CHILE, junio de 2014

Copyright ®
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

El origen de las aves y su filogenia con los dinosaurios

Roberto Díaz Aros
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile
cepchile@gmail.com

Resumen: Desde el inicio del pensamiento evolutivo el origen de las aves dentro de los vertebrados ha constituido un enigma para la biología evolutiva, especialmente después que Darwin propusiera sus ideas sobre la evolución de las especies en el año 1859. Si bien en el pasado para la sistemática clásica las aves eran consideradas con el rango taxonómico de "clase" dentro de los vertebrados, rango que compartían junto a los peces, anfibios, reptiles y mamíferos, hoy en día la situación es diferente y en la sistemática filogenética actual el clado (conjunto de especies emparentadas con un antepasado común) de las aves no tiene un rango específico y es incluido dentro de otros clados más inclusivos como Archosauria y Dinosauria.

Palabras claves: aves, dinosaurios, filogenia.

INTRODUCCIÓN

Desde el inicio del pensamiento evolutivo el origen de las aves dentro de los vertebrados ha constituido un enigma para la biología evolutiva, especialmente después que Darwin propusiera sus ideas sobre la evolución de las especies en el año 1859. Si bien en el pasado para la sistemática clásica las aves eran consideradas con el rango taxonómico de "clase" dentro de los vertebrados, rango que compartían junto a los peces, anfibios, reptiles y mamíferos, hoy en día la situación es diferente y en la sistemática filogenética actual el clado (conjunto de especies emparentadas con un antepasado común) de las aves no tiene un rango específico y es incluido dentro de otros clados más inclusivos como Archosauria (Cope, 1869) y Dinosauria (Owen, 1842).

Por otra parte, la Paleontología con abundancia de pruebas que se desprenden del registro fósil, entre las que se cuentan el reporte de varios dinosaurios emplumados encontrados principalmente en China (Fig. 1), ha conformado un conjunto de evidencia osteológica, oológica, etológica y tegumentaria (Chiappe & Vargas, 2003) que sustenta fuertemente la hipótesis que las aves se originaron a partir de dinosaurios carnívoros bípedos que vivieron en el período Jurásico hace ± 150-200 millones de años adquiriendo como grupo una morfología y estructura adaptada para volar y que actualmente comprende a más de diez mil especies vivientes, conformando un grupo biológico muy diverso pero con una gran homogeneidad morfológica en comparación con otros vertebrados (e.g. los mamíferos).

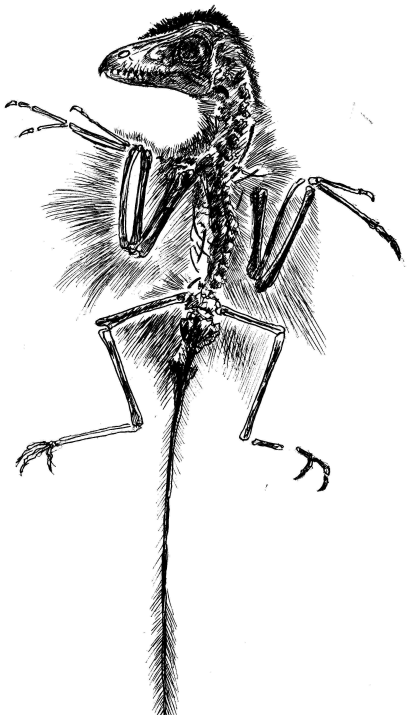

Fig. 1.- ***Sinornithosaurus***, uno de los varios dinosaurios emplumados que la Paleontología ha presentado como conjunto de evidencia que apoya la filogenia de las aves dentro de Dinosauria. (Copyright ® Jorge Aragón Palacios)

RASTREANDO EL ORIGEN DE LAS AVES

El debate sobre el origen de las aves, que se arrastra desde hace más de un siglo, ha sido registrado pormenorizadamente en los trabajos de Witmer (1991, 2002), Padian y Chiappe (1998) y Chiappe (2001) haciéndose claro que algunos investigadores ya en la segunda mitad del Siglo XIX postulaban una relación filogenética de las aves con los dinosaurios (e.g. Gegenbaur, 1863; Huxley, 1868).

