

precisa dissipar o calor metabólico para evitar super aquecimento, ela pode aumentar o fluxo sanguíneo para a superfície e desviar o sistema contracorrente nos seus membros. Esses mecanismos, que permitem às tartarugas-de-couro fazerem jornadas migratórias de 10.000 quilômetros entre os oceanos árticos e os trópicos, foram, certamente, usados pelos dinossauros para estabilizar a temperatura corpórea.

As taxas metabólicas das tartarugas-de-couro foram usadas como base para simulações, em computador, das temperaturas corporais de dinossauros (Spotila et al. 1991). Três taxas metabólicas foram comparadas: (1) a taxa metabólica de repouso padrão para os répteis vivos; (2) a taxa de repouso medida para as tartarugas-de-couro, que é três vezes a taxa padrão dos répteis; (3) a taxa metabólica das tartarugas-de-couro enquanto elas estão escavando ninhos. Esse é um trabalho árduo e eleva a taxa metabólica cerca de 10 vezes a taxa padrão dos répteis. O modelo também incorporou duas taxas de fluxo sanguíneo (baixa = taxa em repouso, alta = cinco vezes a de repouso) e dois padrões de fluxo sanguíneo (baixo = fluxo para a superfície corporal ínfimo, alto = fluxo para a superfície corporal três vezes o fluxo para o interior do corpo).

Mesmo um animal relativamente pequeno, como o *Deinonychus* (que media cerca de 1,5 m de altura), teria uma temperatura corporal de 10 a 11°C acima da temperatura do ar se tivesse a mesma taxa metabólica de uma tartaruga-de-couro em nidificação, uma baixa taxa de fluxo sanguíneo e baixa circulação sanguínea para a superfície do seu corpo. Portanto, as taxas metabólicas observadas nos grandes répteis parecem ser suficientes para permitir que, mesmo um dinossauro de pequeno porte, tenha uma temperatura corporal bem acima da temperatura do ar e animais maiores com taxas metabólicas mais altas do que as dos répteis atuais teriam morrido de super aquecimento.

16.8 A Evolução das Aves e do Vôo

Poucas transições evolutivas são tão claramente registradas no registro fóssil como o aparecimento das aves na linhagem dos dinossauros Theropoda. Nas décadas de 1860 e 1870 Thomas Henry Huxley foi um ardente defensor desse parentesco, escrevendo que as aves nada mais são do que “répteis glorificados”. De fato, Huxley estava tão impressionado com tantas similaridades que, em seu esquema de classificação, juntou as aves e os répteis na classe Sauropsida. Na maior parte do século seguinte, os sistematas tradicionais, com ênfase em categorias hierárquicas estritas, obscureceu as relações evolutivas pelo fato de colocar as aves e os répteis no mesmo nível taxonômico (classe Reptilia e classe Aves). A sistemática cladística enfatiza as linhagens evolutivas monofiléticas e, atualmente, as aves são vistas, outra vez, como dinossauros terópodos mais derivados. As similaridades entre as Aves e os Theropoda incluem os seguintes caracteres derivados:

- Pescoço alongado e móvel em forma de S.
- Um pé com três dedos voltados para frente e um direcionado para trás (denominado de pé tridátilo).
- Postura digitígrada (isto é, com os dedos suportando o peso do corpo).
- A junta do tornozelo forma-se entre os ossos tarsais (uma junta intertarsal) no lugar de uma junta entre os tarsos e a tibia+fíbula.
- Ossos ocos, ossos pneumáticos.

Estes são caracteres gerais dos Theropoda. Quando olhamos especificamente para os coelurosaurós aparecem mais caracteres derivados:

- Uma fúrcula (osso da sorte) formada pela fusão das clavículas.
- Fusão do osso esterno.

Dromeosaurós com Caracteres Semelhantes aos das Aves

Os dromeosaurós, um grupo ainda mais derivado de coelurosaurós que incluem o *Velociraptor* do famoso “*Jurassic Park*”, tinha caracteres adicionais semelhantes aos das Aves, incluindo a estrutura do punho que lhes permitia flexioná-lo lateralmente enquanto o movimentava em giros. Tal mobilidade provavelmente possibilitou aos coelurosaurós usar suas mãos para agarrar a presa, e isto é reconhecido na linhagem que inclui os dromeosaurós e as Aves: Maniraptora (Latim *manus* = mãos e *raptio* = capturar). As Aves usam o mesmo movimento do punho para produzir um fluxo de ar sobre as penas primárias das asas para gerar ascensão durante o vôo batido. Alguns dromeosaurós mais derivados ainda – tais como *Unenlagia*, predador terrestre de 2 metros de comprimento, da Patagônia – tinha uma modificação na articulação do ombro que permitia maior liberdade do movimento dos membros peitorais. A fossa glenóide (onde o úmero se articula com a cintura peitoral) é orientada lateralmente em vez de ventralmente nesses animais, permitindo movimentar seus membros peitorais para cima e para baixo e golpear para cima e para baixo para capturar a presa. Essa mudança anatômica, que provavelmente fez dos dromeosaurós os predadores terrestres mais eficientes, é a origem dos movimentos para cima e para baixo que as aves utilizam para bater suas asas no vôo.

A descoberta mais dramática no estudo da evolução das aves ocorreu com o registro, no início de 1996, de dinossauros não aves com penas (Padian et al. 2001). Estruturas semelhantes a penas têm sido encontradas em pelo menos cinco linhagens de coelurosaurós, e isso dá a impressão que mais exemplos serão descobertos. As menores estruturas derivadas consideradas semelhantes a penas são filamentos simples de 1 a 5 centímetros de comprimento em *Sinosauropteryx*. Filamentos similares foram identificados em fósseis de *Beipia-*

osaurus e *Sinornithosaurus*. Esses filamentos exibem pouca semelhança com as penas mais derivadas observadas em dinossauros não aves ou com as penas das Aves. Alguns paleontólogos não aceitam essas estruturas como sendo semelhantes a penas, alegando que são artefatos que se formam durante o processo de fossilização. Uma interpretação diferente propõe que essas estruturas são precursoras das penas e que as pequenas penas do *Caudipteryx* e *Protoarchaeopteryx* representam filamentos aglomerados em tufos (Padian 2001).

Penas com vexilo – isto é, penas com superfície nos dois lados de um eixo central semelhante as penas das aves viventes – são preservadas com fósseis de *Caudipteryx* e *Protoarchaeopteryx*. Como notificado no Capítulo 11, *Caudipteryx* tinha penas com vexilo no segundo dedo da mão, onde remiges (principais penas do voo) são encontradas nas aves modernas, e em um tufo de penas com vexilo na cauda. *Protoarchaeopteryx* tinha penas, do tipo plúmulas, no corpo e na cauda, além de uma fileira de penas com vexilos simétricos, com a forma de um leque, na cauda. A ocorrência de dinossauros não aves emplumados sugere que as penas eram presentes em muitas linhagens de dinossauros não aves. É possível que alguns dos dinossauros emplumados do Cretáceo Inferior eram aves secundariamente não-voadoras (leia Paul 2002 sobre uma discussão dessa hipótese).

Pode-se pensar que a descoberta dos dinossauros emplumados não aves com características anatômicas semelhantes a das aves, tais como fúrcula, um esterno quilhado, e membros capazes de movimentos para cima e para baixo, pode levar ao esclarecimento da origem do voo, mas isso não é o caso.

As penas apareceram sem dúvida antes do voo: não até chegarmos ao *Archaeopteryx* que declaramos um animal com membros peitorais grandes recobertos por penas o suficiente para voar. Também não há indícios que as penas apareceram para fornecer isolamento para reter o calor metabólico, porque a ausência de ossos turbinados na passagem nasal, tanto dos dinossauros não aves como das aves primitivas, sugere que esses animais não eram endotérmicos (veja Capítulo 11 sobre essa discussão). Os dinossauros não aves podem ter usado as penas em combinação com posturas do corpo para gerar movimentos relacionados a interações sociais, assim como as aves atuais fazem, e esta hipótese pode explicar a origem das penas. Em um último estágio, as penas bem desenvolvidas, como aquelas do membro peitoral do *Caudipteryx*, podem ter sido usadas para cobrir os ovos no ninho, protegendo-os do sol durante o dia e guardando calor no ninho durante a noite. (Compare a distribuição de penas sobre os membros peitorais de *Caudipteryx* apresentada na Figura 11-13 com a posição dos membros peitorais no dinossauro chocando mostrada na Figura 16-15).

Como as Aves Ficaram Livres do Solo?

