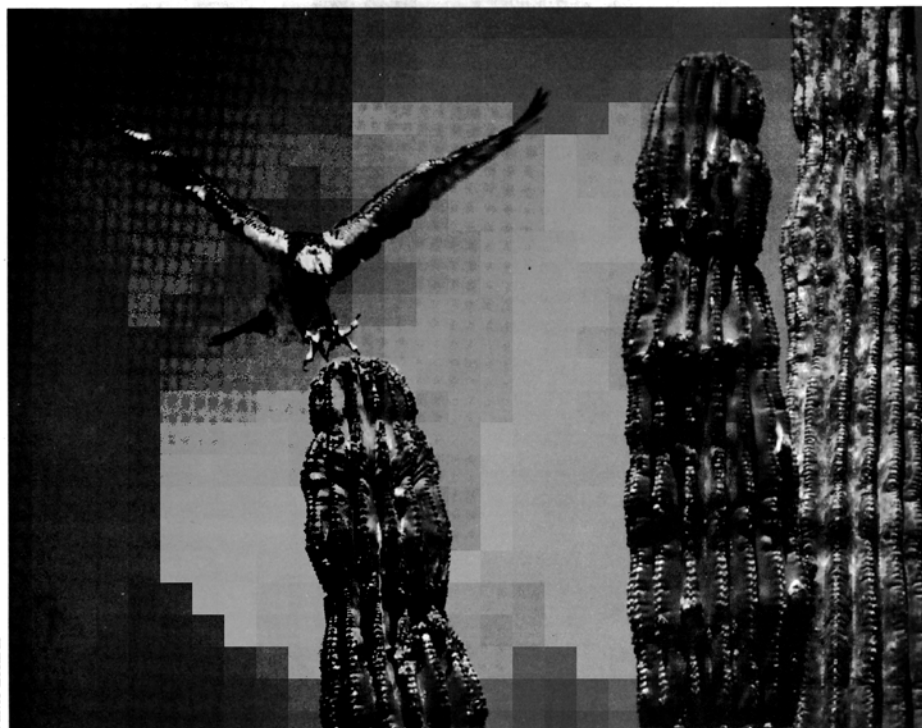


La biomecánica



HORACIO DE LA CUEVA

¿Alguna vez te has preguntado por qué son tan chicas las pulgas y tan grandes los elefantes? ¿Por qué hay hierbas suaves y árboles firmes? ¿Por qué no existen los pegasos o por qué no hay cucarachas del tamaño de un gato? Las preguntas no son ni sorprendentes ni vacías dado el rango de tamaño de organismos que existen y existieron. La forma y las estructuras de los organismos varían no sólo entre plantas, animales y otros seres vivos, sino también a medida que cambia el tamaño de un mismo individuo. Contestar preguntas sobre el tamaño y la forma de los seres vivos tal vez parezca redundante, necio y hasta rayando en lo obvio y trivial. Sin embargo, quiero demostrar aquí que el uso de con-

ceptos básicos de biología y física puede resultar en una explicación válida e ilustrativa sobre el papel de las fuerzas físicas que determinan la estructura y el tamaño de los organismos e influyen en el proceso de evolución de las especies.

Es la biomecánica, también conocida como ingeniería natural, la que integra dichos conceptos (de biología, ecología, física e ingeniería) para explicar las adaptaciones de los organismos al medio ambiente y a las limitantes físicas que éste impone. Al contrario de la ingeniería a secas, donde se dan especificaciones precisas sobre las características de una estructura, tales como el peso máximo que debe sostener un puente, la velocidad óptima de crucero de un avión

o la altura de una bóveda, la biomecánica debe descubrir las especificaciones a las que la selección natural y la física han sometido a un organismo y sus estructuras para darle la forma con que cumple una función, muchas veces desconocida por nosotros. Así, quienes estudiamos a los organismos por medio de la biomecánica buscamos descubrir, entre otras cosas, las causas físicas de la función y forma de los organismos.

