

Morfología funcional y hábitos alimentarios de Quetzalcoatlus (Pterosauria)

Functional morphology and feeding habits of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria)

Iñaki RODRÍGUEZ PRIETO¹

¹ C/ Isla de Salvora, 15. 28400 Villalba (Madrid).

RESUMEN

Se pone a prueba la hipótesis de LAWSON (1975) sobre los hábitos carroñeros de *Quetzalcoatlus*, analizando su morfología funcional y complementando este análisis con el del hábitat en el que vivió. Se concluye, en base a la morfología del pico, del cuello y a la movilidad en tierra y aire, que es bastante improbable que fuera carroñero, proponiéndose alternativamente que fuera pescador con un método de pesca similar al de los actuales rayadores (*Rynchops*).

Palabras clave: *Quetzalcoatlus*, Pterosauria, Morfología funcional, Hábitat

ABSTRACT

The hypothesis of LAWSON (1975) on the scavenger habits of *Quetzalcoatlus* is tested, by analyzing its functional morphology and the interpretation of its habitat. On the base of the bill and neck morphology and the inferred mobility on the air and on the ground, the hypothesis seems highly improbable. We propose an alternative hypothesis of a piscivorous feeding habits similar to the recent skimmers (*Rynchops*).

Keywords: *Quetzalcoatlus*, Pterosauria, Functional morphology, Habitat.

INTRODUCCIÓN

Los vertebrados voladores de mayor tamaño conocidos pertenecen al género *Quetzalcoatlus* LAWSON, 1975, pterosaurios del Cretácico superior con en-

vergaduras alares de hasta 12 m. Su descubridor (LAWSON, 1975) propuso la hipótesis de que estos pterodáctilos serían carroñeros, sobre todo en base al hallazgo de estos fósiles en sedimentos continentales alejados de la costa probablemente más de 400 Km.

En este trabajo se tratará de probar, tras un estudio detallado de la morfología funcional, que la hipótesis de Lawson no se sostiene, y se aportará una hipótesis alternativa. Lo que realmente puede dar pistas sobre los hábitos alimentarios de un animal extinto es la morfología funcional, en este caso principalmente la del pico. No es metodológicamente correcto basar las conclusiones paleoecológicas en inferencias sobre el paleoambiente de fosilización, pues no está probado que *Quetzalcoatlus* viviera donde se han encontrado sus fósiles. Podrían haber sido transportados (fósiles alóctonos), o que la zona de fosilización estuviera en su ruta migratoria y algunos murieran al pasar sobre ella (restos de organismos adémicos). Es erróneo deducir el modo de vida y la alimentación de un animal por el hábitat donde se depositó el fósil.

Se estudiarán por tanto los trabajos publicados que aporten datos sobre la morfología funcional de *Quetzalcoatlus* y de los pterosaurios en general, para llegar a una conclusión únicamente basada en este aspecto. Como complemento a este estudio morfológico se estudiará también el hábitat, para ver si se corresponde con el que necesitaría un animal con el modo de alimentación deducido de la morfología funcional. Como ya se ha dicho, aunque el hábitat no sea el esperado se seguirá admitiendo la inferencia sobre el hábito alimentario derivada del estudio morfológico. La posible divergencia sería explicable por la no demicidad de los fósiles o porque el conocimiento del hábitat sea incompleto. Por otra parte, las conclusiones obtenidas para *Quetzalcoatlus* pueden servir de referencia para otros géneros de su misma familia en los que no haya suficientes datos para deducir los hábitos alimentarios.

ANTECEDENTES

LAWSON (1975) encontró en la formación Javelina (Maastrichtiense superior) del Big Bend National Park, Brewster County (Texas, USA), enormes huesos alares, pertenecientes a un único espécimen, entre los cuales había un húmero de 52 cm y un radio casi completo de 75 cm (LANGSTON, 1981). A 40 km de este primer grupo de huesos se encontró otro más completo, que incluía, aparte de huesos alares, vértebras y restos craneales de varios individuos de menor tamaño. En base a estos restos se ha calculado para el espécimen mayor una envergadura alar de entre 11 y 12 m, y para los más pequeños de alre-

dedor de 5,5 m. Debido al gran parecido entre los huesos de ejemplares de ambos tamaños, Lawson pensó que pertenecerían a una misma especie, que llamó *Quetzalcoatlus northropi*, siendo los especímenes menores juveniles. Actualmente se les considera dos especies distintas, estando las características diferenciadoras principalmente en las articulaciones postcraneales (KELLNER & LANGSTON, 1996). De este modo los restos mayores pertenecerían a *Quetzalcoatlus northropi* LAWSON, 1975 y los menores se designan como *Quetzalcoatlus* sp. a la espera de que sean descritos como una nueva especie.

LAWSON (1975) señala en su informe que la región donde han sido encontrados los huesos se situaba, en el Maastrichtiense tardío, tierra adentro a más de 400 km de la costa más próxima y que no había grandes masas de agua permanente en la zona. Ésto, unido a la estructura de las vertebrae cervicales y a que los restos fueron encontrados junto a dinosaurios saurópodos son las razones que aduce para concluir que estos pterodáctilos serían carroñeros. Esta idea fue generalmente aceptada y perpetuada en posteriores publicaciones, sobre todo en libros de divulgación (LAMBERT, 1985; DIXON *et al.*, 1988).