Podemos ter absoluta certeza que os dromeossaurus tinham penas, e essas certamente tornaram os dromeossaurus preda-

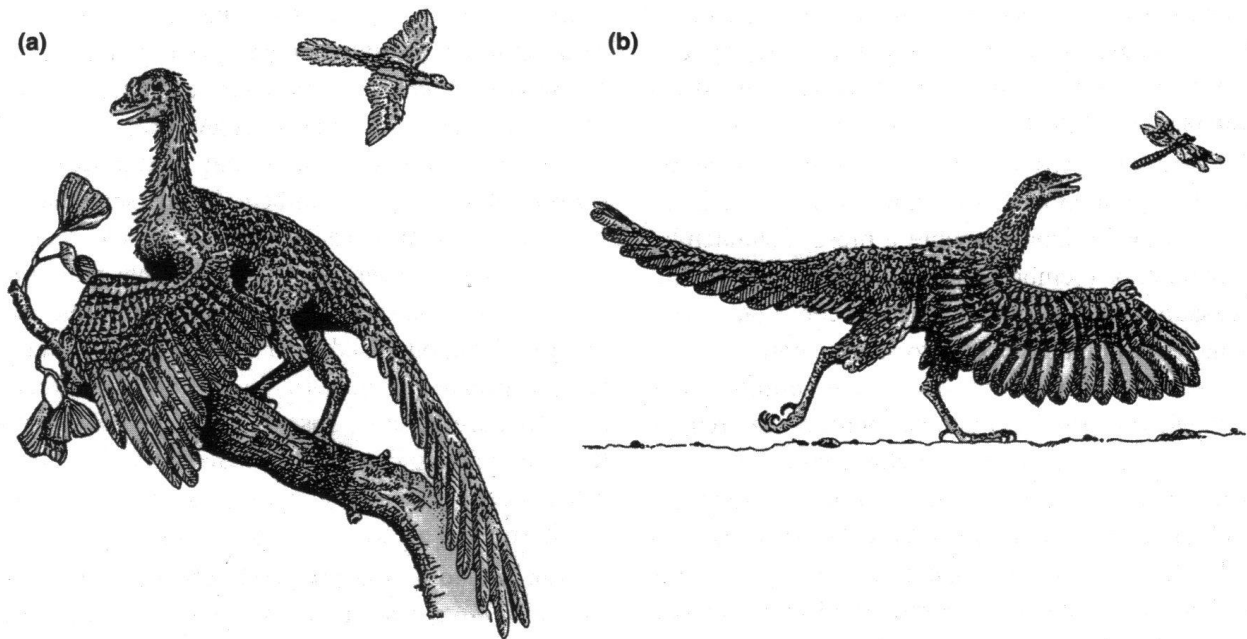
dores terrestres mais eficientes. Como, então, os ancestrais das aves (dromeossaurus pró-aves) mudaram a função de seus membros peitorais e penas em asas e aerofólios? Quais foram as forças seletivas para a evolução das asas e do voo? Como ocorreu a transição dos dinossauros emplumados terrestres, como *Caudipteryx*, para voadores como *Archaeopteryx*? Duas hipóteses coexistem por um século – a teoria arbórea (“das-árvores-para-baixo”) e a teoria terrestre (“do-chão-para-cima”) (Figura 16-22).

Das-Árvores-Para Baixo

A teoria arborícola dominou o meio científico por muito tempo (ver Rayner 1988). De acordo com essa visão, os ancestrais do *Archaeopteryx* eram trepadores arborícolas, que pulavam de galho em galho e de árvore em árvore, de modo muito semelhante ao utilizado por alguns esquilos, lagartos e macacos. Sob pressões seletivas que favoreceriam o aumento da distância e da precisão do deslocamento entre as árvores, estruturas que fornecessem alguma superfície para a força de ascensão deveriam ser vantajosas. *Draco* é um gênero de lagartos arborícolas, das Índias Orientais, com costelas extremamente alongadas, que sustentam asas de pele aos lados do corpo. Eles utilizam suas asas para planar de uma árvore a outra. O voo tem início com um mergulho a partir de um poleiro elevado. O lagarto desce a um ângulo de cerca de 45°, então nivela o voo utilizando a energia cinética desenvolvida durante o mergulho para planar quase horizontalmente. Logo após, um breve planeio ascendente precede o pouso em outro galho. Foram registrados planeios de até 60 metros de extensão, com uma perda de altitude inferior a 2 metros. De acordo com essa hipótese, a evolução de formas voadoras passou de estágios planadores, seguidos de estágios intermediários – tal como *Archaeopteryx*, no qual o planeio era auxiliado por um débil voo batido – até os voadores com voo batido totalmente desenvolvido. A hipótese arbórea recebe um impulso a partir de descrição de um novo dromeossaurus da China, *Microraptor gui*, com penas sobre os membros dianteiros e traseiros e um tufo de penas na extremidade da cauda (Xu et al. 2003). O fato mais marcante é que as penas eram assimétricas semelhantes às penas das aves viventes. Xu propôs que *Microraptor* tinha uma cintura e que as penas dos membros traseiros eram um caráter ancestral dos dromeossaurus proto-aves e que foram perdidas posteriormente na evolução das aves. (As aves viventes têm as extremidades das patas traseiras recobertas por escamas.)

Do-Chão-Para-Cima

Por outro lado, dado que a linhagem dos dromeossaurus consistia de predadores terrestres, bípedes e cursores, é plausível invocar pressões de seleção arborícolas para a evolução



▲ **Figura 16-22** Duas reconstruções de *Archaeopteryx*. (a) A hipótese das-árvores-para-baixo, mostrando *Archaeopteryx* como um trepador arborícola e (ao fundo) planador. (b) A hipótese do-chão-para-cima, mostrando *Archaeopteryx* como um caçador arborícola e cursor.

do vôo nas aves? A teoria do-chão-para-cima postula que o vôo batido evoluiu diretamente a partir de corredores bípedes terrícolas (Ostrom 1974).

De acordo com a primeira versão desta hipótese (a teoria cursora), os ancestrais das aves eram corredores bípedes, velozes, que utilizavam suas asas como planadores, para aumentar a força de ascensão e aliviar o peso durante a corrida. Em um desenvolvimento posterior, as asas eram batidas enquanto o animal corria, fornecendo uma propulsão adicional para frente, à semelhança de uma galinha que se desloca através de um terreiro, batendo as asas para fugir de um cão. Finalmente, os músculos peitorais e as penas de vôo tornaram-se, suficientemente, desenvolvidos para o vôo potente e pleno através do ar.

A teoria cursora em sua forma original falhou como explicação para a origem do vôo porque o batimento das asas não teria sido um mecanismo eficiente para os dinossauros proto-aves aumentarem a velocidade de corrida. Para obter aceleração, é necessária uma tração máxima sobre o solo e, essa tração, só pode ser fornecida pelo contato firme dos pés com um substrato sólido. Estendendo as asas emplumadas para criar ascensão deve ter diminuído o peso do corpo sobre os pés e *reduzido* a tração, diminuindo a velocidade do animal em vez de aumentá-la. O pequeno acréscimo na arremetida que pode ser conseguido com as asas pequenas e penas curtas, dos dromeossauros semelhantes aos *Caudipteryx*, pode não ter compensado a perda da força de velocidade dos membros traseiros e, muito menos, incrementado a aceleração.

Um espécime de *Archaeopteryx*, que foi erroneamente identificado como um Coelurosauria proto-ave, por mais de 100 anos, revelou alguns detalhes da mão e do pé, desconhecidos anteriormente, o que levou a uma modificação da teoria cursora. Alguns elementos da mão estão extremamente bem preservados nesse espécime e mostram as garras córneas nos dedos 1 e 3. Essas garras assemelham-se às de uma ave de rapina.

As similaridades na morfologia de mão, metacarpo, antebraço, úmero e aparelho peitoral de *Archaeopteryx* e de vários dromeossauros podem mostrar que ambos usavam os membros dianteiros para capturar as presas. O membro dianteiro e o ombro de *Archaeopteryx* não foram muito modificados estruturalmente em relação à condição esquelética dos dromeossauros, e *Archaeopteryx* difere de todas as outras aves conhecidas pela ausência de diversas características críticas para o vôo batido – carpometacarpo fundidos, articulações do punho e do cotovelo limitadas, coracóides modificados e um esterno laminar com quilha (Jenkins 1993). Na verdade, as únicas características esqueléticas do *Archaeopteryx* que sugere o vôo é a fúrcula bem desenvolvida (osso da sorte) e a posição lateral da fossa glenóide que permite os movimentos para-cima e para-baixo dos membros peitorais. Essas duas características estão presentes nos dromeossauros proto-aves, e os *Archaeopteryx* parecem ter sido melhor adaptados para a predação do que para o vôo. A partir dessas considerações, Ostrom postulou que as asas incipientes dos ancestrais proto-aves de *Archaeopteryx* evoluíram primeiramente como armadilhas para capturar insetos

ou outras presas contra o solo, ou para derrubá-los no chão, facilitando a apreensão pelas garras e dentes. Em seguida, as asas tornaram-se ainda mais modificadas em apêndices vibráteis capazes de subjugar presas maiores.

