



Locomoção Terrestre em Pterossauros – Uma Breve Revisão da Literatura

Terrestrial Locomotion in Pterossauros – A Brief Revision of Literature

Marcelo Léda de Moraes¹

¹ UFRJ, Museu Nacional, Departamento de Geologia e Paleontologia, 20940-040, Quinta da Boa Vista, São Cristovão, Rio de Janeiro/RJ, e-mail: marcelo_leda@hotmail.com

Recebido: 17/06/2005 Aprovado: 17/07/2005

Resumo

Os pterossauros foram os primeiros répteis a voar, no entanto sua locomoção em terra ainda é parcialmente desconhecida e controversa. Historicamente muitos modelos foram adotados por eles, mas apenas recentemente um modelo único está sendo aceito. Este trabalho realiza uma revisão bibliográfica sobre a locomoção terrestre desses animais. As características anatômicas dos pterossauros determinam tanto características quadrúpedes quanto bípedes, como visto pelos autores. Os pés, a pélvis e a coluna vertebral possuíam uma capacidade para suportar ambos os modelos, inicialmente contraditórios pelas suas estruturas. As asas eram usadas em locomoção terrestre pelos pterossauros, como os icnofósseis deixam pouca dúvida. Ao contrário do que foi postulado por muitos autores, a asa teria uma função mais importante, já que o centro de gravidade se encontrava anteriormente. Apesar de tudo não há evidências da real utilização das caudas na deambulação, embora sua utilização fosse possível. Pegadas que indiquem avanço bípede ou de escalada também nunca foram encontradas o que torna estas formas de locomoção possíveis mas não comprovadas. Assim, os pterossauros poderiam assumir uma postura quadrúpede semi-ereta e plantígrada quando a baixas velocidades ou em repouso, e em altas velocidades ele assumiria uma postura bípede digitígrada. É possível também a presença de registros fossilíferos de locomoção terrestre de pterossauros no Brasil, aqui se encontram algumas das melhores bacias fossilíferas com pterossauros do mundo. O real fator determinante de qual modelo eles utilizariam ainda não é

comprovado, mas se esperam novos estudos e novas evidências a fim de se estabelecer um modelo definitivo para estes magníficos répteis voadores.

Palavras-chave: Pterossauro, locomoção terrestre, icnofósseis, modelos de locomoção.

Abstract

The pterosaurs had been the first reptiles to fly, however its locomotion in land still are partially unknown and in debate. In history many models had been adopted by them, but, only recently a unique model has being accepted. This work carries through a bibliographical revision on the terrestrial locomotion. The anatomical characteristics of the pterosaurs determine quadruped characteristics like bipedal, as seen by the authors. The feet, the pélvis and the vertebral column would have a capacity to support both models, initially contradictory for its structures. The wings were used in terrestrial locomotion for the pterosaurs, as the ichnofossil leave little doubt. In contrast of that it was postulate for many authors, the wing would have a more important function, since, the gravity center if found forward. In spite of does not have evidences of the real use of the tails in the deambulation, even so its use was possible. Footprints that also indicate bipedal advance or of scaling never had been found what it becomes these possible but not proven forms of locomotion. Thus, the pterossauros could assume a half-erect and plantigrad quadruped position when in low speeds or in rest, and high speed it would assume a digitigrad position bipedal. It is possible, also the presence of fossil registers of terrestrial locomotion of pterosaurs in Brazil, since none was never found and here they meet one of the best fossiliferous basins of pterosaurs of the world. The real determinative factor of which model they would still use are not proven, but new studies and new evidences to establishing a definitive model for these magnificent flying reptiles.

Keywords: Pterosaur, terrestrial locomotion, ichnofossils, models of locomotion.

1 Introdução

A postura e a locomoção em pterossauros continuam um tema controverso. Os pterossauros foram os primeiros vertebrados a voar, mas sua locomoção terrestre continua a ser, em parte, incerta. Com a compreensão do funcionamento dos membros inferiores, questões como sua postura, o modo como seus membros poderiam influenciar no vôo e como adquiriam velocidade para voar poderão ser mais bem compreendidas.

