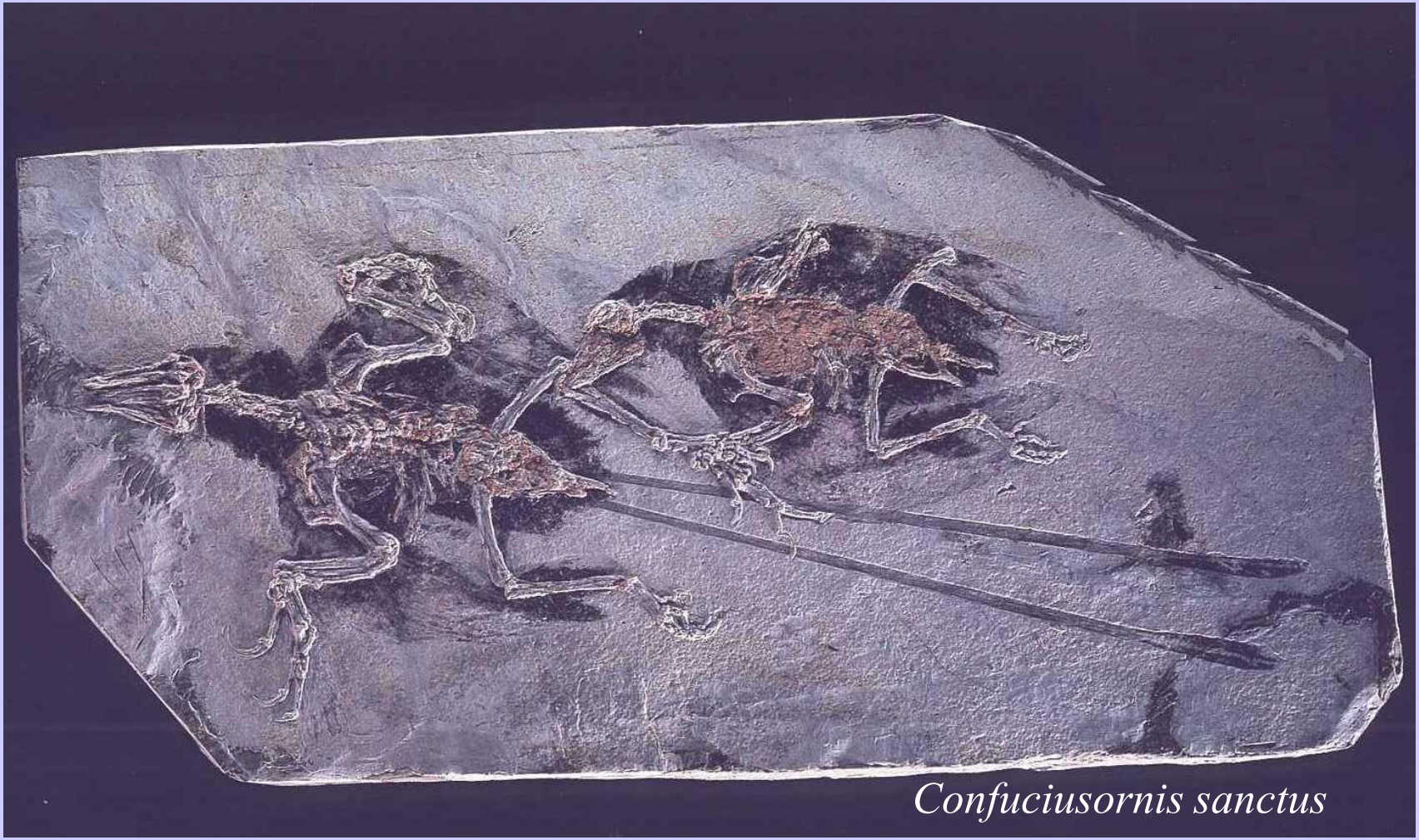
HOMOLOGÍA DE LOS DÍGITOS DE LA MANO DE LAS AVES (1,2,3 o 2,3,4) EN EL MARCO FILOGENÉTICO DE SU ORIGEN.



