

La evolución del vigor locomotor en los tetrápodos: sorteando una restricción mecánica.

David R. Carrier

Resumen.- Los tetrápodos endotérmicos difieren dramáticamente de los tetrápodos ectotérmicos por poseer una gran capacidad para mantener una locomoción vigorosa. Sugiero que esta diferencia refleja respuestas adaptativas alternativas a una restricción mecánica que es consecuencia inherente de la transición de los vertebrados de un modo de locomoción y de respiración acuático a uno terrestre. Los primeros tetrápodos pueden no haber sido capaces de caminar y respirar al mismo tiempo. Su marcha con las extremidades extendidas y la flexión lateral de las vértebras habría requerido contracciones unilaterales de la musculatura torácica que podrían haber interferido con los movimientos bilaterales necesarios para la respiración. Los lagartos modernos, cuya anatomía locomotora y respiratoria se asemeja a la de los primeros tetrápodos, proveen de apoyo para esta hipótesis debido a que su respiración se ve reducida en gran medida durante la actividad locomotora. Los linajes de tetrápodos que dieron origen a los ectotermos modernos aparentemente retuvieron la restricción, convirtiéndose en altamente especializados para la actividad explosiva basada en un metabolismo anaeróbico o bien especializándose en mecanismos pasivos de defensa ante los depredadores. Los linajes de los cuales se derivan las aves y los mamíferos han sufrido cambios morfológicos que posibilitan correr y respirar simultáneamente. En los tetrápodos modernos la postura erguida se correlaciona con un metabolismo endotérmico. Esta correlación puede haber surgido para sortear restricciones ancestrales en el vigor locomotor.

INTRODUCCIÓN

Recientemente, los biólogos evolutivos han mostrado un renovado y creciente interés en la importancia de las restricciones físicas y del desarrollo en la evolución. Los biólogos en general concuerdan en que las restricciones ejercen una influencia considerable en los caminos seguidos por la evolución, pero aparte de una pocas excepciones notables (Maynard Smith et al. 1985; Alexander 1985) raramente ofrecen ejemplos explícitos. En este artículo propongo un ejemplo particularmente intrigante, la relación entre los sistemas de locomoción y respiratorios en los tetrápodos. En amniotas (Fig. 1) los sistemas locomotor y de ventilación comparten algunos elementos musculoesqueléticos del tórax. Esta relación crea problemas si la ventilación y la actividad locomotora deben ocurrir simultáneamente. Sugiero que esta relación tuvo efectos de largo alcance en la evolución de la morfología, la fisiología y el comportamiento de los tetrápodos. Notablemente, la dramática distinción entre los tetrápodos ectotérmicos y endotérmicos en su capacidad para mantener una locomoción vigorosa puede reflejar diferentes respuestas a una restricción temprana en el correr y respirar al mismo tiempo.

El vigor locomotor varía en gran medida entre los vertebrados. Las aves y los mamíferos incluyen muchas especies que rutinariamente mantienen una locomoción vigorosa durante el juego, las interacciones presa-predador y la migración. La resistencia de muchas especies de peces no es menos espectacular. Por ejemplo, se ha registrado que los tiburones *Galeorhinus zyopterus* viajan a una velocidad media de 1,5 km/h por más de dos días (Herald y Ripley 1951). Un cardumen de albacoras (*Thunnus alalunga*) cubrió 428 km en un sólo día, logrando una velocidad promedio de casi 18 km/h (Clemens 1961). En contraste, los tetrápodos ectotérmicos modernos despliegan una capacidad muy limitada para mantener una actividad locomotora intensa. Entre los tetrápodos ectotérmicos, los lagartos parecen ser los de mejor desempeño terrestre y son entonces los más apropiados para la comparación. La velocidad máxima sostenible de los lagartos es a grandes rasgos diez veces menor que la de los mamíferos de igual tamaño corporal (Garland 1982). Como grupo, los tetrápodos ectotérmicos son únicos entre los vertebrados en que no poseen miembros con una alta resistencia.

Esta dramática distinción en el desempeño locomotor tiene amplias consecuencias ecológicas y comportamentales (Bakker 1975; Bennett y Ruben 1979; Bennett 1980). Los

animales con mayor resistencia locomotora pueden mantener períodos más largos de persecución o de vuelo en las interacciones sociales y de presa-predador. La resistencia también facilita la dispersión, la migración y la adquisición de pareja, todo lo cual posee un valor selectivo inmediato. Sin embargo, tal capacidad es energéticamente costosa debido al mayor nivel de actividad y al incremento concomitante en la tasa metabólica basal (Bennett y Ruben 1979).

La razón fisiológica de esta diferencia entre los tetrápodos endotérmicos y los ectotérmicos se basa en sus capacidades respectivas para mantener una alta tasa de consumo de energía y de eliminación de desechos a nivel de los músculos locomotores (Bennett 1978). Sin embargo, aún carecemos de una explicación evolutiva de cómo y porqué estos dos grupos han adoptado tales estrategias locomotoras diferentes.

Las ideas que desarrollo en este artículo tienen sus raíces en un cuerpo creciente de información que concierne a las funciones locomotoras y respiratorias de los vertebrados modernos. Sin embargo, este análisis toma una perspectiva en gran medida histórica. Mi objetivo amplio es inferir la evolución de las funciones locomotoras y respiratorias a partir de evidencia reciente y fósil, y especular acerca del rol que el sistema locomotor-respiratorio ha jugado en la dirección de la evolución de los tetrápodos.

Transición acuática-terrestre de los Vertebrados.

El problema.- En los primeros tetrápodos, los sistemas locomotor y respiratorio pueden haber estado ligados anatómicamente. Su postura con las extremidades extendidas hacia afuera (ver Bakker 1971) y su herencia acuática sugieren que la ondulación lateral del tronco aumentó la longitud del paso y la fuerza propulsora. El limitado desarrollo de los procesos transversos de las vértebras del tronco (Romer 1956; Panchen 1977) indica que gran parte de su musculatura epiaxial estaba sujeta a las costillas y cargaba la pared del cuerpo durante la locomoción. Además, la pared corporal de estos animales al parecer era utilizada para la respiración torácica (aspiración) (Gans 1970a,b). Los primeros anfibios poseían una armadura dérmica (Romer 1972) y grandes costillas, haciendo que la pared del cuerpo fuera relativamente rígida y pesada. Debido a que el aire es un medio compresible, una pared corporal rígida limita la capacidad de una bomba bucal de llenar los pulmones. Los vertebrados modernos que respiran con una bomba bucal (por ejemplo, Dipnoi y Lissamphibia) poseen todos una pared corporal muy blanda con poco o ningún desarrollo de las costillas. En consecuencia, la respiración de los primeros anfibios probablemente dependiera de una bomba torácica más que del sistema de bomba bucal de los anfibios modernos (Gans 1970a,b). Por lo tanto, en los primeros tetrápodos el sistema musculo-esquelético del tronco parece haber contribuido tanto a la locomoción como a la ventilación de los pulmones.

Sin embargo, este ligamiento anatómico causa problemas a la función respiratoria en al menos tres formas. Primero, la flexión lateral del tronco y la aspiración durante la respiración parecen requerir acciones discordantes del sistema músculo-esquelético. Aunque la actividad de la musculatura axial durante la locomoción no ha sido determinada adecuadamente en ningún tetrápodo, podemos asumir que las flexiones laterales requieren de los músculos dorsales y laterales del tronco (es decir, longissimus dorsi, iliocostalis, oblicuos e intercostales) para acortar activamente uno de los lados y luego el otro (Fig. 2). En contraste, la aspiración de los pulmones ocurre por movimientos sincrónicos de las costillas en ambos lados del cuerpo. El conflicto entre la activación alternada y sincrónica puede hacer que sea imposible la respiración y la locomoción simultáneas.

Segundo, la flexión lateral del tronco no puede contribuir en el bombeo de aire hacia o desde los pulmones. La flexión lateral no induce cambios rítmicos en el volumen pulmonar debido a que el eje de la flexión corre a lo largo del centro del tronco (Fig. 3). La flexión del cuerpo hacia la izquierda expandirá el volumen del lado derecho, pero comprimirá el lado izquierdo del tórax. Por tanto, en contraste con la flexión sagital del tronco, es poco probable que la flexión lateral pueda cambiar significativamente el volumen torácico neto.