Sin embargo, la hipótesis de Gegenbaur y Huxley respecto al origen dinosauriano de las aves se vio impugnada por un investigador danés que publicó un excelente tratado de anatomía y osteología de las aves (Heilmann, 1926) quien si bien reconoció muchas similitudes entre las aves y los dinosaurios, refirió que la ausencia de clavículas en los dinosaurios, precursoras de la fúrcula en las aves, constituía un obstáculo insalvable para aceptar la hipótesis del origen de las aves a partir de dinosaurios, postulando en cambio que las aves habrían evolucionado a partir de reptiles "tecodontes", posición que también fue respaldada por Tarsitano (1985, 1991). Otros investigadores, siguiendo a Heilmann, plantearon escenarios evolutivos alternativos y un poco más difusos buscando el antepasado de las aves entre los cocodrilomorfos (Walker, 1972; Whetstone & Martin, 1979; Martin, 1991).

La discusión actual sobre el origen de las aves registra un hito importante con los trabajos de John Ostrom quien en la década de 1970 reflota la hipótesis del origen de las aves a partir de dinosaurios (Ostrom, 1973 y 1976) y pone a las aves en una nueva perspectiva que permitió establecer con un gran nivel de certeza el origen verdadero de este grupo biológico relacionándolo directamente con los dinosaurios y con un grupo muy definido dentro de los terópodos (dinosaurios carnívoros), a saber el grupo de los Maniraptora (Gauthier, 1986).

Los dinosaurios maniraptores constituyen un clado de dinosaurios terópodos que evidencian presencia desde el período Jurásico Superior y hasta el período Cretácico Superior (± 156 – 65 millones de años), sin considerar obviamente que las aves actuales con distribución mundial son también maniraptores y que son definidos por un conjunto de sinapomorfías (novedades evolutivas compartidas por más de un taxón) como brazos y manos alargados, la presencia de un hueso semilunar en el carpo o zona de la muñeca, la fusión de las clavículas que da origen a un hueso llamado fúrcula, rigidez de algunas vértebras caudales y que componen la cola, la presencia de plumas y la orientación de un hueso de la pelvis, el pubis, hacia atrás o dirigido posteriormente (forma opistopúbica), rasgo que es único dentro de los saurisquios y que presentan el pubis orientado hacia adelante o dirigido anteriormente (forma propúbica). Dentro de los maniraptores, la mayoría de especies presenta garras curvas, rasgo que es acentuado en la familia Dromeosauridae que evidencia dos conspicuas garras en los dígitos primero y segundo, o bien sólo en el segundo dígito (e.g. *Velociraptor*, *Deinonychus*).

Se considera que el antepasado común de todos los Maniraptora y en consecuencia el antepasado común de todas las aves debe haber sido un pequeño dinosaurio terópodo recubierto de plumas o protoplumas y que dio origen a un grupo muy diverso y en el cual de manera derivada se originó el vuelo o planeo inicial que probablemente en sus comienzos involucraba las cuatro extremidades, como parecen indicar los fósiles (e.g. *Microraptor* o el *Pedopena*) y no sólo las extremidades anteriores como en las aves actuales.

No obstante la popularidad alcanzada en el último tiempo por la hipótesis del origen dinosauriano de las aves, esta propuesta ha sido

discutida por algunos investigadores (e.g. Feduccia 1996, 1999) y por algunos grupos en particular, como ornitólogos y fisiólogos, quienes han evidenciado dificultades para aceptar la hipótesis (Martin, 1991; Ruben *et al.*, 1997) a pesar que el origen de las aves está ampliamente sustentado por poderosos argumentos cladísticos con base en el análisis de fósiles y que a todas luces confirman el escenario del origen de las aves a partir de dinosaurios terópodos.