Los elefantes y las ballenas azules son los animales más grandes existentes en el planeta y ambas especies se encuentran muy cerca de los límites de tamaño posibles en la Tierra. La capacidad de sus músculos para generar suficiente fuerza mecánica para mover su peso sin sobrecalentarse y la resistencia a fuerzas de compresión por los huesos y otros tejidos, son los factores más importantes en el límite del tamaño que pueden alcanzar. Entre otras razones, la ballena es más grande que el elefante porque el agua no sólo sostiene gran parte de su peso sino que también tiene más capacidad que el aire para absorber calor, con lo que se evita el sobrecalentamiento. De igual forma, las fuerzas viscosas ponen un límite inferior al tamaño de los organismos, los cuales deben tener la capacidad suficiente para generar la fuerza que les permita desplazarse en este medio. Es posible que exista un límite mínimo al tamaño y capacidad de un motor biológico, el cual muy probablemente esté dado en el motor rotatorio de cilios y flagelos de bacterias y espermias.

Problemas de locomoción animal en el agua y el aire

Los organismos que se desplazan en fluidos (aire y agua) tienen que igualar dos tipos de fuerzas: las viscosas y las inerciales. Las fuerzas viscosas se dan por la interacción del fluido y la superficie del cuerpo, y su influencia depende principalmente de la densidad del fluido y el tamaño del cuerpo; mientras que las

fuerzas inerciales son proporcionales al tamaño y velocidad del organismo. Los seres que caminan, corren o trotan encuentran fuerzas de arrastre que son, en general, despreciables.

La influencia relativa de fuerzas viscosas e inerciales en un cuerpo en movimiento se mide con un índice o número no dimensional (sin unidades), conocido como el "número de Reynolds", que toma en cuenta el tamaño del cuerpo paralelo al flujo y la densidad y viscosidad del fluido. Si las fuerzas viscosas e inerciales tienen la misma importancia entonces el número de Reynolds es 1 (uno). Si las fuerzas viscosas son más importantes que las inerciales el número de Reynolds es menor que 1, éste es el caso para organismos pequeños como las algas microscópicas, las larvas de peces o los insectos voladores menores a unos cuantos milímetros. Si las fuerzas inerciales son más importantes el número de Reynolds es mayor que 1. En este espectro encontramos entre otros las semillas de diente de león, las mariposas, los murciélagos, las águilas, las barracudas, los tiburones, las ballenas, los aviones, los helicópteros, las canoas y los buques.

Convencionalmente se considera a un cuerpo inmerso en un fluido como fijo y al fluido en movimiento, independientemente de que esto corresponda a la realidad. Existe un gradiente de velocidad del fluido en la superficie de un cuerpo que va desde una velocidad de cero con respecto al cuerpo (las moléculas del fluido están adheridas al cuerpo) hasta la velocidad de flujo lejos del cuerpo; este gradiente de velocidad del fluido se conoce como la "capa límite".

Un cuerpo en movimiento en un fluido da origen a dos arrastres. La diferencia de presiones sobre la parte del cuerpo de cara al flujo y la parte posterior crea el "arrastre de forma" del cuerpo. El "arrastre de superficie" que el cuerpo genera al desplazarse es directamente proporcional a su área expuesta al fluido. La forma que minimiza el arrastre de superficie es la esfera, pero esta forma tiene el mayor arrastre de forma. Por otro lado un cuerpo delgado y largo tiene poco arrastre de forma pero mucho arrastre de superficie. De este manera, la función de la forma de los cuerpos de aves, aviones, peces, delfines y buques es minimizar la suma de ambos arrastres.

Aves, murciélagos, mamíferos mari-

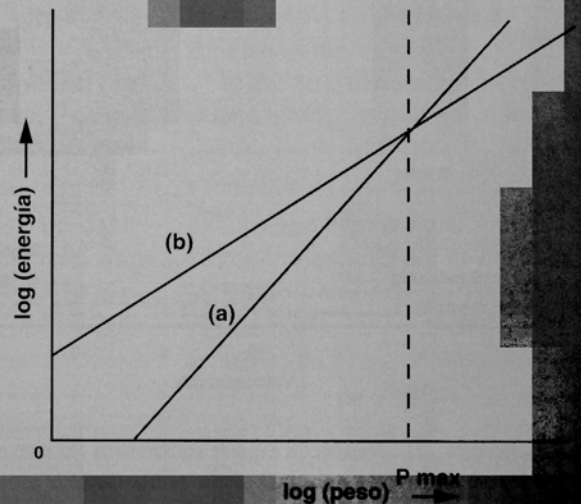
nos, tiburones, peces sin vejiga natatoria y la mayoría de los insectos, entre otros, también tienen que contrarrestar la fuerza de gravedad cuando se desplazan. La fuerza de levante que mantiene a un cuerpo en flotación "neutral" en el aire o en el agua (es decir, sin sumergirse o elevarse) debe ser igual al peso, que a su vez es función de la fuerza de gravedad. El levante se genera por una diferencia de presiones y velocidades entre la parte superior (presión baja, velocidad alta) y la parte inferior (presión alta, velocidad baja) del ala, aleta u otra estructura que sirva para generar levante en el organismo. La diferencia de presiones no sólo mantiene al organismo suspendido sino que también crea vórtices detrás del ala o aletas generadoras del levante. Este arrastre es conocido como el "arrastre inducido o de vórtice". Cabe subrayar que si este arrastre desaparece no hay levante. Los vórtices, consecuencia de la generación de levante, pueden ser observados en la estela de vapor que deja un jet.