Finalmente, una marcha con los miembros extendidos hacia afuera puede también limitar la respiración durante la locomoción debido al desplazamiento lateral de los apéndices. Esta postura resulta en una componente lateral sustancial de la fuerza propulsora. Cuanto más extendida hacia afuera sea la postura, mayor será la componente lateral (Gray 1968, p. 98). Incluso en mamíferos con una postura completamente erguida, estas fuerzas laterales pueden aproximarse a un 10% del peso corporal mientras camina (Jenkins y Weijs 1979; Kimura et al. 1979). El desplazamiento hacia adelante requiere que las componentes laterales sean resistidas mediante una mayor rigidez del tronco. Esto involucra contracciones laterales alternadas de los músculos axiales que se insertan en las costillas (Fig. 2) y es por tanto probable que interfieran con la ventilación de los pulmones.

Evidencia proveniente de los reptiles modernos.- Los tetrápodos ancestrales están extintos. No hay forma de probar directamente si podían o no respirar mientras caminaban. Sin embargo, los lepidosaurios modernos se asemejan a los primeros vertebrados terrestres en varios aspectos importantes, y permiten poner a prueba el modelo.

Al igual que los primeros tetrápodos, los lagartos respiran con los músculos de las costillas (Wood y Lenfant 1976). Carecen de músculos ventilatorios extracostales (Nishi 1938) tales como el diafragma de los mamíferos o los músculos funcionalmente análogos de los cocodrilos (Gans y Clark 1976). Los cambios en las presiones internas del tórax se ven afectados por los movimientos activos de las costillas (Wood y Lenfant 1976). Como en los primeros tetrápodos, los lagartos poseen un desarrollo limitado de los procesos transversos de las vértebras (ver Romer 1956; Hoffstetter y Gasc 1969), por lo que no son sólo los músculos hipaxiales los que se insertan directamente en las costillas sino también el grueso de los músculos epiaxiales (Gasc 1981). Los únicos músculos axiales que no tienen inserción costal son los relativamente pequeños del grupo de los transversoespinales, los cuales están enteramente asociados a la columna vertebral (Gasc 1981). Por tanto, en los lagartos se ven afectadas dos funciones distintas por los mismos elementos del sistema músculo-esquelético axial. Si la morfología de los primeros tetrápodos limitaba la ventilación de sus pulmones durante la locomoción entonces esto también debería ser cierto para los lagartos modernos.

Recientes observaciones indican que los lagartos realmente restringen la ventilación pulmonar durante la locomoción (Carrier 1987). En las cuatro especies que han sido estudiadas, la respiración es interrumpida durante la actividad locomotora (Fig. 4). El volumen del flujo respiratorio decrece a medida que aumenta la velocidad y la tasa de declinación es más pronunciada a las velocidades más bajas (Fig. 5). La ventilación por minuto (el producto del volumen del flujo y la frecuencia respiratoria) tiene sus picos máximos en las velocidades muy bajas que estos animales son capaces de mantener mientras caminan y decrece a las velocidades más altas, insostenibles.

Varios hallazgos sugieren que la ventilación reducida de los lagartos es una consecuencia del ligamiento mecánico entre sus sistemas locomotor y respiratorio. En primer lugar, existe una fuerte correlación temporal entre la actividad locomotora y la interrupción de la ventilación pulmonar. En segundo lugar, el volumen del flujo está

inversamente relacionado a la frecuencia de los pasos. Las mayores respiraciones que ocurren en una secuencia de carrera corresponden a pasos de duración relativamente larga o a pausas breves en los movimientos locomotores. Estas consistentes correlaciones temporales parecen demasiado buenas como para invocar cualquier cosa que no sea un acoplamiento mecánico. En tercer lugar, la ventilación por minuto está inversamente relacionada a la velocidad de la carrera, lo que sugiere que la respiración se hace más difícil a medida que se incrementa el esfuerzo locomotor. Estas observaciones apoyan la hipótesis de que la organización morfológica de los primeros tetrápodos les hacía difícil la respiración durante la locomoción.

Locomoción terrestre temprana.- Los ancestros peces inmediatos de los tetrápodos probablemente no mantendrían un nado vigoroso. Su anatomía esquelética sugiere que los primeros sarcopterigios, tales como *Eusthenopteron*, eran depredadores al acecho que o bien perseguían a su presa lentamente o bien aguardaban a que ésta se acercara lo suficiente como para atacarla, y luego intentaban atraparla con una acometida rápida (Anreus y Stanley 1970). Además, el agua donde vivían estos animales era probablemente cálida y rica en detritos orgánicos y por tanto relativamente pobre en oxígeno disponible (Inger 1957). Aunque los ancestros inmediatos de los primeros tetrápodos pueden no haber mantenido una locomoción vigorosa, podemos asumir que su respiración branquial era compatible con el nado y que el grueso de su actividad dependía de un metabolismo aeróbico. Esto ciertamente es verdadero para la mayor parte de los peces modernos (ver Beamish 1978).

La transición de los tetrápodos del agua a la tierra debió entonces haber conllevado una significativa reducción del vigor locomotor por dos razones. Primero, la restricción mecánica en la locomoción y respiración simultáneas propuesta debió haber limitado cualquier capacidad para mantener la actividad mediante el metabolismo aeróbico, forzando una dependencia sobre la glucólisis anaeróbica. Una anaerobiosis extensiva resulta en un desempeño disminuido y una rápida fatiga. Sumado a esta limitación respiratoria habría estado el gran costo aumentado del movimiento en la tierra. El costo energético del transporte (esto es, el costo por unidad de distancia) en los caminadores modernos es más de diez veces mayor que el de los peces nadadores (Tucker 1975), y los intentos iniciales de locomoción terrestre deben haber sido particularmente costosos. En consecuencia, cualquiera haya sido el nivel de resistencia locomotora de los sarcopterigios ancestrales, el pasaje a la tierra debe haber conllevado una gran reducción en el vigor. La locomoción terrestre temprana puede haber estado restringida a breves episodios de progresión muy lenta intercalados con períodos de recuperación durante los cuales la actividad dominante era una vigorosa ventilación pulmonar.

Dado el escenario anterior, los primeros intentos de locomoción terrestre deben haber sido torpes, lentos y de muy corta duración. A medida que las comunidades de tetrápodos se hacían más complejas, las interacciones presa-predador deben haber seleccionado a favor de un desempeño locomotor potenciado y de mecanismos más efectivos de captura de las presas y escape. Varios grupos de tetrápodos parecen haber retenido la restricción locomotora ancestral en la respiración y han permanecido relativamente inmóviles. Animales tales como las tortugas y salamandras están pobremente equipados para huir de los depredadores, y en cambio utilizan sistemas de defensa mecánicos o químicos. Otros, como los lepidosaurios, se han especializado en la actividad explosiva, dependiente del metabolismo anaeróbico.

Evolución de la Actividad Anaeróbica Explosiva en los Lepidosaurios Modernos.

Cuanto más rápido corra un lagarto menos capaz es de cubrir sus demandas energéticas mediante el metabolismo aeróbico. Esto se debe a que a medida que aumenta la velocidad se incrementan sus demandas energéticas (Taylor et al. 1970; Bennett 1982) mientras decrece su ventilación pulmonar. Se ha sugerido una limitada capacidad de difusión pulmonar (Mitchell et al. 1981) y un rendimiento cardíaco limitado (Regal y Gans 1980; Gleeson et al. 1980) que restringen la resistencia en los vertebrados ectotérmicos modernos. Sin embargo, un modo de locomoción que limite la capacidad ventilatoria podría actuar como una restricción fundamental en el máximo desempeño aeróbico. Los aspectos de la energía locomotora, la capacidad pulmonar y cardíaca y el comportamiento locomotor estarían entonces organizados para ajustarse al nivel de desempeño impuesto por la restricción en la ventilación.

La fisiología metabólica, la organización morfológica y el comportamiento locomotor de los lepidosaurios parece estar bien adaptado a un modo de locomoción que limita la ventilación pulmonar. Los lagartos son los corredores más veloces entre los tetrápodos ectotérmicos. De hecho, las máximas velocidades de carrera de los lagartos son similares a las de los mamíferos de igual tamaño corporal (Garland 1982). Ciertas lagartijas como *Callisaurus draconoides* (8,1 m/s; Belkin 1961) quizás posean una velocidad más alta en relación al tamaño que cualquier otro tetrápodo. La evolución de esta capacidad desde la hipotética condición ancestral debe haber conllevado tanto un incremento en la eficiencia del movimiento como una especialización en el metabolismo anaeróbico.

Antes de que se llevara a cabo ninguna medición, los biólogos esperaban que la locomoción de los lagartos fuera relativamente costosa en términos energéticos (ver Bakker 1971). Se asumía que su andar con las extremidades extendidas hacia los lados requería una mayor actividad muscular para sostener el cuerpo que la marcha erguida de los mamíferos y aves. La investigación acerca del costo energético de la locomoción ha mostrado que esta suposición es falsa. La forma de caminar de los lagartos es por lo menos tan eficaz como la de los mamíferos de tamaño similar (Bakker 1972; Taylor 1973; Bennett 1985).

