

Historia del vuelo aviano

José Luis Sanz y Bernardino P. Pérez-Moreno

Arbor CLXI, 635-636 (Noviembre-Diciembre 1998), 399-412 pp.

*El análisis del registro fósil proporciona información sobre la historia evolutiva del aparato volador aviano y el origen y desarrollo del vuelo moderno. Existen dos hipótesis alternativas para explicar las complejas presiones de selección que configuraron la aparición del vuelo. La propuesta del corredor («desde el suelo hacia arriba») es la que mejor se ajusta a la evidencia disponible. El ave primitiva *Archaeopteryx* produciría, probablemente, algún tipo de vuelo batido, aunque su capacidad de maniobra, despegue y aterrizaje sería limitada. El vuelo activo moderno comenzó, durante el Cretácico inferior, con las aves ornitoraces basales, como *Iberomesornis*. No obstante, este ave primitiva, cuya capacidad de vuelo estaba claramente incrementada con respecto a la condición ancestral presente en *Archaeopteryx*, tampoco parece tener las perfectas habilidades voladoras de las aves modernas.*

Introducción

La gravedad es uno de los principales condicionantes físicos que afectan a los organismos vivos, desde la fisiología y desarrollo ontogenético hasta la estructura y el tamaño. Es evidente que las estructuras esqueléticas y morfológicas y la fisiología de un organismo terrestre son diferentes de las de un volador. La paleontología ha proporcionado información significativa acerca de la historia evolutiva del aparato volador del esqueleto aviano y, en algunos casos, de las plumas asociadas. La mayoría de los autores coinciden en el origen dinosauriano de las aves (Ostrom, 1976; Gauthier, 1986; Holtz, 1994; Novas & Puerta, 1997). De este modo, el análisis de las transformaciones históricas

tempranas del aparato volador aviano ha de comenzar con la condición ancestral representada por dinosaurios terópodos no avianos, que eran formas corredoras. Las diferencias estructurales esqueléticas entre los terópodos no avianos, como dromeosáuridos, y el ave más primitiva conocida, el famoso *Archaeopteryx*, no son significativas. No obstante, algunos rasgos indican claramente que el «Urvögel» del Jurásico alemán tenía cierta capacidad voladora. El aparato volador aviano moderno apareció durante el Cretácico inferior. Hoy en día conocemos una serie de taxa avianos cretácicos que documentan pasos sucesivos hacia el esqueleto volador de las aves modernas (Sanz & Bonaparte, 1992; Sanz & Buscalioni, 1992; Chiappe, 1995).

El primer punto que se va a desarrollar se refiere al controvertido origen del vuelo aviano, que ha sido relacionado con el análisis de las cualidades voladoras de *Archaeopteryx* y sus relaciones filogenéticas. Luego, será esbozada una síntesis de los conocimientos actuales sobre el origen y desarrollo del aparato volador aviano moderno.

El origen del vuelo

El origen del vuelo aviano normalmente es explicado en términos de una serie de factores bióticos y abióticos interdependientes que forman un complejo escenario histórico. Se han propuesto muchas hipótesis con el fin de explicar el origen de la capacidad voladora de las aves (cf. Witmer, 1991; Sanz, 1997). Hoy en día destacan principalmente dos propuestas, la conocida como «desde los árboles hacia el suelo» y «desde el suelo hacia arriba». La primera está relacionada con la escuela clásica evolutiva neo-darwiniana. Está formulada a base de una serie de pasos que corresponden a tetrápodos representativos de análogos actuales: 1, un reptil ancestral terrestre, probablemente con locomoción cuadrúpeda. 2, un bípedo terrestre. 3, un trepador de árboles bípedo, que solía pasar parte de su vida en los árboles y parte en el suelo. 4, un arborícola bípedo que era capaz de saltar de una rama a una rama inferior, o desde una rama o tronco al suelo. Estas proto-aves fueron finalmente capaces de lanzarse en paracaídas hacia el suelo y consecuentemente llegar a ser planeadores más especializados. 5, voladores activos (Feduccia, 1980; Bock, 1986).