Ya que un organismo o un objeto pierde energía a causa de los diferentes arrastres al desplazarse a través de un fluido, nada puede mantenerse flotando o vo-

Figura 1. Energía disponible y energía requerida para volar



(a) Energía disponible.
 (b) Energía requerida. Las curvas se cruzan alrededor de los 12 kg. de peso, si se considera que 17% de la masa de un ave esta dada por los músculos involucrados en el vuelo.



lando si no existe un aporte energético para mantener el levante. Es por esto que las aves aletean y los tiburones deben mantenerse nadando para no desplomarse o hundirse.

¿Cuánto cuesta volar?

En el transcurso de la evolución, la capacidad para volar de algunos animales ha aparecido en varias ocasiones; aquí me concretaré exclusivamente al vuelo activo en vertebrados (vuelo de aleteo), sin tomar en cuenta gran parte de los animales planeadores y los insectos voladores. También, para evitar la discusión de la evolución de las aves no trataré la muy interesante y controversial historia de la evolución del vuelo: ¿fue *Archaeopteryx lithographica* un animal arbóreo que voló al suelo o un animal terrestre que voló a las ramas?

Para volar es necesaria alguna estructura que genere empuje y una estructura que mantenga el levante. En el caso de los aviones hemos separado la estructura que genera levante, el ala, de la que genera empuje, el motor. Tanto en los reptiles voladores prehistóricos como en

las aves y en los murciélagos el ala es la que genera levante y empuje, dando lugar a un movimiento complicado y, hasta hace unos 45 años, difícil de analizar. El ala es una estructura derivada de las extremidades anteriores que ha surgido cuando menos cuatro veces en la evolución de los vertebrados: una vez en los reptiles voladores, una vez en las aves y de acuerdo con los resultados de un estudio inmunológico del suero sanguíneo, dos veces en los mamíferos, en dos grupos de murciélagos: los megaquirópteros (principalmente frugívoros) y los microquirópteros (principalmente insectívoros).

Para entender mejor el vuelo animal es necesario hacer predicciones sobre esta actividad. Una combinación de teorías aerodinámicas y ecológicas permite hacer una serie de predicciones sobre velocidades óptimas¹ de vuelo bajo condiciones específicas. La suma del arrastre parásito (generado por la forma y superficie del cuerpo), de forma del ala y de vórtice, más el arrastre inercial (aceleración de las alas), el costo metabólico y de ejercicio, nos dan una curva en forma de U que describe el costo mecá-

nico de vuelo en vatios² contra la velocidad (en m/s). A partir de esta curva podemos calcular una serie de velocidades óptimas.

La velocidad de energía mínima (V_{mp}) es aquella en la cual un ave, un murciélago o un avión pueden mantenerse en el aire por más tiempo dada una cantidad fija de combustible (principalmente grasa en el caso de los animales). Esta velocidad es de esperarse en los vencejos (v.g. *Apus apus*) durante sus periodos de descanso en el aire³. La velocidad de rango máximo (V_{mr}) es la que permite viajar la mayor distancia por cantidad de combustible. Ésta es la velocidad a la que esperamos encontrar volando a las aves y a los murciélagos durante su migración y a un avión a velocidad de crucero.

