

UCH-FC
MAG-EBE
C. 813
C. 1

**Hipótesis de Homología de los dedos en
Tetanurae: Evaluando la información
morfológica utilizando relaciones
filogenéticas pre-establecidas**

Tesis

**Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

**Magíster en Ciencias con Mención en Ecología Y
Biología Evolutiva**

Facultad De Ciencias

Por

MAURICIO FERNANDO CORNEJO SEPULVEDA

Noviembre, 2013

Director de Tesis Dr: ALEXANDER VARGAS MILNE

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

MAURICIO CORNEJO SEPULVEDA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 14 de octubre de 2013.

Director de Tesis:
Dr. Alexander Vargas Milne

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Marco Mendez

Dr. Mauricio Canals





*Dedicado a mis padres,
por su incansable apoyo*

Agradecimientos



A los profesores del Laboratorio de Biología del Conocer, por invitarme a participar en sus actividades y otorgarme un espacio para mi formación como estudiante.

Al director de tesis y jefe del Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Dr. Alexander Vargas, por el gran apoyo brindado en buenos y malos momentos.

A Sergio Soto Acuña por su invaluable contribución a la realización de este trabajo

Al curador del American Museum of Natural History, PhD. Matthew Carrano, por el valioso aporte dado a esta investigación

INDICE DE CONTENIDOS

BIOGRAFÍA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
INDICE DE CONTENIDOS	V
LISTA DE TABLAS	VIII
LISTA DE FIGURAS	IX
LISTA DE ABREVIATURAS Y NOMENCLATURA	X
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
•Paleontología sistemática	7
Dinosauria	7
Theropoda basales	9
Tetanurae	10
Ceratosauria	12
Coelophysoidea	14
•Aproximación a la problemática de homología digital	14
Hipótesis BDR (bilateral digit reduction)	17
Hipótesis LDR (lateral digit reduction)	17
El aporte de la biología molecular a la discusión ...	19
La transición vista desde el registro fósil	20
•Crítica al análisis de Xu <i>et al.</i> (2009)	24

HIPÓTESIS DE TRABAJO	29
•Hipótesis específicas	29
•Objetivo general y específicos	30
MATERIAL Y MÉTODOS	32
•Filogenia y taxa utilizados	32
•Confección de matrices de caracteres manuales convencionales según las hipótesis LDR y BDR	34
•Selección de taxa	34
•Codificación de los caracteres	35
•Comparación de homologías por mapeo de caracteres en una filogenia pre-establecida	40
•Aspectos de posición y orientación anatómica	42
RESULTADOS	44
1) Largo de árboles para ambas hipótesis	44
2) Número de pasos en topologías alternativas	44
3) Número de pasos sin <i>Limusaurus</i>	46
4) Optimización y mapeo de caracteres sobre la filogenia ...	47
5) Análisis de árboles con caracteres "podados"	55
Hipótesis BDR	56
Hipótesis LDR	58
DISCUSIÓN	60
•Número de pasos y mapeo de caracteres	60
•Posiciones filogenéticas alternativas	61

•Generación de árboles "podados" e identificación de cambios asociados en forma diferencial a cada hipótesis ...	62
•Discusión sobre aspectos anatómicos de relevancia en BDR ...	64
•Discusión sobre aspectos anatómicos de relevancia en LDR ...	67
•Reducción bilateral de dígitos ocurre al interior de Ceratosauria	69
•La anatomía de <i>Limusaurus</i> no representa una mano ancestral para todo Averostra, si no una estructura altamente derivada, rica en autapomorfías	71
¿Por qué este método supera al de caracteres dinámicos?	72
CONCLUSIÓN	75
•Los datos morfológicos de <i>Limusaurus</i> y otros taxa no apoyan la identificación de dígitos II-III-IV en Tetanurae	75
•No es necesario hacer un nuevo análisis filogenético cuando las relaciones entre los taxa ya se encuentran bien establecidas	76
BIBLIOGRAFÍA	78
ANEXOS	89
•Lista de caracteres para hipótesis LDR	90
•Lista de caracteres para hipótesis BDR	94
•Tabla de equivalencia de caracteres	99

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Resultados de largo de árboles obtenido al mapear los dos sets de caracteres (LDR y BDR) sobre una topología pre-establecida de relaciones filogenéticas.

Tabla 2. Resultados de largo de árboles obtenido al mapear los dos sets de caracteres (LDR y BDR) sobre diferentes arreglos filogenéticos alternativos.

Tabla 3. Resultados de largo de árboles obtenido al mapear los dos sets de caracteres (LDR y BDR) sobre diferentes arreglos filogenéticos alternativos, pero excluyendo a *Limusaurus*.