CARACTERÍSTICAS PROPIAS DE LAS AVES

Desde que las aves fueran clasificadas con el rango taxonómico de "clase" junto a los peces, anfibios, reptiles y mamíferos, se hizo claro que como grupo biológico evidenciaba características que les eran únicas y que no se hallaban en otro grupo de vertebrados. Entre estos rasgos se contaban por ejemplo, la presencia de plumas, la posesión de clavículas fusionadas (fúrcula), huesos huecos y neumatizados, la presencia de huesos fusionados como el tibiotarso o el tarsometatarso, pigóstilo y sinsacro, pulmones accesorios, pico córneo, dígitos I, II y III (rasgo discutido ampliamente en la literatura científica) en las alas, hueso semilunar en el carpo, pelvis retrovertida, etc.

Pues bien, estas características que hacían de las aves un grupo excluyente dentro de los vertebrados y que las elevaban al rango taxonómico de "clase", hoy en día se sabe estaban presentes en otro grupo más inclusivo y temporalmente anterior que hoy se conoce como dinosaurios, de lo cual se desprende que las características que de tiempo se consideraron propias y exclusivas de las aves en verdad venían evolucionando en un grupo temporalmente anterior y del cual a todas luces descienden, los dinosaurios.

La paleontología y el registro fósil a más de 150 años desde que por primera vez se relacionara a las aves con los dinosaurios, ha ido aportando importante evidencia que apoya la posición desde ya tiempo sostenida por los paleontólogos en el sentido que las aves son dinosaurios altamente especializados y con adaptaciones propias para el vuelo y que más allá de sus características y rasgos anatómicos propios que los definen como aves, continúan evidenciando rasgos plesiomórficos de dinosaurios que evidencian la inequívoca filogenia entre ambos grupos.

En efecto, se han reportado numerosos hallazgos de dinosaurios con plumas, considerados formas de transición entre los dinosaurios clásicos o no avianos y las aves. Plumas son reportadas en diversos dinosaurios terópodos como *Alvarezsaurus*, *Oviraptor*, *Sinornithosaurus*, *Caudipeteryx*, *Sinosauropteryx*, *Shuvuuia*, *Mononykus*, *Beipiaosaurus*, *Microraptor*, *Protarcheaeopteryx*, etc.

Por otra parte, la fúrcula, ese hueso en forma de horquilla que está formado por la fusión de las clavículas y que hoy en día poseen únicamente las aves, se encuentra también presente en los dinosaurios terópodos (e.g. *Tyrannosaurus*) en que aparece como una unidad osificada que está presente especialmente en el grupo de los maniraptores, los dinosaurios precursores de las aves como *velociraptor* y *oviraptor*, conformando un rasgo exclusivo y compartido que constituye una de las fuertes evidencias de la relación filogenética entre ambos grupos.

Las aves poseen huesos huecos o neumatizados que estaban también presentes en sus ancestros los dinosaurios, quienes desde hace ± 130 millones de años los usaban a modo de receptáculos de aire y para aumentar su capacidad respiratoria y oxigenar la sangre de manera más eficiente. En 2008 se publicó el hallazgo de *Aerosteon riocoloradensis* (Sereno *et al.*, 2008) un dinosaurio de Argentina, especie que pertenece a un grupo de dinosaurios carnívoros pero que no está directamente relacionado con las aves, sin embargo, tal como su nombre indica, poseía huesos huecos, lo cual indica que los huesos huecos evolucionaron incluso antes que se escindieran los grupos de dinosaurios que posteriormente dieron origen a las aves. Igualmente, en el año 2009 se publicó el hallazgo de *Tawa hallae* (Nesbitt *et al.*, 2009), un dinosaurio basal del período Triásico Superior y que sin embargo evidencia huesos huecos o neumatizados en la columna vertebral, anticipando tempranamente la neumaticidad de los huesos de las aves.