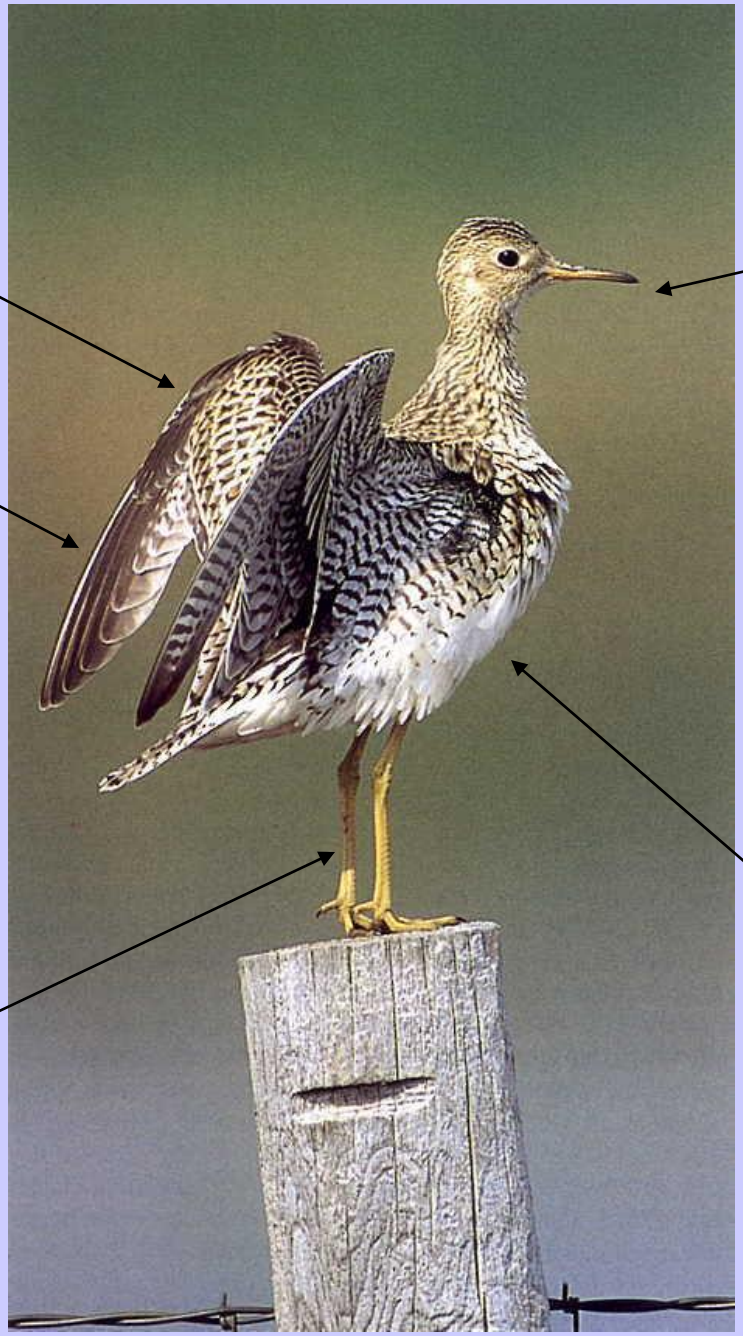
Plumas

Miembros anteriores transformados en alas

Cintura pélvica modificada

Pigostilo

Bípedos



Pico

Fúrcula

Esternón con quilla

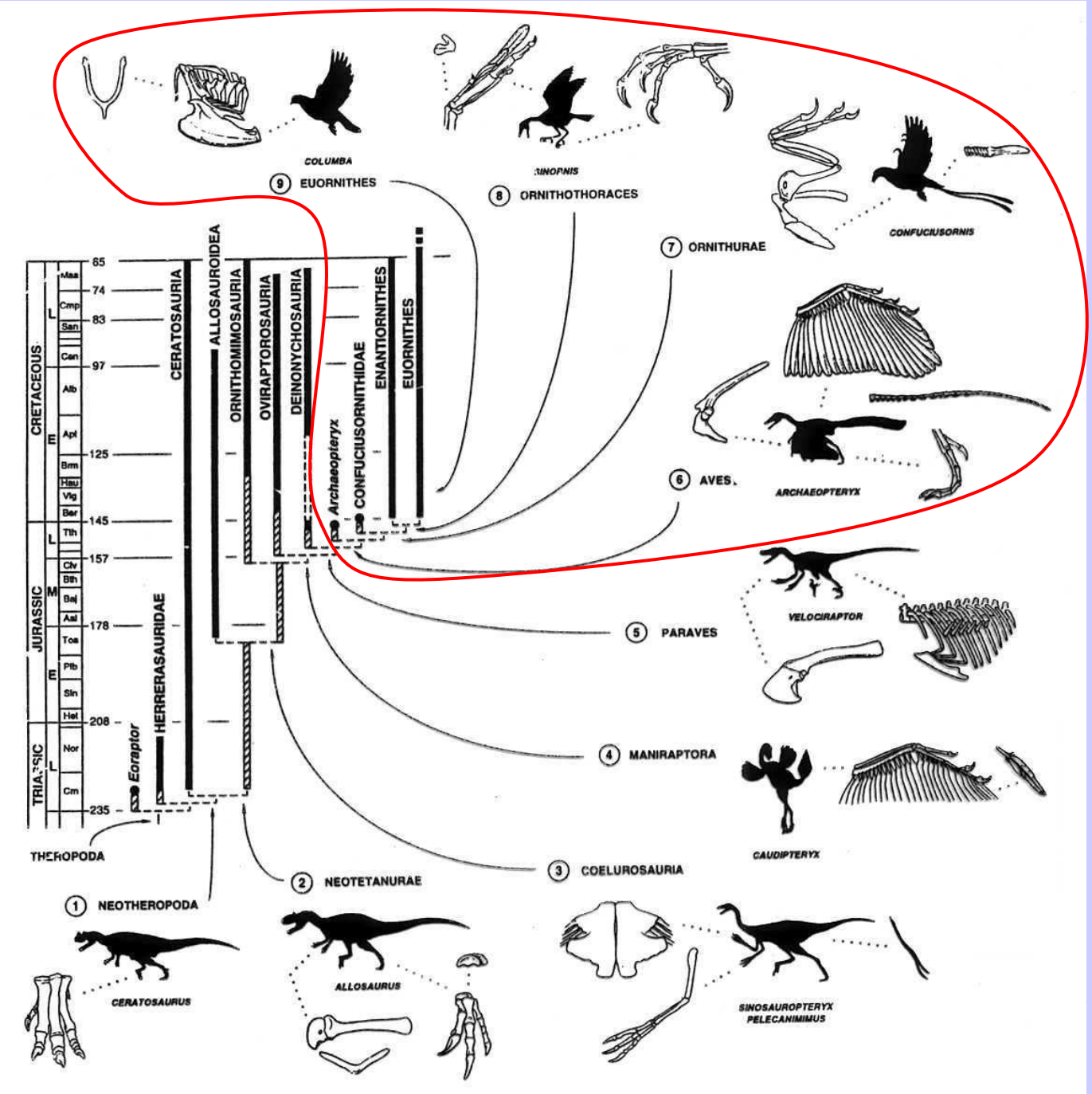
Cintura escapular modificada

Endotermia homeotermia

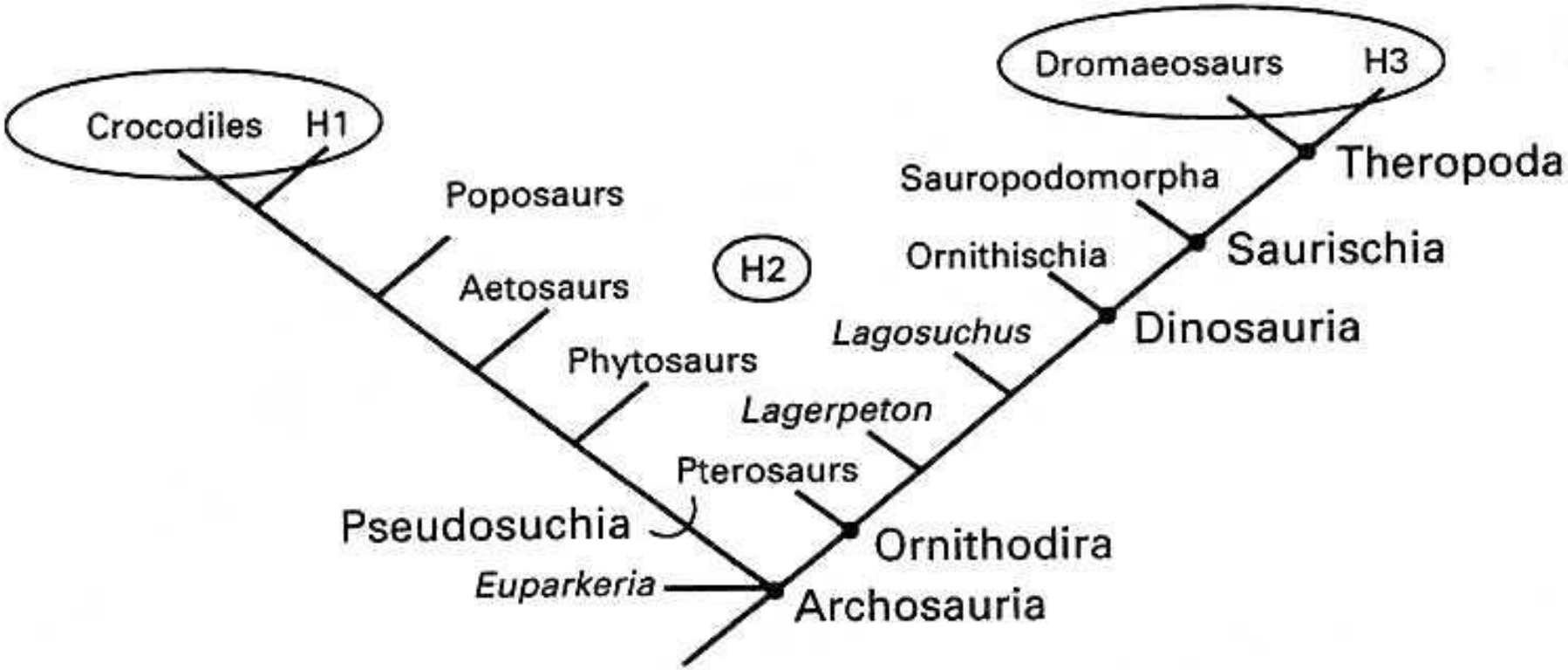
Huesos pneumáticos

Las características que hoy parecen distintivas de las aves no surgieron todas juntas ni de golpe, sino gradualmente a lo largo del proceso evolutivo.

Formalmente definiremos a las aves como el grupo monofilético formado por el ancestro común entre el *Archaeopteryx* y las aves actuales (Neornithes), más todos sus descendientes.



Existen diferentes hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas de las aves dentro del grupo de los arcosaurios.



La hipótesis de que las aves son terópodos tiene su origen en Gegenbaur (1863) y Huxley (1868), basada en las abundantes similitudes osteológicas.

Posteriormente, se comenzaron a interpretar estas similitudes como convergencias, debido también a la aparente falta de algunos elementos considerados claves (ej. fúrcula) en el esqueleto de los terópodos (Heilmann 1926). Las aves no son dinosaurios.

Ostrom (1976), retoma la idea de que las aves son terópodos y los posteriores análisis cladísticos apoyan esta conclusión, la que se ve sustentada por nuevos hallazgos de fósiles en años recientes.

Entre las numerosas evidencias que apoyan la H3 podemos citar:

1) Caracteres tegumentarios.

2) Caracteres oológicos.

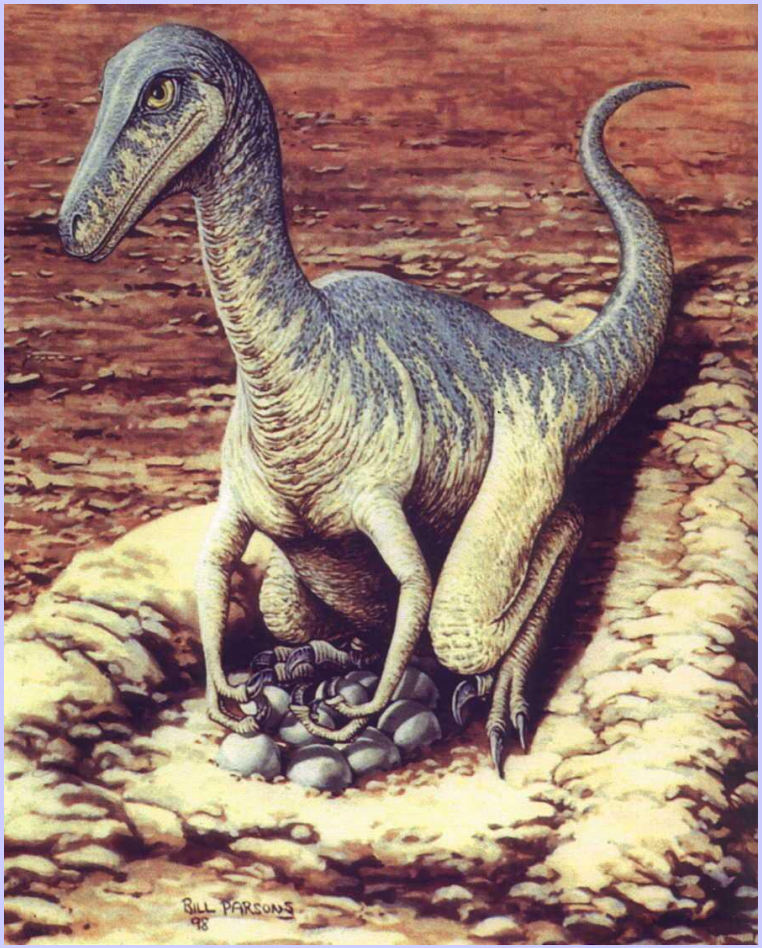
3) Caracteres etológicos.

3) Caracteres osteológicos.