Nas primeiras reconstruções feitas, por exemplo, por Johan Wagler em 1830 e Edward Newman em 1843 (Wellnhofer, 1991), os pterossauros foram considerados como animais nadadores ou algum tipo de morcego anômalo. Somente com estudos mais apurados da anatomia dos exemplares encontrados os pterossauros foram considerados répteis voadores (Padian, 1987; Wellnhofer, 1991).

Uma importante ferramenta no estudo de pterossauros foram suas reconstruções em vida, que têm como um de seus objetivos demonstrar a locomoção dos animais (Czerkas, 1997). As reconstruções mostravam inicialmente animais desajeitados em terra, posteriormente animais quadrúpedes e mais recentemente animais bípedes que se locomoveriam semelhantemente às aves e aos dinossauros. Apenas nos últimos 30 anos, aproximadamente, publicações retomavam o modelo quadrúpede tradicional (Unwin, 1999; Chatterjee & Templin, 2004), embora ainda existam autores que defendam as posturas bípedes (Padian, 1983; Padian & Reyner, 1993).

O estudo da locomoção terrestre em pterossauros é baseado em informações anatômicas, icnofósseis e inferências filogenéticas. O objetivo deste trabalho é realizar uma revisão bibliográfica sobre a locomoção terrestre em pterossauros. Os trabalhos selecionados foram daqueles mais constantemente citados e/ou os que apresentavam resultados baseados no estudo direto dos fósseis.

Uma lista com os exemplares dos fósseis e dos icnofósseis utilizados pelos autores em suas publicações estão no Anexo I. O anexo apresenta, sempre que possível, o autor e o ano da publicação, o número do exemplar e sua instituição de origem, assim como uma breve identificação do material.

2 Características Anatômicas

Padian (1983) abordou a locomoção em terra dos pterossauros e como a mesma foi vista ao longo da história de forma errônea, devido ao fato de pesquisadores a associarem aos morcegos. Fatores como a falta de evidências fossilíferas de que a membrana alar se conectava aos membros inferiores e entre eles permitiu a Padian inferir que os membros anteriores e posteriores poderiam ficar livres para uma locomoção bípede, semelhante às aves atuais. Partindo do princípio que grupos próximos filogeneticamente tendem a encontrar soluções semelhantes aos mesmos problemas e como as aves são filogeneticamente mais próximas dos pterossauros que os morcegos, Padian atribuiu que haveria uma clara distinção nas funções dos membros como ocorre

em aves: os membros inferiores seriam especializados apenas na locomoção terrestre.

Os pés são tidos como próprios de um avanço digitígrado já que o calcar encontrava-se fusionado e os quatro metatarsais eram de tamanho semelhante e funcionariam como uma única unidade. O joelho, ossos tarsais e metacarpais foram considerados semelhantes aos das aves, tornando o avanço quadrúpede inviável. A sínfise pélvica e a articulação entre o fêmur e o acetábulo permitiriam que os membros ficassem em posição parasagital.

Como o grau de estreiteza (*aspect ratio*) entre um *Pteranodon* e um albatroz são próximos (9:1 e 8:1, respectivamente), Padian deduziu que se os albatrozes são capazes de se locomover de forma bípede. Logo os pterossauros também poderiam fazê-lo da mesma forma e a proporção das asas não seria um fator limitante à locomoção terrestre. Na realidade, segundo o autor, os membros anteriores não poderiam ser pronados para uma locomoção terrestre, pois a articulação do úmero não permitiria tal movimento.

A partir da conclusão de que o fêmur poderia ficar entre 130° até 160° em relação ao corpo em um plano horizontal, Unwin (1987) pôde criar uma hipótese de que os pterossauros, na realidade, poderiam usar esta postura (com os membros abertos) para se pendurarem em árvores e penhascos. Favorecendo uma postura mais quadrúpede, o autor citou suas adaptações para um meio arbóreo, como as garras nos dedos das mãos e dos pés, e a própria estrutura dos pés que, diferentemente daquela esperada para animais terrestres, aponta para um meio arbóreo.