Aún así, DESMOND (1975) mostraba sus dudas acerca de esta hipótesis, principalmente por la dificultad que tendrían estos enormes pterosaurios para despegar tras alimentarse en el suelo, y el consecuente riesgo por la obvia presencia de dinosaurios carnívoros cerca de los cadáveres. Recientemente, WELLNHOFER (1991) también señala que la hipótesis del carroñero está sujeta a muchas contradicciones y propone como hipótesis alternativa una alimentación a base de cangrejos y moluscos. Posteriormente se ha apuntado la posibilidad de que fueran piscívoros en base a la morfología del cráneo (KELLNER & LANGSTON, 1996) o comedores de invertebrados subterráneos (LEHMAN & LANGSTON, 1996). Asimismo KELLNER & LANGSTON (*op cit.*) no consideran ya el hábitat como impedimento a una alimentación piscívora, y señalan que los individuos del Big Bend murieron en los alrededores de un abundante sistema fluvial adyacente a cuencas de inundación.

Aparte de los restos hallados por Lawson se han encontrado posteriormente nuevos ejemplares en la formación Javelina (KELLNER & LANGSTON, 1994, 1996), todos pertenecientes a la especie de menor tamaño. Asimismo han sido identificados como *Quetzalcoatlus*, aunque no con total seguridad, restos hallados en el Campaniense de Alberta (CURRIE & RUSSEL, 1982) y Montana (PADIAN & SMITH, 1992).

Quetzalcoatlus fue incluido en la subfamilia Azhdarchinae por NESSOV (1984). Simultáneamente, PADIAN (1984b) creó la familia Titanopterygiidae donde incluyó a *Quetzalcoatlus* para luego rectificar, proponiendo elevar la subfamilia Azhdarchinae al grado de familia (PADIAN, 1986). Sus principales ca-

racterísticas diagnósticas según NESSOV (1984), PADIAN (1986) y BENNETT (1989) son:

- vértebras medio-cervicales muy largas,
- sección cilíndrica en la mitad del cuerpo vertebral,
- vértebras cervicales sin neuroapófisis o con neuroapófisis baja.

La familia Azhdarchidae incluye los siguientes géneros: *Azhdarcho*, del Turoniense tardío al Coniaciense de Uzbekistán (NESSOV, 1984); *Quetzalcoatlus*, del Maastrichtiense superior de Texas (LAWSON, 1975) y posiblemente del Campaniense de Alberta (CURRIE & RUSSEL, 1982) y Montana (PADIAN & SMITH, 1992); *Arambourgiania* (= *Titanopteryx*) del Maastrichtiense de Jordania (FREY & MARTILL, 1995); *Doratorhynchus* del Titoniense al Berrasiense de Inglaterra (WELLNHOFER, 1991); material indeterminado del Senoniense de Senegal (MONTEILLET *et al.*, 1982) y del Cretácico inferior de Texas (MURRY *et al.*, 1991); y además, según indica BENNETT (1989), restos sin determinar del Cambridge Greensand (Albiense) de Inglaterra, del Maastrichtiense tardío de Wyoming y del Cretácico tardío de New Jersey.

Aunque no sea un carácter diagnóstico de la familia, pues no es exclusivo de ella, es interesante destacar que todos los géneros incluidos son de gran tamaño.

MÉTODOS

Para poner a prueba la hipótesis de LAWSON se estudiará la morfología funcional de *Quetzalcoatlus*. Una vez hecho esto se revisará el hábitat en el que vivió.

En cuanto a la morfología funcional habrá que comprobar, por tanto, si la de *Quetzalcoatlus* se ajusta a la esperada si fuera carroñero. Para ello estudiaremos la morfología que comparten en la actualidad todas las aves especializadas en comer carroña, es decir los buitres pertenecientes tanto a la familia Cathartidae como a la familia Accipitridae. Estas aves, a pesar de estar muy separadas filogenéticamente, presentan una extraordinaria convergencia (DOÑAZAR, 1987) en un conjunto de características que podríamos denominar como el «paradigma del carroñero»:

- Pico corto, fuerte y ganchudo para poder desgarrar los tejidos del animal. En su defecto, aunque no se dé en las aves, podemos esperar una fuerte dentición.

— Cuello largo y con capacidad de movimiento en todas las direcciones, para poder explotar al máximo el cadáver.

— Capacidad para volar grandes distancias con poco gasto de energía.

— Buena capacidad de despegue y una al menos aceptable marcha en tierra.

Ambas propiedades son necesarias para poder escapar a potenciales depredadores y por la obvia razón de que una vez haya terminado de comer, el carroñero debe ser capaz de remontarse de nuevo en el aire. Además, como para cualquier tipo de alimentación en tierra, una aceptable capacidad de desplazamiento en el suelo es también necesaria, para que el aprovechamiento de una carroña (moviéndose alrededor del cadáver para buscar nuevas zonas con carne, orificios naturales por los que acceder más fácilmente al interior, etc...) no se convierta en un derroche excesivo de tiempo y energía. Ésto puede ser más importante de lo que parece a simple vista, sobre todo si, como insinúa LAWSON, hablamos de cadáveres de dinosaurios saurópodos como *Alamosaurus*, de más de 20 m de longitud.

Estas características, que he denominado en conjunto «paradigma del carroñero», no son cumplidas en su totalidad por dos especies de carroñeros de la familia Accipitridae. Ni el quebrantahuesos ni el alimoche poseen un cuello largo, aunque si cumplen el resto de características. No he creído necesario incluirles en este estudio porque sus hábitos de alimentación (tuétano de huesos y pequeños despojos principalmente) les hacen aún menos apropiados que los buitres típicos como ejemplo de modo de vida para *Quetzalcoatlus*. Además, el único punto del paradigma que incumplen, cuello largo, es precisamente uno de los pocos que sí cumple *Quetzalcoatlus*, como veremos más adelante.