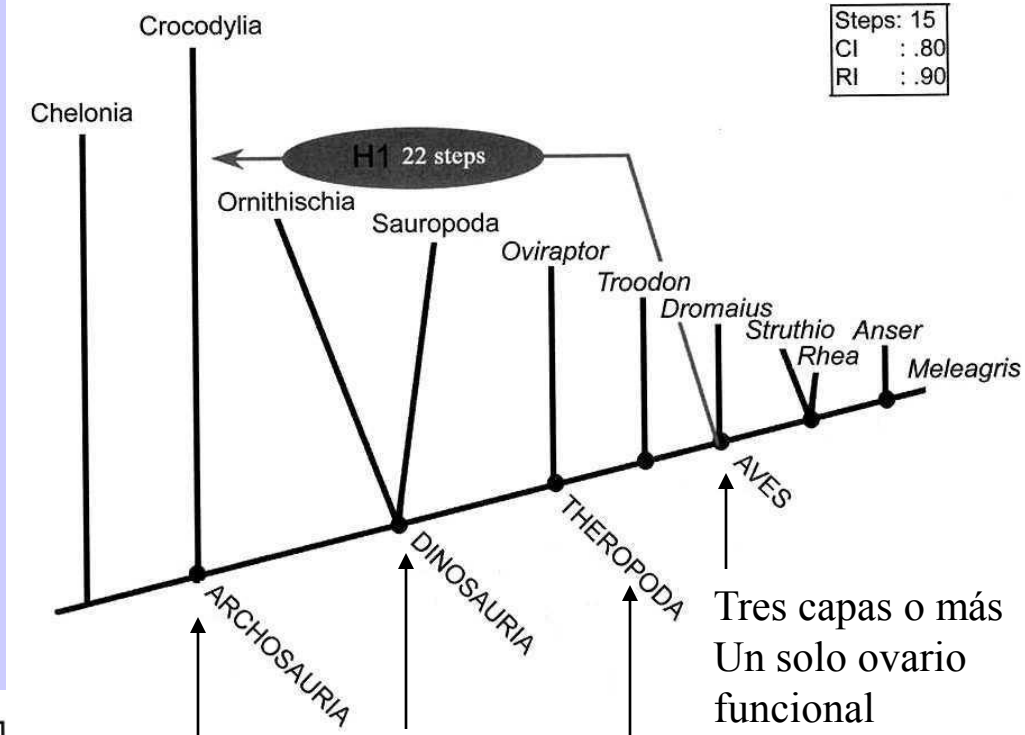
Presencia de plumas

Caudipteryx
Protoarchaeopteryx
Microraptor

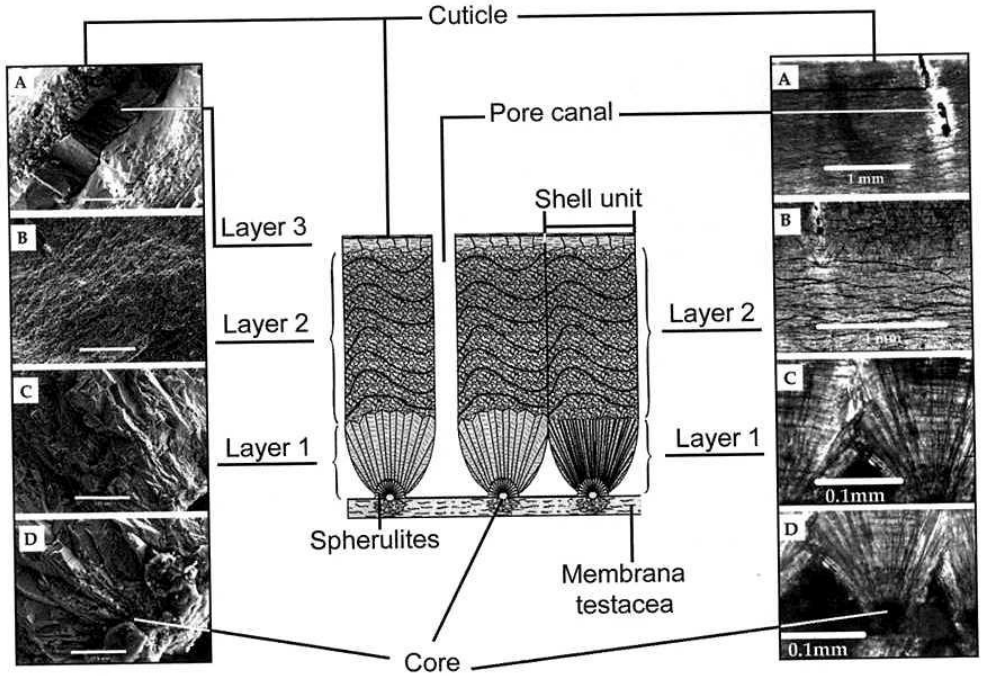
Comportamiento de nidificación e incubación



Estructura de la cáscara del huevo (Grellet-Tinner & Chiappe 2004).



Tres capas o más
Un solo ovario funcional

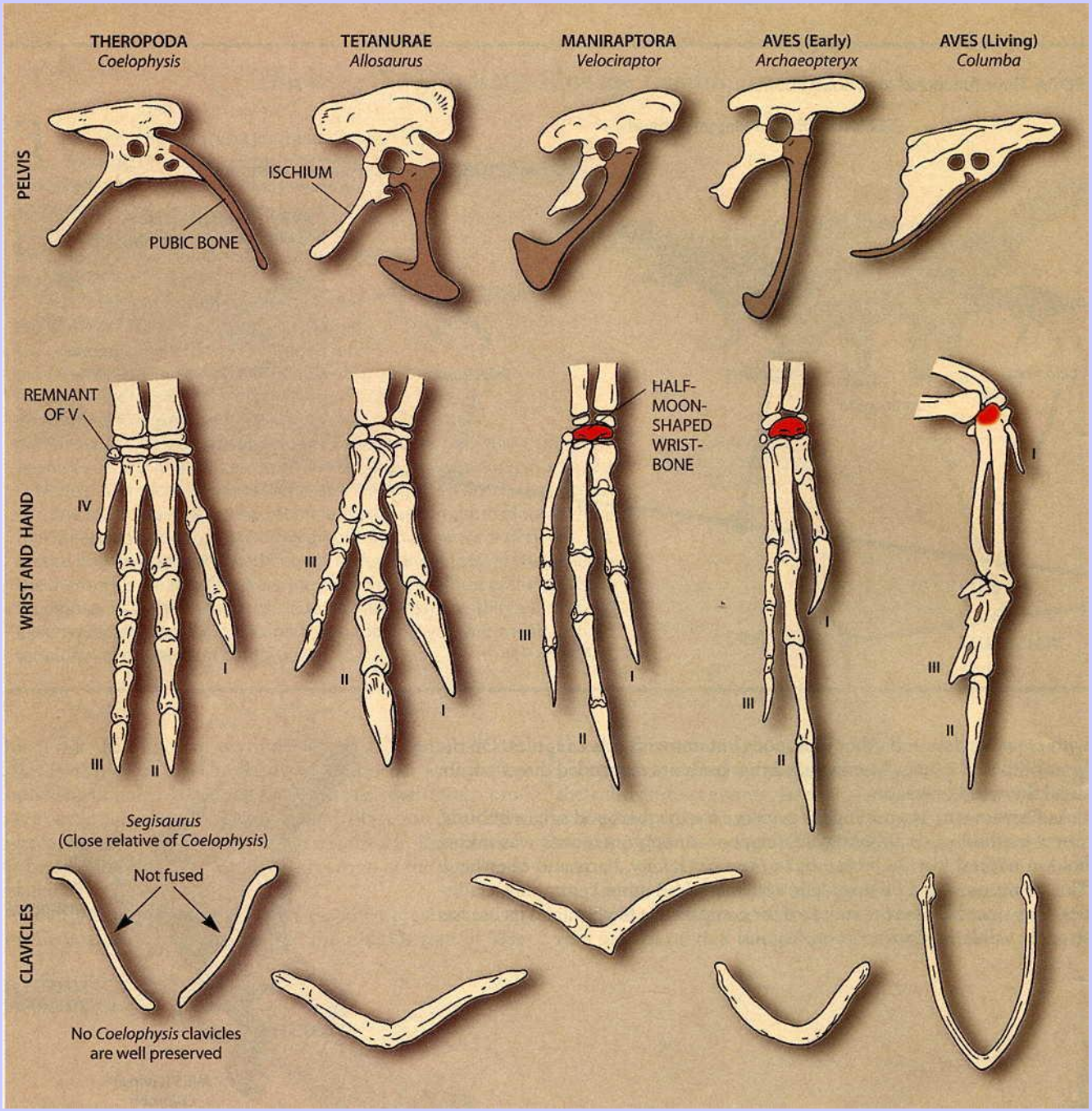


Ornamentación superficial de la cáscara

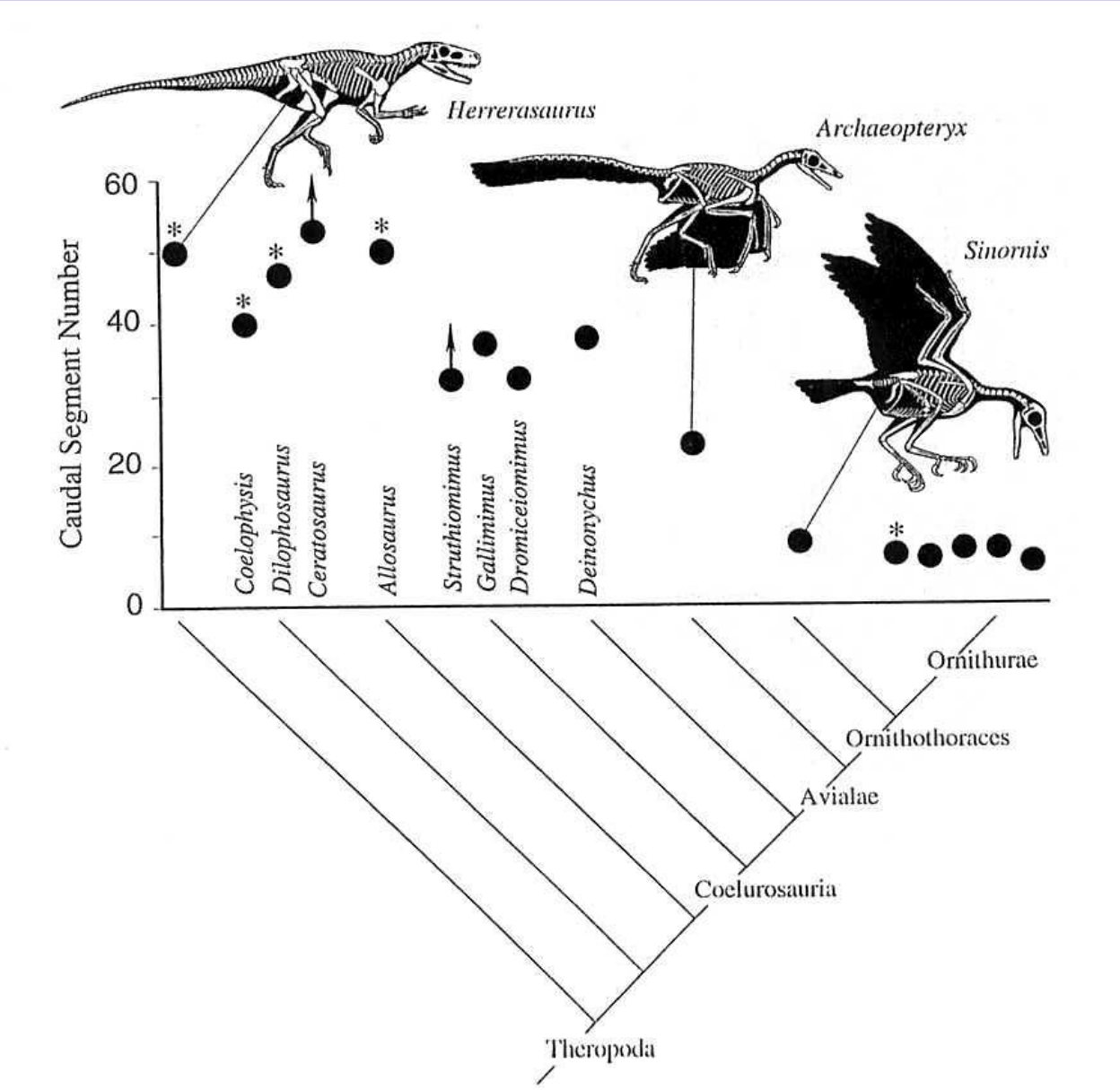
Atención parental del nido
Cáscara de calcita