La hipótesis conocida como «desde el suelo hacia arriba» fue formulada por el paleontólogo norteamericano J. Ostrom (1979, 1986). La condición aviana ancestral es un bípedo corredor. Subsecuentes etapas de elongación de las extremidades anteriores y desarrollo de

las «escamas» o «proto-plumas» formarían una «proto-ala». De este modo, existiría un incremento de la superficie de los brazos y por lo tanto, un aumento del empuje y sustentación producido por las «proto-alas». El aleteo de estas estructuras podría producir una mayor velocidad de carrera, por medio del empuje adicional proporcionado por las extremidades posteriores. Finalmente, estas etapas sucesivas conducirían a un vuelo activo cuando las extremidades anteriores se transformaran de «propulsores» (proto-alas) a alas. Algunos autores (Caple *et al.*, 1983; Gauthier & Padian, 1985) han sugerido que las alas y colas avianas aparecieron para incrementar la capacidad de maniobra (por ejemplo giros rápidos) del protoave. El desarrollo consecuente de las plumas de las proto-alas permitiría una mayor permanencia en el aire, mayores saltos y mejora de la acción aleteadora.

Ni la hipótesis «desde los árboles al suelo», ni «la del suelo hacia arriba» están bien contrastadas. La razón es que ambas son de gran complejidad (explicaciones narrativas). Entre las evidencias disponibles que permiten elegir entre ambas hipótesis, la evidencia más sólida son las relaciones filogenéticas. Esta evidencia es consistente con la hipótesis de que el proto-ave era un terópodo corredor terrestre y ágil (un dinosaurio terópodo no aviano). Los dromeosáuridos y *Archaeopteryx* muestran semejanzas estructurales en el esqueleto de la extremidad anterior: manos y brazos largos y un carpal semi-lunar. El carpal semi-lunar es un elemento funcionalmente significativo puesto que permite un posicionamiento de la mano al modo de las aves. Durante la extensión de la extremidad anterior, el húmero de los dromeosaurios sería extendido en sentido anterior y lateral y la mano dirigida hacia delante. Esta clase de movimiento es similar al de las aves (Gauthier & Padian, 1985). Según Ostrom (1995), el complejo sistema del movimiento de la extremidad anterior en dromeosáuridos puede ser considerado como una exaptación del movimiento de las alas en el vuelo aviano. La presencia en la extremidad anterior de características avianas en maniraptores no-avianos también ha sido mostrado en el género patagónico *Unenlagia* (Novas & Puerta, 1997). Este maniraptor argentino tiene una cavidad glenoidea orientada lateralmente (los dromeosáuridos poseen una orientación posteroventral, más primitiva). La orientación de la cavidad glenoidea en *Unenlagia*, similar a la de *Archaeopteryx*, permitiría fijar el brazo contra el cuerpo cuando la extremidad anterior es plegada, proporcionando mayor movilidad al húmero, que podría haber alcanzado una posición casi vertical durante el movimiento ascendente de la extremidad anterior. Las aves modernas muestran una orientación más derivada de la cavidad glenoidea, que

FIGURA 1. *Iberomesornis romerali*, del Cretácico inferior de Las Hoyas (Cuenca).
Escala en mm.



se dirige dorsolateralmente. De este modo las tres etapas de la orientación de la cavidad glenoidal durante la transición terópodos no avianos a avianos son: 1, dirigida posteroventralmente (*Deinonychus*); 2, dirigida lateralmente (*Unenlagia* y *Archaeopteryx*); 3, dirigida dorsalmente (aves modernas) (Jenkins, 1993; Novas & Puerta, 1997). Estas tres etapas tienen una interpretación funcional inmediata. Incrementan la capacidad de abducción del húmero. La máxima abducción (posición sagital), típica de las aves modernas, concede una máxima eficiencia en el ciclo de batido del ala.

