

## Modelos adaptativos en Zoología (Manual de prácticas)

### 7. Locomoción

**Juan Pérez Zaballos. Ana García Moreno. Sergio Pérez González.**

Departamento de Zoología y Antropología Física. Facultad de Ciencias Biológicas.  
Universidad Complutense de Madrid. c/ José Antonio Novais, 2. 28040 Madrid.  
[zaballos@bio.ucm.es](mailto:zaballos@bio.ucm.es) [agmoreno@bio.ucm.es](mailto:agmoreno@bio.ucm.es) [unlobogris@gmail.com](mailto:unlobogris@gmail.com)

**Resumen:** Se explican adaptaciones y técnicas de locomoción acuática, terrestre y aérea en diferentes grupos de animales. Se adjuntan datos y figuras para poder comprobar algunos de estos movimientos en laboratorio.

**Palabras clave:** Locomoción. Reptación. Natación. Carrera. Vuelo.

#### INTRODUCCIÓN

El movimiento es una característica de los animales. Puede producirse de diversas formas, oscilando entre los apenas distinguibles flujos en el citoplasma y los llamativos movimientos que producen los más fuertes músculos estriados. Los tres tipos principales de movimiento animal son: ameboide, ciliar y muscular.

Los primeros esbozos de locomoción activa utilizando fibras musculares fueron precedidos por una fase de vida sedentaria de varios millones de años. El movimiento inicial fue de tipo pasivo, como el citoplasma que se mueve dentro de las amebas, siendo el primer movimiento activo el generado por cilios y flagelos. Una mejora de estos mecanismos surgieron cuando fueron introducidas fibras móviles en el cuerpo celular.

En la locomoción reside una de las fuerzas motrices más importantes de la evolución. La locomoción y su constante mejora han conducido a la emancipación de los animales de las condiciones locales y ha reducido la de las plantas, que han quedado relegadas a meros proveedores alimentarios.

La gran ventaja de la locomoción, a veces decisiva, ha residido y reside en la evolución hacia la individualidad: a medida que los individuos se hacen más móviles se hacen más independientes de las condiciones locales impuestas por el medio ambiente. Los más rápidos tienen mejores posibilidades de explotar un determinado medio o recurso.

No obstante, el precio de esta independencia tiene un elevado coste energético ya que la locomoción y el metabolismo están estrechamente unidos. El consumo de energía que supone la locomoción en los vertebrados es muy superior a la de los invertebrados. Cuando una mosca vuela, consume 100 veces más energía que en reposo. Los pájaros invierten en su metabolismo el doble de energía que los mamíferos, y esto es debido principalmente al vuelo. Lo mismo ocurriría con los murciélagos si no fuera porque reducen su metabolismo durante el reposo diurno.

En esta práctica veremos, en primer lugar, un video (DVD Carolina, 1986) que repasa diferentes modos de locomoción en varios tipos animales. Posteriormente veremos algunos de estos modelos en el laboratorio y algunas de las adaptaciones anatómicas más significativas.

## EXCAVACIÓN

La **excavación** en los sedimentos húmedos o sumergidos es una conducta común en los invertebrados, desde las anémonas de mar y los nemertinos a las lombrices de tierra, pasando por los equiúridos, priapúlidos y sipuncúlidos. Los principios de la excavación son comunes y simples. Cualquier animal que excava debe anclarse por la parte posterior para empujar el sedimento hacia los lados sin deslizarse hacia atrás. Este tipo de anclaje se denomina **anclaje de penetración** (Fig. 1) porque mantiene una parte del cuerpo en el mismo lugar a la vez que la otra parte penetra y avanza en el sedimento. Una vez que el extremo guía del cuerpo ha avanzado hacia adelante una pequeña distancia en el sedimento, debe anclarse para que el extremo posterior pueda ser desplazado hacia adelante en la galería. Dicho anclaje en el extremo anterior del animal se denomina **anclaje terminal** (Fig. 1). Por tanto, la excavación continua requiere una alternancia coordinada de los anclajes de penetración y terminal.

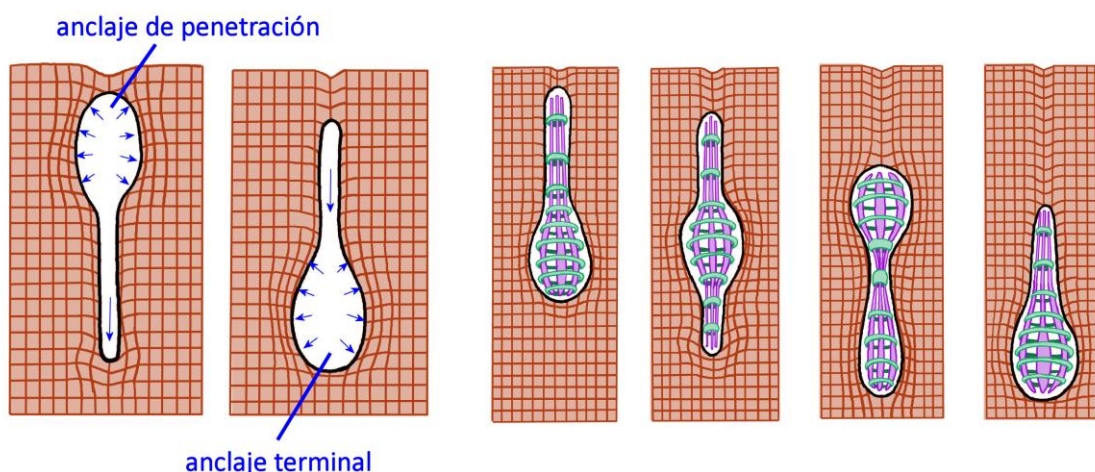


Figura 1. Mecanismos de anclaje y excavación en animales de cuerpo blando. Uso antagónico de la musculatura longitudinal (violeta) y circular (verde) en el movimiento peristáltico. Modificado de Rupert y Barnes, 1996.

La **peristalsis** es una de las formas más simples de anclajes de penetración y terminal coordinados (Fig. 1). Al tiempo que una onda peristáltica recorre toda la longitud del cuerpo del gusano excavador, los músculos longitudinales y circulares se contraen alternativamente. En los puntos donde la musculatura longitudinal se contrae por completo, el cuerpo se acorta sin anclarse y empuja hacia el anclaje terminal. En las regiones donde la musculatura circular se contrae, el cuerpo se alarga, avanzando hacia delante en el sedimento.

Un rasgo particular de los Anélidos, que constituye probablemente el carácter más típico del filo y que se ha interpretado funcionalmente en relación con la excavación, es la **metamería**. Este sistema facilita enormemente los movimientos peristálticos.

**Práctica:** observar locomoción en lombriz de tierra *Eisenia fetida* (Savigny, 1826).

## REPTACIÓN

En el movimiento por reptación es fundamental tener un control sobre el movimiento, en general lento, y evitar el deslizamiento incontrolado. Babosas, caracoles y serpientes utilizan las fuerzas de fricción (Fig. 2): la denominada **fricción estática** es la fuerza que hay que aplicar paralelamente a la superficie de contacto entre dos objetos a fin de iniciar un deslizamiento entre ambos. La fricción estática se convierte entonces en **fricción de deslizamiento**. Esto lo que quiere decir es que, si una serpiente ejerce sobre el suelo una fuerza paralela superior a la de fricción estática, en vez de desplazarse se deslizaría. Es decir, que para evitar el deslizamiento y la consiguiente falta de control, la serpiente tiene que ejercer una mayor fuerza muscular perpendicular sobre el punto de apoyo.



**Figura 2. Fuerzas de fricción:** Comprobar con el tablero de una mesa apretando con el puño desde abajo, moverlo lentamente, hay una fuerza de fricción que controla el movimiento; si dejamos de hacer fuerza, la mano se desliza rápidamente, hay fricción de deslizamiento sin control sobre el movimiento.

Una serpiente que realiza un movimiento rectilíneo debe acelerar suavemente, ya que una pérdida de equilibrio provocaría que un grupo de placas cambiasen el contacto estático por el de deslizamiento, haciendo ineficaz el esfuerzo. Así se obtiene el control

del movimiento, el cual tiene una importancia crítica para evitar que las zonas de contacto se deslicen.

Los gasterópodos combinan el movimiento peristáltico en el pie con las ondas provocadas por las fibras musculares y los movimientos hematopoyéticos. La suela del pie es rica en glándulas productoras de moco sobre el que se desplaza el animal por medio de pequeños movimientos u **ondas**. El moco se comporta como un sólido elástico cuando es sometido a bajas presiones y como líquido viscoso cuando es sometido a presiones elevadas (Vogel, 2003). Según se observa en la figura 3, en la suela reptante se alternan ondas con fricción de deslizamiento que coinciden con moco líquido con ondas en las que hay fricción estática y moco sólido. Cada onda equivale a un pequeño paso. Las ondas pueden ser **directas** o **retrógradas**.