Huevo asimétrico
Dos capas
Brooding
Nido abierto
Ovulación monoantocrónica

Evidencia osteológica (Padian & Chiappe 1998)

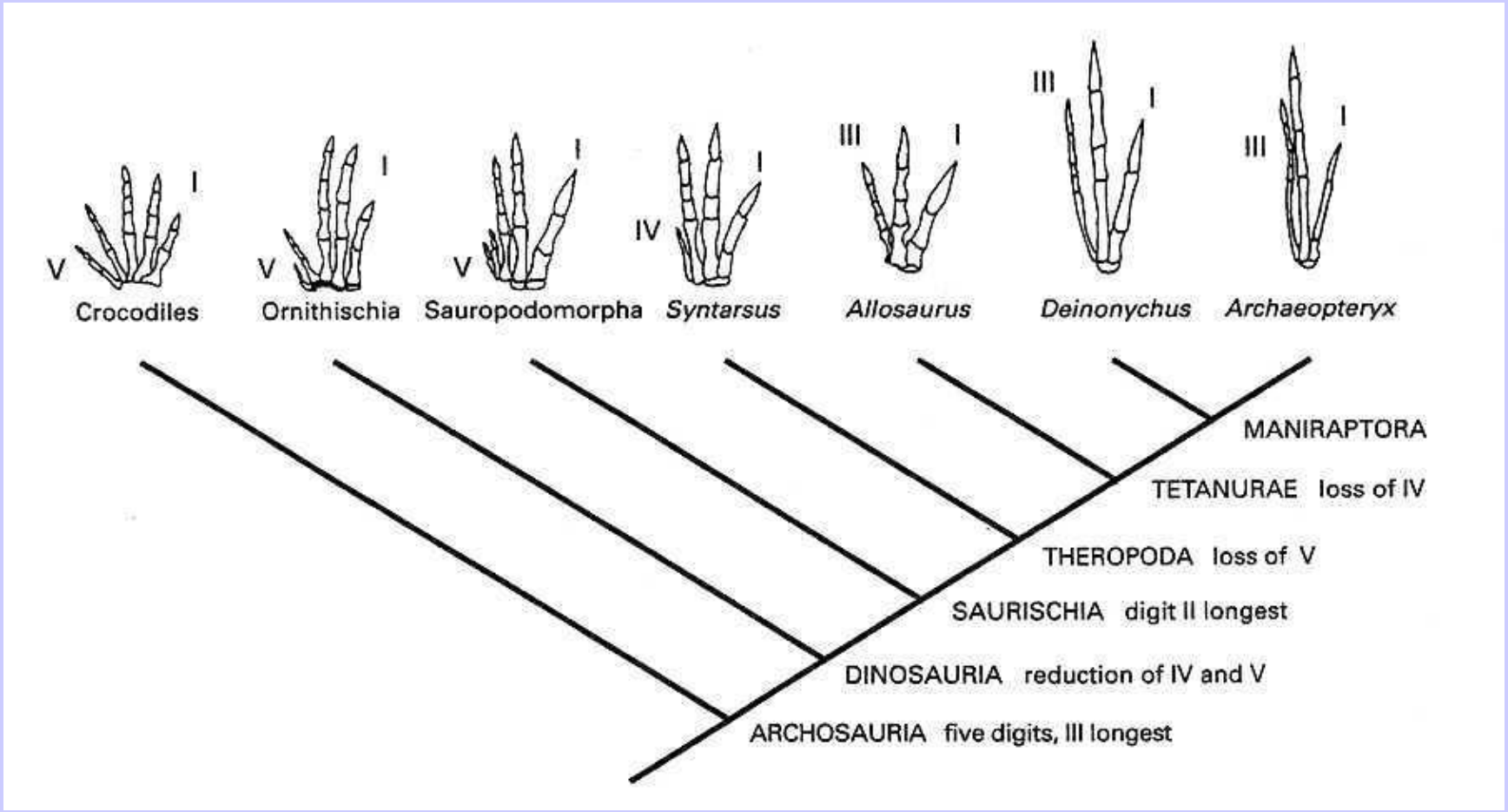


Reducción de la cola

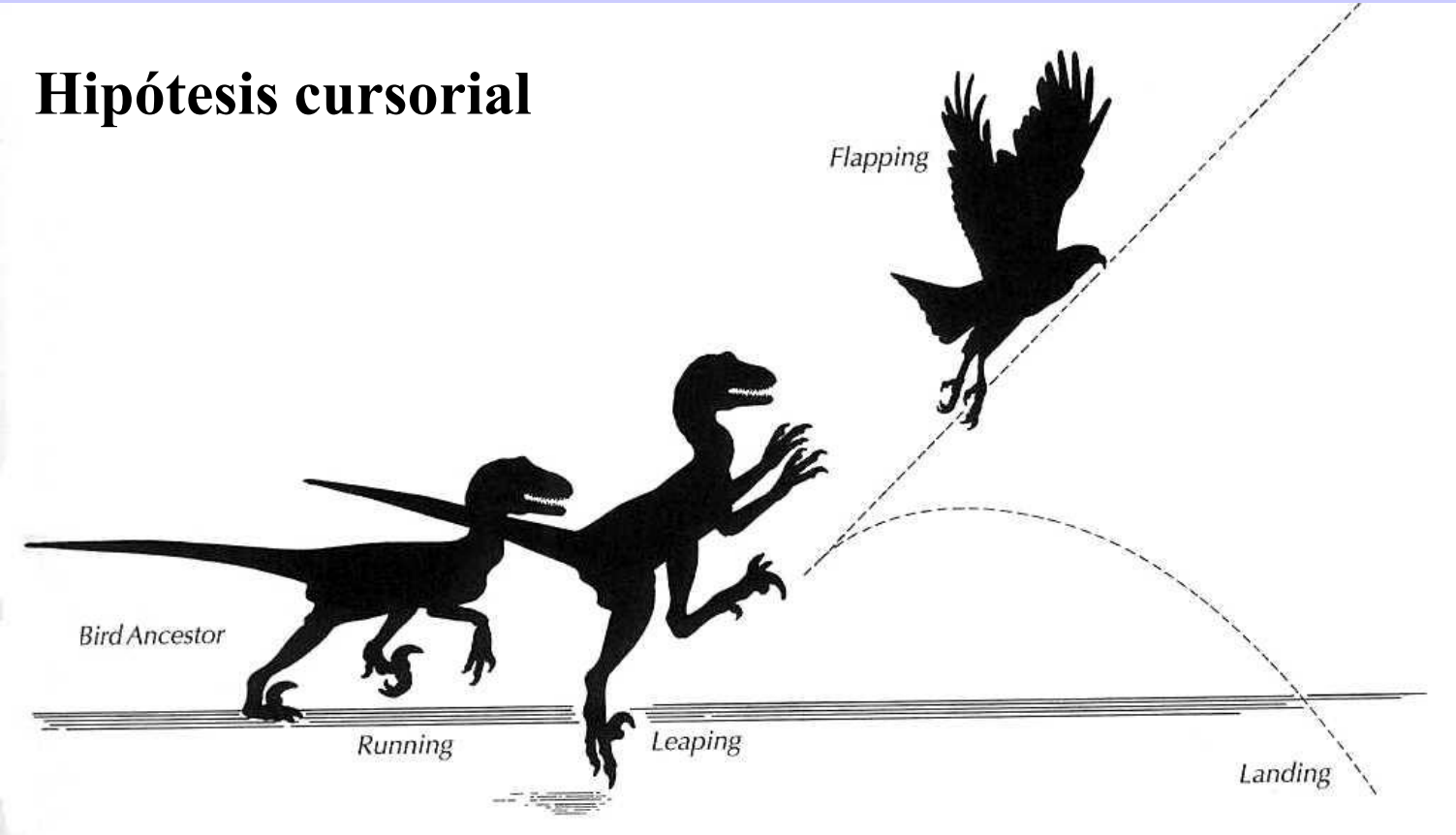


En definitiva, la explicación más parsimoniosa que tenemos en base al análisis de todos los caracteres resulta en que las aves son dinosaurios maniraptores, y el mapeo de sus características sobre dicho cladograma confirma la homología 1,2,3 de sus dedos.