Existen además otras velocidades que podemos predecir con base en la ecología de la especie. De estas velocidades posiblemente la más interesante y fácil de calcular y medir en una situación natural es la velocidad de crecimiento máximo (V_{nido}). Esta velocidad optimiza la entrega de energía (alimento) de un ave que alimenta polluelos durante su crecimiento en el nido, y es posible cal-

Figura 2. Curva de consumo de energía durante el vuelo de la golondrina

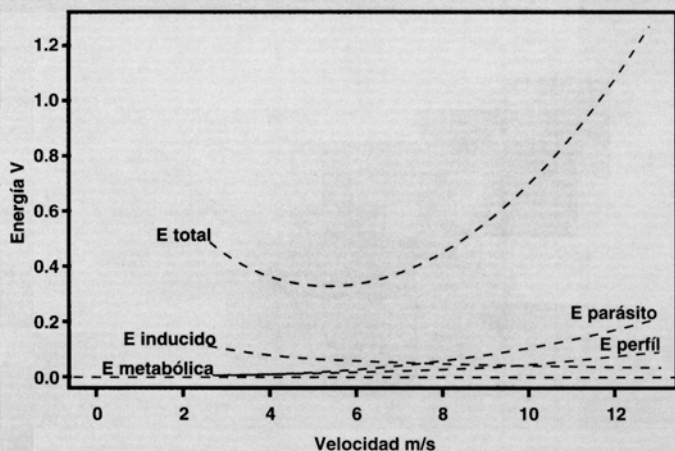
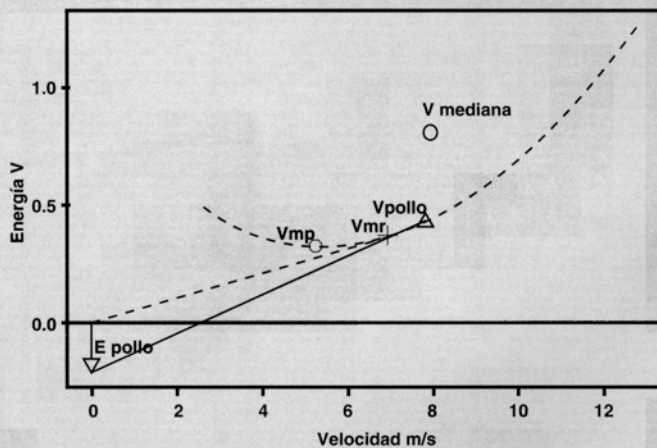


Figura 3. Velocidades óptimas de vuelo de la golondrina *Hirundo rustica*



Energía necesaria para sobreponer los arrastres aerodinámicos y el costo metabólico en el caso de la golondrina *Hirundo rustica*. Todos los costos están expresados como energía mecánica; para obtener el costo bioquímico se debe multiplicar por = 4.

cularla al agregar el costo de crecimiento (en vatios) de los polluelos. Es decir, cuánto alimento (energía) tiene que entregar un ave para maximizar la tasa de crecimiento de los pollos. Si el ave vuela a velocidad muy por debajo de esta velocidad, los polluelos estarán recibiendo alimento demasiado despacio como para maximizar su crecimiento, si la velocidad de vuelo está muy por encima de la velocidad de crecimiento máximo, el ave estará gastando más energía de la requerida para alimentar a los pollos en proporción a las necesidades de crecimiento.

Con predicciones de estas tres velocidades de vuelo es posible tratar de discernir si las aves "optimizan" su vuelo, o tal vez sería mejor decir que podemos averiguar si nuestro entendimiento sobre la biología de las aves se acerca a la realidad. Hasta el momento hemos podido medir y evaluar la velocidad de vuelo de dos especies de ave durante la época reproductiva: la golondrina (*Hirundo rustica*) y la garza azul (*Ardea herodias*). En ambos casos las velocidades medias (promedio) y medianas⁴ de vuelo no fueron diferentes a las velocidades de crecimiento máximo.

Trucos aerodinámicos

Ningún animal volador existente pesa más allá de 12 kilogramos y pocos son los que superan los 10 kg. Aunque la mitología griega hace referencia a los pegasos y las europeas y orientales a dragones, ningún visitante reciente a esos exóticos lares los ha encontrado. Aletear es una actividad que implica un gran gasto de energía, diferentes procedimientos experimentales indican que el aleteo es de 6 a 23 veces más caro que el costo del metabolismo basal. En la mayoría de las aves voladoras, 17% de su peso está dado por los músculos asociados al vuelo: *pectoralis major* y *supracoracoideus*. Es claro que este grupo de músculos es esencial para el vuelo, pero al mismo tiempo su capa-



Fuente Ecardi

cidad para generar energía es lo que limita el tamaño de los vertebrados voladores. Hill (1950) y posteriormente Weis-Fogh y Alexander (1977) determinaron que el músculo rojo de un vertebrado puede generar hasta 250 vatios por kilogramo de músculo. Ya que los requerimientos aerodinámicos para oponerse a los arrastres durante el vuelo y la capacidad de los músculos para generar fuerza crecen a tasas diferentes, existe un punto donde estas dos curvas se cruzan, alrededor de los 12 kg de peso, y es por eso que encontramos muy pocos animales voladores con un peso superior a éste.

