El hueso pteroides es corto y la muñeca es corta, con poca importancia como parte de la envergadura del ala. Los pies presentan un 5º dedo bien desarrollado, alargado y curvado, presumiblemente responsable de la sujeción del uropatagio.
- **Modelo “pterodactiloide”:** caracterizado por el aumento de tamaño de la cabeza (siempre superior a la longitud del cuello) y la aparición de la fenestra nasoantorbitaria (fusión de la cavidad nasal y la fenestra anteorbitaria). El cuerpo se acorta mucho, al igual que la cola, prácticamente vestigial. El hueso pteroides es más largo y la muñeca también, formando parte importante de la envergadura alar. Los pies son pequeños y el 5º dedo se reduce mucho. En este tipo de pterosaurios aparece, además, el *notarium*, una fusión de vértebras torácicas que permite un firme anclaje de la cintura escapular, originando una estructura muy sólida y resistente (una especie de “segunda pelvis”).

### **Aparato respiratorio**

Es difícil conocer en detalle los sistemas de órganos y la fisiología de los organismos extintos pero, a veces, podemos hacer inferencias que proporcionan algo de información.

Los pterosaurios, al igual que las aves, presentan huesos neummatizados (huecos). Ciertos fósiles parecen sugerir la presencia de sacos aéreos subcutáneos distribuidos en tórax, cuello y alas y comunicados con el interior de los huesos, de nuevo, de manera muy similar a lo que ocurre en las aves. Este sistema de sacos subcutáneos pudo haber influido activamente en el vuelo (dada su capacidad de modificar el volumen de aire que contienen) y con ello el grosor de partes del cuerpo, como el frente delantero del ala (esto tendría consecuencias en la aerodinámica general).

Recientes estudios parecen demostrar que los cocodrilos también presentan una respiración de flujo unidireccional (FARMER y SANDERS, 2010), como ocurre en las aves. Esto hace que podamos suponer con cierta confianza que los pterosaurios presentaban un sistema respiratorio del mismo tipo.

### **Cerebro y órganos de los sentidos**

Los pterosaurios poseen un cráneo bastante grande para su tamaño y los moldes y estimaciones de la masa encefálica de estos animales dejan constancia de un cerebro relativamente bien desarrollado, con grandes áreas de telencéfalo, lóbulos ópticos y cerebelo. Esto es acorde con las necesidades de un animal ágil que necesita una percepción tridimensional del mundo y se observa una estructura semejante en el cerebro de las aves actuales.

La vista era probablemente el sentido más desarrollado y de nuevo, al igual que en las aves, los ojos ocupan buena parte del espacio del cráneo. Hasta donde se tiene conocimiento, poco se puede decir sobre si esto es reflejo de un estilo de vida diurno o nocturno y no se puede descartar la existencia de pterosaurios adaptados a la vida nocturna.

### **Tegumento**

Los pterosaurios presentaban una cobertura de picnofibras, filamentos pilosos tal vez homólogos con las protoplumas de ciertos dinosaurios. Durante mucho tiempo, el tipo de tegumento de los pterosaurios fue una incógnita y se asumía una cobertura de escamas de estilo reptiliano. Inicialmente, el descubrimiento de un ejemplar de *Sordes pilosus* Sharov, 1971, permitió lanzar la hipótesis del tegumento “peludo”, pero se demostró que las supuestas fibras que mostraba dicho fósil eran artefactos y no auténticas picnofibras. Actualmente se conoce evidencia de picnofibras genuinas en ejemplares de al menos tres géneros de pterosaurios (*Jeholopterus*, *Sordes* y *Pterodactylus*).

La presencia de esta cobertura es muy interesante por sus implicaciones fisiológicas. El tegumento filamentoso aparece ligado a la endotermia. Esto es consistente con el modo de vida que se les infiere (voladores activos) y nos aleja de la imagen tradicional de “reptil de sangre fría”.