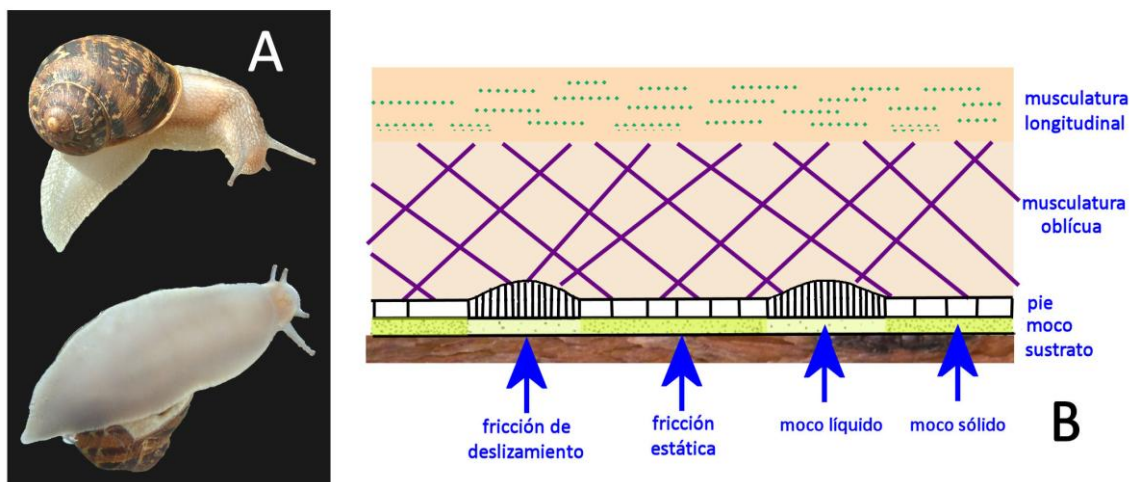


Figura 3. En la suela reptante (A) se alternan ondas con fricción de deslizamiento que coinciden con moco líquido con ondas en las que hay fricción estática y moco sólido (B). Modificado de Rupert y Barnes, 1996.

Las **directas** avanzan en la misma dirección que el animal y las **retrógradas** al contrario, pero ambas propulsan en el sentido de la marcha. Las directas están relacionadas con la contracción de la musculatura longitudinal y dorsoventral y se inician en el extremo posterior del pie, de tal manera que las sucesivas secciones de pie son enviadas hacia adelante. Las ondas retrógradas están relacionadas con la musculatura transversal, que junto con la presión de la sangre impulsan la parte anterior del pie hacia adelante, estas ondas de elongación corren hacia atrás y van seguidas de la contracción de la musculatura longitudinal, de manera que van tirando hacia adelante de las sucesivas regiones del pie (Fig. 3).



Figura 4. Se puede comprobar cómo las serpientes ejercen fricción estática notando la fuerza que aplican en los puntos de apoyo.

**Práctica:** Observar locomoción en caracol de huerta *Helix* utilizando una placa petri de cristal y observar desde la parte inferior. Y con una serpiente viva comprobar cómo ejerce el control sintiendo la fuerza que realiza sobre los puntos de apoyo (Fig. 4).

## NATACIÓN

### Movimiento ondulatorio lateral en poliquetos

Los **poliquetos** errantes (Anélidos: clase Poliquetos) del tipo *Nereis*, basan su locomoción en el movimiento de sus parápodos o podios y en las ondulaciones de la pared del cuerpo que tienen lugar al contraerse la musculatura longitudinal. Cuando un *Nereis* se arrastra lentamente, los podios se mueven hacia atrás, pero como su extremo distal está fijo sobre el sustrato, el cuerpo avanza hacia delante. El batido de los podios depende de una onda de actividad sincronizada, denominada **onda metacronal**, que recorre el cuerpo desde atrás hacia delante. Así, cada podio bate hacia atrás un poco después de que lo haya hecho el inmediatamente posterior, con lo que se evitan interferencias en sus trayectorias.

Cuando el *Nereis* camina más deprisa o nada, intervienen también los músculos longitudinales de la pared del cuerpo, actuando alternada y antagónicamente los del lado derecho e izquierdo. Al mismo tiempo, cada podio bate hacia atrás en el momento en que es alcanzado por la onda de contracción de la musculatura parietal, que está sincronizada con la onda metacronal de los podios.





Figura 5. Los poliquetos errantes, como *Nereis*, se desplazan coordinando la acción de los parapodos con el movimiento ondulatorio lateral.

### Artrópodos

Los **crustáceos** más complejos, que son los de mayor tamaño generalmente, presentan apéndices especializados, por un lado los del tipo marchador, ya que una gran parte de los crustáceos que forman este grupo viven en los fondos marinos (ver más adelante: locomoción cursora); pero manteniendo una parte importante de sus apéndices realizando las otras funciones. Así, por ejemplo, muchos malacostráceos con forma de gamba o cigala tienen apéndices torácicos (**pereiópodos**) con función marchadora y apéndices abdominales (**pleópodos**) con función nadadora, aunque algunas líneas evolutivas han perdido la capacidad de andar (eufausiáceos del plancton) y otras han reducido mucho la función nadadora de los pleópodos (como los cangrejos y las langostas) (Fig. 6).

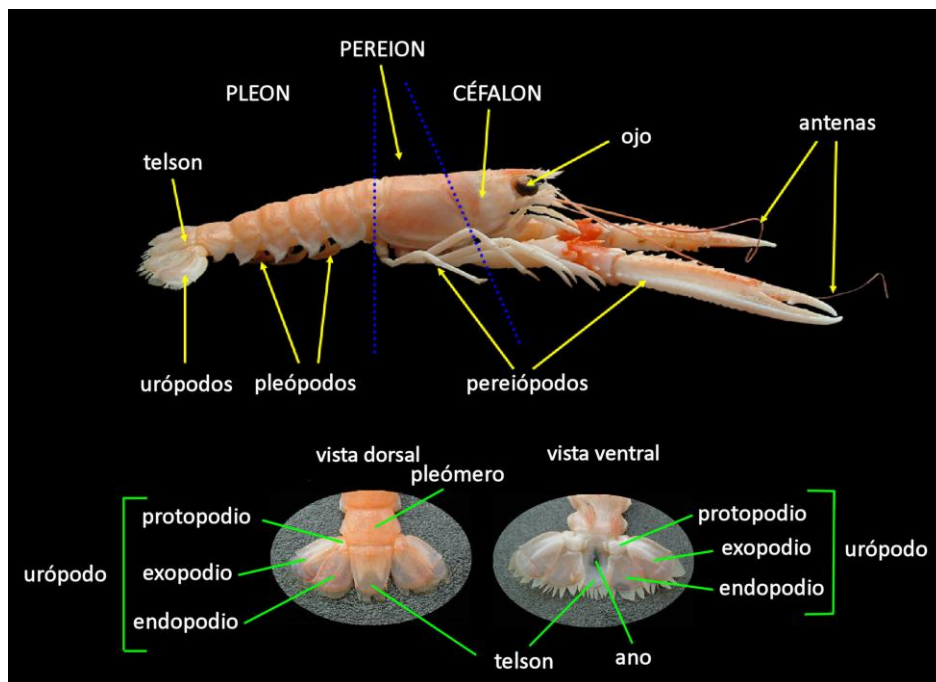


Figura 6. Vista lateral de una cigala mostrando sus apéndices y detalle del abanico caudal.

En los decápodos braquiuros (cangrejos, nécoras, centollos, etc), los pleópodos (que son los nadadores) están reducidos y plegados bajo el caparazón, utilizando solamente los apéndices del pereion para correr más que nadar en los fondos marinos. No obstante, dos especies tan próximas como la nécora y el cangrejo, muestran su diferente capacidad de “nadar” en el dactilopodio del último par de patas torácicas o pereiópodos (Fig. 7).

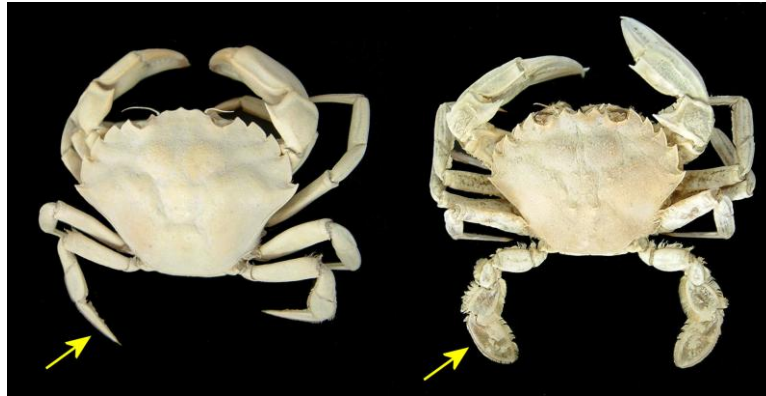


Figura 7. Dactilopodios marchadores en un cangrejo de mar (izquierda) y nadadores en una nécora (derecha).