La mayor parte del complejo movimiento del ala aviana (capacidad de batido y plegamiento) estaba presente en la extremidad anterior de los terópodos maniraptorianos no-avianos. Por lo tanto, el aparato volador esquelético de *Archaeopteryx* no está basado en novedades evolutivas decisivas, sino fundamentalmente en diferencias en la talla corporal y las proporciones de la extremidad anterior. La transición de los maniraptos no avianos a las aves tempranas está caracterizada por una disminución del tamaño corporal, como predijo Broon en 1906. La masa de los dromeosaurios podría haber oscilado entre 500.000 y 25.000 gramos. La masa de *Archaeopteryx* (espécimen de Berlín) ha sido estimada en 220-330 gramos (Yalden, 1984), aunque el espécimen de Solnhofen podría haber duplicado esta cifra. El ave ornitoracina más basal (*Iberomesornis*) es muy pequeña, del tamaño de un gorrión, con una masa estimada en alrededor de 20 gramos (Sanz & Buscalioni, 1992) (Fig. 1). Así, es muy probable que el antecesor común de las aves voladoras verdaderas fuera una forma diminuta (Sanz *et al.*, 1988; Sanz & Bonaparte, 1992). Este proceso de miniaturización es explicado por las ventajas biomecánicas que proporciona la talla pequeña en un tetrápodo volador.

Habilidades voladoras de *Archaeopteryx*

Las capacidades voladoras de *Archaeopteryx* son difíciles de evaluar. Su módulo locomotor principal está formado por el acoplamiento de la extremidad posterior y la cola, esto es, la retención de la condición primitiva de los terópodos no avianos para la carrera (Gathesy & Dial, 1996). Sin embargo, la capacidad locomotora de *Archaeopteryx*, probablemente no era equivalente a la de sus antecesores. La cola de *Archaeopteryx* está acortada con respecto al estado de carácter presente en dromeosáuridos (siendo este rasgo una novedad evolutiva del clado Aves) (Gauthier, 1986; Chiappe, 1995). Otra sinapomorfía aviana, pre-

sente en *Archaeopteryx*, es la reducción de las prezigapófisis caudales (Wellnhofer, 1974, 1992, 1993). Esta característica supone que el apéndice caudal del ave primitiva alemana no era tan rígido como ocurría en los dromeosáuridos. De este modo, la presencia de una cola más corta, y no tan rígida en *Archaeopteryx* probablemente indica un compromiso decreciente en las funciones de carrera del apéndice caudal emplumado (por ejemplo balance y dirección).

Otra diferencia más evidente separa el sistema locomotor ancestral del de *Archaeopteryx*: la presencia de un módulo locomotor pectoral aviano incipiente. El rasgo principal de esta estructura voladora es la presencia de una fúrcula, la relativa elongación del miembro anterior y el ángulo entre la lámina escapular y el coracoides, así como la aparición de plumas supuestamente voladoras. El agrandamiento de la extremidad anterior incrementa la superficie del ala y, por lo tanto, la capacidad de sustentación. Según Norberg (1990) la relación envergadura del ala/masa corporal de *Archaeopteryx* podría estar cerca de la de los tordos y aves limícolas.

El ángulo formado entre la escápula y el coracoides es superior a 90° en embriones de aves voladoras y en embriones y adultos de aves no voladoras (en la enorme forma terrestre *Diatryma*, esta cifra es 180°). Esta condición debe ser interpretada como un carácter derivado revertido en las aves modernas, similar al estadio primitivo presente en los maniraptores no avianos. En las formas voladoras el ángulo es menor de 90° (45° en un pato), como en el caso de *Archaeopteryx*, sugiriendo algún tipo de vuelo activo (Andors, 1995). No obstante, como hemos visto, la orientación de la cavidad glenoidal de *Archaeopteryx* es lateral, lo que implica algunas limitaciones para un movimiento completo del ala comparado con las capacidades de un ave moderna (Jenkins, 1993). Así, el batido hacia abajo de *Archaeopteryx* debería haber sido más corto, lo cual implica una eficiencia biomecánica menor.