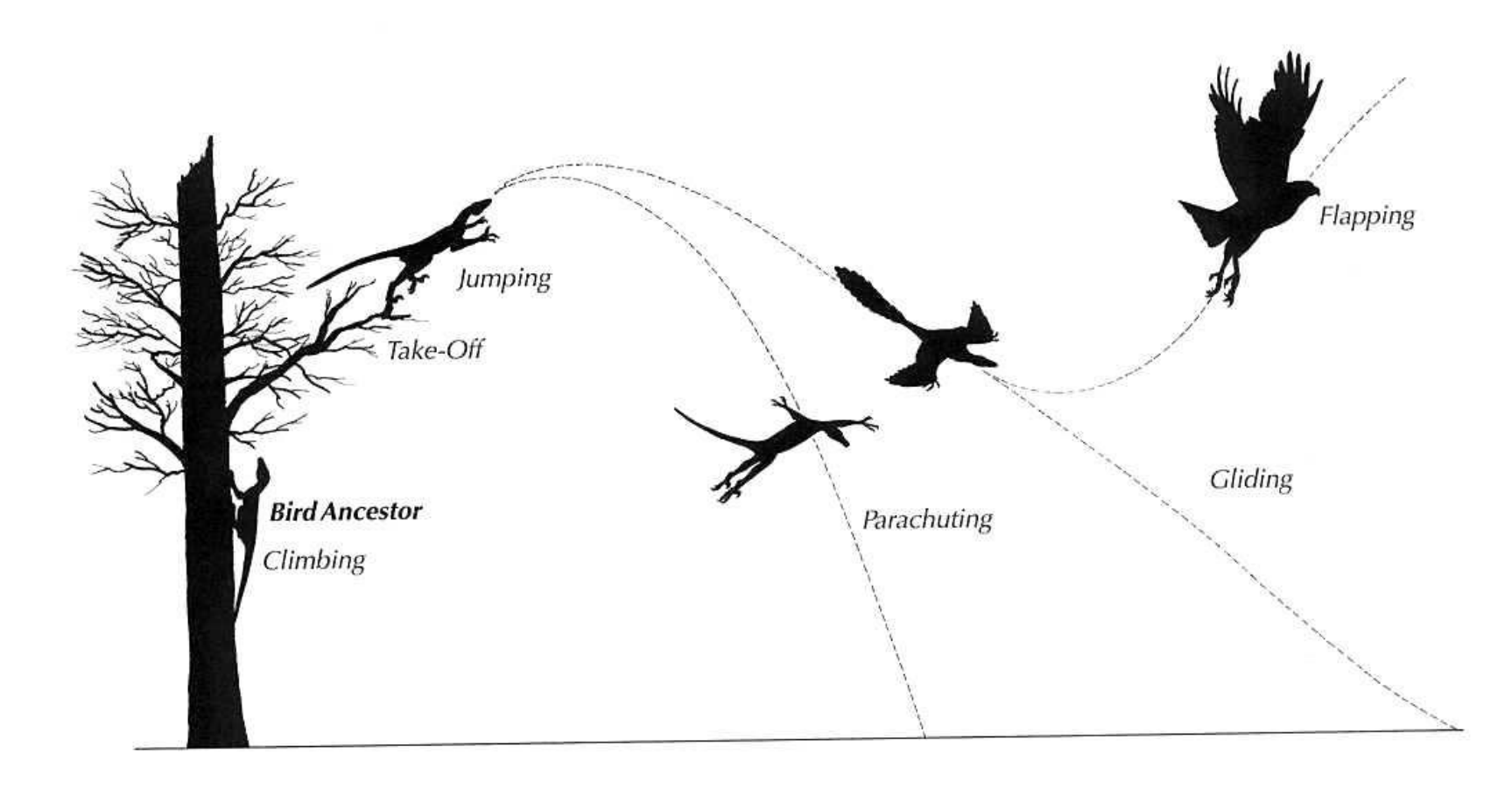
2-3-4-x-x 2-3-4-x-x



Históricamente la evolución de las aves ha sido analizada en asociación con la evolución del vuelo. Existen dos hipótesis clásicas sobre esto último: 1) La Hipótesis cursorial (ground-up), y 2) La Hipótesis arborícola (trees-down).



Hipótesis arborícola



Una “ventaja” de esta hipótesis es que la gravedad “juega a favor” del vuelo y no “en contra de él” como ocurre durante el despegue en la hipótesis anterior.

La Hipótesis 2 propone que las aves derivan de arcosaurios más primitivos y por lo tanto no serían verdaderos dinosaurios. Aunque la naturaleza de ese ancestro no está claramente definida, los que apoyan esta teoría atacan a la H3 basándose en los siguientes argumentos:

1) Los dinosaurios maniraptores (no avianos) más similares a las aves son posteriores a *Archaeopteryx* y por lo tanto éstas no podrían haber derivado de ellos.

2) Como es más fácil explicar la evolución del vuelo a partir de la hipótesis tree-down, y los Maniraptores eran cursoriales y no arborícolas, éstos nunca podrían haber originado a las aves.

3) La evidencia embriológica demuestra que los dedos de la mano de las aves son homólogos a los dedos 2, 3 y 4, y por lo tanto no podrían haber derivado de ancestros maniraptores ya que éstos poseen dedos 1, 2 y 3.

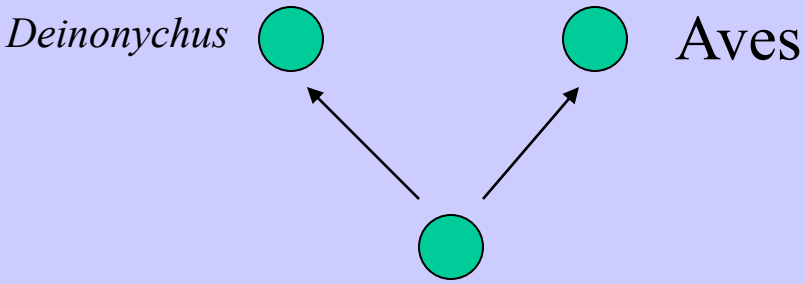
Un primer sobre el concepto de homología.

Según Owen (1843), homólogo es el mismo órgano en diferentes animales bajo cada variedad de forma y función.

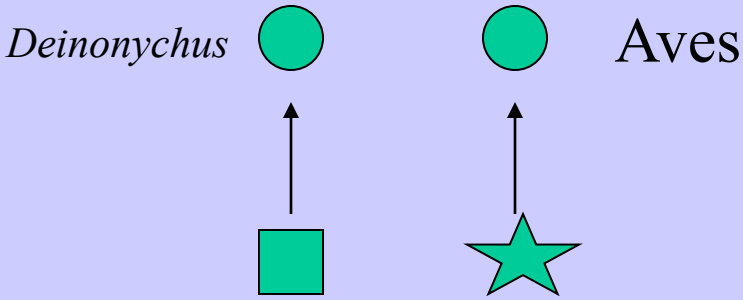
Un caracter de dos o más taxa es homólogo si este caracter es encontrado en el ancestro común, o bien, dos caracteres (o una secuencia lineal de caracteres) son homólogos si uno es directa o secuencialmente derivado de otro (Wiley 1981).

Solamente un análisis filogenético puede demostrar la homología de un caracter y en este proceso la similitud sólo juega un papel en el establecimiento de la homología primaria.

Homología 1,2,3



Homologia 2,3,4

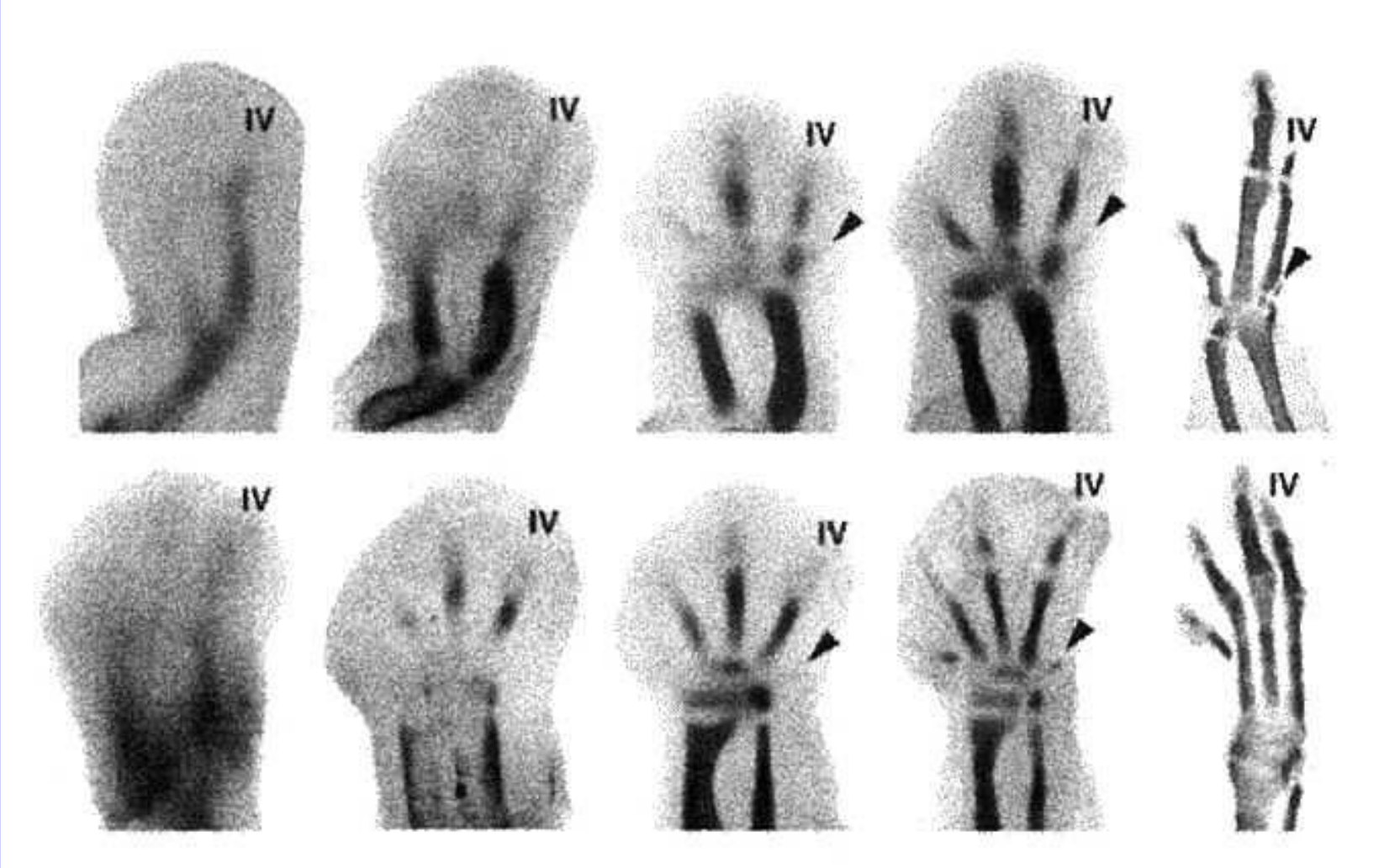


El problema de la homología de los dedos de la mano de las aves

Burke & Feduccia (1997) encontraron que durante el desarrollo embrionario, los miembros de las aves presentan condensaciones que corresponden al dedo 5 en el caso de la mano. Esto implica que los dígitos de la mano del ave adulta son el 2,3 y 4.

Mano

Pie



Problemas con la homología 2,3,4

1) No conocemos el patrón de desarrollo embrionario de las aves basales ni de los dinosaurios no avianos.

2) Asume que el patrón de desarrollo de los miembros está altamente constreñido (sólo pueden perderse dedos 1 y 5).

2) Rechazar la H3 en base a la supuesta homología 2,3,4 de los dedos de la mano de las aves implicaría una convergencia masiva de otros muchos caracteres entre aves y maniraptores.