En los decápodos macruros (quisquillas, gambas, cigalas, etc.) existe un tercer modo de locomoción, denominado **reacción de escape**, que implica al último par de apéndices abdominales, los **urópodos**. Los poderosos músculos longitudinales del abdomen pueden contraerse de forma súbita, con lo que los urópodos ejercen fuerza sobre el agua y ésta reacciona impulsando al animal con rapidez hacia atrás (Fig. 6).

Los **insectos acuáticos** están bien representados, muchos de ellos solo en fases larvianas, pero también en estado adulto. Los coleópteros *Dytiscus* o los hemípteros *Notonecta* han modificado su tercer par de patas en remos propulsores, o los “zapateros acuáticos” (Hemípteros Gérridos), que apoyan sus tarsos en la superficie del agua sin romper la tensión superficial (Fig. 8).

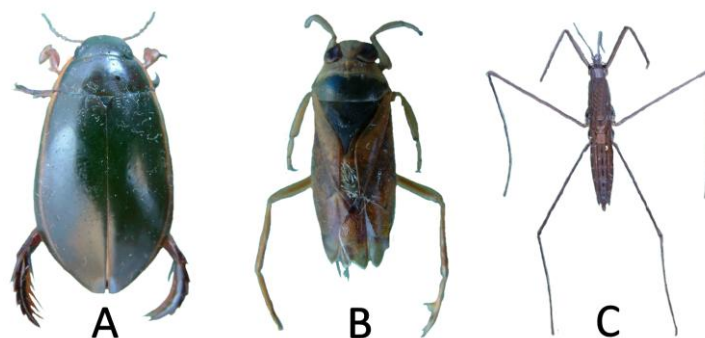


Figura 8. Los *Dytiscus* (Coleóptero) (A) y *Notonecta* (Hemíptero) (B) usan el tercer par de patas peludas a modo de remos. Los Gérridos (Hemípteros) reman con sus largas patas sobre la superficie del agua sin romper la tensión superficial (C).

## Peces

Entre los peces se da una gran variedad de movimientos propulsores según el tipo de estructura implicada (cuerpo o aletas) y según que el movimiento sea de ondulación o de oscilación.

Los peces con formas alargadas (anguilas, congrios, lampreas, pintarrojas, etc) realizan el **movimiento anguiliforme**, cuyo sistema propulsor se basa en el **movimiento ondulatorio lateral**<sup>1</sup>. No obstante, la mayoría de los peces nadan oscilando o batiendo lateralmente la parte posterior del cuerpo según tres modelos: **movimiento carangiforme** (impulsan con la cola, es típico de nadadores rápidos como los arenques o palometas, p. e.); **movimiento subcarangiforme** (impulsan con movimientos ondulatorios y de batido que afectan a la mitad posterior del cuerpo, lo usan los salmónidos como la trucha y los gádidos como el bacalao, p. e.); y el **movimiento carangiforme modificado** (durante el batido solo flexionan la aleta caudal y su fino pedúnculo, es propio de los nadadores más rápidos como atunes, jaquetones, marrajos, etc.). Otros tipos de movimiento más especializados, basado en el movimiento de las aletas, son: el **movimiento ostraciforme** (solo usan las aletas como estabilizadores, ya que el tronco se mantiene completamente rígido, de esta manera obtienen un movimiento lento pero muy preciso: especies de arrecifes como los peces cofre p. e.); **movimiento rayiforme** (mueven las aletas pectorales como las rayas, la aleta anal como las anguilas eléctricas o la dorsal como *Amia*); **movimiento balistiforme** (por cortas ondulaciones de las aletas dorsal y anal: peces ballesta); y el **movimiento labriforme** (control de la dirección con las aletas pectorales: lábridos).

Observar la forma del cuerpo y la disposición de las aletas nos da una idea de las características de cada pez.

Los peces con aletas impares desarrolladas, como las de los peces ballesta (Fig. 9 A), tienen un control muy preciso de la dirección.

Los depredadores al acecho, como el *Lepisosteus*, basan su estrategia en un arranque explosivo de velocidad (que no pueden mantener), lo cual es facilitado por el gran desarrollo de las aletas impares muy próximas a la aleta caudal (Fig. 9 B).

Un tercer tipo, propio de los nadadores más rápidos, lo presentan depredadores pelágicos muy activos, como los atunes, tiburones (jaquetones, marrajos), etc. En ellos sólo se flexionan durante el batido la aleta caudal y su pedúnculo (Fig. 9 C).

Sea cual sea el tipo de movimiento de propulsión, para poder nadar, un pez debe superar la tendencia a hundirse por gravedad y la resistencia al avance que ejerce el agua, que pueden resumirse en tres cuestiones: 1) contrarrestar la gravedad (con vejiga natatoria o movimiento continuo), 2) vencer la resistencia al avance (evitando guiñadas y cabeceos) y 3) obtener una mayor velocidad (formas hidrodinámicas).

---

<sup>1</sup> Biomecánicamente similar a los poliquetos tipo *Nereis*.



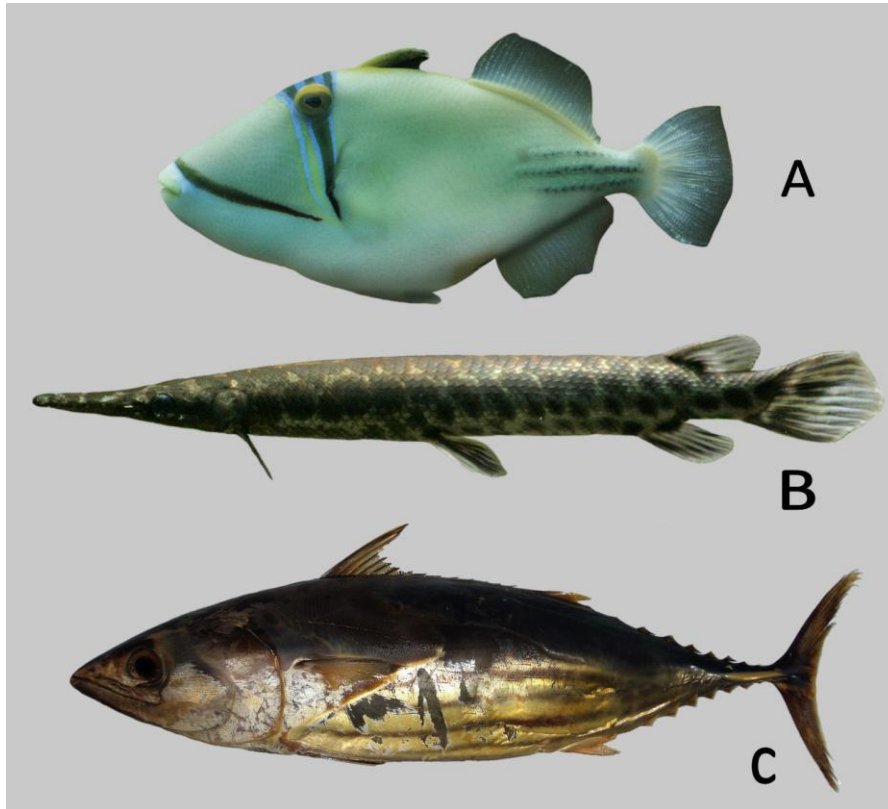


Figura 9. La disposición de las aletas de un pez ballesta (A), de un *Lepisosteus* (B) o de un atún (C) nos dan una idea del tipo de movimiento que realizan (ver texto).

**Práctica:** determinar el tipo de movimiento de diferentes especies de peces (Fig. 10) por la forma y posición de sus aletas.



Figura 10. Bandeja con peces para determinar tipos de movimientos. Las especies pueden variar según disponibilidad.

Espece	Esquema	locomoción
Cofre Globo		ostraciforme
Anguila Congrio		
Raya Torpedo		
Pintarroja Alitán		
Trucha Salmón		
Tordo Maragota		
Ballesta <i>Balistes</i>		
Cuco <i>Trigla</i>		
Araña <i>Trachinus</i>		
Caballito de mar <i>Hippocampus</i>		
Atún bonito		

Tabla 1. Situar en un esquema sencillo las aletas de las diferentes especies de peces e indicar el tipo de movimiento.

### Cetáceos

En los **tetrápodos** que han vuelto secundariamente al medio acuático, la tendencia general es que las extremidades vuelvan a ser secundarias respecto al tronco y pierdan importancia en la natación.

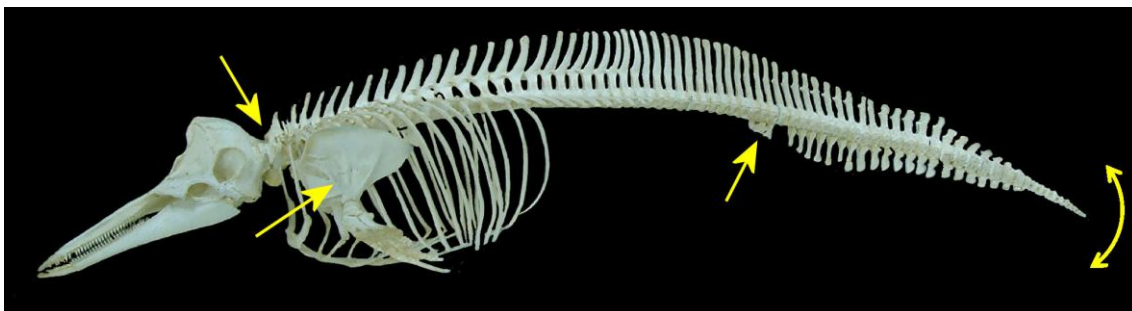


Figura 11. Esqueleto de delfín. Las flechas indican adaptaciones a la natación (ver texto).