Aunque una alta capacidad para el metabolismo anaeróbico parece primitiva para los tetrápodos, muchos lepidosaurios están aún más especializados en su capacidad de manejo de la actividad anaeróbica. La capacidad máxima de formación de ácido láctico (producto metabólico final de la glucólisis anaeróbica) no es más alta en lepidosaurios que en ningún otro grupo de vertebrados ecotérmicos, pero los lepidosaurios son más expertos en tratar con la incrementada carga de ácido resultante. Por ejemplo, los lepidosaurios raramente mueren luego de una actividad intensa, mientras que algunas especies de peces comúnmente lo hacen, presumiblemente como resultado de la marcada acidosis asociada con la difusión del ácido láctico a la sangre (Bennett 1978). Los peces también requieren de un período de recuperación más largo luego de una actividad intensa para eliminar el lactato sanguíneo y retornar a los niveles de consumo de oxígeno previos a la actividad (Bennett 1978).

Comparados con los tetrápodos endotérmicos, los lepidosaurios son también más dependientes del metabolismo anaeróbico para impulsar la actividad vigorosa. Durante la actividad súbita exhaustiva el suministro energético metabólico total de las lagartijas es muy similar al de los mamíferos pequeños (Ruben y Battalia 1979). Sin embargo, en las lagartijas del 58 al 96% de esta energía proviene de la glucólisis anaeróbica (Bennett 1978), mientras que en mamíferos sólo el 10% del gasto energético se deriva de la vía glicolítica (Ruben y Battalia 1979).

La organización anatómica del corazón y los pulmones de los lepidosaurios puede también mejorar el desempeño locomotor, dado que los lepidosaurios no respiran cuando corren. Su corazón con tres cámaras es capaz de desviar la sangre de derecha a izquierda para reducir la perfusión de los pulmones. Incrementar el flujo a los tejidos metabólicamente activos desviando la sangre fuera del circuito de los pulmones parecería ser ventajoso sólo en situaciones de alto requerimiento metabólico pero limitado potencial para el intercambio gaseoso pulmonar, tales como el buceo o la carrera. De hecho, el volumen relativo de sangre desviado de derecha a izquierda parece incrementarse durante la actividad en lagartos varánidos (Heisler et al. 1983).

Si bien los lagartos pueden reducir la perfusión circulatoria de los pulmones durante la actividad, es probable que la organización de sus pulmones promueva el intercambio gaseoso durante breves períodos de locomoción. Los lagartos poseen pulmones relativamente grandes (Wood y Lenfant 1976) caracterizados por regiones sin compartimentación. A menudo el extremo caudal es relativamente avascularizado y desprovisto de septos (Tenney y Tenney 1970). Las regiones vasculares y membranosas se concentran generalmente en el extremo cefálico. Por tanto, la flexión lateral del tronco durante la locomoción puede bombear aire de atrás hacia adelante sobre el tejido vascularizado a medida que varía el volumen relativo de los lóbulos derecho e izquierdo (Fig. 3). Aunque la ventilación se reduce durante la locomoción, dicho mecanismo podría servir para mezclar el gas que ya se encuentra dentro de los pulmones similares a depósitos y potenciar así el intercambio gaseoso.

La incapacidad de respirar durante la carrera parece tener también un efecto sustancial en el comportamiento locomotor de los lagartos. Un patrón de estallidos de locomoción alternados con pausas breves parece caracterizar a los lagartos. Por ejemplo, en *Lacerta vivipara* ocurren pausas breves durante la actividad normal, cuando persigue a las presas e incluso cuando huye de un peligro aparente (Avery et al. 1987). En este lagarto, las pausas ocurren durante toda la actividad locomotora, lo que sugiere que el patrón pueda tener una base fisiológica o neurológica. Avery y sus colaboradores han sugerido que las pausas pueden aumentar la agudeza visual o que el patrón de movimientos erráticos supone un problema para las aves y mamíferos depredadores. Además de estas ventajas potenciales, las pausas pueden también proveerles de una oportunidad para la ventilación pulmonar. En realidad, en las cuatro especies de lagartos estudiadas, las frecuentes pausas en los movimientos locomotores están correlacionadas con los eventos ventilatorios de mayor volumen de flujo (Carrier 1987).

Evolución de la Morfología Cursorial.

En todos los grupos que despliegan un vigor locomotor pronunciado, los movimientos locomotores del tronco contribuyen a producir la ventilación pulmonar. Muchos peces utilizan la ventilación de choque en la cual la fuerza propulsora hacia adelante de la musculatura del tronco (o pectoral) conduce al agua sobre las branquias (Webb 1975; Jones y Randall 1978). Los mamíferos corredores sincronizan la ventilación pulmonar con el ciclo locomotor y al menos parcialmente la dirigen por medio de sus movimientos locomotores (Bramble y Carrier 1983; Hornicke et al. 1983; Bramble 1986, 1987). En forma similar, los pájaros y murciélagos voladores coordinan la respiración con el batir de sus alas (Berger et al. 1970; Suther et al. 1972; Thomas 1981; Butler 1982; Carpenter 1986). Los insectos voladores, cuya musculatura del vuelo sirve como bomba respiratoria (Weis-Fogh 1967), proveen de un ejemplo adicional. Por tanto, el acoplamiento de la respiración con la locomoción es un tema común en organismos que pueden mantener altos niveles de actividad locomotora.

En tetrápodos, la capacidad de locomoción rápida sostenida se encuentra a menudo asociada a miembros largos y gráciles en los cuales los elementos esqueléticos distales son relativamente largos y esbeltos, la postura del pie es digitígrada o ungulígrada y el número de dedos es reducido (Maynard Smith y Savage 1956; Hildebrand 1974). Tales modificaciones aumentan el largo del paso con un incremento mínimo en el momento de inercia de los miembros oscilantes, mejorando la eficiencia de la locomoción (Hildebrand y Hurley 1985). Sin embargo, estas modificaciones del esqueleto apendicular tienen probablemente menos significado para la evolución de la locomoción sostenible que los cambios que facilitan la respiración durante la carrera.

La capacidad de respirar durante la locomoción vigorosa ha surgido independientemente en varios linajes de tetrápodos. No es sorprendente que en cada caso varios rasgos anatómicos derivados de forma independiente estén asociados con esta capacidad (Fig. 6).

Músculos diafragmáticos.- Los músculos ventilatorios que no son un componente integral de la pared corporal son en gran medida independientes de las acciones locomotoras de la musculatura del tronco. Esto puede proveer una importante separación de los movimientos necesarios para la respiración de aquellos que afectan a la locomoción.

Al menos dos grupos de tetrápodos han adquirido tales músculos independientemente (Fig. 7). En los mamíferos el principal músculo inspiratorio es el diafragma. Por ejemplo, en los conejos produce más del 85% del cambio volumétrico durante la ventilación en reposo y el 75% durante la respiración vigorosa (Mognoni et al. 1969). Los músculos diafragmáticos morfológicamente distintos y no homólogos de los cocodrilos también parecen ser los principales músculos inspiratorios (Gans y Clark 1976). Las aves, sin embargo, poseen músculos diafragmáticos que son bastante diferentes anatómicamente de los de los cocodrilos (Huxley 1882), y parecen contribuir en la exhalación (Fedde et al. 1964).

El diafragma de los mamíferos sólo deja unas limitadas marcas de inserción de músculo en los huesos a los cuales se adhiere, lo que lo hace un músculo difícil de rastrear en el registro fósil. El ancestro común más inmediato de los mamíferos prototerios y terios parece haber sido un cynodonte del Triásico (ver Crompton y Jenkins 1979). Debido a que todos los mamíferos existentes poseen diafragmas bien desarrollados, parece probable que tal estructura estuviera presente en al menos algunos otros cynodontes con esqueletos postcraneales similares. Sin embargo, al contrario de las afirmaciones de Brink (1956), no existe hasta el presente ninguna evidencia directa documentada de diafragma en ningún cynodonte no mamífero (Jenkins 1970a).

La cuestión de si los dinosaurios del Mesozoico poseían o no músculos diafragmáticos tampoco está resuelta. El hecho de que tales estructuras aparecen en las aves hace posible que muchos de los primeros terópodos poseyeran también músculos diafragmáticos. Sin embargo, las diferencias en la anatomía y en la función hacen que surjan dudas acerca de la homología de los músculos diafragmáticos de las aves y los cocodrilos. En consecuencia, los músculos diafragmáticos no pueden ser considerados primitivos para Archosauria.