Tampoco se ha tenido en cuenta a los carroñeros ocasionales, como córvidos y marabúes, que son en realidad aves omnívoras que cuando actúan como carroñeras lo hacen de forma poco especializada. En ningún caso la carroña constituye su principal fuente de alimento. Recientemente, MARTILL *et al.* (1998), basándose en las vértebras cervicales de *Arambourgiania*, afirman que tanto *Quetzalcoatlus* como el resto de integrantes de la familia Azhdarchidae se alimentaban de peces o plancton.

En cuanto al hábitat, se comprobará si realmente la región del Big Bend estaba, en el Maastrichtiense tardío, tan carente de grandes masas de agua como dice LAWSON. Además del medio físico habrá que atender también a la fauna que habitaba la región para encontrar posibles presas y predadores de *Quetzalcoatlus*. En cualquier caso, y como se ha mencionado en la introducción, el paleoambiente de la zona no debe ser el punto principal de la discusión sino que debe servir de complemento a las conclusiones obtenidas del estudio detallado de la morfología funcional.

RESULTADOS

MORFOLOGÍA FUNCIONAL

Características del pico

El cráneo de *Quetzalcoatlus* ha sido estudiado con detalle por KELLNER & LANGSTON (1996). Ambas mandíbulas son largas, delgadas y comprimidas lateralmente; carecen completamente de dientes y no presentan ninguna estructura ganchuda. Las mandíbulas tienen además una apertura máxima bastante elevada, de unos 52 mm. Es por tanto un pico que dista mucho del esperado en un carroñero. Se podría decir que es de los picos más inadecuados para arrancar trozos de carne de un cadáver.

Estas características llevaron a KELLNER & LANGSTON a mencionar la posibilidad de que *Quetzalcoatlus* pescara en vuelo como los actuales rayadores (*Rynchops*) que vuelan a ras del agua, con la estrecha mandíbula inferior separada 45 mm de la horizontal y sumergida hasta que topa con algún pez (DEL HOYO *et al.*, 1996). Este tipo de pesca ha sido asumido ya para varios pterosaurios (WELLNHOFFER, 1980, 1991; UNWIN, 1988), y se denomina «skimming» en inglés, término que usaré de aquí en adelante, al no haber encontrado una traducción adecuada en castellano.

Se podría señalar en contra de esta comparación entre *Rynchops* y *Quetzalcoatlus* que la mandíbula inferior de los rayadores es desproporcionadamente larga, hecho que no ocurre en *Quetzalcoatlus*. En realidad, según indican DEL HOYO *et al.* (1996), esa característica no es indispensable para la práctica del «skimming» y no es observable sobre el esqueleto óseo fósil, sino únicamente en el estuche córneo que no fosiliza. El núcleo óseo es casi igual de largo en ambas mandíbulas de *Rynchops*. Lo que ocurre es que estas aves tienen un estuche córneo, una ranfoteca, recubriendo el pico. Esta ranfoteca tiene un ritmo de crecimiento continuo mucho mayor en la mandíbula inferior que en la superior, para prevenir el desgaste que sufre la inferior al dar con arena bajo el agua o chocar contra obstáculos mayores. Es por este mayor ritmo de crecimiento de la funda córnea por el que la mandíbula inferior es mucho mayor que la superior. Se han encontrado impresiones fósiles de vainas corneas en *Ramporhynchus*, y podría existir también un estuche corneo en *Quetzalcoatlus* (WELLNHOFFER, 1991). Ello refuerza la similitud entre el pico de nuestro pterodáctilo gigante y el de los rayadores. Podría por tanto suponerse que *Quetzalcoatlus* tendría en vida un pico similar al de los rayadores, con la mandíbula inferior de mayor longitud que la superior.

Por último, WELLNHOFER (1991) y KELLNER & LANGSTON (1996) mencionan la especial articulación de la mandíbula de *Quetzalcoatlus*, similar a la de *Ornithocheirus* y *Pteranodon*, que podría indicar la presencia de un saco gular semejante al de los actuales pelícanos. Existen algunos fósiles de pterosaurios en los que se aprecia este saco gular impreso en la roca, e incluso BROWN (1943, *vide* DESMOND, 1975 y WELLNHOFER, 1991) informó de un fósil de *Pteranodon* en el que se apreciaba la bolsa gular con restos de dos especies de peces y un crustáceo en su interior.

Este carácter concuerda con una alimentación piscívora, sobre todo si tenemos en cuenta lo fino que era el pico de *Quetzalcoatlus*. Con un pico tan estrecho hubiera tenido muchos problemas para transportar un pez coleando desde la zona de pesca hasta el lugar de nidificación. Este mismo problema lo tienen los rayadores, cuyas delgadas mandíbulas dan poca estabilidad a la hora de transportar un pez a la colonia, por lo que ocasionalmente se les cae por el camino o tienen que hundir tanto las mandíbulas en él para sujetarlo, que acaban partiéndolo por la mitad y perdiendo medio pez (DEL HOYO *et al.*, 1996). Por tanto, con un pico como este, son indudables las ventajas de un saco gular en el que meter y transportar los peces para las crías.