En los **cetáceos** faltan las extremidades posteriores. Las anteriores, que no están conectadas con el esqueleto axial, dirigen el movimiento pero no propulsan. Las ondulaciones del tronco y de la columna son dorsoventrales, no laterales como en los peces, debido al lastre filogenético impuesto por su condición de mamíferos (en los mamíferos, como veremos en la locomoción terrestre, las costillas restringen la movilidad lateral de la columna, mientras que las flexiones dorsoventrales participan activamente en la locomoción mediante saltos y a la carrera). Las vértebras cervicales están muy comprimidas y no forman un cuello, de esta manera evitan guiñadas, balanceos y cabeceos y consiguen una forma hidrodinámica (Fig.11).

### Serpientes

Las serpientes nadadoras utilizan el mismo sistema locomotor por movimientos ondulatorios laterales que las terrestres<sup>2</sup>. Las adaptaciones más importantes de las serpientes marinas son: una parte posterior pesada y ancha que sirve como punto de apoyo, fosas nasales dorsales para respirar en superficie y venenos instantáneos (muy potentes) para no perder a sus víctimas.

### Aves buceadoras

En las aves nadadoras las extremidades anteriores adquieren un papel preponderante, funcionando como aletas que permiten al animal nadar y bucear. Los huesos de las aletas se aplanan a la vez que se vuelven más sólidos y robustos, lo que refleja el aumento de fuerza requerido para impulsar al ave mientras nada (Fig. 12).

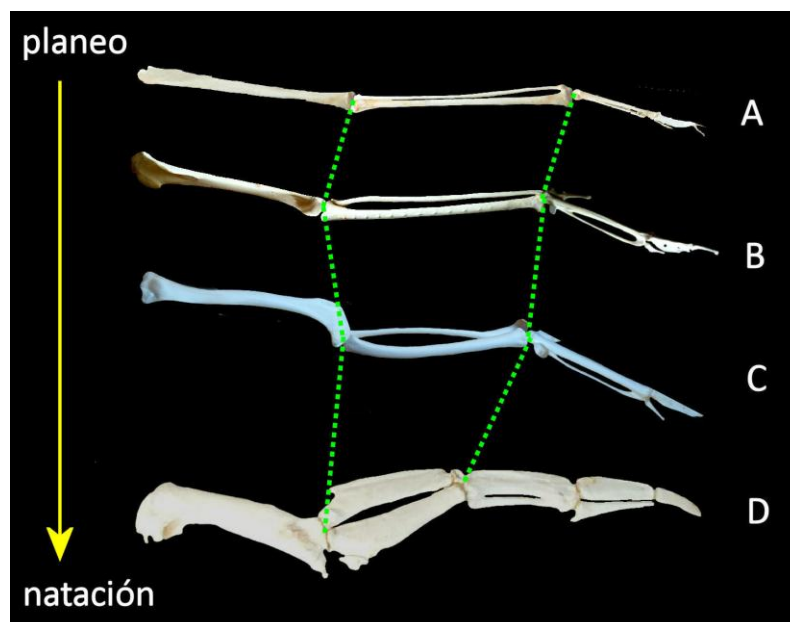


Figura 12. Del planeo a la natación se aprecia un gradiente en la robustez de los huesos de las alas. A. Ala de albatros. B. Ala de cigüeña. C. Ala de pato. D. Ala de pingüino.

<sup>2</sup> Con las mismas implicaciones biomecánicas que los poliquetos tipo *Nereis* o las anguilas.

## LOCOMOCIÓN CURSORA

### Artrópodos

Desde el punto de vista mecánico, la movilidad de los artrópodos se consigue gracias a las **articulaciones**<sup>3</sup>, que permiten el movimiento de unas partes con otras. Algunas de estas articulaciones consisten en una simple membrana intersegmentaria (abdomen de insectos, p. e.), pero la mayoría están reforzadas por articulaciones condilares: 1) **monocondilares**: permiten movimientos de rotación o muy amplios (en apéndices locomotores de xifosuros, mandíbulas de algunos insectos, p.e.); 2) **dicóndilares**: permiten movimientos de rodilla o bisagra (en la mayor parte de los apéndices). Ver en cangrejo de mar y saltamontes (Fig. 13).



Figura 13. Comprobar los diferentes tipos de articulaciones y los movimientos posibles en los apéndices de un cangrejo de mar (A) y un saltamontes (B).

Las articulaciones dicóndilas de las patas de un cangrejo de mar están situadas en planos diferentes, lo que posibilita que el extremo distal del apéndice pueda usar todos los puntos de apoyo de una amplia superficie. Si todas las articulaciones dicóndilas compartieran el mismo plano, la parte distal solo podría apoyarse en una línea de puntos.

El movimiento de las diferentes partes entre sí se debe a la acción de sistemas de **músculos antagónicos internos** (flexores/extensores, elevadores/depresores, protractores/retractores, etc) que utilizan el principio físico de la palanca para conseguir mayor efectividad (diseccionar apéndices de cangrejo de mar). Estos sistemas musculares pueden ser **extrínsecos** al apéndice (mueven la totalidad del apéndice) o **intrínsecos** al apéndice (mueven una parte del apéndice con respecto a otra) (arrancar patas de un cangrejo de mar y diseccionar) (Fig. 14).

<sup>3</sup> Los dos grupos con mayor éxito biológico (artrópodos y vertebrados) convergen en las mismas soluciones mecánicas de sus esqueletos: tipos de articulaciones y sistemas musculares de palancas.

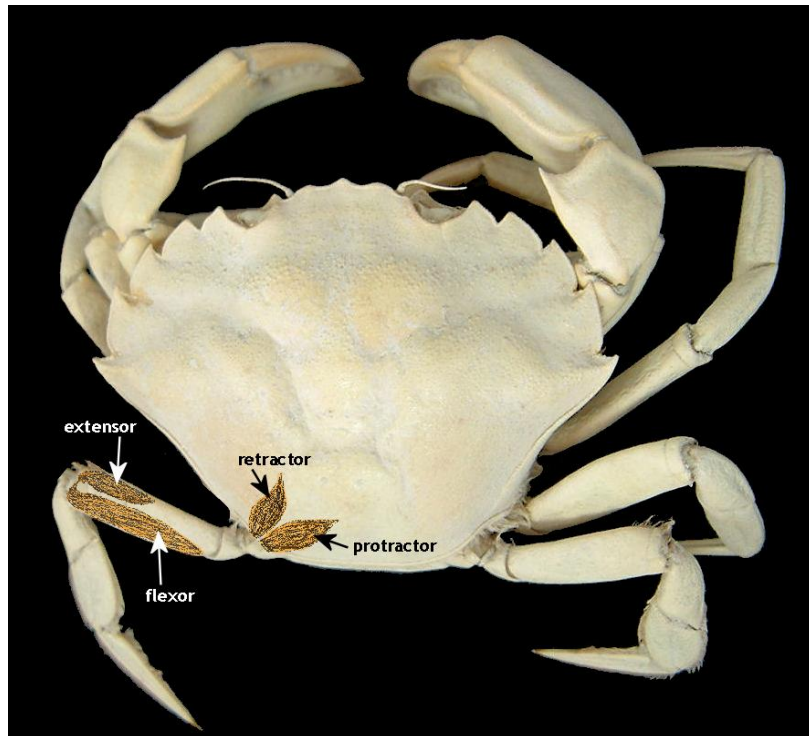


Figura 14. Un sencilla disección de las patas de un cangrejo de mar permite observar la musculatura extrínseca e intrínseca apendicular.

**Especializaciones.** Los apéndices marchadores, similares en todos los artrópodos terrestres, pueden especializarse para realizar otras funciones. Veamos algunos ejemplos (Fig. 15).