La membrana alar estaba formada por un tegumento grueso y resistente, con múltiples capas (músculo estriado, densa dermis de colágeno, capilares sanguíneos, estrato córneo, etc.). Presentaba un refuerzo interno de varillas de colágeno dispuestas paralelamente al extremo del ala, lo que evitaba pliegues extraños en la membrana y contribuía a la estabilidad de la estructura.

La zona de unión del patagio con el cuerpo es un tema controvertido y se han propuesto diversas hipótesis: unión en la cadera, dejando las patas posteriores libres, unión en la rodilla, unión al tobillo, con las patas posteriores formando parte del ala, modelos de ala ancha, de ala estrecha, etc.

La poca evidencia fósil que preserva el patagio parece sugerir, como opciones más probables, la unión de la membrana a la tibia con uropatagio asociado a las extremidades posteriores, según un modelo de ala relativamente estrecha.

### **Crestas**

La presencia de adornos cefálicos y crestas es constante y muy frecuente a lo largo de la historia del grupo. Básicamente, podemos distinguir dos tipos de crestas: crestas “blandas” (de naturaleza cartilaginosa o córnea), y crestas “duras” (de naturaleza ósea).

Las primeras parecen ser más frecuentes entre los “ramforincoideos” y su preservación en el registro fósil es muy escasa. El conocimiento que se tiene de ellas es relativamente reciente, gracias al aumento de fósiles excepcionalmente preservados de yacimientos de tipo *lagerstätten* como Liaoning o Solnhofen.

Las segundas suelen ser más típicas de los grandes pterodactiloideos del cretácico, siendo muy variables en posición, forma y desarrollo.

Su función es ... incierta. Podemos comparar las crestas de algunos pterosaurios con las aletas dorsales de muchos animales acuáticos y asumir que tienen algún tipo de implicación aerodinámica, pero esto nos deja numerosos interrogantes. ¿Por qué no aparecen en todos los pterosaurios? ¿Por qué varían tanto en forma dentro de una misma especie? ¿Por qué las aves y los murciélagos no han desarrollado estructuras semejantes? Estas preguntas pueden contestarse más fácilmente desde otro punto de vista: la función social y sexual de las crestas. Si dichas estructuras sirvieran para comunicarse, como anuncios visuales, sería coherente que variaran como lo hacen, marcando diferencias entre especies, sexos y grupos de edad.

Por último, no hay que perder de vista que tampoco eran impedimentos al vuelo y, si bien no eran elementos “indispensables” para la maniobra y el vuelo eficaz, su presencia no debió constituir un estorbo para los modos de vida de sus portadores.

## Vuelo

Es importante destacar y entender que los pterosaurios **volaban**. Esto implica que eran capaces de un desplazamiento activo en el medio aéreo mediante un batido continuado de sus alas para generar impulso y avance. Como ya se ha mencionado, solo aves y murciélagos, entre los vertebrados, han sido capaces de desarrollar el vuelo y, entre todos los demás organismos vivos, tan solo los insectos se suman al elenco de voladores activos.

Las fases del vuelo pueden resumirse en: despegue, permanencia voluntaria en el aire y aterrizaje. Veamos como los pterosaurios las llevaban a cabo:

- **Despegue:** tradicionalmente se pensaba que los pterosaurios necesitaban despegar desde sitios escarpados como acantilados o árboles, lo que les facilitaría el impulso para acceder al aire. Esto puede ser cierto para algunos grupos de entornos costeros o arborícolas, pero no es factible para la totalidad de los pterosaurios.

Los estudios de HABIB (2008) proponen un modelo de despegue cuadrúpedo basado en un salto repentino impulsado por las patas delanteras. El impulso sería facilitado por el conjunto de músculos y tendones asociado al antebrazo siendo posible que el pteroides estuviera implicado en el mecanismo de resorte. Este salto puede parecer descabellado, pero este mecanismo de

resorte recuerda al que han desarrollado las pulgas y supondría un método efectivo y rápido de despegue.

- **Permanencia en vuelo:** la capacidad aerodinámica de los pterosaurios es indiscutible. El perfil del ala es equivalente al de cualquier otro animal u objeto volador y se han hecho experimentos con réplicas de pterosaurios capaces de planear eficazmente largos trayectos.