Resumiendo, el pico de *Quetzalcoatlus* nos indica ya, por sí sólo, que una alimentación necrófaga es poco probable, siendo más plausible una alimentación piscívora con un estilo de pesca similar a *Rynchops*.

Características del cuello

El cuello es extremadamente largo, y está formado por largas vértebras cuya articulación prácticamente imposibilita el movimiento lateral, como en todos los géneros de la familia Azhdarchidae (NESSOV, 1984; WELLNHOFER, 1991). Así mismo, la movilidad dorso ventral de la parte central del cuello era escasa, quedando como principales puntos de flexibilidad vertical la base del cuello y la articulación atlas-cráneo (MARTILL *et al.*, 1998). La gran longitud del cuello podría, en principio, ajustarse al modelo del carroñero, pero la escasa movilidad sería un gran inconveniente a la hora de alimentarse del interior de un cadáver. En cambio este cuello es consistente con la hipótesis del «skimming». En este caso la movilidad lateral no sería importante. Requeriría únicamente de cierta flexibilidad en el plano vertical y un cuello lo suficientemente largo para llegar al agua con el pico.

La limitación del movimiento lateral que presenta el cuello de *Quetzalcoatlus* no reporta en principio ninguna ventaja a la práctica del «skimming». Sería

una consecuencia secundaria de la especial articulación de las vértebras, articulación creada posiblemente para dar mayor estabilidad al enorme cuello a la hora de mantenerlo recto en vuelo y de flexionarlo verticalmente. Es decir, se trataría de un caso en el que se desarrolla una estructura para optimizar una capacidad de principal importancia para el animal, aún a costa de perder una capacidad secundaria de menor importancia. Un caso análogo parece darse con el humero de *Santanadactylus brasiliensis*, que se mencionará mas adelante (HAZLEHURST & RAYNER 1992b).

Marcha en tierra, despegue y vuelo

La locomoción terrestre de los pterosaurios ha estado sometida a debate desde el descubrimiento de los primeros pterosaurios fósiles. Actualmente hay dos modelos principales propuestos. Uno reconstruye a los pterosaurios como bípedos ágiles y veloces (PADIAN, 1983, 1984a; PAUL, 1987; PETERS, 1992; PADIAN & RAYNER, 1993), principalmente por la orientación del acetábulo en algunas pelvis (BENNETT, 1990) y por la semejanza de los miembros posteriores con los de dinosaurios y aves. En cambio otros autores (UNWIN, 1987; WELLNHOFER, 1988, 1991; UNWIN & BAKHURINA, 1994; ALEXANDER, 1994; LOGUE, 1994) defienden la idea de un pterosaurio cuadrúpedo con un movimiento torpe en tierra, en base a un mayor número de evidencias, como el desequilibrio que provocarían las grandes cabezas de los pterosaurios en un bípedo, la unión de la membrana alar a las patas traseras, la probable presencia de uropatagio, la estructura del fémur, la obligada posición plantígrada de los pies, la existencia de rastros de cuadrúpedo atribuidos a pterosaurios y la orientación del acetábulo en varias pelvis. Ciertas pelvis, como una de *Anhanguera*, son interpretadas como argumentos a su favor simultáneamente por defensores de la postura cuadrúpeda (WELLNHOFER, 1988) y por partidarios de la bípeda (BENNETT, 1990).

Una tercera propuesta es la de PETERS (1994) que piensa que los pterosaurios tendrían una locomoción similar a los actuales lagartos bípedos facultativos. Aunque la controversia continúa y quizás haya que esperar a nuevos hallazgos para decantarse definitivamente por una u otra postura, el mayor peso y número de las evidencias a favor de la postura cuadrúpeda invitan a aceptar como bastante probable el cuadrupedismo de los pterosaurios. En este trabajo se acepta por tanto que *Quetzalcoatlus* era cuadrúpedo, desplazándose dificultosamente por el suelo, más dificultosamente aún si tenemos en cuenta la enorme envergadura alar y el hecho de que ningún pterosaurio podía plegar las alas

como las aves (WELLNHOFER, 1991). De este modo una alimentación en tierra, como la que propone LAWSON, se vería seriamente limitada.

A esto hay que añadir las dificultades que *Quetzalcoatlus* tendría para despegar. El despegue está relacionado con la locomoción terrestre, ya que si los pterosaurios fueran ágiles bípedos podrían correr hasta alcanzar la velocidad necesaria para echar a volar. En cambio aceptando una locomoción cuadrúpeda poco ágil, los pterosaurios se verían obligados a aletear rápidamente para despegar. Esto sería posible en los ranforrincoideos y en los pterodáctilos de pequeño tamaño, pero no en los grandes pterodáctilos cuya capacidad de aleteo era escasa según la mayoría de los autores (WELLNHOFER, 1991; HAZLEHURST & RAYNER, 1992A; PADIAN & RAYNER, 1993). Incluso HAZLEHURST & RAYNER (1992b) han descrito un mecanismo en la articulación del húmero de *Santanadactylus brasiliensis* que incrementaría la eficiencia del vuelo planeado pero impediría cualquier tipo de aleteo. De este modo, los grandes pterodáctilos tendrían que extender sus alas y esperar una brisa adecuada que los pudiera elevar en el aire, suponiendo que pudieran erguirse, al menos durante el tiempo suficiente sobre sus patas traseras.