Entre las aves voladoras que superan este peso están los pelícanos blancos (*Pelecanus erythrorhynchos*), los cóndores (v.g. *Gymnogyps californianus*) y los grandes buitres africanos (v.g. *Gyps rueppellii*). Esta limitación energética es para el músculo rojo (aeróbico) en uso continuo. Es posible superar esta limitación, por corto tiempo, con el uso del músculo blanco (anaeróbico). También se pueden emplear otros trucos que consisten en extraer energía del ambiente para obtener el levante y propulsión necesarios para poder volar continuamente.

Muchas aves utilizan las masas de aire

ascendentes calentadas por el suelo, que es a su vez calentado por el sol, para planear dentro de ellas⁵, con lo que pierden altura dentro de la masa de aire a una tasa inferior a la del ascenso del aire, lo que trae como resultado una ganancia neta en altura. El gasto energético de las aves durante esta maniobra es el de sostener sus alas extendidas. Una vez que las aves llegan a una altura donde la masa de aire no les da suficiente levante la abandonan y pueden planear o aletear hasta encontrar otra masa ascendente de aire. Otra forma común del uso de movimientos del viento es utilizar el aire que asciende de la falda a las cimas de las montañas y al frente de los riscos en cadenas montañosas y costas.

El uso de la extracción de energía del medio ambiente no está restringido al uso de corrientes ascendentes de aire. Cualquier ala que se encuentre volando a una altura menor a uno y medio de su largo se ve influida por el efecto de suelo. Durante el efecto de suelo el aire desplazado enfrente y debajo del ala "rebota" del suelo a ésta, con lo que disminuye el arrastre de vórtice y aumenta el levante. Como el arrastre de vórtice es mayor a velocidades bajas, el efecto de suelo tiene mayor consecuencia aerodi-

námica a tales velocidades. Un requisito indispensable del vuelo bajo efecto de suelo es que la superficie sobre la que se está volando tenga pocas obstrucciones. Una topografía compleja, por ejemplo el interior de un bosque, dificulta o imposibilita el uso de este efecto. La mayoría de las aves que emplean el efecto de suelo son marinas, aunque podemos observar que las golondrinas obtienen su alimento bajo este efecto sobre prados y campos de cultivo.

Basándonos en los ahorros energéticos asociados al efecto de suelo predijimos que las aves que usan este efecto deben volar a velocidades bajas para lograr un ahorro máximo instantáneo de energía durante la temporada reproductiva. Al probar esta hipótesis encontramos que para algunos cormoranes (*Phalacrocorax auritus*), y posiblemente todas aquellas aves que vuelan siempre bajo este efecto, minimizar el tiempo de vuelo entre el nido y el lugar de alimentación es tanto o más importante que el gasto instantáneo de energía. Para estas aves, volar a velocidades altas donde el ahorro energético instantáneo del efecto de suelo es pequeño resulta en la disminución del tiempo dedicado al vuelo, dejando este tiempo libre para dedicarlo a la alimentación y el cuidado de los pollos. Ya que el gasto energético instantáneo durante el vuelo es acumulativo, volar despacio y por lo tanto durante mucho tiempo implica un gasto energético superior a volar rápido y por poco tiempo, incluso si se hace bajo el efecto de suelo. Rechazamos la predicción aerodinámica de vuelo bajo efecto de suelo a velocidades bajas, pero descubrimos una interacción más compleja entre el gasto energético, la velocidad de vuelo y el tiempo empleado en esta actividad. Las otras tres especies incluidas en el estudio —el pelicano pardo (*Pelecanus occidentalis*), el rayador negro (*Rynchops nigra*) y la golondrina (*Hirundo rustica*)— también utilizan el efecto de suelo a velocidades altas, pero en proporciones de

tiempo y ahorros energéticos diferentes de los obtenidos de los cormoranes y también de forma diferente entre ellos.