Olson y Feduccia (1979) sugirieron que la fúrcula en *Archaeopteryx* indica la aparición de un área fuerte para la inserción de los músculos pectorales (depresores del ala). Sin embargo, una estructura furcular similar aparece en terópodos corredores no-voladores como oviraptorosaurios (Barsbold, 1983) o dromeosáuridos (Norell *et al.*, 1997). Por lo tanto, la fúrcula en *Archaeopteryx* podría estar relacionada con la función primitiva de los terópodos no avianos y no estaba necesariamente implicada en la realización del vuelo.

La mayoría de los especímenes de *Archaeopteryx* carecen de un esternón osificado, excepto la pequeña estructura esternal de *A. bavarica* (Wellnhofer, 1993). Parece muy probable que, incluso en el caso de

la presencia de un esternón cartilaginoso en *A. lithographica*, la musculatura pectoral del «Urvögel» era escasa, no tan desarrollada como la de las aves recientes. Según Ruben (1991), la cantidad de musculatura relacionada con el vuelo en *Archaeopteryx* podría estar cerca de un 9% de su masa corporal. Esta cifra es sustancialmente menor que el promedio de las aves modernas, que se sitúa en torno al 25%. Estas diferencias musculares podrían implicar que *Archaeopteryx* no era capaz de mantener un vuelo batido mantenido, y habría sido incluso incapaz de despegar del suelo (Speakman, 1993).

Feduccia y Tordoff (1979) comprobaron que las plumas de las alas de *Archaeopteryx* tienen un vano asimétrico. Este rasgo, presente en aves voladoras recientes, sería indicativo de una función aerodinámica. La curvatura del raquis de las remiges (especialmente en las secundarias) también es interpretada como un recurso aerodinámico del ala (Norberg, 1985). Esta evidencia de las plumas ha sido una de las más citadas con el fin de apoyar las capacidades voladoras de *Archaeopteryx*. Sin embargo, después de una revisión de la asimetría del vano en aves recientes, Speakman & Thompson (1994) llegaron a la conclusión de que este carácter en *Archaeopteryx* no es significativamente diferente del rango conocido en aves no voladoras actuales, y menor del de las aves voladoras modernas. A pesar de la réplica de Norberg (1995) contra las conclusiones de Speakman & Thompson, estos autores mantienen sus hipótesis previas (Speakman & Thompson, 1995).

En resumen, el consenso actual es que *Archaeopteryx* probablemente era capaz de realizar algún tipo de vuelo activo, y no era un mero planeador. Sin embargo, sus capacidades voladoras no eran tan eficientes como las de las aves modernas. *Archaeopteryx* probablemente fue incapaz de realizar un vuelo de baja velocidad, siendo su capacidad de maniobra, despegue y aterrizaje, de eficiencia limitada (Rayner, 1989).

El vuelo aviano moderno

Las diferencias significativas en el esqueleto caudal y pectoral entre *Archaeopteryx* e *Iberomesornis* claramente indican que el vuelo aviano moderno empezó con el clado Ornithothoraces (Chiappe, 1995; Sanz *et al.*, en prensa).

El coracoides de *Archaeopteryx* es corto, de forma subcuadrangular. Comparado con esta morfología coracoidal primitiva, el coracoides de las aves ornithothoracinas basales, como el de *Iberomesornis*, es elon-