Tabla 4. Consistencia de las transformaciones al interior de los clados de Averostra, donde se centra la presente discusión.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Relaciones filogenéticas de los principales linajes de Tetrápoda, incluyendo sus descendientes actuales. **Pag. 6**

Figura 2: Filogenia temporalmente calibrada de Dinosauria, mostrando el rango temporal conocido (en gris) y rangos inferidos por estimación de divergencia (en blanco). **Pag. 8**

Figura 3: Relaciones filogenéticas basales de Theropoda, según Nesbitt *et al.*, 2009 y Martínez *et al.*, 2011. **Pag. 11**

Figura 4: Relaciones filogenéticas de Tetanurae según Sereno *et al.* (1994), Holtz *et al.* (2004) y Carrano *et al.* (2012). **Pag. 13**

Figura 5: Relaciones filogenéticas de Ceratosauria, según Xu *et al.* (2009), Brusatte *et al.* (2010c) y Pol & Rauhut (2012). **Pag. 14**

Figura 6: Miembros anteriores altamente modificados, característicos de linajes que retornaron a la vida oceánica. **Pag. 15**

Figura 7: Representación de las dos hipótesis de homología actualmente discusión. **Pag. 17**

Figura 8: Relaciones filogenéticas de Sauropsida, incluyendo linajes extintos y extantes. **Pag. 23**

Figura 9 Relaciones filogenéticas consensuadas de los taxa utilizados en el presente estudio, basadas en diferentes estudios cladísticos de Theropoda (Senter 2007, Carrano *et al.* 2008, Xu *et al.* 2009, Nesbitt *et al.* 2009, Ezcurra *et al.* 2010, Carrano *et al.* 2012). **Pag. 33**

Figura 10: Diferentes alternativas de resolución filogenética, que reflejan distintos puntos de vista sobre las relaciones intragrupo en Theropoda, y sobre las cuales se analizaron las posibles alternativas evolutivas de transformación manual. **Pag. 41**

Figura 11: Árbol filogenético de menor resolución de grupos internos utilizado en el presente estudio a fin de reflejar los actuales debates sobre las relaciones intragrupo, particularmente al interior de Tetanurae. **Pag. 42**

Figura 12: orientaciones anatómicas manuales, representadas con la mano de *Herrerasaurus ischigualastensis* en vista dorsal y medio-dorsal. **Pag. 43**

Figuras 13 y 14: Transformaciones manuales para ambas hipótesis, mapeadas sobre el árbol filogenético pre-establecido utilizando la optimización AccTran. **Pags. 48-49**

Figura 15: Eventual dirección del cambio en la morfología manual bajo un escenario de reducción bilateral de dígitos (BDR) a partir del tronco común *Averostra*, hasta la divergencia entre *Ceratosauria* y *Tetanurae*. **Pag. 61**

Figura 16: Transformación digital bajo la hipótesis BDR. **Pag. 62**

Figura 17: Eventual dirección del cambio en la morfología manual bajo la hipótesis de reducción lateral de dígitos (LDR) a partir del tronco común *Averostra*, hasta la divergencia entre *Ceratosauria* y *Tetanurae*. **Pag. 64**

Figura 18: Interpretación de la homología metacarpal bajo las dos hipótesis. **Pág. 65**

Figura 19: Relaciones filogenéticas de *Ceratosauria*, calibrada temporalmente, donde se observa que ocurre una reducción bilateral de dígitos al interior de este clado (con mayor reducción en *Abelisauridae* derivados). **Pág. 70**

LISTA DE ABREVIATURAS

PVSJ = Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan

USNM = Smithsonian Institution, National Museum of Natural History

AMNH = American Museum of Natural History

YPM = Yale Peabody Museum

QG = National Museum of Natural History, Bulawayo

LDR = Lateral digit reduction

BDR = Bilateral digit reduction

AccTran = Accelerated Transformation

DelTran = Delayed Transformation

ACMR = Ancestro común mas reciente

I-1 = Primera falange del dedo I

I-2 = Segunda falange del dedo I o falange unguis I

II-1 = Primera falange del dedo II

II-2 = Segunda falange del dedo II

II-3 = Tercera falange del dedo II o falange unguis II

III-1 = Primera falange del dedo III

III-2 = Segunda falange del dedo III

III-3 = Tercer falange del dedo III

III-4 = Cuarta falange del dedo III o falange unguis III

Mc = Metacarpo

Fig. = Figura

v. = versión

RESUMEN

La identidad de los dígitos del ala de las aves ha sido un tema ampliamente debatido entre paleontólogos y biólogos del desarrollo durante más de 140 años. Actualmente, se debate la homología de los dedos del ala tridáctila de los Tetanurae, un clado amplio de dinosaurios terópodos cuyos representantes vivos son las aves. Mientras que la embriología comparada indica que los precursores cartilagosos de los dedos en aves se desarrollan en posiciones que dan lugar a los dedos II-III-IV en otros amniotas, la morfología comparada indica que los dedos son I-II-III, habiendo abundantes formas fósiles que documentan la reducción y pérdida de los dedos IV y V en el linaje conducente a las aves. Debido a esto, mientras que en un área de investigación (Biología del desarrollo) se nombra a estos dígitos como II-III-IV, en otra área (paleontología) se nombran como I-II-III. Una hipótesis propuesta para explicar dicha situación es la ocurrencia de un corrimiento homeótico ("frame-shift" homeótico) en el linaje que da lugar a las aves, donde los dígitos I-II-III del ala habrían pasado a desarrollarse de las posiciones embriológicas 2, 3 y 4. Un trabajo reciente (Xu et al 2009) sin embargo, ha propuesto que la interpretación tradicional de la información morfológica podría estar errada, argumentando que existen rasgos morfológicos que apoyan la hipótesis que los dedos de Tetanurae son II-III-IV y que estos estarían