Existe en el mundo un género con tres especies de aves que usan el efecto de suelo como su forma principal de vuelo y alimentación, los rayadores: *Rynchops albicollis* es nativa de la India, *R. flavirostris* habita el África y *R. nigra* (el rayador negro) habita en el continente americano, incluyendo costas y ríos mexicanos. Los rayadores se caracterizan por tener la parte inferior del pico más larga que la superior, se alimentan volando al ras de la superficie del agua rayándola con su pico para obtener alimento. El trabajo de Withers y Timko (1977) demostró que el arrastre generado por el pico y las alas en contacto con el agua es aproximadamente la milésima parte del arrastre total generado durante el vuelo. Además, dado el efecto de suelo, estas aves pueden planear grandes distancias perdiendo menos altura y velocidad que si estuvieran libres del efecto de suelo.

Vuelo y competencia entre murciélagos

La competencia es un concepto central de muchas discusiones sobre la evolución. Aquí no me referiré a la competencia sino a nuestra hipótesis sobre cómo las hembras de dos especies de murciélagos pueden estar "evitando" la competencia entre ellas por alimento.

Lasiurus cinereus y *L. borealis* son dos especies insectívoras cuyas hembras coexisten alrededor de los grandes lagos de Canadá durante la época de gestación y crecimiento de los cachorros, cuando ambas especies atrapan sus presas al vuelo. Medimos las velocidades de vuelo (de la Cueva, Fenton, Hickey y Blake, enviado) en Pinery Park, Ontario, Canadá, durante varias noches de verano tratando de identificar si nuestras predicciones sobre velocidades óptimas explicaban las velocidades de vuelo de ambas especies y cómo evitaban o disminuían

la competencia por alimento. Nuestras conclusiones indican que ninguna de las especies vuela a velocidades cercanas a nuestras predicciones y que posiblemente están volando a velocidades que faciliten la captura de insectos al vuelo. Si se consideran las características aerodinámicas de las dos especies con respecto al costo y comportamiento durante el vuelo, *L. borealis* es la más pequeña de las dos especies, pero dada la relación de su peso respecto al tamaño del ala, tiene un costo de vuelo de aleteo mayor que *L. cinereus*. En contraste, la velocidad de mejor planeación⁶ es menor en *L. borealis* que en *L. cinereus*. De igual forma *L. borealis* puede dar vueltas más cerradas que *L. cinereus*.

Al tratarse de dos especies pertenecientes al mismo género se puede suponer que su morfología es muy similar, tan similar que una sea un modelo a escala de la otra. Éste no es el caso, si usamos la masa de cualquiera de las dos especies y le damos las características de longitud y área del ala de la otra especie, corregidas para la masa, no resulta en una versión pequeña de *L. cinereus* o una versión grande de *L. borealis*. Las dos especies son morfológica y aerodinámicamente muy distintas, lo cual explica, en parte, su habilidad para coexistir en el mismo lugar durante la temporada de gestación y lactancia, aun cuando ambas especies se alimentan de insectos voladores, ya que sus características aerodinámicas les abren nichos de alimentación diferentes.

Migración y maniobrabilidad

Una aplicación relativamente temprana del concepto de función y forma⁷ al vuelo de las aves es el trabajo de Savile (1957), quien clasifica la forma de las alas. Posteriormente, el trabajo de Greenwalt (1975) demuestra que las aves tienen tres formas básicas de cuerpo-ala que determinan el costo de vuelo. Las diferentes formas ofrecen ade-



Fulvio Eccardi

más adaptaciones para una manera particular de vuelo. Una de ellas es la anseriforme (patos y gansos), caracterizada por alas triangulares y cortas y cuerpo pesado. Estas características les permiten volar grandes distancias en línea recta a velocidades altas durante la migración. Un buen ejemplo de esta adaptación morfológica a los vuelos migratorios es el ganso de la nieve, *Chen caerulescens*. La población occidental de esta especie vuela a lo largo del corredor del Pacífico, desde la isla de Wrangel al norte de Siberia hasta el suroeste de Canadá y el valle central de California.