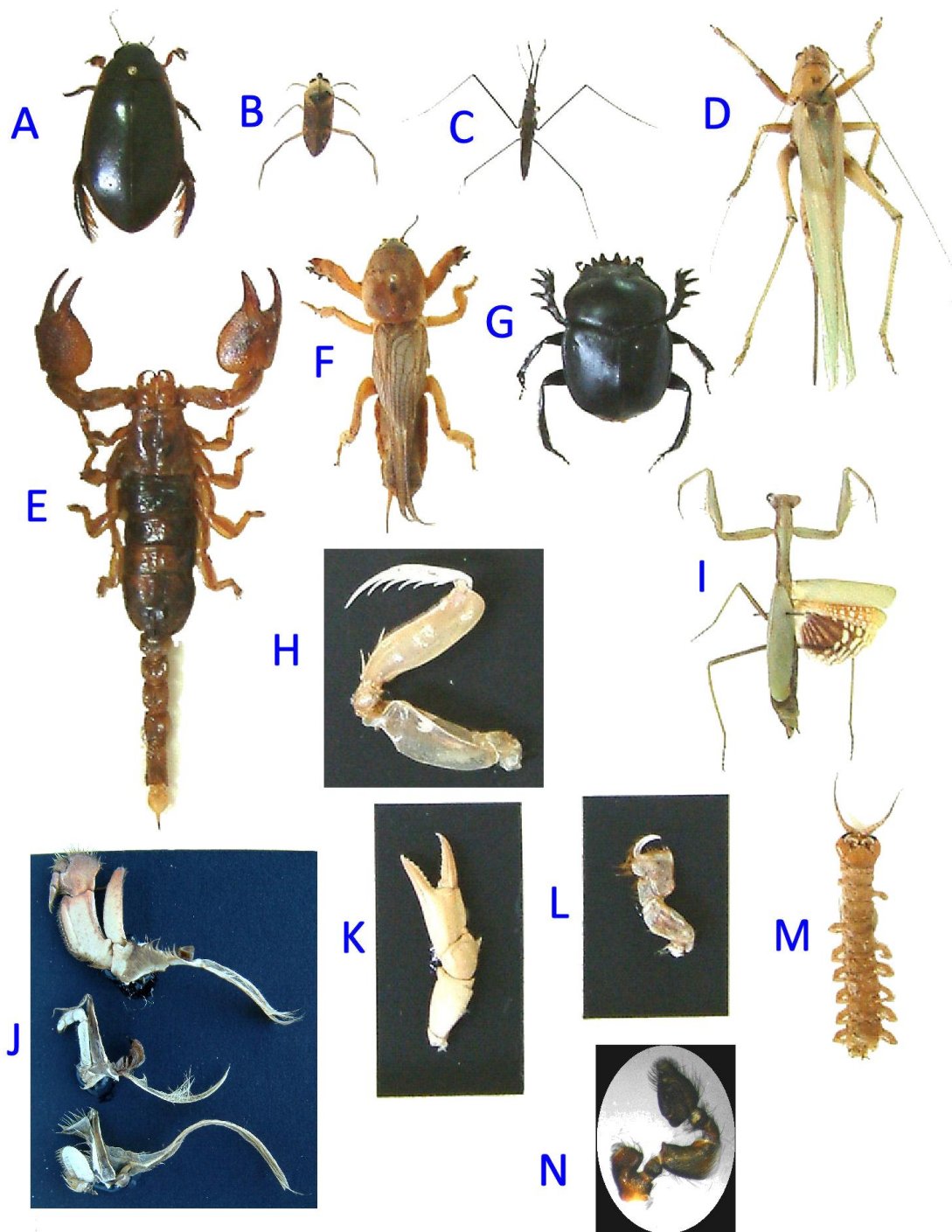


Figura 15. Especializaciones en apéndices de artrópodos. **Nadadores:** *Dytiscus* (A), *Notonecta* (B), *Gerris* (C). **Excavadores:** grillotopo (F), escarabajo sagrado (G). **Raptores:** galera (H); mantis (I). **Saltadores:** saltamontes (D). **Quelas:** escorpión (E), crustáceos (K). **Subquelas:** crustáceos (L). **Forcípulas:** escolopendras (M). **Maxilípedos:** crustáceos brachiuros (J). **Copuladores:** pedipalpos arañas macho (N).

## Vertebrados

### a) Adaptaciones a la carrera

Entre las numerosas adaptaciones de los vertebrados marchadores, destacamos algunas de las adaptaciones del esqueleto de los vertebrados terrestres a la carrera (Fig. 16).

- Un **punto nodal** en la columna entre las vértebras torácicas y las lumbares (marcado por la orientación de las espinas neurales).
- **Escápula** (omoplato) muy desarrollada para inserción de la musculatura. Observar que, contrariamente a lo que ocurre en los peces, la cintura escapular está sujeta por la musculatura, mientras que la cintura pelviana está soldada al esqueleto axial, ya que es en esta región donde se ejerce la fuerza propulsora.
- **Cambios en los apoyos.** Los plantígrados como el oso apoyan la planta de los autopodios (manos y pies), los digitígrados como los félidos y cánidos apoyan los dedos y, los ungulígrados como los artiodáctilos (bóvidos, cérvidos, etc.) y perisodáctilos (caballos, cebras, etc.) solo las uñas. (Figs. 16 y 17).

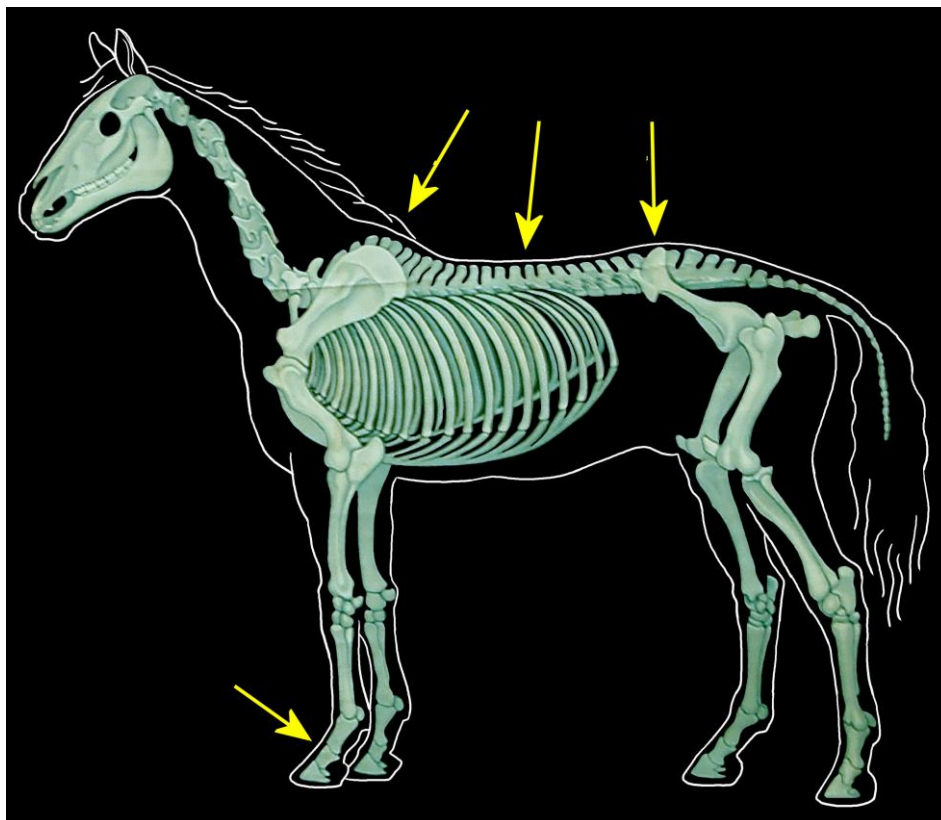


Figura 16. Esqueleto de un caballo (perisodáctilo). Las flechas indican adaptaciones a la carrera (ver texto).

- **Longitud de zancada.** Viene marcada por la longitud y el grosor de las extremidades (Fig. 17).
- **Diferentes sistemas de palancas.** De brazo corto en animales excavadores (tejón p.e.) ejerciendo mucha fuerza y escasa velocidad, o de brazo largo en animales veloces (caballo p.e.) desarrollando una velocidad elevada y escasa fuerza (Fig. 17).
- **Disminución del número de dedos.** Los cambios en los apoyos implican una reducción en el número de dedos que se apoyan (Fig. 18).

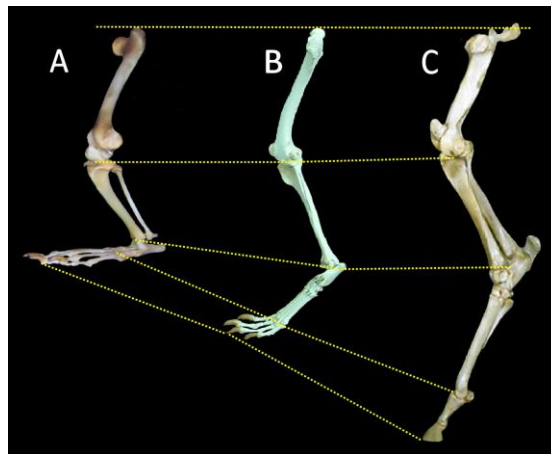


Figura 17. La elongación de los metápodos (elementos óseos distales) aumenta la longitud de zancada. A. Tejón. B. Perro. C. Caballo.