Respecto a la capacidad de batir las alas con fuerza, la osteología muestra la presencia de un esternón con quilla (aunque es menos profunda que en las aves) y la articulación del húmero con la escápula también permite la amplitud de movimientos necesaria para el vuelo batido.

El perfil y la carga alar también variaban según el estilo del vida del animal, al igual que ocurre en aves y murciélagos. Así, las formas ligadas a entornos cerrados (bosques, roquedos, etc.) presentan unas alas más cortas y anchas, de alta maniobrabilidad; mientras que los especialistas del vuelo, planeadores de largas distancias en espacios abiertos, costeros, etc., presentan unas alas largas y estrechas capaces de producir gran sustentación.

- **Aterrizaje:** MAZIN *et al.* (2009) publicaron el hallazgo de un rastro de icnitas de pterosaurio que mostraban una secuencia muy particular: huellas de pies, nuevamente de pies y a continuación pies y manos. Esto se interpretó como una secuencia de aterrizaje “con los pies por delante”. El animal tomaría tierra apoyando las patas posteriores en primer lugar, daría un pequeño salto para absorber el impacto y a continuación apoyaría las cuatro patas en tierra firme.

### **Locomoción terrestre**

Tras tomar tierra, el pterosaurio se desplazaría a cuatro patas, con los pies en apoyo plantígrado y las manos apoyadas sobre los dedos I a III y el nudillo del dedo IV, que permanecería plegado a los lados del cuerpo. Este tipo de locomoción ha sido muy discutido y se han propuesto numerosas alternativas: bipedismo, desplazamiento arborícola estricto, arrastre del cuerpo, etc. Sin embargo, la creciente evidencia icnológica y anatómica no deja dudas sobre la locomoción cuadrúpeda eficaz en los pterosaurios.

### **Modos de vida**

- **Reproducción y desarrollo**

Sabemos, gracias al descubrimiento de huevos fosilizados con embriones en su interior, que los pterosaurios eran ovíparos. Esto facilitó que los pterosaurios explotaran el medio aéreo con mayor libertad que, por ejemplo, los murciélagos, restringidos en sus adaptaciones reproductivas por el hecho de ser vivíparos y tener que cargar durante el vuelo con el peso extra del feto

durante el desarrollo. En este sentido, se parecen más a las aves modernas que a los mamíferos voladores.

Del estudio de los huevos fosilizados se desprenden varias observaciones interesantes:

1. Eran huevos de cáscara blanda y fina, semejantes a los de las tortugas y cocodrilos actuales.
2. Los embriones presentan un desarrollo "precoz". Sus huesos osificaban muy pronto y el neonato tenía las proporciones de un adulto y muy posiblemente la capacidad innata e inmediata de volar.
3. No hay evidencias de cuidados parentales en ninguno de los taxones conocidos. El desarrollo ontogénico parece haber sido peculiar, con una tasa de crecimiento lenta. Esto es incongruente con animales de metabolismo tan elevado, pero puede explicarse teniendo en cuenta el elevado coste metabólico que el vuelo supone. Un animal volador sin cuidados parentales que debe alimentarse por sí mismo desde el momento de nacer necesita destinar gran parte de la energía obtenida al "mantenimiento" de las funciones metabólicas; lo que deja muy poco excedente que emplear en crecimiento y biomasa.
4. El crecimiento era muy variado y los pterosaurios presentan una enorme diversidad en cuestión de tamaño y masa corporal. Los más pequeños (como *Nemicolopterus*) oscilaban en torno a los 25 cm de envergadura, mientras que los más grandes (como *Quetzalcoatlus*) eran titanes de más de 12 m, más cerca del tamaño de una avioneta que de cualquier otra criatura voladora conocida.

