



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**“EL ORIGEN EVOLUTIVO DE LAS AVES: OBJETIVIDAD CIENTÍFICA Y LA
EPISTEMOLOGÍA DE LA PALEONTOLOGÍA CONTEMPORÁNEA”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ROSARIO GÁLVEZ FLORES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO ROBERTO VERGARA SILVA

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. ANA ROSA BARAHONA ECHEVERRÍA

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. MARK EARL OLSON ZUNICA

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

TUTORA INVITADA: DRA. EDNA MARÍA SUÁREZ DÍAZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 1° de diciembre de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **GÁLVEZ FLORES ROSARIO** con número de cuenta **511021204** con la tesis titulada **"El origen evolutivo de las aves: objetividad científica y la epistemología de la paleontología contemporánea"**, realizada bajo la dirección del **DR. FRANCISCO ROBERTO VERGARA SILVA**:

Presidente: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Vocal: DR. ALFONSO ARROYO SANTOS
Secretario: DRA. ANA ROSA BARAHONA ECHEVERRÍA
Suplente: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
Suplente: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de julio de 2015.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por proporcionarme una formación de alta calidad y nivel profesional.

Al CONACYT, por la beca (con número de 384995/254401) brindada durante el desarrollo del posgrado.

Al Dr. Francisco Vergara Silva, por su dirección de tesis, por la gran oportunidad al permitirme trabajar bajo su tutoría, y el apoyo que me brindó durante el desarrollo de la tesis. También le agradezco por compartir su conocimiento, experiencia y comentarios que me sirvieron y servirán para mejorar profesionalmente.

A los miembros del Comité Tutorial, conformado por la Dra. Ana Rosa Barahona Echeverría, la Dra. Edna Suárez Díaz y el Dr. Mark E. Olson, por sus comentarios, sugerencias y observaciones que ayudaron a mejorar la tesis y mi desempeño académico. De manera particular, agradezco al Dr. Mark E. Olson, por su disposición y tiempo brindado durante el desarrollo de la tesis, así como por compartir su experiencia e interés por la investigación, y sus comentarios que fueron, son y serán de gran ayuda para mi desarrollo profesional. A la Dra. Edna Suárez Díaz, por sus sugerencias puntuales que orientaron algunos aspectos del enfoque de la tesis. A la Dra. Ana Rosa Barahona Echeverría, por aceptar formar parte del comité y por sus comentarios a lo largo de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A los miembros del jurado, la Dra. Ana Rosa Barahona Echeverría, el Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, el Dr. Alfonso Arroyo Santos, el Dr. Alfredo Bueno Hernández y el Dr. Víctor Hugo Reynoso, por el tiempo dedicado en la revisión de tesis y principalmente por sus comentarios tan acertados que ayudaron a mejorar el escrito de tesis y me proporcionaron herramientas para mi futuro desarrollo profesional. A cada uno de Ustedes, gracias.

Al Instituto de Biología, UNAM, por ser la sede del posgrado que me brindó un espacio, el acervo bibliográfico y apoyo para mi desempeño profesional.

Agradezco a todas aquellas personas que conocí durante el posgrado, doctores, estudiantes, por compartir su conocimiento, amistad, apoyo e incluso por las experiencias agradables y desagradables que me ayudaron en mi formación profesional y personal.

Al estudiante de doctorado Ryan Carney, de la Universidad Brown de Ecología y Biología Evolutiva, por proporcionarme las publicaciones de von Meyer (1861).

Al Instituto de Geología, investigadores y estudiantes que me proporcionaron su invaluable tiempo para conocer el mundo de la paleontología, gracias por recibirme y ayudarme a crecer en el área de la investigación con las experiencias aprendidas en ese lugar.

A mi familia, amigos y profesores que siempre estuvieron alentándome durante el posgrado. Su apoyo es invaluable y no hay palabras para agradecer el acompañamiento. A las personas que se fueron y llegaron a mi vida durante la maestría, aprendí de cada una de ellas y muchas gracias aquellas que aún siguen en mi vida.

DEDICATORIA

A MI PADRE

Por todas las enseñanzas de vida que me dejas,
principalmente, por mostrarme que siempre debo lograr mis sueños

A MI FAMILIA

Por el apoyo durante la realización del posgrado y en la vida,
sin ustedes, esto no hubiera sido posible,
en especial a mi madre por la vida.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL	ii
DEDICATORIA	iii
ÍNDICE	iv
LISTA DE FIGURAS Y CUADOS	iv
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVO	7
METODOLOGÍA	7
RESULTADOS	9
<i>La paleontología y las relaciones filogenéticas dentro de las aves actuales</i>	9
<i>Las controversias actuales sobre el origen de las aves</i>	12
<i>Antecedentes históricos de importancia en las investigaciones sobre el origen y evolución aviares</i>	15
<i>El origen del vuelo y su relación con el origen de las aves</i>	25
DISCUSIÓN	31
La objetividad científica y la epistemología de la paleontología contemporánea	31
<i>La objetividad científica en el origen y evolución de las aves</i>	33
<i>Bases epistemológicas para el estudio del origen de las aves</i>	41
<i>Otros aspectos epistemológicos sobre el origen de las aves</i>	44
CONCLUSIONES	52
<i>El origen y evolución aviares como ejemplo de controversia en paleontología/paleobiología y el concepto de objetividad científica</i>	52
LITERATURA CITADA	54

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Cuadro 1. Lista de algunos caracteres derivados que relacionan a *Archaeopteryx* con las aves.

Figura 1. Cladograma generalizado. A. Coelurosauria no avianos. B. Avialae. Los círculos denotan nombres del nodo y las curvas el nombre del grupo tronco. Tomada de A. Turner et al. (2012).

Figura 2. Cladograma simplificado que muestra la posición filogenética de *Xiaotingia* entre los Coelurosauria. Modificado de Xu et al. (2011).

Figura 3. Fragmento de la filogenia donde se muestra la reinstalación de *Archaeopteryx* como el ave más basal por máxima verosimilitud. Modificada de Lee y Worthy (2012).

Figura 4. Cráneo de ave del Cretácico inferior del Montsec. A) vista lateral izquierda; B) vista lateral derecha; C) reconstrucción de la vista lateral izquierda. Modificado de Sanz et al. (1997, p.1544).

Figura 5. Conejo-pato. Tomada de D. Turner (2011).

RESUMEN

Desde su lugar como fósil icónico de la paleontología, *Archaeopteryx* ha sido tradicionalmente considerado el principal ‘eslabón perdido’ en la filogenia de las aves. Sin embargo, el descubrimiento reciente de otros reptiles fósiles, presumiblemente más cercanamente relacionados con las aves, ha modificado los modelos evolutivos sobre el origen de este grupo taxonómico de vertebrados. El advenimiento de nuevas hipótesis filogenéticas en la paleontología suele generar discusiones en las comunidades de especialistas, e incluso controversias que no siempre se resuelven; el origen evolutivo de las aves, en cuanto tema de investigación paleontológica, no es la excepción. En la presente tesis, se investiga la noción de *objetividad* en la paleontología contemporánea –o paleobiología, nombre usado por algunos autores a partir de la “revolución paleobiológica”– desde los estudios sobre epistemología de la biología enmarcados en la filosofía de la ciencia actual. Desde esta perspectiva metacientífica, sustentada en un análisis de la literatura primaria (clásica y reciente) sobre el registro fósil de las aves y sus presuntos parientes evolutivos cercanos, se halló que las nociones de objetividad que los paleontólogos especializados usan en dicho tema (informalmente) son diferentes a las nociones de objetividad que se definen explícitamente en filosofía de la ciencia, y en particular en filosofía de la biología. Aquí también se argumenta que la distancia conceptual entre el uso de objetividad en paleontología y en filosofía de la biología no impide que los análisis epistemológicos tengan la posibilidad de enriquecer la práctica científica concreta de los especialistas, incluso en temas como el del origen evolutivo de grupos taxonómicos que han ocupado un lugar sobresaliente en la historia de la biología. Esta tesis se ubica dentro de un proyecto de investigación en epistemología de la biología que enfatiza el estudio de los dilemas propios de la paleobiología. Al mismo tiempo, se relaciona con otra línea de investigación de largo plazo enfocada en el *realismo científico*, postura epistémica dominante en la sistemática y en la biología evolutiva actuales.

ABSTRACT

Given its place as an iconic fossil in paleontology, *Archaeopteryx* has been traditionally considered the main 'missing link' in bird phylogeny. However, the recent discovery of other fossil reptiles, presumably more closely related to birds, has modified evolutionary models on the origin of this vertebrate taxonomic group. The advent of new phylogenetic hypotheses in paleontology often generates discussions among the communities of specialists, and even controversies that are not always solved; as a paleontological research subject, the origin of birds is no exception. In the present thesis, the notion of *objectivity* in contemporary paleontology –or paleobiology, a label used by some authors since the advent of the “paleobiological revolution”– is investigated from an epistemology of biology viewpoint, framed within current philosophy of science. From this metascientific perspective, supported by an analysis of primary literature (classical and current) on the fossil record of birds and their presumed close evolutionary relatives, it was found that the notions of objectivity used (informally) by paleontologists specialized in the subject are different from the notions of objectivity explicitly defined in philosophy of science, and particularly in philosophy of biology. It is also argued here that the conceptual distance between the use of objectivity in paleontology and in philosophy of biology does not prevent a potential enrichment of the concrete scientific practice of specialists through epistemological analyses, even in subjects such as the evolutionary origin of taxonomic groups that have occupied a special place in the history of biology. This thesis belongs to a research project in the epistemology of biology that emphasizes the study of paleobiology's own quandaries. At the same time, it relates to a long-term research line that focuses on *scientific realism*, the dominant epistemic stance in current systematics and evolutionary biology.

INTRODUCCIÓN

Las nociones de *objetividad*, en filosofía de la ciencia, provienen en muchos casos de ciencias donde los objetos de estudio son *observables*. Estos objetos observables son aquellos que son percibidos por los sentidos sin ayuda de herramientas tecnológicas. Sin embargo, también hay objetos que no pueden ser percibidos por los sentidos sin ayuda, resultado de su diminuto tamaño. La existencia de estos *objetos inobservables* es comprobada por métodos experimentales, en ciencias como la física y la química. Las ciencias experimentales aplican estos métodos porque es posible la experimentación con el objeto de estudio. Por el contrario, algunas ciencias estudian objetos cuya inobservabilidad radica en que existieron en un pasado remoto, del cual sólo quedan restos fragmentarios. A estas ciencias las podemos denominar como *ciencias históricas*, y entre ellas se encuentran la geología, la arqueología y la paleontología.

El filósofo de la ciencia norteamericano Derek Turner ha estado interesado en definir una base epistemológica para el estudio de los fundamentos conceptuales de la paleontología (D. Turner, 2007 y 2011). Desde dicha perspectiva, propia de la filosofía de la biología, Turner ha hecho hincapié en que el estatuto de los objetos de mayor interés para la paleontología –es decir, los organismos cuyos restos llamamos *fósiles*– es precisamente el de objetos inobservables (D. Turner, 2007). En este contexto, el proyecto de filósofos de la biología como Turner es analizar la manera en que los paleontólogos construyen una postura de *realismo científico* –es decir, la actitud epistémica de acuerdo con la cual las entidades inobservables pueden y/o deben considerarse *reales*– es decir, existentes independientemente de que un ser humano los conozca, estudie o investigue. De acuerdo con el filósofo de la ciencia Stathis Psillos, el realismo científico es una perspectiva epistemológica común entre una gran cantidad de comunidades científicas, de acuerdo con la cual “las teorías científicas exitosas deben aceptarse como descripciones verdaderas del mundo, tanto en sus aspectos observables como inobservables” (Psillos 1999, p.71; ver también Godfrey-Smith, 2003).

Curiosamente, la discusión sobre realismo científico en la biología no ha sido suficientemente estudiada desde un punto de vista epistemológico. Entre los pocos ejemplos de estos estudios está el análisis de Vergara-Silva (2009) sobre las controversias alrededor del “cladismo de patrón” –i.e. una corriente de pensamiento en cladística que proponía considerar a los nodos de un cladograma únicamente como entidades abstractas, sobre las cuales no era necesario hacer aseveraciones realistas, en el sentido del realismo científico¹. El presente trabajo

¹ Es apropiado añadir que, como aclara Vergara-Silva (2009), el cladismo de patrón planteaba que la cladística se encargaba principalmente de producir *cladogramas* –es decir, *esquemas de sinapomorfias*. De

no aborda directamente la discusión filosófico-biológica del realismo científico en paleontología, sino que se concentra en un tema más específico que pertenece a dicha discusión: *el problema de la objetividad en paleontología*. En la siguiente sección, se presenta un panorama general sobre lo que un conjunto seleccionado de filósofos de la ciencia han escrito sobre objetividad científica. Esta literatura forma la base de la clase de análisis epistemológico que se llevó a cabo en este trabajo: *la detección del uso de la noción de objetividad entre los paleontólogos*.

La noción de objetividad en filosofía de la ciencia

La paleontología es una ciencia que se ocupa de plantear inferencias sobre la evolución de los organismos con base en la evidencia fósil (Benton y Harper, 2009). Los fósiles constituyen la evidencia observable a partir de la cual se infiere la naturaleza original de los fósiles, la cual es inobservable *a priori*. Estas inferencias dependen de prácticas científicas que no necesariamente son las mismas que se utilizan en ciencias experimentales, como la física y la química. Por lo tanto, si las nociones de objetividad son construidas a partir de disciplinas científicas experimentales, el estudio de objetos inobservables que corresponden a la historia pasada de la vida podría requerir de nociones diferentes de objetividad (Daston, 1992). En el caso de la paleontología y de otras ciencias históricas, estas nociones divergentes de objetividad pueden suponer una *asimetría epistémica*, en el sentido de D. Turner (2007) –es decir, una diferencia en las condiciones de obtención del conocimiento– cuando se les compara con ciencias donde la experimentación es posible y constitutiva de su carácter como áreas de investigación.

Si lo anterior es cierto, un caso de estudio ideal que permita reconocer cuáles son las nociones de objetividad utilizadas en estudios paleontológicos, sería aquel donde los objetos de estudio son entidades inobservables, en tanto existieron en un pasado histórico del cual hoy sólo conocemos vestigios. Estos objetos inobservables se denominarán como *entidades extintas*, en este trabajo, para diferenciarlos de los objetos inobservables en las ciencias experimentales. El caso de estudio también deberá presentar controversias no resueltas en un periodo largo de investigación científica sostenida. Además, dicho caso puede analizarse para identificar las nociones de objetividad que se construyen en las ciencias históricas y, debe ser de amplio interés en la comunidad científica para que tenga impacto en esa comunidad. Un aspecto relevante es que se conozcan las

acuerdo con el cladismo de patrón, a partir de los cladogramas es posible construir árboles filogenéticos propiamente dichos, cuyos nodos sí pueden representar ancestros ‘reales’, desde la perspectiva de una sistemática evolucionista. Los fundamentos conceptuales de la cladística se pueden consultar en Kitching et al. (1988) y Schuh y Brower (2009), dos obras con amplia difusión en el medio internacional. En México, y especialmente en la UNAM, Morrone (2013) ha presentado su versión de los fundamentos de la cladística.

nociones de objetividad que han sido aplicadas en otras ciencias, principalmente las ciencias experimentales.

El origen de las aves es un caso de estudio en que pueden reconocerse los criterios antes mencionados. El origen de las aves ha sido un caso controvertido y puede ser representativo de los debates presentados en estudios paleontológicos, según las nociones filosóficas de objetividad, porque se basa en fósiles tradicionalmente problemáticos. La problemática de estos fósiles se debe a la pérdida de características por los procesos tafonómicos. El proceso tafonómico es una serie de procesos químicos, físicos y biológicos ocurridos al organismo desde su muerte, durante su enterramiento y hasta el descubrimiento del fósil, y su estudio lo realiza la tafonomía (ver Beherensmeyer et al., 2000). A su vez, ha ocasionado gran inestabilidad de las hipótesis de relaciones de las aves a lo largo de décadas de estudio en múltiples comunidades de paleontólogos especializados en reptiles y aves. La inestabilidad de las hipótesis se refiere a una serie cambiante de nuevas “verdades”. Por estas razones es un caso de estudio ideal para analizar y reconocer el modo en que los paleontólogos definen objetividad en su práctica e interpretaciones científicas cotidianas.

Como aporta Ostrom (1976), el origen de las aves se asociaba a *Archaeopteryx*, hasta hace algunos años. Este fósil es considerado un icono en la disciplina paleontológica y en la teoría evolutiva en general. *Archaeopteryx* fue descubierto desde hace 150 años (von Meyer, 1861) y fue interpretado originalmente como una forma transicional entre dinosaurios y aves (Xu et al., 2011) debido al mosaico de rasgos reptilianos y avianos (Carney et al., 2012). Por mucho tiempo este fue el único fósil que permitía a los investigadores vincular a los dinosaurios y aves. Sin embargo, actualmente la evidencia ha incrementado en cantidad, disposición y preservación, para este tema específico de investigación paleontológica.

Actualmente se cuenta con diez ejemplares del género *Archaeopteryx* entre muchos otros taxa fósiles que proporcionan información para esclarecer las relaciones filogenéticas del grupo aves. A partir del análisis de esta nueva información, hoy se estima que *Archaeopteryx* no fue “la primer ave” como se pensaba originalmente (O'Donoghue, 2011) y, que hay otros taxa posteriores a este género que son aún más cercanos al grupo Neornithes (aves actuales) (e.g. *Sapeornis*; Zhou y Zhang, 2003a). Además se ha propuesto que *Archaeopteryx* no forma parte del grupo Avialae, sino es un taxón que forma parte de otro grupo de dinosaurios (Xu et al., 2011). Una propuesta reciente sugiere que las aves no evolucionaron directamente de los dinosaurios, sino que son el producto de eventos de divergencia fuera del linaje de los dinosaurios (Czerkas y Feduccia, 2014).

A partir del análisis de estos eventos se lograron reconocer varios aspectos en la construcción del conocimiento paleontológico y su aporte en el origen de las aves. Desde la perspectiva planteada en el presente estudio, se reconoció que las hipótesis sobre el origen de las aves han ido cambiando debido a: (i) las diversas formas de analizar e interpretar la evidencia fósil, (ii) la adición de información nueva sobre grupos taxonómicos, e incluso (iii) a la incorporación de aparatos tecnológicos y métodos de análisis. A partir de este estudio se reconoce que el cambio de hipótesis se debe, independientemente de la fuente de información utilizada, a la incorporación de aparatos tecnológicos y métodos de análisis que posibilita el acceso a información antes no reconocida en evidencia previamente estudiada. Esta nueva información proporciona sustento a los trabajos paleontológicos y, además reduce la diferencia entre las nociones de objetividad con las ciencias experimentales. A partir de este trabajo se espera aportar al debate filosófico de objetividad en las ciencias históricas.

Nota terminológica: la “revolución paleobiológica” y la diferencia entre paleontología y paleobiología

De acuerdo con el recuento de Valentine (1990), los paleontólogos de la década de 1970 comenzaron a diferenciar su investigación de las etapas históricas previas de la paleontología, cuando advirtieron que ésta última tiene el potencial de contribuir a la teoría evolutiva. Varios de los autores involucrados en el trabajo paleontológico de aquella época –entre los que destacaron John Sepkoski Jr., David Raup, Thomas Schopf, Steven Stanley, Elizabeth Vrba y Niels Eldredge – conformaron lo que desde el punto de vista del historiador de la biología David Sepkoski (2009) puede considerarse una “revolución paleobiológica” –en la cual los paleontólogos comenzaron a incluir en sus estudios métodos biológicos, matemáticos, entre otros, para explicar evolución, ecología, fisiología de los fósiles. Resultado de esta “revolución paleobiológica” se funda la revista *Paleobiology* (en 1975), así como la aparición posterior de libros retrospectivos acerca de esta ‘nueva’ manera de hacer investigación en paleontología, que justifican el uso de la palabra *paleobiología* para hacer referencia al periodo de la paleontología posterior a la década correspondiente. En este trabajo, los términos ‘paleontología’ y ‘paleobiología’ se usan de manera un tanto indistinta, ya que se asume que todas las investigaciones paleontológicas contemporáneas citadas pueden considerarse parte del periodo paleobiológico, especialmente si intentan contribuir a la teoría, más allá de únicamente describir taxa y relaciones filogenéticas.