Modelos aerodinâmicos sugeriram outro refinamento na hipótese do-chão-para-cima. Por exemplo, a asa poderia ter auxiliado nos saltos horizontais sobre a presa. Estendendo, ou movimentando, os membros dianteiros durante um salto, um dromeossauro proto-ave poderia não só controlar a arfagem, o balanço e a guinada, enquanto saltava para capturar um inseto voando, mas também manter seu equilíbrio durante o pouso (Rayner 1988). O fato das perdizes baterem as asas quando correm elevado-se em inclinações quase verticais levou Kenneth Dial (2003) a sugerir que a “assistência das asas inclinadas durante o voo” (Wing Assisted Inclined Running – WAIR) pode ter desempenhado um papel na origem do voo. Nos experimentos laboratoriais Dial encontrou que as perdizes batem suas asas quando correm para cima (ascendem) em inclinações verticais de 45°. Já os filhotes recém nascidos de galinha podem ascender em inclinações de 50°. Usando WAIR, quator dias após o nascimento (quando têm penas das asas mais longas) esses filhotes são capazes de ascender em uma inclinação de 60°. e os adultos podem se elevar a 90°. A contribuição das asas para a habilidade de aves trepadoras foi testada pela forma das penas do voo. Durante a primeira semana após o nascimento as penas são muito curtas e sua forma não afeta a performance do movimento de subida, mas para aves mais velhas, a remoção de metade da superfície das penas reduziu o ângulo máximo de ascensão para 10°. a 20°. Quando removiam totalmente as penas do voo as aves não eram capazes de subir em ângulos maiores que 60°. Talvez *Caudipteryx* e outros dromeosaurus proto-ave utilizavam inicialmente seus membros-asa para aumentar sua habilidade de ascensão.

Pelo apresentado uma origem terrestre do voo mostra ser consistente com múltiplas linhas de evidência dando suporte a origem do voo (Padian 2001). Os complexos movimentos das asas e do punho que as aves utilizam para gerar ascensão e resistência parecem ser consistentes com os movimentos “pega-presa” dos predadores terrestres mais do que com movimentos de impulsão e arranque e usados para trepar por meio dos ramos das árvores. Realmente, membros peitorais emplumados semelhantes aqueles dos *Caudipteryx* e *Archaeopteryx* mostram poucas adaptações para a vida arborícola.

16.9 *Archaeopteryx* e as Outras Aves

Archaeopteryx é a ave mais primitiva que se conhece, sendo as aves (Aviale) definidas como *Archaeopteryx* mais as aves atuais (Neornithes), e todas descendem do ancestral comum mais recente. Os fósseis de *Archaeopteryx*, provenientes de

sedimentos de granulometria fina, mostram impressões de penas muito mais diferenciadas que as penas de *Caudipteryx* e *Protoarchaeopteryx*. Entretanto, esses fósseis não formam uma série mostrando uma sucessão progressiva ao longo do tempo. *Archaeopteryx*, que é mais antigo que *Caudipteryx* e *Protoarchaeopteryx*, também é mais semelhante as aves. Devido a essas discordâncias, poucos paleontologistas ainda insistem que as aves derivaram de linhagens arcossaurias que se separaram do estoque dos saurisquios, mais antigo que os Therapoda (Feduccia e Wild 1993, Feduccia 1996). O mais provável é que *Archaeopteryx*, *Caudipteryx* e *Protoarchaeopteryx* eram fósseis vivos em seus tempos, existindo lado a lado com formas mais derivadas – como são os celacantos, peixes pulmonados e mamíferos monotremados (ornitorrinco e equidna) nos dias de hoje.

Em adição a uma provável cobertura de penas de contorno, *Archaeopteryx* tinha as penas da asa diferenciadas em uma série distal de rêmiges primárias, nos ossos da mão, e uma série interior de rêmiges secundárias ao longo do antebraço (Figura 16-23). Esse arranjo das penas de voo é, essencialmente, o mesmo observado nas aves atuais. Além disso, as penas de voo nas asas de *Archaeopteryx* têm vexilos assimétricos, como aqueles das aves voadoras, sugerindo que elas foram modeladas pelas forças aerodinâmicas associadas ao voo batido. As retrizes (penas da cauda) de *Archaeopteryx* eram arranjadas em 15 pares, ao longo dos lados da 6ª até a 20ª vértebra caudal.

Qual a Capacidade de Voo de *Archaeopteryx*?

Provavelmente, *Archaeopteryx* foi o último sobrevivente relicto que era contemporâneo de muitas espécies típicas de aves, e se a fina granulometria da argila da formação Solnhofen não tivesse preservado de modo fidedigno a impressão das penas de *Archaeopteryx* esse poderia realmente ser confundido com um pequeno dinossauro (Figura 16-24). No entanto, muitas evidências sugerem que *Archaeopteryx* era capaz de voar: as proporções do seu esqueleto eram semelhantes às de algumas aves atuais que voam; o número de rêmiges primárias e secundárias era idêntico ao das aves atuais; a assimetria de suas rêmiges é como aquela observada nas aves voadoras atuais; e a fúrcula era grande. O sétimo espécime de *Archaeopteryx* revela uma característica, não visível nos fósseis conhecidos anteriormente – um esterno retangular que era associado, provavelmente, a fortes músculos de voo. Resumindo, estas características são consistentes com a idéia de que *Archaeopteryx* era uma ave voadora (Martin 1983; Rayner 1988).

Ao contrário dos ancestrais proto-ave das aves, *Archaeopteryx* tinha asas suficientemente grandes para contribuir na aceleração quando corria. Provavelmente, *Archaeopteryx*



◀ **Figura 16-23** Um fóssil de *Archaeopteryx lithographica* mostrando detalhes das penas preservadas em argila de fina granulometria.

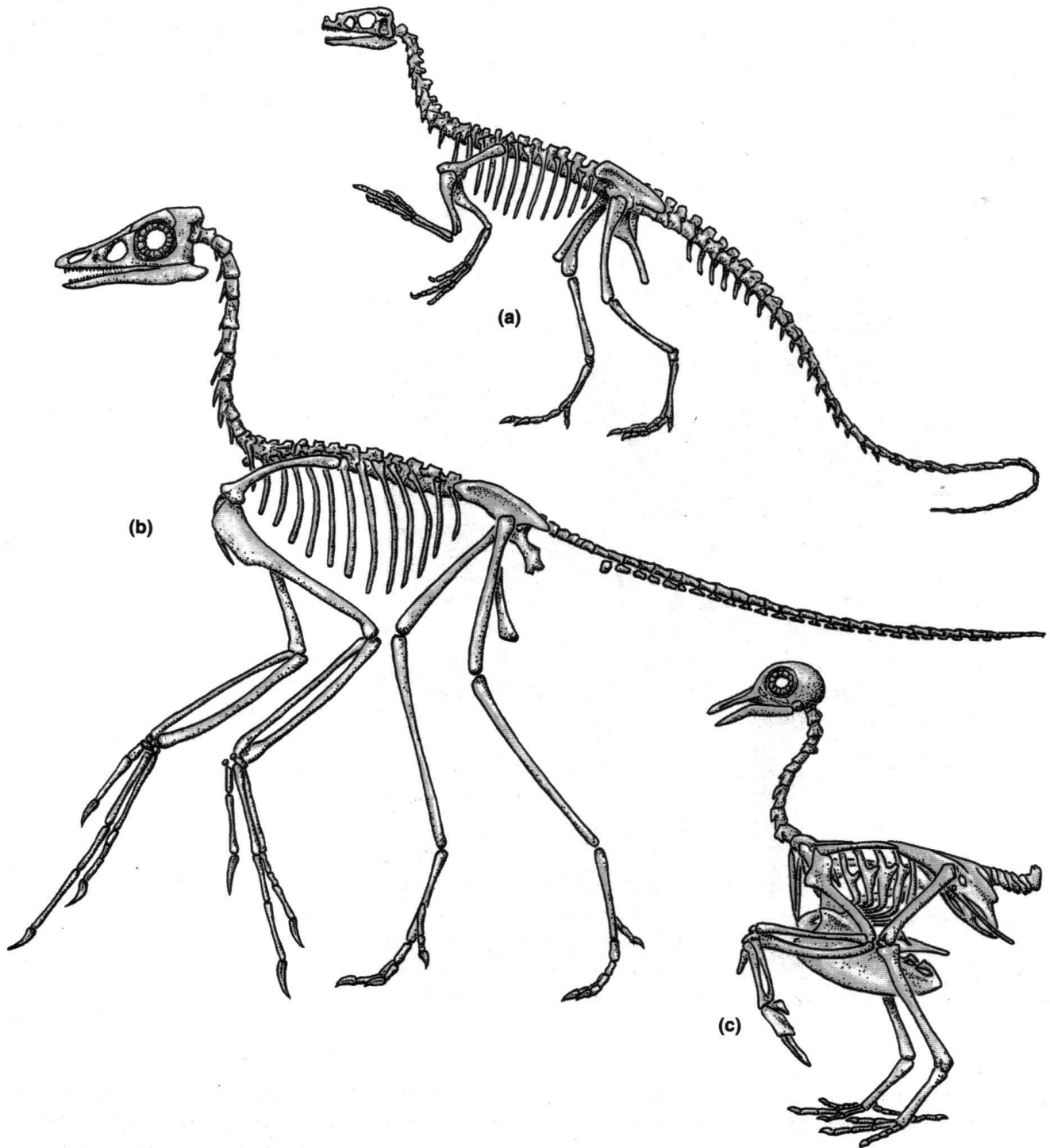
decolava correndo e batendo as asas, como fazem muitas aves grandes atualmente. Uma vez que o animal tivesse decolado, os cálculos de sua capacidade metabólica sugerem que *Archaeopteryx* podia voar no mínimo 1,5 quilômetros a uma velocidade de 40 quilômetros por hora (Ruben 1991, 1993).