Por tanto *Quetzalcoatlus* sería bastante vulnerable en el suelo, estando a expensas de la presencia o ausencia de viento adecuado. Con estos condicionantes hostiles a la presencia de los grandes pterodáctilos en tierra, lo más probable es que rehuyeran el aterrizaje en terreno llano, posándose principalmente sobre puntos elevados, como rocas, árboles o acantilados del mismo modo que los actuales rabihorcados (*Fregata*). Estas aves son quizás las más parecidas a los pterosaurios, principalmente por los valores aerodinámicos de sus alas (HAZLEHURST & RAYNER, 1992A; ALEXANDER, 1994), y despegan arrojándose desde árboles y cortados, viéndose prácticamente imposibilitados a hacerlo desde el suelo, desarrollando la mayor parte de sus actividades en vuelo (PENNYCUICK, 1983).

Por tanto, atendiendo a la torpe locomoción terrestre y a la dificultad en el despegue de *Quetzalcoatlus*, parece lo más lógico imaginárselo la mayor parte de su vida en el aire, posándose sólo para descansar y criar.

Esta visión del modo de vida de *Quetzalcoatlus* se ve reforzada si se estudia el ala de los pterosaurios. Esta ala tiene un perfil similar a una medialuna, una baja carga alar (baja relación entre el peso del animal y el área del ala) y un alto aspecto (alta relación entre longitud y anchura del ala). Estas características son, como ya se ha mencionado, parecidas a las de los rabihorcados e indican una muy alta eficiencia en el planeo y en el remonte en corrientes térmicas (PENNYCUICK, 1983; HAZLEHURST & RAYNER, 1992A; PADIAN & RAYNER, 1993). Con estas características alares habría una dificultad más al ya de por sí dificultoso

despegue de los pterosaurios. Las alas de alto aspecto como ésta son poco adecuadas para generar la potencia necesaria para el despegue (PENNYCUICK, 1983). El animal, para generar la misma potencia, necesitaría aletear más rápido que con un ala de bajo aspecto. Y ya hemos visto que los grandes pterodáctilos no podrían aletear mucho.

Estas características alares otorgan a *Quetzalcoatlus* y a los pterodáctilos en general la capacidad de volar grandes distancias con poco coste energético. Esta cualidad sería necesaria pero no suficiente para un carroñero. Los carroñeros, como los buitres actuales, necesitan un compromiso entre eficiencia planeadora y rápido despegue. Por eso poseen alas de bajo aspecto y con puntas redondeadas provistas de ranuras (al abrir las plumas distales).

En relación con las capacidades aéreas de los pterosaurios hay otro aspecto que sería importante comentar. La estructura de la región posterior de los pterodáctilos, en vuelo, con su cola corta y las patas traseras extendidas tendría forma de horquilla, asemejándose a la cola ahorquillada de algunas aves actuales (Fig. 1 a). Esta semejanza sería mayor si los pterodáctilos tuvieran un estrecho uropatagio entre las patas y la cola, pues así los movimientos de las patas tendrían mayor efecto aerodinámico.

Aunque generalmente se ha negado que los pterosaurios tuvieran uropatagio (PADIAN, 1983; WELLNHOFER, 1991; HAZLEHURST & RAYNER, 1992a; PADIAN & RAYNER, 1993) hay varios indicios de que sí podría existir. Así PENNYCUICK (1988, *fide* PADIAN & RAYNER, 1993) identifica como uropatagio una impresión observable en un ejemplar de *Pterodactylus kochi*. BENNETT (1987 *fide* WELLNHOFER, 1991 y PADIAN & RAYNER, 1993) interpreta la especial configuración de las vertebrae caudales de *Pteranodon* como zonas de inserción de un patagio. Aunque para él sería el braquiopatagio el que estaría unido a la cola, podría perfectamente tratarse de un uropatagio. Por último UNWIN & BAKHURINA (1994), tras estudiar detalladamente un ejemplar de *Sordes pilosus* con las membranas excepcionalmente conservadas, señalan la inequívoca presencia de un uropatagio entre las patas traseras y controlado por el quinto dedo de estas.

Así pues, podría existir una estructura en «cola ahorquillada» formada por las patas y un uropatagio que en los pterodáctilos sería estrecho y en forma de V invertida ya que el quinto dedo y la cola a los que probablemente se uniría son muy cortos en estos pterodáctilos.

Aunque a falta de un estudio técnico sobre las implicaciones aerodinámicas de este tipo de estructura, no puede tratarse de una casualidad el que las aves actuales más aéreas tengan cola ahorquillada. Así por ejemplo los rabihorcados, que tienen la cola fuertemente ahorquillada (Fig. 1 b), pueden permanecer en el aire durante días y, como ya se ha dicho, no suelen aterrizar mas que en puntos