Procesos vertebrales y músculos epiaxiales.- Los procesos transversos de las vértebras del tronco proveen de sitios de inserción para los músculos axiales que son independientes de las costillas (Fig. 8). Esto reduce la carga locomotora del sistema respiratorio, aumentando por tanto la separación funcional entre la locomoción y la respiración.

Entre los tetrápodos existe gran variación en el tamaño relativo de los procesos transversos de las vértebras dorsales (Fig. 8). Las vértebras de los primeros tetrápodos (es

decir, los ictiostegas) ostentaban un proceso transversal muy corto que terminaba en una faceta bien determinada para la cabeza tubercular de la costilla (Panchen 1977). Los labirintodontes más avanzados, tales como *Eryops*, también poseían procesos transversos cortos pero distintivos (Rockwell et al. 1938). El desarrollo limitado de los procesos transversos en las vértebras del tronco parece ser la condición ancestral tanto para Diapsida (Gauthier 1984) como para Synapsida. Dentro de Synapsida los procesos transversos eran muy pequeños en las formas tempranas tales como *Ophiacodon*, moderadamente desarrolladas en *Dimetrodon* (Romer y Price 1940) y bien desarrolladas en Cynodontia (incluyendo a los mamíferos; Jenkins 1971). Entre los diápsidos, procesos transversos moderados a altamente desarrollados de las vértebras del tronco son diagnósticos de Archosauomorpha (Gauthier 1984). Dichos procesos son especialmente prominentes en los últimos rynchosaurios (Benton 1983) y en todos los archosaurios incluyendo a los cocodrilos, pterosaurios y aves.

Asociada a la tendencia del alargamiento de los procesos transversos está la reorganización de los músculos epiaxiales. En los primeros tetrápodos, tales como *Eryops* y *Diadectes*, el longissimus dorsi y el iliocostalis parecen haberse extendido mucho lateralmente sobre las costillas (Olson 1936). En el más moderno *Dimetrodon*, Olson (1936) ha sugerido que el iliocostalis era una hoja relativamente fina que cubría la cara dorsal de las costillas, mientras que el longissimus dorsi y el complejo del transversospinalis eran gruesos y ocupaban una posición más medial en las vértebras.

Los extremos de esta tendencia son aparentes en una comparación entre los lagartos modernos y los mamíferos. En los lagartos, los procesos transversos están pobremente desarrollados en las vértebras del tronco (Fig. 8b), y los músculos epiaxiales laterales (es decir, iliocostalis) son más largos que los epiaxiales mediales (Vallois 1922). En contraste, en mamíferos los epiaxiales mediales (es decir, longissimus dorsi y transversospinalis) están alargados (Slijper 1946) e insertos a las vértebras por medio de prominentes procesos transversos, espinas neurales y anapófisis.

El alargamiento de los epiaxiales mediales y de sus sitios de inserción vertebrales se encontraba altamente desarrollado en los terápsidos cynodontes (Jenkins 1971). Si bien estos cambios habrían contribuido a alcanzar las incrementadas demandas del sostén vertical asociado a la adopción de una postura erguida (Jenkins 1970a), la tendencia también habría mejorado su capacidad para respirar durante la locomoción.

Locomoción bípeda.- Un desplazamiento en el cual el peso corporal está apoyado en gran medida o totalmente en los miembros posteriores puede esperarse que reduzca la carga del tórax anterior y por lo tanto facilite la respiración. Una comparación entre la respiración de humanos y cuadrúpedos en la carrera apoya esta hipótesis, dado que la respiración humana está menos controlada por los movimientos locomotores (Bramble y Carrier 1983; Bramble 1983; Carrier 1984). En contraste, la respiración de los lagartos no es mayor durante la carrera bípeda que durante la progresión cuadrúpeda (Carrier 1987). Esto, sin embargo, no constituye evidencia en contra de la hipótesis de una restricción locomotora en la respiración. La carrera bípeda de los lagartos se caracteriza no sólo por la rotación vertical del eje del cuerpo, sino también por una flexión lateral pronunciada del tronco (Snyder 1949). Por las razones mencionadas anteriormente (Fig. 2), ambos movimientos cargarán el tórax anterior y por tanto deberían limitar la ventilación pulmonar.

Aunque caminar en forma bípeda es raro entre los Synapsida, es el modo dominante de locomoción terrestre entre muchos de los Archosauria avanzados, incluyendo a los pterosaurios (Padian 1983) y muchos dinosaurios ornitisquios y saurisquios. En realidad, Gauthier (1984, 1986) ha sugerido que el ancestro común de Pterosauria y Dinosauria era un pequeño bípedo cursorial.

Postura erguida y trote.- Tradicionalmente la postura erguida ha sido vista como energéticamente superior a una postura con los miembros extendidos hacia afuera debido a que se pensaba que disminuía la carga soportada por los músculos posturales. No obstante, tanto la posición erguida como la extendida usualmente incluían al menos una articulación flexionada en cada miembro, entonces las especies de ambas organizaciones deben aplicar fuerza muscular para mantenerse en pie (Bennett y Dalzell 1973). Además, comparaciones del costo energético del transporte muestran que la locomoción de los lagartos con una marcha con los miembros extendidos hacia afuera es tan eficiente como la de los mamíferos con una postura erguida sobre sus miembros (Bakker 1972; Taylor 1973). Las velocidades máximas de carrera tampoco difieren sustancialmente entre mamíferos y lagartos de tamaño similar (Gray 1968; Garland 1982). Por tanto, contrariamente a las visiones tradicionales, la postura erguida no incrementa la economía energética ni la velocidad a la cual corren los tetrápodos.

Podemos generar una variedad de escenarios para describir las fuerzas selectivas que condujeron a la adquisición de una postura locomotora desde extendida con los miembros hacia afuera hasta una más erguida. Rewcastle (1981) ha sugerido que el salto se ve mejorado por una postura en la cual los miembros se ubican más directamente bajo el centro de gravedad. La postura erguida también parece potenciar la locomoción sobre ramas angostas así como la capacidad de controlar la transferencia de calor al sustrato (Gans, com. pers.).

Además de dichas posibles ventajas, la postura erguida facilita la respiración durante la carrera en al menos dos formas. Primero, caminar y trotar requieren de la alternancia de contracciones unilaterales de los músculos axiales para endurecer el tronco contra torques laterales (Fig. 2). El endurecimiento de un lado del tronco y luego del otro es probable que interfiera con los movimientos bilaterales necesarios para la ventilación pulmonar. La adopción de una postura erguida, sin embargo, reduce estos torques laterales posicionando el pie bajo el cuerpo (Gray 1968, p. 98). Segundo, la flexión sagital vertical (es decir, el galope) se hace posible con la adopción de la postura erguida. La flexión sagital posee en gran medida el mismo potencial para aumentar la longitud del paso y la fuerza propulsora que la flexión lateral. Sin embargo, la flexión sagital ocurre alrededor de un eje que es dorsal en relación a la cavidad corporal, mientras que la flexión lateral ocurre sobre un eje central con respecto al tórax (Fig. 3). En consecuencia, la flexión sagital puede de hecho facilitar la aspiración aumentando y luego disminuyendo con fuerza el volumen torácico con cada ciclo locomotor (Bramble y Carrier 1983).

Los primeros cambios hacia la postura erguida bien pueden haber ocurrido en respuesta a más de un agente selectivo. Sin embargo, la selección a favor de un incremento en el vigor locomotor claramente ha jugado un rol crítico en la evolución de los patrones de locomoción de sinápsidos y archosaurios. La evitación de la fatiga requiere continuamente de altas tasas de intercambio gaseoso a nivel de los tejidos. Por lo tanto, la selección puede haber favorecido una postura relativamente erguida y una flexión sagital en orden de facilitar la carrera y la respiración simultáneas.

La postura erguida del cuerpo evolucionó al menos una vez en Synapsida y posiblemente tres veces dentro de Archosauromorpha. Aunque los primeros rhyncosaurios tenían una postura con los miembros extendidos a los lados del cuerpo, los miembros estaban posicionados parasagitalmente en algunas de las formas más modernas (Benton 1983). La postura completamente erguida aparentemente evolucionó en paralelo en los dos linajes principales de archosaurios (es decir, Pseudosuchia y Ornithosuchia), dado que su ancestro común parece haber tenido una postura con los miembros más extendidos hacia afuera (Parrish 1986). En ambos Crocodylomorpha tempranos (Colbert

y Mook 1951; Walker 1970; Crush 1984) y en los primeros miembros de Ornithodira los miembros estaban ubicados en el plano parasagital (Charig 1972; Gauthier 1984, 1986).