Utilizando-se de uma reconstrução de uma pélvis de *Anhanguera* sp., Wellnhofer (1988) demonstrou que seus membros se movimentariam de forma contrária ao modelo das aves, (parasagitalmente). Contrariamente a Padian (1983), Wellnhofer não acredita que a pélvis era fechada ventralmente em uma sínfise, de forma que o fêmur não poderia alcançar um plano parasagital em relação ao corpo. O acetábulo não teria sua face voltada para baixo, a amplitude de movimento variaria de acordo com o proposto por Unwin (1987). A postura aceita por Unwin é quadrúpede (semi-ereta). Devido à grande adaptação ao vôo, eles possivelmente seriam indefesos em terra, evitando sempre que possível pousar em superfícies planas e desprotegidas, mas em penhascos.

Uma nova reconstrução da pélvis de um pterossauro (pterodactilóide) feita por Bennett (1990) demonstrou que a reconstrução feita anteriormente por Wellnhofer (1988) estava incorreta. A pélvis possuiria uma sínfise isquial

(como em todos os grandes pterossauros), o que permitiria que as placas puboisquiiais ficassem mais próximas uma da outra. Esta redução na distância faria com que os membros se posicionassem abaixo do corpo do animal permitindo um avanço bípede, o que não seria possível segundo a reconstrução de Wellnhofer (1988).

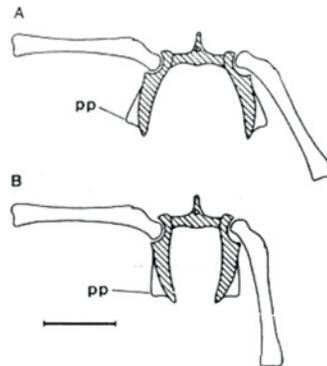


Figura 1 Reconstrução da pélvis de *Anhanguera*, **A**. Baseada em Wellnhofer (1988), o fêmur não é capaz de se posicionar parasagittalmente em relação ao corpo pela falta de uma sínfise tornando um avanço bípede inviável. **B**. Reconstrução com a correção da posição das placas puboilíacas (Bennett, 1990), onde o fêmur permite um avanço bípede. **pp** = placa puboilíaca (Bennett, 1990).

Como proposto por Padian (1983), posturas semelhantes às aves não funcionariam bem para grandes pterossauros, pois em uma postura mais horizontal a cabeça do fêmur estaria posicionada com mais da metade da sua face articular para fora do acetábulo. Este problema poderia ser solucionado se uma postura mais ereta fosse adotada, de modo que o sacro ficaria a 60° em relação ao plano horizontal, assim adotando uma postura quadrúpede semi-ereta.

A cauda em espécies não-pterodactilóides poderia dar ao animal um maior equilíbrio como visto por Padian (1983), e Bennett (1990) argumentou que a mudança da face articular do acetábulo para uma posição posterior coincidiu com a redução das caudas e a evolução de uma postura mais ereta. Logo, o tamanho das caudas não teria influência no andar dos pterossauros.

Defendendo uma postura bípede, Padian & Rayner (1993) demonstraram que a sínfise entre o ísquio é existente em pterossauros adultos (Bennett, 1990) e que a pélvis utilizada por Wellnhofer (1988) não se encontrava fusionada porque o exemplar analisado era juvenil.

A posição do fêmur junto ao acetábulo seria semelhante à das aves, os metatarsos seriam longos e providos de garras como em dinossauros e aves e a redução no tamanho das caudas também não influenciaria o tipo de locomoção destes animais. Esta seria herdada dos grupos externos mais próximos, como *Sleromochlus* e *Lagosuchus*.

A postura normal do ser humano é inerentemente instável, sendo mantida e regulada pela musculatura, fisiologia e senso de equilíbrio: assim, não é de se esperar que a locomoção mas pterossauro pudesse ser estável também.

Unwin & Bakhurina (1994) realizaram uma revisão sobre o voo de *Sordes pilosus* Sharov, 1971 na qual fica clara a presença de uma membrana (uropatágio) ligando-se entre os membros inferiores através do quinto dígito e da porção proximal da cauda, indo de encontro ao que foi proposto por Padian (1983) e Padian & Rayner (1993). Esta membrana não apenas impediria uma locomoção bípede e favoreceria uma postura quadrúpede semi-ereta, como permitiria uma analogia aos morcegos: além de usarem a membrana durante vôos, teriam a membrana presa aos membros inferiores por uma estrutura óssea (calcar nos morcegos e quinto dedo em pterossauros).