OBJETIVO

Analizar un caso controversial clásico en paleontología –i.e. el origen e historia evolutiva de las aves– e identificar cómo se construyen argumentos de objetividad para comprender los problemas e implicaciones epistemológicas de la objetividad (en cuanto concepto y práctica) en paleontología.

METODOLOGÍA

El proyecto se elaboró en tres etapas:

- I. *Búsqueda de literatura primaria sobre el origen de las aves, en especial de Archaeopteryx y grupos relacionados.* La búsqueda se realizó en bases de datos para recopilar artículos y libros. Entre ellas destacan *Nature*, Web of Knowledge, Cambridge, Wiley, EBSCO, Taylor & Francis, JSTOR, Elsevier, Wilson, Kline, Oxford, ProQuest, Springer, HW y AAAS. Los artículos científicos primarios, en tanto fuentes directas de información científica, se consideraron prioritarios para desarrollar el estudio. Además, se incluyeron libros que proporcionaron información distinta a los artículos; en algunos se recaba y discute lo referido en tales artículos. Finalmente, se consideró literatura básica sobre paleontología y filosofía de la ciencia, principalmente en el tema epistemológico de *objetividad* en las ciencias. Para la discusión sobre objetividad, se consultaron particularmente los estudios especializados de Daston (1992), Lloyd (1995), Hagen (2001, 2003) y Daston y Galison (2007), así como el trabajo de Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz (2008).
- II. *Lectura y síntesis de los datos empíricos en la literatura recopilada.* El tratamiento de la literatura científica primaria consultada consistió en extraer aquella información que permitiera reconocer cómo los investigadores han obtenido sus resultados (metodología, herramientas y métodos de análisis), cuáles han sido las teorías en las que se ha basado su trabajo, y cuáles han sido los resultados obtenidos. Además, en cada literatura se reconocieron las propuestas que contradecían a otras, así como los diversos métodos utilizados, los aplicados más frecuentemente o los poco aplicados. También, en la medida de lo posible se identificaron los tipos de caracteres utilizados para la construcción de los árboles. Toda la información obtenida de la literatura primaria recopilada se utilizó para comparar entre literatura del mismo año y entre años diferentes. En la estructura de la tesis primero se presentan los resultados de la literatura del origen de las aves conocida en los últimos años, y después se mencionan los primeros trabajos

publicados acerca del descubrimiento del primer fósil y subsecuentes, cómo desde este primer descubrimiento han ido cambiando las hipótesis y las herramientas utilizadas en los estudios. Posteriormente, se comenta la información disponible acerca del origen y evolución de las aves, poniendo énfasis en el origen del vuelo. En algunas ocasiones se conserva la idea textual (frase o palabra) del autor (es) para conservar el sentido o la intención de éste (o éstos) respecto al tema.

- III. *Elaboración de una perspectiva filosófica sobre los estudios paleontológicos/paleobiológicos sobre el origen y evolución aviares, con énfasis en el concepto de objetividad.* Finalmente, se proporciona una mirada filosófica sobre lo que significa 'objetividad', atendiendo a las nociones pertinentes presentadas en la literatura científica primaria analizada previamente, tratando de establecer porqué los resultados de dichas investigaciones son consideradas 'objetivas'. Esta comparación permitió identificar las controversias presentadas en los estudios respecto al origen de las aves. Una vez identificadas estas controversias, se emplearon las nociones proporcionadas por Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz (2008) y D. Turner (2007, 2011) provenientes de la filosofía de la biología, así como algunos recursos analíticos expuestos por McMullin (1984), Psillos (1999) y Godfrey-Smith (2003), provenientes de una perspectiva general en filosofía de la ciencia. Estos recursos permitieron identificar y discutir los argumentos sobre objetividad asociados a dichas controversias, y preparar el camino para investigaciones filosóficas subsecuentes sobre epistemología de la paleontología, así como sobre realismo científico en la práctica paleobiológica y en otras áreas de la sistemática y la biología evolutiva.

RESULTADOS: CONTROVERSIA SOBRE EL ORIGEN DE LAS AVES

La paleontología y las relaciones filogenéticas dentro de las aves actuales

De acuerdo con la filósofa de la ciencia Carol Cleland (2002, p.490), la investigación científica en paleontología “se parece a (la que realizan) los investigadores criminales, quienes a partir de la evidencia (...) resuelven un crimen”. Esta autora plantea tal analogía “(...) porque la investigación paleontológica reúne pruebas (los restos fósiles) para reconstruir a los organismos y apoyar sus hipótesis” (p. 490). Para realizar estas reconstrucciones se formulan y ponen a prueba hipótesis en aspectos de “evolución, adaptación, ecología, fisiología y etología de los organismos extintos” (Sepkoski y Ruse, 2009, p.15). La confrontación de estas hipótesis se realiza mediante la comparación morfológica de los fósiles con organismos vivos para inferir la biología de los fósiles (biología comparada) y los procesos tafonómicos. La lógica de la tafonomía se basa en el actualismo, el cual consiste en inferir la naturaleza del evento del pasado por analogía con procesos observables en el presente (Cadée, 1990). Las inferencias realizadas a través de este tipo de comparación no pueden comprobarse con experimentación, de la manera que se hace en otras ciencias, como la física o la química.

Desde la óptica de otras disciplinas académicas, la paleontología es una ciencia que sólo documenta la historia. En particular, desde la perspectiva filosófica los paleontólogos operan con una limitante metodológica y de objetividad, en comparación con otros campos de estudio científico. Esta visión posiblemente se debe a que, en sus inicios, la paleontología de vertebrados era predominantemente descriptiva, y los análisis cuantitativos eran limitados a medidas anatómicas (Sepkoski y Ruse, 2009). Por otra parte, el concepto de especie utilizado en la paleontología clásica era el tipológico. El concepto de especie tipológico se define como “una entidad que difiere de otras especies por diferencias diagnósticas constantes, pero una diferencia diagnóstica es totalmente subjetiva” (Mayr, 2000, p. 28). Esta subjetividad es resultado de omitir la variación morfológica de la especie o la similitud entre especies. La omisión ocasionó problemas prácticos en la identificación de las especies en el campo de la biología, donde también se utilizaba este concepto de especie (Mayr, 2000). Recordemos que, en biología, la comunidad científica tuvo discusiones sobre el concepto de especie para evitar la delimitación de las especies de manera arbitraria, lo que produjo al final diferentes definiciones, dependiendo de los aspectos que serán estudiados en la especie (ver Cracraft, 2000; Wiley y Lieberman, 2011). Hoy en día, las especies fósiles se pueden estudiar por los mismos métodos que se utilizan en biología, como los análisis cuantitativos,

debido al incremento en el tamaño muestral de los fósiles (Sepkoski y Ruse, 2009).

La integración de métodos neontológicos en los estudios paleontológicos comenzó cuando se desarrolló la ‘teoría sintética’ en biología evolutiva (Mayr y Provine, 1998). Esta teoría ayudó a integrar, en parte, a la biología con la paleontología por medio de publicaciones que promovieron nuevos métodos. También, hubo mayor contribución a la evolución por parte de los paleontólogos, a partir de ese periodo (Mayr y Provine, 1998). Para este mismo periodo comienzan a generarse más trabajos sobre el origen de las aves y el tema empieza a recibir distintos enfoques, aspectos que se lograron reconocer con el análisis de la literatura en la presente tesis, en concordancia con la “revolución paleobiológica” (D. Turner, 2011; ver Introducción).

El registro fósil ha modificado nuestro entendimiento de la filogenia aviar, al proporcionar caracteres nuevos para la inferencia de la ancestría de los terópodos (Garner et al., 1999). El entendimiento de la historia filogenética de estos caracteres permite vislumbrar los eventos ocurridos antes del origen de las aves y así comprender mejor su historia evolutiva (Witmer, 2002). El aporte paleontológico al origen de las aves comenzó con el hallazgo de *Archaeopteryx*, hace más de 150 años (von Meyer, 1861). A partir de este descubrimiento, las aves dejaron de ser consideradas una clase de vertebrados independiente y fueron consideradas descendientes de algún grupo de dinosaurios (ver von Meyer, 1861).

Las aves recientes comparten algunos caracteres con los dinosaurios pero también se diferencian por determinados rasgos. El reconocimiento de estos dos tipos de caracteres provee herramientas para el estudio de la relación filogenética. Las aves tienen sacos de aire internos ubicados en la zona del abdomen, un pico córneo, respiración esternal, endotermia, un oviducto, huesos huecos y extremidades anteriores modificadas para volar, entre otros caracteres óseos (Martin, 2011; ver cuadro 1). Además de sus características es necesario conocer la relación taxonómica con sus grupos hermanos. De acuerdo al estudio de Martin (2011), los Neornithes son un grupo taxonómico que surgió hace 65 M.a. e incluye todas las aves vivas y excluye todos los taxa fósiles (comúnmente referidos como dinosaurios avianos). En el grupo taxonómico Avialae se incluyen todos los taxa (actuales y extintos) por la presencia de plumas y habilidad para el vuelo (Martin, 2011). Los taxa extintos del grupo Avialae son los dinosaurios terópodos, y los taxa actuales son las aves, propiamente dichas (A. Turner et al., 2012). En la comunidad científica se considera que las aves actuales (Neornithes) evolucionaron de los dinosaurios Theropoda durante el Cretácico temprano, hace aproximadamente 120-130 millones de años (Chiappe, 1995).

Cuadro 1. Lista de algunos caracteres derivados que relacionan a *Archaeopteryx* con las aves.

Caracteres	Aves (Neornithes)	<i>Archaeopteryx</i>
Pluma	Similares en arreglo y anatomía de las plumas primarias	Similares en arreglo y anatomía de las plumas primarias a aves
Cráneo	Cuadrado móvil (estreptostilio) con un proceso orbital y una fosa cuadratoyugal	cuadrado puede rotar hacia atrás en un cóndilo medio del cuadratoyugal que es montado en un cóndilo en la base del cuadrado
	Cuadratoyugal en forma de barra firmemente suturada a la parte posterior del yugal	Cuadratoyugal es reducido a un pequeño hueso en forma de L, con un surco profundo que se ajusta en una protuberancia en el lado lateral del cuadrado
Columna vertebral	Vértebra cervical heterocele	Similares a aves
Esternón	Esternón alargado, osificado con una quilla que alcanza el manubrio; compuesto de tres huesos (dos esternales y una interclavícula)	Probablemente carecía del esternón o es muy pequeño
Clavícula-fúrcula	Fúrcula flexible	Similar a las aves
Coracoides	Coracoides alargado con una fosa escapular	Coracoides alargados, la polea es confinada a un canal en la superficie del coracoides techado por un proceso coracoidal
Miembros anteriores	Tarsometatarso con una tapa hipotarsal compuesto del tarso distal III. Los tarsos distales I, II, IV y V son perdidos	La tapa tarsal es formada enteramente por un tarso distal largo III. Los tarsos distales III y IV son reducidos.
Miembros posteriores	Tibiotarso con un hueso pretibial, primariamente asociado con el calcáneo	
Cintura pélvica	Pelvis con un antitrocánter, usualmente compuesto de una combinación del ilion y del isquion	Pelvis opistopúbica, comparable a las aves
	Pubis retrovertido con proceso pero carecen de isquion dorsal	Pubis retrovertido con proceso isquion dorsal

Los Theropoda comprenden numerosos clados, entre los cuales se incluyen los Coelurosauria. Éste último grupo es diverso por su relación con el origen de las aves e incluye al grupo tronco menos inclusivo Paraves. Los Paraves están constituidos por Troodontidae, Dromaeosauridae y Avialae (figura 1A). Algunos miembros en Troodontidae tenían aspecto de aves actuales al estar completamente cubiertos de plumas. En Dromaeosauridae la variación morfológica es similar entre taxa (*Deinonychus*, *Velociraptor*, *Dromaeosaurus*) (A. Turner et al., 2012). Esa similitud entre especies dificulta la resolución de la filogenia dentro del grupo (Martin, 2011). El grupo Avialae había estado conformado por pocas taxa fósiles, como *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* (ver figura 1B), pero los últimos descubrimientos en China han contribuido al grupo Avialae con taxa que “refuerzan” las relaciones filogenéticas pertinentes para hablar del origen de las aves (A. Turner et al., 2012).

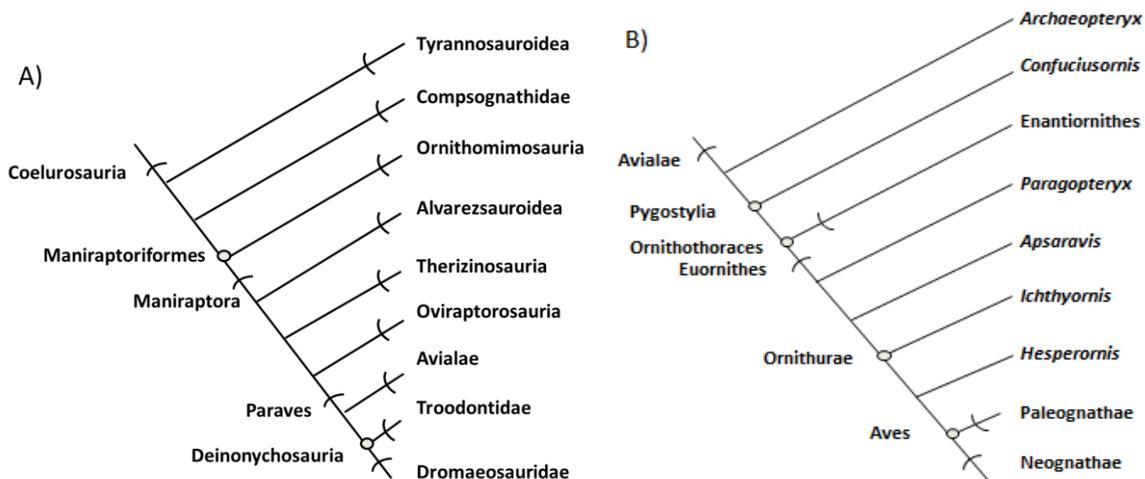


Figura 1. Cladograma generalizado. A) Coelurosauria no avianos. B) Avialae. Los círculos denotan nombres del nodo y las curvas el nombre del grupo tronco. Tomada de A. Turner et al. (2012).

Las controversias actuales sobre el origen de las aves

Los descubrimientos fósiles de la última década aportaron datos para conocer más sobre la relación filogenética de las aves. Algunos de esos descubrimientos incrementaron el número de especies en el grupo Dromaeosauridae, lo cual permitió diferenciar entre taxa dentro del mismo grupo y con sus grupos hermanos. Los taxa *Auriornis*, *Anchiornis* y *Xiaotingia* son parte de la aportación a la relación de las aves del Jurásico medio-tardío (Godefroit et al., 2013). Otras especies que reforzaron las relaciones filogenéticas de las aves son *Sapeornis*, *Epidexipteryx* y *Jeholornis*, al ser consideradas aves fósiles (Zhou y Zhang, 2003a; 2003b) por la presencia de caracteres compartidos con las aves, pero con un

estatuto de especies derivadas con respecto a *Archaeopteryx* (O'Connor et al., 2012). A su vez, esta contribución filogenética ha modificado la percepción en cómo se estudia e interpreta la evidencia de *Archaeopteryx* (Witmer, 2011).

El cambio de perspectiva se derivó de varios descubrimientos, entre ellos el de *Xiaotingia zhengi*. El estudio de esta especie mostró características del cráneo que distinguen a las Paraves, en vez de ser consideradas únicas de Avialae (Xu et al., 2011). El análisis filogenético que incluía esta nueva especie fue cladístico², y propuso que *Archaeopteryx* se ubica en un clado junto con *Xiaotingia* y un tercer género, *Anchiornis* (Figura 2). Además, a los investigadores les proporcionó información para entender la evolución en terópodos. La conclusión de los autores del estudio de *Xiaotingia zhengi* es que los resultados podrían complementarse al reevaluar la condición ancestral de las aves desde las perspectivas morfológica, etológica y ecológica. Sin embargo, algunos integrantes de la comunidad paleontológica manifestaron desacuerdo con los resultados presentados con el trabajo de *Xiaotingia zhengi* (e.g. Lee y Worthy, 2012; A. Turner et al., 2012).

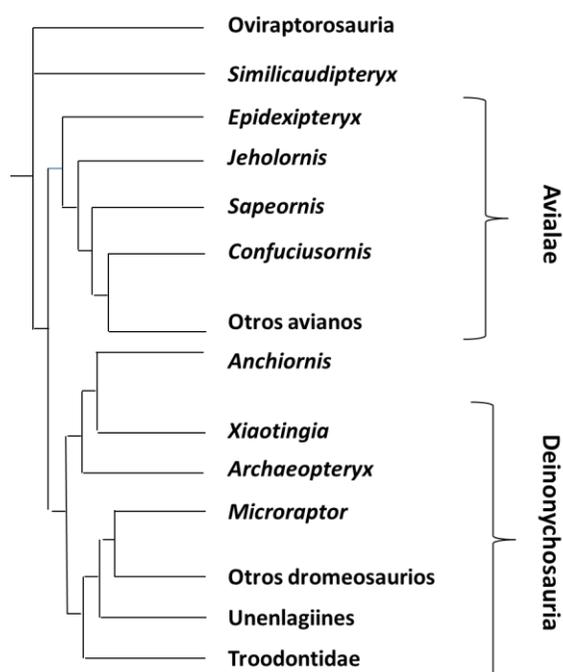


Figura 2. Cladograma simplificado que muestra la posición filogenética de *Xiaotingia* entre los Coelurosauria. Modificado de Xu et al. (2011).

² La cladística representó la escuela preferente de reconstrucción filogenética en paleontología, como en muchas otras ramas de la biología comparativa, antes del arribo de los métodos de máxima verosimilitud y bayesianos. Para algunos paleobiólogos, los métodos cladísticos todavía son preferentes sobre cualquier otro (ver texto principal). En su trabajo, Xu y colaboradores (2011) emplearon el software de reconstrucción filogenética TNT, el cual es fundamentalmente cladístico. Los análisis fueron corridos usando una estrategia de búsqueda tradicional y consenso estricto. Ver nota 1, en la Introducción.

En una investigación posterior al trabajo antes mencionado, se realizaron análisis filogenéticos asumiendo el criterio de máxima verosimilitud, por un lado, y de acuerdo con criterios bayesianos, por otro. En dicha investigación se incluyó a la nueva especie, *Xiaotingia zhengi* (Lee y Worthy, 2012). Los caracteres empleados en el análisis fueron los mismos que en el trabajo de Xu et al. (2011), así como la definición del grupo Avialae. La diferencia entre estos dos trabajos radica en los métodos utilizados. De acuerdo a los resultados de Lee y Worthy, *Archaeopteryx* se incluye dentro del grupo Avialae (ver figura 3). Sin embargo, los autores advierten que “la resolución precisa de la posición de *Archaeopteryx* probablemente requerirá más datos empíricos, tales como nuevos fósiles o caracteres novedosos” (Lee y Worthy, 2012, p. 302).

En su propio trabajo sobre el origen de las aves, A. Turner et al. (2012) discuten la relación filogenética del origen de las aves y la posición taxonómica de *Archaeopteryx*. Estos autores señalan que su trabajo está basado en especímenes “relevantes”, según su criterio. Después de reanalizar³ al dinosaurio *Xiaotingia zhengi*, las propuestas de Xu et al. (2011) y de Lee y Worthy (2012) destacan que el cambio en la posición de *Archaeopteryx* modificó la “visión ortodoxa” que se tenía del género. Es plausible que “ese cambio en la posición filogenética sea dirigido, en parte, por rasgos ecológicos adaptativos, el peso implicado en los análisis y por el modelo en que basaron el análisis” (A. Turner et al., 2012, p.140). A partir de este reanálisis han surgido desacuerdos sobre los resultados y la codificación de caracteres para *Xiaotingia*, *Mei*, *Sincuenator*, *Microraptor*, *Unenlagia* y *Sinovenator*, especies estudiadas en publicaciones anteriores. Estos aspectos, de los trabajos paleontológicos citados anteriormente, ejemplifican las controversias que se han presentado en la última década acerca del estudio del origen de las aves.

