

Capítulo 33: HISTORIA TEMPRANA DEL VUELO EN LAS AVES

José Luis Sanz

UNIDAD DE PALEONTOLOGÍA, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA. FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID.
28049 -Madrid. E-mail: jlsanz@inves.es

La paleontología estudia la historia de los organismos vivos y contiene dos componentes principales: modelos (patrones que describen el orden de la naturaleza) y procesos (mecanismos que explican los modelos). La reconstrucción filogenética moderna se basa en la metodología cladística. La morfología funcional estudia el uso o acción de características fenotípicas. La evidencia actual es consistente con la hipótesis de que determinados grupos de dinosaurios terópodos constituyen el grupo hermano de las aves, que forman un grupo monofilético. El taxón aviano más basal es *Archaeopteryx*. La topología del cladograma que expresa las relaciones filogenéticas basales en aves se configura mediante una serie de grupos hermanos que se acercan a la condición de las neornithes (aves actuales). El registro fósil nos ofrece evidencia sobre los cambios morfológicos históricos producidos desde formas no voladoras hasta las voladoras modernas, en una secuencia que puede interpretarse en términos de una mejora funcional del aparato volador. La evidencia actual es más consistente con la hipótesis de que el vuelo se inició en las aves a partir de ancestros corredores bípedos. *Archaeopteryx* sería un ave de hábitat fundamentalmente terrestre, aunque también frecuentaría los ambientes arborícolas. La aparición de un foramen trióseo y una fúrcula derivada en géneros como *Iberomesornis*, *Concornis* o *Eoalulavis* indican una mejora en la capacidad de batido del ala y de la aireación pulmonar durante el vuelo. *Iberomesornis* representa un estadio intermedio en la capacidad voladora entre *Archaeopteryx* y las aves modernas. En la transición entre las formas terrestres y voladoras se produjo una reducción de la carga alar. El morfotipo primitivo de alargamiento de ala es el elíptico. Las alas modernas, dotadas de álula, aparecieron por primera vez, al menos, hace unos 120 millones de años. Parece probable que las aves hayan desarrollado históricamente una capacidad estructural y fisiológica para producir formas capaces de volar a una mayor altitud.

Introducción

El término paleontología equivale a biología histórica. La ciencia paleontológica, a través del estudio de los restos de los organismos del pasado (fósiles) trata de establecer la reconstrucción histórica de los cambios acaecidos en los organismos vivos a lo largo del tiempo. Por tanto, la paleontología se incluye dentro de la región de las ciencias de la vida que contiene un mayor nivel de síntesis: la biología evolutiva.

La investigación en biología evolutiva tiene dos componentes principales: modelos y procesos. Los primeros pueden ser definidos como los patrones que describen el orden de la naturaleza (Eldredge y Cracraft 1980). Los procesos se refieren a los mecanismos que explican los modelos, es decir, el orden que puede ser detectado en el mundo natural. Existen dos tipos principales de modelos: jerárquicos y temporales. Los primeros pueden ser definidos como sumarios parsimoniosos de datos descriptivos (por ejemplo, cladogramas basados en caracteres morfológicos, moleculares y/o biogeográficos) (Grande y Rieppel 1994). Los modelos temporales describen secuencias lineales basadas en el orden estratigráfico de fósiles con una edad conocida (por ejemplo, variación de

la diversidad de un taxón determinado a lo largo del tiempo; véase, por ejemplo, la revisión metodológica reciente de Robeck et al. 2000). A su vez, los procesos pueden ser diferenciados en dos tipos principales: observados e inferidos. Los primeros (fenómenos microevolutivos) ocurren en un tiempo real, es decir, observable a la escala temporal de la vida humana (por ejemplo, componentes del crecimiento y desarrollo, variaciones fenotípicas o genotípicas en respuesta a factores ambientales, etc.). Los procesos inferidos son aquellos que no pueden ser observados a escala humana, es decir, se trata de procesos hipotéticos que se supone sucedieron en el pasado remoto (por ejemplo, cladogénesis, anagénesis, selección natural, selección de especies, etc.) (Grande y Rieppel 1994).

La paleontología (o más específicamente la paleobiología) ha estado tradicional y principalmente ocupada en la investigación de los modelos evolutivos. La posición habitual de los paleontólogos ha sido que “los procesos no fosilizan, de esta forma nuestro registro (fósil) sólo contiene resultados” (Gould 1995). No obstante, durante las tres últimas décadas la paleobiología ha tratado de extender su campo de investigación más allá de los modelos y adentrarse en los procesos. De esta forma la paleobiología ha generado un cuerpo de teoría macroevolutiva basada

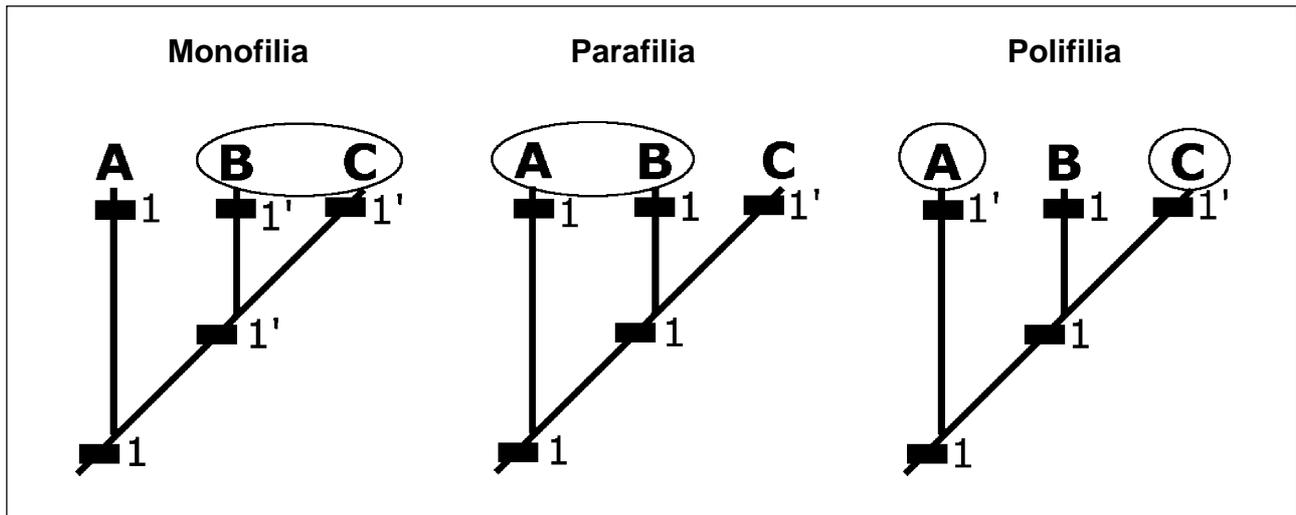


Figura 1. Tipos de taxones según la sistemática filogenética. (B + C): monofilético. (A + B): parafilético. (A + C): polifilético. 1 y 1' representan los estadios primitivo (plesiomórfico) y derivado (apomórfico) de un carácter. Véase texto.

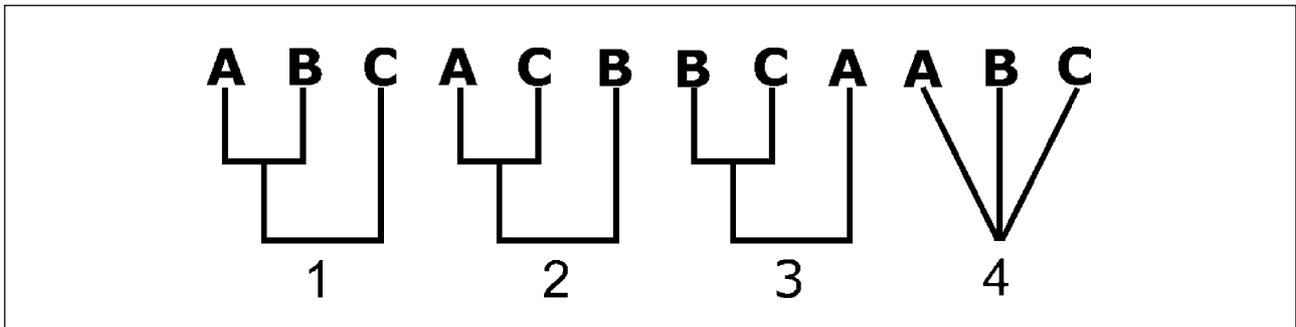


Figura 2. Posibles relaciones de parentesco entre tres taxones. En la sistemática filogenética sólo las soluciones 1, 2 y 3 son aceptables.

en una metodología operativa que deriva ideas y novedades teóricas a partir de la observación del registro fósil (Gould 1995). Las hipótesis de selección por encima del nivel individual o la de los equilibrios intermitentes (“puntuated equilibria”) son sólo dos de los diversos ejemplos que pueden citarse como aportaciones de la reciente teoría macroevolutiva paleobiológica.

La paleontología es una ciencia básicamente idiográfica, es decir, que investiga sucesos irrepetibles sujetos a un componente vectorial que es el tiempo. La compleja trama de antecesores y descendientes de cualquier linaje animal, cuyo patrón trata de modelizar una hipótesis filogenética (cladograma) es un fenómeno irrepetible, de carácter idiográfico. No obstante la paleontología ha tratado durante las últimas décadas de potenciar su perfil nomotético (Gould 1980) (se conoce con el nombre de ciencias nomotéticas aquellas que investigan fenómenos repetibles, atemporales). La aparición de las primeras aves con capacidad para un vuelo activo, hace unos 140 millones de años, es un fenómeno irrepetible. No obstante el estudio de su biomecánica de vuelo puede servir para refutar hipótesis sobre un fenómeno atemporal, relativo a los condicionantes físicos que debe cumplir cualquier tetrapodo volador.

Este artículo va a tratar de un área temática específica de la paleontología de vertebrados: la historia evolutiva

temprana de las aves durante el Mesozoico. Para ello, se abordará primero el estudio de un modelo (hipótesis filogenética). Estas hipótesis de relaciones de parentesco constituyen uno de los objetivos inmediatos de la investigación paleontológica (López-Martínez y Truyols 1994) y suponen un punto de partida imprescindible para la comprensión de la historia evolutiva de cualquier linaje. A continuación se abordará el estudio del origen y desarrollo del vuelo aviano, una temática propia de la morfología funcional con un alto perfil nomotético.

Metodología

Reconstrucción filogenética

La reconstrucción de la historia genealógica de los organismos vivos ha sido una de las tareas más relevantes y controvertidas desde los inicios del darwinismo. La escuela neodarwinista o clásica (teoría sintética) ha utilizado básicamente tres criterios: 1) semejanza o desemejanza total (distancia fenotípica), 2) grado de cercanía del antecesor común y 3) zonas adaptativas (grado de especialización de determinados caracteres para una forma de vida, por ejemplo, mamíferos acuáticos) (Simpson 1945, Mayr 1969). No obstante, la aplicabilidad de estos crite-

rios ha sido problemática. El grado de semejanza fenotípica, por ejemplo, no puede ser aplicado directamente a la reconstrucción filogenética. El procedimiento para evaluar la proximidad del antecesor común no fue nunca suficientemente formulado. En definitiva, la escuela evolutiva clásica siempre ha presentado problemas a la hora de contrastar hipótesis filogenéticas alternativas.

La sistemática cladística (o filogenética) fue fundada por el entomólogo alemán W. Hennig en su libro “Elementos de una sistemática filogenética” (1968). La aportación principal de la sistemática filogenética es el concepto de “sinapomorfía”. Se trata de rasgos derivados (“apomórficos”) compartidos por dos o más taxones. Estas características derivadas proceden de un antecesor común próximo, ausentes en ancestros más distantes. Los rasgos primitivos (“plesiomórficos”), compartidos con dichos antecesores, distantes, se denominan “simplesiomorfías”. Por último, dos o más taxones pueden compartir semejanzas que han surgido de manera independiente a partir de antecesores diferentes. Estas semejanzas se conocen como “convergencias”. Por ejemplo, la presencia de pelo es un rasgo plesiomórfico para la totalidad de los mamíferos. Su ausencia es una sinapomorfía típica de los cetáceos. La semejanza en diseño corporal entre un delfín y un atún es una convergencia, que procede de linajes con historias evolutivas independientes.

Cada uno de estos tres tipos de rasgos (sinapomorfías, simplesiomorfías y convergencias) definen diferentes estatus taxonómicos. Dos o más taxones asociados mediante una o más sinapomorfías constituyen un “grupo monofilético” o “clado” (Fig. 1). Un taxón monofilético se define como un grupo de organismos que incluye el antecesor común más reciente de todos sus miembros y todos sus descendientes. Dos o más taxones asociados mediante una o más simplesiomorfías constituyen una “agrupación parafilética” (Fig. 1). Un taxón parafilético incluye al antecesor común más reciente de todos sus miembros pero excluye a alguno de sus descendientes. La cladística sólo admite grupos estrictamente monofiléticos. Este principio diferencia a la sistemática filogenética de la evolutiva, que admitía los taxones parafiléticos. Por ejemplo, la tradicional clase Reptilia de la que se excluían los mamíferos y las aves. Por último, dos o más taxones asociados mediante rasgos convergentes constituyen un “grupo polifilético” (Fig. 1) (Rieppel 1988).