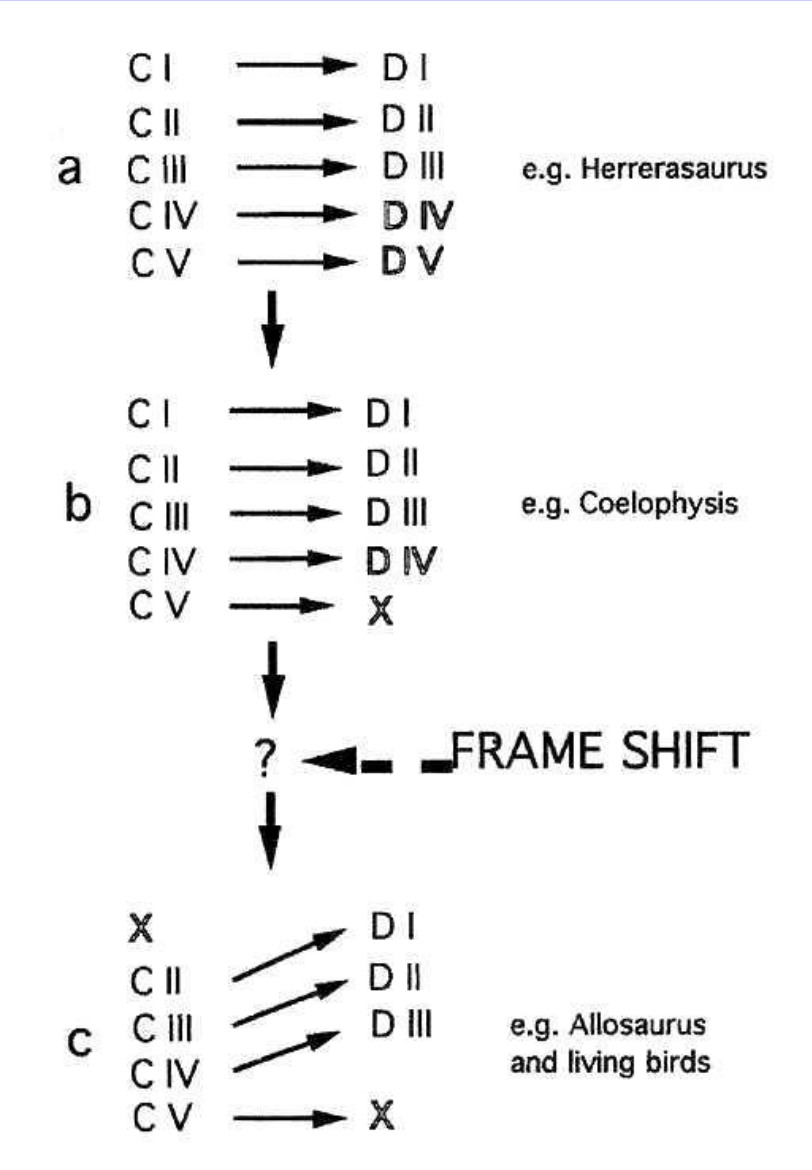
3) La homología 2,3,4 también implicaría gran número de modificaciones adicionales en la estructura de los dígitos.

3) La homología 2,3,4 confunde posición con identidad de una estructura durante su desarrollo (posibilidad de frame shift).

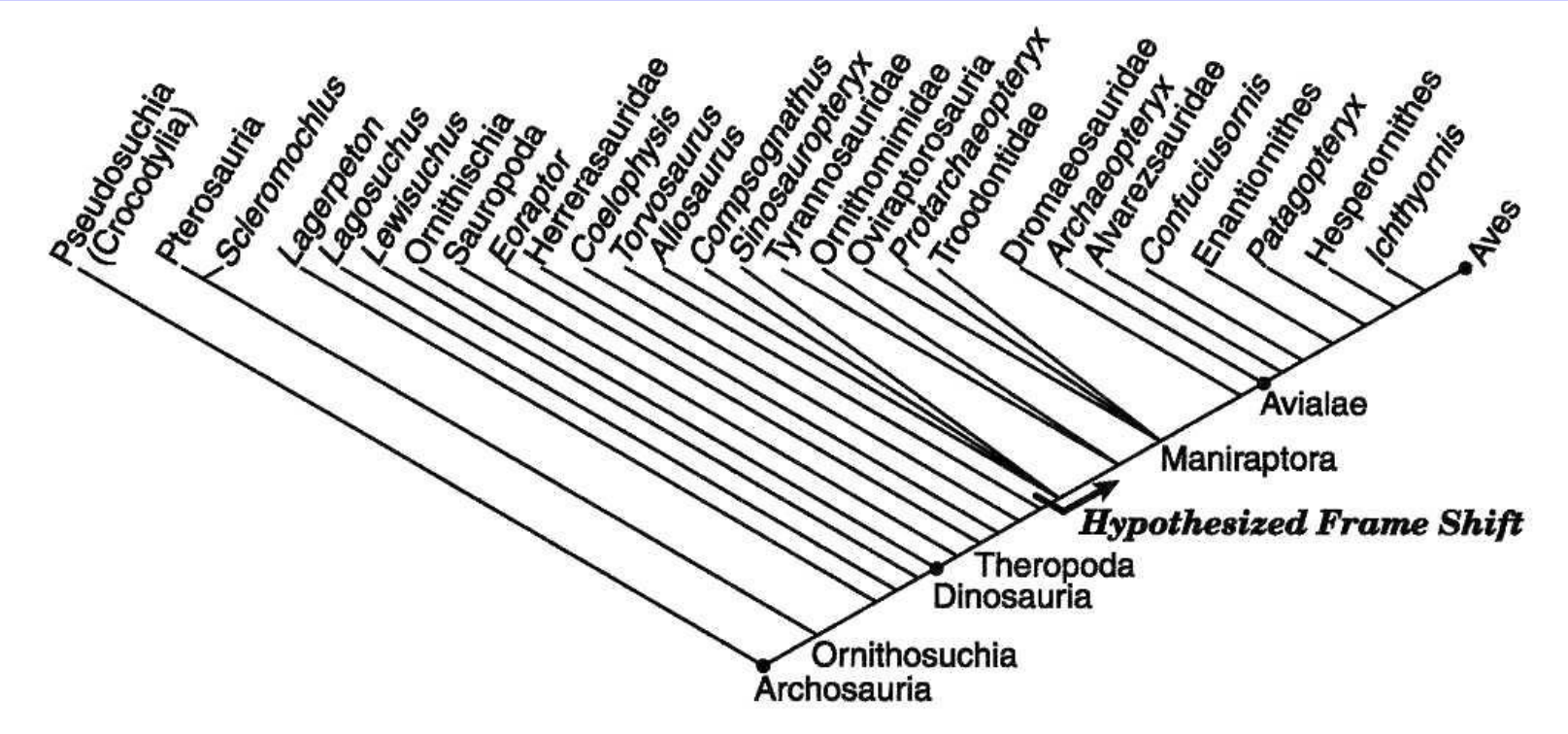
4) La homología 2,3,4 no reconoce la existencia de niveles de organización en el concepto de homología.

Frame shift
(Wagner & Gautier 1999)

Implica una transformación homeótica de los dígitos de la mano, de manera tal que la condensación del dedo 2 se desarrolla en un dedo 1 y así sucesivamente.

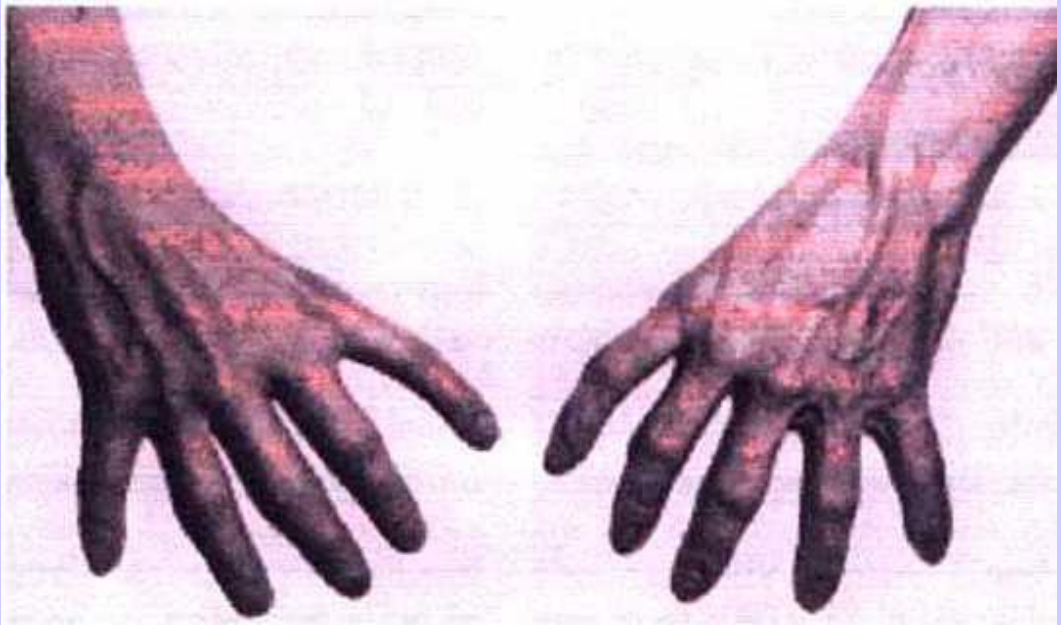


Esta transformación homeótica debe haber ocurrido en el proceso de evolución de los dinosaurios, incluso antes de la aparición de las aves.