Las controversias causadas por el desplazamiento de *Archaeopteryx* en la filogenia posiblemente se deban a que *Archaeopteryx* “ha guiado casi todo el pensamiento científico de la comunidad paleontológica sobre el origen de las aves, al utilizarlo como punto de partida” (Witmer, 2002, p.5), cuando se comparan con los demás trabajos o especímenes. Las conclusiones sobre la evolución aviar tendrán que ser revisadas y no pueden ser del todo confiables, pues se basaron en *Archaeopteryx*, que ahora se considera un fósil “periférico” al origen de aves, como afirma Witmer (2002).

A partir de la revisión anterior, queda claro que las investigaciones del siglo XX basadas en *Archaeopteryx* como referencia, simplemente generaron información con la evidencia disponible. En contraste, la investigación paleobiológica actual

³ Aquí empleo la palabra *reanálisis* para referirme a una investigación donde se realiza nuevamente un análisis (filogenético, matemático, etc.) que ya había sido conducido para la misma información.

sobre el origen de las aves requiere la inclusión de evidencia fósil reciente, la cual incluye otros varios taxa relacionados con las aves y no sólo *Archaeopteryx*. Para comprender aún mejor la dimensión de estos cambios de perspectiva, asociados a las controversias sobre el origen de las aves ya mencionadas, es necesario documentar un poco más la historia previa de los trabajos sobre filogenia y evolución aviar, en los cuales *Archaeopteryx* era el taxón más importante.

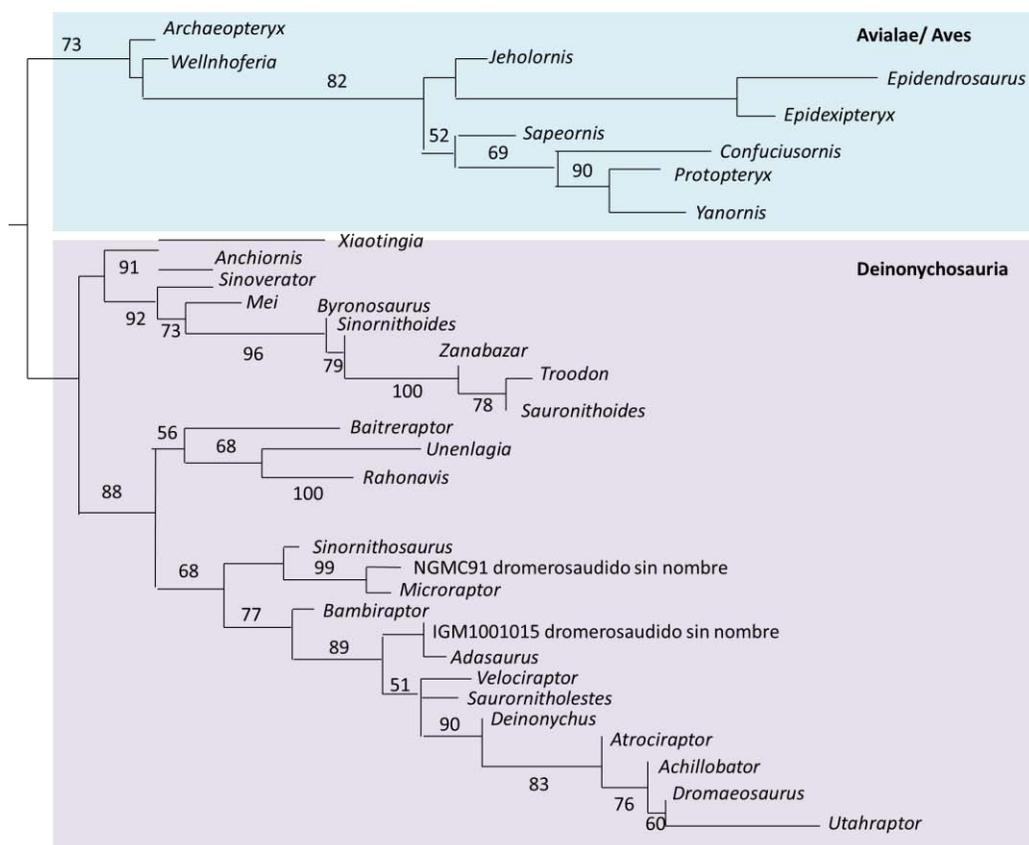


Figura 3. Fragmento de la filogenia donde se muestra la reinstalación de *Archaeopteryx* como el ave más basal por máxima verosimilitud. Modificada de Lee y Worthy (2012).

Antecedentes históricos de importancia en las investigaciones sobre origen y evolución aviares

El debate del origen de las aves inició con el descubrimiento de *Archaeopteryx*, espécimen que en su momento representaba al ‘ancestro basal’ de las aves, en virtud de poseer un mosaico de caracteres avianos y reptilianos (Von Meyer, 1861; Ostrom, 1976; Tarsitano y Hecht, 1980). Este fósil llevó a ciertos investigadores a indagar acerca del grupo relacionado a las aves (Chiappe y Vargas, 2003). Para Benton y Harper (2009), *Archaeopteryx* era interpretado como evidencia de un proceso de especiación gradual, según la teoría evolutiva propuesta por Darwin dos años antes de su descubrimiento. Sin embargo y, a pesar de las

características intermedias de *Archaeopteryx*, autores como Ostrom (1974) establecieron que esta especie no tenía relación con el ancestro de las aves o con el desarrollo del vuelo aviar.

La propuesta de Ostrom no fue tomada en cuenta por falta de evidencia en ese momento. Dicha falta de evidencia hacía referencia a ausencia de suficientes caracteres de las especies del grupo tronco (*stem group*, en inglés) y de los grupos de dinosaurios posiblemente relacionados con las aves. Como se mencionó arriba, en décadas posteriores algunos trabajos han descrito taxa (e.g. *Auriornis*, *Sapeornis*, *Epidexipteryx* y *Jeholornis*) también relacionados con las aves, aparte de *Archaeopteryx* (ver Godefroit et al., 2013), que podrían cubrir esas carencias de evidencia. A partir de los análisis con los taxa recientemente descritos, los paleontólogos de vertebrados especializados en el problema del origen y evolución de las aves ahora sugieren que el ancestro aviar debería haber sido pequeño, más que un planeador, y que debería haber precedido a *Archaeopteryx* en la filogenia (Witmer, 2011).

Las investigaciones inmediatamente posteriores al descubrimiento de *Archaeopteryx* estaban enfocadas en estudiar grupos de dinosaurios que pudieran tener plumas o algún otro carácter compartido con las aves. Desde finales del siglo XIX hasta los 80's, los grupos de dinosaurios se estudiaban con la finalidad de encontrar el grupo relacionado con las aves y con *Archaeopteryx*. Varias hipótesis estuvieron en discusión al vincular una variedad de reptiles con las aves incluyendo lagartijas, pterosaurios, dinosaurios ornitópodos, terópodos y tecodontos pseudosuquios (Hecht y Tarsitano, 1982). La propuesta más aceptada hasta ese momento parecía ser, los Theropoda (Orden Saurischia) como ancestros de las aves.

Ostrom (1976) sugirió que *Archaeopteryx* es similar a los terópodos celurosaurios contemporáneos y posteriores por la presencia de caracteres derivados y compartidos. Para confirmar su propuesta, comparó a los Theropoda con trabajos que proponían a Ornithopoda (Orden Ornithischia) y Pseudosuchia (Orden Thecodontia) como posibles grupos ancestros de *Archaeopteryx*. Esta comparación ayudó a descartar cualquier relación con otro grupo de dinosaurios que no fuera Theropoda. Este grupo ya se había propuesto como ancestro de las aves, pero tomó fuerza con Ostrom porque sustentó su trabajo mediante similitud estructural. En ese momento, la aproximación comparativa era aceptada como la vía segura para indicar afinidades filogenéticas; para este personaje y otros paleontólogos, aún lo sigue siendo.

Aquellos que apoyaban la relación entre terópodos y avianos, comenzaron a utilizar análisis filogenéticos cladísticos e, hicieron la redesccripción de los

caracteres morfológicos principales⁴ de *Archaeopteryx*. Otros sugirieron a los tecodontos como ancestros de las aves (Tarsitano y Hecht, 1980), pero se desconocía todavía mucho sobre ese grupo. Por otra parte, la dificultad para asignar taxonómicamente los especímenes de *Archaeopteryx* contribuyó a las controversias del origen aviar.

La identificación de los especímenes de *Archaeopteryx* fue difícil en algunos casos, debido a la poca preservación de estos especímenes. En ocasiones, al redescubrir los especímenes de *Archaeopteryx* y otros grupos de dinosaurios, se encontraron aspectos no reconocidos en estudios anteriores y, en consecuencia ocurrían cambios de posición taxonómica. Por lo mismo, algunas relaciones filogenéticas eran cambiadas, causando así incertidumbre de las identificaciones en los fósiles. Por lo anterior, para los paleontólogos fue fundamental reestudiar los caracteres morfológicos principales y mejor preservados de cada espécimen en *Archaeopteryx*, que además sirvió para reconstruir al género (Tarsitano y Hecht, 1980).

La reinterpretación⁵ osteológica del espécimen de Eichstätt llevó a algunas modificaciones taxonómicas. Este espécimen había sido previamente descrito como *Archaeopteryx lithographica*, pero se concluyó que pertenece a otra especie distinta al resto de los otros especímenes de *Archaeopteryx* (Howgate, 1984). Hoy se piensa que el espécimen de Eichstätt es el precursor evolutivo de *Archaeopteryx*. Su distinción causó controversias, pero estudios tafonómicos ayudaron a discernir a las especies *Archaeopteryx lithographica* y *A. bavarica* (Kemp y Unwin, 1997).

Algunos caracteres en *Archaeopteryx* destacan la similitud que tiene con las aves. Esta similitud ha sido reconocida por la relación filogenética de los especímenes de *Archaeopteryx*, aun cuando la evidencia ha diferido ampliamente (Ostrom, 1974). Las plumas son un carácter presente en las aves y en *Archaeopteryx*. Feduccia y Tordoff (1979) asocian las plumas de *Archaeopteryx* directamente con las aves porque al reestudiarlas, reconocen la asimetría y la similitud de plumas primarias en aves modernas. Otro estudio donde se observa la relación con las aves es en la pelvis. La pelvis se reconoce como opistopúbica y es comparable a las aves típicas (Walker, 1980). En conclusión, este atributo se presentó desde el Jurásico Superior, momento que se puede establecer como tiempo máximo en la evolución de la pelvis de las aves. Por lo tanto, la presencia de este tipo de pelvis en *Archaeopteryx* y su relación con las aves ayudó a los investigadores a

⁴ Los caracteres morfológicos principales usualmente hacen referencia a caracteres derivados, útiles en la reconstrucción filogenética, especialmente desde el punto de vista cladístico.

⁵ Uso el término 'reinterpretación' para denotar una explicación diferente del espécimen, en comparación con explicaciones previas, en función de un cambio de evidencia y/o perspectiva.

diferenciar entre las diversas teorías acerca de los orígenes de las aves de aquellas que no compartían la pelvis opistópica.

También se muestra un cambio de conclusión al reestudiar el hueso cuadrado en *Archaeopteryx* que se consideraba de una cabeza simple, igual que en arcosaurios, lo que proporcionaba sustento para relacionarlo con algún grupo de dinosaurios. Sin embargo, Haubitz et al. (1988) muestran que el hueso cuadrado parece haber sido de dos puntas por tanto, similar a la condición de las aves modernas. En consecuencia, se concluye que la cápsula ótica de *Archaeopteryx* "es de tipo primitivo, básicamente aviar". La diferencia en la interpretación de los fósiles causó y sigue causando cambios en la relación filogenética de las aves.

Los cambios en la relación filogenética de las aves y taxonómica de los especímenes fósiles son causados por las diferencias en la interpretación de los fósiles. Estos cambios fueron reconocidos por el análisis de la literatura del origen de las aves realiza en el presente trabajo y que se evidencia con los ejemplos antes mencionados. Además, algunos investigadores destacaron estos cambios filogenéticos y taxonómicos desde los 80's, en especial para *Archaeopteryx* (Hecht y Tarsitano, 1982). Las diferencias en la interpretación son debidas al hallazgo de nueva evidencia, como descubrimientos y el reestudio de fósiles. Durante el reestudio de los especímenes se aplicó el método cladístico (o nuevos métodos de análisis) que también contribuyen a los cambios en las relaciones filogenéticas.

Los análisis filogenéticos se utilizaron en trabajos posteriores a Ostrom (1976), momento en que el método cladístico se comenzó a emplear con más frecuencia. En la última década del siglo XX, había investigadores que "se oponían a las relaciones de los terópodos con las aves y emprendieron simultáneamente una guerra contra la cladística" (Witmer, 2002, p.16), porque los trabajos que sustentaban las relaciones filogenéticas sobre el origen de las aves utilizaban esos métodos. Actualmente existe un grupo pequeño de investigadores que siguen con ese desacuerdo hacia la cladística y que proponen otra hipótesis sobre el origen de las aves (ver Feduccia, 2013 p. 3), pero que pasan desapercibidos en la comunidad científica (Smith et al., 2015).

El debate entre los grupos relacionados con las aves pone en duda las hipótesis planteadas, por el "continuo de información e ideas novedosas" (Thulborn, 1984, p.120), la aplicación de aparatos tecnológicos, nuevos enfoques de análisis filogenéticos, por la revisión de características que definen a un grupo y características que comparten con otros grupos, como observé con el análisis de la literatura. Todos estos aspectos ya habían sido reconocidos varias décadas atrás (ver Thulborn, 1984), pero esta idea está vigente a nuestros días porque en

la investigación se sigue produciendo nuevo conocimiento, tanto en la teoría como en la práctica.

Conforme se ha descubierto nueva evidencia fósil, y se reevalúan las inferencias basadas en evidencia anterior, se ha conocido la relación dentro y entre grupos avianos, lo cual se reconoció con este estudio pero que también destacan Chiappe y Vargas (2003). La relación de los grupos puede mostrarse con algunos estudios sobre el origen de las aves, por ejemplo, el estudio de *Cathayornis* ofreció la “primera evidencia” de un cráneo similar a *Archaeopteryx* de la época post-Jurásico (Martin y Zhou, 1997). La caja craneana se expande más que en *Archaeopteryx*, y esto puede reflejar un aumento en el tamaño del cerebro, junto con la modificación de la cintura escapular (quilla del esternón) que facilita el vuelo. También *Iberomesornis* proporciona datos morfológicos sobre el cráneo para el grupo aviar (Figura 4) y para explicar el vuelo (Sanz et al., 1997), a pesar de ser un estado temprano de enantiornithines descubierto en España. Los enantiornithines habitaron durante el Cretácico temprano en España y China, y pudieron diferenciarse en el Jurásico medio, 25 M.a. antes de *Archaeopteryx* y posiblemente la diferenciación de aves ocurrió en el Jurásico (Bochenski, 1999). Esta información se explica por varias especies de *Enantiornithes* y sus localidades previamente publicadas en otros estudios de diversos investigadores, así como estudios paleogeográficos.

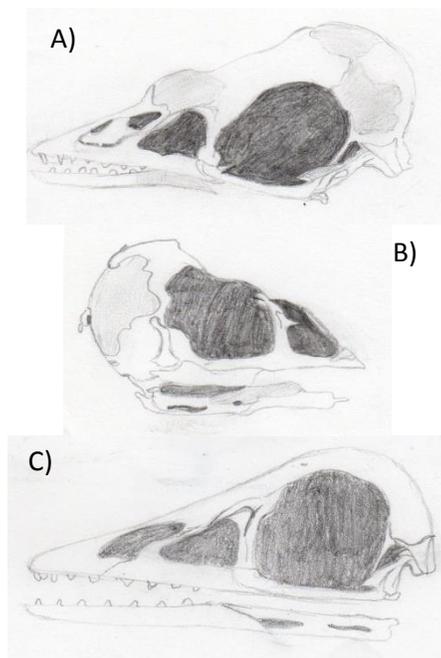


Figura 4. Cráneo de ave del Cretácico inferior de El Montsec. A) Vista lateral izquierda; B) vista lateral derecha; C) reconstrucción de la vista lateral izquierda. Modificado de Sanz et al. (1997, p.1544).

Rahonavis ostromi presenta un mosaico de características entre terópodos y aves (Forster et al., 1998). En general, ese esqueleto es similar⁶ al de un ave y ligeramente mayor a *Archaeopteryx*. Un análisis filogenético mostró que *Rahonavis ostromi* es miembro del grupo Avialae por tener sinapomorfías de ese grupo y se concluye que *Archaeopteryx* no fue el precursor de las aves recientes porque no presenta las sinapomorfías del grupo Avialae. Este punto de vista se había comentado décadas atrás por varios autores (e.g. Ostrom, 1976), aunque parecía que no se contaba con evidencia que sustentara dicha afirmación. Ahora la evidencia muestra que hay otros terópodos incluso más parecidos a las aves en vez de *Archaeopteryx*. Además, la filogenia de los terópodos sugiere que algunos atributos de las aves evolucionaron independientemente, pero sin poseer todo el conjunto de apomorfías aviares (Thulborn, 1984).

Los cambios estructurales relacionados con los fósiles se pueden emplear para definir los estados de carácter. En el caso específico de las reconstrucciones filogenéticas de las aves y sus grupos hermanos, hay caracteres sobresalientes que han sido bien documentados en la literatura, por ejemplo, la neumatización. La neumatización del esqueleto postcranial es único en las aves y reduce la densidad para facilitar el vuelo (ver Benson et al., 2012). La distribución de la neumatización vertebral dentro de Theropoda, y su relación con las aves, es fundamentada al entender la anatomía de los nuevos fósiles y la aplicación de métodos numéricos (Britt et al., 1998).

Otro carácter documentado es la modificación de la mano. Estudios morfogenéticos de la mano en embriones sugieren que los tres dedos de aves actuales se desarrollan para posiciones digitales 2-3-4 (Bever et al., 2011). El registro fósil aviar (terópodos) muestra la identidad digital I-II-III y que es homóloga con los dígitos 1-2-3 de sus ancestros de cinco dedos. La diferencia digital entre terópodos y aves crea controversia respecto a la relación de estos dos grupos. Estos autores proponen que durante la filogenia aviar, antes de las aves actuales, ocurrió una transformación homeótica y un correspondiente cambio de marco ('frame shift', en inglés) en donde la identidad digital I-III se detuvo en las posiciones 1-3 y comenzó el desarrollo en posiciones 2-4 (Bever et al., 2011). Esta propuesta sugiere la relación entre terópodos y aves, y el entendimiento de la formación de la mano también proporciona datos para el entendimiento del vuelo.

Otras investigaciones se enfocan en un carácter para conocer las modificaciones estructurales, como el origen del pico aviar. La formación del pico se conoce por estudios embrionarios que evidenciaron la reducción de la dentición (Louchart y Viriot, 2011). A partir de ese estudio se reconoce que la reducción dentaria ocurre

⁶ La similitud con las aves es por los canales vertebrales y la pérdida del contacto entre la fíbula y el calcáneo, que también están presentes en las aves.

después de la diferenciación de las aves al comparar con la dentición de *Sapeornis*, con una molleja funcional y gastrolitos en este mismo fósil que habitó durante la época Mesozoica (252-66 M.a.). Con ese estudio se concluye que una dentadura completa es la condición ancestral en el Mesozoico, anterior a las reducciones dentarias (145-65.5 M.a.). La pérdida total de los dientes ocurrió durante el Cenozoico. La presencia de un pico córneo (ranfoteca) fue necesariamente anterior al edentulismo (pérdida total de dientes), para la posterior viabilidad adaptativa. Posiblemente, la molleja se presentó en aquellos organismos que carecían de dientes. La molleja es un atributo único en las aves modernas, tan eficiente como la mandíbula dentada, y probablemente, “una vez adquirida la molleja se presentaría en sus descendientes, como se observó en *Sapeornis*” (Louchart y Viriot, 2011).

Más estudios para reconstruir los estados ancestral y derivado de los caracteres son los trabajos de Wang et al. (2011), quienes notaron que la longitud de plumas primarias en algunas aves mesozoicas (enantiornithines) y *Archaeopteryx* son más cortas que en otras aves de la misma era geológica como *Confuciusornis*. Por lo tanto, la posesión de plumas primarias más cortas es la condición ancestral en “Aves” (que está presente en *Archaeopteryx*) y aquellas aves que poseen plumas más largas comparadas con los huesos de los brazos se consideran la condición derivada, como *Confuciusornis* del Cretácico temprano. Las plumas largas unidas al cúbito y manos de terópodos fueron observadas en fósiles de la Formación Yixian⁷. Estas observaciones indican que los aspectos de la distribución y la estructura de plumas remigias y rectrices en las aves, evolucionaron de un ancestro celurosaurio anterior al origen del vuelo de las aves (Paul, 2002).