Um animal que podia decolar do solo e voar rapidamente, por várias centenas de metros, seria capaz de escapar de predadores ou voar para as árvores. Muitas aves atuais, incluindo predadores cursores, tais como *Geococcyx californianus* (“roadrunner”) da América do Norte e o serpentário africano, utilizam o voo exatamente dessa maneira. Assim, *Archaeopteryx* pode ser interpretado, plausivelmente, como um predador cursor-terrácola, que podia saltar no ar para capturar insetos voadores, e voar rapidamente para escapar

de seus próprios predadores. *Archaeopteryx*, provavelmente, não podia pousar em árvores, pois ele reteve a estrutura primitiva do pé, que não permitia se agarrar a um galho. Parece provável que *Archaeopteryx* aterrissava correndo, como fazem as galinhas, as codornas e os faisões.

16.10 Aves Primitivas

Mais fósseis de aves tem sido descobertos desde 1990 do que em todo o século anterior o que tem ampliado muito nosso conhecimento quanto à evolução das aves, após *Archaeopteryx* (Chiappe e Dyke 2002, Chiappe e Witmer 2002). Temos agora uma visão clara da seqüência de aparecimentos dos caracteres derivados das aves dos dromeos-

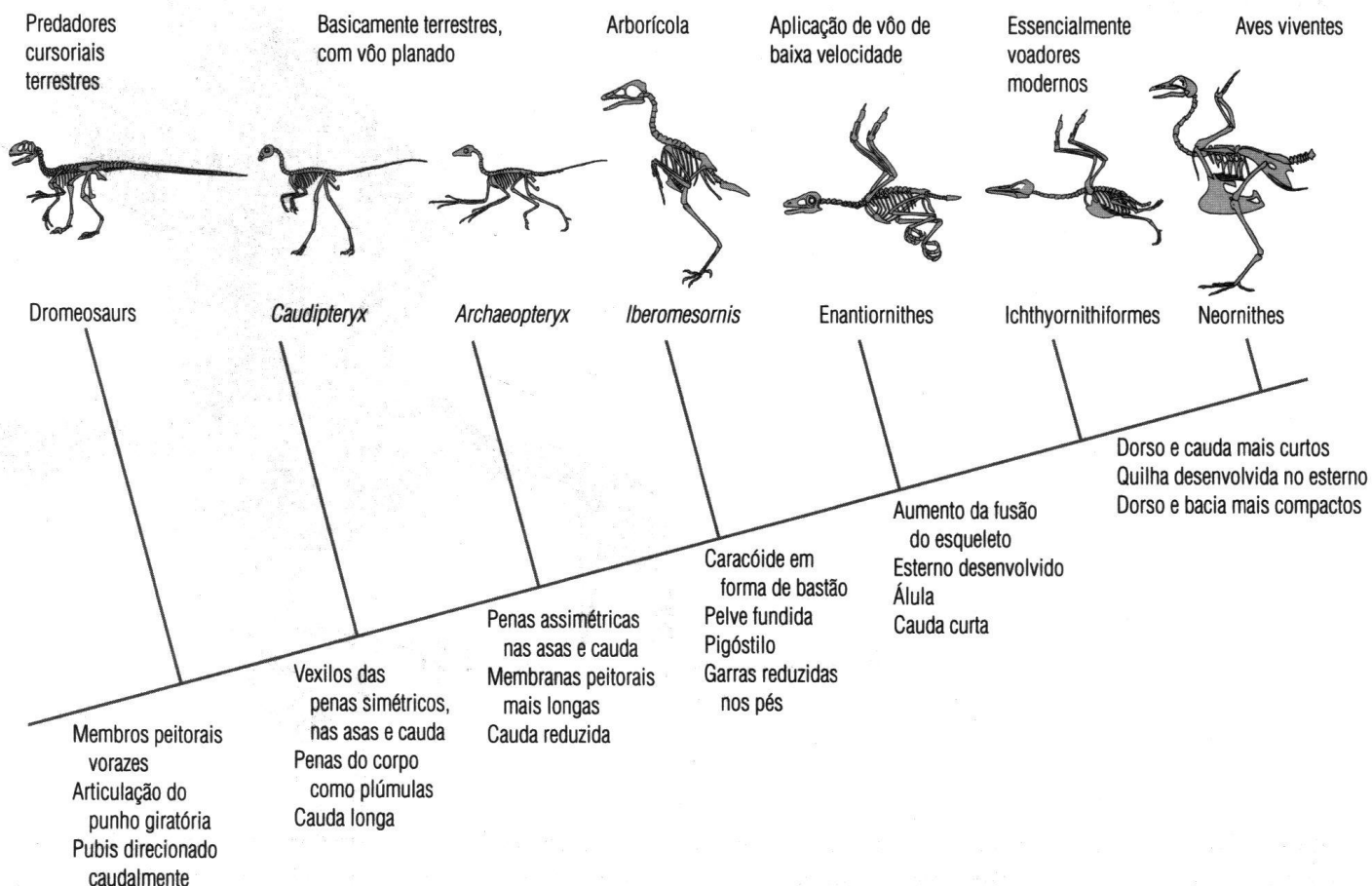


▲ **Figura 16-24** Similaridades estruturais de dinossauros não aves, *Archaeopteryx*, e aves. Uma reconstrução do esqueleto de *Archaeopteryx* (b) comparado ao de um dromeosauo primitivo (*Ornitholestes*, a) e ao de uma ave moderna (c).

sauros não aves até as aves primitivas (Figura 16-25). Os sítios chineses apresentam fósseis preservados de modo excelente, e descobertas importantes têm sido feitas no sítio de Las Hoyas, do Cretáceo Inferior, na Espanha. *Iberomesornis* tinha uma cintura peitoral mais derivada do que aquela de *Archaeopteryx*, com coracóide mais desenvolvido, uma apófise da fúrcula e uma ulna mais longa do que o úmero.

Além disso, a cauda era reduzida a uma série de vértebras livres e várias vértebras fundidas (o pigóstilo). O pé tinha garras curvas e o hálux oponível (isto é, o artelho voltado para trás). Esta estrutura do pé permite às aves modernas empoleirar-se, porque as pernas curvam um ligamento que envolve, firmemente, os artelhos em torno do galho. A presença de garras curvas e um hálux reversível em aves do

Dromeossauros emplumados



▲ **Figura 16-25** Evolução dos caracteres derivados das aves.

Cretáceo Inferior, tal como *Iberomesornis*, sugere que elas eram capazes de pousar em árvores.