- **Dimorfismo sexual**

En algunos casos, como ocurre con los numerosos restos de *Pteranodon* del Cretácico de Norteamérica, nos encontramos que dentro de una misma especie parece haber dos morfotipos diferenciados. Se pueden interpretar (y en ocasiones se han interpretado) como especies diferentes; pero analizando las diferencias: tamaño (uno de los morfotipos es casi el doble de grande), desarrollo de las crestas, forma de la pelvis, etc., se puede llegar a otra conclusión: la presencia de dimorfismo sexual.

En el caso de *Pteranodon* puede casi confirmarse este hecho. Se asume la correspondencia a un estilo de vida de grandes machos compitiendo entre sí en exhibiciones visuales en entornos costeros por harenes de hembras.

- **Alimentación**

Es notable, cuando se revisa la bibliografía antigua que, aparentemente, apunta a que casi todos los pterosaurios eran pescadores y habitaban entornos lacustres o costeros. Ahora bien, ¿es esto cierto?

Con los datos disponibles, la respuesta puede decantarse tanto al sí como al no, sin excluirse entre ellas. Ciertamente, muchos grupos de pterosaurios eran piscívoros y habitaban entornos costeros y lacustres, pero esto no se aplica a la totalidad del grupo. Hay un sesgo principal causado por la facilidad de la fosilización. Los mejores entornos para preservar fósiles de vertebrados delicados suelen ser los limos asociados a aguas someras (zonas lacustres y costeras), lo que ocasiona que nuestro conocimiento de los pterosaurios esté muy influido por los taxones que habitaban estos entornos. Ahora bien, existen evidencias de pterosaurios explotando nichos terrestres, forestales, rocosos, etc., lo que amplía mucho el espectro de alimentación para el grupo: carroña, fruta, insectos, pequeños vertebrados, moluscos, etc.

Respecto a los especialistas pescadores, comentaremos el caso más extendido en las representaciones populares: los pescadores pelágicos en vuelo.

Este método de pesca se asume y parece estar bien respaldado para los Ornitoquéiridos y los Pteranodóntidos, dando lugar a dos técnicas:

- ✓ **Ornitoquéiridos:** pesca mediante un vuelo rasante y captura brusca de la presa hundiendo la cabeza en el agua. La presencia de crestas en el extremo del hocico podría ser útil para disminuir el rozamiento con el agua.
- ✓ **Pteranodóntidos:** pesca mediante vuelo rasante tanteando el agua con el pico al estilo de los actuales rayadores (*Rhynchops sp.*). Este método, propuesto para *Nyctosaurus*, es bastante improbable y, actualmente, los rayadores presentan una serie de adaptaciones muy específicas para este estilo de pesca que los pterosaurios sencillamente no tenían.

## Diversidad

Se conocen cerca de 110 especies de pterosaurios agrupadas en unos 85 géneros (y el número se incrementa día a día). Tradicionalmente se ha hecho una distinción básica entre dos grupos, ya mencionados previamente:

- **"Rhamphorhynchoidea":** es un grupo parafilético, no natural. Comprende las formas más basales del grupo, caracterizadas principalmente por la posesión de una larga cola y por un hueso nasal todavía desarrollado. El 5º dedo del pie suele estar hipertrofiado y es posible que sostuviera un uropatagio.

- **Pterodactyloidea:** es un grupo monofilético. Agrupa pterosaurios derivados, reconocibles por la cola corta, cuello largo, adaptaciones sofisticadas al vuelo, cráneos grandes y ligeros y la reducción del hueso nasal, con la consecuente fusión de la fosa nasal y la fenestra anteorbital en una sola cavidad (fenestra naso-anteorbitaria). También presentan un metacarpo mucho más alargado que en los “ramforincoideos” y los dientes son cónicos y semejantes, o ausentes (sustituyéndolos por un pico córneo).

Las relaciones filogenéticas entre los pterosaurios aún son un tema muy activo y falta mucho por resolver, pero podemos ofrecer una idea general con las filogenias propuestas por LU y JI (2006), LU *et al.* (2009), KELLNER (2003) o UNWIN (2003), entre otros. Estas propuestas presentan diferencias en la posición de algunos taxones, pero en la mayoría se distinguen los grupos que presentamos a continuación (Fig. 3).