Dentro de Synapsida, los cynodontes avanzados no mamíferos adoptaron una postura semi erguida intermedia entre la postura de los primeros terápsidos y los mamíferos (Jenkins 1971; Kemp 1982). Los primeros mamíferos conocidos (como *Eozostrodon*) tenían una postura similar a la de los pequeños mamíferos modernos (Jenkins y Parrington 1976). Esto apoya la visión de que la postura erguida, y no la postura con los miembros más extendidos hacia afuera de los monotremas modernos, es la condición primitiva de los mamíferos (Jenkins 1970b; Pridmore 1985).

La marcha en la locomoción es una característica usualmente difícil de rastrear en el registro fósil. Sin embargo, la marcha al trote parece haber surgido muy temprano en los linajes que dieron origen a los mamíferos y cocodrilos (Walker 1970; Jenkins y Parrington 1976). El galope o trote caracteriza a la locomoción de los modernos Mammalia y de los juveniles de algunos cocodrilos (Cott 1961; Zug 1974; Webb y Gans 1982).

Modificaciones axiales para el incremento de la estabilidad lateral.- Hay un conjunto de modificaciones del esqueleto axial asociadas con una postura cada vez más erguida. Una consecuencia funcional de estas modificaciones es una transmisión intervertebral pasiva de las componentes laterales y de torsión de la fuerza propulsora. De esta manera, gran parte de la fuerza locomotora producida por los miembros posteriores es transferida a la porción anterior del tronco a través de la columna vertebral en vez de a través de la pared corporal lateral. A menudo estas modificaciones también restringen el grado de torsión lateral del tronco.

Los procesos transversos que se expanden grandemente en dirección cráneo-caudal son los ejemplos más obvios de esta categoría de modificaciones axiales. Entre los mamíferos, los procesos transversos lumbares de los ungulados se sitúan en el plano horizontal, se hacen más anchos en el extremo distal, y se encuentran interconectados en sus extremos por un fuerte ligamento intertransversal (Gambaryan 1974). En algunas razas de caballos modernos los procesos de vértebras sucesivas se encuentran de hecho fusionados, convirtiendo a las vértebras lumbares posteriores en una sola unidad mecánica. En los primeros cynodontes, las costillas lumbares se encontraban sinostosadas a los procesos transversos a lo largo de una firme sutura dentada (Jenkins 1971). Lateralmente estas costillas estaban grandemente expandidas en placas sucesivamente superpuestas. En *Cynognathus* y *Diademodon*, la articulación entre las placas sucesivas involucraba al menos tres y probablemente cuatro facetas articulares. Debido a que estas modificaciones se extienden lateralmente desde el centro de la vértebra, se encuentran idealmente situadas para fortalecer el eje del cuerpo contra cargas tanto laterales como torsionales y para limitar la flexión lateral del tronco.

Una segunda característica del esqueleto axial que es ubicua entre los tetrápodos con postura erguida es un número aumentado de vértebras sacras y una expansión anterior asociada del íleon. Ancestralmente, los tetrápodos poseían una única vértebra sacra y un íleon con poca o ninguna expansión anterior (Romer 1956). La presencia de dos vértebras sacras fue el patrón común en los primeros miembros de Synápsida y Reptilia. El aumento en el número de vértebras sacras y/o la expansión del íleon ocurrieron en los rhyncosaurios avanzados (íleon expandido; Benton 1983), pterosaurios (tanto como 10 vértebras sacras; Eaton 1910), dinosaurios no-aves (tanto como 11 vértebras sacras; Gauthier 1984), aves (generalmente 10-12 vértebras sacras), cynodontes no-mamíferos avanzados (5 vértebras sacras; Jenkins 1971) y mamíferos (generalmente 3-5 vértebras sacras).

También existen ejemplos de estabilización vertebral en la región torácica. La co-sificación de las vértebras torácicas ocurre en una gran variedad de aves no-

paseriformes (Storer 1982) y en algunos pterosaurios (Eaton 1910). Si bien las variadas modificaciones esqueléticas que robustecen el tronco de las aves son usualmente atribuidas a los requerimientos del vuelo, tanto los pterosaurios (Padian 1983) como la mayoría de las aves no-paseriformes son caminadores bípedos obligados cuando se mueven sobre el suelo.

Por tanto, los rasgos del esqueleto axial que fortalecen la columna vertebral contra los torques laterales y de torsión prevalecen entre los tetrápodos con postura erguida. La adopción de la postura erguida ya contribuye mucho por sí misma en la reducción de las componentes laterales de la fuerza propulsora, entonces ¿por qué se necesita aún más estabilidad lateral? El reforzamiento esquelético del tronco probablemente provee de una transmisión más eficiente de la fuerza propulsora desde el punto de contacto en el suelo hacia el centro de masa del animal. Sin embargo, si los ahorros energéticos fueran sustanciales podríamos esperar ver una disminución correspondiente del costo del transporte de estos animales. Las comparaciones de los datos de mamíferos y lagartos muestran que este no es el caso. Una explicación alternativa es que mediante el aumento de la estabilidad lateral, estos mecanismos reducen la carga locomotora de los músculos de la pared lateral del cuerpo, facilitando por tanto la respiración durante la locomoción.

Postura erguida y endotermia.- La correlación entre la postura y la fisiología metabólica ha sido reconocida desde hace tiempo por los biólogos de vertebrados (Schuh 1951; Heath 1968; Ostrom 1970). Casi todos los tetrápodos ectotérmicos tienen una postura con los miembros extendidos hacia los lados, con los pies ubicados lateralmente bien lejos del eje del cuerpo. Los endotermos modernos (es decir, aves y mamíferos) poseen generalmente una postura erguida, con los pies ubicados más directamente debajo del cuerpo. Bakker (1971) ha argumentado que los endotermos con su actividad más continua requieren una postura erguida debido a que 'el peso corporal puede ser soportado con menos énfasis en los músculos y más en la transmisión directa de las fuerzas a través de los huesos y articulaciones.' Esta asunción ha sido utilizada para inferir las características metabólicas de una variedad de grupos fósiles (Bakker 1971). Sin embargo, como fue explicado anteriormente, la asunción es incorrecta.

De forma alternativa, puede existir una base funcional para la correlación observada si la postura erguida facilita la respiración durante la locomoción. Varios investigadores han propuesto que la selección a favor de una capacidad aumentada de mantener actividad locomotora fue el principal factor en la evolución de la endotermia (Heath 1968; Heinrich 1977; Bennett y Ruben 1979; Pough 1979). Lo que es más notable, Bennett y Ruben (1979) han argumentado que una capacidad aeróbica aumentada para mantener una actividad sostenida necesita de un incremento equivalente en la tasa metabólica basal. Taigen (1983) ha provisto de apoyo experimental para este argumento: halló que en 17 especies de anfibios anuros, existe una correlación positiva entre las tasas máxima y de reposo del consumo de oxígeno. En consecuencia, la correlación en los tetrápodos modernos entre el metabolismo endotérmico y la postura erguida puede simplemente reflejar el hecho de que para mantener una locomoción intensa se requieren tanto una alta capacidad aeróbica como la capacidad para respirar durante la carrera.

Si tanto la endotermia como la postura erguida son respuestas primarias a la selección a favor de un vigor aumentado, entonces la postura durante la locomoción puede ser un indicador válido de la fisiología metabólica de especies extintas. La ocurrencia de la postura erguida y otras modificaciones del esqueleto postcranial que facilitan la respiración y la carrera simultáneas fortalecerían entonces el caso a favor de la endotermia en los terápsidos no mamíferos (Bennett y Ruben 1986), los pterosaurios

(Romerr 1933; Schuh 1951; Padian 1983) y ciertos dinosaurios del Mesozoico (Schuh 1951; Bakker 1980).

Complejo funcional para el vigor locomotor.- Los músculos diafragmáticos, los procesos transversos, la postura erguida, el bipedalismo, el trote y la estabilidad lateral de la columna vertebral son modificaciones de la organización tetrápoda ancestral que facilitan la ventilación pulmonar durante la locomoción. Estos seis rasgos derivados más la endotermia representan un complejo funcional co-adaptado (Fig. 6). Un único factor, la selección a favor de un alto vigor, puede explicar este conjunto de caracteres al parecer desconectados. Es intrigante que estas siete modificaciones hayan surgido independientemente más de una vez (Fig. 6). Este complejo ocurre en clados tanto de Synapsida como de Diapsida que poseen una alta capacidad para mantener una locomoción vigorosa, pero no en los clados que presentan un vigor pobre.