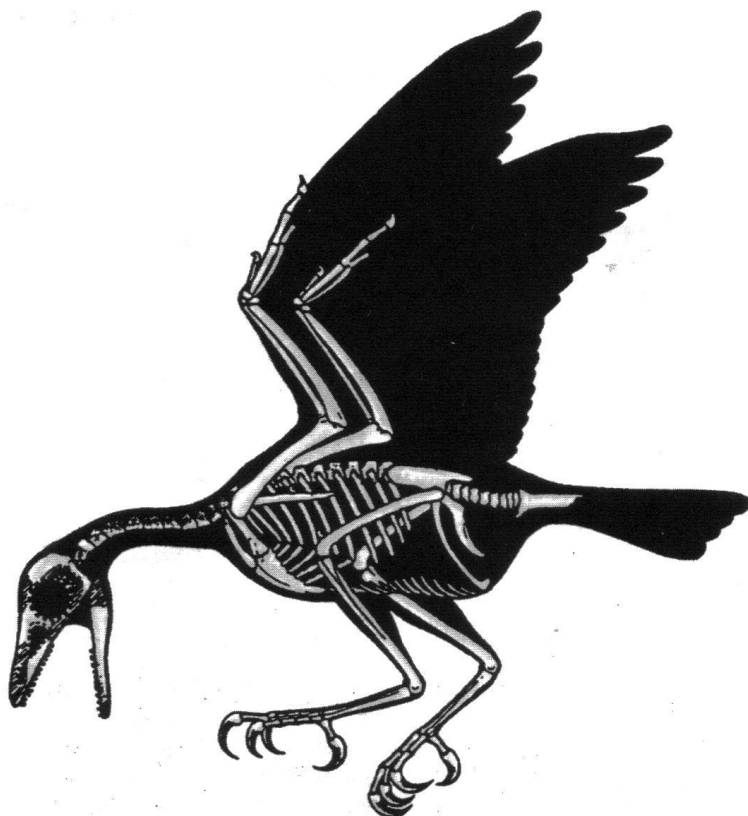
Um grupo de aves, conhecidas como Enantiornithes (“aves opostas”, por causa dos metatarsos serem fusionados de forma distinta daqueles das aves modernas), foi descoberto, inicialmente, na Argentina e hoje é conhecido de seis continentes surgiu entre 141 e 70 milhões de anos atrás. A irradiação dos enantiornitíneos, que inclui a maioria das aves conhecidas do Cretáceo, é uma linhagem separada daquela das aves modernas. *Sinornis* (Figura 16-26) do Cretáceo Inferior, da China, era do tamanho de um pardal e o menor enantiornitíneo descoberto até hoje. *Enantiornis*, da Argentina, era do tamanho de um urubu-de-cabeça-vermelha. A maioria dos Enantiornithes era de tamanho pequeno a médio e viviam em árvores, mas alguns tinham pernas longas e foram, provavelmente, aves paludícolas, e outros tinham garras potentes como as dos gaviões atuais.

Os Enantiornithes continuaram as tendências observadas em *Iberomesornis*. *Sinornis* tinha uma coluna vertebral com apenas 11 vértebras dorsais, comparadas às 14 de *Archaeopteryx*. O tronco curto e a cauda deslocavam o centro

de massa próximo aos membros dianteiros, como nas aves atuais, em vez de próximo aos membros traseiros como nos arcossauros cursores terrestres. Muitos dos caracteres derivados dos Enantiornithes estão associados com o vôo. Por exemplo, o punho podia curvar-se fortemente para trás, como nas aves modernas, de tal forma que a asa podia ser dobrada contra o corpo. O esterno tinha quilha desenvolvida. A álula (um penacho de penas sobre o primeiro dígito da asa de uma ave que aumenta a capacidade de manobra em vôo de baixa velocidade) é vista pela primeira vez em um enantiornitíneo de Las Hoyas, *Eoavulavis* (“ave recém-nascida com álula”).

Gobipteryx é um enantiornitíneo conhecido através de crânios encontrados em depósitos do Cretáceo Superior, na Mongólia, e a única entre as aves do Cretáceo por não ter dentes. Nos mesmos depósitos, onde foram encontrados os fósseis de *Gobipteryx* adultos, a expedição Polonesa-Mongoliana encontrou ovos fossilizados, alguns dos quais continham esqueletos bem preservados, com crânios muito semelhantes aos de *Gobipteryx* adulto. Os esqueletos destes embriões estavam bem desenvolvidos, sendo provável que

► **Figura 16-26** *Sinornis*, do depósito de regiões lacustres do Cretáceo Inferior na China.



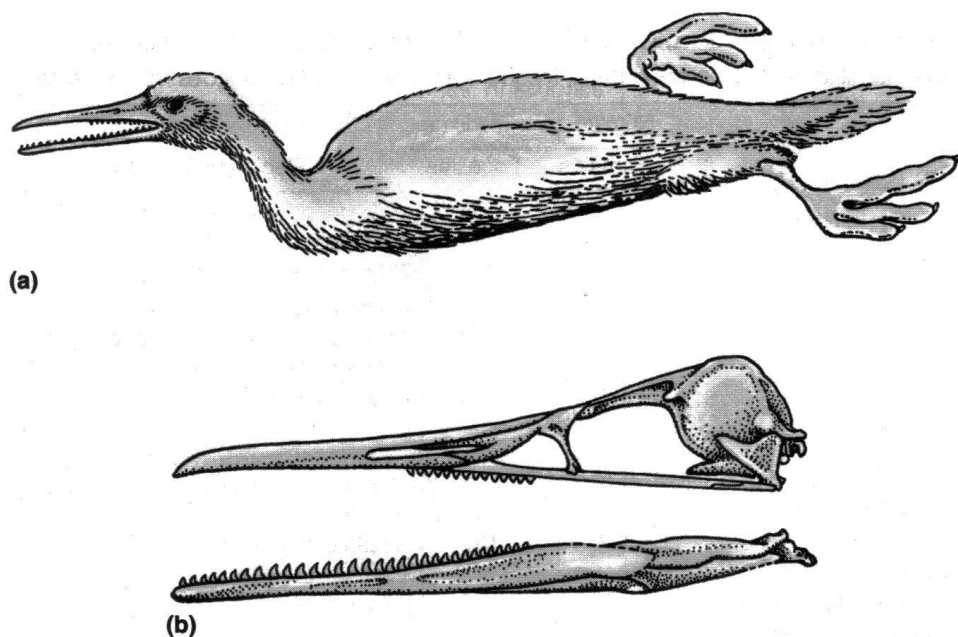
os filhotes fossem precoces no momento da eclosão (isto é, capazes de caminhar e encontrar seu próprio alimento).

Além desses fósseis, abundantes impressões de penas e pegadas fossilizadas indicam que as aves habitavam os Hemisférios Norte e Sul, já no Cretáceo Inferior. As diferenças entre as espécies fósseis conhecidas – aves voadoras e não-voadoras, além de uma mergulhadora com pé-propulsor – combinadas com a ampla distribuição geográfica das aves no Cretáceo, sugerem que muito da evolução das aves ocorreu mais no Jurássico do que se pensava. Infelizmente, o registro fóssil de aves do Jurássico é pobre. A evolução das aves é uma área de vivas controvérsias e os pontos de vista sobre as relações filogenéticas das aves correm o risco de mudar, substancialmente, à medida que novos materiais forem estudados.

Representantes da linhagem que inclui as aves modernas (Ornithurae) também são conhecidos do Cretáceo. Os Ichthyornithiformes eram aves voadoras com uma quilha bem desenvolvida no esterno e cauda e dorso curtos, mas possuíam dentes. Várias espécies de *Ichthyornis* foram determinadas com base, principalmente, nas diferenças de tamanho. Em geral, os Ichthyornithiformes eram do tamanho de gaivotas e trinta-réis e devem ter tido hábitos semelhantes.

Outro grupo de aves do Cretáceo Superior, que está na linhagem das aves modernas, os Hesperornithiformes, eram aves que não voavam, nadadoras e mergulhadoras de pés-propulsores. *Enaliornis*, um fóssil da Inglaterra, estabelece

a presença dos Hesperornithiformes no Cretáceo Inferior e foram um grupo bem diversificado no Cretáceo Superior. Os Hesperornithiformes eram de tamanho médio a grande, e especializados para o mergulho através de pés-propulsores (Figura 16-27). O corpo e o pescoço eram alongados, o esterno não tinha quilha e os ossos não eram pneumáticos. Os dentes persistiam nos ossos maxilar e dentário. As penas, preservadas em dois espécimes de *Parahesperornis*, eram plumáceas (plúmulas) e as aves podem ter tido um aspecto “peludo”, algo semelhante ao dos kiwis atuais. Os pés eram localizados mais caudalmente no corpo (uma posição que é característica de muitas aves mergulhadoras com pés-propulsores), e os artelhos tinham lobos como aqueles encontrados nos mergulhões atuais. O fêmur e o tibiotarso eram travados no lugar e não podiam girar sob o corpo. Conseqüentemente, os Hesperornithiformes não teriam sido capazes de andar em terra e, provavelmente, deslocavam-se para frente deslizando sobre seus ventres. Os Hesperornithiformes eram desprovidos de asas, diferentemente das aves mergulhadoras modernas. A localização lateral dos pés teria tornado possível, aos Hesperornithiformes, exercer uma força diretamente para trás durante a natação e o mergulho, sem um componente para cima que tenderia a levá-los para a superfície. Um aumento na densidade dos ossos dava um alto peso específico aos Hesperornithiformes, o que teria facilitado o mergulho. Os coprólitos encontrados junto com *Hesperornis* contêm restos de pequenos peixes.