El hueso semilunar, un hueso del carpo (muñeca) que evidencia una forma característica y a la que debe su nombre, permite a las aves realizar un movimiento muy propio del carpo o muñeca y que les permite replegar el ala. Este hueso se presenta en dinosaurios maniraptores tales como *Velociraptor*, *Troodon* y *Oviraptor* entre otros y que les permite realizar el mismo movimiento que realizan las aves en el plegamiento del carpo, mostrando que esta característica anatómica es anterior a la aparición del vuelo y consecuentemente anterior a la aparición de las aves, ya que algunos dinosaurios, los maniraptores, como se dijo, poseían este hueso

carpal antes que las aves y consecuentemente éstas lo heredaron de ellos. (Fig. 2)

Fig. 2.- ***Deinonychus***, un dinosaurio dentro de los maniraptores que deja ver el plegamiento del carpo (la muñeca) y que hoy es característico de las aves. (Copyright ® Jorge Aragón Palacios)

Otro rasgo anatómico, la pelvis retrovertida que se observa en las aves, con el pubis orientado posteroventralmente, es una derivación de la pelvis que se observa en dinosaurios maniraptores como el *Velociraptor* y *Deinonychus*. En estos dinosaurios se observa una forma que antecede a las pelvis que poseen actualmente las aves y que sin embargo, se encuentra de manera semejante en *Archaeopteryx lithographica* (Meyer, 1861) el ave más antigua que se conoce, dejando ver una vez más que las aves son descendientes directos de los dinosaurios.

LA CONTROVERSIA SOBRE LOS DEDOS DE LAS AVES

En otro orden de cosas, una seria discrepancia se ha venido desarrollando desde hace tiempo respecto a la correcta identificación de los dígitos que componen el ala de las aves, tema de discusión que ha perdurado por casi 150 años y que constituyó hasta hace tan sólo unos años, un intrincado obstáculo que impedía aceptar plenamente la filogenia de las aves a partir de dinosaurios carnívoros y anteriores a ellas.

Meckel (1825) propuso que los dígitos del ala de las aves corresponden a los dígitos I, II y III, posición sostenida en adelante también por los paleontólogos. No obstante, años más tarde Owen (1863) propuso que los dedos del ala de las aves correspondían en realidad a los dígitos II, III y IV, posición esta última que ha sido sostenida desde entonces por los biólogos y que ha sido apoyada por la embriología y que en primera instancia permite afirmar que las aves evidencian un patrón de desarrollo digital altamente conservado en los amniotas pentadáctilos y que difiere sustancialmente del desarrollo digital que se observa en los dinosaurios, situación que vendría a cuestionar la hipótesis del origen de las aves a partir de dinosaurios. A pesar de esto, este asunto no fue considerado un tema resuelto para los paleontólogos, quienes insisten en ver a las aves como los descendientes directos de los dinosaurios y como dinosaurios vivientes.

La identificación digital de las aves sostenida por los paleontólogos (dígitos I, II y III) está fundada en el estudio morfológico de los fósiles y permite relacionar aceptablemente a las aves con los dinosaurios. En efecto, si se considera la estructura digital de *Archaeopteryx*, se puede observar de manera inmediata la extraordinaria similitud morfológica que esta especie evidencia con dinosaurios carnívoros, especialmente con los maniraptores de la Familia Dromeosauridae (Matthew & Brown, 1922) que poseen los dígitos I, II y III, constituyendo una semejanza morfológica difícil de discutir a la hora de identificar los dígitos de las aves y su relación con los dinosaurios.