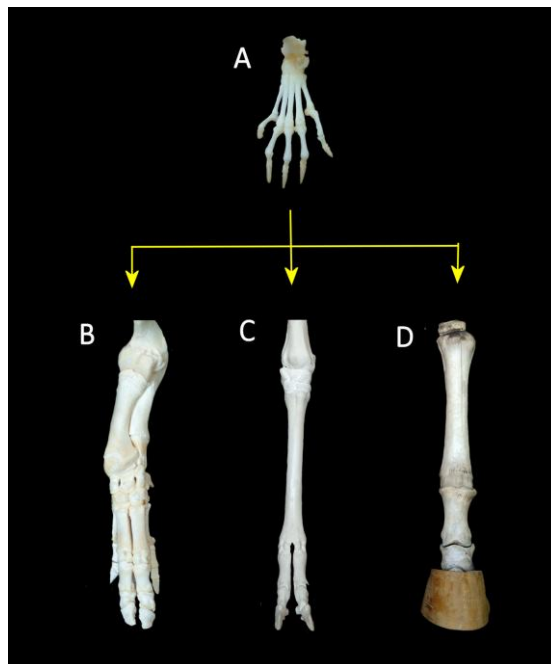


Figura 18. Reducción del número de dedos de apoyo, (partiendo de un quiridio pentadáctilo) como adaptación a la carrera: A. rata. B. cerdo. C. oveja. D. caballo.

## b) Salto

Observar en el esqueleto de una rana el gran desarrollo de las extremidades posteriores y la especial configuración de la cintura pelviana, vértebras caudales soldadas en el urostilo. Las extremidades posteriores tienen una voluminosa musculatura (ancas) (Fig. 19).

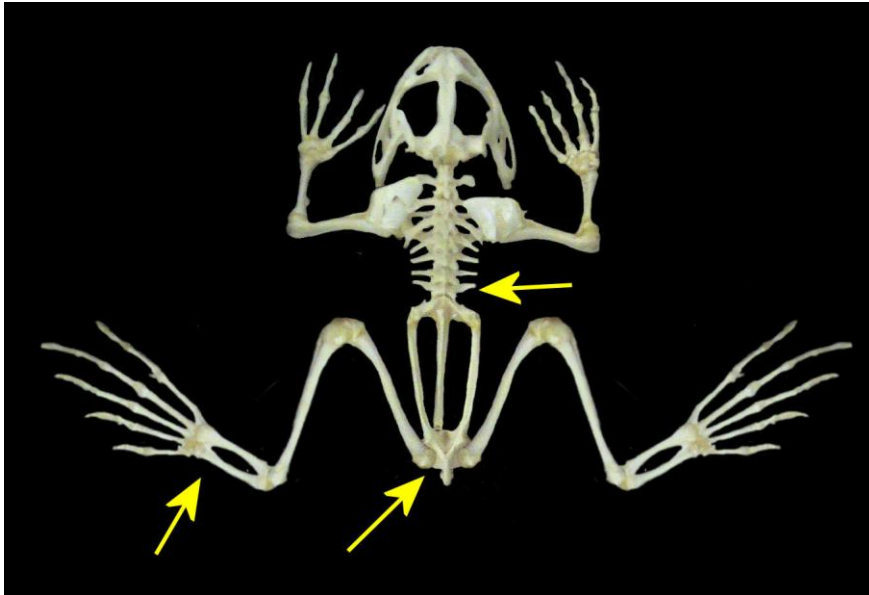


Figura 19. Esqueleto de una rana. Las flechas indican adaptaciones al salto (ver texto).

## VUELO

Es indiscutible que la colonización del medio aéreo supuso una serie de ventajas evolutivas (alimento, explotación de recursos inaccesibles a otros animales, huída de depredadores, etc) que los grupos que han tenido la posibilidad de explotar no han podido renunciar a ello y, actualmente, se encuentran entre los más exitosos de todo el reino animal: insectos, pterodáctilos (†), aves y murciélagos.

### Insectos

Vamos a centrar su estudio práctico (observar tendencias y adaptaciones en los órdenes mencionados) en dos aspectos: tendencias evolutivas y tipos de alas.

- **Tendencias evolutivas**

- ✓ Partimos de la **condición áptera**, que se encuentra en varios grupos (Fig. 20). En algunos de ellos se da de forma secundaria como adaptación a la vida en el suelo (coleópteros, himenópteros, etc), pero en todos los insectos **apterigotos** [Proturos (A), Dipluros (B), Colémbolos (C), Tisanuros

(D), etc.], esa condición áptera es primaria y se cree que representan los miembros más primitivos de los insectos<sup>4</sup>.

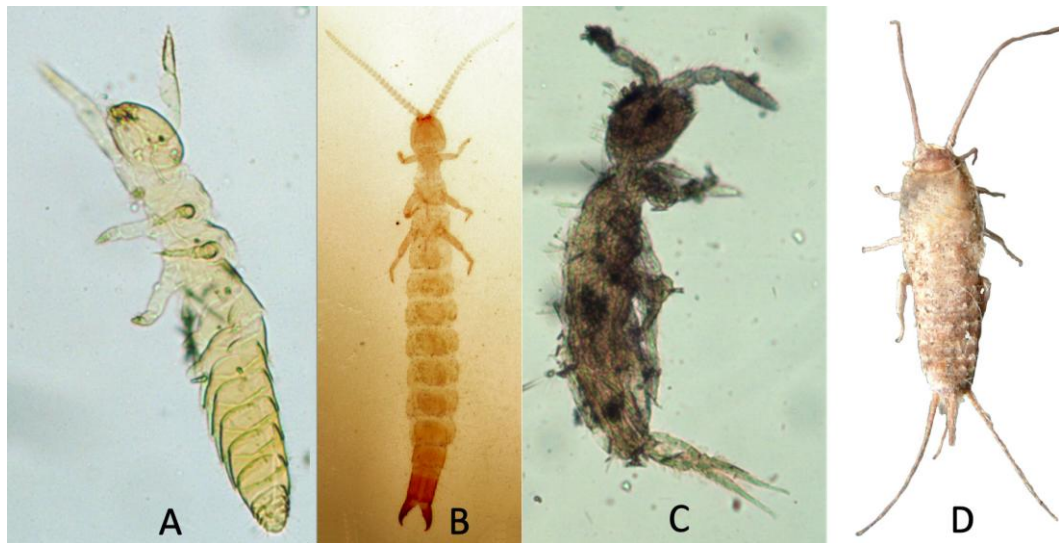


Figura 20. Insectos ápteros. A. Proturo. B. Dipluro. C. Colémbolo. D. Tisanuro.

- ✓ El modelo alado más primitivo presentaba dos pares de alas membranosas amplias y ricamente inervadas, como las actuales de Odonatos, Neuropteros y Plecópteros (Fig. 21).

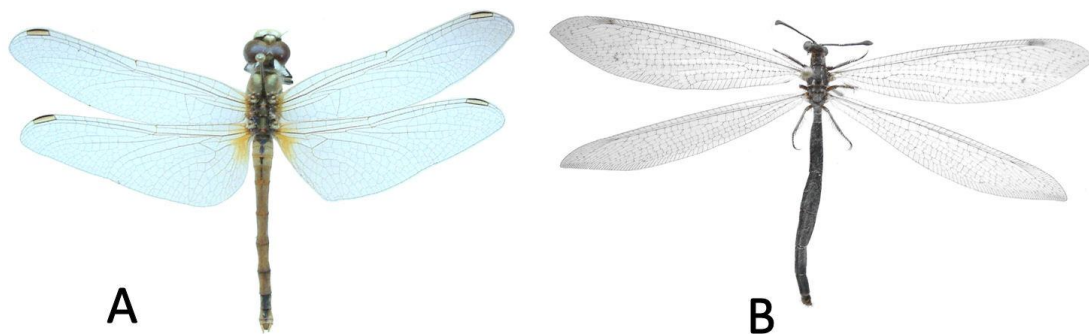


Figura 21. A. Libélulas (Anisoptera). B. Neuroptera.

- ✓ La primera tendencia ha favorecido la capacidad de **plegar las alas**. En los insectos voladores más primitivos (libélulas Anisoptera) las alas se mantienen rígidas en posición lateral (Fig. 21). El siguiente paso está representado por las mariposas y libélulas Zygoptera, que juntan las alas verticalmente. Sin embargo, el paso decisivo ha sido la evolución de

<sup>4</sup> El insecto más primitivo que se conoce es un lepisma (áptero) del Devónico. En el Carbonífero había insectos alados (los restos fósiles de ciertas libélulas gigantes del Carbonífero alcanzan envergaduras alares de casi 75 cm, pero se cree que eran animales exclusivamente planeadores).



mecanismos de plegado que permitan a las alas replegarse totalmente sobre el cuerpo, facilitando el acceso a los nichos criptozoicos del suelo y la vegetación sin sacrificar la capacidad de vuelo (coleópteros y hemípteros heterópteros, por ejemplo) (Fig. 22).



Figura 22. Los coleópteros como las cicandelas, pueden plegar el 2º par de alas membranosas (las funcionales en el vuelo) debajo del 1º par de alas rígidas y protectoras o élitros.