gado, muy similar al de las aves modernas. Éste también es el caso del coracoides de las enantiornitas, como muestran varios géneros como *Sinornis* (Serenó & Rao, 1992), *Concornis* (Sanz *et al.*, 1995) (Fig. 2) y *Eoalulavis* (Sanz *et al.*, 1996). El foramen trióseo es un sofisticado mecanismo biomecánico formado en las aves modernas por tres elementos pectorales : escápula, fúrcula y coracoides. Esta estructura permite el paso del ligamento del músculo supracoracoideo, que actúa como un sistema de polea (Raikow, 1985) durante la elevación del ala. El músculo supracoracoideo ha sido tradicionalmente interpretado como un elevador del ala (Norberg, 1990; Rayner, 1991). Sin embargo, un análisis reciente concluye que este músculo no sólo abduce el ala rota sino también el húmero alrededor de su eje longitudinal, permitiendo un posicionamiento alar preciso para bajar al ala (Poore *et al.*, 1997). La morfología coracoidal, furcular y escapular en *Concornis* y *Eoalulavis* sugiere la presencia de un foramen trióseo en estas aves enantiornitinas, dotadas de un mecanismo en la transición elevación-depresión del ciclo de batido del ala similar al de las aves modernas (Sanz *et al.*, en prensa).

Como se indica arriba, la fúrcula está presente en algunos grupos de terópodos no avianos. La morfología furcular de *Archaeopteryx* es primitiva, con aspecto de boomerang. *Iberomesornis* tiene una fúrcula derivada, con un agudo ángulo interclavicular y un hipocleidium desarrollado (Sanz *et al.*, 1988; Sanz & Bonaparte, 1992). Este tipo de fúrcula moderna, derivada, desempeña un importante papel en el vuelo, dado que las aves recientes necesitan un alto nivel de oxigenación durante el aleteo. La función principal de la fúrcula es la ventilación del tracto respiratorio (incluyendo sacos aéreos y pulmones) durante la realización del vuelo activo (Bailey & De Mont, 1991). De este modo, es muy probable que *Iberomesornis* tuviese este tipo de mecanismo de respiración, que intensifica la respiración durante el vuelo batido en aves modernas.

Otro recurso importante en aves modernas es la modificación del módulo locomotor caudal. La novedad evolutiva más significativa es la presencia de un pigostilo, ancestralmente ausente en *Archaeopteryx*. La gran cola emplumada de *Archaeopteryx* podría haber incrementado la capacidad de sustentación, pero probablemente era aerodinámicamente ineficiente (Balmford *et al.*, 1993). El pigostilo está presente en las aves ornitoracinas basales, lo que implica la existencia de un apéndice caudal carnoso (obispillo o rabadilla). No se ha preservado ninguna evidencia de plumas en *Iberomesornis*, pero la presencia de plumas rectrices (caudales) es muy probable, así como un bulbo rectricial

FIGURA 2. *Concornis lacustris*, del Cretácico inferior de Las Hoyas (Cuenca).
Escala en mm.



que permitiría a las rectrices extenderse y plegarse. Este mecanismo de vuelo mejora la capacidad de maniobra, potenciando la capacidad para frenar y cambiar la dirección en el aire (Sanz & Buscalioni, 1992; Sanz *et al.*, en prensa).

A pesar de las mejoras en la capacidad de vuelo de *Iberomesornis* con respecto a la condición ancestral presente en *Archaeopteryx*, el ave del Cretácico inferior de España no puede ser considerada como un volador activo en el sentido de un ave moderna. En aves recientes, el complejo sistema locomotor es generado por un desacoplamiento de los módulos caudal y de las extremidades posteriores, y por una nueva alianza entre los módulos pectoral y caudal para el vuelo (Gatesy & Dial, 1996). *Iberomesornis* documenta una etapa en las habilidades de vuelo intermedia entre las de *Archaeopteryx* y las aves modernas. La presencia de proporciones alares derivadas, coracoides y fúrcula, se correlaciona con un pigostilo que forma parte de un apéndice caudal reducido. Esta evidencia esquelética parece indicar que la alianza entre los módulos pectoral y caudal estaba comenzando a desarrollarse. Por otro lado, el gran pigostilo sugiere que la cola todavía tenía alguna implicación funcional durante la locomoción sobre tierra, ya que el desacoplamiento entre el módulo caudal y el de las extremidades posteriores todavía no se había producido de forma completa (Sanz *et al.*, en prensa). Esta información nos permite concluir que el desacoplamiento de los módulos extremidad posterior-cola y la alianza de los módulos pectoral-caudal fueron eventos sincrónicos históricamente. Por otro lado, tanto el desacoplamiento total como la nueva alianza están relacionados con la reducción de la cola (reducción del tamaño del pigostilo) y la aparición de un sinsacro aviano moderno.