Los cynodontes no mamíferos avanzados, los rhyncosaurios avanzados y los primeros cocodrilomorfos poseen componentes de este complejo funcional, indicando que podrían haber sido capaces de una ventilación pulmonar efectiva durante la locomoción. Los tempranos ancestros triásicos de Pterosauria y Dinosauria fueron probablemente los primeros tetrápodos que pudieron mantener una locomoción a alta velocidad. Los primeros Ornithodira eran caminadores bípedos con una postura completamente erguida. Poseían también procesos transversos muy largos en las vértebras del tronco. Estos tres rasgos, cuando se suman a la posible presencia de un diafragma tipo ave, indican que los primeros miembros de Ornithodira probablemente eran capaces de correr y respirar simultáneamente. La notable radiación de Ornithodira que comenzó en el Triásico medio y continúa hoy en día en las Aves puede estar basada en gran medida en la capacidad temprana de respirar durante la carrera.

Los Crocodylomorpha representan un problema potencial para este escenario de la evolución del vigor locomotor en los tetrápodos. Las formas modernas poseen un diafragma inspiratorio, procesos transversos bien desarrollados y la capacidad tanto de locomoción erguida como de trotar, lo que sugiere que bajo ciertas circunstancias podrían ser capaces de respirar durante la locomoción. Además, el corazón con cuatro cámaras de los cocodrilos es capaz de una completa separación de la circulación sistémica de la pulmonar (White 1976), y el quinto dedo de los pies está reducido a un espolón metatarsal. Estos rasgos son todos los que se esperaría encontrar en tetrápodos endotérmicos con alto vigor. Sin embargo, los cocodrilos modernos tienen un limitado vigor y son ectotérmicos; claramente no se atienen al modelo.

Los Crocodylomorpha encajarían en el modelo, sin embargo, si su paradójica asociación de caracteres fuera una consecuencia de un dramático cambio de hábitat. Las formas del Triásico tardío (es decir, los __protosuchios) parecen haber estado completamente dedicados al hábitat terrestre (Fig. 9). Su postura locomotora era habitualmente erguida, los miembros eran largos y esbeltos y la posición de los dedos era digitígrada (Walker 1970; Crush 1984). Además, la presencia de la mayoría de los componentes del 'complejo funcional' en estos cocodrilomorfos tempranos indica que probablemente pudieran respirar cuando corrían y mantener una locomoción vigorosa. En este caso, tendrían una alta capacidad aeróbica y serían probablemente endotérmicos.

La condición ectotérmica de los cocodrilos modernos representaría entonces una reducción secundaria de las tasas metabólicas, posiblemente en respuesta a la adopción de un modo de vida anfibio. Debido a que el agua posee una alta conductividad térmica y una alta capacidad calorífica, la pérdida térmica es mucho más alta para el agua que para el aire para la misma temperatura (aproximadamente 50 veces más alta; Schmidt-Nielsen 1979). La gran pérdida térmica del agua hace que la endotermia sea demasiado costosa si el cuerpo no está debidamente aislado. El clima cálido del Mesozoico (Dorf 1970), sin

embargo, puede haber hecho posible la endotermia en los vertebrados terrestres sin un aislamiento significativo. Por tanto, el linaje que dio origen a los cocodrilos modernos puede haberse convertido secundariamente en ectotérmico en respuesta a la adopción de un hábitat anfibio. El descubrimiento de tejido óseo del tipo endotérmico en los primeros archosauromorfos, tales como *Erythrosuchus*, condujo a Ricqlès (1978) a sugerir un escenario similar para la evolución de la fisiología metabólica de Crocodylomorpha.

Conclusiones.

1. En los primeros tetrápodos, la locomoción y la ventilación pulmonar parecen haber utilizado los mismos elementos del sistema músculo-esquelético del tórax anterior. La locomoción que emplea una marcha con los miembros extendidos hacia afuera y la flexión lateral del tronco es probable que imponga demandas en el tórax que entran en conflicto con la aspiración en la respiración. Por tanto, la organización músculo-esquelética de los primeros tetrápodos sugiere la presencia de una restricción mecánica en la locomoción y ventilación pulmonar simultáneas.
2. La transición de los vertebrados del agua a la tierra probablemente conllevó una significativa reducción del vigor locomotor debido a que los primeros tetrápodos no podían respirar durante la locomoción, y el movimiento en tierra es más costoso que en el agua.
3. Aquellos linajes que dieron origen a los tetrápodos ectotérmicos modernos parecen haber retenido la restricción temprana en la locomoción y respiración simultáneas. Como resultado de esto, estos animales poseen poca resistencia. Algunos linajes, tales como los lepidosaurios, se han especializado en la actividad explosiva intensa basada en un metabolismo anaeróbico altamente desarrollado. La estructura del corazón y los pulmones de estos animales puede mejorar el transporte de oxígeno, dióxido de carbono y metabolitos durante los períodos de locomoción en los cuales la ventilación pulmonar está reducida. Otros tetrápodos ectotérmicos se han adaptado a modos de defensa más pasivos. La caparazón de los testudinos y las toxinas de los lisanfibios son ejemplos de ello.
4. Los labirintodontes, los primeros sinápsidos y los primeros diápsidos eran probablemente incapaces de respirar y correr al mismo tiempo, y por lo tanto tendrían poca resistencia. Sin embargo, los rynchosaurios avanzados, los pterosaurios, los primeros cocodrilomorfos (es decir, los protosuchus), los dinosaurios del Mesozoico y los cynodontos avanzados no mamíferos poseían rasgos anatómicos derivados que sugieren que habrían sorteado la restricción ancestral. Los ancestros de los pterosaurios y dinosaurios pueden haber sido el primer grupo de tetrápodos en mantener una locomoción rápida. Los primeros cocodrilomorfos probablemente poseerían mucho más vigor del que poseen los cocodrilos modernos, y pueden haber sido endotérmicos.
5. Los músculos diafragmáticos, los grandes procesos transversos de las vértebras del tronco, la locomoción bípeda, la postura erguida, el galope y varias modificaciones del esqueleto axial que proveen estabilidad lateral actúan para separar las funciones respiratoria y locomotora. Estos seis rasgos músculo-esqueléticos más la endotermia representan un complejo funcional que ha surgido independientemente en los clados de Synapsida y Diapsida.
6. Entre los tetrápodos, la postura con los miembros extendidos hacia afuera es característica de los ectotermos, mientras que la postura erguida es típica de los endotermos. La primera correlación es la condición ancestral. La relación entre la postura erguida y la endotermia puede haberse desarrollado en respuesta a la selección a favor de

un mayor vigor locomotor, debido a que se requieren tanto una alta capacidad aeróbica como la capacidad para respirar durante la carrera para mantener una locomoción intensa.

Figuras:

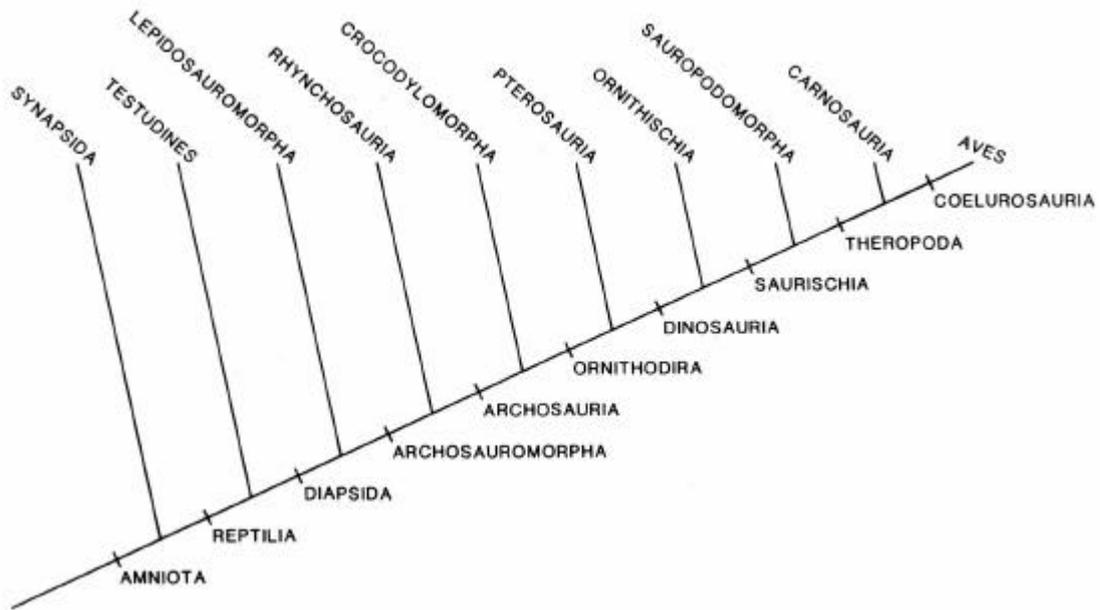


Fig. 1- Cladograma representando las relaciones filogenéticas entre las categorías sistemáticas más altas de los Amniotas. Simplificado de Gauthier (1984, 1986).