- ✓ Con el fin de evitar que las alas posteriores tuvieran que moverse dentro de las turbulencias generadas por el par anterior, una segunda tendencia ha llevado a volar con **un único par funcional** de alas. Para conseguir este objetivo, los distintos órdenes de insectos han desarrollado dos soluciones principales.
  - a) Acoplar los dos pares de alas por simple solapamiento (**campo anal** y **yugo** en lepidópteros y abejas) o por mecanismos de enganche más sofisticados: **hámulas** de himenópteros<sup>5</sup> (Fig. 23 A), **freno + retináculo** en mariposas nocturnas (Fig. 23 B), consiguiendo en todo caso que el par de alas anterior y el posterior se muevan al unísono.
  - b) Volar con un único par de alas. El par funcional puede ser el posterior (como en coleópteros, cuyos élitros protectores – que son el resultado de la esclerotización del primer par de alas – no batan, sino que se mantienen rígidos formando un plano de sustentación que facilita el planeo) o el anterior (como en dípteros, cuyas alas posteriores se han transformado en órganos sensoriales especializados, los **halterios** o **balancines**) (Fig. 24).

<sup>5</sup> Al igual que ocurre en las hámulas, los diminutos lazos y aros de nailon le dan al **velcro** su capacidad de fijación. Debido a la resistencia del nailon, el velcro puede cerrarse o abrirse miles de veces.

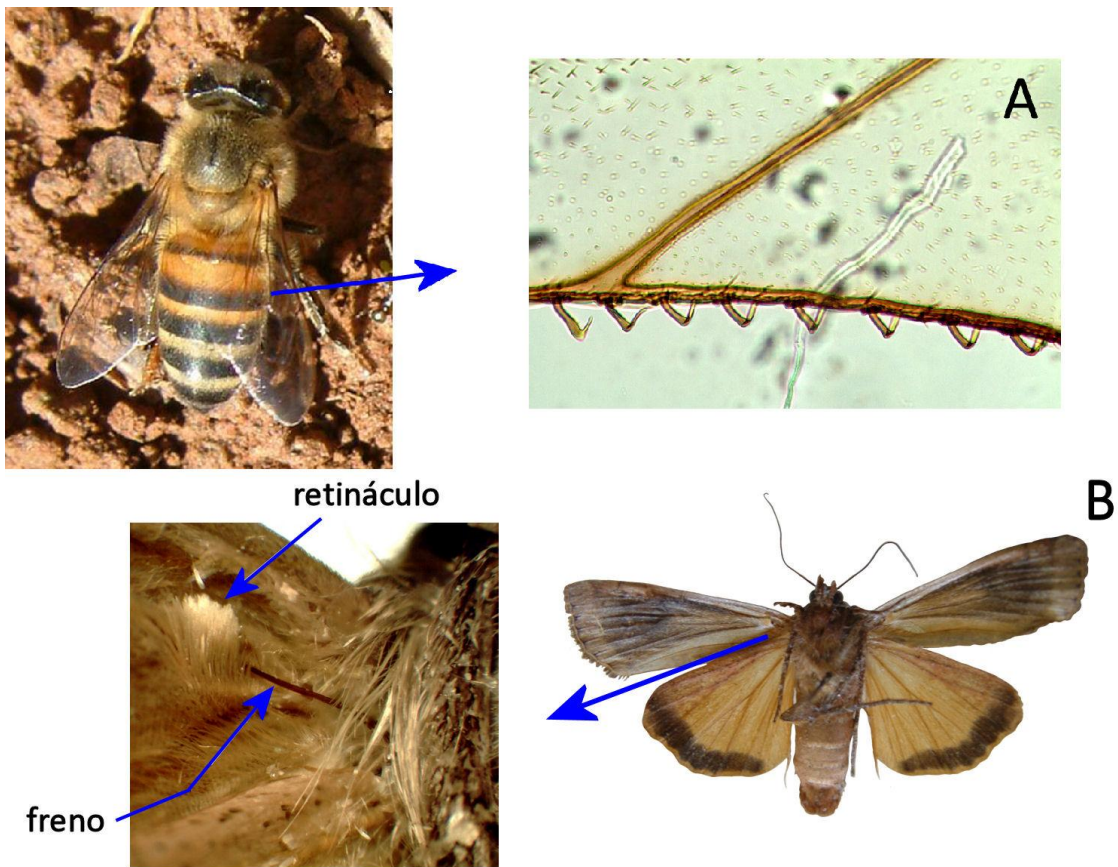


Figura 23. Sistemas de enganche entre el primer y el segundo par de alas. A. Hámulas en una abeja (himenóptero). B. Freno y retináculo en una polilla nocturna (lepidóptero)



Figura 24. El segundo par de alas de los dípteros (moscas y mosquitos) se reducen en forma de escama sentada o pedunculada (halterios o balancines). Detalle de los balancines en un ejemplar de típula.

- ✓ Un tercer punto es el **control del vuelo**. La mayoría de los insectos mantienen la estabilidad horizontal durante el vuelo gracias a un reflejo de reacción dorsal a la luz del sol. El animal mantiene los ommatidios dorsales (unidades que forman los ojos compuestos) orientados de forma que reciban la máxima cantidad de luz directamente desde arriba. Como acabamos de ver, los dípteros han convertido el par posterior de alas en órganos sensoriales especializados, los halterios, que batan con la misma frecuencia que el par anterior de alas. Los halterios funcionan como giróscopos, con receptores sensoriales en su base que informan sobre fuerzas de desviación, giros y cabeceos, permitiendo al insecto corregir en todo momento la posición de las alas y la trayectoria del vuelo. Alexander (2007) propone el mismo control en mariposas nocturnas usando las antenas como giróscopos. Por último decir que el vuelo se inhibe por contacto de los tarsos con una superficie sólida.

- **Tipos de alas**

Como ya se ha comentado, la condición alada primitiva estaba formada por dos pares de alas membranosas, iguales entre sí, como las que mantienen los órdenes actuales Neurópteros, Odonatos y Plecópteros. A partir de este modelo, encontramos varias adaptaciones (Fig. 25).



Figura 25. Tipos de alas en insectos. Dos pares de alas membranosas de tamaño diferente: Himenópteros (A y B). Primer par membranoso normal y segundo par reducido o atrofiado (halterios): Dípteros (C). Primer par protector y segundo par membranoso y funcional, con tres posibles modelos: **tegminas** (Ortópteros) (D), **hemiélitros** (Hemípteros-Heterópteros) (E) y **élitros** (Coleópteros) (F y G). Dos pares de alas escamosas funcionales: Lepidópteros (H). Dos pares de alas plumosas: Tisanópteros (I).



## Aves

Toda la anatomía de las aves está condicionada por las exigencias del vuelo, su diseño, adaptado al vuelo en prácticamente la totalidad de las especies del grupo, presenta unas drásticas exigencias evolutivas, de tal manera que las aves no pueden alejarse del diseño aerodinámico<sup>6</sup>.

- **Morfología alar**

Las estructuras más directamente implicadas en esta función son las plumas. Las **plumas de contorno** dan al ave su forma aerodinámica, y las de la cola (**rectrices** o **timoneras**) contribuyen a la maniobrabilidad, pero las verdaderamente implicadas en la generación de empuje (fuerza hacia delante) y sustentación (fuerza hacia arriba) son las **rémiges** o **remeras** que se insertan en el esqueleto apendicular de la extremidad anterior (Fig. 26).

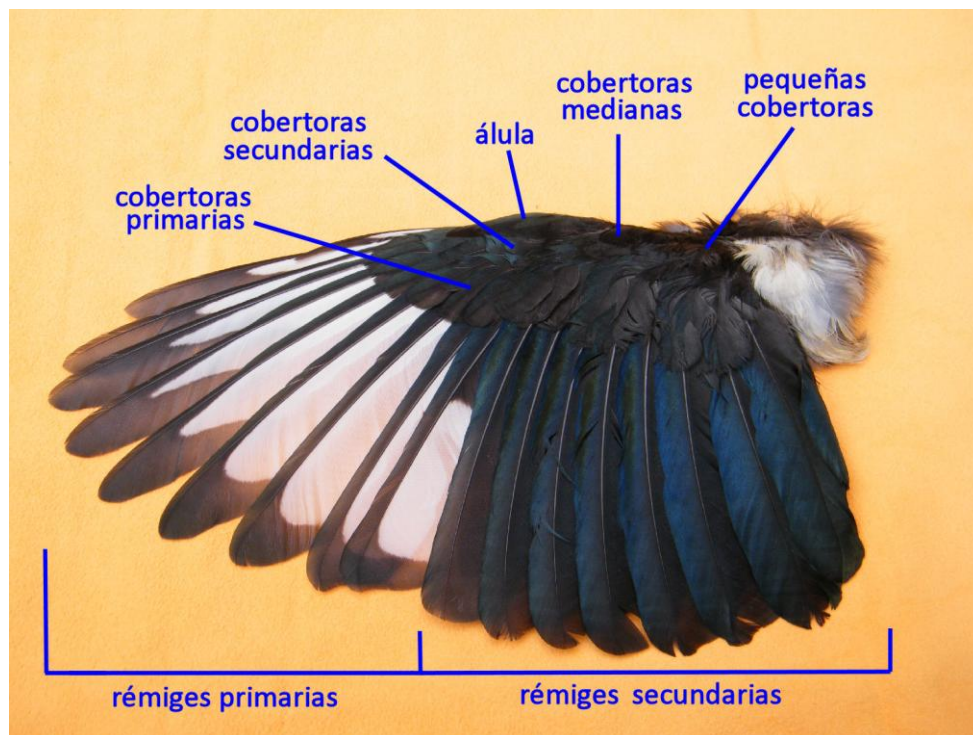


Figura 26. Tipos de plumas en el ala de una urraca.