En conclusión, el registro fósil aviano conocido hoy en día documenta una serie de etapas en la evolución del vuelo, desde la condición ancestral corredora hasta las aves voladoras modernas.

Junto con el aparato volador esquelético, las plumas son obviamente otro recurso estructural volador significativo. Algunas plumas especializadas en el vuelo, como las que forman el álula, mejoran claramente la capacidad de vuelo en aves modernas. El álula («ala bastarda») reduce las turbulencias que se producen en la parte posterodorsal del ala cuando el ave está tratando de reducir la velocidad, de modo que son eliminados los problemas de mantenimiento de la sustentación. La presencia de un álula en la enantionita *Eoalulavis* indica que las aves adquirieron la capacidad de desarrollar vuelos de baja velocidad (esencial para realizar despegues, aterrizajes y algunas clases de maniobras) al menos hace 125 m.a. (Sanz *et al.*, 1996). Estas habilidades

voladoras probablemente aparecieron con las Enantionithes, el taxon hermano de Ornithurae. El clado (no nominado) formado por estos taxa hermanos está caracterizado por la presencia de tres estructuras derivadas: un sinsacro compuesto de al menos 8 vértebras, un tarso-metatarso y un tibiotarso. Estas características son interpretadas como un refinamiento del aparato volador esquelético.

La sofisticada respiración aviana es relevante para explicar el éxito evolutivo de estos tetrápodos. Las aves modernas están caracterizadas por un complejo tracto respiratorio compuesto por pulmones y sacos aéreos derivados, con un sistema costal de ventilación (McLelland, 1989; Schmidt-Nielsen, 1993). Además, las aves modernas tienen una rotación muscular supra-púbica de la pelvis y la cola que ventila los sacos aéreos cuando no están volando. Este mecanismo respiratorio podría haber estado presente en aves basales como *Archaeopteryx*. Es muy probable que los sacos aéreos estuvieran presentes incluso en terópodos no avianos, en los cuales podía haber habido un complejo pulmón multicameral (Perry, 1989). También es probable que las aves primitivas (por ejemplo *Iberomesornis*, enantiornitas), con un aparato volador esquelético derivado, hayan mejorado la eficiencia de sus sacos aéreos. No obstante, estos taxa avianos carecen de foramen neumático en el húmero (y otros elementos esqueléticos) que caracterizan a las aves actuales, cuya presencia está relacionada con un complejo sistema de sacos aéreos (McLelland, 1989). Estos órganos no están directamente implicados en la mejora de la capacidad de vuelo, pero permiten mantener un vuelo en circunstancias de baja presión de oxígeno. De este modo, las aves modernas son capaces de volar a una considerable altura (Schmidt-Nielsen, 1993). Si la presencia de forámenes esqueléticos neumáticos en aves basales implica una menor eficiencia de los sacos aéreos, es posible formular la existencia de un gradiente en la historia evolutiva de las aves que tendería a producir formas con capacidad creciente para volar a mayor altitud.

Bibliografía

- ANDORS, A. V. (1995): *Diatryma* among the dinosaurs. *Natural History*, 6: 68-71.
- BAILEY, J. P. & DEMONT, M. E. (1991): The function of the wishbone. *Can. J. Zool.*, 69: 2751-2758.
- BALMFORD, A., JONES, I.L. & THOMAS, A.L.R. (1993): On avian asymmetry: evidence of natural selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proceedings of the Royal Society, London B*, 252: 245-251.