Os membros inferiores também ficariam posicionados pronados num ângulo de 90°, quase perpendicularmente à coluna vertebral. A inserção da membrana alar segundo os autores deve ser considerada de forma generalizada, pela falta de evidências nos membros inferiores. Assim, o controle e tensão da membrana alar não seriam somente feitos pelas asas em si, mas também pelos membros inferiores. Estas evidências sugerem que as habilidades em solo dos pterossauros eram debilitadas e que a origem de seu vôo teve auxílio da gravidade.

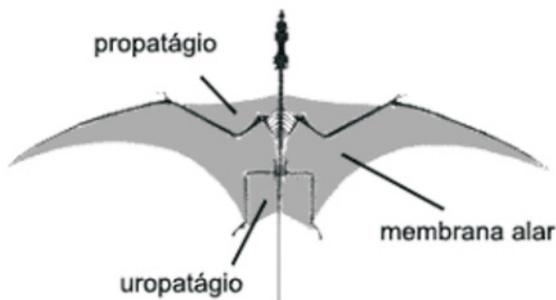


Figura 2 Restauração de *Sordes pilosus* demonstrando a disposição das membranas alares (cinza) pelo esqueleto do animal (Unwin & Bakhurina, 1994).

Clark *et al.* (1998), baseados na descrição de um exemplar encontrado ainda articulado e preservado tridimensionalmente, puderam fazer deduções sobre a postura, graus de movimento e amplitudes de movimento do pé de um pterossauro. As articulações e os metatarsais não favoreceriam uma postura bípede, limitando a amplitude de movimento dos pés e provendo apenas pouca vantagem mecânica no suporte de peso. Outras características também seriam típicas de um animal não cursorial, como uma boa capacidade de se segurar em objetos ou escalar, dadas pelos dígitos I-V e semelhança na proporção das falanges com aquelas aves com pés raptorais e adaptadas a escalar. Para os autores, os pés dos pterossauros indicariam hábitos talvez arbóreos.

A neuroanatomia dos pterossauros implicaria, como visto por Witmer *et al.* (2003), em uma postura quadrúpede. O estudo dos canais semi-circulares em *Rhamphorhynchus muensteri* e *Anhanguera santanae* demonstram que ambos não adotariam preferencialmente uma postura bípede, pois a orientação destes canais se mantém preferencialmente paralela ao plano horizontal. Nos dois espécimes há uma variação de até 5° com relação ao plano horizontal. *R. muensteri* adotaria uma postura na qual o tronco se manteria mais horizontal, enquanto que *A.santanae* adotaria uma postura mais quadrúpede-ereta com uma leve inclinação para baixo da cabeça.

3 Icnofósseis

Com a descrição do icnogênero *Pteraichnus* sp. (Stokes, 1957) para pterossauros, cada vez há menos dúvidas quanto à deambulação dos pterossauros em solo.

No trabalho feito por Padian & Olsen (1984), as pegadas associadas à icnoespécie *Pteraichnus saltwashensis*, da Formação Morrison (Jurássico Superior), até então considerada pertencente a um Pterodactyloidea *stricto sensu*, seriam na realidade de um crocodilo.

Através da comparação entre as pegadas deixadas por um crocodilo recente (*Caiman sclerops*) e as pegadas da Formação Morrison, os autores concluíram que as articulações não permitiriam aos pterossauros realizar aquele movimento, que as mãos naquelas pegadas teriam cinco dedos, não três como seria de se esperar e que aquelas pegadas poderiam ter sido feitas por *Caiman sclerops* se analisadas cuidadosamente.

Bennett (1997) propôs que as conclusões de Padian & Olsen (1984) eram incorretas, as pegadas de *P. salwashens* pertenceriam a um pterossauro.

Para chegar a esta conclusão ele comparou as pegadas com as características anatômicas do animal.