Muchas funciones de las aves aparecieron primero entre dinosaurios no avianos. Al estudiar estas funciones entre aves y dinosaurios no avianos, se reconoció una transición evolutiva caracterizada por la aparición en mosaico de rasgos parecidos a las aves, en los dinosaurios (Benson et al., 2012). Por lo tanto, los estudios sobre fósiles se enfocan a la relación entre las características de las aves y los dinosaurios emplumados (A. Turner et al., 2012). Un cráneo con caracteres reptilianos y avianos en Mongolia, parece ser juvenil por no haber una fusión completa de los huesos. Este cráneo se identifica como *Archaeornithoides* al no pertenecer a algún grupo de terópodo conocido, sus características sugieren que es el terópodo más cercano a las aves (Elzanowski y Wellnhofer, 1992).

⁷ La Formación Yixian es un depósito geológico transicional del Jurásico-Cretácico. Esta formación se localiza en la parte oeste de la Provincia Liaoning, República de China. Subyace concordante a la Formación Thuchengzi (Chiappe et al., 1999). La formación se compone principalmente de roca volcano-sedimentaria, contiene al menos cuatro grandes grupos de capas sedimentarias intermedias con fósiles (Chen et al., 2005). En esta formación se encuentran fósiles con una preservación del tipo Lagerstätten, porque los fósiles se preservaron completos o casi completos y por la abundancia de especímenes (Chang et al., 2008).

Como bien destacaron Prum y Brush, “el progreso en el estudio del origen de las aves se ha visto obstaculizado por problemas conceptuales”, (2002, p.291). Entre estos problemas está la definición del grupo Avialae utilizada para las filogenias (A. Turner et al., 2012). Dependiendo del concepto utilizado en un estudio se definirán los taxa que integran al grupo taxonómico y al grupo que pertenece *Archaeopteryx* (ave, reptil o proave) (Thulborn, 1984). Thulborn (1984) plantea las ideas consideradas en ese momento sobre la definición del grupo “Aves”:

“(…) retener la definición existente de la clase Aves, parece ofrecer la ventaja de estabilidad (...). Si la clase Aves debe incluir a *Archaeopteryx* (como es el caso convencionalmente), entonces debería incluir a aquellos terópodos que están más cercanamente relacionados con Neornithes que el mismo *Archaeopteryx*. Esto significa que la frontera entre los reptiles y las aves estaría *dentro* de Theropoda (...). [Otra] opción es restringir el concepto de la clase Aves, de manera que coincida con el grupo-corona Aves. Tal agrupación entonces comprendería al ancestro común de las aves modernas, junto con todos sus descendientes –ya sean vivos o extintos (...). [También] definir a la clase Aves de tal manera que incluya a todas las aves y a tantos grupos como sea posible de las formas troncales que convencionalmente llamamos ‘aves’. Tal medida arbitraria proporcionaría una membresía más o menos convencional para la clase Aves, aparte del hecho de que *Archaeopteryx* sería transferido al suborden de dinosaurios Theropoda (...)” (p.146-148).

Estas diversas maneras para definir a Avialae parecen reflejar perfectamente los diferentes puntos de vista de los científicos durante esa época, pero que deja claro que son delimitaciones arbitrarias. Además, estas opiniones pudieron servir como punto de partida para la elección y el establecimiento de una sola definición. La elección de una sola definición al momento de estudiar la relación filogenética de las aves proporcionará uniformidad en todos los trabajos y posibilidad de comparar entre estudios. Posteriormente, Gauthier (1986) propone algunas definiciones y comenta que estas mismas pueden ser construidas para adaptarse a los gustos personales, sin importar si uno define Aves para excluir (Gauthier, 1986) o para incluir a *Archaeopteryx* (Chiappe, 1995). A pesar de que estas opiniones fueron presentadas varias décadas atrás, aún hay trabajos que han resaltado la importancia de llegar a un acuerdo, en la comunidad científica, sobre cuál será la definición a utilizar en los trabajos filogenéticos (ver A. Turner et al., 2012). La posición de *Archaeopteryx* en la filogenia dependerá de la definición utilizada, por lo tanto, *Archaeopteryx* estará en el grupo Avialae o en un grupo externo (Witmer, 2002).

En otro estudio se analizaron las diversas definiciones de Avialae y sugieren que las definiciones de Gauthier son consideradas “convincientes” (A. Turner et al., 2012), aunque no explican a qué se refieren con ese término. Por lo menos, la definición más empleada es la de Gauthier por su uso en varios de los trabajos de investigación (e.g. Forster et al., 1998; Xu et al., 2011, Lee y Worthy, 2012). Hay artículos donde se discute con mayor profundidad la definición de los grupos taxonómicos, pero lo relevante para este escrito es ubicar la definición empleada para el origen de las aves, entre la comunidad científica.

El registro fósil también contribuye a la problemática de la definición del grupo Avialae, porque la distinción de atributos fósiles entre aves y dinosaurios no siempre es posible. Esta dificultad para distinguir entre atributos se presenta por las discontinuidades⁸ en el registro fósil y, que dificultan la relación filogenética (Erickson et al., 2001). Para disminuir esta problemática es necesario realizar análisis tafonómicos antes de hacer comparaciones taxonómicas o funcionales (Elzanowski y Wellnhofer, 1996).

Otro problema conceptual es el de homología que ha obstaculizado el estudio biológico y, que complicó la distinción entre semejanzas de homologías táxica y transformacional de aquellas que no lo eran, en algunos estudios del origen de las aves (e.g. Ostrom, 1976). Incluso los autores que utilizaron homologías destacaron que sus trabajos presentan algunas deficiencias por la falta de evidencia en otros grupos fósiles (ver Ostrom, 1976). La resolución del problema de homología ocurre cuando se propone la comprobación de las homologías (Patterson, 1982; Wagner, 1989; de Pinna, 1991). Esta resolución tuvo implicaciones en la filogenia porque los caracteres homólogos son considerados estados de carácter en distintos taxa (Levinton, 2004).

Los conceptos usados determinan, en parte, los resultados presentados de un trabajo o estudio porque, en este caso, el concepto de homología aplicado en los primeros estudios del origen de las aves fue distinto al concepto de homología actual. El concepto de homología conocido hasta ese momento condujo a algunos investigadores a considerar determinados caracteres homólogos, mientras que para otros no lo eran. Además, la evidencia disponible no aportaba fundamento a los trabajos. Algunos caracteres de dinosaurios fueron considerados homólogos a las aves, en los primeros estudios; después se refutaron por el cambio del concepto de homología, y por el método para comprobar las homologías, pero también porque se cuenta con un mayor número de evidencia.

⁸ Las discontinuidades en el registro fósil son la ausencia de fósiles, espacios sin preservación fósil. También pueden haber diferentes maneras de interpretar lo incompleto del registro fósil y que tienen impacto en los estudios paleontológicos (Paul, 1998).

Otro aspecto que parece limitar la investigación del origen de las aves es la falta de evidencia, como se ha mencionado en varios artículos (Ostrom, 1976; Tarsitano y Hecht, 1980; Prum y Brush, 2002). Esta falta de evidencia ocasiona poco sustento a los resultados y conclusiones del origen de las aves, principalmente en aquellos grupos donde se cuenta con pocos especímenes. “Las hipótesis en ocasiones no son sustentadas por la evidencia y es necesario descartarlas, como lo ocurrido con la mayoría de las primeras teorías relacionadas con el origen de las aves” (Marx, 1978, p.289). El registro fósil ha revolucionado el entendimiento de la filogenia aviar al encontrar caracteres profundos en la ancestría de los terópodos (Garner et al., 1999).

La aceptación de una nueva hipótesis requiere de una serie de consideraciones, al igual que el reemplazo de las teorías, según Padian y Chiappe (1998). La hipótesis del origen de las aves mejor apoyada requiere un completo reanálisis de los taxones disponibles para obtener la mayor cantidad de información posible que no fue observada en estudios anteriores por falta de aparatos tecnológicos y métodos estadísticos. Sin embargo, en paleontología habrá información o especies ancestrales, “como los principales nodos de ramificación evolutiva” (p.355), que no serán posibles de conocer o tendrán muy poca probabilidad de encontrar, por el grado de preservación de los fósiles (Swartz, 1998).

Por un lado, la falta de información ha sido un factor para conocer más sobre el origen de las aves. Por otro, la gran cantidad de información científica producida complica el conocimiento de la posición filogenética exacta de las primeras aves para los investigadores por el rápido cambio en la filogenia, lo que causa controversias entre las propuestas filogenéticas y las distintas perspectivas de los investigadores. Como afirma Witmer (2002), “la ironía del descubrimiento paleontológico siempre ha sido que las cosas parecen más simples y más comprensibles mientras menos taxa fósiles se tengan” (p.23). Sin duda, con poca información puede ser más sencillo comparar pero sin importar la cantidad de datos, las interrogantes sobre el origen de los datos continúan y no solo serán resueltas por la cantidad de datos sino por la manera de obtener el conocimiento.

Sin importar el tiempo transcurrido, las controversias continúan. Desde hace dos siglos se realizaron investigaciones que sugieren que las aves evolucionaron de los terópodos (A. Turner et al., 2012); aunque la mayoría de la evidencia fundamenta esta relación, se siguen proponiendo taxa pertenecientes a Avialae o que las aves derivaron de los arcosaurios, al reexaminar a *Scansoriopteryx*. Las características de las plumas en este espécimen proporcionan evidencia para relacionarla con arcosaurios más que con dinosaurios terópodos (Czerkas y Feduccia, 2014). Faltaría revisar cuales son las respuestas que otros investigadores harán al respecto de esta publicación de manera formal, pero por

ahora ya hay críticas en medios no formales. Hasta este momento, la propuesta de estas nuevas hipótesis y por la nueva evidencia contribuye en parte con las controversias.

El origen del vuelo y su relación con el origen de las aves

Durante la revisión de la literatura paleontológica primaria, realizada en esta tesis, resultó claro que algunos investigadores estudian el origen del vuelo como si fuera equivalente al origen de las aves; mientras, otros piensan que el vuelo evolucionó de forma independiente al origen de las aves (e.g. Witmer, 2002). Desde el segundo punto de vista, “el origen de las aves se considera estrictamente filogenético y debería estar separado lógicamente del origen del vuelo” (Padian y Chiappe, 1998, p.21), aunque algunos estudios del vuelo aportan datos para la relación filogenética de las aves, como los estudios en plumas y esqueletos (principalmente en extremidades) de dinosaurios emplumados. A partir del análisis de la literatura sobre el origen del vuelo se puede reconocer que, las descripciones morfológicas y la inferencia de la función son aporte para reconocer los caracteres derivados compartidos entre dinosaurios y las aves. También conocer el momento en que surgió el vuelo impactará en la filogenia aviar porque si el origen ocurrió en los dinosaurios no avianos dejaría de ser una sinapomorfía de los Neornithes, en consecuencia, cambiaría la filogenia y se tendrían que seguir estudiando el esqueleto, las garras y las plumas.

Las plumas se consideraban una sinapomorfía de las aves, pero también están presentes en un gran número de reptiles terópodos, maniraptores no avianos (Feduccia y Tordoff, 1979). Los tipos y formas de plumas son diversas en las aves y presentan funciones distintas, como para protección y el vuelo (Chiappe y Vargas, 2003). Se observó que, el arreglo de plumas en las alas de *Archaeopteryx* y los dinosaurios emplumados del Cretácico es semejante a las aves actuales (Longrich et al., 2012). También, el arreglo de las plumas en *Archaeopteryx* y *Anchiornis* es similar entre ellas, pero en *Anchiornis* son más primitivas, lo cual tiene implicaciones funcionales como la limitación en la capacidad de vuelo. Por lo tanto, las alas de los primeros pájaros tal vez carecieron de la variedad de funciones presentes en Neornithes, concluyendo así, que la evolución ocurrió entre dinosaurios emplumados y Neornithes (Longrich et al., 2012).

Algunas comparaciones morfológicas (de plumas y esqueleto) de los especímenes de *Archaeopteryx* y, otros fósiles emplumados con las aves actuales, llevaron a inferencias sobre las plumas y el esqueleto (ver Feduccia y Tordoff, 1979) y del origen del vuelo en las aves. El estudio de las plumas mostró que son asimétricas en *Archaeopteryx*. Esta asimetría es un diseño que favorece la función aerodinámica. Por lo tanto, los autores de ese estudio concluyeron que la función

aerodinámica ha estado presente por lo menos hace 150 M.a. (ver Feduccia y Tordoff, 1979). El estudio de la impresión de la pluma (holotipo) de *Archaeopteryx*, con el microscopio electrónico de barrido, permitió conocer su color por la presencia de un residuo organosulfurado de estructura similar a los melanosomas presentes en las aves actuales (Bhanoo, 2012). Carney et al. (2012) asocian al residuo con una coloración negra en las plumas de *Archaeopteryx*. Además, estos mismos autores estudian la microestructura de esta pluma y está asociada a las plumas cobertoras primarias, semejantes a las aves actuales, que posiblemente desempeñaron la misma función.

En este trabajo, el análisis de la literatura primaria paleontológica evidenció que varias hipótesis han sido propuestas para explicar cómo se formó la pluma y, encontrar la relación con el origen de las aves. Además, las controversias entre estas hipótesis han destacado que algunas de estas hipótesis no están “fuertemente” sustentadas (Prum y Brush, 2002). Entre las hipótesis propuestas está la de la homología transformacional de las plumas y escamas, que ha sido casi universalmente aceptada. Una propuesta alternativa es la hipótesis llamada “teoría del desarrollo ontogenético”, la cual sugiere que las plumas evolucionaron a través de una serie de novedades evolutivas por mecanismos de desarrollo del folículo y del germen de las plumas (Prum y Brush, 2002). Esta hipótesis se centra en la reconstrucción de la transición de las novedades del desarrollo para el origen y la diversificación de las plumas. El descubrimiento fósil de plumas primitivas y derivadas ayudaron a estos autores a saber que las plumas evolucionaron y se diversificaron en los terópodos no aviares antes del origen de las aves y antes del origen del vuelo. A partir del estudio de las plumas se ha llegado a la conclusión de que son una novedad evolutiva, que resulta de características moleculares y morfológicas (Brush, 1996). El desarrollo ontogénico de las plumas sustenta las hipótesis de la evolución de la pluma; además, representa una nueva dirección en el estudio del origen de estos caracteres morfológicos (Prum y Brush, 2002).

Los análisis funcionales, aerodinámicos y fisiológicos ayudan a determinar la capacidad de vuelo de *Archaeopteryx* (Swartz, 1998). El vuelo se explica principalmente por dos hipótesis, las llamadas “teoría cursorial” y “teoría arbórea”. La teoría cursorial –propuesta por Williston en 1879 – visualiza una población ancestral bípeda seguida por estados sucesivos, que incorpora adaptaciones que aumentan las capacidades para correr y saltar. La teoría arbórea, por otro lado, fue sugerida por Marsh en 1880, y postula la adaptación a hábitats arbóreos, seguida por adaptaciones sucesivas que incrementan la habilidad de salto, que a su vez ocurre un descenso controlado desde posiciones elevadas. Estas hipótesis son explicadas y apoyadas por algunos investigadores que continúan buscando fundamento (Ostrom, 1974), pero que para otros investigadores consideran que son difíciles de probar (Garner et al., 1999).

Otras propuestas para explicar el vuelo son la “teoría del depredador cursorial” y el modelo alternativo llamado de “ataque repentino de proaves”. La “Teoría del depredador cursorial” está basada en especímenes de *Archaeopteryx* y resalta la estructura de los miembros anteriores adaptados para tomar y mantener presas pequeñas (Ostrom, 1974). El modelo alternativo de “ataque repentino de proaves” propone una secuencia evolutiva de cinco características clave que marcan la evolución de las aves biológica y evolutivamente (Garner et al., 1999).

En el estudio del origen del vuelo se ha conocido más sobre los miembros anteriores (morfología y fisiología) por comparación de los fósiles con las aves actuales. La manera de volar se ha inferido a partir de las características morfológicas estudiadas durante el origen de las aves, un ejemplo es el estudio de *Sinosauroptryx*. Este taxón presentaba filamentos en lugar de plumas (Chatterjee y Templin, 2004). A partir del estudio de estos filamentos y su estructura esquelética se considera que fue el primero en desarrollar un estilo de vida con saltos entre los árboles y, los filamentos posiblemente disminuían la velocidad de caída. Estos filamentos son considerados los precursores de las plumas que además se sugiere mantenían caliente el cuerpo (Chatterjee y Templin, 2004). Este tipo de filamentos también se presentan en *Beipiaosaurus* (Chiappe y Vargas, 2003) y probablemente presentaron funciones similares. También se describe a *Microaptor hanqingi* en el noreste de China, una nueva especie que proporciona información para entender el significado evolutivo del ala. Los rasgos de las extremidades anteriores son semejantes con extremidades de aves recientes para el planeo durante el vuelo, “una etapa en el desarrollo del vuelo aviar” (Gong et al., 2012, p.81).

La neumaticidad esquelética postcraneal y los sacos aéreos de las aves tienen la función de modular la densidad, en ahorro de energía para actividades locomotoras y de alimentación (ver Benson et al., 2012). El entendimiento de la neumaticidad permitió saber que la expansión posterior del pulmón y la diferenciación dentro de los sacos aéreos parecidos a las aves ocurrieron temprano en el origen de las aves (Benson et al., 2012). En consecuencia, los sacos aéreos facilitaron la evolución del bipedalismo y el vuelo en terópodos de acuerdo con estos autores.

Según Kubo y Kubo (2012, p.474), “el bipedalismo en los dinosaurios es una ventaja locomotora que ayudó a la radiación temprana de los dinosaurios y a la evolución del vuelo en las aves”. Además, el bipedalismo condujo a la reducción de los miembros anteriores, pero su alargamiento ocurrió cuando fueron utilizados para el vuelo o comportamiento no locomotor. También, el tamaño corporal es considerado un factor del que depende la capacidad del vuelo. El tamaño corporal

grande limita la capacidad del vuelo y la reducción de peso en los terópodos facilitó la evolución del vuelo (Heers y Dial, 2012). La capacidad del vuelo también se infirió de la masa muscular a partir de las áreas de inserción del músculo. La anatomía muscular de *Archaeopteryx* es reptiliana al diferir de las aves. En conclusión, *Archaeopteryx* no podría despegar desde el suelo en una posición estacionaria (Speakman, 1993).

Algunos autores consideran que conocer la capacidad de vuelo responderá las preguntas de manera indirecta, acerca de la capacidad de vuelo de *Archaeopteryx* y los orígenes del vuelo (ver Swartz, 1998) y, quizás se pueda resolver el origen de las aves. “Si *Archaeopteryx* podía volar, entonces el origen del vuelo de las aves debió ocurrir antes que él viviera y, sin un registro fósil completo, no se puede saber cuánto antes” (Swartz, 1998, p.355). Estos datos son los que muestran cómo el origen de las aves y el del vuelo están relacionados, porque uno u otro aportan datos para ir esclareciendo las interrogantes de las aves.

En la última década del siglo XX, con la examinación de la geometría en la garra, Feduccia (1993) mostró que las garras de *Archaeopteryx* exhiben un grado de curvatura típica de aves recientes. Las garras en extremidades traseras se asemejan con las de aves posadoras y las extremidades delanteras se asemejan con aves escaladoras de troncos. Por lo tanto, las garras pueden ser un indicador del hábitat arbóreo. Aunque, para Morell (1993), “es necesario continuar la investigación” (p.765) para saber cuál es la hipótesis con mayor fundamento.