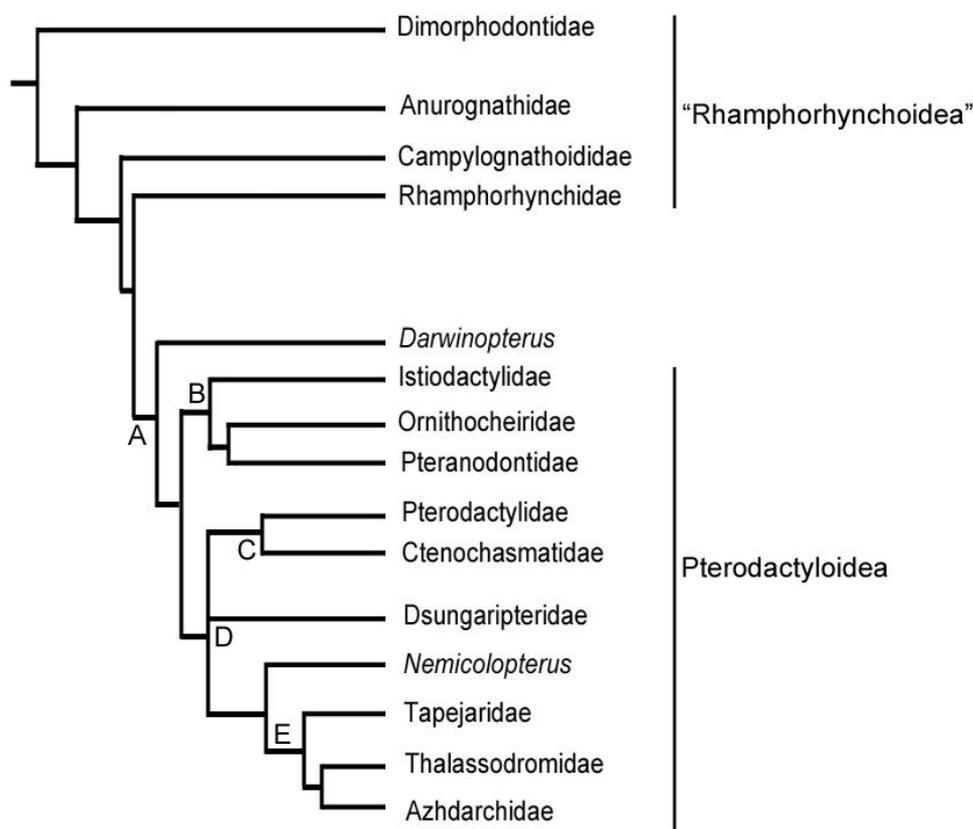


Figura 3. Esquema de las relaciones filogenéticas entre los principales grupos de pterosaurios. Se indican los dos grandes “subórdenes” y los principales clados. A: Monofenestrata. B: Ornithocheiroidea. C: Ctenochasmatoidea. D: Dsungaripteroidea. E: Azhdarchoidea. (Modificado de LU *et al.* 2009).

- **Familia Dimorphodontidae**

Caracterizados por una cabeza desproporcionadamente grande y unas alas relativamente cortas, con un cuerpo robusto. Se infiere un modo de vida

forestal, insectívoro, siendo buenos trepadores, pero malos voladores. Los géneros más destacados son *Dimorphodon* y *Peteinosaurus*.

- **Familia Anurognathidae**

Grupo atípico entre los “ramforincoideos”. Pterosaurios de pequeño tamaño, con cabeza y ojos grandes, boca muy ancha (recuerda a la de las ranas, de ahí el nombre del grupo) y una cola corta, a semejanza con los pterodactiloideos, con los que no están estrechamente emparentados. Se les atribuye un estilo de vida semejante al de los murciélagos o los chotacabras, esto es, insectívoros altamente especializados en la captura en vuelo de sus presas. Destacan los géneros *Anurognathus*, *Batrachognathus* o *Jeholopterus*.