En conclusión, tenemos dinosaurios con tres dedos en su extremidad anterior y aves con tres dedos en sus alas, pero a juicio de algunos investigadores no son los mismos dedos (e.g. Burke & Feduccia, 1997; Feduccia, 1999; Galis *et al*., 2005), aunque últimamente se han hecho esfuerzos notables para dirimir las diferencias. Uno de estos esfuerzos es el realizado por Wagner y Gauthier (1999), quienes han propuesto una forma interesante para conciliar las diferencias en la identificación de los dígitos de las aves, sosteniendo que si bien en etapas tempranas de desarrollo embrionario las aves evidencian las condensaciones digitales correspondientes a los dígitos II, III y IV, estas condensaciones son afectadas por una homeosis, es decir la transformación de una parte del cuerpo en otra como resultado de la alteración de la expresión de genes críticos en el desarrollo (e.g. genes *Hox*), que las lleva a expresar finalmente los dígitos I, II y III. Siendo así, Wagner y Gauthier, sostienen que las aves evidencian los dígitos I, II y III igual que los dinosaurios de los que descienden, dígitos que en etapas tempranas del desarrollo embrionario corresponden a los dígitos II, III y IV, concluyendo que las aves poseen los mismos dígitos que los dinosaurios de los cuales descienden.

Esta hipótesis, sustentada con información y datos de la biología molecular, da cuenta que un proceso homeótico se produce en las aves y antes

que ella en los dinosaurios (e.g. *Allosaurus*) y que llevaría a que por ejemplo, la estructura digital que normalmente da origen al dígito II dé origen finalmente al dígito 1, lo cual ocurriría en un contexto de reducción digital y que obviamente no sucedería en un esquema estrictamente pentadáctilo y en que cada condensación digital daría origen al correspondiente digito en orden.

El más reciente esfuerzo en apoyo de la hipótesis homeótica es el realizado por Vargas & Fallon (2005a), quienes mediante el seguimiento de expresión de los genes *Hoxd12* y *Hoxd13* en la formación de los dígitos de las aves, han sugerido fuertemente que los dígitos avianos corresponden a la fórmula digital de los dinosaurios, es decir dígitos I, II y III. (Ver también Vargas & Fallon, 2005b).

Este interesante trabajo, deja ver que genes como *Hoxd12* y *Hoxd13*, intervienen de manera fundamental en la estructuración de los dígitos II, III, IV y V de los amniotas pentadáctilos y en consecuencia también en las aves, pero no sucede lo mismo con el dígito I en el que sólo participa el gen *Hoxd13* y no *Hoxd12, e*xpresión que se presenta de manera regular en este grupo de vertebrados, demostrando que la expresión de genes *Hox*, permite discriminar la identidad del dígito más anterior del ala de las aves, dejando ver que éste corresponde al dígito I ya que expresa *Hoxd13* y no *Hoxd12* dando a entender que este dígito no es el II como siempre se pensó, sino el I, tal como sostiene la paleontología.

En un trabajo adicional Vargas *et al*., (2008) aporta antecedentes sobre la expresión de genes *Hoxd11* en el ala de las aves a partir de la biología del desarrollo comparada con cocodrilos, que son arcosaurios igual que las aves, aportando más datos moleculares que identifican positivamente al primer dígito del ala de las aves como el dígito I. Aún más, Vargas & Wagner (2009), buscan dar por terminada la discusión sobre la identificación de los dígitos del ala de las aves, a lo cual se suma concluyentemente lo aportado por Young *et al*., (2009) que pesquisan la ocurrencia de una homeosis tal como la que se propone para las aves en el lagarto *Chalcides chalcides* (Laurenti, 1768), perteneciente a la familia Scincidae (Squamata, Lacertilia) que presenta sólo tres dígitos funcionales en lugar de los cinco que caracteriza a la mayoría de los géneros dentro del orden y del cual la anatomía comparada identifica sus dígitos de las extremidades delanteras como I, II y III, a pesar que la evidencia embriológica, al igual que sucede con las aves, sugiere que estos dígitos son en realidad los correspondientes a II, III y IV.