- BARSBOLD, R. (1983): Carnivorous dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia. *Sov.-Mon. Paleontol. Eksped. Trudy*, 19: 1-117. (In Russian with English summary).
- BOCK, W. J. (1986): The arboreal origin of avian flight. In: Padian, K. (Ed.): *The origin of birds and the evolution of flight*. California Academy of Sciences, San Francisco. pp: 57-72.
- BROON, R. (1906): On the early development of the appendicular skeleton of the ostrich, with remarks on the origin of birds. *Trans. S. Afr. Philos. Soc.*, 16: 355-368.
- CAPLE, G., BALDA, R.P. & WILLIS, W.R. (1983): The physics of leaping animals and the evolution of preflight. *American Naturalist*, 121: 455-476.
- CHIAPPE, L.M. (1995): The first 85 million years of avian evolution. *Nature*, 378: 349-355.
- FEDUCCIA, A. (1980): *The Age of Birds*. Harvard University Press. Cambridge.
- FEDUCCIA, A. & TORDOFF, H. B. (1979): Feathers of *Archaeopteryx*: asymmetric vanes indicate aerodynamic function. *Science*, 134: 1021-1022.
- GATESY, S.M. & DIAL, K.P. (1996): Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution*, 50(1): 331-340.
- GAUTHIER, J. (1986): Saurischian monophyly and the origin of birds. In: Padian, K. (Ed.): *The origin of birds and the evolution of flight*. California Academy of Sciences, San Francisco. pp: 1-55.
- GAUTHIER, J. & PADIAN, K. (1985): Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. In: Hecht, M. K.; Ostrom, J. H.; Viohl, G. & Wellnhofer, P. (Eds.): *The Beginning of Birds*. Freunde des Jura-Museums, Eichstatt. pp. 185-197.
- HOLTZ, T.R., Jr. (1994): The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: Implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology*, 68: 1100-1117.
- JENKINS, F.A.J., Jr. (1993): The evolution of the avian shoulder joint. *American Journal of Science*, 293: 253-267.
- MCLELLAND, J. (1989): Anatomy of the lungs and airsacs. In: King, A. S. & McLelland, J. (eds.): *Form and Function in Birds*, vol. 3. Academic Press. pp:221-279.
- NORBERG, U.M. (1985): Function of vane asymmetry and shaft curvature in bird flight feathers; interferences on flight ability of *Archaeopteryx*. In: Hecht, M. K.; Ostrom, J. H.; Viohl, G. & Wellnhofer, P. (Eds.): *The Beginning of Birds*. Freunde des Jura-Museums, Eichstatt. pp. 308-318.
- (1990): *Vertebrate Flight*. Springer-Verlag. Berlin. 291 pp.
- (1995): Feather asymmetry in *Archaeopteryx*. *Nature*, 374: 221.
- NORELL, M.A., MAKOVICKY, P. & CLARK, J.M. (1997): A *Velociraptor* wishbone. *Nature*, 389: 447.
- NOVAS, F.E. & PUERTA, P.F. (1997): New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 387: 390-392.
- OLSON, S.L. & FEDUCCIA, A. (1979): Flight capability and the pectoral girdle of *Archaeopteryx*. *Nature*, 278: 247-248.
- OSTROM, J.H. (1976): *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 8: 91-182.
- (1986): The cursorial origin of avian flight. In: Padian, K. (Ed.): *The origin of birds and the evolution of flight*. California Academy of Sciences, San Francisco. pp: 73-81.
- (1995): Wing biomechanics and the origin of bird flight. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 195: 253-266.