- **Familia Rhamphorhynchidae**

Bien conocidos históricamente, son el arquetipo de los “ramforincoideos”. Agrupa una serie de formas caracterizadas por una cabeza alargada, terminada en un pico ligeramente curvado y numerosos dientes largos y agudos. La cola presenta un “abanico” en forma de rombo. Parecen ser piscívoros de entornos costeros o lacustres. Los géneros principales son *Rhamphorhynchus* y *Dorygnathus*.

- **Familia Campylognathoididae**

Semejantes a Rhamphorhynchidae en forma y modo de vida (probables piscívoros de entornos costeros). Presentan cierta especialización en sus dientes para la captura de presas, principalmente peces o insectos. Incluye pterosaurios como *Campylognathoides* o *Eudimorphodon*.

Quedan descolgadas de esta clasificación numerosas formas basales y géneros aislados de posición incierta. Entre ellos cabe mencionar los géneros *Sordes*, *Preondactylus*, *Scaphognathus*, *Raeticodactylus* o *Pterorhynchus*. Es común la presencia de crestas (con evidencia de un patrón bandeado en el caso de *Pterorhynchus*) y diversos tipos de abanicos caudales.

- **Clado Monofenestrata: *Darwinopterus***

En 2009 se describió un pterosaurio de Liaoning, China, al que se bautizó como *Darwinopterus modularis* LÜ *et al.* 2009. Lo remarcable del hallazgo es que el animal presenta un cráneo de tipo pterodactiloideo con un cuerpo tipo “ramforincoideo”. Esto ha permitido inferir un modelo de “evolución modular” en los pterosaurios más derivados (LU *et al.*, 2009), comenzando por adaptaciones craneales.

- **Suborden Pterodactyloidea: Superfamilia Ornithocheiroidea**

Los ornitocheiroideos fueron unos de los primeros grupos de pterodactiloideos en diversificarse y alcanzar grandes tallas (hasta 7 m. de envergadura). La mayoría explotaban nichos asociados al medio marino. Hay tres familias principales:

- ✓ **Familia Istiodactylidae**

Pterosaurios con un hocico largo, recto y ancho, de borde romo, con numerosos dientes pequeños. Se ha sugerido que fueran carroñeros y que las adaptaciones de su hocico sirvieran para arrancar la carne de los cadáveres en descomposición. Los géneros a destacar son *Istiodactylus*, *Nurhachius* y *Liaopterus*.

- ✓ **Familia Ornithocheiridae**

Estos pterosaurios eran de tamaño medio-grande (3-5 m. de envergadura), con un hocico largo y estrecho y numerosos dientes largos y cónicos. Es común la presencia de crestas o quillas semicirculares en el extremo distal del hocico. Se desconoce la función de estas estructuras aunque se han propuesto diversas teorías como carácter sexual, utilidades hidrodinámicas para la pesca, distinción de especies, de grupos de edad, etc. Se atribuye un modo de vida pescador, asociados a zonas costeras y medios pelágicos. Hay evidencias de algunas especies que invitan a pensar en hábitos migradores. Destacan los géneros *Ornithocheirus*, *Anhangura*, *Caulkicephalus* o *Coloborhynchus*.

- ✓ **Familia Pteranodontidae y afines**

También de gran tamaño (7-9 m. de envergadura), los pteranodóntidos se caracterizan por un pico sin dientes y la presencia de crestas occipitales variadas. Estas crestas difieren entre los distintos individuos y especies estando más desarrolladas en los machos. Hay evidencias de una posible bolsa gular semejante a la que poseen los pelícanos, lo que indicaría una dieta piscívora. Su modo de vida era probablemente similar al de los albatros, explotando un medio oceánico abierto. Destacan los géneros *Pteranodon* y *Nyctosaurus*.