Las características morfológicas que permiten a estos gansos migrar grandes distancias restringen su maniobrabilidad, la vuelta más cerrada que estos gansos pueden dar tiene unos 20 m de diámetro y la velocidad mínima a la que pueden vo-

lar sin desplomarse es de unos 70 km/h.

Los gansos de la nieve pasan el invierno en parvadas de 3 a 20 mil aves. Durante esta época sus lugares preferidos son los estuarios donde pueden consumir rizomas y los campos de cultivo donde se alimentan de papas. Ya que su velocidad de desplome es tan alta y su curva mínima tan grande, podemos afirmar que la maniobrabilidad de estas aves es muy limitada, sobre todo si la comparamos con la de un águila de peso similar.

Dado que la calidad y cantidad de alimento así como eludir depredadores (coyotes, zorras y águilas) dependen de la localización de los gansos en la colonia, puede ser importante llegar rápida y certeramente a un lugar dado en la parvada cuando ésta está en el suelo. Para resolver el problema de maniobrabilidad para llegar a un lugar, estos gansos, al igual que muchas otras anserifor-

mes, utilizan una maniobra conocida como vuelo invertido.

Durante el vuelo invertido los gansos rotan su cuerpo y alas a lo largo del eje del cuerpo hasta 180 grados, manteniendo la cabeza fija y las alas en forma de V. Durante esta maniobra las aves pueden perder altura a una velocidad mayor que la que perderían planeando, pero sin aumentar su velocidad de desplome, lo cual sería el caso si disminuyeran el área de sus alas, que también aceleraría su descenso. Aunque la predicción aerodinámica indica un aumento en la tasa de pérdida de altura, observaciones preliminares de Heppner en gansos canadienses (*Branta canadensis*) señalan que la tasa de pérdida de altura disminuyó durante la maniobra. Esta maniobra da a las aves la oportunidad de perder altura sin perder control en el vuelo, lo cual puede ser de gran importancia al ser vi-


tal para el ave poder obtener una buena posición en la parvada cuando ésta está en tierra.

Notas finales

Como muchas otras ciencias modernas, los primeros estudios biomecánicos pueden ser atribuidos a Aristóteles y a Leonardo da Vinci. Este último determinó que un artefacto volador impulsado por la fuerza humana logrará su cometido solamente si se usa el músculo más grande del cuerpo humano, el cuádriceps de la pierna.

La selección natural como el principal elemento de la evolución no sólo prevalece en procesos estrictamente biológicos, también en los físicos ha desempeñado un papel primordial, aunque muchas veces ignorado, en la función y forma de las estructuras de los organismos. Las restricciones dadas por la gravedad y los fluidos que la física impone al tamaño de los organismos han limitado su habilidad para sostenerse y desplazarse. La gravedad marca un límite al tamaño máximo de animales y plantas en el planeta.

El estudio de la función y forma de estructuras de los seres vivos ha sido auxiliado por los avances en los estudios de ingeniería y física. Por ejemplo, los primeros modelos modernos para explicar el vuelo con aleteo por insectos, murciélagos y aves se basan en modelos aerodinámicos clásicos y la foto y cinematografía rápidas. No ha sido sino hasta la última década cuando modelos basados en el movimiento cuasi regular de las alas de los animales capturados por medio de la cinematografía y la fotografía ultrarrápida se han incorporado al estudio del vuelo animal.

Aunque la biomecánica no es una ciencia de moda o de presupuestos espectaculares, su campo de investigación es fértil y relativamente poco explorado. El requisito principal para ejercer en este campo es la capacidad para concebir problemas biológicos y ecológicos desde una perspectiva física. 

Notas

1. Lo óptimo, según Gans (1991), representa el mejor estado, pero siempre calificado por una serie de circunstancias limitantes. Cualquier afirmación sobre un estado óptimo debe especificar tanto qué se está optimizando como las circunstancias limitantes que se supone están operando. Sin esta especificación, una sentencia de optimización sólo expresa congruencia de lo observado con la demanda ambiental supuesta, sin cuantificar la cercanía de la correspondencia o la magnitud de la selección.
2. Equivalente a 0.002 kcal/s, hay 16 kcal en una cucharadita de azúcar.
3. Estas aves sólo aterrizan para reproducirse; pasan el resto del año en vuelo.
4. La mediana bisecta simétricamente una serie ordenada de números.
5. Planear es una forma de vuelo pasivo (sin aleteo). Durante este tipo de vuelo no hay un aporte energético que se sobreponga a los arrastres, lo que resulta en una pérdida de altura.
6. La proporción de distancia avanzada contra la altura perdida es mínima.
7. Al hablar de función y forma suponemos que las estructuras presentes en un organismo tienen una forma que optimiza su función. Si no hemos hallado la función de cualquier estructura en un organismo no es porque no la tenga. El misterio de la función de la estructura existe porque nuestras capacidades, o limitaciones observacionales y de ingenio, no han podido descubrir la función de la estructura observada.