Otro aspecto epistémico (con un componente historiográfico) que se encontró claramente en el presente trabajo es que la explicación del vuelo cambió dependiendo de la época. En el siglo XIX algunos investigadores creían (e.g. Mivart, 1871, p.121) que el vuelo de las aves surgió por una modificación de la extremidad anterior en un ala. En el siglo XX, el origen de estructuras novedosas para el vuelo se explican generalmente por, en palabras textuales de Ostrom (1974), “pre-adaptación, que puede ser definida como la adquisición de una nueva función por una estructura pre-existente que originalmente había sido desarrollada para una función biológica bastante diferente a la forma resultante” (p.45). Por lo tanto, la conclusión sobre *Archaeopteryx* es que fue capaz de volar por sus hábitos alimentarios (Ostrom, 1974). A menudo se asocia con una dieta insectívora y esta es generalmente aceptada como la dieta preferida de *Archaeopteryx*, sugerido en otros trabajos que explican el vuelo (e.g. Ostrom, 1974; Garner et al., 1999). La dieta de estos especímenes fue inferida por estudios en la arquitectura del diente. Las diferencias en la arquitectura del diente, entre los especímenes de Berlín y Eichstätt reflejan una diferencia en la dieta por polimorfismo dentro de *Archaeopteryx lithographica* (Howgate, 1984).

La información adquirida de los estudios morfológicos y geológicos ha proporcionado herramientas para que los investigadores cuenten con datos para inferir las reconstrucciones ambientales y, sobre las posibles formas de vida. Algunos estudios paleontológicos sugerían que el paisaje era como islas de coral dispersos en el mar que permitieron a *Archaeopteryx*, un amplio rango de vuelo. El sustento a este tipo de hábitat se comprueba con las observaciones realizadas en los fósiles con formas de transición (Schad, 1993) y con estudios geológicos. Este tipo de organismos “se muestran como habitantes de biotopos situados en las zonas fronterizas de los paisajes costeros y de la orilla del agua marina, salobre o dulce” (Schad, 1993, p.383). Estos biotopos parecen favorecer a las innovaciones en el nivel macroevolutivo. Las reconstrucciones ambientales parecen no aportar a la filogenia aviar y, por esta razón se considera que el origen del vuelo no contribuye al origen de las aves. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, el hábitat podría favorecer innovaciones macroevolutivas que ayudarían a explicar cómo y cuando surgió el vuelo, característica de las aves actuales.

Las críticas a las hipótesis han estado presentes en todo momento durante la investigación aviar. En su momento, estas críticas se debían a la falta de claridad del carácter en estudio y su escaso conocimiento de otros grupos, pero conforme hay un incremento al conocimiento de los grupos de dinosaurios se tiene más fundamento para sustentar algunas de esas hipótesis. En los fósiles con morfología transicional son registradas las modificaciones de las sinapomorfías, las cuales son “clave para el entendimiento” (Heers y Dial, 2012, p.296) de muchos aspectos estructurales que han caracterizado la historia filogenética de las especies. De acuerdo con Heers y Dial (2012), “para reconstruir estas transformaciones se requiere de interpretar los atributos funcionales de los fósiles, mediante estudios comparativos de las funciones de caracteres similares en organismos actuales” (p.296).

Desde hace dos siglos se realizaron investigaciones que han sugerido a los paleontólogos que las aves evolucionaron de los terópodos (A. Turner et al., 2012). Sin embargo, aunque la mayoría de la evidencia fundamenta esta relación, se siguen proponiendo taxa pertenecientes a Avialae, o bien que las aves derivaron de los arcosaurios-por ejemplo, al reexaminar a *Scansoriopteryx*. Las características de las plumas en este espécimen proporcionan evidencia para relacionarla con arcosaurios más que con dinosaurios terópodos (Czerkas y Feduccia, 2014). Faltaría revisar cuales son las respuestas que otros investigadores harán al respecto de esta publicación de manera formal, pero por ahora ya hay críticas en medios no formales. Hasta este momento, las controversias del origen de las aves continúan por la propuesta de estas nuevas hipótesis y por la nueva evidencia.

Del análisis de la literatura se observó que el conocimiento sobre el origen de las aves no solo se debe a los avances modernos, también se debe al trabajo de investigadores previos. La información producida desde los primeros descubrimientos de *Archaeopteryx* ayuda al entendimiento del origen de las aves. A partir del estudio de una característica (e.g. la pluma, el ala, el esqueleto, el cráneo, etc.) se proporcionan datos que posteriormente se integran con información estratigráfica, fisiológica, embrionaria, o bien se integra en un contexto específico e infieren cuál fue la función o la utilidad de ese carácter en el origen del vuelo.

En las investigaciones sobre el origen aviar y del vuelo se muestran las metodologías que se implementaron para obtener dicha información. Posteriormente, en este trabajo se destacarán las tendencias metodológicas y teorías, si es que existen y, cómo a partir de ellas se construyen las nociones de objetividad en los estudios paleontológicos. También se destacará aquella información, que para el criterio de los autores, es más adecuada a la resolución del origen de las aves.

DISCUSIÓN

La objetividad científica y la epistemología de la paleontología contemporánea

De acuerdo con la filósofa de la biología Elisabeth Lloyd, la objetividad es interpretada en una variedad de formas, porque está involucrada en conflictos y perspectivas entre filósofos (Lloyd, 1995); de acuerdo también con los filósofos de la ciencia Lorraine Daston y Peter Galison, esta interpretación también depende de la perspectiva histórica en que se originaron las definiciones (Daston y Galison, 2007). Por lo anterior, las definiciones filosóficas de objetividad se pueden tomar en cuenta cuando cuyas características sirvan en la ciencia o la investigación. También las hipótesis de objetividad deberían “considerarse seriamente cuando tienen una historia vinculada a la práctica científica” (Daston, 1992, p.598).

Entre todas las definiciones de objetividad que se han planteado en la historia filosófica se mencionan algunas que pueden ser utilizadas en la investigación científica, pero la objetividad en general es definida cuando se compara con la subjetividad (Daston y Galison, 2007). Según Lloyd (1995) hay cuatro significados básicos usados en filosofía contemporánea. A veces, esos cuatro significados se mezclan dependiendo del uso filosófico y generan variantes de objetividad. Esas variantes de objetividad están basadas en los diferentes criterios de la comunidad filosófica (Lloyd, 1995). Para este autor, objetivo y objetividad se consideran de acuerdo a estos cuatro significados:

1. *Separación, desinterés, sin sesgo (imparcial), impersonal.* La separación es una propiedad del conocedor (llámese investigador) y no una propiedad del objeto estudiado (Lloyd, 1995, p.354). La persona no tiene un punto de vista particular, es imparcial cuando se está estudiando un objeto. Un ejemplo es cuando una persona tiene una creencia o se fija en un punto de vista particular que impide la adquisición del conocimiento y la representación de la realidad.
2. *Público, a disposición del público, observable o accesible (al menos en principio)* (Lloyd, 1995). En la investigación científica las investigaciones son publicadas y pueden ser estudiadas por alguien más, son accesibles. Además, la entidad estudiada puede ser observada por cualquier persona. Por ejemplo, las flores son públicas porque cualquiera puede verlas y las conoce, de la misma manera la información biológica publicada sobre ellas.
3. *Existencia independiente del investigador.* La ‘existencia independiente’ es una relación entre la realidad y el sujeto que conoce. Algunas ocasiones la

independencia es puesta, desde la voluntad humana y los deseos, en cosas o eventos sobre los que no tiene control humano (Lloyd, 1995). En un trabajo de tesis defendido recientemente en un posgrado de la UNAM, esta afirmación se ejemplifica de la siguiente forma: “la realidad existe (...), independiente de las representaciones y concepciones de los sujetos” (Ramos-Amézquita, 2012, p.14).

4. *Realmente existente, realmente real, ‘las cosas como realmente son’.* ‘Realmente real’ es el estatus de ‘lo que es’, independientemente de su relación a algún conocedor (Lloyd, 1995). Para citar nuevamente la tesis antes mencionada: “los hechos y cosas que acontecen en la realidad existen independientemente de que los sujetos las conozcan o no” (Ramos-Amézquita, 2012, p.14).

La búsqueda de objetividad puede involucrar alguno de esos significados y desempeñan diversas funciones que dependerá de las diferentes entidades y para que pretende aplicarse el significado (Lloyd, 1995). Por lo tanto, la objetividad será definida en diferentes tipos, dependiendo de las características involucradas en esta definición. Entre estos tipos de objetividad hay varios que se utilizan en la investigación científica. La *objetividad ontológica* y la *objetividad metodológica* son definidas por Lloyd (1995) y pueden aplicarse en esta investigación. La objetividad ontológica es aquella donde “el objeto de estudio existe independiente y separadamente de nosotros como conocedores” (p.355). En consecuencia, la subjetividad es definida como aquella donde el objeto no puede existir independientemente y separadamente de nosotros o de nuestra experiencia. La objetividad metodológica está basada en lo público, cuando el objeto es accesible a terceras personas y excluye experiencias privadas (Lloyd, 1995, p.354). También este tipo de objetividad está asociada con requerimientos científicos de repetición experimental y observaciones. Involucra refinamientos de métodos objetivos o limitaciones en la aplicación de metodología objetiva para el conocimiento de todos los aspectos de la realidad. Los métodos objetivos proporcionan acceso legítimo a la realidad si son completamente independientes de nosotros.

Otro tipo de objetividad es la *aperspectival*⁹ que está relacionada con el individuo. “La objetividad ‘aperspectival’ se relaciona con la eliminación de la idiosincrasia individual a través del promedio de puntos de vista por comunicación” (Daston, 1992, p.607). La eliminación de la idiosincrasia individual es “una precondition para una comunidad científica coherente e investigación científica considerada como verdadera” (Daston, 1992, p.599). Esta objetividad se considera un método

⁹A partir de esta sección se utiliza ‘aperspectival’ sin traducción, tal como está en el texto de Daston (1992, p.607), para denotar “objetividad sin perspectiva y como se define en el texto”.

de entendimiento y una forma de pensamiento más objetivo que otro, siempre que depende del hecho individual o del carácter del ser vivo que es estudiado. Así pues, la objetividad aperspectival se asemeja a la objetividad científica, “aunque no constituye el todo de la objetividad” (Daston, 1992, p.612).

Como bien comenta Daston (1992, p.612) “las variantes de objetividad, tal y como se reconocen en la filosofía de la ciencia, no necesariamente coinciden con las prácticas científicas”. Existen campos de estudio donde la objetividad podría considerarse distinta a la mayoría de las ciencias porque el objeto de estudio y los métodos utilizados son distintos. En la investigación biológica, “la búsqueda de la objetividad se puede manifestar en la creciente complejidad de prácticas y herramientas metodológicas, incluyendo las redes de comunicación compartidas (redes informáticas y bases de datos)”, lo cual es llamado “ansiedad metodológica” por Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz (2008, p.452). Esta objetividad refleja la objetividad metodológica porque utiliza métodos y puede ser aplicado en muchas ciencias, incluso la paleontología.

La objetividad científica en el origen y evolución de las aves

Después del análisis de la literatura primaria se ha observado que a pesar de los diferentes tipos de objetividad en filosofía, en la ciencia sólo se habla de objetividad. En mi interpretación, en los estudios paleontológicos se habla de objetividad cuando se describe la vida pasada lo más próximo a cómo era y las relaciones de ancestría, además de reflejar, explicar o describir la naturaleza del objeto en estudio. En estos trabajos se podrá hacer referencia a algunos de los significados propuestos por Lloyd (1995), pero no necesariamente especifican cuál de esos significados se hace referencia; solamente mencionan objetividad de una manera un tanto indistinta.

Los estudios paleontológicos no siempre han sido considerados objetivos porque no es posible comprobar las hipótesis, pero las herramientas utilizadas en sus estudios han aportado cierto grado de objetividad. La inclusión de estudios moleculares, en la sistemática, ha provocado “pérdida” de objetividad en los estudios paleontológicos porque los datos difieren en fechamiento, sobre el origen de una especie o grupo taxonómico (e.g. van Tuinen y Hedges, 2004; Zhang et. al., 2014). Sin embargo, a pesar de utilizar datos moleculares no se ha resuelto el origen de las aves. Por lo mismo, los paleontólogos se encuentran en una constante búsqueda de objetividad al integrar cada vez más herramientas para resolver las interrogantes, como el origen de las aves. El tipo de objetividad que podría reconocerse en este caso por la diferencia de disciplinas es el metodológico, debido a la diversidad de métodos aplicados. La comparación entre disciplinas, como la paleontología y la biología molecular, es una manera de

evidenciar la diversidad en las prácticas de investigación de cada una de estas ciencias, para obtener el conocimiento (D. Turner, 2007) y por lo tanto, las variantes de objetividad.

En paleontología se observa una desventaja al estudiar los fósiles, que son utilizados para la construcción de filogenias, en comparación con otras ciencias, porque se reconoce que los fósiles contienen información restringida (Sansom et al., 2010). La información restringida está vinculada con la pérdida de caracteres en los fósiles durante el proceso tafonómico (Sansom et al., 2010). Esta es una razón por la que otras disciplinas consideran a la paleontología una ciencia 'subjetiva' (Sepkoski y Rose, 2009). Para resolver la supuesta subjetividad de los estudios paleontológicos que se manifiestan desde algunas nociones de objetividad. Los paleontólogos integran métodos filogenéticos actuales en sus estudios porque la integración de métodos y herramientas metodológicas "aceptadas", en la comunidad científica, parece ser una manifestación de objetividad. En este caso, la objetividad puede ser metodológica al referirse a los métodos, pero también puede ser por consenso. Este consenso sería un nuevo tipo de objetividad ya que en la comunidad los métodos son objetivos porque los miembros de la comunidad paleontológica o sistemática han comprobado que proveen sustento a las filogenias.

Entre los métodos aceptados por la comunidad científica, dentro de la biología, está el método comparativo porque es una base sólida en la sistemática filogenética, además de ser utilizada ampliamente en la comunidad científica. Los paleontólogos basan su enfoque en el método comparativo para definir relaciones filogenéticas, desde finales del siglo XX hasta la actualidad (Padian y Chiappe, 1998). El uso del método comparativo es observado en las publicaciones sobre el origen de las aves (ver Ostrom, 1976; Tarsitano y Hecht, 1980; Hecht y Tarsitano, 1982; Feduccia, 1993; Chatterjee, 1991; Carney et al. 2012). Al comparar la morfología de las plumas, el esqueleto, entre otros caracteres de especímenes fósiles con grupos de aves recientes se infiere su función asociada al vuelo (Swartz, 1998) y las transformaciones de estados de caracteres ancestral y derivado (Heers y Dial, 2012).

El entendimiento de la biología de las aves actuales facilita las comparaciones con los fósiles porque el organismo está completo y puede observarse la variación morfológica, función y comportamiento, a diferencia de los fósiles que solo cuentan con una parte del organismo que en algún momento existió (Heers y Dial, 2012). Además de usar organismos en estado adulto, los estados ontogenéticos y juveniles de aves actuales se utilizan porque comparten similitudes únicas con

Archaeopteryx y otros *fósiles de transición*¹⁰ (ver Prum y Brush, 2002; Bever et al., 2011; Heers y Dial, 2012). Estas similitudes se han utilizado para conocer los posibles procesos y eventos que llevaron al origen de las aves y su relación filogenética con los dinosaurios (e.g. Louchart y Viriot, 2011).

El uso del método comparativo en paleontología parece proveer fundamento a las inferencias paleontológicas porque comparan los fósiles con organismos actuales. Estos organismos actuales son observables y accesibles para cualquier investigador que los estudia. La accesibilidad y la observación son una noción de objetividad, mencionada anteriormente. El reconocer algunas nociones de objetividad, propuestas por algunos filósofos de la ciencia en trabajos paleontológicos, evidencia que la investigación paleontológica también se realiza con objetividad.

La relación filogenética de las aves y los dinosaurios terópodos ha sido aceptada pero también se ha complicado y sigue cambiando rápidamente. La complejidad y el constante cambio ocurren por los nuevos descubrimientos (O'Connor et al., 2012), la reinterpretación de los fósiles (Benson et al., 2012), el aumento de estudios comparativos (e.g. Bever et al., 2011) y el uso de modelos estadísticos y computacionales. El desarrollo tecnológico ha permitido observar en los fósiles características morfológicas a mayor detalle, a diferentes escalas (e.g. Carney et al., 2012), composición (e.g. Bergmann et al., 2012), entre otros aspectos.

Algunos biólogos trabajan con rasgos morfológicos y los defienden como los mejores caracteres, pero la calidad de estos rasgos fue muy controvertida cuando se comenzaron a utilizar los datos moleculares (Benton, 2003). En paleontología se utilizan principalmente caracteres morfológicos, que también son elegidos por los sistemáticos para la construcción de filogenias. En consecuencia, la elección de los datos debe ser un acuerdo entre los investigadores para que los datos sean considerados objetivos. Para definir los criterios de selección, “los sistemáticos requieren destacar lo que es un carácter y la intervención idiosincrásica del experto porque la ‘ponderación de los caracteres’ es inevitable” (Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz, 2008, p.452). Además, la integración de modelos cuantitativos y análisis por computadora, como los análisis filogenéticos, proporcionan resultados objetivos y aceptados por la comunidad científica (Sepkoski y Ruse, 2009), ya que en dicho método los investigadores realizan los mismos pasos y criterios para la elección de los datos y el análisis.

Los análisis filogenéticos son un método aceptado por la comunidad, cuya objetividad está “en términos de parsimonia para eliminar la especulación de juicio

¹⁰ Los fósiles de transición son llamados así, por la presencia de caracteres entre aves y dinosaurios.

intuitivo”, según Hagen (2003, p.29), que se realiza por medio de análisis computarizados. También, los análisis computarizados permiten la repetición del trabajo, así como la comprobación de las hipótesis al utilizar las mismas variables del estudio original (Padian y Chiappe, 1998). La comprobación de resultados se puede realizar en aquellos trabajos que exponen en la publicación los métodos aplicados y, por tanto son considerados trabajos “confiables” (Padian y Chiappe, 1998). Aquellos investigadores que no usan el método filogenético (e.g. Feduccia, 2013) o los resultados son imposibles de comprobar, son considerados no confiables y las relaciones filogenéticas están en duda para la comunidad científica (Witmer, 2002).

Además de los métodos filogenéticos, existen otros métodos estadísticos y herramientas tecnológicas que han proporcionado una variedad de información respecto a *Archaeopteryx*. Por ejemplo, con el escáner de sincrotrón se conoció la procedencia y edad de algunos fósiles, cuya interpretación ayudó a explicar la evolución y la adaptación de algunos organismos del pasado. Este escáner también se ha utilizado para estudios de organismos vivos y posteriormente se comparó entre datos fósiles y actuales (Bergmann et al., 2012). Estas herramientas tecnológicas y métodos estadísticos han sido utilizados con organismos vivos y posteriormente se aplican y adaptan, si así se requiere, en estudios paleontológicos. El desarrollo tecnológico refleja la diversidad de herramientas novedosas que facilitan los estudios. Estas “(...) herramientas novedosas tienden a transformar el trabajo y modificar los requisitos de investigación que implican una nueva organización del trabajo” (Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz, 2008, p.464).

La comunidad paleontológica transforma la manera de trabajar porque incluye múltiples disciplinas para estudiar los fósiles y los métodos que en ellas se utilizan, siempre que se puedan utilizar con los fósiles. Además, los científicos “se enfrentan constantemente con tener los métodos más objetivos para ofrecer representaciones filogenéticas objetivas” (Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz, 2008, p.452). Esa continua incorporación de métodos evidencia la separación e imparcialidad de los paleontólogos y de las inferencias hechas en los estudios, además de la búsqueda de la objetividad en los estudios paleontológicos, porque basan dichas inferencias en los resultados arrojados por los métodos. Esta separación es una noción de objetividad, considerada por Lloyd (1995), al apoyarse en otras herramientas tecnológicas.

Entre las herramientas tecnológicas se encuentra la fotografía. La fotografía es un extracto natural del objeto de estudio (Daston y Galison, 2007) que, desde mi punto de vista, manifiesta la independencia de los investigadores al objeto de estudio. Un ejemplo son las fotografías e imágenes que han facilitado el

entendimiento de las publicaciones a los lectores y facilitan la comparación entre estudios. Las primeras fotos, a comparación de las actuales, tenían poca nitidez pero finalmente mostraban al espécimen fósil. Durante el transcurso del tiempo y el desarrollo tecnológico se ha logrado fotografiar características que en principio eran inimaginables. El caso de Carney et al. (2012), quienes observan la microestructura de las plumas que ayuda a mostrar la similitud o diferencia que existen con las plumas actuales. Además de las fotografías, los paleontólogos utilizan esquemas que permiten resaltar estructuras del esqueleto fósil y diferenciarlas del sustrato en las fotografías. Otra representación gráfica son los árboles filogenéticos. Estos árboles representan las relaciones filogenéticas, resultado de análisis filogenéticos (Kitching et al., 1998; Wiley y Lieberman, 2011; ver también Gontier, 2011).