- **Superfamilia Ctenochasmatoidea**

Pterosaurios de tamaño medio, adaptados a diversos medios, generalmente lacustres o asociados al agua. Presentan un alto grado de especialización en sus dientes, incluyendo formas filtradoras. Dos familias representativas:

✓ **Familia Pterodactylidae**

Representada por el icónico *Pterodactylus*, un pequeño pterosaurio del Jurásico de Europa. Posee la morfología típica de un pterodactiloideo, y tradicionalmente se ha considerado un animal bastante generalista. Recientes estudios y la aparición de nuevo material indican, sin embargo, características novedosas como la presencia de una cresta de tejido blando, una bolsa gular, una ranfoteca ganchuda o pies palmeados. Se ha inferido un modo de vida vadeador, adaptado a capturar invertebrados acuáticos en zonas de limos o arcillas.

✓ **Familia Ctenochasmatidae**

Son un grupo altamente especializado en una alimentación filtradora. Sus dientes son muy numerosos y finos, como las púas de un peine. También presentan unas alas relativamente cortas y posiblemente tuvieron buena maniobrabilidad en vuelo. Se atribuye una estrecha relación con el medio acuático, especialmente aguas someras. Algunos géneros son *Ctenochasma* y *Cearadactylus* (este último bastante basal y pescador).

Hay que mencionar especialmente al género *Pterodaustro*, cuya adaptación a la filtración es de las más extremas. El hocico es ligeramente curvado y la mandíbula inferior está dotada de numerosos dientes filamentosos (hasta 1000), formando un denso filtro que recuerda a las barbas de las ballenas. Los dientes de la mandíbula superior, en cambio, eran muy pequeños y cortos.

● **Superfamilia Dsungaripteroidea: Fam. Dsungaripteridae y afines**

Otro grupo con una alimentación altamente especializada. En este caso, durófagos (capaces de romper conchas o caparazones de invertebrados). Presentan un hocico muy apuntado en el extremo, ligeramente curvado hacia arriba, con la parte distal sin dientes. En la parte proximal presentan dientes cónicos y romos, cortos, adaptados a ejercer presión. Se interpreta como una adaptación a una dieta a base de moluscos y crustáceos. Estarían ligados a entornos costeros rocosos. Destacan los géneros *Germanodactylus* y *Dsungaripterus*.

***Nemicolopterus***

Descrito por WANG *et al.* (2008), *Nemicolopterus* es notable por su pequeño tamaño (apenas 25 cm. de envergadura). Parece ser un miembro basal de Azdarchoidea. Posee un pico sin dientes y adaptaciones a un estilo de vida arborícola, como unos dedos curvos con garras bien desarrolladas. Posiblemente fuera insectívoro o frugívoro. Su relevancia está en la rareza de su fosilización y en evidenciar que los pterosaurios llegaron a ocupar nichos

semejantes al que hoy en día pueden tener muchas aves forestales.

- **Superfamilia Azhdarchoidea**

El grupo más derivado de pterodactiloideos que se conoce. Todos sus representantes conocidos carecen de dientes y presentan un pico desarrollado semejante al de muchas aves. Poseen cráneos grandes y muy ligeros, con fenestras naso-antorbitarias muy desarrolladas y amplias. Incluye una cierta diversidad de formas, algunas de ellas de gran tamaño. Tres familias principales:

- ✓ **Familias Tapejaridae y Thalassodromidae**

Estas dos familias están muy relacionadas, formando un conjunto de pterosaurios cuya característica más notoria es el extremo desarrollo de crestas craneales. Hay gran variabilidad pero, generalmente, estas crestas presentan una parte osificada y una parte córnea o cartilaginosa más extensa, así como dimorfismo ontogenético y sexual. También es común la presencia de una cresta más pequeña en la mandíbula inferior. Su modo de alimentación se desconoce, pero se ha propuesto la frugívora, piscívora o depredación de pequeños vertebrados. Los géneros a destacar son *Tapejara*, *Tupandactylus*, *Sinopterus*, *Tupuxuara* y *Thalassodromeus*.