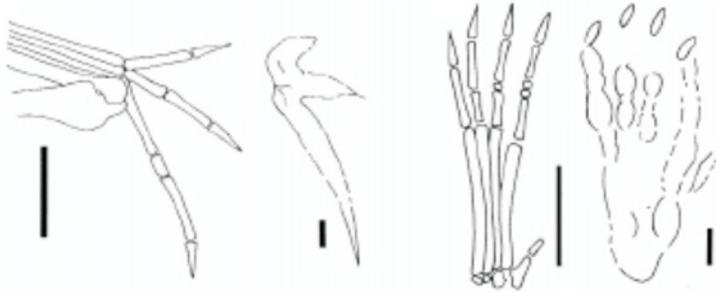


Figura 3 Comparação entre as características anatômicas das mãos e pés dos pterossauros e suas respectivas marcas deixadas nas pegadas; escala = 10 mm (Unwin, 1999).

Apesar das reconstruções terrestres propostas anteriormente (Padian, 1983; Wellnhofer, 1988), o autor propõe uma postura na qual os pterossauros teriam de adotar uma posição bípede (Bennett, 1990) quando caminhando com uma maior velocidade (como para decolar por exemplo) e quadrúpede quando em baixa velocidade ou se alimentando.

As pegadas de *Pteraichnus* demonstram que o animal se manteria ereto, mas de forma plantígrada, com os membros anteriores apoiados lateralmente para dar apoio ao corpo.

A diferença nas proporções nos membros em pterossauros de grande porte dificultaria a locomoção quadrúpede, de forma que se a coluna estivesse numa posição horizontal os membros entrariam em contato mais anteriormente do que aparece nas evidências fossilíferas. Contudo, a aproximadamente 60°, o centro de gravidade se deslocaria para os membros inferiores, embora os mesmos pudessem ter ajuda dos membros anteriores para suportar o peso do animal, de modo que a postura bípede ereta poderia ser usada em avanços com maior velocidades e uma postura quadrúpede para quando o pterossauro estivesse parado, se alimentando ou a velocidades baixas.

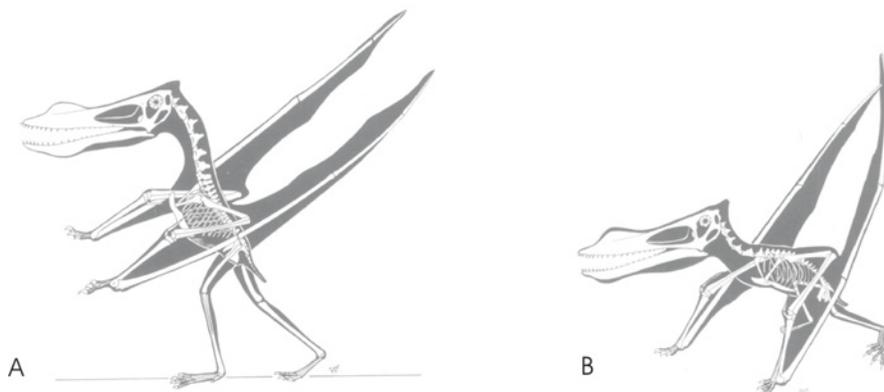


Figura 4 Dois exemplos de posturas possíveis em *Anhanguera* sp. **A.** Bípede com pés plantígrados. **B.** Quadrúpede com os pés plantígrados (Wellnhofer, 1991).

Rodriguez-de la Rosa (2003), baseando-se em pegadas encontradas no México, propôs uma postura quadrúpede plantígrada, com o centro de gravidade posicionado anteriormente. Marcas de possíveis arrastos das caudas foram encontradas, o que significaria que não apenas os grandes pterossauros se locomoveriam de forma quadrúpede, mas que os de pequeno porte se locomoveriam igualmente, arrastando suas caudas no solo.

Já Mazin *et al.* (2003), percebendo diferenças sutis nos formatos nas pegadas, deduziram que isso se devia a diferentes posturas, uma adotada em baixa velocidade e outra em alta velocidade, de forma que o animal ficaria sub-horizontal ou semi-ereto, respectivamente.

4 Discussão

O estudo da locomoção terrestre em pterossauros basicamente adotou dois modelos: semelhante às aves ou semelhante aos morcegos, ou seja, bípede ou quadrúpede (Padian, 1983; Wellnhofer, 1991; Unwin, 1999), embora recentemente novas descobertas levem a uma nova hipótese: quadrúpede facultativo (Bennett, 1997; Chatterjee & Templin, 2004).