Los análisis filogenéticos son basados en métodos estadísticos que contribuyen con el incremento del conocimiento y sustentan los resultados cuando se estudian caracteres avianos, pero también hay métodos estadísticos que proveen de información sobre los estados de carácter. En algunas aves basales se analizaron las proporciones del ala mediante pruebas matemáticas¹¹ para posteriormente comparar con aves actuales y conocer el modo de vuelo, así como los estados ancestral y derivado del carácter (Wang et al., 2011). Las múltiples comparaciones evidenciaron que la longitud del ala de *Archaeopteryx* y enantiornithines (aves mesozoicas) es más corta que en otras aves, como *Confuciusornis*. La preservación de los fósiles, en este estudio, fue un factor determinante para obtener las medidas en los fósiles, ya que no siempre se preserva todo el esqueleto. La preservación es un aspecto que en ocasiones conduce a la incertidumbre en los resultados, por eso algunos trabajos se enfocan en estudiar “la calidad del registro fósil”.

La calidad del registro fósil es evaluado con métodos estadísticos porque es considerado un registro incompleto (Brocklehurst et al., 2012; Ksepka y Boyd, 2012). Los datos utilizados para estas evaluaciones fueron los elementos preservados y la cantidad de información filogenética de los fósiles, para hacer el cálculo de integridad (ver Brocklehurst et al., 2012). La integridad del registro fósil fue mayor conforme incrementan los descubrimientos y se reinterpretan los fósiles avianos. Los estudios tafonómicos en algunos fósiles mostraron cómo los procesos tafonómicos influyen y modifican la exactitud del reconocimiento taxonómico y su diversidad, además que las discontinuidades en el registro fósil disminuyen con el incremento de esfuerzo de colecta (Brocklehurst et al., 2012; Ksepka y Boyd, 2012). La evaluación matemática de este tipo de datos parece proporcionar datos “más acertados y confiables” en los estudios paleontológicos

¹¹ Las pruebas matemáticas utilizadas son ANOVA, Prueba de Welch y Brown-Forsythe, prueba múltiple de Hochberg para lo cual se utilizó el software SPSS (Wang et al., 2011).

(Sepkoski y Ruse, 2009) y proporcionan cierto grado de objetividad. Esta objetividad refleja el significado de separación e imparcialidad, desde el momento en que el investigador no interfiere en los análisis matemáticos.

Si bien ya se ha indicado que el método cladístico ya no es preferente entre muchos sistématas que trabajan con datos moleculares en la actualidad, su aplicación en los estudios del origen de las aves ha sido importante (e.g. Cracraft, 1986; Gauthier, 1986; Holtz, 1994; Sereno, 1997; Forster et al., 1998; Quiang et al., 1998) y ha contribuido a algunos cambios respecto a la relación filogenética entre aves y dinosaurios. Este método podría conducir a la objetividad en estudios paleontológicos porque se analizan los datos de tal manera que la intervención del investigador se restringe a la elección de caracteres y no participa durante el análisis de los datos, pero esto no es del todo cierto (ver las citas a Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz, 2008, más adelante).

Durante la historia acerca del origen de las aves se han propuesto varias hipótesis, pero “el reemplazo de la hipótesis mejor apoyada requiere ser revisada (...) [esta] revisión requiere de un reanálisis de los caracteres previamente estudiados y de los taxones porque (...) no solo es descubrir un fósil que tiene muchas características y taxones aparentemente similares a las aves” (Padian y Chiappe, 1998, p.13). Al parecer, este tipo de revisiones permite a la comunidad científica estar enterada y tomar en cuenta la información disponible antes de la publicación. Además es un buen ejemplo de cómo se pone de acuerdo la comunidad científica para establecer los criterios que determinarán un resultado contundente. Nuevamente se reconoce la noción de objetividad donde el consenso de la comunidad se presenta para las hipótesis.

Protoavis es un ejemplo en que la comunidad científica evalúa los métodos y criterios utilizados en una investigación. Esta especie fue propuesta como un ave (Chatterjee, 1991), pero “su aceptación, en la comunidad científica, no fue inmediata por la mayoría de los investigadores” (p.13) porque el análisis filogenético utilizado en ese estudio no incluyó a los terópodos (Padian y Chiappe, 1998). Este trabajo de investigación ya había sido publicado pero aun así se hicieron comentarios respecto a los métodos y la manera de realizar el estudio. Al parecer los terópodos no fueron considerados en el análisis filogenético porque las similitudes de *Protoavis* con este grupo de dinosaurios parecían mostrar una relación entre esos taxa, según los autores de dicha investigación (Chatterjee, 1991). Sin embargo, en las investigaciones se ha observado que es necesario comprobar la hipótesis de la relación filogenética con los terópodos porque las suposiciones pueden ser mal interpretadas como sesgo.

Un caso más en el origen de las aves, donde algunos miembros de la comunidad científica consideran que hay sesgo y el trabajo no es confiable, es aquel donde al usar el método comparativo en estudios paleontológicos únicamente se comparó con organismos actuales (Morell, 1993). Este tipo de comentarios deja ver que es necesario comparar con organismos actuales y extintos, cuando se cuenta con ese tipo de información. En el estudio del hábito de *Archaeopteryx* se compararon las garras de este fósil con las aves modernas (Feduccia, 1993). A pesar de que se proporcionó información relevante de la similitud de las garras de *Archaeopteryx* con las aves actuales parece estar sesgada, porque desde el punto de vista de otros investigadores se podría haber comparado también con garras de algunos dinosaurios (Morell, 1993). Después de leer el escrito original y las críticas, este sesgo podría estar relacionado al campo de estudio de cada investigador.

Los principales campos de estudio de los que proceden los investigadores del origen de las aves son paleontólogos y ornitólogos. Posiblemente estos dos grupos de investigadores utilizan únicamente el conocimiento de su campo de estudio. *Archaeopteryx* es estudiado, desde el punto de vista de los paleontólogos, como un dinosaurio por la similitud con los dinosaurios (Morell, 1993). Sin embargo, la presencia de plumas y alas muestran similitud con las aves modernas, así como las garras que indican vivían en los árboles (Feduccia, 1993). Esta diferencia en campos de estudio ha generado contradicciones entre las hipótesis filogenéticas que complican la resolución del origen de las aves (e.g. Czerkas y Feduccia, 2014). Sin embargo, los trabajos multidisciplinarios que se están realizando en los últimos años podrían lograr una integración de la información (Gutiérrez-Sáenz, 2001; Xu et al., 2014), para la resolución del origen de las aves, más que generar contradicción.

Con las múltiples disciplinas se utilizan una variedad de métodos que pueden impactar en los resultados. Desde el punto de vista de la objetividad, como bien señalan Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz (2008) “la elección de un método no está libre de juicio, experiencia, preferencia o interpretación por parte del investigador” p.460). “Los métodos son elegidos al tomar en cuenta las características que mejor sirven a los datos, a los resultados que se quieren conocer o para tener un resultado más robusto” (Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz, 2008, p.458). Un ejemplo de elección de método es la relación filogenética de las aves publicadas en 2011 y 2012. En estos estudios utilizaron métodos de análisis distintos a partir de los mismos datos (ver Xu et al., 2011; Lee y Worthy, 2012). Los resultados fueron

diferentes en ambos casos y se podría deber a la elección del método¹² que cada investigador utilizó.

A pesar de usar computadoras y programas matemáticos, encaminados a proporcionar objetividad a los resultados, la elección del método implica sesgo individual del taxónomo (Hagen, 2001). Si este sesgo existe por parte del taxónomo en la elección del método, las reconstrucciones paleontológicas también suponen cierto grado de subjetividad e incluso de los datos moleculares (Benton, 2003), pero que en este caso, solo se pretende destacar en paleontología. La elección de los métodos definidos operacionalmente no puede garantizar la objetividad (Hagen, 2003). Por lo tanto, estará presente cierto grado de subjetividad, pero la inclusión de diferentes herramientas como métodos matemáticos, tecnológicos, entre otros podrían incrementar la objetividad. El incremento de estas herramientas metodológicas se reconoce en los estudios de las últimas décadas a diferencia de los estudios realizados con el descubrimiento del primer fósil de *Archaeopteryx*. Además del incremento en la utilización de herramientas metodológicas podría estar relacionado con el incremento de la información sobre el origen de las aves.

El sesgo, reconocido por algunos investigadores en otros trabajos y en la elección del método, es una noción de *subjetividad* porque, según Lloyd (1995), objetividad no tiene sesgo. Por lo tanto, a partir de la discusión previa se podría concluir que la ausencia de sesgo en un trabajo es cuando se toma en cuenta la información conocida o publicada hasta ese momento sobre el tema de interés y en consecuencia es un trabajo objetivo. Un trabajo de investigación también puede ser considerado objetivo cuando es publicado, porque en teoría cumple con determinados criterios que las revistas señalan, además de la revisión del trabajo por parte de otros investigadores. Varios de esos criterios pueden leerse en alguna literatura (ver Mendoza-Núñez y Sánchez-Rodríguez, 2001). Está podría ser una propuesta de noción de objetividad, no solo en la paleontología sino en la investigación científica porque para realizar una investigación se utiliza el método científico, los métodos estadísticos y las herramientas tecnológicas. Las condiciones y características del método científico pueden consultarse en mucha literatura que introduce, principalmente a estudiantes (e.g. Gutiérrez-Sáenz, 2001).

La 'falta de herramientas'¹³ durante los primeros estudios sobre el origen de las aves dificultó el reconocimiento de algunos caracteres u otros fueron interpretados

¹² En la sección de Resultados, ya se ha mencionado que los métodos utilizados fueron el cladístico (con la generación de cladogramas por consenso estricto), en el caso de Xu y colaboradores (2011), y los métodos de máxima verosimilitud y bayesiano, en la publicación de Lee y Worthy (2012).

de forma diferente a como actualmente se realiza, por falta de herramientas metodológicas. Estas herramientas permiten discernir las características propias del fósil de aquellas que son artefactos. Los artefactos son aquellos rasgos presentes en el fósil que no son propios del organismo y que se formaron durante el proceso tafonómico. En estudios recientes en plumas de *Archaeopteryx* (Bhanoo, 2012; Carney et al., 2012) fue posible observar la morfología con una precisión sorprendente y gran detalle (en la composición y microestructura) mediante el microscopio electrónico de barrido. Este microscopio facilitó el reconocimiento de la microestructura (como las bárbulas) que no se había podido ver en estudios anteriores. Con este descubrimiento se corroboró la relación de *Archaeopteryx* con las aves recientes.

El escáner sincrotrón rápido de rayos X fluorescente permitió detallar la composición química en los fósiles sin dañarlos, además de estudiar la estructura y composición de los tejidos blandos acortando el tiempo invertido para su estudio (Bergmann et al., 2012). El análisis químico en especímenes fósiles de *Archaeopteryx* y *Confuciusornis sanctus* dio a conocer la composición química de algunos procesos tafonómicos en esos especímenes. Esta información tafonómica ayuda en la diferenciación de características tafonómicas y taxonómicas que permitirán al paleontólogo reconocer aquellos caracteres que le sirvan para la filogenia.

En paleontología la objetividad puede cambiar en un trabajo desde el momento que hay nuevos descubrimientos, la adición de datos que modifican los resultados y la percepción de los mismos investigadores. Este fenómeno se reconoce en las ciencias en general, como el cambio de algunas teorías en la física o la evolución. La objetividad en el origen de las aves no siempre depende de la metodología utilizada, dependerá también de la perspectiva del investigador o de quién evalúa el estudio, por ello “toda visión puede, por supuesto, ser considerada subjetiva” (Padian y Chiappe, 1998, p.2).

En la comunidad paleontológica se mencionan normalmente las palabras adecuado, aceptado, verdadero, confiable y, con algunas pocas excepciones objetivo para referirse a objetividad en sus estudios, y de otros investigadores. De esta manera se evitan discusiones de autoridad y simplemente se destaca que los métodos o resultados difieren de la mayoría o faltó considerar cierta información, y se evita mencionar que un trabajo es mejor a otro de forma directa. La objetividad está implícita en este tipo de expresiones, desde mi punto de vista. Sin embargo, un trabajo puede presentar resultados objetivos para el momento y época de

¹³ Con falta de herramientas se hace referencia a que en ese momento no se contaba con el conocimiento tecnológico que se ha venido desarrollando hasta la actualidad y que ha permitido conocer con mayor profundidad las características de los fósiles.

publicación porque la evidencia permitía obtener la información publicada y extraída hasta ese momento pero “limitada”, desde el punto de vista de los investigadores actuales (Padian y Chiappe, 1998).

Bases epistemológicas para el estudio del origen de las aves

El conocimiento científico se basa en la observación y la experimentación de la evidencia (Futuyma, 2001). Esta evidencia puede proporcionar información a los investigadores para creer en lo inobservable (McMullin, 1984). La verificación de lo inobservable es diferente entre las ciencias experimentales e históricas (Nagel, 2006). Los objetos inobservables en ciencias experimentales son de tamaño relativamente pequeños y existen actualmente. En estas ciencias se utilizan métodos que posibilitan la experimentación y comprobación de la existencia de partículas, átomos, etc. Por ejemplo, la estructura de algunas moléculas se demuestra por métodos de difracción que implican la dispersión de partículas o fotones (Anfinrud y Schotte, 2005). También se pueden observar los estados de transición en una reacción química ($\text{BO}_3 \rightarrow \text{BO}_4$) por la conversión inducida a presión en vidrio (ver Edwards et al., 2014). En ciencias históricas los objetos inobservables, o nombradas *entidades extintas* en este trabajo, representan eventos, procesos u organismos que existieron u ocurrieron en el pasado. En estas ciencias es irrelevante experimentar con la evidencia, de la misma forma que en las ciencias experimentales para comprobar la existencia de las inferencias de eventos y entidades, porque no se puede regresar al pasado para su observación y comprobación (D. Turner, 2007).

También de acuerdo con D. Turner –quien es uno de los autores cruciales en el marco analítico del presente trabajo de tesis– las ciencias históricas tienen una desventaja epistémica relativa respecto a otras ciencias, y hay fuentes de asimetría epistémica que pueden contribuir a esta desventaja. Las fuentes de asimetría epistémica son la asimetría de la manipulabilidad y las teorías de retroalimentación (o de fondo; D. Turner, 2007). Estas fuentes de asimetría sirven para ampliar o limitar las investigaciones¹⁴. La asimetría de la manipulabilidad es la manera en cómo se utiliza la evidencia durante la investigación. En ciencias experimentales el objeto inobservable es tratado como herramienta de experimentación en el laboratorio, incluso se usan aparatos tecnológicos, principalmente en microfísica. Además, con los objetos inobservables se crea nueva evidencia o herramientas que benefician al resto de las ciencias. La manipulabilidad parece realizarse de distinta manera en ciencias históricas y ciencias experimentales, porque el conocimiento del pasado está limitado a la incapacidad humana desde el momento que no podemos regresar al pasado y

¹⁴ Esta frase de D. Turner se refiere a que estas fuentes de asimetría pueden proporcionar más evidencia para fundamentar las hipótesis o mostrar que no hay evidencia que fundamente las hipótesis.

observar los eventos (D. Turner, 2007, p.23-27), a pesar de que en los estudios históricos se integran modelos físicos y matemáticos. La diferencia que existe entre las ciencias históricas respecto a las experimentales muestra una desventaja, desde el punto de vista filosófico.

Una teoría de retroalimentación (o de fondo) es una teoría que los científicos aceptan cuando se trabaja un problema científico (D. Turner, 2007, p.23-27). También sirven para ampliar los intereses en la investigación científica. En ciencias experimentales sirven como una guía para el diseño de nuevos experimentos y discriminar entre hipótesis. En ciencias históricas, las teorías de retroalimentación deberían servir para verificar los intereses epistémicos de estas ciencias y, frecuentemente muestran los procesos históricos que destruyen la evidencia a través del tiempo. En paleontología, la tafonomía funge como una teoría de retroalimentación porque proporciona información de estos procesos históricos. Los estudios tafonómicos aminoran los problemas de subdeterminación presentes en las investigaciones científicas.

Los problemas de subdeterminación son cuestiones que no pueden resolverse con la evidencia disponible. La subdeterminación se presenta en la investigación científica cuando la evidencia disponible no proporciona sustento para discernir entre hipótesis (D. Turner, 2007). La subdeterminación podría estar presente por varias décadas o siglos como el caso del origen de las aves, aunque no todos estos problemas de subdeterminación son permanentes. La subdeterminación local es un tipo de subdeterminación donde se ha encontrado evidencia varios años después que ayudaron a resolver el problema (D. Turner, 2007). La subdeterminación es más común en ciencias históricas, como paleontología, que en las ciencias experimentales, por la falta de evidencia por parte del registro fósil.

Un aspecto esencial en cualquier campo de la ciencia, y en el estudio de los fósiles en particular, es la interpretación de la evidencia realizada por el investigador. El sesgo de preferencia “conduce a tomar decisiones acerca de cuál es el clado a estudiar y el intervalo de tiempo en que se enfocará, seguir tendencias que están sujetas a efectos de escala como una ilustración, una filogenia o una gráfica” (D. Turner, 2011, p.109). No necesariamente es algo que el investigador decida, simplemente puede ser algo inherente a su persona. Una analogía a esto puede ser el fenómeno conocido como el cambio de Gestalt.

La Gestalt es un fenómeno donde dos personas que observan un mismo objeto es interpretado por cada una de estas personas de manera diferente (D. Turner, 2011). La figura 5, para algunas personas es un pato y para otras es un conejo. La posibilidad de ver ambas imágenes es a lo que se le conoce como cambio Gestalt. Lo mismo podría ocurrir cuando los paleontólogos estudian el registro fósil, por

eso se plantea una analogía de este fenómeno Gestalt con las diferencias entre hipótesis, en las investigaciones científicas. En algunas investigaciones se plantean dos o más hipótesis.

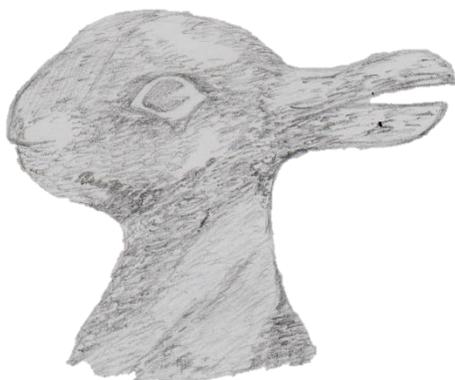


Figura 5. Conejo-pato. Tomada de D. Turner (2011).

Otros aspectos epistemológicos sobre el origen de las aves

Como se ha mencionado antes, la paleontología es una ciencia histórica porque estudia a los fósiles como evidencia del pasado. Los investigadores hacen inferencias del pasado que se pueden considerar como objetos inobservables o *entidades extintas*. Desde una perspectiva filosófica, la comprobación de las inferencias del pasado presenta “limitaciones y obstrucciones”¹⁵ diferentes a las que se presentan en las ciencias experimentales, para obtener el conocimiento (D. Turner, 2007, p.10). Las limitaciones y obstrucciones paleontológicas son debidas a la incapacidad de manipular el pasado (D. Turner, 2007) o de realizar experimentos controlados (como lo plantea Cleland, 2002). También pueden deberse a la baja diversidad preservada (Paul, 1998), a un grado pobre de preservación de los restos fósiles (Cadée, 1990), o la imposibilidad de observar a dichas entidades extintas. Por consecuencia, se conoce más sobre las ciencias experimentales (como la física microscópica) de lo que se sabe del pasado, lo que pone de manifiesto una diferencia en la obtención del conocimiento entre ciencias. Como se comentó en la Introducción, Derek Turner (2007) ha llamado *asimetría epistémica* a esta condición.

Evidenciar las fuentes de asimetría epistémica que están presentes en la paleontología ayudará a reconocer la forma en que se obtiene el conocimiento e identificar las posibles fuentes que contribuyen en la generación de controversias en el origen de las aves. Asimismo, la información que sustenta la investigación

¹⁵ Estos términos son planteados desde el inicio por D. Turner (2007, p.10). En el presente trabajo se utilizarán estos términos de la manera que explica el autor en su libro.

paleontológica debe ser mostrada para aportar algunas nociones a la discusión filosófica. “La asimetría de la manipulabilidad podría considerarse una limitante al conocimiento del pasado por la incapacidad humana para intervenir en dicho pasado” (D. Turner, 2007, p.125), pero se han buscado otras maneras de extraer información. Aunque no se experimenta de la misma forma que se hace en la física, las investigaciones paleontológicas usan aparatos tecnológicos para extraer la mayor cantidad de información de los fósiles.

Entre los aparatos tecnológicos para estudiar los fósiles están los microscopios (e.g. microscopio electrónico de barrido, escáner sincrotrón de rayos X) y los análisis estadísticos computarizados. A partir del uso de estas herramientas se ha conocido la composición química del esqueleto, de las plumas y de los procesos tafonómicos del espécimen de Thermopolis de *Archaeopteryx*, sin la necesidad de destruir la evidencia (Bergmann et al., 2010). Otro ejemplo de la aplicación de este tipo de herramientas es el análisis de fósiles que están cubiertos completamente. El estudio de la estructura esquelética de *Archaeopteryx* fue posible mediante el escáner rápido con fluorescencia de rayos X (Bergmann et al., 2012). Mantener al fósil sin modificación, cuando es estudiado, ayuda a que otros investigadores puedan estudiar el mismo fósil. La información obtenida de este tipo de estudios, en ocasiones ha contribuido a las hipótesis del origen de las aves y sustentado otras hipótesis sobre el origen del vuelo. Estos estudios muestran cómo la asimetría de manipulabilidad no es del todo una limitante en la paleontología, cómo se había comentado anteriormente, más bien esta desventaja epistémica motiva a la innovación metodológica (D. Turner, 2007; Suárez-Díaz y Anaya-Muñoz, 2008).

Actualmente se puede reconocer un aporte en la asimetría de la manipulabilidad a diferencia de lo que ocurría a mediados del siglo XX o años anteriores. El desarrollo tecnológico no era el mismo que en la actualidad y, posiblemente por eso, las discusiones filosóficas estaban enfocadas en señalar la asimetría epistémica en los estudios paleontológicos. Sin duda, siempre estará presente esa asimetría entre las ciencias históricas y experimentales, pero puede disminuir como muestra hasta ahora la paleontología, con la inclusión de herramientas tecnológicas que facilitan la obtención de información en los fósiles.

Otra fuente de asimetría epistémica es la teoría de retroalimentación. La teoría de retroalimentación, en paleontología, podría ser la tafonomía porque muestra otros tipos de evidencia o la pérdida de información, resultado del proceso tafonómico. Los tipos de evidencia son datos sobre el posible ambiente donde estaba el organismo. Además, estos datos serán un aporte al planteamiento de nuevas interrogantes y ampliar los intereses del investigador. La pérdida de información en el fósil son los rasgos taxonómicos que no se preservaron en el organismo y

que en ocasiones solo se proponen hipótesis con la evidencia disponible (Sansom et al., 2010), lo que puede restringir los intereses del investigador. Las limitaciones consisten en la imposibilidad de obtener más información de la preservada en el fósil, para realizar inferencias del pasado por la ausencia de caracteres debido al proceso de fosilización. Sin embargo, la falta de evidencia no necesariamente es una limitante para posteriores investigaciones; por el contrario, motiva a algunos investigadores para buscar nueva evidencia y maneras de indagar acerca de las interrogantes que no pudieron resolverse con la evidencia disponible hasta ese momento.

En un estudio craneal, del séptimo espécimen de *Archaeopteryx*, se realizó un análisis tafonómico para posteriormente describir y comparar el cráneo (Elzanowski y Wellnhofer, 1996). El estudio tafonómico permitió reconocer la posición y forma de los huesos (posición natural o separación de huesos del resto del cráneo). Posteriormente, las características taxonómicas del cráneo son reconocidas y las características debidas al proceso tafonómico son descartadas, por comparación con otros especímenes de *Archaeopteryx* y otras especies fósiles y actuales. A partir de este estudio se muestra una combinación de caracteres avianos y arcosaurios primitivos (Elzanowski y Wellnhofer, 1996). Estas características serán de utilidad en los estudios a nivel de género y trabajos filogenéticos. Este estudio es un caso que limita el reconocimiento taxonómico y la construcción de filogenias porque muestra las características que se preservaron y que posiblemente algunas no sean de utilidad filogenética.

La información obtenida de los procesos tafonómicos permite diferenciar a los artefactos (rasgos resultantes del proceso tafonómico) de los rasgos taxonómicos del organismo, porque en ocasiones los paleontólogos han interpretado a los artefactos como una característica del organismo. En este tipo de estudios se reproducen los procesos tafonómicos (biológicos, químicos y físicos) con diferentes organismos actuales, en diferentes condiciones ambientales para comparar los resultados con los fósiles y diferenciar entre los artefactos de los rasgos taxonómicos del organismo (ver Briggs y Crowther, 1997; Beherensmeyer et al., 2000). El reconocimiento de los rasgos taxonómicos ayuda al investigador en la interpretación anatómica y, a distinguir aquellos caracteres útiles en la construcción de filogenias, si es que se preservaron (Sansom et al., 2010). Es importante mencionar que los estudios tafonómicos se realizan, en muchas investigaciones paleontológicas, de manera automática o simplemente el investigador sabe si el fósil ha perdido algunos rasgos. El investigador tiene en muchos casos conocimiento de la anatomía porque ha estudiado ese grupo taxonómico por varios años, tiene experiencia. Sin embargo, un estudio tafonómico mostró la importancia de conocer las características perdidas y

preservadas por los procesos tafonómicos, en especial en las partes blandas de un organismo (ver Sansom et al., 2010).

En otro estudio tafonómico se analizó la fosilización de varias plumas fósiles, entre ellas de un espécimen de *Archaeopteryx*. Este estudio ayudó a los paleontólogos a reconocer la estructura completa en la pluma de *Archaeopteryx*, debido al glicocálix bacteriano que cubrió a la pluma completa, resultado del proceso de fosilización (Davis y Briggs, 1995). El grado de preservación de la pluma proporcionó datos que permitió comparar con plumas de aves recientes, para hacer una descripción de esta pluma. La descripción de la pluma incrementó la información de este carácter en *Archaeopteryx*, para utilizarla en las investigaciones de la relación filogenética de las aves. También, el estudio tafonómico consistió en comparar con otras plumas fósiles que tenían menos características preservadas, por la diferencia en la preservación de los mismos. Entre las conclusiones del artículo se destaca que las plumas mejor preservadas se encontraban en ambientes lacustres. La preservación favorecida en estos ambientes podría ser un sesgo al momento de interpretar el registro fósil. Con este estudio se muestra nuevamente que las estructuras perdidas en el fósil restringen las posteriores investigaciones, al contar con evidencia “escasa”.

Los ejemplos antes mencionados utilizan la información de organismos o procesos físico-químicos actuales para explicar la apariencia del fósil. Estos organismos funcionan como análogos que también son utilizados, en ocasiones, como el método comparativo cuando no se cuenta con homólogos para explicar la forma, la función, etc. (Lugar, 1997). “Los análogos confieren una ventaja epistémica a la ciencia histórica” (p.86) respecto a las ciencias experimentales y, por tanto, a la teoría de retroalimentación (la tafonomía), aunque algunos investigadores consideran que los análogos no siempre están presentes para los fósiles (D. Turner, 2007).

En paleontología, particularmente el origen de las aves, se presentan problemas por la pérdida de información durante el proceso tafonómico, los cuales son llamados problemas de subdeterminación. “La evidencia es eliminada casi por completo y las hipótesis planteadas están basadas en la información presente teniendo en cuenta que la evidencia original fue modificada” (D. Turner, 2007, p.46-53). Algunos problemas de subdeterminación pueden ser resueltos con nuevos hallazgos fósiles que complementan la información y sustentan o refutan las hipótesis planteadas con anterioridad a estos nuevos hallazgos. Las diferentes interpretaciones acerca de la anatomía de *Archaeopteryx* pueden ser un ejemplo de subdeterminación. El cruce ventral de los dígitos II y III eran considerados como una configuración natural, pero los estudios tafonómicos mostraron que esa interpretación era un artefacto postmortem (Kemp y Unwin, 1997). Este estudio

consideró los efectos tafonómicos. Al contar con más evidencia tafonómica, fue posible refutar la idea del cruce de los dígitos. Por lo menos en ese aspecto la subdeterminación dejó de estar presente.

Otro ejemplo de subdeterminación es cuando a partir de la evidencia disponible, para ese momento, se consideraba a *Archaeopteryx* el único ancestro de las aves, pero cuando se encuentra nueva evidencia, esa hipótesis fue modificada. Hasta la última década del siglo XX se consideraba a *Archaeopteryx* como único ancestro de las aves, porque era la única evidencia que se tenía (Witmer, 1999), pero algunos investigadores consideran que falta evidencia -por lo menos otros especímenes de este género- que sustente la relación entre dinosaurios y aves (Witmer, 2002). La constante investigación ha aportado más evidencia y cambiado la interpretación de los paleontólogos sobre *Archaeopteryx*.

A pesar de la nueva evidencia, algunos investigadores todavía interpretan a *Archaeopteryx* como un ave (Avialae), otros sugieren que no pertenece al grupo Avialae (e.g. Xu et al., 2011 y Lee y Worthy, 2012) y que otros taxa son los ancestros de las aves (e.g. *Aurornis xui*, Godefroit et al., 2013), y algunos “pocos” señalan que las aves no están emparentadas con los Theropoda porque pudieron estar emparentados con arcosaurios. “*Scansoriopteryx* restablece la validez de Aves como una Clase separada, únicamente aviar” (ver Czerkas y Feduccia, 2014). Estos trabajos evidencian que a pesar de la cantidad de información existente se siguen proponiendo hipótesis que son diferentes y llevan a controversias.

En estos casos se puede reconocer la subdeterminación porque la cantidad de evidencia ha incrementado con el tiempo, el aporte en los estudios tafonómicos y la manipulabilidad de los fósiles (herramientas tecnológicas y matemáticas) en los últimos años de la investigación, en consecuencia las hipótesis del origen de las aves. Los estudios de Xu et al. (2011) y Lee y Worthy (2012) presentan diferencias en los métodos, y esto podría ser la causa de las controversias, pero Lee y Whorthy (2012) exponen su desacuerdo con la propuesta que hicieron Xu et al. (2011), por ese motivo utilizan otros métodos. El resultado es diferente en ambos trabajos debido al método utilizado, y además posiblemente por las diferentes teorías en que basa su conocimiento cada investigador, de acuerdo con D. Turner (2007). Esta controversia sobre la posición de *Archaeopteryx*, en la filogenia aviar, exhibe que la subdeterminación sigue presente a pesar de haberse integrado más evidencia. Posiblemente este problema de subdeterminación estará presente hasta contar con evidencia que pueda sustentar una u otra hipótesis.

Retomando la analogía al fenómeno Gestalt que plantea Derek Turner (2007), las hipótesis propuestas acerca del origen de las aves pueden ser consideradas en

analogía a este fenómeno, porque las diferencias entre hipótesis son análogas a las diferencias cuando observamos un objeto. El objeto, en este caso, es el origen de las aves y los especímenes involucrados. Durante la historia del origen de las aves, algunos paleontólogos han reconocido diferentes caracteres en *Archaeopteryx* y de otros taxa relacionados con las aves, por una diversidad de factores (tanto por lo incompleto del fósil, como por falta de estudios tafonómicos, etc.). Cuando es reestudiado un fósil en una época posterior, las interpretaciones del fósil son diferentes, debido al cambio en herramientas y cambio en la visión de los investigadores. Este cambio en la interpretación es lo que se relacionaría con la analogía de Gestalt, aunque hay casos que la diferencia en interpretaciones son contemporáneas y estos pueden ser aún mejores ejemplos porque las condiciones, ideologías y herramientas con las que se cuenta para la realización de los estudios son las mismas.

Un caso que puede ejemplificar la analogía con la Gestalt es el estudio craneal de *Archaeopteryx*. En este cráneo, el hueso cuadrado se consideraba simple, cuando fue estudiado por primera vez, pero en un estudio posterior se observa que el hueso cuadrado es de dos puntas. Este cambio tiene impacto en la relación filogenética de las aves, porque un hueso cuadrado de “doble cabeza” corresponde a aves moderna (Haubitz et al., 1988). Las herramientas utilizadas contribuyeron a mostrar esta característica, además de la época en que se desarrollaron ambos estudios. Esta analogía puede observarse a lo largo del estudio del origen de las aves, desde el primer descubrimiento de *Archaeopteryx* por von Meyer en 1861 hasta la actualidad. Las hipótesis propuestas sobre las relaciones filogenéticas han cambiado conforme se encuentra evidencia. Aunque en la Gestalt se menciona que los cambios se deben a la percepción del observador, en la investigación también ocurren cambios en la percepción porque incluyen nuevas maneras de estudiar la misma o la nueva evidencia.

La interpretación de la evidencia dependerá de las teorías en que se basa cada investigador, además de la “falta de evidencia”, las herramientas utilizadas, los estudios tafonómicos para diferenciar un artefacto de un rasgo taxonómico del fósil, los conceptos utilizados, entre otros aspectos mencionados anteriormente. Entre las teorías que los paleontólogos basan sus estudios están la evolución gradual o el equilibrio puntuado. La mayoría de los investigadores involucrados en el origen de las aves parecen basarse en la evolución gradual porque buscan fósiles que muestren el cambio gradual de un carácter, los “eslabones perdidos”, aunque nunca mencionan cuál es la teoría evolutiva que consideran. Algunos investigadores consideran que el registro fósil es incompleto por las discontinuidades en el mismo, y esto con lleva a suponer que lo consideran así porque se basan en la teoría gradualista. Cuando el registro fósil es estudiado desde la teoría del equilibrio puntuado no se espera encontrar cada vez más

fósiles para eliminar la discontinuidad (lo incompleto del registro fósil), más bien, las discontinuidades son un rasgo del registro que provee información para explicar eventos evolutivos. La manera en que se percibe y estudio el registro fósil es influenciado por la teoría evolutiva que considera cada investigador.

Independientemente de la teoría evolutiva utilizada para los estudios paleontológicos, la resolución del origen de las aves se esperaría lograr mediante la afirmación de alguna de las dos hipótesis planteadas hasta este momento, con la ayuda del proceso de revisión de especímenes, publicaciones y nueva evidencia que se ha realizado por más de 150 años. A la revisión de evidencia que provee de credibilidad sobre las *entidades extintas* se conoce como “principio de paridad” (D. Turner, 2007). El principio de paridad se está implementando en el origen de las aves, aunque no se le había nombrado de esta manera, desde el momento que se busca evidencia fósil y la investigación continua por múltiples disciplinas como apoyo para el sustento de las hipótesis (e.g. Laurin, 2012). Este principio de paridad podría resaltar la disminución de la asimetría epistémica, frente a los filósofos de la ciencia, y parece ser más complicado para las ciencias históricas porque estudian estas *entidades extintas*.

Según Laurin (2012), “la comprensión de estas desventajas epistémicas es crucial para apreciar los logros recientes y las innovaciones metodológicas en el trabajo histórico, incluyendo el uso de la evidencia de la genética en la reconstrucción filogenética” (p.42). Por otro lado, D. Turner (2007) afirma que “los paleontólogos merecen crédito, por hacer frente a la desventaja epistémica” (p.206). Efectivamente, las herramientas metodológicas se han incrementado para la obtención de una mayor cantidad de información, al igual que las prácticas en las teorías de fondo, que dan fundamento a los resultados.

A partir del análisis de la literatura primaria, se logró reconocer que las nociones de objetividad en los trabajos paleontológicos en general, y en particular en el origen de las aves, están relacionadas con la asimetría epistémica. La búsqueda de la objetividad en trabajos paleontológicos impacta en la asimetría epistémica, que los filósofos de la ciencia han señalado. Lo anterior se debe a la inclusión de nuevos métodos y aparatos. Cuando un trabajo parece ser objetivo, al mismo tiempo la asimetría epistémica disminuye cuando es comparado con otras ciencias. Los métodos utilizados son un factor importante que determinan la objetividad y la asimetría de la manipulabilidad, porque en los estudios paleontológicos permite extraer una mayor cantidad de información de los fósiles.

El origen de las aves no es el único caso controversial. Por ejemplo, a pesar de los grandes avances en el tema, en el caso de la evolución temprana del género *Homo* pareciera que aún no existe un consenso universal, pues los

descubrimientos se siguen acumulando (Antón, Potts y Aiello, 2014). Para los estudiosos de la historia y la filosofía de la biología que se interesan sobre todo por el cambio teórico, es obviamente muy útil seguir poniendo atención a la forma en que se está obteniendo el conocimiento en las investigaciones realizadas en las ciencias donde se cuenta sólo con evidencia fósil o del pasado. Desde esta perspectiva, parece razonable afirmar que ninguna hipótesis puede ser considerada una afirmación científica eternamente válida. “Las afirmaciones científicas sobre las características no observables están bien soportadas por la evidencia porque son revisadas, doblemente revisadas y, por tanto son tan creíbles como las observables” (D. Turner, 2007, p.165).

En este trabajo se han mostrado algunas de las principales controversias en el origen de las aves, así como la manera en que las nociones de *objetividad* – definida en términos epistemológicos, desde la filosofía de la ciencia– están presentes en los estudios paleontológicos. Considero que este tipo de análisis filosófico sobre la dinámica de obtención de conocimiento en las ciencias puede proporcionar recursos a los mismos investigadores para entender porqué se presentan controversias en sus disciplinas. Siguiendo de cerca las argumentaciones de D. Turner (2007, 2011), aquí también se ha defendido que la filosofía de la ciencia aporta valiosos criterios para la comprensión de la lógica de la investigación en paleontología, y en particular los problemas que implica trabajar con evidencias fragmentarias sobre entidades extintas.

CONCLUSIONES

El origen y evolución aviares como ejemplo de controversia en paleontología/paleobiología y el concepto de objetividad científica

Una vez analizada la literatura primaria, sobre el origen de las aves, se puede concluir que en ciertos casos la investigación paleontológica se realiza con objetividad, porque la evidencia y los métodos utilizados exhiben relación con las nociones de objetividad expuestas por algunos filósofos de la ciencia. Sin embargo, la objetividad de los trabajos paleontológicos puede verse obscurecida, cuando los descubrimientos aportan nueva evidencia que contradice lo que se pensaba. Por lo tanto, los trabajos anteriores pueden dejar de ser 'objetivos' para el momento actual.

Las controversias sobre el origen de las aves han surgido predominantemente en relación al planteamiento de diversas propuestas filogenéticas. Estas propuestas pueden deberse a las diferencias en la evidencia fósil, la metodología, o bien a las teorías en las que se apoyan los investigadores. El grado de conservación de los fósiles y el conocimiento de los procesos tafonómicos influirán en la información que pueda extraerse de éste, así como las características utilizadas en la asignación taxonómica de los especímenes fósiles que hayan sido preservadas. El conflicto de la preservación de los fósiles no permite establecer con certeza cuáles especímenes ancestrales están ubicados en los principales nodos en la filogenia, desde la visión de evolución gradual. Estos aspectos son factores que limitan al trabajo paleontológico y en mi opinión constituyen una desventaja epistémica.

Otros aspectos conflictivos donde el presente trabajo sugiere poner atención involucran las definiciones utilizadas para delimitar los grupos filogenéticos. Definir un grupo determina los taxa subordinados o anidados que componen a dicho grupo. El investigador se involucra para definir los criterios que delimitan los grupos taxonómicos; estos criterios dependerán de la formación de los investigadores, y por lo mismo pueden implicar codificaciones diferentes de caracteres de un mismo espécimen.

Los ornitólogos y paleontólogos han estudiado el origen de las aves, desde su correspondiente campo de estudio, y en las últimas décadas se están integrando otras disciplinas. En cada campo de estudio hay distintas formas en que un investigador interpreta los resultados y las bases que utiliza en el momento de observar la evidencia. Las teorías que ellos consideran correctas en ocasiones conducen a la subjetividad, pero para alcanzar la objetividad en paleontología se ha propuesto la inclusión de modelos cuantitativos, análisis y tabulación por

computadoras, filogenética, herramientas tecnológicas, etc. Asimismo, los cambios en las teorías ocasionan que la interpretación de los fósiles cambie y los resultados sean diferentes. Estos elementos, junto con la tafonomía funcionan como teorías de retroalimentación que limitan o amplían el conocimiento y la asimetría epistémica respecto a otras ciencias.

En el presente trabajo, también se observó que hay factores que dejaron de influir en la resolución del tema, mientras que otros factores han comenzado a influir. El análisis de las controversias ayudará a ver, en retrospectiva, el aporte de ciertos estudios paleontológicos y de otras subdisciplinas biológicas al establecimiento de la filogenia aviar. En paleontología, los estudios que aportan en el cambio de perspectiva con respecto a hipótesis pasadas (lo cual podría llamarse 'retrospectiva') suelen ser aquellos que reestudian los caracteres, tomando en cuenta las teorías de retroalimentación y nuevas ideas en la interpretación de los resultados. Lo anterior no significa que los nuevos descubrimientos no son un aporte a la retrospectiva. Hay aspectos que no dependen de ningún factor más que del grado de conservación de los fósiles y aun así, los paleontólogos han buscado la posibilidad de obtener información de los procesos tafonómicos para incrementar la objetividad en sus estudios. También, los métodos utilizados influyen en el reconocimiento de aspectos antes imposibles de observar en determinada época.

Finalmente, se apreció que el desarrollo de nuevas herramientas metodológicas ha llevado a un desarrollo en estudios paleontológicos y por lo mismo, aporta información que los investigadores utilizan para una reinterpretación de los fósiles. El reestudio de los fósiles y revisión de la evidencia relacionada, con el principio de paridad, proporcionan sustento a los resultados y mejoramiento en métodos, para alcanzar la objetividad y disminuir la asimetría epistémica con otras ciencias. Para la mayoría de los paleontólogos, el propósito final de su práctica científica equivale a alcanzar la objetividad –es decir, que el trabajo refleje la realidad independientemente de nosotros, incluso si se trata de un pasado imposible de conocer de manera directa.

LITERATURA CITADA

Anfinrud, P. y F. Schotte. 2005. X-ray Fingerprinting of chemical intermediates in solution. *Science*, 309: 1192-1193.

Antón, S. C., R. Potts y I. C. Aiello. 2014. Evolution of early *Homo*: An integrated biological perspective. *Science*, 345: 1-13.

Behrensmeier, A. K., S. M. Kidwell, R. A. Gastaldo. 2000. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, 26(sp4):103-147.

Benton, M. J. 2003. The quality of the fossil record. En: P.C. J. Donoghue y M. P. Smith (Eds.). *Telling the evolutionary time. Molecular clocks and the fossil record*. Systematics Association. New York. 68-90 p.

Benton, M. J. y D. A. T. Harper. 2009. *Introduction to paleobiology and the fossil record*. UK. Wiley-Blackwell, 592 p.

Benson, R. B. J., R. J. Butler, M. T. Carrano y P. M. O'Connor. 2012. Air-filled postcranial bones in theropod dinosaurs: physiological implications and the 'reptile'-bird transition. *Biological Reviews*, 87: 168-193.

Bergmann, U., R. W. Morton, P. L. Manning, W. I. Sellers, S. Farrar, K. G. Huntley, R. A. Wogelius y P. Larson. 2010. *Archaeopteryx* feathers and bone chemistry fully revealed via synchrotron imaging. *PNAS*, 107: 9060-9065.

Bergmann, U., P. L. Manning y R. A. Wogelius. 2012. Chemical mapping of paleontological and archeological artifacts with synchrotron X-Rays. *Annual Review of Analytical Chemistry*, 5:361–389.

Bever, G. S., J. A. Gauthier y G. P. Wagner. 2011. Finding the frame shift: digit loss, developmental variability, and the origin of the avian hand. *Evolution and Development*, 13: 269-279.

Bhanoo, S. N. 2012. Black feather may have helped *Archaeopteryx* fly. *New York Times*, 3p.

Bochenski, Z. 1999. Enantiornithes: Earlier birds than *Archaeopteryx*? *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 89: 285-288.

Briggs, D. E. y P. R. Crowther. 1997. *Palaeobiology. A synthesis*. Blackwell Science, Oxford. pp. 211-303.

Britt, B.B., P. J. Makovicky, J. Gauthier y N. Bonde. 1998. Postcranial pneumatization in *Archaeopteryx*. *Nature*, 395: 374-376.

Brocklehurst, N., P. Upchurch, P. D. Mannion, J. O'Connor. 2012. The completeness of the fossil record of Mesozoic birds: Implications for early avian evolution. *PLoS ONE*, 7: 1-21.

Brush, A. H. 1996. On the origin of feathers. *Journal of Evolutionary Biology*, 9: 131-142.

Cadée G.C. 1990. The history of the taphonomy. *En: S.K. Donovan (Eds.). The Processes of Fossilization*. New York: Columbia University Press, pp. 3-21.

Carney, R. M., J. Vinther, M. D. Shawkey, L. D'Alba y J. Ackermann. 2012. New evidence on the colour and nature of the isolated *Archaeopteryx* feather. *Nature Communications*, 3:1-6.

Chang, M., P. Chen, Y. Wang, Y. Wang y D. Miao (Eds.). 2008. *The Jehol fossils. The emergence of feathered dinosaurs, beaked birds and flowering plants*. Academic Press, 208 p.

Chatterjee, S. 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 332: 277-342.

Chatterjee, S. y R. J. Templin. 2004. Feathered coelurosaurs from China: New light on the arboreal origin of avian flight. *En: P. J. Currie; E.B. Koppelhus, M. A. Shugar y J. L. Wright (Eds.). Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds*. USA. Indiana University Press, pp. 251-281.

Chen, P., Q. Wang, H. Zhang, M. Cao, W. Li, S. Wu y Y. Shen. 2005. Jianshangou bed of the Yixian Formation in west Liaoning, China. *Science in China, Series D Earth Sciences*, 48: 298-312.

Chiappe, L. M. 1995. A diversity of early birds. *Natural History*, 104: 52

Chiappe, L. M. y A. Vargas. 2003. Emplumando dinosaurios: la transición evolutiva de tetrápodos a aves. *Hornero*, 18: 1-11.

Chiappe, L. M., J. Shu'an, J. Qiang y M. A. Norell. 1999. Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of Northeastern China. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 242:1-89.

Cleland, C. E. 2002. Methodological and epistemic differences between historical science and experimental science. *Philosophy of Science*, 69: 474-496.

Cracraft, J. 1986. The origin and early diversification of birds. *Paleobiology*, 12: 383-399.

Cracraft, J. 2000. Species concepts in theoretical and applied biology: a systematic debate with consequences. *En: Q. D. Wheeler y R. Meier. Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia University Press, U.S.A. pp. 3-14.

Czerkas, S. y A. Feduccia. 2014. Jurassic archosaur is a non-dinosaurian bird. *Journal of Ornithology*, 155: 1-11.

Daston, L. 1992. Objectivity and the escape from perspective. *Social Studies of Science*, 22: 597-618.

Daston, L. J. y P. L. Galison. 2007. *Objectivity*. NY. Zone Books, 501p.

Davis, P. G., D. E. G. Briggs. 1995. Fossilization of feathers. *Geology*, 23: 783-786.

de Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7: 367-394.

Edwards, T., T. Endo, J. H. Walton y S. Sen. 2014. Observation of the transition state for pressure-induced $\text{BO}_3 \rightarrow \text{BO}_4$ conversion in glass. *Science*, 345: 1027-1029.

Elzanowski, A. y P. Wellnhofer. 1992. A new link between theropods and birds from the Cretaceous of Mongolia. *Nature*, 359: 821-823.

Elzanowski, A. y P. Wellnhofer. 1996. Cranial morphology of *Archaeopteryx*: evidence from the seventh skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 81-94.

Erickson, G. M., K. C. Rogers y S. A. Yerby. 2001. Dinosaurian growth patterns and rapid avian growth rates. *Nature*, 412: 429-433.

Feduccia, A. 1993. Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of *Archaeopteryx*. *Science*, 259:790-793.

Feduccia, A. 2013. Birds origins anew. *The Auk*, 130: 1-12.

Feduccia, A. y H. B. Tordoff. 1979. Feathers of *Archaeopteryx*: Asymmetric vanes indicate aerodynamic function. *Science, New Series*, 203: 1021-1022.

Forster, C. A., S. D. Sampson, L. M. Chiappe y D. W. Krause. 1998. The theropod ancestry of birds: New evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science*, 279: 1915-1919.

Futuyma, D. G. 2001. El conocimiento científico. *Elementos*, 41: 21-31.

Garner, J. P., G. K. Taylor y A. L. R. Thomas. 1999. On the origins of birds: The sequence of character acquisition in the evolution of avian flight. *Proceedings: Biological Sciences*, 266: 1259-1266.

Gauthier, G.P. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8:1-55.

Godefroit, P., A. Cau, H. Dong-Yu, F. Escuillié, W. Whenao y G. Dyke. 2013. A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. *Nature*, 498: 359-362.

Godfrey-Smith P. 2003. *Theory and reality: An introduction to the philosophy of science*. University of Chicago Press, 272 p.

Gong, E. P., L. D. Martin, D. A. Burnhamb, A. R. Falk y L. H. Hou. 2012. A new species of *Microraptor* from the Jehol Biota of Northeastern China. *Palaeoworld*, 21:81–91.

Gontier, N. 2011. Depicting the tree of life: the philosophical and historical roots of evolutionary tree diagrams. *Evolution: Education and Outreach*, 4: 515-538.

Gutiérrez-Sáenz, R. 2001. *Introducción al método científico*. 14a edición. Esfinge, México. 232 p.

Hagen, J. 2001. The introduction of computers into systematic research in the United States during the 1960s. *Studies in History and Philosophy of Biology and Biomedical Sciences*, 32: 291–314.

Hagen, J. 2003. The statistical frame of mind in systematic biology from quantitative zoology to biometry. *Journal of the History of Biology*, 36: 353–384.

Haubitz, B., M. Prokop, W. Dohring, J. H. Ostrom y P. Wellnhofer. 1988. Computed-Tomography of *Archaeopteryx*. *Paleobiology*, 14: 206-213.

Heers, A. M. y K. P. Dial. 2012. From extant to extinct: locomotor ontogeny and the evolution of avian flight. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 296-305.

Hecht, M. K. y S. Tarsitano. 1982. The paleobiology and phylogenetic position of *Archaeopteryx*. *Memoire*, 6:141-149.

Holtz, T. R. 1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology*, 68: 1100-1117.

Howgate, M. E. 1984. The teeth of *Archaeopteryx* and a reinterpretation of the Eichstätt specimen. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 82: 159-175.

Kemp, R.A. y D. M. Unwin. 1997. The skeletal taphonomy of *Archaeopteryx*: a quantitative approach. *Lethaia*, 30: 229-238.

Ksepka, D. T. y C. A. Boyd. 2012. Quantifying historical trends in the completeness of the fossil record and the contributing factors: an example using Aves. *Paleobiology*, 38: 112-125.

Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries y D. M. Williams. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2da edición. The Systematics Association. Publication 11. Oxford University Press, New York. 228 p.

Kubo, T. y M. O. Kubo. 2012. Associated evolution of bipedality and cursoriality among Triassic archosaurs: a phylogenetically controlled evaluation. *Paleobiology*, 38: 474-485.

Laurin, M. 2012. Recent progress in paleontological methods for dating the tree of life. *Frontiers in Genetics*, 3:1-16.

Lee, M. S. Y. y T. H. Worthy. 2012. Likelihood reinstates *Archaeopteryx* as a primitive bird. *Biology Letters*, 8: 299-303.

Levinton, J. S. 2004. *Genetics, paleontology, and macroevolution*. 2da edición. Cambridge University Press. Reino Unido. pp. 39-42.

Lloyd, E. A. 1995. Objectivity and the double standard for feminist epistemologies *Synthese*, 104: 351–381.

Longrich, N. R., J. Vinther, Q. Meng, Q. Li y A. P. Russell. 2012. Primitive wing feather arrangement in *Archaeopteryx lithographica* and *Anchiornis huxleyi*. *Current Biology*, 22: 2262-2267.

Louchart, A. y L. Viriot. 2011. From snout to beak: the loss of teeth in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 663-673.

Lugar, L. 1997. Palaeoecology. *En*: D. G. Briggs y P. R. Crowther. *Palaeobiology. A synthesis*. Oxford. Blackwell Science, Reino Unido. pp. 307-313.

Martin, L. D. 2011. The other half of avian evolution: Cyril Walker's contribution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 9 Número especial: 3-8.

Martin, L. D. y Z. H. Zhou. 1997. *Archaeopteryx*-like skull in Enantiornithine bird. *Nature*, 389: 556-556.

Marx, J. L. 1978. Speaking of Science: The oldest fossil bird: A rival for *Archaeopteryx*? *Science*, New Series, 199: 284.

Mayr, E. y W. Provine. 1980 (1998). *The evolutionary synthesis. Perspectives in the unification of biology*. Harvard University Press. 487 p.

Mayr, E. 2000. The biological species concept. *En*: Q. D. Wheeler y R. Meier. *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia University Press. U.S.A. pp.17-29.

McMullin, E. 1984. A case for scientific realism, *En*: J. Leplin (ed.), *Scientific realism*. Berkeley, CA: University of California Press, pp. 8–40.

Mendoza-Núñez, V. M. y M. A. Sánchez- Rodríguez. 2001. *Análisis y difusión de resultados científicos. Problemas de la lógica de la investigación científica*. FES Zaragoza, UNAM. México. 216 p.

Meyer, H. von. 1861. *Archaeopteryx lithographica* (Vogel-Feder) und *Pterodactylus* von Solenhofen. *N. Jhb. Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde*, V: 678 – 679.

Mivart, St. G. 1871. *Minute and gradual modifications. On the genesis of species*. D. Apleton and Company. Nueva York, pp. 111-126

Morell, V. 1993. *Archaeopteryx*. Early bird catches a can of worms. *Science*, 259: 764-765.

Morrone, J. J. 2013. *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. UNAM, México. pp. 25-46, 99-116.

Nagel, E. 2006. *La estructura de la ciencia*. Traducido por N. Miguez. Ediciones Paidós Ibérica, S.A. México. 801 p.

O'Connor, J., C. Sun, X. Xu, X. Wang y Z. Zhou. 2012. A new species of *Jeholornis* with complete caudal integument. *Historical Biology*, 24: 29-41.

O'Donoghue, J. 2011. *Archaeopteryx* is knocked off its perch as first bird. *New Scientist*, 211:10-10.

Ostrom, J. H. 1974. *Archaeopteryx* and the origin of flight. *The Quarterly Review of Biology*, 49: 27-47.

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

Padian, K. y L. M. Chiappe. 1998. The origin and early evolution of birds. *Biological Reviews*, 73: 1-42.

Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. *En: K. A. Joysey y A.E. Friday (Eds.). Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London y New York. pp. 21-74.

Paul. C. R. C. 1998. *Adequacy, completeness and the fossil record*. *En: S. K. Donovann y C. R. C. Paul. The adequacy of the fossil record*. J. Wiley, Nueva York. pp. 1-22.

Paul , G. S. 2002. *Dinosaurs of the air. The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds*. USA. The Johns Hopkins University Press, 460 p.

Prum, R. O. y A. H. Brush. 2002. The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quarterly Review of Biology*, 77: 261.

Psillos, S. 1999. *Scientific realism: How science tracks truth*. Routledge, 368 p.

Qiang, J., P. J. Currie, M. A. Norell y J. Shu-An. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature*, 393: 753-761.

Ramos-Amézquita, S. 2012. *La realidad incompleta como una propuesta para entender la generación de conocimiento: una orientación del conocimiento científico para el fomento de una vida digna* (Tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, México. 115 p.

Sanz, J. L., L. M. Chiappe, B. P. Pérez-Moreno, M. M. Moratalla, F. Hernández-Carrasquilla, A. D. Buscalioni, F. Ortega, F. J. Poyato-Ariza, D. Rasskin-Gutman, X. Martínez-Delclòs. 1997. A nestling bird from the Lower Cretaceous of Spain: Implications for avian skull and neck evolution. *Science*, 276: 1543-1546.

Sansom, R. S., S. E. Gabbott y M. A. Purnell. 2010. Non-random decay of chordate characters causes bias in fossil interpretation. *Nature*, 463: 797-800.

Schad, W. 1993. Heterochronical patterns of evolution in the transitional stages of vertebrate Classes. *Acta Biotheoretica*, 41: 383-389.

Schuh, R. T. y A. V. Z. Brower. 2009. *Biological systematics: Principles and applications*. 2da edición. Comstock Publishing Associates, Ithaca, Nueva York. 311 p.

Sepkoski, D. y M. Ruse. 2009. *The paleobiological revolution. Essays on the growth of modern Paleontology*. Chicago. The University of Chicago Press, 568 p.

Sereno, P.C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 25: 435-489.

Smith, N. A., L. M. Chiappe, J. A. Clarke, S. V. Edwards, S. J. Nesbitt, M. A. Norell, T. A. Stidham, A. Turner, M. van Tuinen, J. Vinther y X. Xu. 2015. Rhetoric vs. reality: a commentary on "Birds origins anew" by A. Feduccia. *The Auk*, 132: 467-480.

Speakman, J. R. 1993. Flight capabilities in *Archaeopteryx*. *Evolution*, 47: 336.

Suárez-Díaz, E. y V. H. Anaya-Muñoz. 2008. History, objectivity, and the construction of molecular phylogenies. *Studies in History and Philosophy of Science Parte C*, 39:451-468.

Swartz, S. 1998. Into Jurassic air. *Science*, Nueva Serie, 281: 355-356.

Tarsitano, S. y M. K Hecht. 1980. A reconsideration of the reptilian relationships of *Archaeopteryx*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 69: 149-182.

Thulborn, R. A. 1984. The avian relationships of *Archaeopteryx*, and the origin of birds. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 82: 119-158.

Turner, A. H., P. J. Makovicky y M. A. Norell. 2012. A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 371: 5-206.

Turner, D. 2007. *Making prehistory: Historical science and the scientific realism debate*. NY Cambridge University Press, 223 p.

Turner, D. 2011. *Paleontology. A philosophical introduction*. Reino Unido. Cambridge University Press, 227 p.

Valentine, J. W. 1990. Plate tectonics to paleobiology. *En*: D. E. G. Briggs y P. R. Crowther (Eds.). *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Science, Oxford. pp.547-550.

van Tuinen, M. y S. B. Hedges. 2004. The effect of external and internal fossil calibrations on the avian evolutionary timescale. *Journal of Paleontology*, 78:45-50.

Vergara-Silva, F. 2009. Pattern cladistics and the 'realism-antirealism debate' in the philosophy of biology. *Acta Biotheoretica*, 57: 269-294.

Wagner, G. P. 1989. The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution*, 43: 1157-1171.

Walker, A. D. 1980. The pelvis of *Archaeopteryx*. *Geological Magazine*, 117: 595-600.

Wang, X., R. L. Nudds y G. J. Dyke. 2011. The primary feather lengths of early birds with respect to avian wing shape evolution. *Journal Evolutionary Biology*, 24: 1226-1231.

Wiley, E. O. y B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. 2da. edición. Willey-Blackwell. Canadá, pp. 23-65.

Witmer, L. M. 1999. New aspects of avian origins: Roundtable Report. *En*: S. L. Olson (Ed.). *Avian Paleontology at the close of the 20th Century: Proceedings of the 4th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*, Washington, D.C, 4-7 June 1996 *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 89, Washington. pp. 327-334.

Witmer, L. M. 2002. The debate on avian ancestry phylogeny, function, and Fossils. *En*: L. M. Chiappe y L. M. Witmer. *Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs*. Regents of the University of California. China, pp. 3-30.

Witmer, L. M. 2011. An icon knocked from its perch. *Nature*, 475:458-459.

Xu, X.; H. You, K. Du, y F. Han. 2011. An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature*, 475: 465-470.

Xu, X., Z. Zhou, R. Dudley, S. Mackem, C. Chuong, G. M. Erickson, D. J. Varricchio. 2014. An integrative approach to understanding bird origins. *Science*, 346: 1253293. doi: 10.1126/science.

Zhang, G., E. D. Jarvis y M. T. P. Gilbert. 2014. A flock of genomes. *Sciences*, 346: 1308-1309.

Zhou, Z. y F. Zhang. 2003 a. Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40: 731-747.

Zhou, Z. y F. Zhang. 2003 b. *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften*, 90:220–225.