<Figura 16-27 Os Hesperornithiformes eram aves não-voadoras e com dentes. (a) Reconstrução de *Hesperornis*. (b) Crânio de *Parahesperornis*; observe os dentes nos ossos maxilar e dentário.

16.11 A Evolução das Ordens e Famílias Derivadas de Aves

As aves modernas, os Neornithes, provavelmente começaram a se diversificar durante a última parte do Cretáceo, substituindo os Enantiornithes como as formas de aves predominantes. O momento da origem das aves é constantemente o assunto de debates acalorados porque os estudos moleculares sugerem que a origem das modernas ordens das aves pode ser traçada no Cretáceo, possivelmente há 90 e 100 milhões de anos, e localizada na Gondwana (Cracraft, 2002). Em contraste, as evidências fósseis das aves modernas do Cretáceo são esparsas e consistem de ossos isolados e nenhum esqueleto completo. Os fósseis incompletos tornam sua permanência dentro de Neornithes controversa, e muitos paleontologistas duvidam que as aves modernas tenham se originado tão cedo no Cretáceo Inferior (Chiappe e Dyke 2002).

Certamente a principal irradiação das famílias de aves ocorreu durante a Era Canozóica. O Eoceno foi o Período de maior diversificação das aves. Naquele Período originaram-se mais famílias atuais do que em qualquer outro. A maioria dessas famílias consiste de aves aquáticas adicionais e não-Passeriformes habitantes de florestas. No Mioceno ocorreu uma segunda irradiação e incluiu poucas famílias adicionais de aves aquáticas, mas, principalmente, pássaros terrícolas que eram adaptados a ambientes mais secos e menos florestados. Muitas das famílias de aves já tinham evoluído no final do Mioceno, e muitos gêneros e algumas espécies, ainda existentes, estavam presentes no Plioceno. As aves, formaram, aparentemente, comunidades ecológicas complexas na metade da Era Cenozóica.

Aves são animais móveis, capazes de ultrapassar barreiras, tais como, cadeias de montanhas e corpos d'água que limitam o deslocamento de animais terrestres, e como resultado disso muitas ordens de aves têm uma ampla distribuição geográfica mundial (Tabela 16.1).

Filogenia das Aves Atuais

As relações filogenéticas entre as aves atuais são pouco conhecidas e são objetos de contínuas controvérsias. Diferentes pontos de vista, sobre estas relações e as dificuldades inerentes ao estudo delas, podem ser encontrados nas revisões feitas por Cracraft (1986), Olson (1985), Sibley et al. (1988), Raikow (1985a), Houde (1986, 1987), Sibley e Ahlquist (1990) e Norell e Clarke (2000). Uma hipótese corrente é apresentada na Figura 16-28.

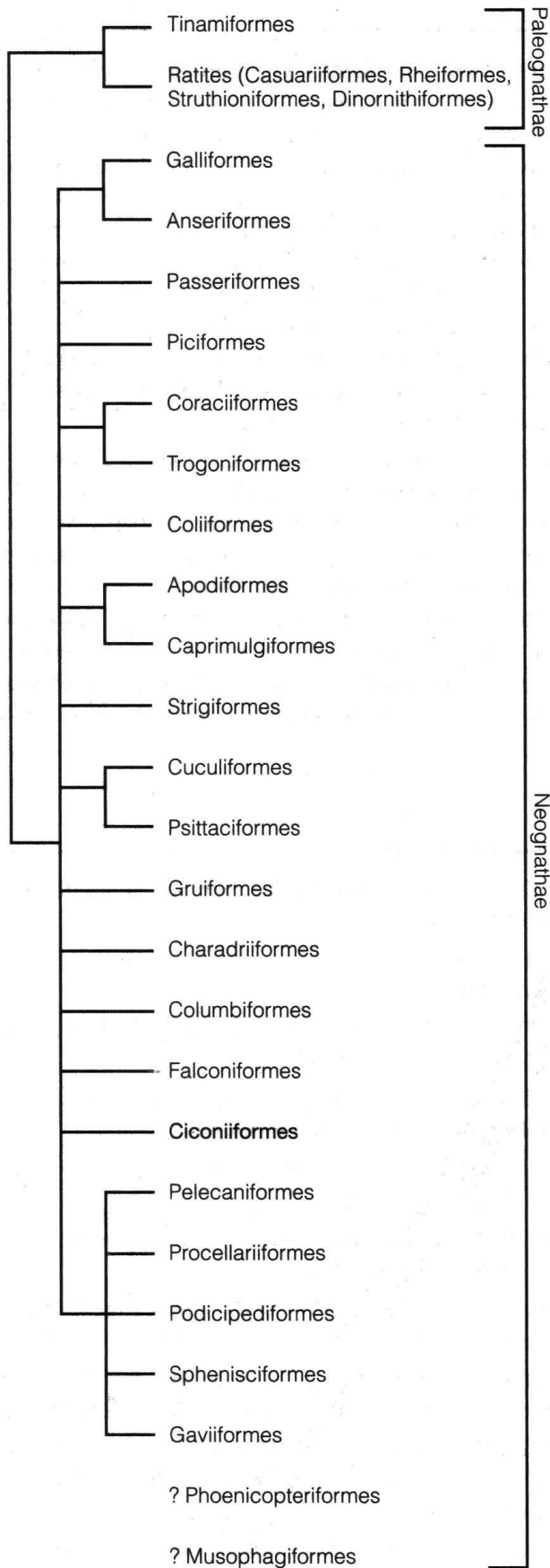
A falta de consenso sobre a filogenia das aves atuais torna impossível fornecer um cladograma que represente uma hipótese, amplamente, aceita das relações evolutivas. Charles Sibley e seus colaboradores (Sibley et al. 1988, Sibley e Ahlquist 1990) apresentaram uma análise cladística baseada em comparações de DNA. Sua classificação dos pássaros tem sido bem aceita, mas sua análise das relações entre as aves não-Passeriformes é mais controversa. Ela fornece um bom exemplo de algumas das dificuldades na reconstrução da filogenia, baseada apenas em métodos moleculares.

Uma das principais controvérsias na filogenia das aves centraliza-se nas relações de um grupo de aves que não voam, conhecidas como ratitas. As ratitas atuais incluem avestruzes (Struthioniformes, África), emas (Rheiformes, América do Sul), emus e casuares (Casuriiformes, Austrália) e kiwis

TABELA 16.1

Classificação das aves atuais ao nível de ordens. As regiões geográficas representam a distribuição da ordem como um todo; as famílias dentro destas ordens, freqüentemente, têm distribuições mais restritas.