Fig. 2- Representación esquemática de los elementos esqueléticos y musculares relevantes en un lagarto que corre en forma bípeda. Durante la locomoción los músculos del tórax (líneas punteadas) se espera que se contraigan unilateralmente, primero de un lado y luego del otro durante cada ciclo locomotor. Tal contracción unilateral provoca la flexión lateral del tronco y estabiliza la pelvis contra las fuerzas aplicadas por los músculos apendiculares. En este ejemplo, la fuerza propulsora aplicada al suelo (flecha) por el miembro posterior derecho ejerce en la pelvis un torque rotacional en sentido antihorario. La musculatura axial del lado derecho se contrae para fijar la pelvis. La activación unilateral de la musculatura torácica se sugiere que es incompatible con la aspiración efectiva en la respiración. Modificado de Snyder (1962).

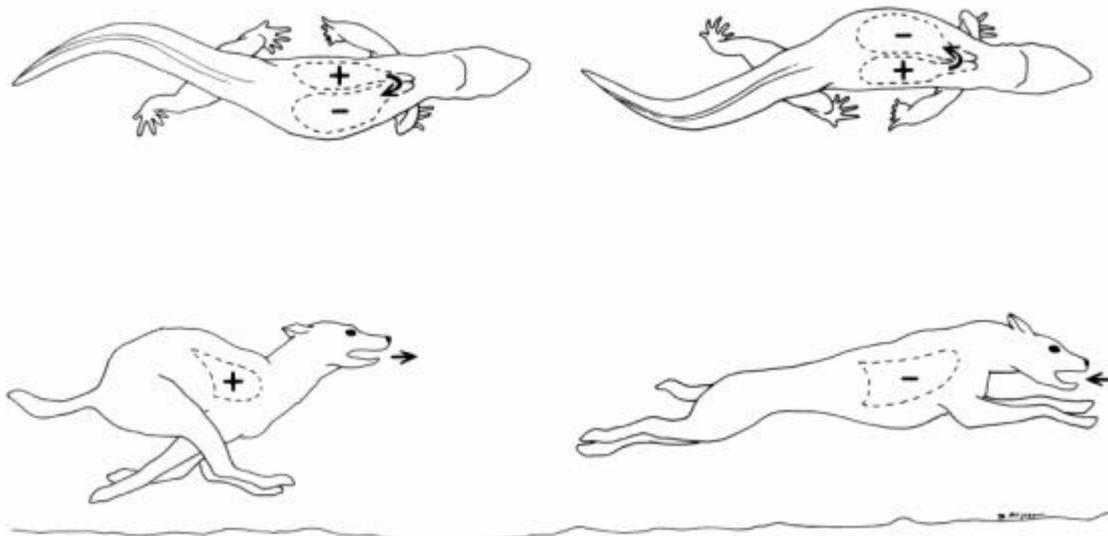


Fig. 3- Comparación del efecto que la flexión axial ejerce sobre el volumen pulmonar en un lagarto y en un perro mientras corren. En el caso del lagarto, el eje de la flexión del tórax está situado entre los lóbulos derecho e izquierdo de los pulmones. Cuando el lagarto se flexiona lateralmente hacia uno de los lados, se espera que un lóbulo experimente una reducción en el volumen mientras que el otro se expande. El aire (indicado por las flechas) puede ser bombeado de atrás hacia adelante entre los pulmones, pero poco o nada se moverá hacia adentro o hacia afuera del animal. En contraste, en un mamífero que galopa el eje de la flexión es dorsal con respecto a la cavidad torácica. La flexión sagital varía el volumen torácico y bombea activamente el aire hacia adentro y hacia afuera de los pulmones durante cada ciclo locomotor. (El perro está modificado de Muybridge 1887).

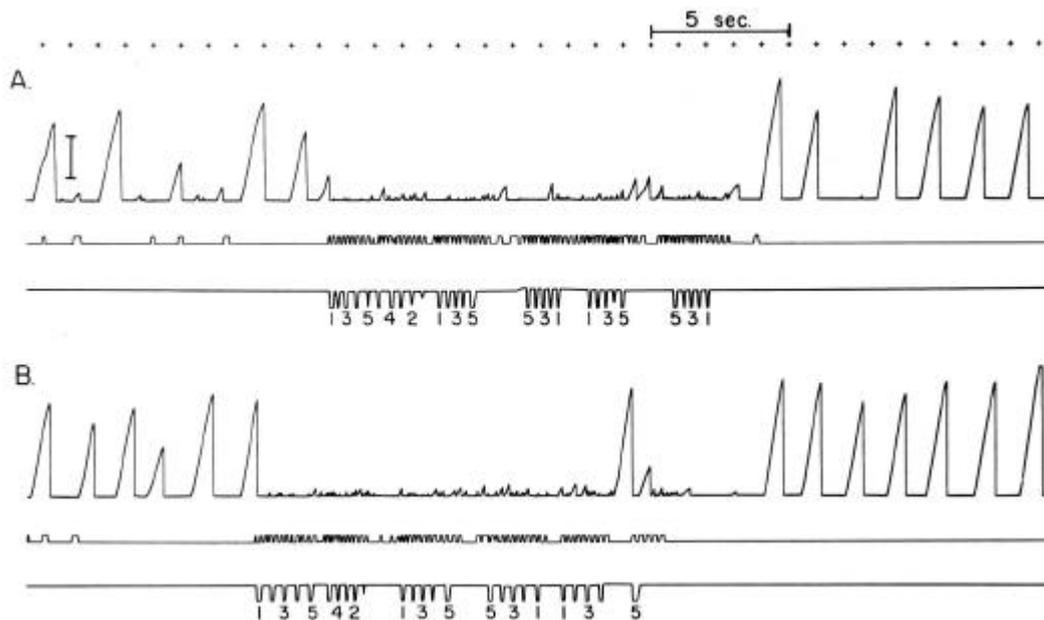


Fig. 4 - Registros de muestra (A y B) de la ventilación durante la carrera de una iguana verde (masa = 264 g). El registro incluye tres mediciones. El trazado superior es un registro de la amplitud del flujo de aire inspiratorio en una narina. La escala vertical luego de la primera respiración equivale a un centímetro cúbico. El trazado del centro es un registro del patrón de contacto de una de las patas posteriores; cada pulso indica un ciclo locomotor. El trazado inferior registra el paso del animal por una serie de células fotográficas espaciadas a intervalos de un metro, y constituye una medida de la velocidad locomotora. Los movimientos locomotores están temporalmente correlacionados con la reducción de la ventilación pulmonar. De Carrier (1987).