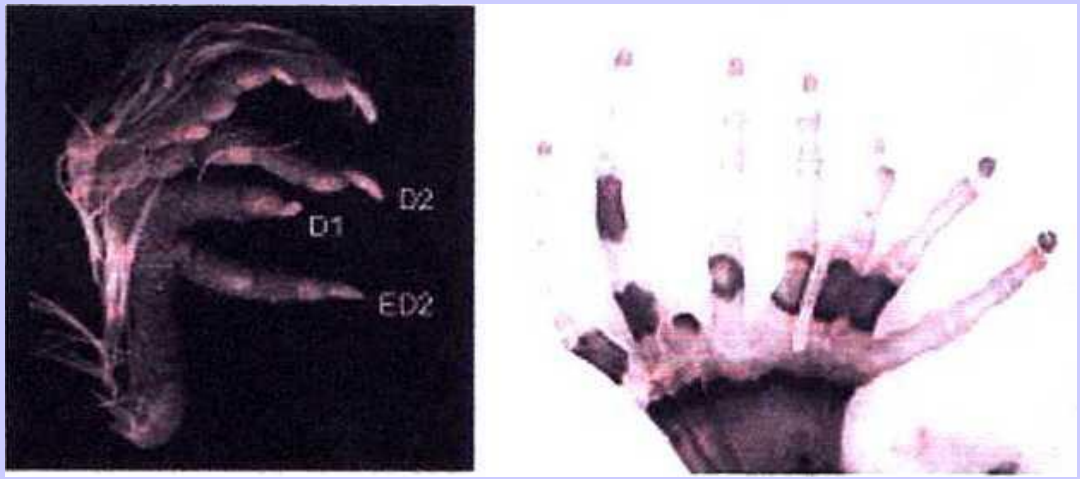


Ejemplos de frame shift

Transformación homeótica de un pulgar en un índice

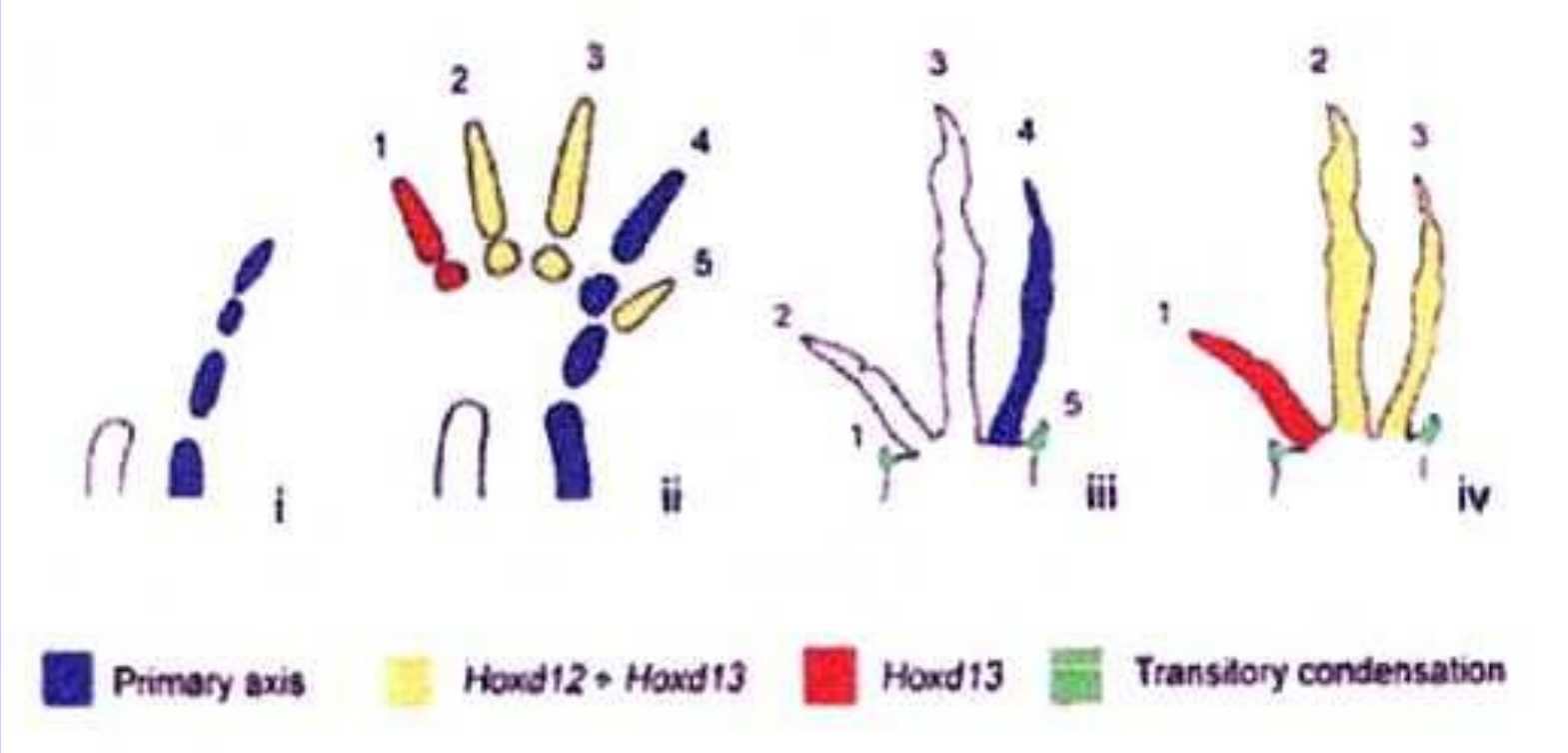


Línea de pollo Silkie



Pollo mutante talpid (posteriorización de los dedos)

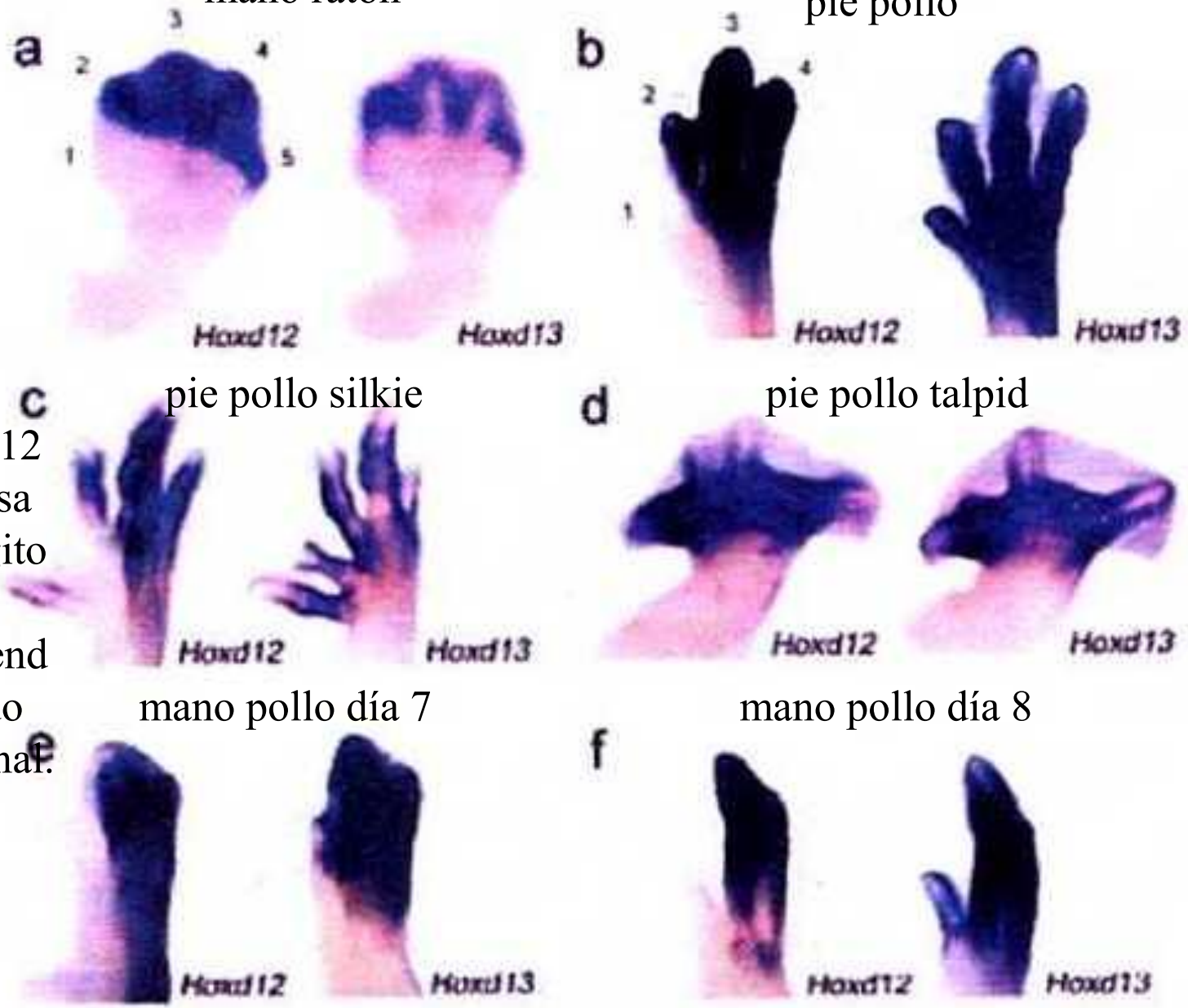
El patrón de expresión de genes durante el desarrollo de los dedos de la mano sugiere que la identidad de los dedos de la mano de las aves es 1,2,3 (Vargas & Fallon 2005).



El Hoxd12 no se expresa en el dedo 1

mano ratón

pie pollo



pie pollo silkie

pie pollo talpid

mano pollo día 7

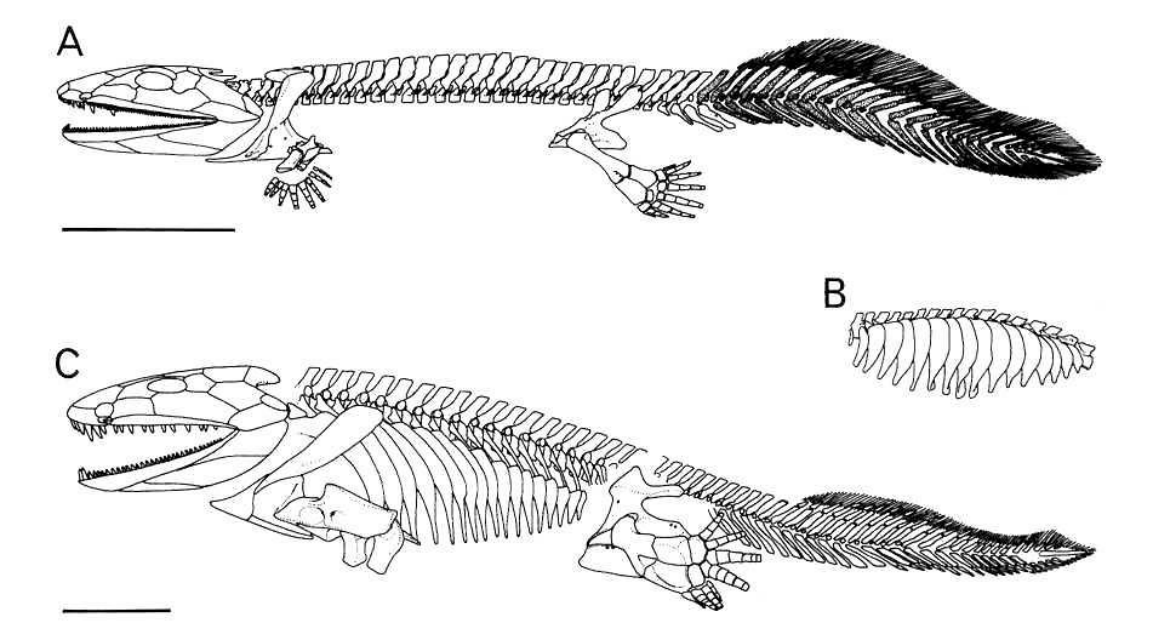
mano pollo día 8

El Hoxd12 se expresa en el dígito ectópico produciendo un dedo 2 adicional.