Apesar da clara tendência à postura quadrúpede apresentada na literatura (*e.g.* Bramwell & Whitfield, 1974; Brower & Veinus, 1981), ambos os modelos parecem estar parcialmente corretos em alguma parte (Chatterjee & Templin, 2004) e os pterossauros adotariam ambos, como Bennett (1997) já havia

proposto. Os pterossauros se manteriam em posição quadrúpede facultativa em uma postura semi-ereta com os pés em posição plantígrada.

O pé dos pterossauros não o impede de ficar em posição bípede, mas apresenta desvantagens mecânicas com relação a movimentos contínuos e duradouros (Clark *et al.*, 1998) e uma posição naturalmente plantígrada (Wellnhofer, 1988; Clark *et al.*, 1998); porém, ao posicionar-se em posição digitígrada, como permitida pelos metatarsos (Padian, 1983), ele aumentaria o tamanho relativo da porção distal do seu membro inferior, aumentando sua eficiência em uma corrida curta, devido ao aumento do braço da alavanca formada pelo fêmur, tíbia e fíbula. Uma corrida inicial reduziria o esforço necessário para alcançar uma velocidade capaz de gerar força de ascensão suficiente para o vôo (Padian, 1985).

Apesar dos pterossauros poderem anatomicamente adotar uma postura bípede, ainda não há evidências de pegadas ou de outros registros que corroborem esta hipótese.

A pélvis fusionada na placa pubio-isquial permitiria aos pterossauros manter seus membros inferiores e movimentá-los parasagitalmente (Padian & Reyner, 1993; Bennett, 1997). No entanto, a articulação fêmur-acetabular também permite uma amplitude de movimento na qual o fêmur poderia se posicionar paralelamente ao corpo do pterossauros (Unwin, 1987). Desta forma, ele poderia tanto se locomover em terra, movimentando seus membros parasagitalmente, como colocando-os paralelamente ao corpo durante o vôo, de forma a auxiliá-lo (Unwin & Bakhurina, 1994). O posicionamento da coluna vertebral em um ângulo de aproximadamente 60° faria com que o centro de gravidade do animal se deslocasse para os pés (Bennett, 1997), mas há indícios de que nos pterossauros se encontrava anteriormente quando no solo (Rodríguez-de la Rosa, 2003), próximo à cintura escapular (Bramwell & Whitfield, 1974), o que torna a utilização das asas na locomoção terrestre ainda mais importante.

Apesar de não pudessem posicionar as asas verticalmente embaixo do corpo (Padian, 1983), era possível mantê-las próxima ao plano sagital, de forma a sustentá-lo (Bennett, 1997). Embora as asas pudessem ser independentes da locomoção terrestre (Padian, 1983), o registro das pegadas deixa clara a utilização das mesmas e das mãos em locomoção terrestre (Stoke, 1957; Bennett, 1997; Rodríguez-de la Rosa, 2003; Mazin *et al.*, 2003). A utilização das mãos em escaladas é possível (Bennett, 1997; Clark *et al.*, 1998), no entanto não há registros de escaladas para pterossauros.

As pegadas não demonstram marcas de arrasto de caudas, exceto aquelas propostas por Rodriguez-de la Rosa (2003). Possivelmente, suas caudas se manteriam afastadas do solo por ação do próprio animal através da sua forte musculatura na cintura pélvica (Bennett, 1990). Isso corroboraria a hipótese de que a cauda não deveria ter uma presença marcante no caminhar dos pterossauros (Bennett, 1990).

Embora seja um instrumento habitualmente usado, as pegadas não deveriam ser consideradas provas irrefutáveis da postura e locomoção dos pterossauros (Padian & Olsen, 1984). A dinâmica do ciclo das pegadas e as más condições da preservação podem fazer com que as pegadas não forneçam dados taxonômicos e interpretações equivocadas sobre a movimentação (Padian & Olsen, 1984; Padian, 2003).