Classificação	Número aproximado de		Região geográfica
	Famílias	Espécies	
Paleognathae			
Tinamiformes (macucos, inambus, codornas)	1	47	Neotropical
Casuariiformes (emus e casuares)	2	2	Austrália, Nova Guiné
Rheiformes (emas e nandus)	1	2	Neotropical
Struthioniformes (avestruz)	6	9	Neotropical, África, Austrália, Nova Zelândia, Nova Guiné
Dinornithiformes (kiwis)	1	3	Nova Zelândia
Neognathae			
Galliformes (mutuns, jacus, aracuãs, Megapodiidae, galinha-d'angola, faisões, perus, codornizes, perdizes, Tetraonidae ["grouse"])	5	258	Ampla distribuição
Anseriformes (anhumas, tachãs, patos)	2	161	Ampla distribuição
Passeriformes (pássaros, incluindo as aves canoras)			
Tyranni (Eurilaimidae ["broadbills"], Pittidae ["pittas"], Philepittidae ["asities"], Acantisittidae ["New Zealand wrens"], Tyrannidae [bem-te-vis], Cotingidae [cotingas], Pipridae [dançarinos], Dendrocolaptidae [arapaçus], Furnariidae [joão-de-barro], Formicariidae [choca-da-mata], Rhyncroptidae [tapaculos])	15	1138	Pantropical
Passeres			
Corvos e formas relacionadas	31	1113	Ampla distribuição
Sabiás e formas relacionadas	7	611	Ampla distribuição
Sittidae ["nuthatches"], Troglodytidae [corruíras] e formas relacionadas	14	1168	Ampla distribuição
Alaudidae ("larks"), pardais, tentilhões, Parulidae, cambacicas, saís, sairas, sanhaços, pássaros-pretos, melros e formas relacionadas	17	1651	Ampla distribuição
Piciformes (arirambas, capitães-de-bigode, Indicatoridae ["honeyguides"], tucanos e pica-paus)	8	410	Ampla distribuição
Coraciiformes (martins-pescadores, Todidae ["todies"], juruvas, Meropidae ["bee-eaters"], Coraciidae ["rollers"], Upupidae ["hoopoes"], Bucerotidae ["hornbil"])	10	218	Ampla distribuição
Trogoniformes (surucuás, "quetzal")	1	39	Pantropical, exceto Austrália
Cóliiformes ("mousebirds")	1	6	África
Apodiformes (andorinhões, beija-flores)	3	422	Ampla distribuição
Caprimulgiformes (bacuraus, curiangos, urutaus, guácharo)	5	113	Ampla distribuição
Strigiformes (corujas)	2	186	Ampla distribuição
Cuculiformes (cucos, cigana)	6	143	Ampla distribuição
Psittaciformes (papagaios)	3	358	Pantropical e Austrália
Gruiformes (saracuras, carquejas, patinhos-d'água, Rhyncroptidae ["kagu"], Mesornitidae ["roatelos"], pavãozinho-do-pará, Turnicidae ["buttonquail"], grous, carão, jacamins, seriemas, abetardas)	11	213	Ampla distribuição
Charadriiformes (aves limícolas, batuínas, maçaricos, gaivotas, gaivotas-rapineiras, trinta-réis, Alcidae ["auks", "murre", "puffins"], Pteroclididae ["sandgrouse"])	19	366	Ampla distribuição
Columbiformes (rolas, pombos)	1	310	Ampla distribuição
Falconiformes (condores, gaviões, águias, falcões, caracarás)	5	311	Ampla distribuição
Ciconiiformes (garças, socós, bico-de-sapato [Balaeniceps], cegonhas, curicacas, colhereiros)	5	120	Ampla distribuição
Pelecaniformes (rabos-de-palha, atobás, biguás, pelicanos, fragatas)	6	67	Ampla distribuição
Procellariiformes (albatrozes, bobos, pardelas)	4	115	Ampla distribuição
Podicipediformes (mergulhões)	1	21	Ampla distribuição
Sphenisciformes (pingüins)	1	17	Hemisfério Sul
Gaviiformes ("loons")	1	5	Novo Mundo, Eurásia
Phoenicopteriformes (flamingos)	1	5	Ampla distribuição, exceto Austrália
Musophagiformes (turacos)	1	23	África



▲ **Figura 16-28** Relações filogenéticas das ordens viventes de Aves.

(Dinornithiformes, Nova Zelândia). Essas massas continentais faziam parte do supercontinente do Sul, a Gondwana, e sugeriu-se que as ratitas originaram-se de um único ancestral que não voava e que era, amplamente, distribuído na Gondwana. Por esta hipótese as ratitas formariam um grupo monofilético e sua distribuição geográfica atual reflete o fracionamento da Gondwana no Mesozóico Superior e no Cenozóico Inferior.

Uma hipótese alternativa propõe que as similaridades das ratitas viventes são caracteres ancestrais encontrados em muitas linhagens de aves. As ratitas e um outro grupo de aves, os tinamídeos (macucos, inambus) das Américas Central e do Sul, compartilham a estrutura paleognata do palato. Esse palato é caracterizado pelos pré-vômeres que estendem-se caudalmente para se articularem com os palatinos e pterigóides, e os grandes processos basipterigóides que se articulam com os pterigóides. O palato paleognato é distinto do palato neognato, característico de outras aves. Os caracteres palatais paleognatos são vistos em aves com dentes, tais como *Hesperornis* e na ave primitiva sem dentes do Cretáceo, *Gobipteryx*. Esses caracteres também estão presentes nos estágios iniciais do desenvolvimento embrionário das aves neognatas. Assim, a condição paleognata dos ratitas e tinamídeos pode ter evoluído independentemente por neotenia a partir de uma forma neognata. Essa possibilidade significa que as aves paleognatas não formam, necessariamente, uma linhagem monofilética. Além do mais, a descoberta de aves relacionadas com as avestruzes, nos depósitos do Paleoceno e do Eoceno, na América do Norte e na Europa, põe em dúvida a hipótese de que a distribuição atual das ratitas seja o resultado de eventos associados com o fracionamento da Gondwana (Houde 1986).

A filogenia e a zoogeografia das ratitas têm uma importância considerável nos estudos bioquímicos atuais da filogenia das aves. Sibley e Ahlquist basearam a calibração do seu relógio molecular de DNA na hipótese de que a separação das linhagens de ratitas foi causada pela quebra da Gondwana. Se isso for verdadeiro – se as ratitas representam de fato duas ou mais origens independentes, ou se a origem de algumas ratitas foi no Hemisfério Norte, ao invés da Gondwana, então a calibração do relógio de DNA está errada. Desta forma, as conclusões sobre o tempo de divergência dos outros grupos de aves que estão baseadas nessa calibração ficam comprometidas.

Resumo

Os principais grupos de Tetrapoda na Era Mesozóica eram membros da linhagem dos Diapsida (dois arcos). Esse grupo é distinguido, particularmente, pela presença de duas aberturas na região temporal do crânio, definidas por arcos ósseos. A linhagem dos Archosauomorpha dos Diapsida contém os tetrápodes mais familiares da Era Mesozóica, os dinossauros. Dois grupos principais de dinossauros são distinguidos: Ornithischia e Saurischia.

Os dinossauros Ornithischia eram herbívoros e podiam ter bicos córneos no focinho e grupos de dentes especializados na porção caudal da mandíbula. Os Ornithopoda (dinossauros bico-de-pato) e os Pachycephalosauria (dinossauros de crânio espessado) eram bípedes e os Stegosauria (dinossauros com placas), Ceratopsia (dinossauros com cornos) e Ankylosauria (dinossauros com armadura) eram quadrúpedes.

Os Saurischia incluíam os dinossauros Sauropoda – enormes formas herbívoras quadrúpedes, como *Apatosaurus* (antigamente *Brontosaurus*), *Diplodocus* e *Brachiosaurus* – e os Theropoda, que eram carnívoros bípedes. Os grandes Theropoda (dos quais *Tyrannosaurus rex* é o exemplo mais familiar) provavelmente predavam grandes Sauropoda. Outros Theropoda eram menores: os Ornithomimidae eram, prova-

velmente, muito semelhantes às avestruzes e alguns possuíam bicos córneos e não tinham dentes. Os Dromeosauria eram predadores velozes. Os Ornithomimidae provavelmente capturavam presas pequenas, com mãos dotadas de três dedos com garras, enquanto os Dromeosauria, provavelmente, eram capazes de predação de dinossauros maiores do que eles próprios. Eles devem ter caçado em bandos e utilizado a enorme garra do segundo dedo para retalhar sua presa. As aves evoluíram por volta do Jurássico: *Archaeopteryx*, a mais antiga ave conhecida, é muito semelhante aos pequenos Theropoda e a seqüência de caracteres derivados das aves pode ter sido acompanhada nos dromeosauros não aves.

A relação filogenética entre os Crocodylia e as Aves permite-nos fazer inferências sobre alguns aspectos da biologia dos dinossauros. Os caracteres que são compartilhados pelos Crocodylia e pelas Aves, provavelmente, são ancestrais para os dinossauros. Comportamento social, vocalização e cuidado parental representam a regra entre os Crocodylia e as Aves e evidências crescentes sugerem que os dinossauros também apresentavam comportamento social elaborado e vocalização e, pelo menos algumas espécies, cuidavam dos jovens.

Leituras Adicionais

- Alexander, R. M. 1989. *Dynamics of Dinosaurs and Other Extinct Giants*. New York, NY: Columbia University Press.
- Barrett, P. M. and K. J. Willis. 2001. Did dinosaurs invent flowers? Dinosaur-angiosperm coevolution revisited. *Biological Reviews* 76:411–447.
- Brochu, C. A. 2001. Crocodylian snouts in space and time: Phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *American Zoologist* 41:564–585.
- Buckley, G. A. et al. 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 405:941–944.
- Carpenter, K. 1999. *Eggs, Nest, and Baby Dinosaurs: A Look at-Dinosaur Reproduction*. Bloomington, IN: Indiana University Press.
- Charig, A. 1972. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: An explanation in functional terms. In K. A. Joysey and T. S. Kemp (Eds.), *Studies in Vertebrate Evolution*. Piscataway, NJ: Winchester.
- Chiappe, L. M. et al. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396:258–261.
- Chiappe, L. M. and G. J. Dyke. 2002. The Mesozoic radiation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:91–124.
- Chiappe, L. M. and L. M. Witmer. (Eds.) 2002. *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Chin, K., et al. 1998. A king-size theropod coprolite. *Nature* 393:680–682.
- Clark, J. M., et al. 1998. Foot posture in a primitive pterosaur. *Nature* 391:886–889.
- Cracraft, J. A. 1986. The origin and early diversification of birds. *Paleobiology* 12:383–399.
- Cracraft, J. A. 2002. Gondwana Genesis. *Natural History*, December 2001/January 2002, pages 64–73.
- Currie, P. J. and K. Padian. (Eds.) *Encyclopedia of Dinosaurs*. San Diego, CA: Academic Press.
- Dial, K. P. 2003. Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* 299:402–404.
- Dodson, P. 1993. Comparative craniology of the Ceratopsia. *American Journal of Science* 293-A:200–234.
- Erickson, G. M., et al. 1996. Bite-force estimation for *Tyrannosaurus rex* from tooth marks on bones. *Nature* 382:706–708.
- Fastovsky, D. E., and D. B. Weishampel. 1996. *The Evolution and Extinction of the Dinosaurs*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Feduccia, A. 1996. *The Origin and Evolution of Birds*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Feduccia, A., and R. Wild. 1993. Birdlike characters in the Triassic archosaur *Megalancosaurus*. *Naturwissenschaften* 80:564–566.