Bibliografía

- Alexander, R.McN. 1992. *Exploring Biomechanics*. Scientific American Books, Nueva York.
- Blake, R.W. 1983. Mechanics of gliding in birds with special reference to the influence of the ground effect. *Journal of Biomechanics* 16:649-654.
- Blake, R.W., R. Kolotylo y H. de la Cueva. 1990. Flight speeds of the barn swallow, *Hirundo rustica*. *Canadian Journal of Zoology* 68:1-15.
- Brown, R.H.J. 1948. The flight of birds. The flapping cycle of the pigeon. *Journal of Experimental Biology* 29:322-333.
- Brown, R.H.J. 1953. The flight of birds II. Wing function in relation to flight speed. *Journal of Experimental Biology* 70:90-103.
- De la Cueva, H. 1991. *Mechanics and energetics of ground effect in flapping flight*. Tesis doctoral, Vancouver, University of British Columbia.
- De la Cueva, H. y R.W. Blake. 1993. Mechanics and energetics of ground effect in flapping flight. *Contemporary Mathematics* 141:421-442.
- De la Cueva, H., M.B., Fenton, M.B. Hickey y R.W. Blake.

[s.a.] Energetic consequences of flight speeds of foraging red and hoary bats (*Lasiurus borealis* and *L. cinereus*, Chiroptera: Vespertilionidae).

- Gans, C. 1991. "Efficiency, effectiveness, perfection, optimization: their use in understanding vertebrate evolution", en R.W. Blake (ed.) *Efficiency and Economy in Animal Physiology*, Cambridge University Press, pp. 1-11.
- Greenewalt, C.H. 1962. Dimensional relationships for flying animals. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 144(2).
- Greenewalt, C.H. 1975. The flight of birds. The significant dimensions, their departure from the requirements for dimensional similarity and the effect on flight aerodynamics of that departure. *Transactions of the American Philosophical Society* 65,67 pp.
- Hill, A.V. 1950. The dimensions of animals and their muscular dynamics. *Science Progress* 38:209-229.
- Heppner, F.H. y C. Willard. 1975. Inverted flight in Canada geese. *Condor* 77:478-480.
- McMahon, T. y J.T. Bonner. 1983. *On Size and Life*. Scientific American Books, Nueva York.
- Norberg, R.A. 1981. Optimal flight speed in birds when feeding young. *Journal of Animal Ecology* 50:473-477.
- Norberg, U.M. 1990. *Vertebrate Flight*. Berling, Springer-Verlag.
- Pennycuik, C.J. 1968. Power requirements for horizontal flight in the pigeon *Columba livia*. *Journal of Experimental Biology* 49:527-555.
- Rayner, J.M.V. 1979. A new approach to animal flight mechanics. *Journal of Experimental Biology* 80:17-54.
- Reid, E.G. 1932. *Applied Wing Theory*, McGraw-Hill, Nueva York.
- Savile, D.B.O. 1957. Adaptive evolution of the avian wing. *Evolution* 11:212-214.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: Why is Animal Size so Important?* C. Univ. Press, Cambridge.
- Spedding, G.R., J.M.V. Rayner y C.J. Pennycuik. 1987. Momentum and energy in the wake of a pigeon (*Columba livia*) in slow flight. *Journal of Experimental Biology* 111:81-102.
- Weis-Fogh, T. 1973. Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production. *Journal of Experimental Biology* 59:169-230.
- Weis-Fogh, T. y R.McN. Alexander. 1977. "The sustained power output from striated muscle", en J. Pedley (ed.) *Scale Effects in Animal Locomotion*, Academic Press, Londres, pp. 511-525.
- Withers, C.P. y L.T. Timko. 1977. The significance of ground effect to the aerodynamic cost of flight and energetics of the black skimmer (*Rhynchops nigra*). *Journal of Experimental Biology* 70:13-26.