Os indícios da manutenção de uma posição quadrúpede também podem ser embasadas segundo a hipótese de origem do vôo proposta por Bennett (1997). O vôo teria sido alcançado graças à sua habilidade de escalar e saltar do alto de árvores, selecionando assim os animais que melhor saltavam e que posteriormente originariam a linhagem de répteis capaz de voar.

No Brasil, apesar da Formação Santana possuir exemplares de ótima fossilização (Maisey, 1991; Kellner, 1994), não há registros de pegadas. Há porém expectativas de que cedo ou tarde as mesmas serão descobertas no Brasil também.

O real fator determinante de qual modelo estes répteis alados adotariam ainda não é comprovado, mas espera-se que novos estudos e evidências, a fim de se estabelecer um modelo definitivo para estes magníficos répteis voadores.

5 Referências

- Bennett, S.C. 1990. A Pterodactyloid pterosaur pelvis from the Santana formation of Brazil: Implications for terrestrial locomotion. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(1): 80-85.
- Bennett, S.C. 1997. Terrestrial locomotion of Pterosaurs: A reconstruction based on *Pteraichnus* trackways. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Northbrook, 17(1):104-113.
- Bramwell, C. D. & Whitfield, G. R. 1974. Biomechanics of Pteranodon. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B.267: 503-581.
- Brower, J. C. & Veinus, J. 1981. Allometry in pterosaurs, *University of Kansas Paleontological Contributions*, 105: 1-32.

- Chatterjee, S. & Templin, R.J. 2004. Posture, locomotion, and paleoecology of pterosaurs. *The Geological Society 64. of America, Special Paper*, p.376.
- Clark, J.M.; Hopson, J.A.; Hernández R., R.; Fastovsky, D.E. & Montellano, M. 1998. Foot posture in a primitive pterosaur. *Nature*, Londres, 391: 886-889.
- Czerkas, S.J. 1997. Reconstruction and restoration. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K. (eds). *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, p. 626-629.
- Kellner, A. W. A. 1994. Remarks on pterosaur taphonomy and paleoecology. *Acta Geologica Leopoldensia*, 39 (1): 175-189.
- Maisey, J.G.1991. *Santana fossils: An illustrated atlas*, Estados Unidos, T.F.H. Publications. 455p.
- Mazin, J-M.; Billon-Bruyat, J.P.; Hantzpergue, P. & Lafaurie, G. 2003. Ichonological evidence for quadrupedal locomotion in pterodactyloid pterosaurs: trackways from the Late Jurassic of Crayssac (southwestern France). In: *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*. BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.M (eds.). Londres: The Geological Society, p.283-296.
- Padian, K.; Rayner, M.V. 1993. The wings of Pterosaurs. *American Journal of Science*, 293-A: 91-66.
- Padian, K. & Olsen, P.E. 1984. The fossil trackway *Pteraichnus*: Not Pterosaurian, but Crocodilian. *Journal of Paleontology*, 58(1):178-184.
- Padian, K.1983. A functional analysis of flying and walking in Pterosaurs. *Paleobiology*, 9(3): 218-239.
- Padian, K.1985. The origins and aerodynamics of flight in extinct vertebrates. *Palaeontology Review*, 28(3): 413-433.
- Padian, K.1987. The case of the bat-winged Pterosaur. In: CZERKAS, S.J.; OLSON, E.C (eds). *Dinosaurs Past and Present*. v. 2. Los Angeles, University of Washington Press, p. 64-81.
- Padian, K.2003. Pterosaur stance and gait and the interpretation of trackways. *Ichnos*, 10:115-126.
- Rodriguez-de la Rosa, R.A. 2003. Pterosaur tracks from the latest Campanian Cerro del Pueblo Formation os southeastern Coahuila, México. In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.M (eds) *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*. Londres, The Geological Society, p.275-282.
- Sharov, A.G. 1971. New flying reptiles from the Mezozoic of Kazakhstan and Kirghizia. *Trudy Paleontologicheskovo Instituta Akademia Nauk*, 130: 104-113.
- Stoke, W. L. 1957 Pterodactyl tracks from the Morrison Formation. *Journal of Paleontology*, 31: 952-954.
- Unwin, D.M. & Bakhurina, N.N. 1994. *Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus. *Nature*, 371: 62-64.
- Unwin, D.M. 1987. Joggers os waddlers? *Nature*, 327(7): 13-14.