- Flynn, J. J., et al. 1999. A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs. *Science* 286:763–765.
- Franklin, C. E. and M. Axelsson. 2000. An actively controlled heart valve. *Nature* 406:847–848.
- Flynn, J. J. and A. R. Wyss. 2002. Madagascar's Secrets. *Scientific American*. February 2002, pp. 54–63.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. In K. Padian (Ed.), *The Origin of Birds and the Evolution of Flight, Memoirs of the California Academy of Sciences*, no. 8, pp. 1–55.
- Hazlehurst, G. A., and J. M. V. Rayner. 1992. Flight characteristics of Triassic and Jurassic Pterosauria: An appraisal based on wing shape. *Paleobiology* 18:447–463.
- Holtz, T. R., Jr. 1998. Spinosaurus as crocodile mimics. *Science* 282:1276–1277.
- Horner, J. R. 1984. The nesting behavior of dinosaurs. *Scientific American* 241 (4):130–137.
- Houde, P. 1986. Ostrich ancestors found in the Northern Hemisphere suggest new hypothesis of ratite origins. *Nature* 324:563–565.
- Houde, P. 1987. Critical evaluation of DNA hybridization studies in avian systematics. *Auk* 104:17–32.
- Huber, B. T. 1998. Tropical paradise at the Cretaceous poles? *Science* 282:2199–2200.
- Hutchison, J. R. and M. Garcia. 2001. *Tyrannosaurus* was not a fast runner. *Nature* 415:1018–1021. (See also Erratum *Nature* 447:349.)
- Jenkins, F. A., Jr. 1993. The evolution of the avian shoulder joint. *American Journal of Science* 293–A:253–267.
- Jones, D. R., and G. Shelton. 1993. The physiology of the alligator heart: Left aortic flow patterns and right-to-left shunts. *Journal of Experimental Biology* 176:247–269.
- Jones, T. D., et al. 2000. Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature* 406:716–718.
- Kellner, A. W. and D. A. Campos. 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science* 297:389–392.
- Kirkland, J. I. 1994. Predation of dinosaur nests by terrestrial crocodylians. In K. Carpenter, et al. (Eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*, Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 124–133.
- Lang, J. W. 1986. Male parental care in mugger crocodiles. *National Geographic Research* 2:519–525.
- Lang, J. W. 1989. Social behavior. In C. A. Ross (Ed.), *Crocodiles and Alligators*, New York, NY: Facts on File, pp. 102–117.
- Lillywhite, H. B. 1991. Sauropods and gravity. *Natural History* December 1991, p. 33.
- Martin, L. D. 1983. The origin of birds and of avian flight. In Richard F. Johnston (Ed.), *Current Ornithology*, vol. 1, New York, NY: Plenum, 105–129.
- Massare, J. A. 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: Implications for methods of predation. *Paleobiology* 14:187–205.
- Maxwell, D. 1999. Days of the deinos. *Natural History* 108 (10):60–65.
- Mikhailov, K. E. 1997. Eggs, eggshells, and nests. In P. J. Currie and K. Padian (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, San Diego, CA: Academic Press, pp. 205–209.
- Motani, R. et al. 1998. Large eyeballs in diving ichthyosaurs. *Nature* 402:747.
- Motani, R. 2000. Rulers of the Jurassic seas. *Scientific American* 283:52–59.
- Motani, R. 2002. Scaling effects in caudal fin propulsion and the speed of ichthyosaurs. *Nature* 415:309–312.
- Norell, M. A. and J. A. Clarke. 2001. Fossil that fills a critical gap in avian evolution. *Nature* 409:181–184.
- Olson, S. L. 1985. The fossil record of birds. In D. S. Farner, J. R. King, and K. C. Parkes (Eds.), *Avian Biology*, vol. 8. Orlando, FL: Academic.
- Ostrom, J. H. 1974. *Archaeopteryx* and the evolution of flight. *Quarterly Review of Biology* 49:27–47.
- Padian, K. 2001. Cross-testing adaptive hypotheses: Phylogenetic analysis and the origin of bird flight. *American Zoologist* 41:598–607.
- Padian, K., et al. 2001. Feathered dinosaurs and the origin of flight. Pages 117–134 in *Mesozoic Vertebrate Life*, edited by D.-H. Tanke and K., Carpenter, Bloomington, IN: Indiana University Press.
- Paladino, F. V., et al. 1990. Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature* 344:858–860.
- Paul, G. S. 2002. *Dinosaurs of the Air: The Evolution and Loss of Flight in Dinosaurs and Birds*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Pearson, P. N., et al. 2001. Warm tropical sea surface temperatures in the Late Cretaceous and Eocene epochs. *Nature* 413:481–485. (See also Erratum *Nature* 414:470)
- Raikow, R. J. 1985. Problems in avian classification. In Richard F. Johnston (Ed.), *Current Ornithology*, vol. 2, New York, NY: Plenum.
- Rayfield, E. J., et al. 2001. Cranial design and function in a large theropod dinosaur. *Nature* 409:1033–1037.
- Rayner, J. M. V. 1988. The evolution of vertebrate flight. *Biological Journal of the Linnean Society* 34:269–287.
- Rich, T. H., et al. 2002. Polar dinosaurs. *Science* 295:979–980.
- Rogers, K. C. and C. A. Forster. 2001. The last of the dinosaur titans: A new sauropod from Madagascar. *Nature* 412: 530–534.
- Ruben, J. 1991. Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx*. *Evolution* 45:1–17.
- Ruben, J. 1993. Powered flight in *Archaeopteryx*: Response to Speakman. *Evolution* 47:935–938.

- Sampson, S. D., et al. 2001. Bizarre predatory dinosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 2001:504–506.
- Schwimmer, D. R. 2002. *King of the Crocodylians: The Paleobiology of Deinosuchus*. Indiana University Press, Bloomington, IN.
- Sereno, P. C., et al. 1998. A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of the spinosaurids. *Science* 282:1298–1302.
- Sereno, P. C., et al. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* 286:1342–1347.
- Sereno, P. C., et al. 2001. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science* 294:1516–1519.
- Seymour, R. S. 1979. Dinosaur eggs: Gas conductance through the shell, water loss during incubation and clutch size. *Paleobiology* 5:1–11.
- Seymour, R. S. and H. B. Lillywhite. 2000. Hearts, neck posture and metabolic intensity of sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 267:1883–1887.
- Sibley, C. G., and J. E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and Classification of Birds*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Sibley, C. G., et al. 1988. A classification of the living birds of the world, based on DNA–DNA hybridization studies. *Auk* 105:409–423.
- Soares, D. 2002. An ancient sensory organ in crocodylians. *Nature* 417:241–242.
- Spotila, J. R., et al. 1991. Hot and cold running dinosaurs: Body size, metabolism and migration. *Modern Geology* 16:203–227.
- Stevens, K. A. and J. M. Parrish. 1999. Neck posture and feeding habits of two Jurassic sauropod dinosaurs. *Science* 284:798–800.
- Thomas, D. A., and J. O. Farlow. 1997. Tracking a dinosaur attack. *Scientific American* 277 (6):74–79.
- Thulborn, T. 1990. *Dinosaur Tracks*. London. UK: Chapman & Hall.
- Troyer, K. 1984. Microbes, herbivory and the evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology* 106:157–169.
- Weishampel, et al. 1990. *The Dinosauria*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Witmer, L. M. et al. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture, and behavior. *Nature* 425:950–953.
- Xu, X., et al. 2002a. A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature* 415:780–783.
- Xu, X., et al. 2002b. An unusual oviraptoraurian dinosaur from China. *Nature* 419:291–293.
- Xu, X., et al. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421:335–340.
- Zhou, Z., et al. 2003. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature* 421:807–814.