- ✓ **Familia Azhdarchidae**

Los mayores voladores de la historia de la Tierra. Alcanzaron envergaduras de más de 12 m. Su morfología es bastante peculiar y sus proporciones corporales recuerdan un poco a las de las jirafas. Poseen un cuello muy largo y un cráneo grande con un pico recto y agudo, semejante al de las cigüeñas. Sus alas eran relativamente cortas y anchas.

Recientemente se ha propuesto que su modo de vida correspondería a oportunistas principalmente terrestres, poco voladores, que capturarían pequeñas presas de forma semejante a los actuales cálaos terrestres y cigüeñas (WITTON y NAISH, 2008). Los géneros a destacar son *Quetzalcoatlus*, *Azhdarcho*, *Haztegopteryx* y *Zhejiangopterus*.

## **Extinción**

Los pterosaurios desaparecieron durante la crisis finicretácica, hace 65 millones de años, junto a los dinosaurios y otros muchos grupos de organismos que habían prosperado a lo largo del Mesozoico. Es cierto que en los últimos millones de años del Cretácico la diversidad de los pterosaurios había ido mermándose paulatinamente, quedando representados por formas altamente especializadas de Azhdarchoidea. Tal vez esto facilitó una extensión de las aves a colonizar nichos más generales que los

pterosaurios habían dejado de explotar y pudieron ocupar los lugares que los pterosaurios “iban dejando”.

### Conclusiones

No son dinosaurios. Suponen una solución única al vuelo y constituyen el primer grupo de vertebrados que alcanzó ese modo de vida. Eran unos voladores sofisticados y eficientes. A pesar de estar extintos, fueron un grupo muy diversificado y de gran éxito adaptativo.

### BIBLIOGRAFIA

Farmer, C.G. y Sanders, K. 2010. Unidirectional airflow in the lungs of alligators. *Science*, 327: 338-340.

Habib, M. 2008. Comparative evidence for quadrupedal launch in pterosaurs. Pp 161-168. En: Buffetaut E. y Hone, D.W.E.(eds.) *Wellnhofer Pterosaur Meeting: Zitteliana B28*.

Kellner, A.W.A. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. En: Buffetaut, E. y Mazin, J.M. (eds.) *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs, Geological Society Special Publication*, 217, 105-137.

Lu, J. C. y Ji, Q. 2006. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the pterosaurs from Western Liaoning and surrounding areas. *J. Paleontol. Soc. Korea*, 22: 239–261.

Lu, J.; Unwin. D.M.; Jin, X.; Liu, Y. y Ji, Q. 2009. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 383-389.

Mazin, J.M.; Billon-Bruyat, J.P. y Padian, K. 2009. First record of a pterosaur landing trackway. *Proceedings of the Royal Society B*. doi: 10.1098/rspb.2009.1161

Unwin, D.M. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. En: Buffetaut, E. y Mazin, J.M. (eds.) *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs, Geological Society Special Publication*, 217: 139-190.

Wang, X.; Kellner, A.W.A.; Zhou, Z. y Campos, D. de A. 2008. Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 1983-1987.

Witton, M.P. y Naish, D. 2008. A reappraisal of azhdarchid pterosaur functional morphology and paleoecology. *PLoS ONE*, 3(5): e2271. Doi: 10.1371/journal.pone.0002271

### BIBLIOGRAFÍA DE CONSULTA

Wellnhofer, P. 1991. *Enciclopedia Ilustrada de los Pterosaurios*. Ed. Susaeta. Madrid. 192 pp.

Benton, M.J. 2005 *Vertebrate Paleontology*. (3ª Edición). Blackwell Publishing. Oxford. 455 pp.

### RECURSOS ELECTRÓNICOS

Pterosaur Net.

<http://pterosaur.net/>

The Pterosaur Database.

<http://www.pterosaur.co.uk/>

John Conway's Paleontography.

<http://palaeo.jconway.co.uk/>

Archosaur Musings.

<http://archosaurmusings.wordpress.com/>

Dragons of the Air.

<http://dragonsoftheair.wordpress.com/>

Recibido: 19 junio 2010.

Aceptado: 29 diciembre 2010.