El trabajo de Young *et al.*, (2009) no sólo deja ver que en *C. chalcides* ocurrió un cambio homeótico similar al que se sostiene ocurrió en la evolución de las aves, sino que además permite sustentar de mejor manera que este tipo de homeosis es perfectamente plausible en un ambiente de reducción digital como el que afectó a los dinosaurios y fue heredado por las aves.

ESTADO ACTUAL DE LA DISCUSIÓN SOBRE EL ORIGEN DE LAS AVES

A finales de los años 1990, numerosos reportes de dinosaurios con plumas encontrados en China proporcionaron prueba concluyente de la conexión entre las aves y los dinosaurios. Aunque algunos aspectos de la filogenia de las aves dentro de Dinosauria todavía están siendo estudiados, se ha demostrado ampliamente la relación de descendencia entre aves y dinosaurios, fundamentalmente considerando aspectos osteológicos como la similitud morfológica del cráneo, la cadera y las extremidades, así como la evolución del tegumento compuesto por las plumas.

Las aves comparten con los dinosaurios varias características anatómicas que son únicas (sinapomorfías), especialmente con los dromeosáuridos dentro de Maniraptora, los que de acuerdo a los análisis y estudios muestran ser sus parientes más cercanos, dentro de Dinosauria, sin embargo aún entre aquellos investigadores que apoyan el origen dinosauriano de las aves todavía existen controversias y aspectos por aclarar en cuanto a la posición filogenética exacta de las primeras aves (e.g. *Archaeopteryx*) dentro de los terópodos.

En la actualidad, sólo unos pocos científicos debaten todavía el origen de las aves a partir de los dinosaurios, sugiriendo como alternativa que descienden de otros reptiles dentro de Archosauria. No obstante, el debate sobre el origen de las aves está llegando a su final y ha surgido un consenso científico ampliamente aceptado, no sólo en el ámbito paleontológico sino también en el ámbito científico en general y que señala que las aves descienden filogenéticamente de los dinosaurios y que evolucionaron durante la Era Mesozoica, conclusión que ha sido confirmada por la anatomía comparada y la morfología, también por la biología del desarrollo y por el método cladístico de análisis de relaciones evolutivas, que dan cuenta sin lugar a dudas que las aves que hoy vemos a diario en nuestras casas, parques y

avenidas son definitivamente dinosaurios vivientes especializados que desarrollaron adaptaciones para volar.

AGRADECIMIENTOS.- Agradezco al Sr. Jorge Aragón Palacios, paleoartista y colaborador del Centro de Estudios Paleontológicos de Chile, por la gentileza de complementar y enriquecer este artículo con sus dibujos.

REFERENCIAS

Burke, A.C., Feduccia A. (1997). Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. Science 278:666–668.

Chiappe, L. M. (2001). The rise of birds. Pp. 102-106 en: Briggs Dec y Crowther PR (eds.) Paleobiology II. Blackwell Science, Oxford.

Chiappe, L. M. & Vargas, A. (2003) Emplumando dinosaurios. Hornero 18(1):1-11.

Díaz, R. (2012). El origen de los dinosaurios (Dinosauria: Saurischia – Ornitischia). Revista Isurus N° 5, p. 12-25. Asociación Paleontológica Alcoyana Isurus.

Fedduccia, A. (1996) The Origin and Evolution of Birds (Yale Univ. Press, New Haven, CT).

Feduccia, A. (1999) 1,2,3 5 2,3,4: Accommodating the cladogram. Proc. Natl. Acad. Sci. USA Vol. 96, pp. 4740-4742.

Galis, F., Kundra´ t, M., and Metz, J.A.J. (2005). Hox genes, digit identities and the theropod/bird transition. J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol. 304, 198–205.

Gauthier, J. (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds. In K. Padian (ed.), The origin of birds and the evolution of flight, pp. 1–55, California Academy of Science, San Francisco.

Gegenbaur, C. (1863). Vergleichendend-anatomische Bermerkungen u¨ber das Fusselket der Vo¨gel. Arch Anat Physiol Wiss Med 1863:450–472.