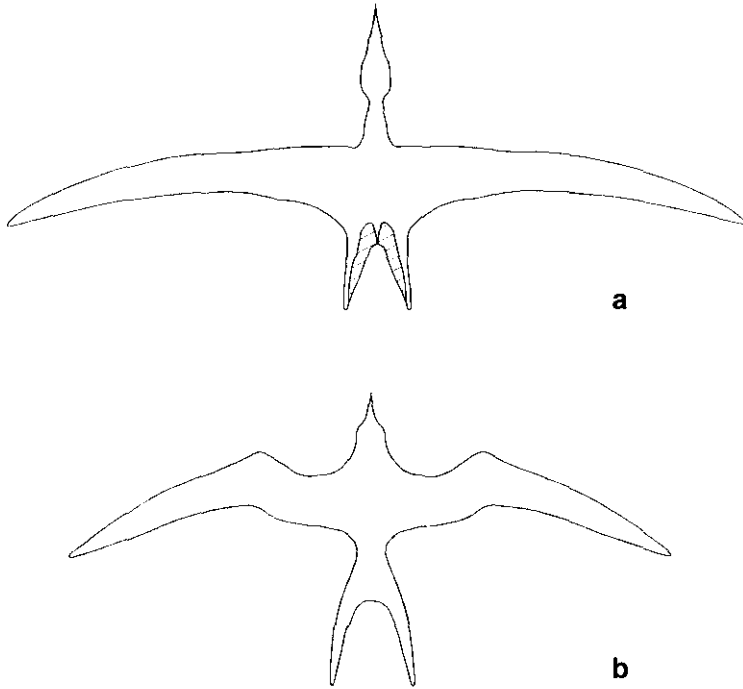


Figura 1. --a) Silueta de vuelo de un pterodáctilo generalizado. La zona rayada corresponde al uropatagio. A partir de WELLENHOFER, 1991. b) Silueta de vuelo de un rabihorcado, con cola ahorquillada análoga a la estructura posterior del pterodáctilo.

elevados. Además todas sus presas las capturan al vuelo, desde peces y calamares hasta pollos de gaviota (DEL HOYO *et al.*, 1991). Asimismo, la más aérea entre las aves rapaces es la que tiene la cola más profundamente ahorquillada, el elanio tijereta (*Elanoides forficatus*). Esta ave no sólo captura la comida en vuelo, sino que también bebe mientras vuela y llega incluso a agarrar el material para su nido volando, tomando ramas secas de las copas de los árboles al paso (DEL HOYO *et al.*, 1994). Otro caso más conocido es el de los vencejos (*Apus*) que capturan toda su comida en vuelo y no es raro que pasen las noches volando a gran altura (CRAMP & SIMMONS, 1985). Se podrían mencionar otros ejemplos, como el del elanio golondrina (*Chelictinia riocourii*, DEL HOYO *et al.*, 1994) o el de golondrinas (*Hirundo*) y aviones (*Delichon*). En general se observa una relación entre cola ahorquillada y estancia prolongada en el aire con escasos descensos al suelo, realizando la mayor parte de las actividades en vuelo incluyendo la captura de alimento.

La hipótesis de la «cola ahorquillada» en los pterodáctilos reforzaría por tanto la visión de *Quetzalcoatlus* como un animal esencialmente aéreo que se alimentaría en vuelo, y sería consistente con la hipótesis del «skimming».

Así pues, aunque tomada con la suficiente cautela puesto que las conclusiones aquí expuestas se basan en hipótesis aún no suficientemente aceptadas, la locomoción de los pterodáctilos se aleja bastante de la esperada en un carroñero y refuerza las conclusiones ya obtenidas al estudiar el cráneo y el cuello de *Quetzalcoatlus*, que indican unos hábitos alimentarios semejantes a los de *Rynchops*.

HÁBITAT

LAWSON (1975) señala que la región del Big Bend no era la apropiada para que se alimentase un gran pterodáctilo pescador, debido a la ausencia de grandes masas de agua.

Es posible que los sedimentos próximos a los restos de *Quetzalcoatlus* fueran únicamente areniscas de pequeños torrentes y paleosuelos producto de las periódicas inundaciones que sufría la región del Big Bend en aquella época. Pero el territorio que abarcaría un pterosaurio con la envergadura y capacidad de planeo de *Quetzalcoatlus* no podría limitarse a unos cientos de m sino que sería como mínimo de varias decenas de kilómetros. Por tanto debemos fijarnos en el paleoambiente de la cuenca del Big Bend en general.

Según varios estudios sobre la geología de la formación Javelina parece ser que LAWSON infravaloró los cursos fluviales de la zona. El paleoambiente de esta región sería una gran llanura fluvial sometida a inundaciones (LAWSON, 1975; SCHIEBOUT *et al.*, 1986; LEHMAN, 1987, 1989; TOMLINSON, 1995; LEHMAN & LANGSTON, 1996), que serían probablemente periódicas (LEHMAN, 1989). Esta llanura estaría surcada según LEHMAN (1989) por sinuosos cursos de agua de diferentes tamaños, habiéndose encontrado paleocanales cuyos depósitos de arena superaban 1 km de anchura y 30 m de espesor. Además, en estos depósitos de gran potencia se han encontrado materiales alóctonos traídos de fuera de la cuenca del Big Bend. Este tipo de ríos es totalmente compatible con el «skimming». También habría pantanos, de tamaño no especificado, formados al retirarse el agua de las inundaciones y en los meandros abandonados. LEHMAN indica que de los restos vegetales encontrados, el 61% corresponde a coníferas, el 31% a angiospermas dicotiledóneas y el 8% a palmeras, dominando las coníferas en la llanura y situándose las angiospermas en los márgenes de los ríos. Posteriormente LEHMAN & LANGSTON (1996) señalan que la llanura de inundación estaría cubierta por bosque tropical formado por la dicotiledónea *Ja-*

velinoxylon y coníferas tipo *Araucaria*. Aunque la vegetación tiene poca importancia para el presente estudio, la presencia de árboles favorecería la nidificación y el despegue de los pterodáctilos.

En cuanto a la fauna, estamos en la localidad típica de la denominada fauna de *Alamosaurus* (LEHMAN, 1987), compuesta principalmente por éste saurópodo, el ceratópsido *Torosaurus*, otros ceratópsidos de menor tamaño, hadrosáuridos, ankylosáuridos y terópodos como *Tyranosaurus rex*. La presencia de grandes carnívoros sería un gran peligro para un gran *Quetzalcoatlus* que bajara a tierra para alimentarse de carroña.

La hipótesis de un paleoambiente con agua abundante se apoya con la identificación de varios géneros de tortugas acuáticas (TOMLINSON, 1995). La ausencia de restos de otros pequeños vertebrados podría deberse a que no se han usado métodos específicos de cribado (LEHMAN, 1987). Ello explicaría la escasez de fósiles de peces, que documentarían la principal fuente de alimentación inferida para *Quetzalcoatlus*.

Por otra parte se han hallado en los depósitos lacustres numerosas pequeñas madrigueras excavadas probablemente por invertebrados. Estos hallazgos han llevado a LEHMAN & LANGSTON (1996) a proponer que *Quetzalcoatlus* se alimentaría de estos pequeños invertebrados introduciendo su fino pico en las madrigueras. Pero si atrapase el alimento en estas estrechas madrigueras, la gran apertura mandibular que tiene no le serviría aparentemente para nada. Asimismo, este tipo de alimentación en tierra tendría los mismos inconvenientes señalados contra la hipótesis del carroñeo, entrando en conflicto con la torpe locomoción terrestre y la dificultad para el despegue inferidas para *Quetzalcoatlus*, que distan mucho de las de las actuales aves limnícolas. Del mismo modo, la movilidad del cuello no sería la adecuada para este tipo de alimentación, como señalan MARTINI *et al.*, 1998.

En resumen, durante el Cretácico terminal, la región donde se ha encontrado el material tipo de *Quetzalcoatlus* se trataría de una gran llanura aluvial con numerosos cursos de agua entre los que habría grandes ríos que se encontrarían en su tramo medio-bajo. La llanura estaría cubierta de bosques y salpicada de lagos, probablemente de pequeño tamaño. La fauna sería variada, aunque faltan datos sobre pequeños vertebrados. Sería por tanto una región perfectamente apta para la pesca. Los *Quetzalcoatlus* podrían practicar el «skimming» a lo largo de los cursos fluviales y probablemente abandonarían la región en la época de las inundaciones, cuando los peces estarían dispersos por la llanura. Se dirigirían a las costas o a grandes lagos permanentes como hacen los rayadores que viven en zonas con inundaciones periódicas (DEL HOYO *et al.*, 1996). No les resultaría difícil a estos grandes planeadores recorrer cientos o incluso miles de kilómetros.

CONCLUSIONES

Se rechaza la hipótesis de LAWSON (1975) por su incompatibilidad con las características morfológicas de *Quetzalcoatlus*. Este gran pterodáctilo no presenta los rasgos adecuados para una alimentación ni una locomoción terrestre, como indica su pico largo y fino comprimido lateralmente probablemente dotado de saco gular, su cuello de escasa movilidad lateral, y sus alas de gran envergadura, baja carga y alto aspecto. Se propone como alternativa el que *Quetzalcoatlus*, al igual que otros pterosaurios, sería piscívoro y pescaría al vuelo («skimming») de un modo similar a los rayadores actuales. Esta hipótesis se refuerza por la formación en «cola ahorquillada» que presentaría *Quetzalcoatlus* entre el uropatagio y las extremidades traseras. Esta estructura se encuentra análogamente en las aves actuales más voladoras.

La interpretación del hábitat donde se depositaron los fósiles no contradice la hipótesis propuesta, al contrario de lo que pensó LAWSON, puesto que la sedimentología y la paleontología de la Formación Javelina permite inferir la existencia de grandes cursos de agua que alimentaran una rica ictiofauna.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Nieves López Martínez por su constante interés y sus valiosos consejos y correcciones. A los Dres. Remmert Daams y José Luis Sanz, por sus comentarios y críticas al manuscrito original.

Recibido el día 4 de Febrero de 1998

Aceptado el día 1 de Abril de 1998

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDER, R.M. (1994). The flight of the pterosaur. *Nature*, **371**: 12-13.
- BENNETT, S.C. (1989). A Pteranodontid Pterosaur from the Early Cretaceous of Peru, with comments on the relationships of Cretaceous pterosaurs. *Journal of Paleontology*, **63** (5): 669-677.
- BENNETT, S. C. (1990). A Pterodactyloid Pterosaur from the Santana Formation of Brazil: Implications for the terrestrial locomotion. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **10** (1): 80-85.
- CRAMP, S. & SIMMONS, K.E.L. (Eds.) (1985). *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 4. Oxford University Press.

- CURRIE, P.J. & RUSSELL, D.A. (1982). A giant pterosaur (Reptilia: Archosauria) from the Judith River (Oldman) Formation of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **19**: 894-897.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (1991). *Handbook of the Birds of the World. Vol 1.* Lynx Editions.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (1994). *Handbook of the Birds of the World. Vol 2.* Lynx Editions.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (1996). *Handbook of the Birds of the World. Vol 3.* Lynx Editions.
- DIXON, D., COX, B., SAVAGE, R.J.G. & GARDINER, B. (1988). *Enciclopedia de dinosaurios y Animales Prehistóricos.* Plaza y Janes.
- DESMOND, A. (1975, trad. 1993). *Los dinosaurios de sangre caliente.* RBA Editores.
- DOÑAZAR, J.A. (1987). *Anuario Ornitológico 87. Aves Rapaces.* FAT: 47-81.
- FREY, E. & MARTILL, D.M. (1995). A reappraisal of *Arambourgiana*: one of the world's largest flying animals. *Neues Jahr. Geol. Paläont.*, **194** (2): 222-247.
- HAZLEHURST, G.A. & RAYNER, J.M.V. (1992a). Flight characteristics of Triassic and Jurassic Pterosauria: an appraisal based on wing shape. *Paleobiology*, **18**:447-463.
- HAZLEHURST, G.A. & RAYNER, J.M.V. (1992b). An unusual flight mechanism in the Pterosauria. *Palaeontology*, **35** (4): 927-941.
- KELLNER, A.W. & LANGSTON, W. Jr. (1994). The cranial anatomy of an Azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14** (3): Suppl. 32A.
- KELLNER, A.W. & LANGSTON, W. Jr. (1996). Cranial remains of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria Azhdarchidae) from Late Cretaceous sediments of Big Bend National Park Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16** (2): 222-231.
- LAMBERT, D. (1985). *Guía de Cambridge de la vida prehistórica.* EDAF.
- LANGSTON, W. Jr. (1981). Pterosaurs. *Scientific American*, **244**: 122-136.
- LAWSON, D.A. (1975). Pterosaur from the Latest Cretaceous of West Texas: Discovery of the largest flying creature. *Science*, **187**: 947-948.
- LEHMAN, T.M. (1987). Late Maastrichtian paleoenvironments and dinosaur biogeography in the Western Interior of North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **60**: 189-217.
- LEHMAN, T.M. (1989). Upper Cretaceous (Maastrichtian) paleosols in Trans-Pecos, Texas. *Geological Society of American Bulletin*, **101**: 188-203.
- LEHMAN, T.M. & LANGSTON, W. Jr. (1996). Habitat and behavior of *Quetzalcoatlus*: paleoenvironmental reconstruction of the Javelina Formation (Upper Cretaceous). Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**: Suppl. 48A.
- LOGUE, T.J. (1994). Alcova, Wyoming tracks of *Pteraichnus saltwashensis*: made by pterosaurs. *Abstracts with Programs*, **26** (1): 10.
- MARTILL, D.M., FREY, E.M., SADAQAH, R.M. & KOURY, H.N. (1998). Discovery of the holotype of the giant pterosaur *Titanopteryx philadelphiae* ARAMBOURG, 1959, and the status of *Arambourgiana* and *Quetzalcoatlus*. *Neues Jahr. Geol. Paläont.*, **207**: 57-76.

- MONTEILLET, J.I., APPARTIENT, J.R. & TAQUET, P. (1982). Un Ptérosaure géant dans le Crétacé supérieur de Paki (Senegal). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series II*, **295**: 409-414.
- MURRY, P.A., WINKLER, D.A. & JACOBS, L.L. (1991). An azhdarchid pterosaur humerus from the Lower Cretaceous Glen Rose Formation of Texas. *Journal of Paleontology*, **65** (1):167-170.
- NESSOV, L.A. (1984). Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia. *Paleontological Journal*, **18** (1):38-49.
- PADIAN, K. (1983). A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. *Paleobiology*, **9** (3): 218-239.
- PADIAN, K. (1984a). Flight of fancy planned for the largest pterosaur. *Nature*, **311**: 511.
- PADIAN, K. (1984b). A large pterodactyloid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **4** (4): 516-524.
- PADIAN, K. (1986). A taxonomic note on two pterodactyloid families. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6** (3): 289.
- PADIAN, K. & RAYNER, J.M.V. (1993). The wing of pterosaurs. *American Journal of Science*, **293A**: 91-166.
- PADIAN, K. & SMITH, M. (1992). New light on Late Cretaceous pterosaur material from Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12** (1): 87-92.
- PAUL, G.S. (1987). Pterodactyl habits- real and radio-controlled. *Nature*, **328**: 481.
- PENNYCUICK, C.J. (1983). Thermal soaring compared in three dissimilar tropical bird species, *Fregata magnificens*, *Pelecanus occidentalis* and *Coragyps atratus*. *Journal of Experimental Biology*, **102**: 307-325.
- PETERS, D. (1992). The posture of pterosaurs both in flight and on the ground. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12** (3): Suppl. 47A.
- PETERS, D. (1994). New insights into the functional morphology of pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14** (3): Suppl. 41A.
- SCHIEBOUT, J.A., RIGSBY, C.A., RAPP, S.D., HARTNELL, J.A. & STANDHARTT, B.R. (1986). Stratigraphy of the Cretaceous-Tertiary and Paleocene-Eocene transition rocks of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Geology*, **95**: 359-371.
- TOMLINSON, S.L. (1995). Late Cretaceous and Early Paleocene turtles from the Big Bend Region of Texas. *Abstracts with Programs*, **27** (6): 387.
- UNWIN, D.M. (1987). Joggers or waddlers? *Nature*, **327**: 13-14.
- UNWIN, D.M. (1988). New pterosaurs from Brazil. *Nature*, **322**: 398-399.
- UNWIN, D.M. & BAKHURINA, N.N. (1994). *Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus. *Nature*, **371**: 62-64.
- WELNHOFER, P. (1980). Flugsaurierreste aus der Gosau-Kreide von Muthmannsdorf (Niederösterreich) - ein Beitrag zur Kiefermechanik der Pterosaurier. *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, **20**: 95-112.
- WELNHOFER, P. (1988). Terrestrial locomotion in pterosaurs. *Historical Biology*, **1**(1): 316.
- WELNHOFER, P. (1991). *Enciclopedia ilustrada de los Pterosaurios*. Susaeta.