Las rémiges se clasifican en **primarias**, que se fijan en la mano y producen sobre todo empuje, y **secundarias**, que se fijan en el antebrazo, más concretamente en la ulna, y proporcionan sustentación. Se ha comprobado, por ejemplo, que si a las tórtolas o las palomas se les arrancan dos o tres primarias, la capacidad de

<sup>6</sup> La selección natural se encargaría de eliminar estos desvíos; como lo hizo con el Dodó (un ave grande no voladora que vivía en Isla Mauricio, fue descrito en 1598 y en menos de 100 años se había extinguido por el impacto de los colonos europeos y sus animales domésticos).

vuelo se ve seriamente comprometida, mientras que puede suprimirse hasta el 55% de la superficie de sustentación formada por las secundarias sin que el ave deje de volar.

- **Tipos de alas y tipos de vuelo**

El cociente entre longitud y anchura de un ala es lo que se denomina **relación de aspecto**. Es un dato muy importante a la hora de saber que tipo de vuelo realiza un ave en concreto. La proporción relativa de la longitud del antebrazo y de la mano con respecto al total del ala, da una idea del tipo de vuelo que realiza un ave. Las alas planeadoras tienen largos antebrazos y cortas manos, mientras que en las aves con vuelo batido ocurre lo contrario (Fig. 27).

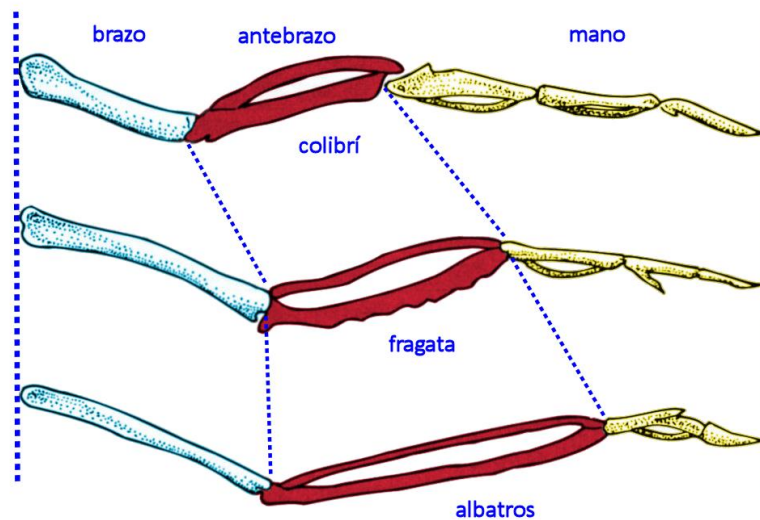


Figura. 27. Observar la proporción inversa del antebrazo y de la mano en tres aves que realizan técnicas de vuelo diferentes (ver texto). Modificado de Kardong, 2007.

- ✓ **Alas planeadoras.** Las alas largas y estrechas como las de los albatros tienen relaciones de aspecto de aproximadamente 18 a 1 (Fig. 28 A). Las aves planeadoras se aprovechan del movimiento de las masas de aire para ganar altura y/o permanecer en el aire sin apenas batir las alas. Las que planean en espacios abiertos utilizan las corrientes térmicas, que se originan cuando el sol calienta localmente el suelo, con lo que el aire adyacente se calienta y comienza a ascender. A medida que las térmicas ascienden, las aves planeadoras, como buitres, águilas, etc., las rodean para entrar en ellas y vuelan en círculos en su centro hasta alcanzar grandes alturas.
- ✓ **Alas elevadoras.** Como las que tienen la mayoría de las rapaces. Estas aves presentan alas con una elevada capacidad elevadora y de sustentación, son depredadores que llevan cargas pesadas. Tienen muchas hendiduras terminales, álula y son muy combadas (Fig. 28 B).



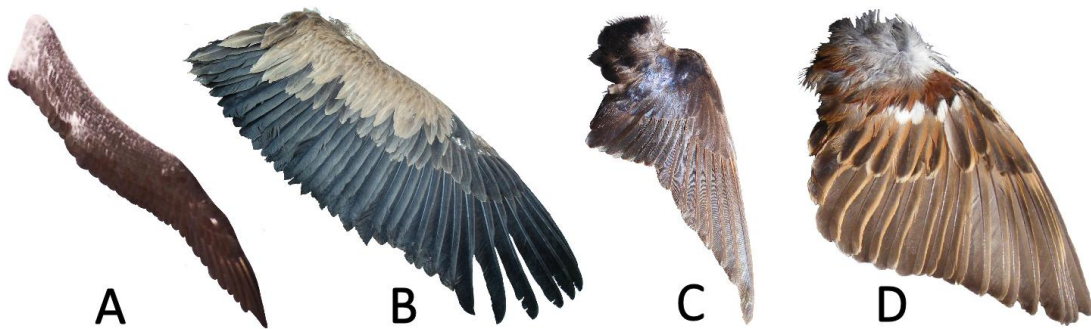


Figura 28. A. Ala planeadora de albatro. B. Ala elevadora de buitre. C. Ala de alta velocidad de golondrina. D. Ala de maniobrabilidad de gorrión.

- ✓ **Alas de alta velocidad**, características de las aves que se alimentan en vuelo, tales como golondrinas, vencejos y colibríes o las que hacen grandes migraciones como chorlitos, limícolas, gaviotas o golondrinas marinas. Estas alas son de sección bastante plana y su relación de aspecto moderadamente alta, carecen de ranuras en la punta, con angulación hacia atrás. Aparentemente, este tipo de ala es aerodinámicamente eficaz solo para el vuelo rápido, pero en realidad esto no es así. Golondrinas y vencejos realizan todas sus funciones en el aire, y un vuelo intenso y rápido no sería posible energéticamente para estas aves, que, no obstante, mantienen este diseño alar (Fig. 28 C).
- ✓ **Alas elípticas o de alta maniobrabilidad**, quizás el más extendido de todos, típicas de las aves forestales, como los gorriones, mosquiteros, tórtolas, carpinteros, urracas, etc. Se caracteriza por una baja relación de aspecto, están provistas de numerosas ranuras entre las primarias, lo que evita entrar en barrena durante un giro agudo, vuelo a baja velocidad y despegues y aterrizajes frecuentes (Fig. 28 D).

### Murciélagos

Los murciélagos son mamíferos que parecen estar diseñados para volar: cuello corto, pecho grande y fuerte y un abdomen angosto. Las alas son anchas y alargadas, formadas por un **patagio** sujeto por los largos dedos 4 a 5 (los pulgares, dedo 1, quedan libres y son usados para trepar). El patagio es una fina membrana que proporciona superficie de sustentación y propulsión, con la peculiaridad de que es capaz de cambiar de forma en cada aleteo, flexionarse para distribuir fuerzas y buscar diferentes planos aerodinámicos en cada momento.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alexander, R. 2007. Antennae as Gyroscopes. *Science*, 315: 771-772.
- Kardong, K. 2007. *Vertebrados: Anatomía comparada, función, evolución*. Mcgraw-Hill Interamericana. Madrid.
- Vogel, S. 2003. *Comparative Biomechanics*. Princeton University Press. Princeton.

## BIBLIOGRAFÍA DE CONSULTA

- Hickman, C.; Roberts, L.; Keen, S.; L'Anson, H. y Larson, A. 2009. *Principios integrales en Zoología*. Decimocuarta edición. Mcgraw-Hill Interamericana. Madrid.
- McNeill-Alexander, R. 2003. *Principles of Animal Locomotion*. Princeton University Press. Princeton.
- Reichholf, J. 1994. *Mouvement animal et evolution*. Courir, voler, nager, sauter. Flammarion. France.
- Ruppert, E. y Barnes, D. 1996. *Zoología de los invertebrados*. Mcgraw-Hill Interamericana. Madrid.
- Vogel, S. 2000. *Ancas y palancas. Mecánica natural y mecánica humana*. Metatemas 63. Tusquets Editores S. A. Barcelona.

## RECURSOS ELECTRÓNICOS

- Museo de Anatomía Comparada de Vertebrados (MACV). Facultad de Cc. Biológicas. UCM. Madrid, España.  
<http://www.ucm.es/centros/webs/fbio/index.php?tp=Museo%20de%20Anatomía%20Comparada%20de%20Vertebrados&a=servicios&d=2073.php>
- Zoología. Interpretación de los modelos arquitectónicos. U.C.M.  
<http://www.ucm.es/info/tropico/>
- DVD. 1986. *Locomotion*. Carolina Biological Supply Company. 49-2100-V

Recibido: 1 febrero 2009.

Aceptado: 18 marzo 2009.