De todos estos conceptos se deduce fácilmente que una parte muy importante del análisis cladístico reside en la evaluación de rasgos apomórficos frente a los plesiomórficos. Esta evaluación se conoce como análisis de polaridad de caracteres. Todo carácter se formula en un estadio primitivo y en uno o más derivados. Los criterios para abordar la polaridad de caracteres son diversos, pero el más utilizado se denomina del “grupo externo” (“outgroup”). Un grupo externo retiene característicamente multitud de simplesiomorfías, y se escoge sobre la base hipotética de que contiene un ancestro común más distante que el del conjunto de taxones objeto del análisis, denominado “grupo interno” (“ingroup”). Por tanto, la elección del grupo externo se realiza bajo la premisa hi-

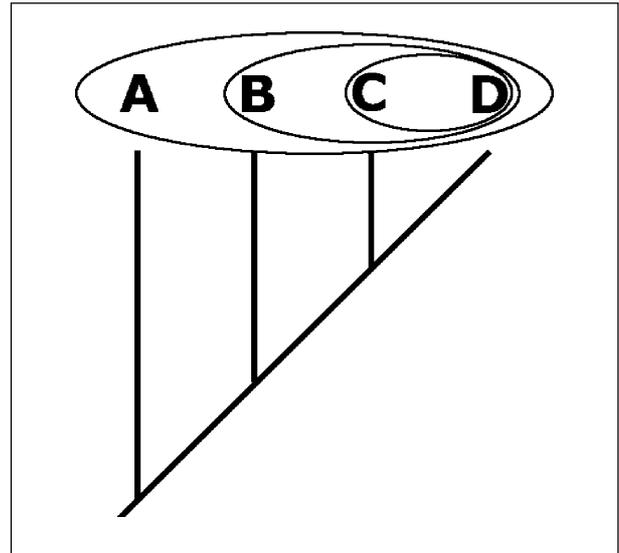


Figura 3. Concepto de grupos hermanos: (C+D), (B+ (C+D)) y (A + (B+ (C+D))).

potética de que se trata de un taxón con un grado de parentesco menor con cada miembro del grupo interno que cada uno de los componentes del grupo interno entre sí. En definitiva, cualquier estadio de carácter presente en el grupo externo será formulado como primitivo. A diferencia de apomorfías y plesiomorfías, formuladas *a priori* en el análisis, los rasgos convergentes son evaluados *a posteriori*. Es decir, una hipótesis de convergencia en cladística es formulada sobre la hipótesis obtenida de relaciones de parentesco (otra diferencia importante con la sistemática clásica). Las hipótesis filogenéticas se expresan gráficamente mediante un dendrograma conocido como “cladograma” que por definición es un esquema dicotómico. Se basa en el principio de que para cualquier conjunto de tres taxones dos de ellos siempre estarán más cercanamente emparentados entre sí que con el tercero, es decir, tienen un antecesor común más próximo (Fig. 2). Estos dos taxones íntimamente emparentados se conocen como “grupos hermanos” (“sister groups”) que forman un grupo monofilético o clado. Por tanto, dos grupos hermanos presentan un antecesor común que no lo es de ningún otro organismo (Fig. 3). Es necesario subrayar que un cladograma no es un esquema de relaciones de parentesco del tipo antecesor-descendiente (“filogramas” de la escuela clásica).

Para la elaboración de un cladograma se parte de una matriz de datos (taxones x caracteres) realizada según los resultados del análisis de polaridad. La construcción de un cladograma puede estar fundamentada en diversos criterios, de los que el más ampliamente aceptado es el de “parsimonia” (Smith, 1994). La propuesta básica es que determinadas topologías (estructura del cladograma) ajustarán de forma más adecuada el conjunto de estadios del carácter presente en la matriz de datos. Se debe entender como “ajuste” la medida del número de cambios en los estadios de carácter (pasos evolutivos). El criterio de parsimonia propone que, de entre todos los cladogramas posibles, debe escogerse aquel que contenga un menor nú-

mero de pasos evolutivos. De esta forma, el cladograma escogido es aquél que representa la topología a la que mejor se ajusta el conjunto de estados de todos los caracteres de la matriz de datos. Como se apuntaba en la introducción, un cladograma es un modelo hipotético que formula un patrón jerarquizado de relaciones de parentesco. Nos permite establecer la secuencia de los cambios temporales (morfológicos, bioquímicos, etológicos, etc.) que configuran la transformación de los organismos componentes de un linaje determinado. Los cladogramas son hipótesis sometidas a procesos de contrastación constantes. Los métodos de falsación más evidentes se basan en la adición de nuevos caracteres y/o nuevos taxones. Un cladograma es refutado solamente con otro cladograma cuya topología se ajusta mejor (requiere un número menor de pasos evolutivos) a la nueva matriz de datos.

Morfología funcional

El análisis de la forma orgánica puede ser considerado desde diversos puntos de vista. La morfología descriptiva tradicional (Nachtigall 1991) ha sido potenciada recientemente por la introducción de los nuevos métodos de la morfometría geométrica (Chapman y Rasskin-Gutman 2001) y de la morfología teórica (McGhee 1999). Estas nuevas aproximaciones no sólo han permitido una descripción objetiva de la forma de los organismos sino también adentrarse en la comprensión de los modelos y procesos de los cambios morfológicos con el tiempo. A partir de comienzos de los años 70 la morfología construccional ha desarrollado una notable trama conceptual que relaciona básicamente tres factores: histórico (filogenia), funcional (adaptación) y ontogénico (morfogénesis) (Thomas 1979, Smidt-Kittler y Vogel 1991).

La morfología funcional constituye un área de conocimiento que históricamente ha tenido una íntima conexión con la forma de los organismos. La dialéctica entre cómo la forma condiciona la función y la manera en que la función influye a la forma puede rastrearse hasta los tiempos de Aristóteles (Padian 1995). Este debate ha sido uno de los más relevantes en biología evolutiva, aunque sigue sin existir un claro consenso sobre las relaciones entre forma y función. La forma es definida en términos de rasgos fenotípicos y sus partes anatómicas constituyentes, mientras que el concepto de estructura se refiere a la relación topológica entre características fenotípicas. Se conoce como función al uso o acción de características fenotípicas, el role mecánico de rasgos fenotípicos (Lauder 1995).

La investigación morfofuncional en paleontología implica la predicción de funciones determinadas a partir de evidencia esquelética fósil procedente de un organismo pretérito. Los paleontólogos han desarrollado históricamente diversos métodos para desarrollar esta tarea, que pueden resumirse en dos ámbitos principales: el denominado paradigmático y el filogenético. El primero, ampliamente discutido desde entonces por la literatura paleontológica, fue propuesto por Rudwick (1964). Se trata de generar diversos modelos o abstracciones mecánicas nor-

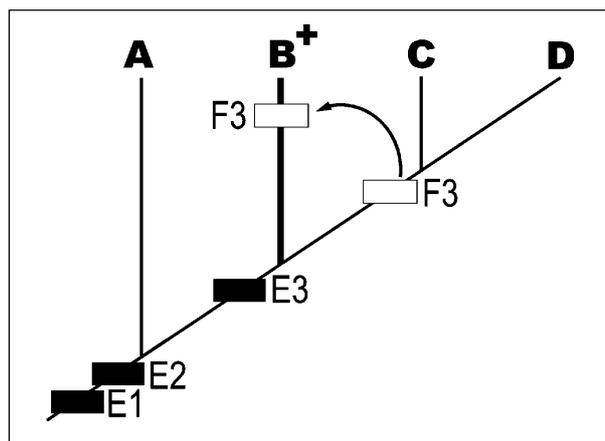


Figura 4. Método filogenético en análisis morfofuncional. A, C y D taxones actuales. B⁺ taxón del registro fósil. Basado en Lauder, 1995. Véase texto.

malmente asociados a principios básicos de la Física (“estructura paradigmática”) que sean capaces de contestar a la pregunta ¿cuál sería la estructura óptima que podría haber evolucionado para desempeñar una función determinada? (hipótesis de partida). La comparación de las propiedades de los diversos modelos y la estructura problema proporciona una herramienta de refutación.

El método paradigmático es un procedimiento independiente del tiempo. La segunda aproximación que vamos a comentar (“método filogenético”) es de tipo histórico. Se trata de formular estructuras homólogas entre taxones actuales y extintos. Conocidas las funciones en los representantes vivientes, esta información se infiere para los taxones representados en el registro fósil (Raup y Stanley 1971). El método filogenético parte, obviamente, de una hipótesis de relaciones de parentesco (Fig. 4). Los taxones vivientes C y D y el extinto B, comparten una novedad evolutiva estructural (E3). La función de esta estructura (F3) ha sido analizada experimentalmente en C y D. Si la función es equivalente en ambos taxones actuales, se puede inferir también dicha función F3 para el taxón B (Lauder, 1995). Por otra parte, E1 y E2 son simplesiomorfias del organismo problema B y de los taxones actuales C y D. De esta manera también podemos establecer la correlación funcional de las estructuras E1 y E2 en C, D y A como método de inferencia de B. Este artículo utilizará básicamente en su análisis morfofuncional la aproximación filogenética.

Filogenia de las aves primitivas

Cualquier hipótesis filogenética comienza a plantearse por un problema muy concreto: determinar cual es el grupo ancestral del linaje de organismos que se está analizando. En términos de las escuelas darwinista o neodarwinista la búsqueda es lineal, es decir, se trata de encontrar el taxón antecesor. Dentro del contexto de la sistemática filogenética el problema se plantea en términos de hallar el grupo hermano (grupo externo) del grupo interno analizado.

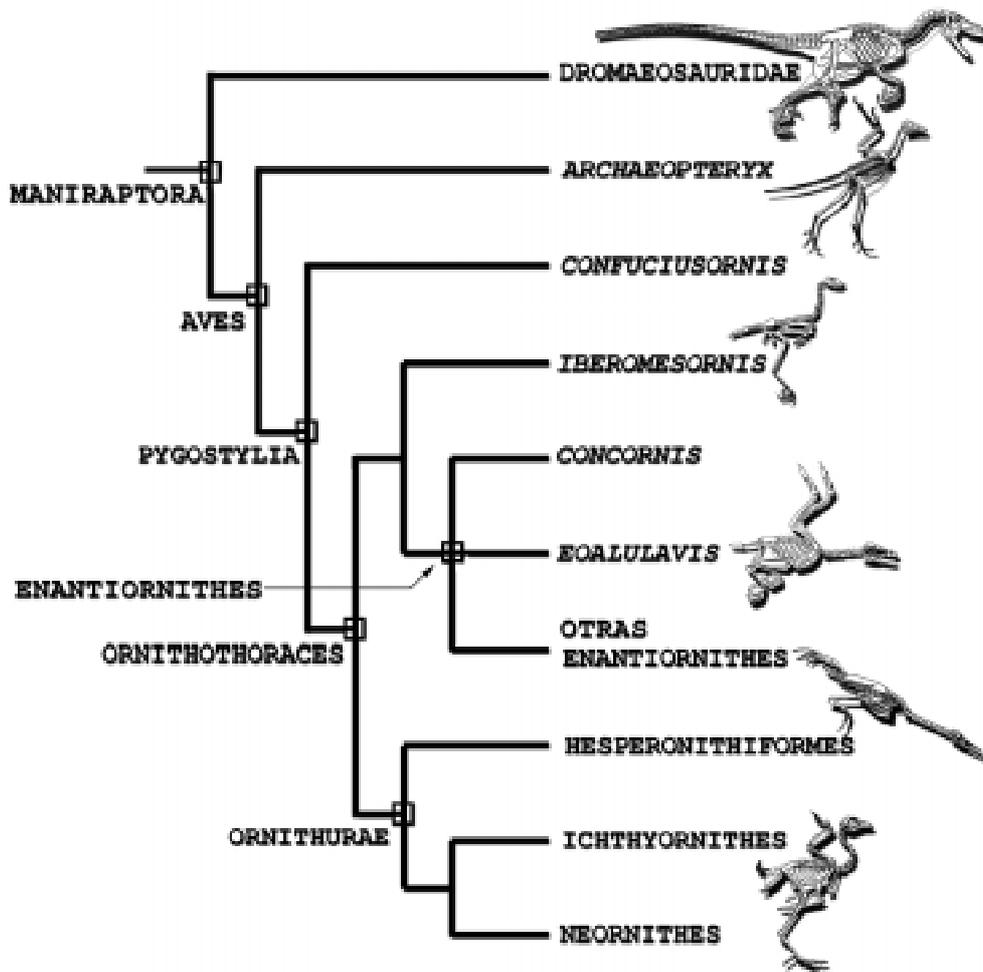


Figura 5. Hipótesis filogenética de las aves primitivas.

Multitud de grupos animales han sido propuestos históricamente como posibles antecesores de las aves. Un rápido repaso incluye linajes tan dispares como las tortugas (Lamarck, en su famoso tratado “Filosofía Zoológica”, 1809), los pterosaurios (propuesta defendida por dos paleontólogos de finales del siglo XIX, el inglés H.G. Seeley y el norteamericano E.D. Cope, véase Sanz, 1999) o los dinosaurios ornitisquios (Galton 1970). Los rasgos supuestamente compartidos entre las aves y cada uno de los tres linajes citados arriba son diversos: pico (tortugas); presencia de alas y huesos neummatizados (pterosaurios); pubis retrovertido (dirigido hacia atrás) (dinosaurios ornitisquios). Todas estas semejanzas son evaluadas actualmente como convergencias.

Durante las últimas décadas tres hipótesis se han disputado el origen del linaje aviano: la del “tecodonto”, la cocodriliana y la dinosauriana. Los “tecodontos” son un grupo basal de arcosaurios que dominaron los ambientes terrestres durante el Mesozoico inferior. Se trata de un grupo parafilético y, por tanto, sin entidad real. Las propuestas sobre el origen tecodontiano de las aves (Tarsitano y Hetch 1980) siempre han sido imprecisas tanto en la proposición de un antecesor concreto como en la indicación de una serie de novedades evolutivas compartidas.

Otros reptiles triásicos han sido sugeridos como antecesores de las aves. *Cosmosaurus* es un minúsculo reptil (de unos 14 cm de longitud) procedente de los yacimientos de la Sierra de Prades (Tarragona). Este género fue propuesto como antecesor de las aves modernas (Ellemerger y Villalta 1974) pero, en realidad, presenta diversas sinapomorfías con los prolacertiformes, un grupo de reptiles diápsidos no arcosaurios (Sanz y López-Martínez 1984). Algo parecido ocurre con el género italiano *Megalancosaurus* que, propuesto como ancestro de las aves por Feduccia y Wild (1993), tiene que ser situado incluso fuera del antecesor común de prolacertiformes y arcosaurios (Renesto 1994).

Por último, el controvertido *Protoavis*, del Triásico superior de Texas, ha sido propuesto como una forma aviana primitiva más emparentada con las aves modernas que *Archaeopteryx* (Jurásico superior alemán) (Chatterjee 1997). La combinación de caracteres de *Protoavis* es muy singular, con algunos rasgos compartidos con las aves modernas y otros, como la estructura de la mano, semejante a la condición arcosauriana primitiva. Esta combinación de rasgos desafía claramente la secuencia de transformación de caracteres actualmente conocida en el linaje aviano. Es posible que *Protoavis* sea una quimera (re-

unión de elementos esqueléticos procedentes de organismos diferentes). En cualquier caso la explicación más probable es que al menos determinados elementos esqueléticos pertenecen a un reptil con caracteres convergentes a los de las aves modernas, que vivió hace unos 225 millones de años (Sanz et al. 1998, Sanz 1999).

La hipótesis cocodriliana supone que aves y cocodrilomorfos comparten un antecesor común que vivió durante el Triásico (Walker 1972). Su evidencia se funda esencialmente en diversos caracteres relativos a la neumatización craneal. Otras supuestas novedades evolutivas compartidas por aves y cocodrilos se refieren a determinados caracteres del cráneo, morfología dental y tarso (Martin et al. 1980, Martin 1991). La mayoría de estas supuestas sinapomorfías son, en realidad, simplesiomorfías o convergencias (Gauthier 1986, Witmer 1991, Padian y Chiappe 1998).

La hipótesis de que aves y dinosaurios terópodos comparten estrechas relaciones de parentesco fue sugerida inicialmente por el naturalista victoriano T. H. Huxley. Esta propuesta fue reformulada por J. H. Ostrom (1973, 1975) al hilo de la comparación anatómica entre *Archaeopteryx* y el terópodo dromeosáurido *Deinonychus*. Las ideas de Ostrom fueron muy bien acogidas por los primeros paleontólogos que abordaron el problema del origen aviano dentro de un contexto cladístico. Actualmente existe una abundante evidencia que indica que determinados grupos de dinosaurios terópodos (probablemente los dromeosáuridos, que incluyen géneros como *Deinonychus*, *Dromaeosaurus* o *Velociraptor*) constituyen el grupo hermano de las aves. Este clado está diagnosticado por multitud de sinapomorfías craneales y postcraneales, entre las que pueden citarse la presencia de un carpal característico (semilunar), la reducción del tercer metacarpal, un largo pedúnculo púbico, pubis dirigido hacia atrás (opistopubia) con una expansión distal dirigida posteriormente e isquion corto (Gauthier 1986, Padian y Chiappe 1998, Holtz 1998). El clado dromeosáuridos + aves se denomina Maniraptora (Eumaniraptora para otros autores) (Fig. 5). Independientemente de su denominación, la evidencia actual indica que las aves tienen que ser consideradas como dinosaurios saurisquios terópodos maniraptores. Otras novedades evolutivas son compartidas con las aves y grupos hermanos de dinosaurios terópodos más alejados filogenéticamente que los dromeosáuridos. Por ejemplo, la presencia de fúrcula (clavículas fusionadas) en ovirraptorosaurios (Barsbold 1983), tiranosaurios (Makovicky y Currie 1996) o alosaurios (Chure y Madsen 1996). Las plumas son faneras tradicionalmente asociadas a las aves. En realidad sabemos actualmente que estas estructuras tegumentarias aparecieron en terópodos no avianos como los géneros chinos *Sinosauropteryx* (Chen et al. 1998) o *Protarchaeopteryx* y *Caudipteryx* (Ji et al. 1998, Zhou y Wang 2000) (Fig. 6). Por último, se han descubierto en los últimos años patrones de comportamiento compartidos por aves y dinosaurios terópodos no avianos. Se conocen varios casos de esqueletos de ovirraptorosaurios descansando encima de su propia puesta (Clark et al. 1999). Estos hábitos, comunes en aves actuales, aparecieron antes del

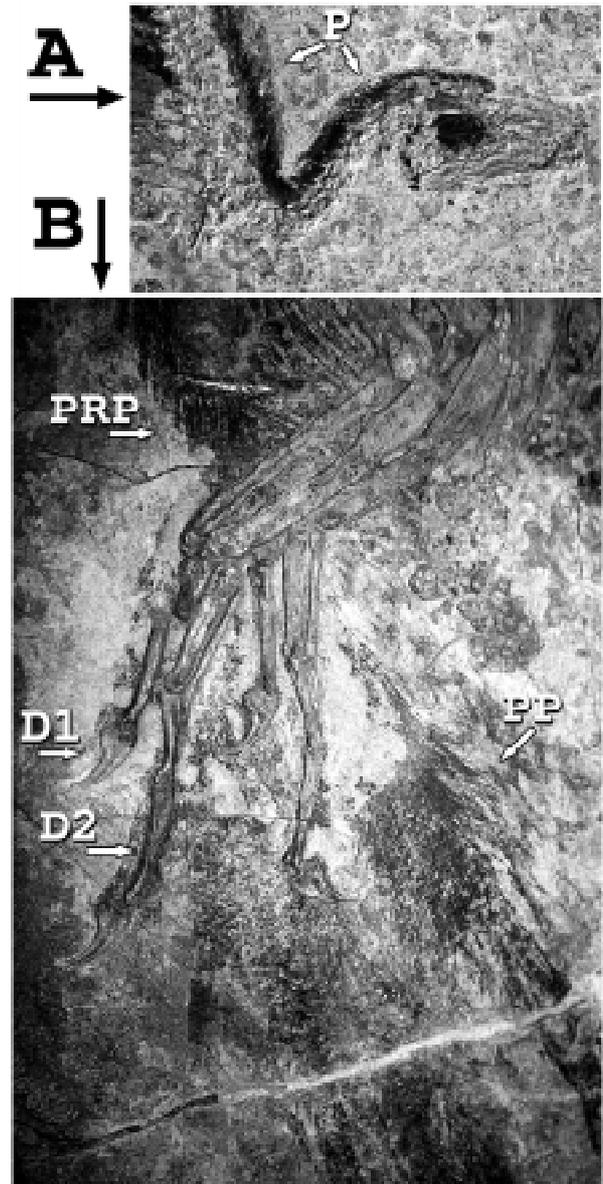


Figura 6. Terópodos no avianos dotados de plumas.

A.- *Sinosauropteryx prima* (Cretácico inferior, Liaonig, China). Detalle del cráneo y región cervical. P: plumas o protoplumas. B.- *Caudipteryx zongii* (Cretácico inferior, Liaonig, China). D1-D2: dígitos de la mano. PP: plumas primarias, conectadas a la mano. PRP: plumas de la región pectoral.

más reciente antecesor común de las aves actuales. De hecho, antes del antecesor común más próximo del conjunto de las aves.

Existe un consenso mayoritario que considera a las aves como un grupo monofilético, definido como el antecesor común de *Archaeopteryx* y las neornitas (aves actuales) y todos sus descendientes (Fig. 5). No obstante, la diagnosis de este taxón es, hoy por hoy, controvertida, y depende de la hipótesis de relaciones de parentesco de taxones como Alvarezsauridae y *Rahonavis* (véanse propuestas alternativas en Holz 1998 y Chiappe en prensa). La topología general del cladograma que hipotetiza la filogenia aviana es igualmente controvertida, aunque, como veremos, una de las dos propuestas está amplia-

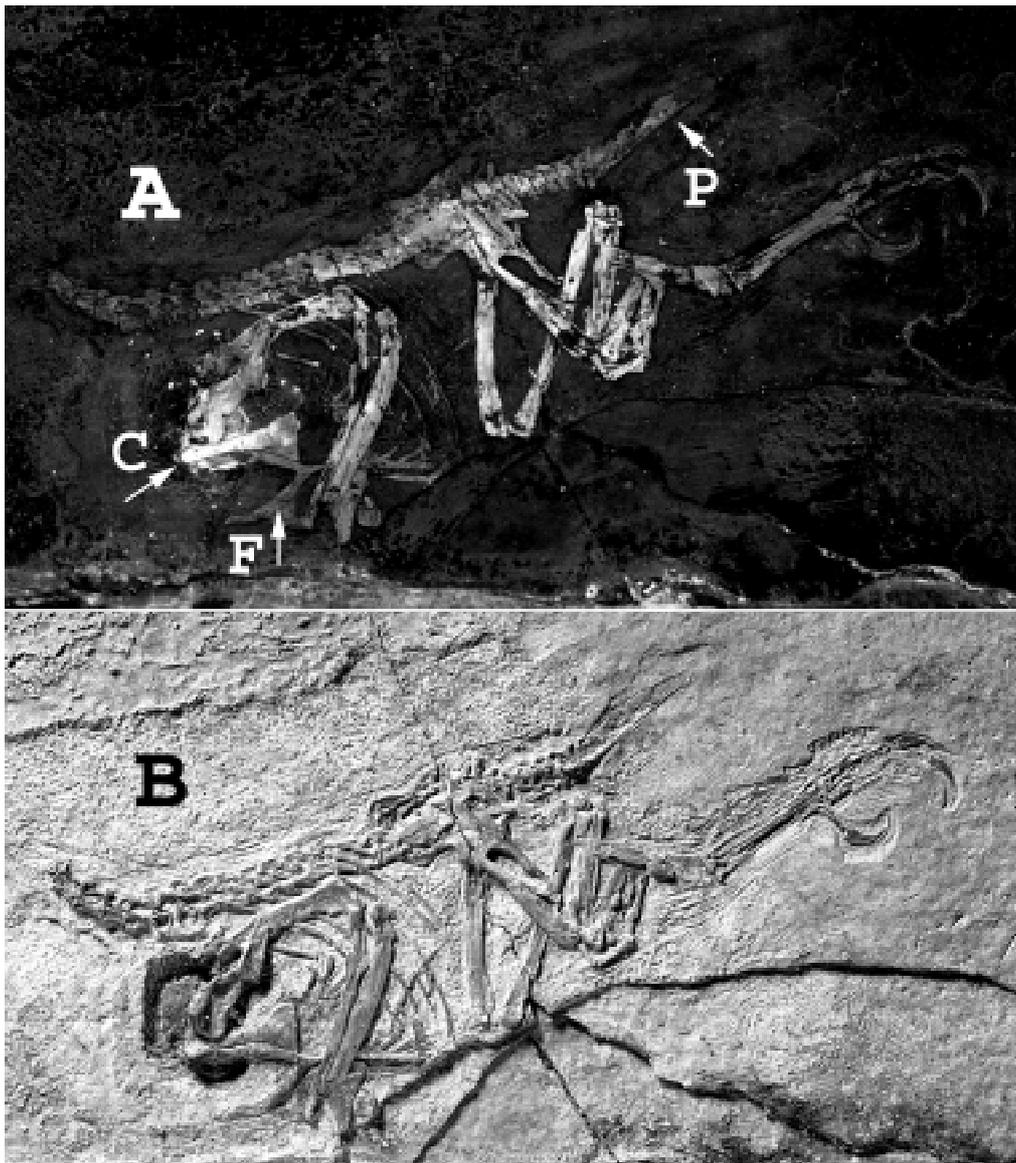


Figura 7. *Iberomesornis romerali* (Cretácico inferior, Las Hoyas, Cuenca, España). A- Fotografía de fluorescencia inducida mediante luz ultravioleta. C: coracoides. F: fúrcula. P: pigostilo. B- Fotografía con luz normal. Ambas fotos de G. F. Kurtz.

mente refutada. Determinados autores (Martin 1991, Hou et al. 1996, Kurochkin 1996) sostienen que *Archaeopteryx* es el grupo hermano de las enantiornites (grupo extinto de aves cretácicas que será comentado más adelante), formando el grupo Sauriurae. El clado aves estaría así constituido por una dicotomía basal formada por los grupos hermanos Sauriurae + Ornithurae (este último taxón está formado por dos grupos de aves dentadas del Cretácico superior más las neornites, aves actuales, véanse comentarios posteriores). Pero las supuestas novedades evolutivas que comparten *Archaeopteryx* y las enantiornites tienen que ser evaluadas, en realidad, como simplesiomorfías (Sanz et al. 1995, Padian y Chiappe 1998).

La topología alternativa del cladograma de relaciones filogenéticas dentro de las aves se caracteriza por una serie de grupos hermanos que, desde *Archaeopteryx*, se acercan a la condición de las neornites (Fig. 5). De esta forma, las aves están constituidas por los grupos hermanos *Archaeopteryx* + Pygostylia (Chiappe, en prensa). Este

último clado se define como el conjunto de taxones que incluye al antecesor común de *Confuciusornis* y neornites, y todos sus descendientes. El género *Confuciusornis* es un ave primitiva del Cretácico inferior chino del que se conocen multitud de ejemplares completos, con impresiones de plumas (Chiappe et al. 1999). *Confuciusornis* constituye el taxón más basal del clado Pygostylia, diagnosticado por la presencia de una fusión de las vértebras caudales terminales (pigostilo) y otras sinapomorfías del esqueleto axial y apendicular. Las aves pigostilias están formadas por los grupos hermanos *Confuciusornis* + Ornithothoraces.

En la definición y diagnosis del clado Ornithothoraces ha jugado un importante papel la posición filogenética de *Iberomesornis*, hallado en el yacimiento del Cretácico inferior de Las Hoyas (Cuenca). *Iberomesornis* presenta una singular combinación de sinapomorfías (presencia de pigostilo, coracoides y fúrcula derivados) (Fig. 7) que lo situaban como el taxón más basal de las aves

ornitoracinas (Sanz et al. 1988, Sanz y Bonaparte 1992, Chiappe 1995). La introducción en el grupo interno aviano de taxones más primitivos como *Confuciusornis*, y la reconsideración de determinados rasgos, parecen indicar como hipótesis más probable que *Iberomesornis* es el grupo hermano de las enantiornites (Serenó 2000, Chiappe en prensa). Las primeras evidencias del linaje de las aves enantiornites fueron halladas en el Cretácico superior de Argentina (Walker 1981, Sanz et al. 1995, Chiappe 1996). Posteriormente se han hallado enantiornites en diferentes lugares del planeta, especialmente en España (*Concornis* y *Eoalulavis*, Sanz y Buscalioni 1992, Sanz et al. 1996) y China (*Sinornis*, Sereno y Rao 1992, *Catayornis*, Zhou 1995) (es posible que la denominación de esta última sea una sinonimia de *Sinornis*). Las relaciones internas de parentesco dentro de las enantiornites están hoy día pobremente conocidas, pero la mayoría de los autores están de acuerdo en que se trata de un grupo monofilético. Las principales novedades evolutivas que diagnostican este clado se relacionan con la morfología coracoidal, humeral y metatarsal (Chiappe y Calvo 1994, Sanz et al. 1995, Chiappe en prensa).

En definitiva, las aves ornitoracinas están constituidas por los grupos hermanos (*Iberomesornis* + *Enantiornithes*) + *Ornithurae*. Este último clado está integrado por las aves actuales (*Neornithes*) con *Ichthyornites* y *Hesperonithiformes* como grupos hermanos sucesivos. La monofilia de *Ornithurae* está bien fundamentada, con numerosas sinapomorfías, como la reducción en el número de vértebras torácicas, reducción del tamaño del acetábulo y la disposición paralela del ilion con respecto al isquion (Chiappe 1995, Sanz et al. 1997, Chiappe en prensa).

Durante los últimos 140 millones de años las aves han transformado su sistema esquelético, especialmente los caracteres relacionados con el vuelo. La secuencia de transformación de caracteres ejemplificados por la hipótesis filogenética de la Figura 5, puede ser analizada en términos funcionales. Puede descubrirse así una aparición jerárquica de novedades evolutivas que configuran una capacidad de vuelo en incremento, desde el ave más primitiva, *Archaeopteryx*, hasta las sofisticadas máquinas voladoras que son las aves modernas.

Origen y desarrollo del vuelo

Introducción

Un fenómeno constante en la historia evolutiva de cualquier linaje es la aparición de grupos con modos de vida especializados. A partir de una condición ancestral determinada aparece una serie de sinapomorfías asociadas al desarrollo de un modo de vida diferente. La historia aviana ejemplifica perfectamente uno de estos casos. Desde los grupos ancestrales, formas corredoras terrestres, aparecen descendientes con capacidades voladoras. El registro fósil aviano conocido en la actualidad nos permite tener una información general de los cambios morfológicos históricos producidos en esta transforma-

ción desde formas no voladoras a voladoras (véase cladograma de la Figura 5).

La mayor parte de las novedades evolutivas de la secuencia de transformaciones morfológicas en la transición ancestros-aves se relacionan con el aparato volador (esqueleto, músculos y tendones, y faneras). El registro fósil ofrece información sobre huesos y plumas aunque, como luego veremos, la morfología funcional filogenética también permite extraer inferencias relativas a músculos y tendones. El análisis morfofuncional del aparato volador esquelético, y plumas asociadas, ofrece información sobre las etapas históricas del vuelo aviano. Desde el ave más primitiva (*Archaeopteryx*) hasta las aves modernas (neornites) fueron apareciendo una serie de novedades evolutivas que refinaron las habilidades voladoras de este grupo de arcosaurios dinosaurianos (Sanz y Bonaparte 1992, Sanz y Buscalioni 1992, Chiappe 1995, Padian y Chiappe 1998).

La secuencia de modificaciones del aparato volador aviano tiene que ser analizada en términos físicos. El vuelo requiere una combinación de dos fuerzas: sustentación e impulso (propulsión). En las aves ambas fuerzas son proporcionadas por las alas, mediante un complejo sistema de movimientos arriba-abajo que constituyen el ciclo de batido del ala. Para que un ave vuele es obvio que la sustentación tiene que ser mayor que su peso y el impulso superar en magnitud a su vector opuesto (resistencia) (Norberg 1990, Tennekes 1997). Además de las alas, hay otros elementos del aparato volador aviano que también son de gran relevancia durante el vuelo. Por ejemplo, la aparición de un abanico de plumas rectrices permite a las aves funciones de dirección (timón) y frenado, a la vez que incrementa la superficie de sustentación. Por último, una novedosa combinación de sinapomorfías definen en las aves un sofisticado sistema respiratorio (pulmones y sacos aéreos) que ha jugado un importante papel en la conquista del medio aéreo.

En definitiva esta sucinta historia del vuelo aviano comenzará con la problemática de las hipótesis actuales sobre su origen. Después de analizar la capacidad de vuelo de *Archaeopteryx* se abordará un análisis de los conocimientos actuales relacionados con el desarrollo histórico de las habilidades de vuelo en aves modernas, planteado básicamente en cuatro términos: mecánica del batido del ala, aparición del abanico rectricial, historia evolutiva del ala y función del sistema respiratorio.

El origen del vuelo

El origen del vuelo aviano es normalmente explicado en términos de un determinado número de factores bióticos y abióticos que configuran un complejo escenario histórico. Desde el siglo XIX se han propuesto multitud de estos escenarios (Witmer 1991, Sanz 1999). Durante las últimas décadas dos hipótesis se han disputado la explicación del fenómeno del origen del vuelo en las aves. Son denominadas como “de los árboles hacia abajo” (también conocida como hipótesis arborícola) y “desde el suelo hacia arriba” (igualmente referida como hipó-

tesis del corredor). La primera está íntimamente relacionada con la escuela de pensamiento neodarwinista. Se formula mediante una secuencia de antecesores-descendientes que, de forma obligatoria, tienen que tener un organismo análogo actual de referencia: 1) un reptil ancestral terrestre, probablemente de locomoción cuadrúpeda, 2) un bípedo terrestre, 3) un bípedo trepador que viviría parcialmente en los árboles pero también en el suelo, 4) un arborícola bípedo que sería capaz de saltar de rama en rama o desde una rama o tronco hasta el suelo, estos protoavianos hipotéticos desarrollarían con el tiempo habilidades planeadoras cada vez más eficaces, 5) voladores activos (Feduccia 1980, Bock 1986).

La hipótesis del corredor fue reformulada por J. H. Ostrom (1979, 1986). La condición ancestral es un bípedo obligatorio. Existirían estadios secuenciales de alargamiento de la extremidad anterior y crecimiento de escamas o proto plumas que finalmente configurarían una protoala, incrementando gradualmente la capacidad de sustentación e impulso del animal. Durante la carrera el batido de estas protoalas se añadiría al impulso proporcionado por las extremidades posteriores. Finalmente se alcanzaría la capacidad de efectuar un vuelo batido cuando las protoalas se convirtiesen en alas es decir, proporcionarían no sólo impulso sino también la necesaria capacidad de sustentación.

La contrastación de ambas hipótesis tiene dificultades actualmente difíciles de salvar. Se debe, obviamente, a su complejidad (estructuras narrativas). De hecho, algunos autores recientes (véase por ejemplo Elzanowski 2000) proponen posturas intermedias (modelo del rescate desde las alturas). Según esta hipótesis *Archaeopteryx* y sus ancestros serían esencialmente habitantes del suelo, y corredores y trepadores para escapar de posibles depredadores. Estos protoavianos habrían desarrollado sistemas de “vuelta al suelo” cada vez más sofisticados hasta alcanzar el vuelo batido. Esta hipótesis es consistente con recientes análisis del hábitat de *Archaeopteryx*. Hopson y Chiappe (1998), basándose en un análisis biométrico de las dimensiones falangeales del tercer dedo del pie en aves actuales (trepadoras/arborícolas y terrestres) llegan a la conclusión de que el ave jurásica alemana es comparable a la condición de las palomas. Es decir, *Archaeopteryx* sería capaz tanto de posarse en una rama como de caminar en el suelo.

En cualquier caso la hipótesis filogenética es más consistente con la hipótesis del corredor, ya que los ancestros de las aves serían ágiles corredores bípedos terrestres. Esta propuesta se ha visto recientemente desafiada por el hallazgo de *Microraptor*, un dromeosaurio del Cretácico inferior chino. Según Xu et al. (2000) la morfología ungueal de este minúsculo terópodo indica hábitos trepadores. No obstante, este sería un caso particular dentro de los dromeosaurios, mayoritariamente representados por formas corredoras. Por otra parte, la morfología ungueal es una evidencia problemática a la hora de postular hábitos arborícolas para un tetrápodo.

Si se compara la morfología esquelética entre *Archaeopteryx* y los manirraptores no avianos (como los

dromeosáuridos) puede apreciarse una gran semejanza entre ambos (como hemos visto en el apartado de filogenia). Vamos a ver un par de ejemplos cuyo análisis funcional ofrece información relevante a la hora de comprender la historia de la transformación de la extremidad anterior de las formas ancestrales al ala de un ave primitiva. Ambos grupos de organismos comparten la presencia de un carpal semilunar, cuyo elemento homólogo en aves actuales permite una especial disposición de las alas en reposo (flexionadas contra el margen lateral del brazo). En los manirraptores no avianos el carpal semilunar permitía, durante la extensión de la extremidad anterior un tipo de movimientos semejantes al del batido de alas de aves actuales. Ostrom (1995) propone que el complejo sistema de movimientos de las extremidades anteriores en estos dinosaurios terópodos (quizás con funciones raptoras) puede ser considerado como un “fenómeno exaptativo” (no adaptativo porque originalmente tenían otra función) del batido de alas para volar.

El género *Unenlagia* es un maniraptor no aviano recientemente descrito (Novas y Puerta 1997). *Unenlagia* presenta una cavidad glenoidea (donde se articula la cabeza humeral) de orientación lateral, en todo semejante a la de *Archaeopteryx*, mientras que en manirraptores más primitivos (dromeosáuridos) se orienta posteroventralmente, y en aves modernas se dirige en sentido dorsolateral. La orientación de la cavidad glenoidea es un carácter de gran importancia para el grado de eficacia del ciclo de batido del ala. Cuanto más verticalizado sea el húmero mayor será el recorrido del ala, aumentando de esta forma la capacidad de propulsión. La orientación dorso lateral en aves actuales asegura un máximo de eficiencia biomecánica. Este grado de efectividad sería menor en *Archaeopteryx* pero, en cualquier caso, la orientación de la cavidad glenoidea de este ave primitiva es semejante al de una forma no voladora como *Unenlagia*. Los tres estadios de orientación de la cavidad glenoidea pueden ser, por tanto interpretados en términos funcionales como un incremento en la eficiencia del impulso en aves y una gran versatilidad de movimientos del antebrazo en manirraptores no avianos cercanamente emparentados con las aves (Sanz 1999).

En definitiva, gran parte de los complejos movimientos del ala de un ave (incluidos el plegado lateral y el ciclo de batido) estaban ya presentes en los manirraptores no avianos. De hecho, el esqueleto de *Archaeopteryx* no se diferencia de la condición ancestral por sinapomorfias decisivas sino básicamente por un menor tamaño corporal y diferencias en las proporciones de la extremidad anterior. La transición hacia formas con capacidades voladoras en incremento, en la base del linaje aviano, se caracteriza por una disminución en tamaño. Este proceso se explica mediante las ventajas biomecánicas que unas dimensiones reducidas proporcionan a un tetrápodo volador (Sanz et al. 1988, Sanz y Bonaparte 1992). Estas ventajas proporcionarían una mayor capacidad de atrapar a sus presas y huida frente a posibles depredadores (ambos modelos “desde el suelo hacia arriba” y “rescate desde las alturas” hacen una referencia explícita a ambos factores).

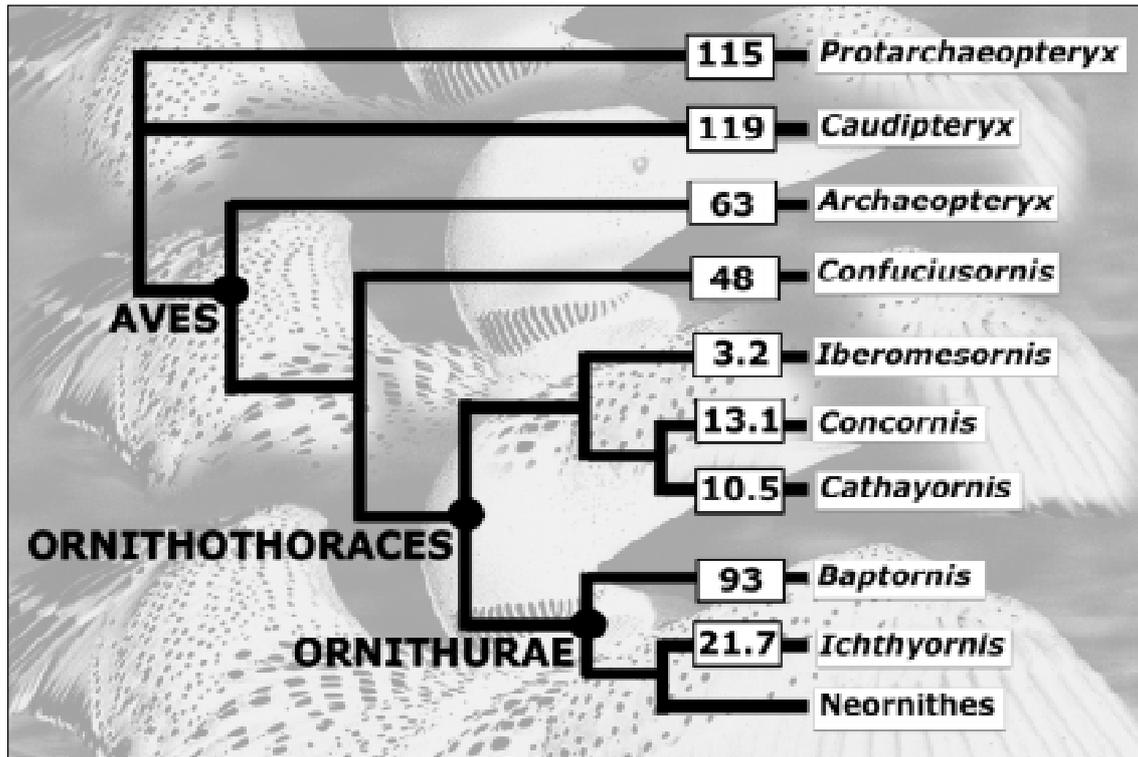


Figura 8. Carga del ala en diversos taxones primitivos del linaje aviano, en newtons/ m².

De hecho, se sabe que las aves fueron presas de otros tetrápodos desde, al menos, hace unos 120 millones de años (Sanz et al. 2001).

El origen del vuelo es la zona más problemática de la historia de la evolución del aparato volador aviano. Nuestro conocimiento sobre los acontecimientos posteriores es un poco más preciso. Vamos a comentar sucintamente las capacidades voladoras de *Archaeopteryx* para pasar luego a analizar el origen del vuelo moderno.

Capacidad voladora de *Archaeopteryx*

El concepto de “módulo locomotor” define determinadas zonas del sistema músculo-esquelético de un organismo con un elevado nivel de integración, de tal manera que constituye una unidad funcional durante la locomoción (Gatesy y Dial 1996). En términos de capacidades locomotoras *Archaeopteryx* representa un estadio intermedio entre la condición ancestral y los representantes más basales del clado pigostilia (Fig. 5). La condición ancestral se caracteriza por la presencia de un único módulo locomotor corredor, formado por el acoplamiento entre las extremidades posteriores y la cola. Esta condición está presente en *Archaeopteryx*, pero este ave jurásica también tiene un módulo locomotor pectoral incipiente, que le permitiría realizar algún tipo de vuelo batido (Burgers y Chiappe 1999, Sanz et al. en prensa). El acoplamiento entre el apéndice caudal y las extremidades posteriores en terópodos no avianos y *Archaeopteryx* se caracteriza por la presencia de una desarrollada musculatura caudofemoral para la retracción de las extremidades posteriores. Por otra parte el apéndice caudal, de gran

entidad, tendría una doble función de balance y timón durante la carrera. Por otra parte, existen determinados rasgos morfológicos que indican la incipiente aparición en *Archaeopteryx* de un módulo locomotor pectoral, ausente en terópodos no avianos. Por un lado, la elongación de las extremidades anteriores (dotadas de un sofisticado sistema de plumas rémiges, véase Figura 9) constituye un ala perfectamente operativa. Por otro, el ángulo formado por la escápula y el coracoides es menor de 90° (como en aves voladoras actuales). Este valor angular escapulocoracoidal, junto con la orientación de la cavidad glenoidea antes referida, podrían indicar una cierta capacidad de vuelo en *Archaeopteryx*. No obstante, ambos caracteres aparecen en dromeosauros (Norell y Macovicky 1999), evidentemente no asociados a la función voladora. Por otra parte, el ala del ave jurásica alemana carece de álula (un recurso de aves actuales para poder frenar en el aire, véase más adelante) por lo que parece evidente que tendría dificultades para realizar vuelos a baja velocidad.

Otros rasgos de *Archaeopteryx* que han sido presentados como argumentos que podrían indicar una desarrollada capacidad voladora (Olson y Feduccia, 1979) han sido refutados. Por ejemplo, la presencia de una fúrcula es compartida con terópodos no avianos, claramente no voladores. Dado el hecho de que la fúrcula juega un importante papel en el vuelo batido de aves actuales (véase más adelante) parece también muy probable la formulación de una hipótesis exaptativa en la fúrcula a partir de la condición ancestral del linaje aviano. Por otra parte, las plumas rémiges de *Archaeopteryx* tienen un vano asimétrico (áreas diferentes a ambos lados del raquis) una condición presente en aves voladoras actuales (Feduccia y Tordoff,

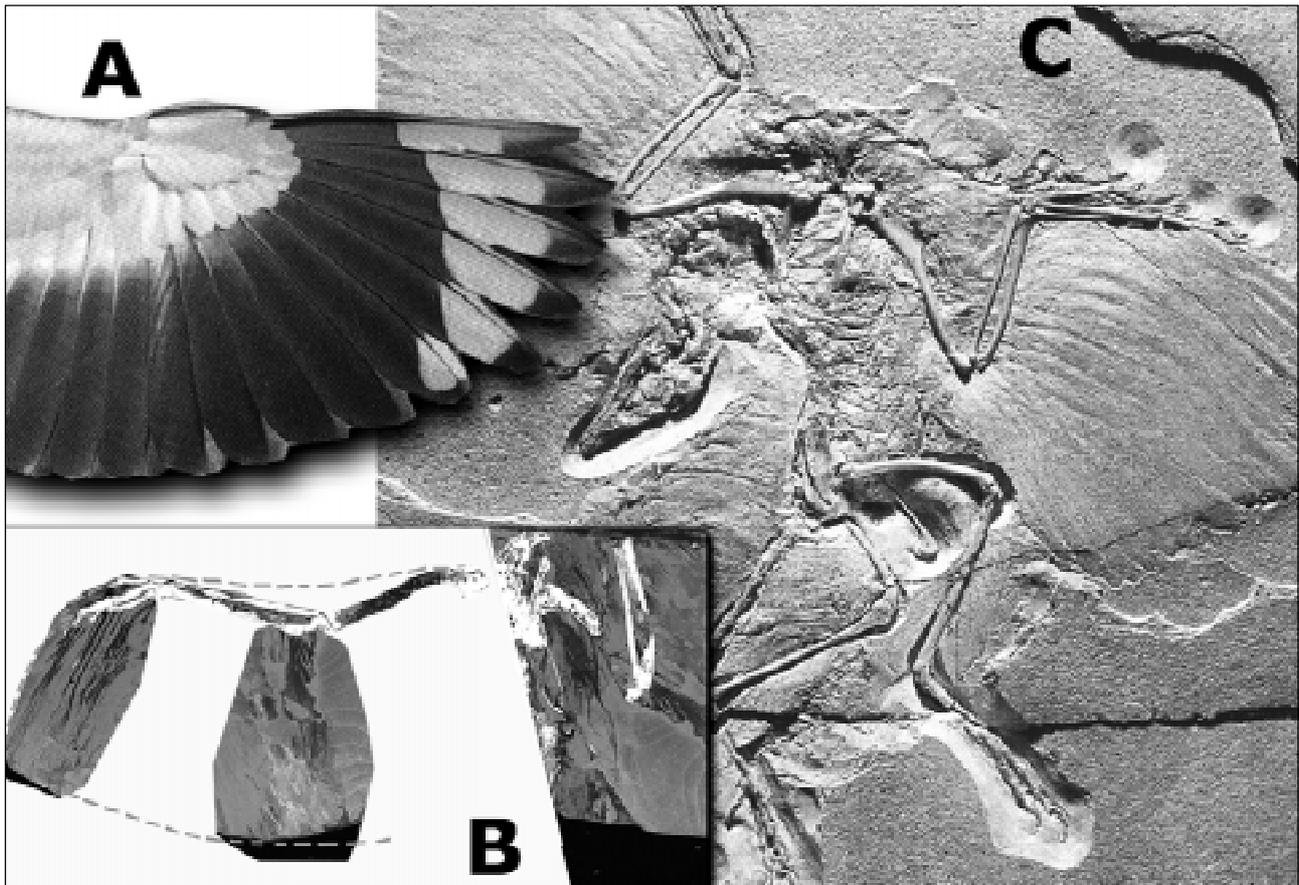


Figura 9. El morfotipo de alargamiento elíptico como condición primitiva en el linaje aviano. A.- Vista ventral del ala de un paseriforme actual. B.- Reconstrucción del ala de *Eoalulavis hoyasi* (Cretácico inferior, Las Hoyas, Cuenca, España) (véase además Fig. 11). C.- *Archaeopteryx lithographica* (Jurásico superior, Solenhofen, Alemania). Ejemplar del Museo de la Universidad Humboldt, Berlín.

1979). No obstante, Speakman y Thompson (1994, 1995) demostraron que el valor de asimetría de las rémiges de *Archaeopteryx* no es significativamente diferente del rango conocido en aves actuales no voladoras y menor que en voladoras.

En definitiva, el consenso actual sobre *Archaeopteryx* es que se trataría de un ave de hábitat fundamentalmente terrestre, aunque también frecuentaría los ambientes arborícolas. Tendría una cierta capacidad de vuelo batido, aunque sería incapaz de realizar vuelos a baja velocidad y sus habilidades para sofisticadas maniobras en el aire serían limitadas.

El vuelo moderno

A partir de la condición ancestral, presente en *Archaeopteryx*, aparecen en el linaje aviano una serie de novedades evolutivas que implican un refinamiento del aparato volador, hasta llegar finalmente a las sofisticadas capacidades de vuelo de las neornites. Estas sinapomorfías asociadas a la función voladora están ya presentes en aves con una edad mínima de unos 120 millones de años, como el género chino *Confuciusornis* o las formas españolas *Iberomesornis*, *Concornis* y *Eoalulavis*. A continuación vamos a analizar la significación funcional de tres áreas esqueléticas (cintura pectoral, fúrcula y pigosti-

lo) modificadas frente a la condición de voladores incipientes como *Archaeopteryx*, para pasar luego a un análisis de los conocimientos actuales sobre la historia temprana de la biomecánica y morfología del ala.

El coracoides de *Archaeopteryx* es corto, de contorno subcuadrangular. La condición derivada, un coracoides en forma de "T" invertida, alargado, es típica de las aves modernas, pero aparece ya en ornitoracinas primitivas como *Iberomesornis* (Sanz et al. 1988, Sanz y Bonaparte 1992), *Sinornis* (Sereno y Rao 1992), *Concornis* (Sanz y Buscalioni 1992, Sanz et al. 1995), *Eoalulavis* (Sanz et al. 1996), y en un ejemplar juvenil del Cretácico inferior de El Montsec (Lleida) (Sanz et al. 1997). La morfología de este coracoides indica la presencia, como ocurre en neornites, de un sofisticado recurso biomecánico (foramen trióseo) formado por la conjunción de la escápula, fúrcula y coracoides. Esta estructura permite el paso del ligamento del músculo supracoracoideo, que actúa como un sistema de polea durante la fase de elevación del ciclo de batido del ala (Norberg 1990, Rayner 1991). Análisis recientes indican que este recurso no sólo permite la abducción del ala, sino que también produce una rotación horizontal del húmero, permitiendo un reposicionamiento alar adecuado para la fase de depresión durante el vuelo batido (Poore et al. 1997). La presencia de foramen trióseo

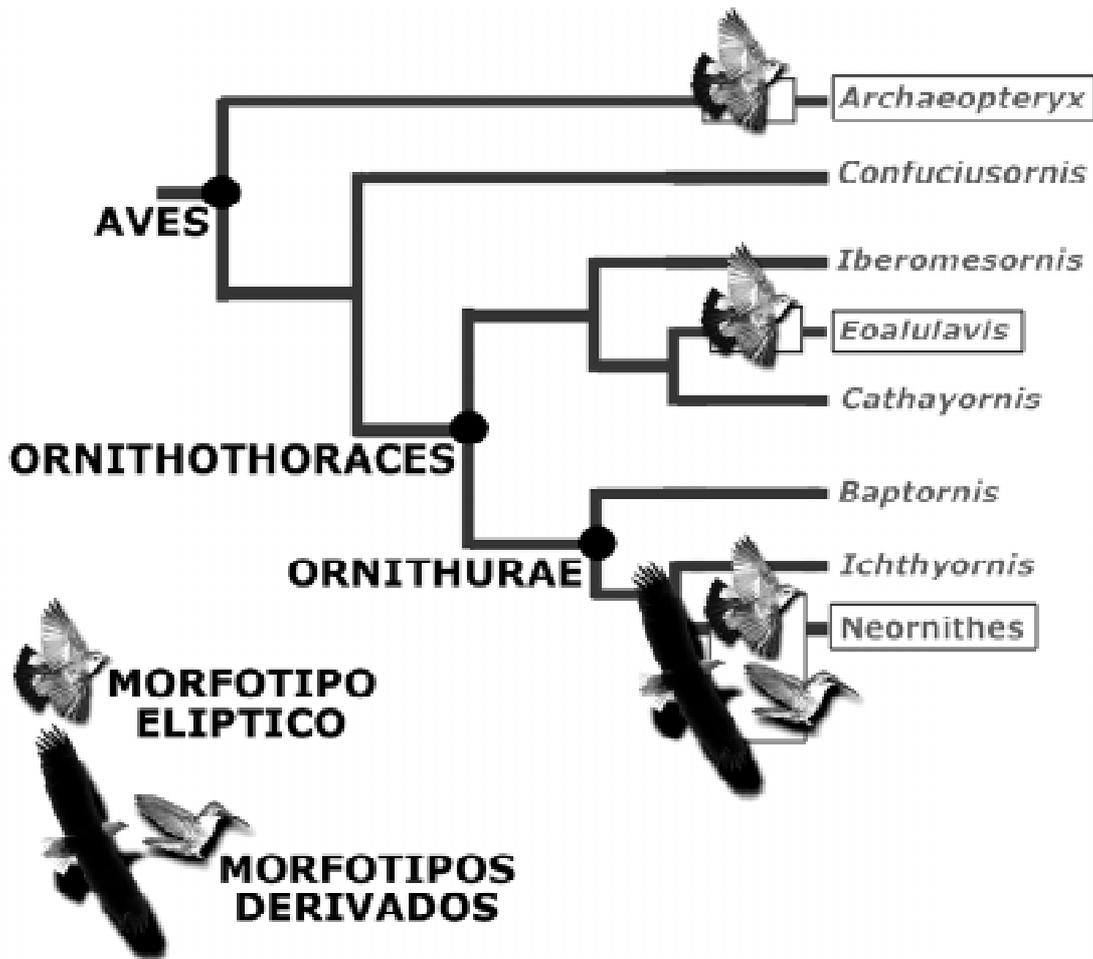


Figura 10. Morfotipos de alargamiento alar en aves primitivas y neornites.

en aves del Cretácico inferior sugiere la existencia de un mecanismo de batido del ala semejante al de las aves modernas (Sanz et al. en prensa).

La morfología furcular de *Archaeopteryx* es primitiva, semejante a la condición presente en terópodos no avianos, con ángulos interclaviculares cercanos a los 90°. Esta morfología primitiva es retenida por las aves pigostilias basales, *Confuciusornis* y *Changchengornis* (Confuciusornithidae, Chiappe et al. 1999). *Iberomesornis* presenta una fúrcula derivada, con un agudo ángulo interclavicular y un hipocleidio (proceso estiloideo desarrollado en la zona de fusión de las ramas claviculares) desarrollado. Este tipo de fúrcula moderna juega un importante papel en las aves actuales, debido a la gran cantidad de oxígeno necesario durante las fases de vuelo batido. La principal función de la fúrcula es la ventilación de sacos aéreos y pulmones (Bailey y DeMont, 1991). En definitiva, parece muy probable que determinadas aves primitivas, como *Iberomesornis*, tuvieran un sistema de ventilación del aparato respiratorio durante el vuelo semejante al de las neornites.

El clado Pygostylia se caracteriza por una novedad evolutiva que supone una modificación drástica de la condición primitiva presente en *Archaeopteryx*. A diferencia de este, los pigostilios basales como los confuciusorníti-

dos, o formas más derivadas, como *Iberomesornis*, presentan una fusión de la serie de vértebras caudales para dar lugar a una pieza única (pigostilo) (Fig. 7). La presencia de pigostilo implica la existencia de un obispillo o rabadilla muy probablemente dotado de un bulbo retricial (que en aves modernas posibilita la apertura y cierre del abanico de plumas timoneras). Este recurso es de gran importancia durante el vuelo, puesto que permite incrementar la capacidad de maniobra, mejorando las funciones de frenado y dirección, además de aumentar la capacidad de sustentación (Sanz y Buscalioni 1992, Sanz et al. en prensa).

En conclusión, las habilidades voladoras de determinadas aves del Cretácico inferior, como *Iberomesornis*, serían mayores que las de *Archaeopteryx*. No obstante, este ave cretácica española no puede ser considerada como un volador en el sentido moderno del término, en el grado de las neornites. En aves recientes la capacidad locomotora está determinada por las relaciones entre tres módulos locomotores: el de las extremidades posteriores, el caudal y el pectoral (Gatesy y Dial 1996). A diferencia de la condición ancestral ya referida (acoplamiento de las extremidades posteriores y la cola para la locomoción terrestre) las aves modernas han desacoplado extremidades posteriores y la cola, mientras surge una nueva alianza

entre esta última y el módulo pectoral (alas y cintura escapular) para la ejecución del vuelo. *Iberomesornis* documenta un estadio intermedio entre las aves modernas y la condición aviana ancestral presente en *Archaeopteryx*. La presencia en el ave del Cretácico inferior español de proporciones alares, fúrcula y coracoides derivados, se correlaciona con un pigostilo que forma parte de un apéndice caudal acortado. Esta evidencia esquelética parece indicar que la alianza entre el módulo pectoral y el caudal había comenzado a producirse. No obstante, el todavía enorme pigostilo sugiere algún tipo de relación del apéndice caudal con la locomoción terrestre, indicando que el desacoplamiento entre extremidades posteriores y cola todavía no se había completado. Este desacoplamiento parcial también está expresado por la presencia de numerosos caracteres primitivos en las extremidades posteriores y estructura pélvica de estas aves (ver curvas de caracteres en Chiappe, 1996). La evidencia esquelética en *Iberomesornis* sugiere que la nueva alianza entre módulos pectoral/caudal y el desacoplamiento extremidades posteriores/cola son eventos sincrónicos y que este proceso no se culmina hasta la aparición del sinsacro (fusión de vértebras caudales) en aves modernas.

Los recursos biomecánicos para mover las alas, aireación eficaz del aparato respiratorio durante el vuelo batido o la aparición de un módulo caudal especializado son, evidentemente, de gran relevancia para comprender la historia temprana del vuelo aviano. No obstante, los rasgos específicos de la geometría del ala y su tamaño también debieron jugar un papel de gran significación. La historia evolutiva de las alas es un campo de investigación todavía poco desarrollado, comenzado muy recientemente. A continuación se van a tratar tres aspectos específicos de las alas en aves primitivas: la carga, el alargamiento y la aparición del álula.

La sustentación de un ave en vuelo depende de varios factores: el tamaño del ala, la velocidad y densidad del aire y el ángulo de ataque (ángulo que forma el ala con respecto a la trayectoria del vuelo) (Norberg 1990, Tennekes 1997). El tamaño del ala es uno de los factores más decisivos. El peso que un par de alas puede soportar es directamente proporcional a su superficie (esto quiere decir que un incremento doble del área alar implica un aumento doble de la capacidad de sustentación). La relación peso/superficie alar se conoce con el nombre de carga alar, expresado normalmente en newtons/m². Acabamos de ver que en la historia evolutiva del aparato volador aviano puede establecerse una transición, en términos de capacidad voladora, del tipo: formas ancestrales corredoras, no voladoras (terópodos no avianos) / voladores primitivos (*Archaeopteryx* y formas relacionadas) / voladores intermedios (*Iberomesornis* y formas afines) / voladores modernos (neornites). En este complejo proceso un fenómeno esperable es que se incrementase la capacidad de sustentación. Para contrastar esta hipótesis es necesario analizar los factores antes citados: densidad y velocidad del aire, ángulo de ataque y tamaño del ala (expresado por medio de la carga alar). La evaluación de algunos de estos factores es problemática, pero pueden

sugerirse algunas ideas. Desconocemos la densidad del aire durante el Jurásico superior, pero todos los modelos citados para el origen del vuelo coinciden en situar este evento a baja altitud, en densidades de aire semejantes al del nivel del mar en dicha época. Para incrementar la velocidad del aire los voladores primitivos pudieron utilizar algún tipo de recurso etológico, como dejarse caer desde una zona elevada o encarar una brisa. En cualquier forma, la propulsión proporcionada por el batido de ala y las extremidades posteriores parece suficiente para alcanzar una velocidad de despegue en formas como *Archaeopteryx* (Burgers y Chiappe 1999). Parece probable que el sofisticado patrón etológico responsable de la generación de un ángulo de ataque adecuado apareciera en coordinación con otros complejos patrones de comportamiento en los voladores primitivos.

Desde los dinosaurios con plumas (como *Caudipteryx* o *Protoarchaeopteryx*) hasta *Archaeopteryx*, y desde este último hasta voladores más eficaces, como *Iberomesornis* o *Concornis*, es esperable una disminución en los valores de la carga alar. Para contrastar esta hipótesis específica necesitamos conocer tanto el peso como la superficie alar en una serie de taxones que representan nuestra fuente de información sobre el origen y desarrollo del vuelo. La estimación del peso se ha llevado a cabo mediante un análisis de regresión entre la longitud femoral (FL) y el peso (P) en 65 especies de aves modernas pertenecientes a 13 órdenes diferentes (Olmos 1988). El resultado es la ecuación:

$$FL = 0,5659 \times P^{0,3424}$$

con un coeficiente de correlación de 0,93.

De esta manera se han hallado los pesos estimados para los siguientes taxones: *Protoarchaeopteryx*, *Caudipteryx*, *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Iberomesornis*, *Concornis*, *Cathayornis*, *Baptornis* e *Ichthyornis*. Para calcular la superficie del ala en estos taxones mesozoicos se han utilizado los datos de Tennekes (1997), mediante un análisis de regresión entre el peso y la superficie alar (S) en 120 especies de aves actuales. La ecuación resultante es:

$$S = 0,052 + 0,008 \times P$$

con un coeficiente de correlación de 0,86. Combinando los valores de peso obtenidos por la primera ecuación y de superficie alar, mediante la segunda, se han calculado los valores de carga de los taxones mesozoicos (Fig. 8). Estos resultados confirman la hipótesis de reducción de carga alar desde las formas no voladoras hasta las aves modernas (Sanz et al. 2000). Parece probable que, dadas las diferencias estructurales entre géneros como *Protoarchaeopteryx* y *Caudipteryx*, y las aves primitivas, las cargas alares fueron realmente mayores en estos dinosaurios emplumados. En el caso de *Baptornis* (y probablemente en otros hesperornitiformes) el incremento de carga alar está probablemente relacionado con sus hábitos buceadores, no voladores. Las neornites se caracterizan por una amplia diversidad de sus cargas alares. Si la hipótesis planteada es correcta, los valores más elevados de carga alar

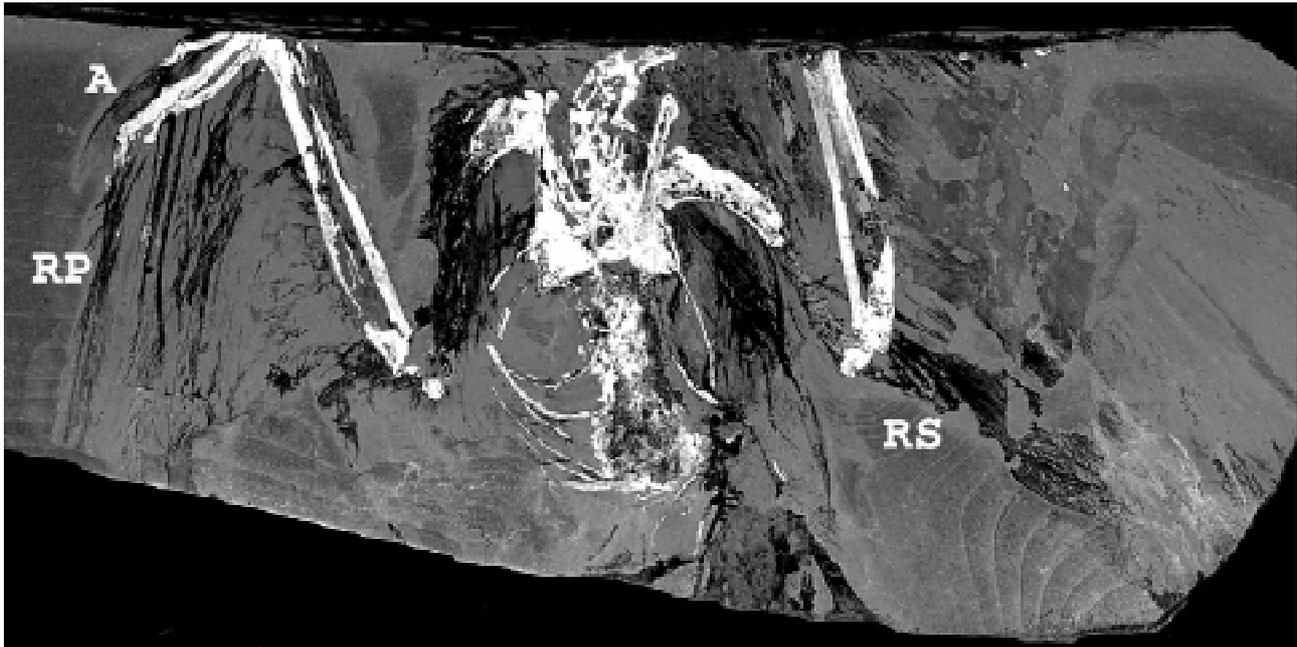


Figura 11. Fotografía de fluorescencia inducida mediante luz ultravioleta de *Eoalulavis hoyasi* (Cretácico inferior, Las Hoyas, Cuenca, España). A: álula. RP: rémiges primarias. RS: rémiges secundarias. Fotografía de G.F. Kurtz.

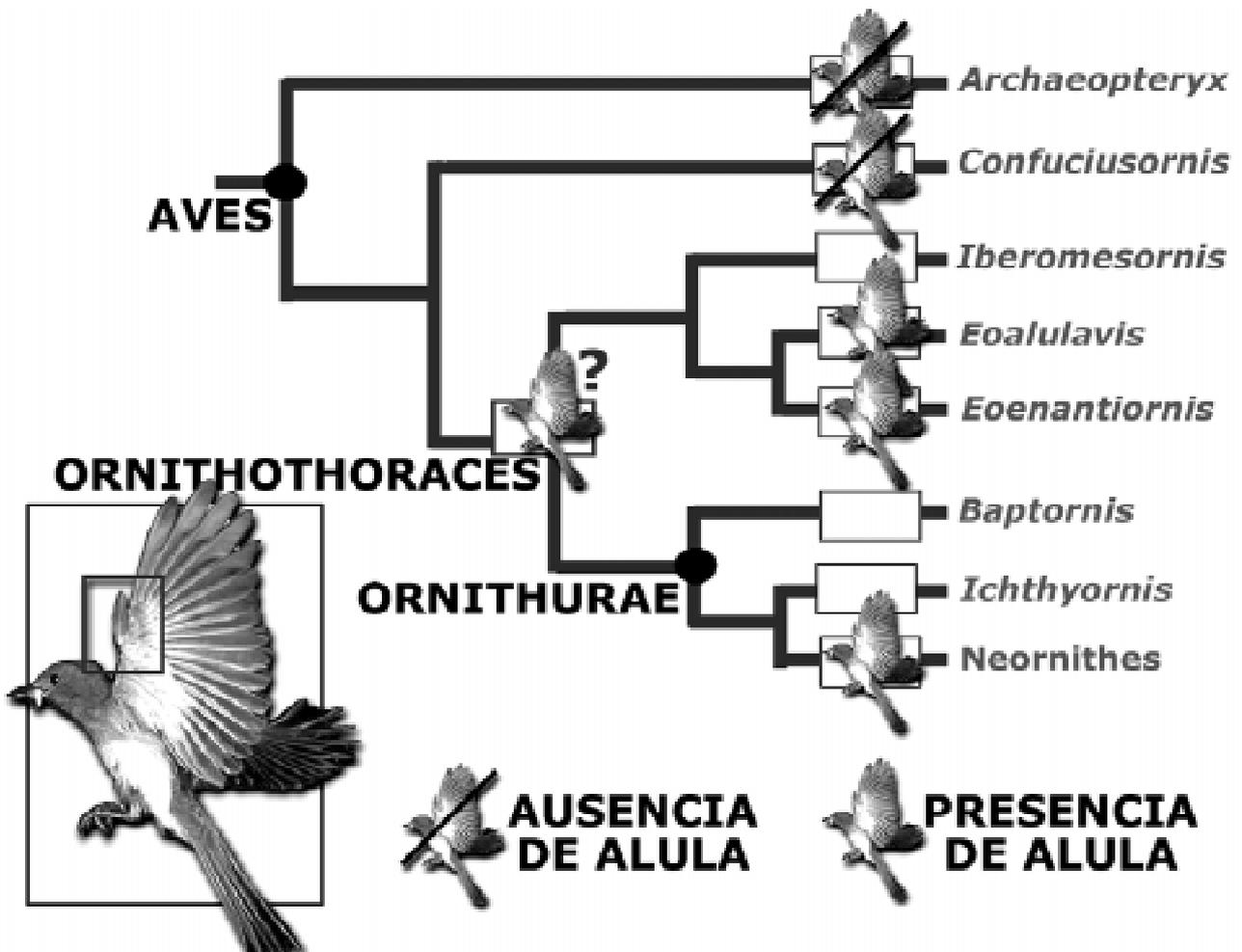


Figura 12. Historia evolutiva del álula.

en aves actuales pueden ser considerados como estadios de carácter derivados a partir de los valores ancestrales, relacionados probablemente con los diferentes tipos de vuelo. Por ejemplo, la velocidad de crucero depende de la carga alar. Cuanto mayor sea ésta, mayor será la velocidad de vuelo (Tennekes 1997).

Las características voladoras de un ave también dependen de la geometría del ala (alargamiento). En su aproximación más simple se define como la relación entre la longitud (envergadura) y anchura (cuerda) del ala. Pueden proponerse cinco morfotipos básicos de alargamiento: elíptico, (paseriformes y palomas), planeador largo (albatros y gaviotas), planeador corto (buitres, cigüeñas y águilas), de alta velocidad (golondrinas y vencejos) y de suspensión (colibríes) (Saville 1957, Norberg 1990). Los morfotipos extremos van desde el elíptico (dimensión de la cuerda relativamente grande con relación a la envergadura) al planeador largo (cuerda muy corta con relación a la envergadura). El registro fósil actual todavía es escaso como para proponer una historia detallada del alargamiento. No obstante, parece evidente que el morfotipo primitivo para aves es el elíptico (Fig. 9), presente en *Archaeopteryx* y ornitoracinas primitivas. El alargamiento elíptico proporciona un vuelo versátil, con alta capacidad de maniobra. El resto de morfotipos pueden considerarse como derivados, y aparecen por primera vez en neornites (Fig. 10), y probablemente en clados más inclusivos. Como en el caso de la carga alar la diversidad de morfotipos de alargamiento puede asociarse a diferentes hábitos de vida relacionados con diversos tipos de vuelo.

Ya se ha comentado brevemente que la fuerza de resistencia durante el vuelo es un efecto aerodinámico inmediato producido por el ala. Una de las características más importantes de la historia del vuelo aviano se refiere a las tendencias para reducir los incómodos factores de resistencia. Una de las soluciones más eficaces es la aparición del álula, un pequeño penacho de plumas (3-4 en neornites) asociadas al primer dedo de la mano. La extensión del álula produce una corriente adicional de aire que

es capaz de minimizar o eliminar el régimen turbulento que se produce en la región posterodorsal del ala cuando esta se verticaliza para frenar. De esta forma, se eliminan los problemas de sustentación, evitando que el ave entre en pérdida. Las álulas más antiguas que se conocen pertenecen a los géneros *Eoalulavis* (Sanz et al. 1996) (Fig. 11) y *Eoenantiornis* (Hou et al. 1999), indicando que las aves habían conseguido un tipo de vuelo semejante al de las formas actuales hace, al menos, 120 millones de años. No se conocen álulas fuera del clado ornitoracinas. Las aves primitivas *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* (Chiappe et al. 1999) carecen de álula. Por tanto, la hipótesis hoy día más probable es que este eficaz recurso volador del ala aparece como una novedad evolutiva de las aves ornitoracinas (Fig. 12).

El vuelo de altura ha debido plantear grandes problemas funcionales en la historia de las aves. Por ejemplo, y como se ha referido anteriormente, la pérdida de densidad del aire implica inmediatamente una disminución de la capacidad de sustentación. Por otra parte, existe un gradiente de disminución de la presión de oxígeno con la altura. Las aves modernas están caracterizadas por un complejo tracto respiratorio formado por pulmones y sacos aéreos (McLelland 1989, Schmidt-Nielsen 1993) que les permite un eficaz sistema de ventilación, incluso en condiciones de baja presión de oxígeno. Parece probable que determinados sacos aéreos estuviesen ya presentes en la condición ancestral representada por terópodos no avianos (Perry 1989). También es probable que determinadas aves primitivas, como *Iberomesornis*, dotadas de un aparato esquelético volador derivado, hubieran incrementado la eficacia funcional de sus sacos aéreos. Pero estas aves primitivas carecen de forámenes neumáticos en el húmero (y otros elementos esqueléticos) que en aves modernas están relacionados con un desarrollado sistema de sacos aéreos. Si esta carencia implica una menor eficiencia del aparato respiratorio, es posible formular la existencia de un gradiente en la historia evolutiva de las aves que produciría formas con una capacidad en incremento para volar a mayor altitud.

Bibliografía

- BAILEY, J.P. y DEMONT, M.E. 1991. The function of the wishbone. *Can. J. Zool.* 69: 2751-2758.
- BARSBOLD, R. 1983. Carnivorous dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia. *Sov.-Mon. Paleontol. Eksped. Trudy.* 19: 1-117.
- BOCK, W.J. 1986. The arboreal origin of avian flight. En K. Padian (ed.): *The origin of birds and the evolution of flight.* Pp: 57-72. California Academy of Sciences, San Francisco.
- BURGERS, P. y CHIAPPE, L.M. 1999. The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator. *Nature* 399: 60-62.
- CHAPMAN, R.E. y RASSKIN-GUTMAN, D. 2001. Quantifying morphology. En D.E. Briggs y P.R. Crowther (eds): *Paleobiology II.* Pp: 489-492. Blackwell Science, Malden, Mass.
- CHATTERJEE, S. (1997). *The rise of birds.* The John Hopkins University Press, Baltimore.
- CHEN, P., DONG, Z. y ZHEN, S. 1998. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391: 147-152.
- CHIAPPE, L.M. 1995. The first 85 million years of avian evolution. *Nature* 378: 349-355.
- CHIAPPE, L.M. 1996. Late Cretaceous birds of southern South America: anatomy and systematics of Enantiornithes and *Patagopteryx deferrariisi*. En G. Arratia (ed.). *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology.* Pp: 203-244. München Geowis. Abh. (A), 30. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- CHIAPPE, L.M. y CALVO, J.O. 1994. *Neuquenornis volans*, a new Upper Cretaceous bird (Enantiornithes: Avisauridae) from Patagonia, Argentina. *J. Vertebr. Paleontol.* 14: 230-246.
- CHIAPPE, L.M., JI, S.-A., JI, Q. y NORELL, M.A. 1999. Anatomy and Systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of the Northeastern China. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 242: 1-89.
- CHIAPPE, L.M. (en prensa). Basal bird phylogeny: problems and solutions. En Chiappe L.M. y Witmer L.M. (eds.): *Mesozoic Birds:*

- Above the Heads of Dinosaurs. The University of California Press, Berkeley.
- CHURE, D.J. y MADSEN, J.H., Jr. 1996. On the presence of furculae in some non-maniraptoran theropods. *J. Vertebr. Paleontol.* 16: 573-577.
- CLARK, J.M., NORELL, M.A. y CHIAPPE, L.M. 1999. An Oviraptorid Skeleton from the late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, Preserved in an Avianlike Brooding Position Over an Oviraptorid Nest. *Am. Mus. Novit.* 3265: 1-36.
- ELDRIDGE, N. y CRACRAFT, J. 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York.
- ELLENBERGER, P. y VILLALTA, J.F. 1974. Sur la présence d'un ancêtre probable des Oiseaux dans le Muschelkalk supérieur de Catalogne (Espagne). Note préliminaire. *Acta Geol. Hispan.* 9: 162-168.
- ELZANOWSKI, A. 2000. Locomotion and habitat of *Archaeopteryx*: implications for the origins of avian flight. *Vertebrata Palasiatica*, suppl. vol. 38: 11.
- FEDUCCIA, A. 1980. *The Age of Birds*. Harvard University Press, Cambridge.
- FEDUCCIA, A. y TORDOFF, H.B. 1979. Feathers of *Archaeopteryx*: asymmetric vanes indicate aerodynamic function. *Science* 134: 1021-1022.
- FEDUCCIA, A. y WILD, R. 1993. Birdlike characters in the Triassic archosaur *Megalancosaurus*. *Naturwissenschaften* 80: 564-566.
- GALTON, P.M. 1970. Ornithischian dinosaurs and the origin of birds. *Evolution* 24: 448-462.
- GATESY, S.M. y DIAL, K.P. 1996. Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution* 50: 331-340.
- GAUTHIER, J.A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. En K. Padian (ed.): *The origin of birds and the evolution of flight*. Pp: 1-55. California Academy of Sciences, San Francisco.
- GOULD, S.J. 1980. The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline. *Paleobiology*. 6: 96-118.
- GOULD, S.J. 1995. A task for Paleobiology at the threshold of majority. *Paleobiology* 21: 1-14.
- GRANDE, L. y RIEPPEL, O. 1994. *Interpreting the Hierarchy of Nature. From Systematic Patterns to Evolutionary Process Theories*. Academic Press, New York.
- HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires.
- HOLTZ, T.R. 1998. A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. En B.P. Pérez-Moreno, T. Holtz, J.L. Sanz y J. Moratalla: *Aspects of Theropod Paleobiology*. *Gaia* 15: 5-61.
- HOPSON, J.A. y CHIAPPE, L.M. 1998. Pedal proportions of living and fossil birds indicate arboreal or terrestrial specialization. *J. Vertebr. Paleontol.* 18: 52A.
- HOU, L., MARTIN, L.D., ZHOU, Z. y FEDUCCIA, A. 1996. Early adaptive radiation of birds: evidence from fossils from northeastern China. *Science* 274: 1164-1167.
- JI, Q., CURRIE, P.J., NORRELL, M.A. y JI, S. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393: 753-761.
- KUROCHKIN, E.N. 1996. A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the Infraclass Enantiornithes (Aves). *Moscow Palaeontological Institute, Special Issue*. Pp: 1-60.
- LAUDER, G.V. 1995. On the inference of function from structure. En J.J. Thomason, (ed): *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Pp: 1-18. Cambridge University Press, Cambridge.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. y TRUYOLS SANTONJA, J. (1994). *Paleontología. Conceptos y Métodos*. Ed. Síntesis, Madrid.
- MAKOVICKY, P.J., y CURRIE, P.J. 1996. Discovery of a furcula in tyrannosaurid theropods. *J. Vertebr. Paleontol.* 16: 50A.
- MARTIN, L.D. 1991. Mesozoic birds and the origin of birds. En H-P. Schultze, y L. Trueb (eds.): *Origins of the higher groups of tetrapods*. Pp: 485-540. Comstock Publishing Associates, Ithaca and London.
- MARTIN, L.D., STEWART, J.D. y WHETSTONE, K.N. 1980. The origin of birds: structure of the tarsus and teeth. *Auk* 97: 86-93.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York.
- MCGHEE, G.R., Jr. 1999. *Theoretical morphology: the concepts and its applications*. Columbia University Press, New York.
- MCLELLAND, J. 1989. Anatomy of the lungs and airsacs. En A.S. King y J. McLelland, (eds.): *Form and Function in Birds*. Pp: 221-279. Vol. 3. Academic Press, London.
- NACHTIGALL, W. 1991. *Functional Aspects on Morphology*. En N. Schmidt-Kittel y K. Vogel (eds): *Constructional Morphology and Evolution*. Pp: 31-40. Springer Verlag, Berlin.
- NORBERG, U.M. 1990. *Vertebrate Flight*. Springer-Verlag, Berlin.
- NORELL, M.A. y MAKOVICKY, P.J. 1999. Important features of the dromaeosaurid skeleton II: information from newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis*. *Am. Mus. Novit.* 3282: 1-45.
- NOVAS, F.E. y PUERTA, P.F. 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387: 390-392.
- OLMOS, M. 1988. *Investigaciones sobre la alometría funcional en las extremidades de las aves*. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, Facultad de Biología.
- OLSON, S.L. y FEDUCCIA, A. 1979. Flight capability and the pectoral girdle of *Archaeopteryx*. *Nature* 278: 247-248.
- OSTROM, J.H. 1973. The ancestry of birds. *Nature* 242: 136.
- OSTROM, J.H. 1975. The origin of birds. En F.A. Donath (ed.): *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 3: 55-77.
- OSTROM, J.H. 1979. Bird flight: how did it begin? *Am. Scient.* 67: 46-56.
- OSTROM, J.H. 1986. The cursorial origin of avian flight. En K. Padian (ed.): *The origin of birds and the evolution of flight*. Pp: 73-81. California Academy of Sciences, San Francisco.
- OSTROM, J.H. 1995. Wing biomechanics and the origin of bird flight. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 195: 253-266.
- PADIAN, K. 1995. Form versus function: the evolution of a dialectic. En J.J. Thomason, (ed): *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Pp: 264-277. Cambridge University Press, Cambridge.
- PADIAN, K. y CHIAPPE, L.M. 1998. The origin of birds and their flight. *Sci. Am.* 278: 28-37.
- PERRY, S.F. 1989. Mainstreams in the evolution of the vertebrate respiratory structures. En A.S. King y J. McLelland (eds.): *Form and Function in Birds*, vol. 4. Pp: 1-67. Academic Press, New York.
- POORE, S.O., ASHCROFT, A., SÁNCHEZ-HAIMAN, A. y GOSLOW, G.E., Jr. 1997. The contractile properties of the M. supracoracoideus in the pigeon and starling: a case for long-axis rotation of the humerus. *J. Exp. Biol.* 200: 2987-3002.
- RAUP, D.M. y STANLEY, S.M. 1971. *Principles of Paleontology*. W.H. Freeman and company, San Francisco.
- RAYNER, J.M.V. 1991. Avian flight evolution and the problem of *Archaeopteryx*. En J.M.V. Rayner y R.J. Wootton (eds.): *Biomechanics in Evolution, Society for Experimental Biology, Seminar Series*, 36: 183-212.
- RENESTO, S. 1994. *Megalancosaurus*, a possibly arboreal archosauromorph (Reptilia) from the Upper Triassic of northern Italy. *J. Vertebr. Paleontol.* 14: 38-52.
- RIEPEL, O.C. 1988. *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhäuser Verlag, Basel and Boston.
- ROBECK, H.E., MALEY, C.C. y DONOGHUE, M.J. 2000. Taxonomy and temporal diversity patterns. *Paleobiology* 26: 171-187.
- RUDWICK, M.J.S. 1964. The inference of function from structure in fossils. *Br. J. Philos. Sci.* 15: 27-40.
- SANZ, J.L. 1999. *Los dinosaurios voladores. Historia evolutiva de las aves primitivas*. Mundo Vivo. Libertarias, Madrid.
- SANZ, J.L. y LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 1984. The prolacertid lepidosaurian *Cosesaurus aviceps* Ellenberger and Villalta, a claimed "protoavian" from the middle Triassic of Spain. *Geobios*. 17: 741-753.
- SANZ, J.L., BONAPARTE, J.F. y LACASA, A. 1988. Unusual Early Cretaceous birds from Spain. *Nature* 331: 433-435.
- SANZ, J.L. y BONAPARTE, J.F. 1992. A new Order of Birds (Class Aves) from Early Cretaceous of Spain. En K.E. Campbell (ed.): *Papers in Avian Paleontology. Honoring Pierce Brodkorb*. Science Series. Natural History Museum of Los Angeles County, 36: 39-49.
- SANZ, J.L. y BUSCALIONI, A.D. 1992. A new bird from the Early Cretaceous of Las Hoyas, Spain, and the early radiation of birds. *Paleontology*. 35: 829-845.

- SANZ, J.L., CHIAPPE, L.M. y BUSCALIONI, A.D. 1995. The osteology of *Concornis lacustris* (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of Spain and a reexamination of its phylogenetic relationships. *Am. Mus. Novit.*, 3133: 1-23.
- SANZ, J.L., CHIAPPE, L.M., PÉREZ-MORENO, B.P., BUSCALIONI, A.D., MORATALLA, J.J., ORTEGA, F. y POYATO-ARIZA, F.J. 1996. A new Lower Cretaceous bird from Spain: implications for the evolution of flight. *Nature* 382: 442-445.
- SANZ, J.L., CHIAPPE, L.M., PÉREZ-MORENO, B.P., MORATALLA, J.J., HERNÁNDEZ-CARRASQUILLA, F., BUSCALIONI, A.D., ORTEGA, F., POYATO-ARIZA, F.J., RASSKIN-GUTMAN, D. y MARTÍNEZ-DELCLÓS, X. 1997. A nestling bird from the Early Cretaceous of Spain: implications for avian skull and neck evolution. *Science* 276: 1543-1546.
- SANZ, J.L., B.P. PÉREZ-MORENO & F.J. POYATO-ARIZA. 1998. Living with dinosaurs. *Nature*, 393: 32-33.
- SANZ, J.L., ÁLVAREZ, J.C., MESEGUER, J., SORIANO, C., CARRASQUILLA, F. y PÉREZ-MORENO, B.P. 2000. Wing loading in primitive birds. *Vertebrata Pal Asiatica Suppl. Vol. 38: 27.*
- SANZ, J.L., CHIAPPE, L.M., FERNÁNDEZ-JALVO, Y., ORTEGA, F., SÁNCHEZ-CHILLÓN, B., POYATO-ARIZA, F. y PÉREZ-MORENO, B. 2001. An early Cretaceous pellet. *Nature* 409: 998-999.
- SANZ, J.L., PÉREZ-MORENO, B.P., CHIAPPE, L.M. y BUSCALIONI, A.D. (en prensa). The birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain). En L.M. Chiappe y L.M. Witmer (eds.): *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. The University of California Press, Berkeley.
- SAVILLE, D.B.O. 1957. Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution* 11: 212-224.
- SCHMIDT-KITTLER, N. y VOGEL, K. 1991. *Constructional Morphology and Evolution*. Springer Verlag, Viena, Londres, Nueva York.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1993. *Animal Physiology. Adaptation and Environment*. Fourth Edition. Cambridge University Press. Cambridge.
- SERENO, P.C. 2000. *Iberomesornis romerali* (Aves, Ornithothoraces) reevaluated as an Early Cretaceous enantiornithine. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 215: 365-395.
- SERENO, P.C. y RAO, C. 1992. Early evolution of avian flight and perching: new evidence from Lower Cretaceous of China. *Science* 225: 845-848.
- SIMPSON, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Amer. Mus. Nat. Hist. Bull.* 85: 1-350.
- SMITH, A.B. 1994. *Systematics and the fossil record: documenting evolutionary patterns*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SPEAKMAN, J.R. y THOMPSON, S.C. 1994. Flight capabilities of *Archaeopteryx*. *Nature* 370: 514.
- SPEAKMAN, J.R. y THOMPSON, S.C. 1995. Reply to Norberg's "Feather asymmetry in *Archaeopteryx* (1995)". *Nature* 374: 221-222.
- TARSITANO, S.F. y HECHT, M.K. 1980. A reconsideration of the reptilian relationships of *Archaeopteryx*. *Zool. J. Linn. Soc.* 69: 149-182.
- TENNEKES, H. 1997. *The Simple Science of Flight. From Insects to Jumbo Jets*. The MIT Press, Gardiner (Maine).
- THOMAS, R.D.K. 1979. Morphology, Constructional. En R.W. Fairbridge y D. Jablonski (eds): *The Encyclopedia of Paleontology*. Pp: 482-487. Dowden, Hutchinson y Ross, Inc, Stroudsburg.
- WALKER, A.D. 1972. New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature* 237: 257-263.
- WALKER, C.A. 1981. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. *Nature* 292: 51-53.
- WITMER, L.M. 1991. Perspectives in avian origins. En H.-P. Schultze y L. Trueb (eds.): *Origins of the higher groups of tetrapods*. Pp: 427-466. Comstock Publishing Associates, Ithaca.
- XU, X., ZHOU, Z. y WANG, X. 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature* 408: 705-708.
- ZHOU, Z. 1995. Discovery of a new Enantiornithine bird from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Vertebrata PalAsiatica*.33: 99-113.
- ZHOU, Z. y WANG, X. 2000. A new species of *Caudipteryx* from the Yixian Formation of Liaoning, Northeast China. *Vertebrata PalAsiatica*. 38: 113-127.

Lecturas recomendadas

- (1) DINGUS, L. y ROWE, T. 1998. *The mistaken Extinction. Dinosaur Evolution and the Origin of Birds*. W.H. Freeman and Company, New York. Dingus y Rowe expresan la idea de que las aves son dinosaurios derivados, capaces de volar que, por tanto, no se han extinguido. Después de una cuidadosa revisión de las posibles causas de la crisis biótica del límite Cretácico-Terciario se centran en el origen y evolución de los dinosaurios, la transición dinosaurios-aves y la diversificación y extinción de las aves modernas.
- (2) SANZ, J.L. (1999). *Los dinosaurios voladores. Historia evolutiva de las aves primitivas. Mundo Vivo*. Libertarias. Madrid. En este libro se aborda la totalidad de la problemática relacionada con la historia evolutiva temprana de las aves: introducción al sistema esquelético aviano, registro de aves mesozoicas, origen y filogenia, origen y desarrollo histórico del vuelo y morfología descriptiva e historia evolutiva de las plumas. Además contiene una abundante bibliografía.
- (3) SHIPMAN, P. (1998). *Taking Wing. Archaeopteryx and the Evolution of Flight*. Simon y Schuster. New York. Shipman propone un detallado discurso sobre la investigación del ave jurásica alemana y la historia evolutiva del vuelo, que comienza por una descripción del material conocido hasta la fecha de *Archaeopteryx* y la mecánica del vuelo y filogenia aviana. Shipman analiza también el vuelo desde la perspectiva de otros organismos, desde insectos a murciélagos y pterosaurios, para abordar finalmente el desarrollo del vuelo en aves modernas.