- Unwin, D.M. 1999. Pterosaurs: Back to the traditional model?. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(7): 263 – 268.
- Wellnhofer, P. 1988. Terrestrial locomotion in Pterosaurs. *Historical Biology*, 1: 3-16.
- Wellnhofer, P. 1991. *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. London, Salamander Books, 192 p.
- Witmer, L.M.; Chatterjee, S.; Franzosa, J. & Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implication for flight, posture and behavior. *Nature*, 425(30): 950-953.

6 Anexo I

Icnofósseis				
Autor	Ano	Exemplar	Instituição	Identificação
Padian & Olsen	1984			<i>Ptraichnus saltwashensis</i>
				<i>Caiman slerops</i>
Bennet	1997			<i>Ptraichnus saltwashensis</i>
		UW 12368	Univarsity of Wyoming, USA	<i>Ptraichnus stokesi</i>
Rodriguez-de la Rosa	2003	SEPCP-48/250	Sec.de Educación Pública de Coahuila, México	<i>Ptraichnus</i> sp.
		a SEPCP-48/267	Sec.de Educación Pública de Coahuila, México	<i>Ptraichnus</i> sp.
		SEPCP-1/268	Sec.de Educación Pública de Coahuila, México	<i>Ptraichnus</i> sp.
		SEPCP-1/269	Sec.de Educación Pública de Coahuila, México	<i>Ptraichnus</i> sp.
		SEPCP-51/270	Sec.de Educación Pública de Coahuila, México	<i>Ptraichnus</i> sp.
		a SEPCP-48/274	Sec.de Educación Pública de Coahuila, México	<i>Ptraichnus</i> sp.
		SEPCP-1/275	Sec.de Educación Pública de Coahuila, México	<i>Ptraichnus</i> sp.
		SEPCP-48/276	Sec.de Educación Pública de Coahuila, México	<i>Ptraichnus</i> sp.
Mazin <i>et al.</i>	2003	CR92.22		<i>Ptraichnus</i> sp.
		CR98.24		<i>Ptraichnus</i> sp.
		CR00.50		<i>Ptraichnus</i> sp.
		CR01.10		<i>Ptraichnus</i> sp.
		CR99.43		<i>Ptraichnus</i> sp.
		CR97.32		<i>Ptraichnus</i> sp.
		CR98.26		<i>Ptraichnus</i> sp.
Anatomia				
Autor	Ano	Exemplar	Instituição	Descrição
Padian	1983	BSI 503	Bayerische staattsammlung, Alemanha	<i>Rhamphorhynchus</i> sp.
		BSI 1880 II 8	Bayerische staattsammlung, Alemanha	<i>Rhamphorhynchus</i> sp.
		BSI1964 XIV 321	Baden Württemberg, Alemanha	<i>Rhamphorhynchus</i> sp.
		YPM 1778	Yale Peabody Museum, USA	<i>Rhamphorhynchus</i> sp.
		YPM 2493	Yale Peabody Museum, USA	<i>Pteranodon</i> sp
		YPM 2348	Yale Peabody Museum, USA	<i>Pteranodon</i> sp
		YPM 2591	Yale Peabody Museum, USA	<i>Pteranodon</i> sp
		YPM 1175	Yale Peabody Museum, USA	<i>Pteranodon ingens</i>
		CHT1424	Carnegie Museum, USA	<i>Campylognathoides liasicus</i>
Wellnhofer	1988	AMNH 22555	American Museum of Natural History, USA	<i>Anhanguera</i> sp.
Bennett	1990	AMNH 22569	American Museum of Natural History, USA	<i>Pterodactyloidea</i>
Unwin & Bakhurina	1994	PIN 2585/3		<i>Sordes pilosus</i>
Clark <i>et al.</i>	1998	IGM 3494	Universidad Nacional Autónoma de México	<i>Dimorphodon weintraibi</i>
Witmer <i>et al.</i>	2003	CM11434	Carnegie Museum, USA	<i>R. muensteri</i>
		AMNH 22555	American Museum of Natural History, USA	<i>Anhanguera</i> sp.