No se forma dígito 1 pues se expersa el Hoxd12 en todos los dedos

Otra alternativa a la homología 2,3,4 es **hipótesis de la polidactilia**, para lo cual hay que recordar que los primeros tetrápodos tenían más de 5 dedos en sus miembros.

Entonces la condensación de mesénquima delante del primer dedo en las aves podría ser homóloga al prepollex y no al dedo 1.



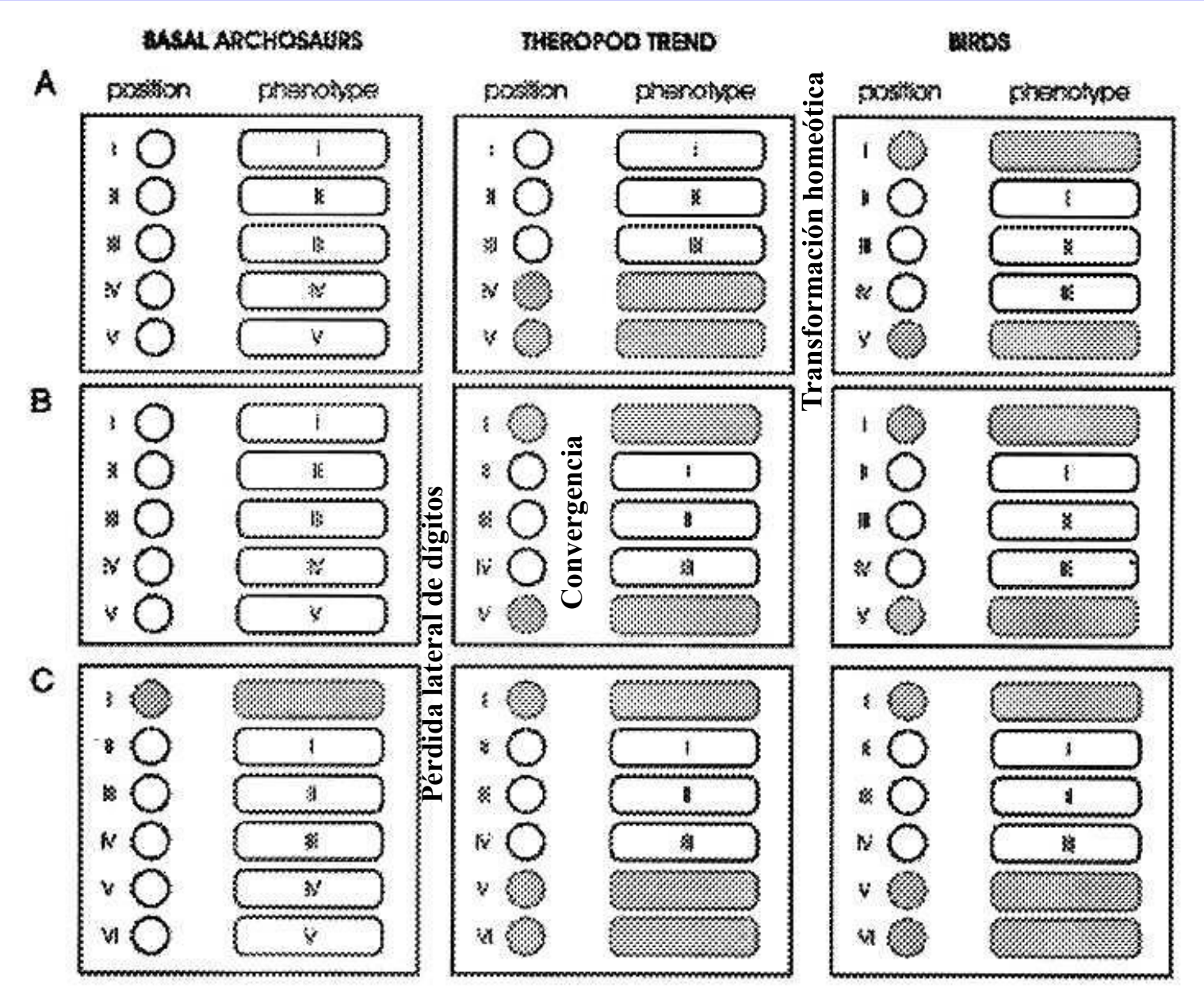
Estudios recientes (Welten et al. 2005), basados en la expresión del gen Sox9 sugieren la existencia de 6 condensaciones de mesénquima, incluyendo el propollex, el dedo 4 y el elemento X (que sería equivalente al dedo 5).

En definitiva, la homología 1,2,3 de los dedos de la mano de las aves se puede explicar por al menos 3 hipótesis distintas.

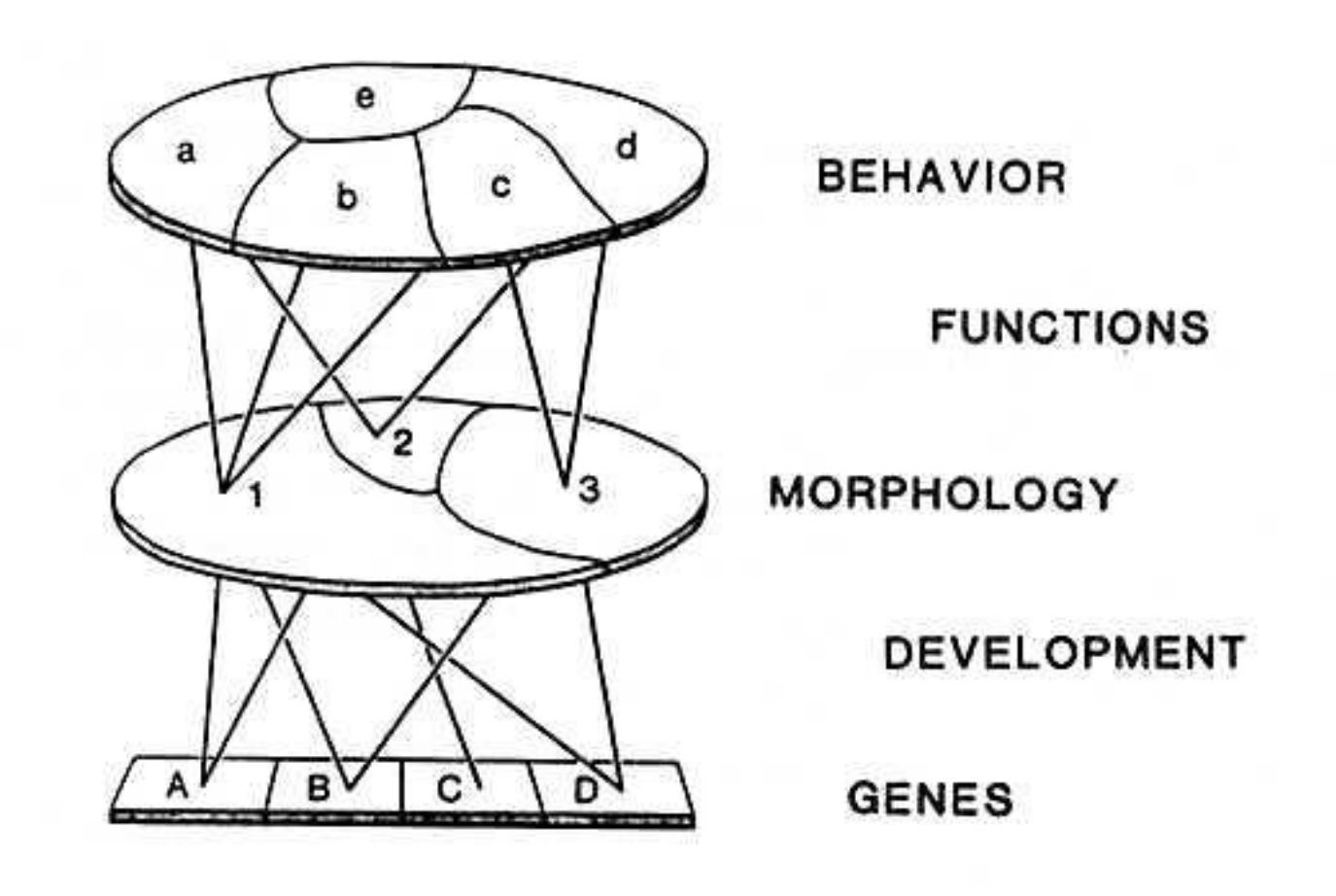
Frame shift

Reducción de la pirámide

Polidactilia



Finalmente, hay que considerar el problema de la homología en diferentes niveles de organización (Striedter & Northcutt 1991).



Mensajes para llevar a la casa y pensar…

La conclusión de que las aves son dinosaurios vivientes sigue siendo la explicación preferida en base a la evidencia disponible, aceptemos o no la homología 1,2,3 o 2,3,4 de los dedos de la mano.

Una de las tres explicaciones que sostienen la homología 1,2,3 de los dedos de la mano de las aves implican una transformación homeótica (frame shift).

Un caracter a nivel morfológico puede ser homólogo aún cuando los mecanismos (genético, embriológico) que lo producen no lo sean.