- PERRY, S.F. (1989): Mainstreams in the evolution of the vertebrate respiratory structures. In: King, A. S. & McLelland, J. (eds.): *Form and Function in Birds*, vol. 4. Academic Press. pp: 1-67.
- POORE, S.O., SÁNCHEZ-HAIMAN, A. & GOSLOW, G.E. (1997): Wing upstroke and the evolution of flapping flight. *Nature* 387: 799-802.
- RAIKOW, R. J. (1985): Locomotor System. In: King, A. S. & McLelland, J. (eds.): *Form and Function in Birds*, vol. 3. Academic Press. pp: 57-147.
- RAYNER, J.M.V. (1989): Vertebrate flight and the origins of flying vertebrates. In: Allen, K. C. & Briggs, D.E.G. *Evolution and the fossil record*. Belhaven Press. London. pp: 188-217.
- (1991): Avian flight evolution and the problem of *Archaeopteryx*. In: Rayner, J. M. V. & Wootton, R. J. (eds.): *Biomechanics in Evolution, Society for Experimental Biology, Seminar Series*, 36: 183-212.
- RUBEN, J.A. (1991): Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx*. *Evolution*, 45: 1-17.
- RUBEN, J.A., JONES, T.D., GEIST, N.R. & HILLENUS, W.J. (1997): Lung structure and ventilation in theropod dinosaurs and early birds. *Science*, 278: 1267-1270.
- SANZ, J.L. (1997): Historia macroevolutiva de las aves mesozoicas. In: Aguirre, E.; Morales, J. & Soria, D. (eds.): *Registros fósiles e Historia de la Tierra*. Cursos de Verano de El Escorial. Editorial Complutense. Madrid. pp: 207-233.
- & BONAPARTE, J.F. (1992): A new Order of Birds (Class Aves) from Early Cretaceous of Spain. In: Campbell, K. E. (ed.): *Papers in Avian Paleontology. Honoring Pierce Brodkorb*. Science Series. Natural History Museum of Los Angeles County, 36: 39-49.
- & BUSCALIONI, A.D. (1992): A new bird from the Early Cretaceous of Las Hoyas, Spain, and the early radiation of birds. *Paleontology*, 35(4): 829-845.
- , BONAPARTE, J.F. & LACASA, A. (1988): Unusual Early Cretaceous birds from Spain. *Nature*, 331: 433-435.
- , CHIAPPE, L.M. & BUSCALIONI, A.D. (1995): The osteology of *Concornis lacustris* (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of Spain and a reexamination of its phylogenetic relationships. *American Museum Novitates*, 3133: 23 pp.
- , CHIAPPE, L.M., PÉREZ-MORENO, B.P., BUSCALIONI, A.D., MORATALA, J.J., ORTEGA, F. & POYATO-ARIZA, F. J. (1996): A new Lower Cretaceous bird from Spain: implications for the evolution of flight. *Nature*, 382: 442-445.
- , PÉREZ-MORENO, B.P., CHIAPPE, L.M. & BUSCALIONI, A.D. (in press): The birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain): In: Chiappe, L. M. & Witmer, L. M. (eds.). *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. The University of California Press, Berkeley.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1993): *Animal Physiology. Adaptation and Environment*. Fourth Edition. Cambridge University Press. 602 pp.
- SERENO, P.C. & RAO, C. (1992): Early evolution of avian flight and perching: new evidence from Lower Cretaceous of China. *Science*, 225: 845-848.
- SPEAKMAN, J.R. (1993): Flight capabilities in *Archaeopteryx*. *Evolution*, 47(1): 336-340.
- SPEAKMAN, J.R. & THOMPSON, S.C. (1994): Flight capabilities of *Archaeopteryx*. *Nature*, 370: 514.
- (1995): Reply to Norbergs «Feather asymmetry in *Archaeopteryx* (1995)». *Nature*, 374: 221-222.

- WELLNHOFER, P. (1974): Das funfte Skelettexemplar von *Archaeopteryx*. *Palaeontographica A*, 147: 169-216.
- (1992): A new specimen of *Archaeopteryx* from the Solnhofen limestone. *Proceedings of the II International Symposium of Avialian Paleontology*, Los Angeles. pp. 3-23.
- (1993): Das siebte Exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten. *Archaeopteryx*, 11: 1-48.
- WITMER, L. (1991): Perspectives on avian origins. In: Schultze, H.-P. & Trueb, L. (eds.): *Origins of the Higher Groups of Tetrapods*. Cornell Univ. Press, Ithaca (NY), pp: 427-466.
- YALDEN, D.W. (1984): What size was *Archaeopteryx*? *Zoological Journal of the Linnean Society*, 82: 177-188.