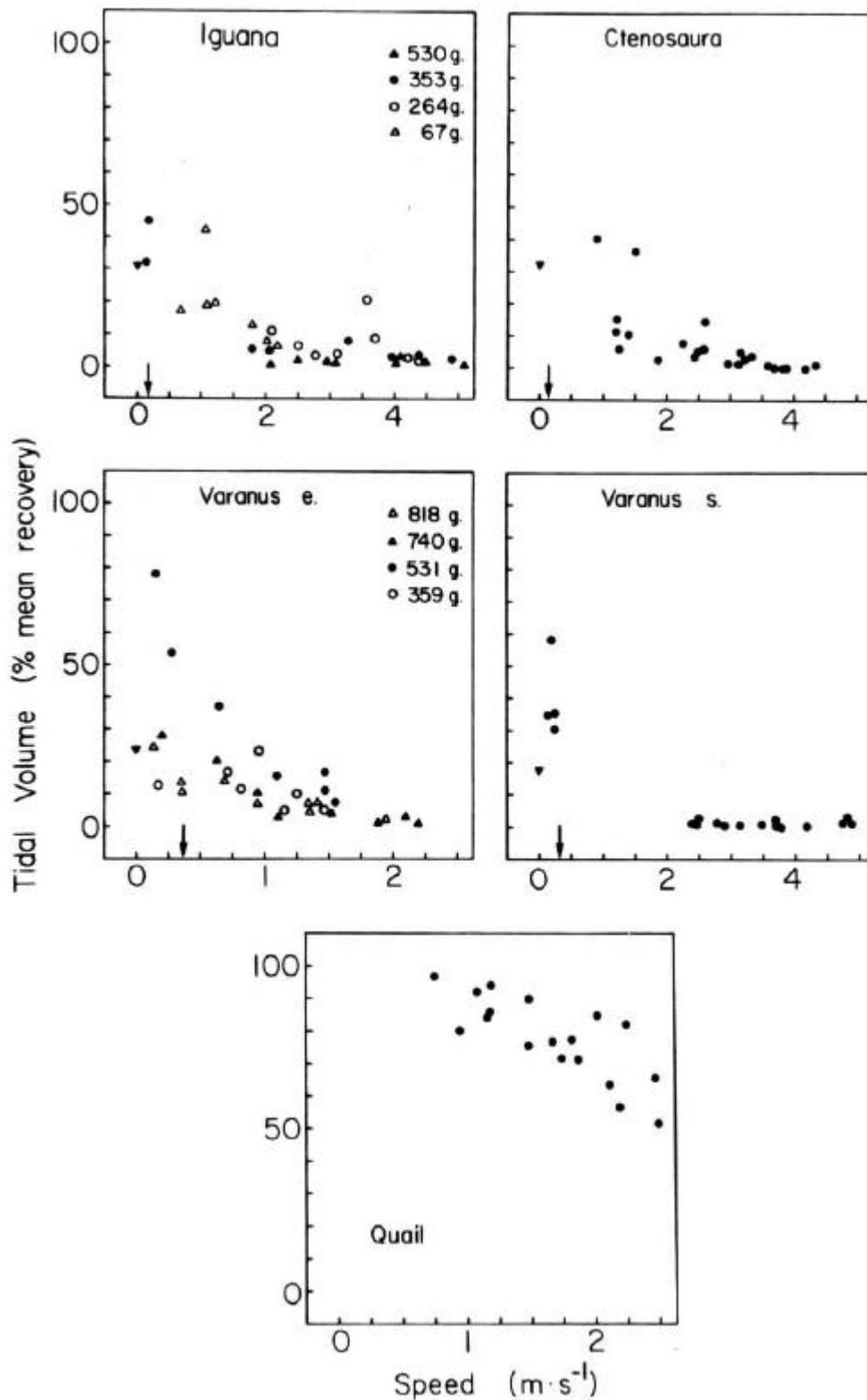


Fig. 5- Volumen de flujo promedio versus velocidad locomotora para cuatro individuos de *Iguana iguana* y *Varanus exanthematicus*, y para individuos aislados de *Ctenosaura similis*, *Varanus salvator* y la codorniz japonesa *Coturnix* ('quail'). El volumen de flujo promedio es graficado como un porcentaje del volumen de flujo de recuperación promedio de cada animal (valor registrado inmediatamente después de una carrera extenuante). Las flechas en la ordenada indican la velocidad máxima sostenible de cada especie. En contraste con los lagartos, los mamíferos y las aves, tal como la codorniz, no están sujetos a reducciones dramáticas del volumen de flujo a altas velocidades de locomoción. De Carrier (1987).

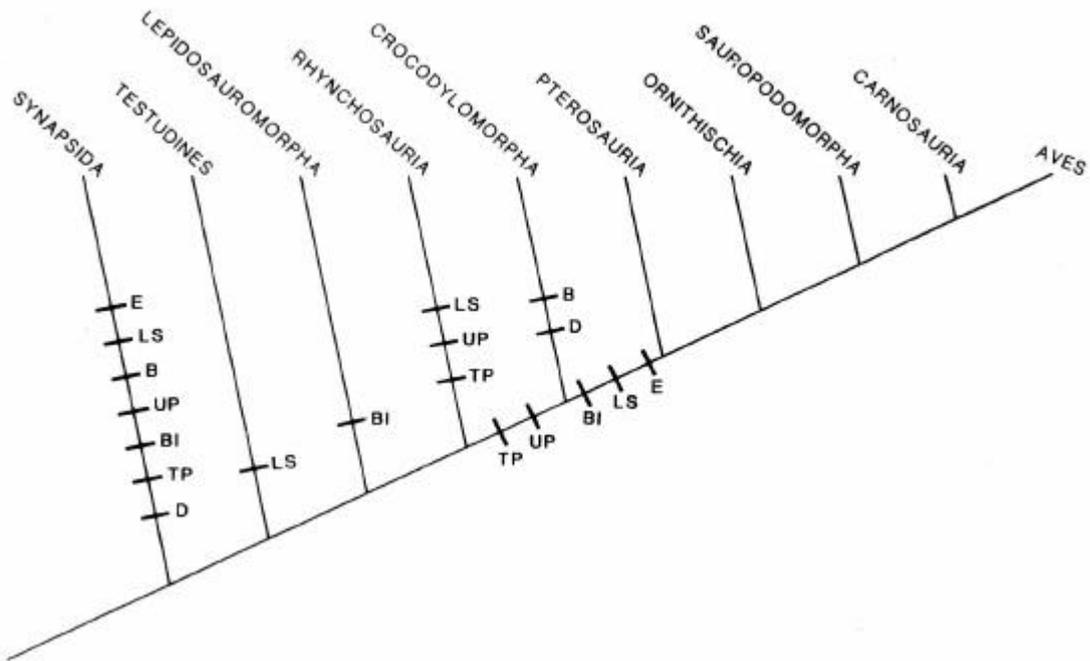


Fig. 6- Los siete rasgos del complejo funcional mapeados en el cladograma de los Amniotas. Los caracteres surgieron independientemente para cada uso. La derivación independiente de TP y UP en Rhynchosauria y Archosauria está documentada por Benton (1983). Los caracteres representados son los músculos diafragmáticos, D; grandes procesos transversos, TP; locomoción bípeda, BI; postura erguida, UP; galope, B; estabilidad lateral de la columna vertebral, LS; endotermia, E. El cladograma está modificado de Gauthier (1984, 1986).

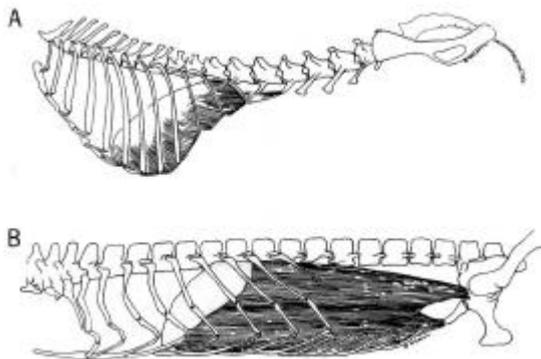


Fig. 7 Comparación de la organización de los músculos diafragmáticos de mamíferos (A) y cocodrilos (B). El diafragma de los mamífero es una hoja músculotendinosa con forma de domo que se inserta periféricamente alrededor del borde caudal del tórax. La contracción mueve a la hoja posteriormente, aumentando el volumen del tórax. El músculo diafragmático de los cocodrilos corre entre el hígado y la pelvis. La contracción aumenta el volumen del tórax moviendo al hígado caudalmente. (B está modificado de Gans y Clark 1975).

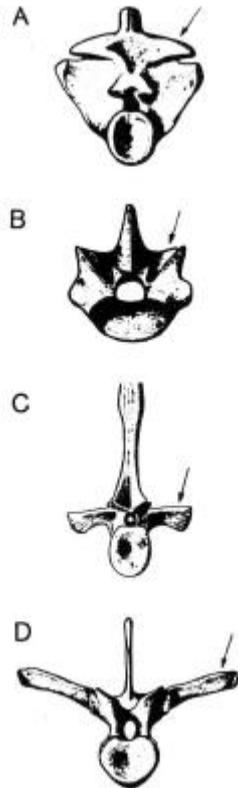


Fig. 8- Comparación de los procesos transversos de las vértebras dorsales de los tetrápodos. Los primeros tetrápodos (por ejemplo, A, *Diadectes*) y los lepidosaurios (por ejemplo, B, *Iguana*) poseen un limitado desarrollo de los procesos transversos en sus vértebras dorsales. Los primeros sinápsidos (por ejemplo, C, *Dimetrodon*) poseían procesos transversos de pequeños a intermedios. Los Archosaurios (por ejemplo, D, *Camptosaurus*) característicamente poseen grandes procesos transversos. De Romer (1956).

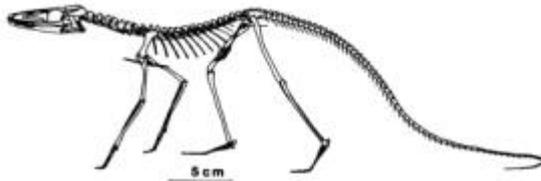


Fig. 9- Un cocodrilomorfo espenosúquido del Triásico tardío: *Terrestriisuchus gracilis*. De Crush (1984).