Heilmann, G. 1926. The origin of birds. Witherby, London.

Huxley, T.H. (1868). On the animals that are most nearly intermediate between birds and reptiles. Ann Mag Nat History 4(2):66–75.

Martin, L. D. (1991). Mesozoic birds and the origin of birds. In H.-P. Schultz and L. Trueb (eds.), Origins of the higher groups of tetrapods—Controversy and consensus, pp. 485–540. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.

Meckel, J. F. (1825). System der vergleichenden Anatomie. (Rengersche Buchhandlung, Halle, Germany).

Nesbitt, S. J.; Smith, N. D.; Irmis, R. B.; Turner, A. H.; Downs, A. & Norell, M. A. (2009), «A complete skeleton of a Late Triassic saurischian and the early evolution of dinosaurs», Science 326 (5959): 1530-1533,

Ostrom, J. H. (1973). "The ancestry of birds". Nature 242 (5393): 136. Bibcode: 1973 Natur.242..136O.

Ostrom, J. H. (1976). "Archaeopteryx and the origin of birds". Biological Journal of the Linnean Society 8 (2): 91-182.

Owen, R. (1863). The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Ed. Todd, R. B. (Sherwood, Gilbert and Pipen, London), Vol. 1, pp. 265–358.

Padian. K. & Chiappe, L. M. (1998). The origin and evolution of birds. Biological Reviews 73:1-42.

Ruben, J. A., Jones, T. D., Geist, N. R. & Hillenius, W. J. (1997) Science 278, 1267-1270.

Sereno, P.C.; Martinez, R.N.; Wilson, J.A.; Varricchio, D.J.; Alcober, O.A.; (2008). Evidence for Avian Intrathoracic Air Sacs in a New Predatory Dinosaur from Argentina. PLoS ONE 3 (9):pp. e3303.

Tarsitano, S. F. (1985). Cranial kinesis and the origin of the Eusuchia. Neues Jahrb. Geol. Pala¨ontol. Abh. 170:27–44.

Tarsitano, S. (1991). Archaeopteryx: Quo vadis? In H.- P. Schultz and L. Trueb (eds.), Origins of the higher groups of tetrapods—Controversy and consensus, pp. 541–576. Comstock, Ithaca, New York.

Wagner G. P. & Gauthier J. A. (1999). 1,2,3=2,3,4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. PNAS. Vol. 96, Issue 9, 5111-5116.

Vargas, A.O., and Fallon, J.F. (2005a). Birds have dinosaur wings: The molecular evidence. J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol. 304, 86–90.

Vargas, A.O., and Fallon, J.F. (2005b). The digits of the wing of birds are 1, 2, and 3. A review. J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol. 304, 206–219.

Vargas, A. O., Kohlsdorf, T., Fallon, J. F., VandenBrooks, J., andWagner, G. P. (2008). The evolution of HoxD-11 expression in the bird wing: insights from alligator mississippiensis. Plos One 3: e3325.

Whetstone, K. N. and L. D. Martin. (1979). New look at the origins of birds and crocodiles. Nature 279:234–236.

Witmer, L. M. (1991). Perspectives on avian origins. Pp. 427-466 en: Schultza H-P y Trueb L (eds.) Origins of the higher groups or tetrapods: controversy and consensus. Cornell University Press, Ithaca.

Walker, A. D. (1972). New light on the origin of birds and crocodiles. Nature 237:257–263.

Witmer, L. M. (2002). The debate on avian ancestry, filogeny, function, and fossils. Pp. 3-30 en: Chiappe LM y Witmer LM (eds) Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs. University of California Press, Berkeley.

Young, R., Caputo, V., Giovannotti, M., Kohlsdorf, T., Vargas, A., May, G., Wagner, G. P. (2009). Evolution of digit identity in the three-toed Italian skink Chalcides. Evolution & Development, 11:6 647-658.

Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

CHILE, junio de 2014.

Copyright ®
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile