

ARCHAEOPTERYX: BREVE HISTORIA Y TAXONOMÍA

Gerardo Carbot-Chanona

Departamento de Paleontología, Dirección de Gestión, Investigación y Educación Ambiental, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural. Calzada de Las Personas Ilustres S/N, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

✉ gfcarbot@gmail.com

RESUMEN

Archaeopteryx, es uno de los taxones fósiles mejor estudiados a lo largo de la historia. También ha sido el eje central de grandes debates que giran en torno a su capacidad de volar y a su estatus dentro de la línea evolutiva de las aves, ya que, para muchos, *Archaeopteryx* es un género ubicado en la base del clado Avialae, mientras que para otros es un dinosaurio no-aviano. A la fecha se han descubierto 13 ejemplares, de los cuales algunos han cambiado su estatus taxonómico y ahora se consideran géneros diferentes. En este trabajo se hace una breve historia de los descubrimientos de esos ejemplares, así como los cambios taxonómicos y filogenéticos que ha sufrido *Archaeopteryx* desde su descubrimiento.

Palabras clave: Avialae, primera ave, dinosaurios, historia, taxonomía, filogenia.

ABSTRACT

Archeopteryx is one of the best-studied fossil taxa throughout history. It has also been the central axis of great debates around its ability to fly and its status within the evolutionary line of birds, since for many researchers, *Archeopteryx* is a genus located at the base of the clade Avialae, while for others it is a non-avian dinosaur. Currently, 13 specimens have been discovered, of which some have changed their taxonomic status and are now considered different genera. In this paper, a brief history of the discoveries of these specimens, as well as the taxonomic and phylogenetic changes that *Archeopteryx* has undergone since its discovery.

Keywords: Avialae, first bird, dinosaurs, history, taxonomy, phylogeny.

INTRODUCCIÓN

Las aves son los pequeños dinosaurios emplumados de nuestros días. En la actualidad, se conocen cerca de 10,000 especies en todo el mundo; habitan gran variedad de ecosistemas, entre los que se pueden contar zonas árticas, selvas, bosques y desiertos (Jetz *et alii*, 2012). Se agrupan en el clado Avialae, que comprende tanto a las aves modernas, como a sus parientes extintos (Agnolin y Novas, 2013). Su linaje se remonta al menos a 150 millones de años atrás, siendo *Archaeopteryx* considerado por muchos el representante más antiguo del grupo.

Archaeopteryx significa “ala antigua”. Este animal es sin duda uno de los más fascinantes jamás descubiertos y es por mucho uno de los más estudiados. Esto no es de asombrarse, ya que, desde su descubrimiento, en el año de 1861, causó revuelo al ser considerado el eslabón entre los reptiles y las

aves. Tal es el caso, que Thomas Huxley, uno de los naturalistas más importantes e influyentes del siglo XIX, mencionó en uno de sus trabajos la semejanza que tenía con los reptiles, principalmente con *Compsognathus*, un pequeño dinosaurio terópodo encontrado en los mismos yacimientos. En la actualidad, aún se discute si se trata de un dinosaurio no-aviano o es una de las primeras aves (clado Avialae), aunque los trabajos más recientes apoyan esta última aseveración (Pei *et alii*, 2020).

Se han encontrado ejemplares de varios tamaños, pero en general *Archaeopteryx* alcanzó una longitud de 60 cm. Posee una cabeza pequeña, que en vida debió estar cubierta de plumas. Tiene grandes cuencas oculares, las cuales albergaban ojos enormes. Posee entre 12-14 dientes en la mandíbula superior y 11-12 en la inferior (Elzanowski, 2002; Rauhut, 2014).

La reconstrucción de su esqueleto muestra que tiene nueve vértebras cervicales, 14 dorsales, cinco sacras y 21-22 caudales, todas llenas de cámaras de aire para aligerar el peso del animal (Elżanowski, 2002; Mayr *et alii*, 2007). Los brazos son largos y poseen tres dedos con garras. La cintura escapular está compuesta por la escapula, coracoides, una pequeña fúrcula y un esternón (conocido sólo en un ejemplar, lo que sugiere una escasa fusión a otros elementos de la cintura pectoral) de gran tamaño (Elżanowski, 2002). Sus patas son largas y delgadas, con cuatro dedos con garras; el primer dedo es reducido y se posiciona medialmente muy cerca del suelo, mientras los otros tres dedos sirven para dar soporte en el desplazamiento por tierra. El cuerpo estaba cubierto de plumas. Los brazos son el soporte de plumas largas que formaban las alas, con las cuales podía ejecutar vuelos cortos controlados. Aunque ha existido discusión sobre si realmente podía volar como las aves modernas o sólo era capaz de realizar planeos, un estudio reciente sugiere que *Archaeopteryx* sí poseía capacidad de vuelo verdadero (Pei *et alii*, 2020). Poseía también una cola larga, cubierta de plumas que formaban un abanico, la cual seguramente le servía como timón mientras realizaba los vuelos o planeos.

BREVE HISTORIA DE LOS DESCUBRIMIENTOS

Hasta el momento, se conocen 13 ejemplares de *Archaeopteryx* y una pluma aislada, todos procedentes del área de la Formación Solnhofen, en Baviera, Alemania, de los cuales 12 han sido formalmente descritos (Foth *et alii*, 2014). Los ejemplares están preservados en roca caliza litográfica estratificada laminarmente, lo que ha permitido la preservación de detalles finos, como las plumas. La edad de los depósitos ha sido establecida en el Jurásico superior (Titoniano), aproximadamente 150 millones de años (Röper, 2005).

La primera evidencia de la existencia de *Archaeopteryx* proviene de una pluma aislada impresa en roca litográfica, encontrada en 1860, cerca de Solnhofen. Este descubrimiento fue anunciado por Christian Erich Hermann von Meyer el 15 de agosto de 1861, a través de una carta enviada al Profesor H. G. Bronn, la cual fue publicada en la quinta parte del *Neues Jahrbuch für Mineralogie*. No obstante, en dicha carta no se asignaba ningún nombre al ejemplar (Swinton, 1960). En un estudio reciente se demostró que ninguna de las plumas conservadas en los ejemplares más completos de *Archaeopteryx* se asemeja a la pluma aislada y se propone que podría pertenecer a otro dinosaurio, quizá un anquiornítido (Kaye *et alii*, 2019).

El primer ejemplar fue encontrado en 1861, cerca de Langeltheim, y fue dado a conocer por von Meyer en una carta fechada el 30 de septiembre de 1861. Dicha carta fue publicada

en las páginas 678-679 del mismo volumen del *Neues Jahrbuch für Mineralogie* y nombró a los ejemplares (la pluma aislada y el esqueleto) como *Archaeopteryx lithographica* (Swinton, 1960). Este ejemplar es uno de los más completos y mejor conocidos y es referido como el “especimen de Londres”, debido a que fue comprado por el Museo Británico de Historia Natural en Londres (actualmente catalogado como BMNH37001), por instrucciones de Richard Owen después de enterarse de su existencia a través del Profesor Andreas Wagner, quien comunicó el descubrimiento en la Reunión de la Clase Matemático-Física de la Real Academia de Ciencias de Múnich, el 09 de noviembre de 1861 (Owen, 1863). El ejemplar se encontraba en posesión del médico Carl Häberlein, quien había recibido el ejemplar como pago por un tratamiento médico y posteriormente lo vendió al Museo Británico.

Richard Owen, una vez en poder del ejemplar (Figura 1), describió en detalle el fósil y reconoció que representaba una forma transicional entre reptiles y aves (Owen, 1863). Esta aseveración fue una importante contribución para fortalecer la propuesta de Charles Darwin (quien acababa de publicar sus postulados sobre el origen de las especies dos años antes), a pesar de que Owen no apoyaba los modelos de Darwin.

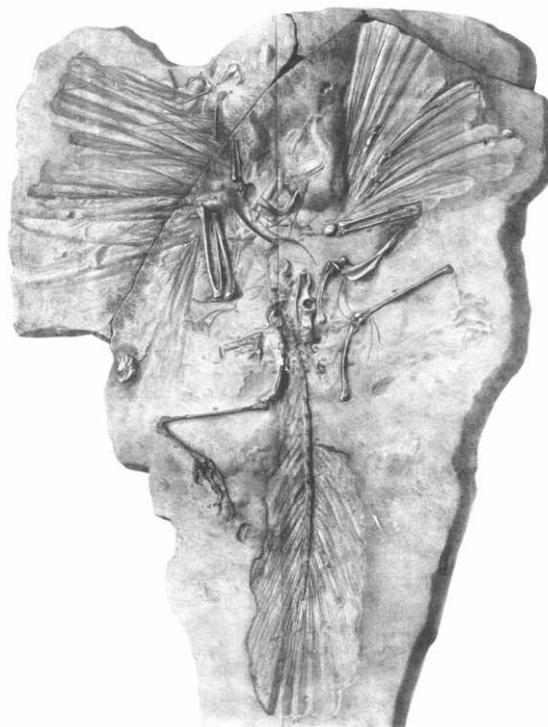


Figura 1. Primer dibujo de *Archaeopteryx*, basado en el ejemplar de Londres (Tomado de Owen, 1862).

Ambos ejemplares, la pluma aislada y el “espécimen de Londres”, fueron la primera evidencia sólida de la existencia de aves en el Mesozoico.

En 1877 se descubrió el segundo ejemplar de *Archaeopteryx* cerca de Blumenberg (Figura 2c). Se le conoce como el “espécimen de Berlín” y presentaba una mejor conservación que el “espécimen de Londres”, ya que conservaba la cabeza y las plumas de las alas estaban mejor detalladas. Está depositado en el Museo de Berlín bajo las siglas HMN 1880 y fue descrito por Wilhelm Dames en 1884 y posteriormente nombrado como *Archaeopteryx siemensii* por el mismo autor (Dames, 1897). Al momento es uno de los ejemplares más completo de todos los descubiertos y por ende es el más usado e ilustrado en libros, revistas y páginas de internet.

El tercer ejemplar es conocido como el “espécimen de Maxberg” (Figura 2d), conocido así porque fue exhibido por primera vez en el museo local Maxberg, cerca de Solnhofen. Fue encontrado en 1958 cerca de Langenaltheim, el mismo lugar de donde proviene el “espécimen de Londres”. Este espécimen conserva sólo parte del torso, extremidades y algunas impresiones de plumas y fue descrito por Florian Heller en 1959. Pertenece al coleccionista privado Eduard Opitsch, pero a raíz de su muerte fue vendido secretamente y en la actualidad se desconoce su paradero (Abbott, 1992).

El cuarto fósil de *Archaeopteryx* es llamado el “espécimen de Haarlem” (Figura 2e). Fue descubierto en un sitio cerca de Reidenburg en 1855, cinco años antes que la pluma aislada de Solnhofen. Sin embargo, había sido descrito como *Pterodactylus crassipes* por von Meyer en 1857 y por ende su identidad como *Archaeopteryx* era desconocida. Posteriormente, John H. Ostrom describió el ejemplar en 1970, revelando que la interpretación de la membrana alar hecha por von Meyer era en realidad restos de plumas del ala de *Archaeopteryx*. Recientemente, este ejemplar fue renombrado como *Ostromia crassipes* y es considerado un anquiornítido relacionado con *Anchiornis* y *Eosinopteryx* (Foth y Rauhut, 2017). El “espécimen de Haarlem” se encuentra resguardado en el Museo Teylers, en Haarlem, Holanda, catalogado con los números TM 6928 (parte) y TM 6929 (contraparte) (Ostrom, 1972).

El “espécimen de Eichstätt” es como se le conoce al quinto ejemplar de *Archaeopteryx* (Figura 2f). Es el más pequeño de todos los ejemplares. Fue descubierto en 1951 en los alrededores de Workerszell y dado a conocer por F. X. Mayr en 1973 (Mayr, 1973), pero no fue, sino hasta 1974, que fue descrito por Peter Wellnhofer bajo el nombre de *Jurapteryx recurva* (Wellnhofer, 1974) y posteriormente determinado como *Archaeopteryx recurva* por Howgate (1984). Se encuentra resguardado

en el Museo Jura con el número de catálogo JM 2257, en Eichstätt, Alemania (Elżanowski, 2002).

El sexto ejemplar está resguardado en el Museo Bürgermeister-Müller, Solnhofen, Alemania y fue encontrado en 1970 cerca de Eichstätt. Es el más grande de todos los ejemplares descubiertos y se le conoce como el “espécimen de Solnhofen” (Figura 2g). Originalmente se identificó como *Compsognathus*, un pequeño dinosaurio encontrado en los mismos afloramientos. Actualmente es considerado un género diferente a *Archaeopteryx*, al que se nombró como *Wellnhoferia grandis* (Elżanowski, 2001).

El séptimo ejemplar (Figura 2h) es conocido como el “espécimen de Munich” y fue localizado en 1992 cerca de Langenaltheim. Fue descrito por Peter Wellnhofer (1993) bajo el nombre de *Archaeopteryx bavarica*. Actualmente este ejemplar está alojado en el *Paläontologische Museum München*, en Munich, Alemania (Elżanowski, 2002).

El “espécimen de Daiting” es el octavo ejemplar conocido (Figura 2i). Fue descubierto en 1990 en los alrededores de Daiting, distrito de Donau-Ries, en Baviera, Alemania. El ejemplar fue comprado por el paleontólogo Raimund Albertsdörfer en 2009 y posteriormente depositado en la Colección Estatal de Munich. Fue descrito preliminarmente por Mäuser (1997) y posteriormente una descripción detallada fue realizada por Helmut Tischlinger (2009). Recientemente este ejemplar fue redescrito y nombrado como una nueva especie, *Archaeopteryx albersdoerferi* (Kundrát et alii, 2019).

El noveno ejemplar pertenece a una colección privada y es nombrado “espécimen Bürgermeister-Müller” (Figura 2j) debido a que fue prestado al Museo Bürgermeister-Müller en el año 2004. El ejemplar sólo consta de una extremidad anterior, por lo que popularmente es nombrado como “el ala de pollo”. Fue descrito como *Archaeopteryx lithographica* por Wellnhofer y Röper (2005).

El décimo fósil de *Archaeopteryx* es uno de los más completos (Figura 2k), fue descubierto en una localidad incierta en el área de Solnhofen. El ejemplar fue ofrecido en venta al Instituto de Investigación Senckenberg por un ciudadano suizo, pero desafortunadamente dicho instituto no pudo recaudar los fondos para su compra y posteriormente fue adquirido por el Wyoming Dinosaur Center en Thermopolis, Wyoming, por lo que se le conoce como el “espécimen de Thermopolis” (Mayr et alii, 2007). El ejemplar fue descrito en 2007 por Gerald Mayr, Burkhard Pohl, Scott Hartman y D. Stefan Peters, quienes lo designan como *Archaeopteryx siemensii*.

El onceavo ejemplar (Figura 2l) proviene de los alrededores de Baviera y fue colectado en 2011. El ejemplar carece de la

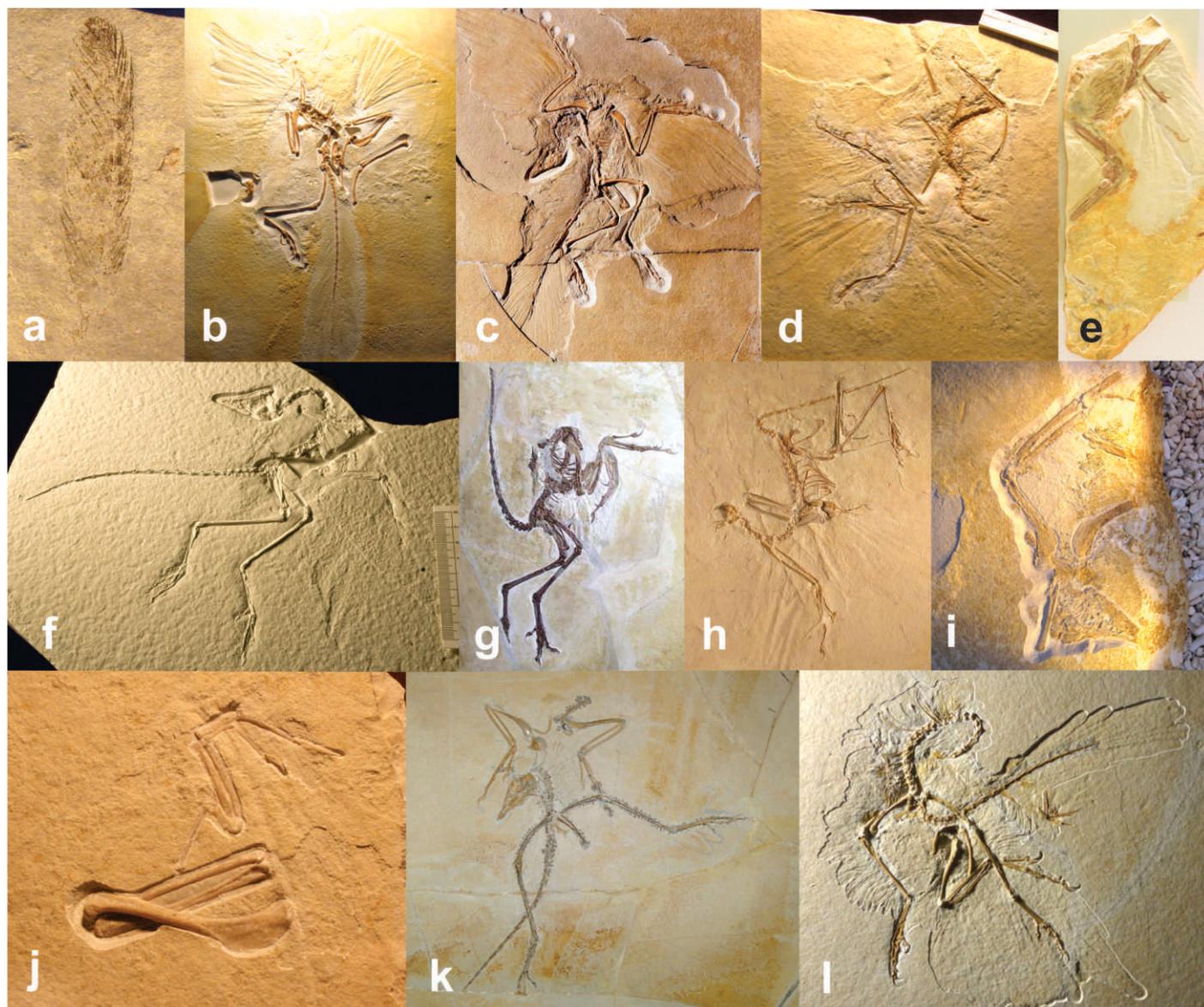


Figura 2. Ejemplares fósiles atribuidos a *Archaeopteryx* listados en el orden que fueron descubiertos. a) Pluma aislada encontrada en 1860 cerca de Solnhofen (ahora considerada como perteneciente a un dinosaurio anquiornítido); b) espécimen de Londres, segundo ejemplar, descubierto en 1861; c) espécimen de Berlín encontrado en 1877, es uno de los más completos; d) espécimen de Maxberg; e) espécimen de Haarlem, ahora referido como *Ostromia crassipes*; f) espécimen de Eichstätt; g) espécimen de Solnhofen, ahora asignado a *Wellnhoferia grandis*; h) espécimen de Munich; i) Especimen de Daiting; j) espécimen Bürgermeister-Müller, también nombrado como el “ala de pollo”; k) espécimen de Thermopolis; l) espécimen encontrado en los alrededores de Baviera en 2011.

cabeza y un ala pero aun así es uno de los más completos, sobre todo porque muestra impresiones de plumas no vistas antes en otros especímenes y ha servido para reinterpretar la idea del

plumaje de *Archaeopteryx*. Este ejemplar fue estudiado por Christian Foth, Helmut Tischlinger y Oliver W. M. Rauhut (2014).

El doceavo ejemplar fue descubierto por Franz y Rosi Gerstner, coleccionistas aficionados que tienen una pequeña cantera cerca de su granja, en el distrito Schamhaupten. La noticia fue dada a conocer a través de *teleschau.de* en febrero de 2014. Este nuevo fósil de *Archaeopteryx* aún no ha sido revisado por la comunidad científica.

El ejemplar número 13, que es también el último reportado hasta la fecha, proviene de la Cantera Gerstner, al noroeste del poblado Schamhaupten, Baviera y fue referido como *Archaeopteryx* sp. (Rauhut *et alii*, 2018). La cantera donde fue encontrado aflora dentro de la Formación Painten, de edad Kimmeridgiano–Titaniano (Jurásico tardío, 152 Ma), lo que lo convierte en el ejemplar más antiguo de todos. Este ejemplar se encuentra resguardado en el *Dinosaurier Freiluftmuseum Altmühltal*, en Denkendorf, Bayern, Alemania (Rauhut *et alii*, 2018).

¿CUÁNTAS ESPECIES DE ARCHAEOPTERYX EXISTIERON?

Uno de los grandes problemas a los que se enfrentan los paleontólogos es trabajar con organismos que en la gran mayoría de las veces están mal conservados e incompletos. Esto ha ocasionado innumerables problemas taxonómicos, pues es común nombrar dos o más veces una única especie, al estudiarse por separado partes que corresponden a un mismo organismo. Adicionalmente, los naturalistas del siglo XIX y biólogos del siglo XX, tenían la singular usanza de erigir especies nuevas a partir de ejemplares con ligeras variaciones morfológicas entre sí, situación que posteriormente, en muchos de los casos, es corregida al comprobarse que esas diferencias corresponden a variaciones dentro de una población de una misma especie. Esto ha ocasionado que a la fecha existan gran cantidad de nombres en desuso, llamados en taxonomía “sinonimias”. *Archaeopteryx* no es la excepción, pues desde su descubrimiento se han erigido varias especies a raíz de variaciones morfológicas y de tamaño entre los ejemplares.

Después de que el nombre *Archaeopteryx lithographica* fuera establecido por von Meyer en 1961, varios nombres han sido propuestos para los mismos ejemplares. El primero en erigir un nombre nuevo fue Andreas Wagner, quien nombró en 1861 *Griphosaurus* al mismo ejemplar al que von Meyer había designado como *Archaeopteryx lithographica*, remarcando que el ejemplar era un pterosaurio de cola larga con plumas. Posteriormente, Richard Owen mencionó en una nota a pie de página de su trabajo de 1862 sobre el “ejemplar de Londres”, el nombre *Archeopteryx* (no *Archaeopteryx*) *macrura*. En ese mismo año Woodward crea el nombre *Griphornis longicaudatus*. Tiempo después, Wilhelm Dames describe un nuevo ejem-

plar en 1884 (el ejemplar de Berlín) y lo nombra *Archaeopteryx siemensii*, el cual es reasignado en 1917 como *Archaeornis* por Branislav Petronievics. Posteriormente, el mismo Petronievics redescubre en 1921 al “ejemplar de Londres” y lo designa como *Archaeopteryx oweni*. Varios años más tarde Howgate (1984) nombra al “espécimen de Eichstätt” como *Archaeopteryx recurva*, basado principalmente en diferencias de los dientes. A principios de los años 1990s, se descubre un nuevo ejemplar (espécimen de Munich), el cual es descrito por Wellnhofer (1993) bajo el nombre de una nueva especie, *Archaeopteryx bavarica*. Posteriormente, el paleontólogo polaco Andrzej Elżanowski, redescubrió y renombró al “espécimen de Solnhofen” bajo el nombre de *Wellnhoferia grandis* (Elżanowski, 2001).

El debate sobre el número de especies de *Archaeopteryx* aún continúa. Elżanowski (2002) reconoce la existencia de cuatro especies, *Archaeopteryx lithographica*, *A. siemensii*, *A. bavarica* y *Wellnhoferia grandis*. Sin embargo, Mayr *et alii* (2007) consideran que *A. siemensii* y *A. bavarica* son una misma especie y relegan a sinonimia *A. bavarica*. Igualmente, mencionan que *Wellnhoferia grandis* es una sinonimia de *A. lithographica*. Esto último es cuestionado por Senter (2007), quien reconoce que *Wellnhoferia* y *Archaeopteryx* son géneros diferentes.

Recientemente, el “espécimen de Haarlem” fue reasignado a un género diferente, *Ostromia*, por Foth y Rauhut (2017). Estos autores, basados en diferencias morfométricas y rasgos morfológicos, argumentan que *Ostromia* es un Anchiornithidae, un grupode dinosaurios maniraptores que incluye a *Anchiornis*, *Eosinopteryx* y *Xiaotinga*.

Houck *et alii* (1990) basados en un análisis alométrico y morfológico de huesos apendiculares de seis especímenes de *Archaeopteryx*, encontraron evidencias que sustentan que cada ejemplar posee un estadio de madurez diferente, con lo que argumentan la existencia de una sola especie: *A. lithographica*. Posteriormente, otros autores han realizado estudios similares que apoyan la designación de una sola especie (e.g. Senter y Robins, 2003; Bennett, 2008).

La taxonomía de *Archaeopteryx* ha generado grandes controversias sobre el número real de especies que existieron dentro del género.

ARCHAEOPTERYX ¿DINOSAURIO O AVE?

El descubrimiento del primer espécimen de *Archaeopteryx* en 1861 causó revuelo entre la comunidad científica de finales del siglo XIX, debido a la combinación de características reptilianas y avianas que poseía y fue visto como un eslabón entre los

reptiles y las aves, o en palabras de Alan Feduccia (1980): “es la piedra roseta de la evolución”.

Sin duda alguna *Archaeopteryx* vino a darle fuerza a la teoría del origen de las especies de Charles Darwin, en la cual proponía que todas las formas de vida descendían de un ancestro común y que con el tiempo habían ido cambiando hasta adaptarse a su entorno (Darwin, 1859). Esta revolucionaria visión evolucionista surgió en un tiempo en el que predominaba la idea creacionista, por lo que Darwin fue altamente criticado y cuestionado. Sin embargo, Darwin encontró en *Archaeopteryx* la evidencia que necesitaba para demostrar que las especies descienden de otras. Las ideas de Darwin fueron apoyadas por Andreas Wagner (a pesar de que era protestante ortodoxo), un notable zoólogo alemán, quien reconoció a *Archaeopteryx* como una forma transicional entre reptiles y aves.

“Debo agregar unas pocas palabras para alejar las malas interpretaciones darwinianas de nuestro nuevo saurio. En el primer vistazo... nosotros ciertamente podríamos formar la noción de que tenemos ante nosotros una criatura intermedia, que participa en la transición de saurio a ave. Darwin y sus seguidores probablemente emplearan el nuevo descubrimiento como un acontecimiento sumamente bien recibido para la justificación de sus extraños puntos de vista sobre la transformación de los animales” (Wagner, 1862: p. 266).

No obstante, Wagner (1862) no reconoció a *Archaeopteryx* como un ave, sino como un reptil, por lo que lo nombró *Griphosaurus* (reptil enigma), argumentando que las plumas no eran plumas, sino un peculiar adorno que asemejaba a las mismas. Por su parte, Richard Owen, el creador de la palabra “Dinosaurio” y quien además describió formalmente al “espécimen de Londres”, argumentó que *Archaeopteryx* era un ave, y que la cola larga reptiliana no era más que un carácter embrionario retenido en la forma adulta. Owen fue un oponente de las teorías de Darwin, pues estaba convencido de que todos los animales existentes solamente eran variaciones de un simple “arquetipo ideal” (Owen, 1963). Owen concluyó:

“Las partes mejor determinables de su estructura conservada declaran inequívocamente que es un ave, con raras peculiaridades indicativas de un orden distinto en esa clase. Por la ley de correlación inferimos que la boca estaba desprovista de labios, y fue un instrumento parecido a un pico preparado para el acicalamiento del plumaje de *Archeopteryx*. Un ancho y quillado esternón está asociado sin duda en el ave viviente con el gran borde pectoral del húmero, con la fúrcula, y con otras evidencias del plumaje instrumentado para el vuelo” (Owen, 1863: p. 46).

Thomas Henry Huxley, otro gran naturalista inglés de fina-

les del siglo XIX, fue un defensor de las ideas de Darwin, tanto que le apodaban el “Bulldog de Darwin” (Switek, 2010). Huxley apoyaba los planteamientos evolucionistas y a principios del año 1863 empezó a intentar demostrar que los reptiles y las aves estaban relacionados, por lo que los agrupó en un mismo grupo: Sauroidos (ahora Sauropsida), argumentando que las aves eran similares a los reptiles en sus características esenciales de organización y por ende eran una forma modificada y aberrante de reptiles (Switek, 2010). Sin embargo, fue hasta que Huxley (1868) centró sus estudios en *Archaeopteryx*, que observó similitudes entre los dinosaurios y las aves, idea que plasmó en su trabajo “*On the Animals wich are most nearly intermediate between Birds and Reptiles* (Sobre los animales que son casi intermedios entre aves y reptiles)”. Huxley consideraba a *Archaeopteryx* un ave antigua y en su trabajo remarca las características reptilianas que comparte con los dinosaurios descubiertos hasta esa época, como la cola larga, sacro formado por varias vértebras, huesos de los dedos de la mano sin fusionar y manos con garras curvadas. Principalmente, Huxley encuentra grandes similitudes entre *Compsognathus* y *Archaeopteryx* y derivado de sus minuciosas observaciones concluye que *Archaeopteryx* poseía más similitudes con los reptiles que con las aves modernas. Huxley también plantea la hipótesis de que el filo de la clase Aves debía tener sus raíces en los dinosaurios.

“... seguramente no hay nada muy salvaje o ilegítimo en la hipótesis de que el *phyllum* de la clase Aves tiene su raíz en los reptiles dinosaurianos...” (Huxley, 1968: p. 74)

Sin embargo, Huxley plantea que el organismo con características más avianas es el dinosaurio *Compsognathus* y no *Archaeopteryx*, reconociendo al primero como el “eslabón perdido”; curiosamente, esa fue la primera vez que se usó el término. Dicho en palabras de Huxley:

“Pero un único espécimen, obtenido de esas pizarras de Solenhofen para el accidente de cuya existencia y utilidad en las artes paleontológicas es tanto en deuda, proporciona una aproximación aún más cercana del “eslabón perdido” entre reptiles y aves. Este es el singular reptil el cual ha sido descrito y nombrado *Compsognathus longipes* por el fallecido Andreas Wagner, y algunas de las más recónditas afinidades avianas de las cuales han sido puntualizadas por Gegenbaur” (Huxley, 1968: p. 73).

Otro de los grandes paleontólogos del siglo XIX que estudió a *Archaeopteryx*, fue Othniel Charles Marsh, quien tuvo la oportunidad de revisar los ejemplares de Londres y Berlín. Marsh (1881) encontró características que aún eran desconocidas para estos ejemplares, entre ellas que poseían verdaderos

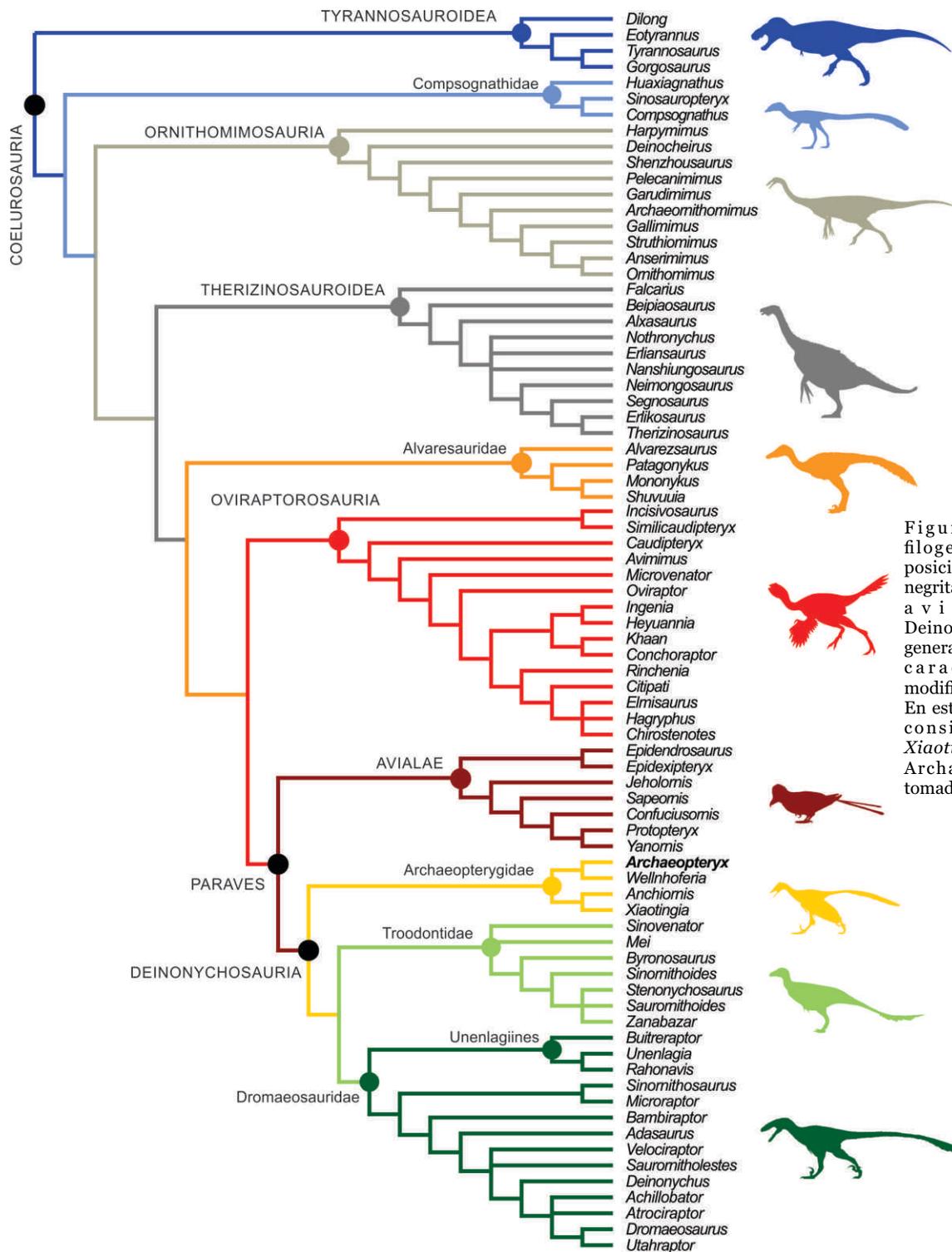


Figura 3. Reconstrucción filogenética que muestra la posición de *Archaeopteryx* (en negritas) como un dinosaurio no aviano dentro de Deinonychosauria. Cladograma generado a partir de la matriz de caracteres morfológicos modificada de Xu et alii (2011). En este análisis, Xu et alii (2011) consideran a *Anchiornis* y *Xiaotingia* como miembros de Archaeopterygidae. Siluetas tomadas de <http://phylopic.org/>

dientes. Marsh concluyó que *Archaeopteryx* era el ave más reptiliana conocida y planteó la idea de que el ancestro de las aves debía encontrarse entre los reptiles más primitivos y antiguos parecidos a dinosaurios, aún desconocidos en el registro fósil.

John H. Ostrom, uno de los paleontólogos más reconocidos del siglo XX, fue el primero en asegurar que las aves descendían de los dinosaurios, específicamente de los Coelurosaurios. Ostrom (1976) llegó a esa conclusión después de hacer un minucioso estudio comparativo entre *Archaeopteryx*, pseudo-suquios y dinosaurios del grupo de los ornitópodos y terópodos, reconociendo que las aves son los descendientes sobrevivientes de los dinosaurios (Ostrom reconocía a *Archaeopteryx* como el ave más antigua).

En varios análisis filogenéticos *Archaeopteryx* ha sido considerado un ave basal (grupo Avialae), principalmente porque posee características morfológicas derivadas conocidas previamente sólo en las aves (Gauthier, 1986; Lee y Worthy, 2012; Turner *et alii*, 2012). Sin embargo, Thulborn (1984), fue de los primeros en mencionar que *Archaeopteryx* no es un ave ancestral, ya que varias de sus características avianas, como las plumas y la fúrcula, también están presentes en otros dinosaurios terópodos, por lo que existe poca evidencia que soporte que *Archaeopteryx* es la primera ave conocida. No obstante, Thulborn (1984) acepta que *Archaeopteryx* está más cercanamente relacionado con las aves que con los terópodos no avianos y plantea que la definición de la clase Aves debe ser ampliada para incluir también a las formas basales.

Contrariamente, hay estudios que argumentan que *Archaeopteryx* comparte varios rasgos con el grupo Deinonychosauria (Xu *et alii*, 2011), en el cual se incluyen dinosaurios como *Deinonychus*, *Velociraptor* y *Troodon* (Turner *et alii*, 2012). Entre las características morfológicas del esqueleto de *Archaeopteryx* que lo relacionan con Deinonychosauria podemos contar: un canal que se ensancha posteriormente en la superficie lateral del dentario; falange de la mano IV-2 mucho más corta que la falange IV-1; ilion con el extremo posterior superficial y cónico, entre otras (Xu y Pol, 2014). Adicionalmente, *Archaeopteryx* carece de varias características presentes en las aves basales, como son: premaxilar grande; narinas externas posicionadas muy arriba; fenestra anterorbital mucho más alta que ancha; hueso nasal corto y hueso dentario con el margen dorsal convexo y margen ventral cóncavo (Xu *et alii*, 2011). Por otro lado, algunos autores consideran que Scansoriopterygidae, que incluye a *Epidendrosaurus* y *Epidexipteryx*, es el grupo más basal dentro de Avialae (Zhang *et alii*, 2008; Xu *et alii*, 2011). Sin embargo, Agnolin y Novas (2013), cuestionan

está resolución, ya que argumentan que Scansoriopterygidae está más estrechamente relacionado con Oviraptorosauria y no con Avialae, por lo que continúan considerando que *Archaeopteryx* es el miembro más basal del grupo de las aves.

Otro punto importante para la discusión sobre si *Archaeopteryx* está más relacionado con los deinonicosaurios que con las aves, se basa en que muchas de las características relacionadas con el vuelo (usadas para apoyar que *Archaeopteryx* está incluido en Avialae) también se encuentran en otros deinonicosaurios. Por consiguiente, el número de características exclusivas compartidas entre *Archaeopteryx* y Avialae se ha visto reducido, sugiriendo así que *Archaeopteryx* es un deinonicosario (Xu y Pol, 2014). *Archaeopteryx*, junto con *Wellnhoferia*, *Anchiornis* y *Xiaotingia*, han sido ocasionalmente incluidos en una familia llamada Archaeopterygidae (Elzanowski, 2002), el cual según algunos estudios filogenéticos muestran que es un grupo dentro de Deinonychosauria (*e.g.* Xu *et alii*, 2011; Figura 3).

Estudios recientes, basados en matrices de datos morfológicos más grandes, recuperan la posición filogenética de *Archaeopteryx* como un ave basal (*e.g.* Foth y Rauhut, 2017; Pei *et alii*, 2020), con lo que el debate sobre si *Archaeopteryx* es un dinosaurio no-aviano o un ave puede estar ya resuelto (Figura 4). Sin embargo, en la ciencia nunca está dicha la última palabra y es posible que la posición taxonómica de *Archaeopteryx* cambie a raíz de nuevos descubrimientos.

CONCLUSIONES

Sin lugar a dudas, *Archaeopteryx* es uno de los taxones fósiles mejor estudiado. Desde su descubrimiento y posterior descripción en 1861, ha sido objeto central de estudios de diversa índole. Grandes debates giran en torno a su capacidad de volar y a su estatus dentro de la línea evolutiva de las aves, ya que para muchos *Archaeopteryx* es un género ubicado en la base del clado Avialae, mientras que para otro puñado de científicos *Archaeopteryx* es un dinosaurio no-aviano y no un ave basal. Lo que sí es claro, es que, únicamente a raíz del descubrimiento de nuevos ejemplares mejor conservados y de estudios usando nuevas tecnologías, la balanza podrá inclinarse para alguno de los lados del debate. Sea cual sea la resolución, sin duda alguna *Archaeopteryx* seguirá siendo uno de los organismos en el registro fósil más icónico en la paleontología de vertebrados.

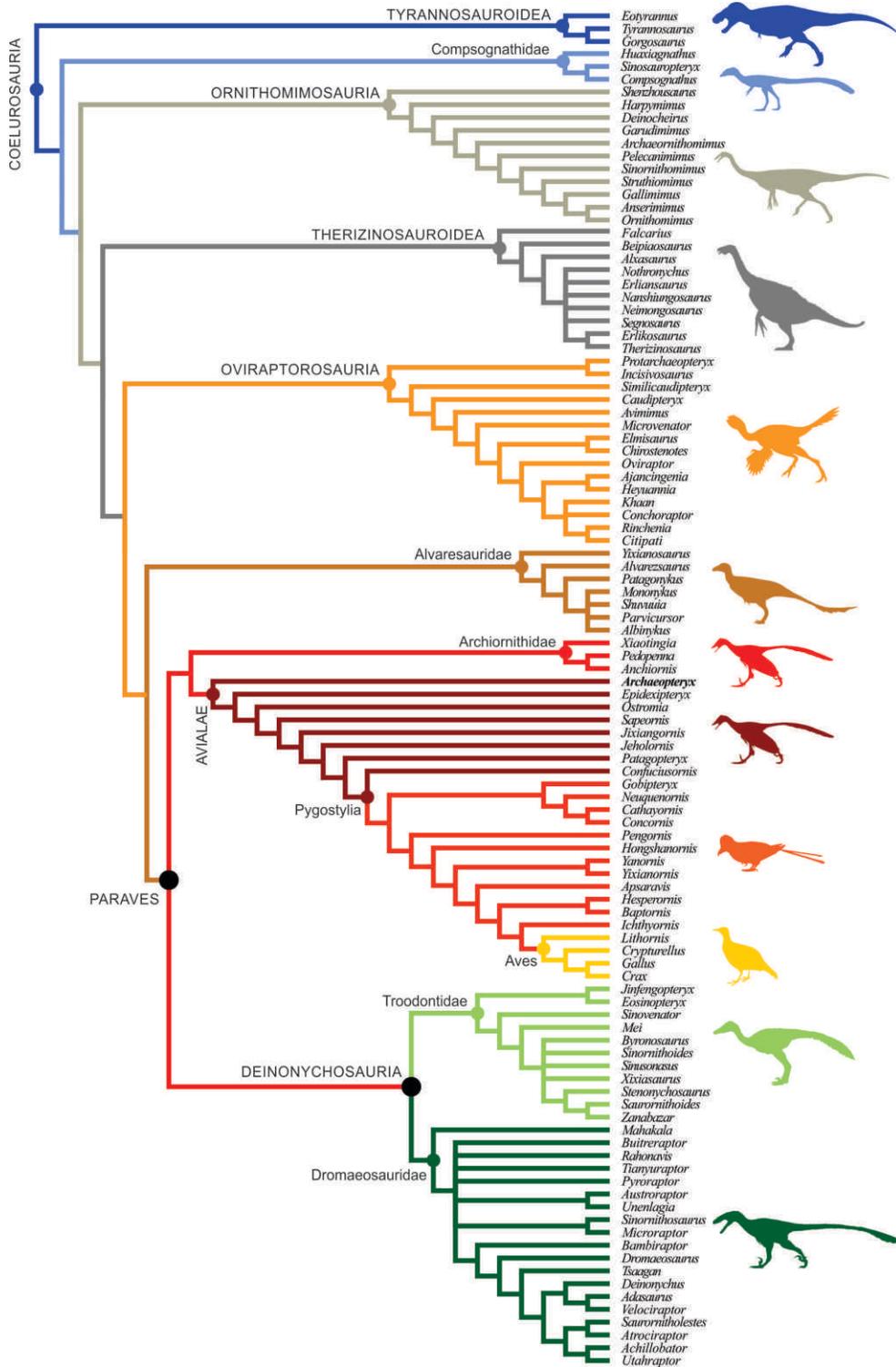


Figura 4. Reconstrucción filogenética que muestra la posición de *Archaeopteryx* (en negritas) como un miembro de Avialae. Cladograma generado a partir de la matriz de caracteres morfológicos modificada de Foth y Rauhut (2017). Siluetas tomadas de <http://phylopic.org/>

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Roberto Díaz Sibaja por los constructivos comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar sustancialmente este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Abbott A., 1992. *Archaeopteryx* fossil disappears from private collection. *Nature*, 357:6.
- Agnolin F.L. & Novas F.E., 2013. *Avian Ancestors: A review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptor, Anchiornis and Scansoriopterygidae*. Springer, New York, 57 pp.
- Bennett S.C., 2008. Ontogeny in *Archaeopteryx*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2):535–542.
- Burnham D.A., 2007. *Archaeopteryx* – a re-evaluation suggesting an arboreal habitat and an intermediate stage in trees down origin of flight. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 245(1):33–44.
- Dames W., 1884. Ueber *Archaeopteryx*. *Paläontologische Abhandlungen*, 2(3):119–198.
- Darwin C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection: or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Elżanowski A., 2001. A new genus and species for the largest specimen of *Archaeopteryx*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46(4):519–532.
- Elżanowski A., 2002. *Archaeopterigidae* (Upper Jurassic of Germany), en: Chiappe L.M. y Witmer L.M. (eds.). *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, California: 129–159.
- Feduccia A., 1980. *The Age of Birds*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Foth C. & Rauhut O.W.M., 2017. Re-evaluation of the Haarlem *Archaeopteryx* and the radiation of maniraptoran theropod dinosaurs. *BMC Evolutionary Biology*, 17:236. Doi: 10.1186/s12862-017-1076-y
- Gauthier J., 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8:1–55.
- Heller F., 1959. Ein dritter *Archaeopteryx*-Fund aus den Solnhofener Plattenkalken von Longenaltheim/Mfr. *Erlanger Geologische Abhandlungen*, 31:1–25.
- Houck M.A., Gauthier J.A. & Strauss R.E., 1990. Allometric scaling in the earliest fossil bird, *Archaeopteryx lithographica*. *Science*, 247:195–198.
- Howgate M.E., 1984. The teeth of *Archaeopteryx* and a reinterpretation of the Eichstätt specimen. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 82:159–175.
- Huxley T.H., 1868. On the Animals which are most nearly intermediate between Birds and Reptiles. *Annals of the Magazine of Natural History*, 4(2):66–75.
- Jetz W., Thomas G.H., Joy J.B., Hartmann M. & Mooers A.O., 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491:444–448. doi:10.1038/nature11631
- Kaye T. G., Pittman M., Mayr G., Schwarz D. & Xu X., 2019. Detection of lost calamus challenges identity of isolated *Archaeopteryx* feather. *Scientific Reports*, 9(1): 1-6. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37343-7>
- Kundrát M., Nudds J., Kear B.P., Lü J & Ahlberg P., 2019. The first specimen of *Archaeopteryx* from the Upper Jurassic Mörnsheim Formation of Germany. *Historical Biology*, 31(1):3-63.
- Lee M.S.Y. & Worthy T.H., 2012. Likelihood reinstates *Archaeopteryx* as a primitive bird. *Biology Letters*, 8(2):299–303.
- Marsh O.C., 1881. Jurassic birds and their allies. *American Journal of Science*, 22:337–340.
- Mäuser M., 1997. Der achte *Archaeopteryx*. *Fossilien*, 3:156–157.
- Mayr F.X., 1973. Ein neuer *Archaeopteryx*-Fund. *Paläontologische Zeitschrift*, 47:17–24.
- Mayr G., Pohl B., Hartman S. & Peters D.S., 2007. The tenth skeletal specimen of *Archaeopteryx*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149:97–116.
- Meyer H. von, 1861. *Archaeopteryx lithographica* (Vogel-feder) und *Pterodactylus* von Solenhofen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, Stuttgart, 1861:678–679.
- Meyer H. von, 1861. *Archaeopteryx lithographica* aus dem lithographischen Schiefer von Solenhofen. *Palaeontographica*, 10:53–56, 1 plate.
- Ostrom J.H., 1970. *Archaeopteryx*: notice of a “new” specimen. *Science*, 170:537–538
- Ostrom J.H., 1972. Description of the *Archaeopteryx* specimen in the Teyler Museum, Haarlem. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Proceedings B*, 75:289–305.
- Ostrom J.H., 1976. *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 8(2):91–182.
- Owen R., 1863. On the *Archaeopteryx* of von Meyer, with a description of the fossil remains of a long-tailed species from the lithographic stone of Solnhofen. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 153:33–47.
- Pei R., Pittman M., Goloboff P.A., Dececchi T.A., Habib M.B., Kaye T.G., Larsson H.C.E., Norell M.A., Brusatte S.L. & Xu X., 2020. Potential for powered flight neared by most close avialan relatives, but few crossed its thresholds. *Current Biology*, 30: 1-14. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.105>
- Rauhut O.W.M., 2014. New observations on the skull of *Archaeopteryx*. *Paläontologische Zeitschrift*, 88:211–221. DOI: 10.1007/s12542-013-0186-0
- Rauhut, O.W.M., Foth, C. & Tischlinger, H., 2018. The oldest *Archaeopteryx* (Theropoda: Avialiae): a new specimen from the Kimmeridgian/Tithonian boundary of Schamhaupten, Bavaria. *PeerJ*, 6:e4191; DOI: 10.7717/peerj.4191
- Röper M., 2005. Lithographic limestones and plattenkalk deposits of the Solnhofen and Mörnsheim Formations near Eichstätt and Solnhofen. *Zitteliana, serie B*, 26:71–85.
- Ruben J., 1991. Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx*. *Evolution*, 45:1–17.
- Senter P., 2007. A new look at the phylogeny of Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, 5(4):429–463
- Senter P. & Robins J.H., 2003. Taxonomic status of the specimens of *Archaeopteryx*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4):961–965.
- Swinton W.E., 1960. Proposed addition of the generic name *Archaeopteryx* von Meyer, 1861, and the specific name *lithographica* von Meyer, 1861, as published in the binomen *Archaeopteryx lithographica* to the official lists (Class Aves). Z.N.(S.) 1084. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 17: 224–226.
- Switek B., 2010. Thomas Henry Huxley and the reptile to bird transition, en: Moody R.T.J., Buffetaut E., Naish D. & Martill D.M. (eds). *Dinosaurs and other extinct saurians: A historical perspective*. Geological Society, London, Special Publications, 343:251–263.
- Tischlinger H. 2009. Der achte *Archaeopteryx* – das Daitinger exemplar. *Archaeopteryx*, 27:1–20.
- Thulborn R.A., 1984. The avian relationships of *Archaeopteryx*, and the origin of birds. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 82(1–2):119–158.
- Turner A.H., Makovicky P.J. & Norell M.A., 2012. A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 371:1–206.
- Wagner A., 1861. *Über ein neues, angeblich mit Vogelfedern versehenes Reptil aus dem Solnhofener lithographischen Schiefer*. Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-physikalische Classe: 146–154.

- Wagner A., 1862. On a new fossil reptile supposed to be furnished with feathers. *Annals and Magazine of Natural History, Series 3*, 9:261-267.
- Wellnhofer P., 1974. Das fünfte Skelettexemplar von *Archaeopteryx*. *Palaeontographica Abteilung A*, 147:169–216.
- Wellnhofer P., 1993. Das siebte exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten. *Archaeopteryx*, 11:1–47.
- Wellnhofer P. & Röper M., 2005. Das neunte *Archaeopteryx* – Exemplar von Solnhofen. *Archaeopteryx*, 23:3–21.
- Xu X. & Pol D., 2014. *Archaeopteryx*, paravian phylogenetic analyses, and the use of probability-based methods for palaeontological datasets. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(3):323-334.
- Xu X., You H., Du K. & Han F., 2011. An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature*, 475:465–470.
- Zhang F., Zhou Z., Xu X., Wang X. & Sullivan C., 2008. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature*, 455:1105-1108.

Recibido: 27 de junio de 2020
Aceptado: 15 de agosto de 2020