representados en el hallazgo de un taxón fósil con una supuesta fase transicional de reducción bilateral de dígitos. De ser esto efectivo, podría no haber discordancia entre la señal morfológica y la embriológica, poniendo fin al debate a favor de II-III-IV. Sin embargo, la examinación de los caracteres morfológicos discutidos por Xu et al. (2009) revela que no consideró muchos cambios necesariamente involucrados en la hipótesis II-III-IV, presentando además errores de codificación, y la ausencia en el análisis de representantes de Tetanurae basales y otros taxa clave. En el presente proyecto se realizó un nuevo análisis de la información morfológica, introduciendo una metodología no utilizada previamente para la discusión de homologías en controversia consistente en la codificación de una matriz de caracteres exclusivamente manuales, y su posterior optimización sobre árboles filogenéticos previamente establecidos y bien resueltos en estudios anteriores. Los resultados muestran una ventaja en favor de la hipótesis I-II-III y dejan en evidencia una falta de rigurosidad en la selección y codificación de los caracteres empleados al discutir sobre homologías en debate en el trabajo previamente citado. Por otra parte, se propone que el uso de caracteres dinámicos no debe ser utilizado en el debate sobre homología digital, debido a que su implementación involucra la aceptación de flagrantes errores en el tratamiento de caracteres sumamente importantes.

ABSTRACT

Digit identity in the bird's wing has been a controversial issue between paleontologists and developmental biologists for about 140 years. Currently, discussion includes the homology of the tridactyl hands of Tetanurae, a broad clade of theropod dinosaurs in which extant birds are nested. While comparative embryology points out that cartilage precursors of bird digits develops in positions that become digits II-III-IV in other amniotes, comparative anatomy indicates that digits are I-II-III, based on many fossil forms documenting reduction and eventual loss of digits IV and V in the lineage leading to birds. For this reason, while in developmental biology digits are identified as II-III-IV, in Paleontology they are named I-II-III. A proposal for explaining this situation is that in the lineage leading to birds a homeotic frameshift has occurred, where digits I-II-III began developing in the embryological positions 2, 3 and 4. However, a recent work (Xu et al., 2009) has proposed that traditional morphological identification of digits may be wrong, arguing that there are anatomical traits supporting II-III-IV identity in Tetanurae, and that these traits are represented in a fossil taxon with an alleged transitional phase of bilateral reduction of digits. If this is true,

there would be discordance between morphological and embriological signs, in favour of a II-III-IV identification. Nevertheless, the detailed examination of the characters proposed by Xu et al. (2009) reveals that many changes necessarily involved in II-III-IV hypothesis where not considered, presenting also several coding mistakes, and the absence in their analysis of basal Tetanurae and other crucial taxa. A new analysis of morphological information was performed in the present thesis, introducing a new methodology never used before in controversial homology discussions, that consist in coding a matrix of exclusively manual characters, and their posterior optimization on previously established well-resolved phylogenetic trees. Our results show an advantage for the I-II-III hypothesis and reveals a lack of rigor in selection and codification of characters used in the previously cited work. Moreover, we proposed that dynamic characters should not be used in this specific debate, because its implementation involves acceptance of serious mistakes in the treatment of extremely important characters.

INTRODUCCIÓN

Desde hace más de 140 años, la identidad u homología de los 3 dígitos del ala de las aves ha sido fuente de debate . La mano de cualquier tetrápodo consiste en una serie de dedos, o dígitos. Cada dígito incluye un elemento óseo proximal alargado llamado *metacarpo*, que en el animal vivo se encuentra cubierto por tejido blando formando la palma, y distal a él le siguen una serie de *falanges* que conforman la zona libre de cada dígito. Generalmente los dígitos son identificados con números seriados, comenzando por el más interno o medial. El último elemento óseo de cada dígito corresponde a la falange portadora de la garra, llamada *falange unguis*. Es muy probable que el número de dígitos haya variado considerablemente en los tetrápodos tempranos. Se han encontrado algunos tetrápodos del Devónico con seis (*Tulerpeton*) y hasta ocho (*Acanthostega*) dígitos. Sin embargo los "antracosaurios" (grupo parafilético de anfibios del Carbonífero-Pérmico) y los Diadectomorpha tenían 5 dígitos, la cual parece ser una condición muy antigua, que incluso se puede establecer como plesiomórfica para todo amniota (Fig. 1). Por oposición, es común la reducción en el número de dígitos: ninguno de los anfibios actuales (Lissamphibia) tiene más de cuatro dedos en la mano; ciertos dinosaurios tendieron a reducir el número de dedos, perdiendo los más externos (o laterales), y en las aves sólo se encuentran restos de los tres dedos internos en el esqueleto del ala (Romer 1962).

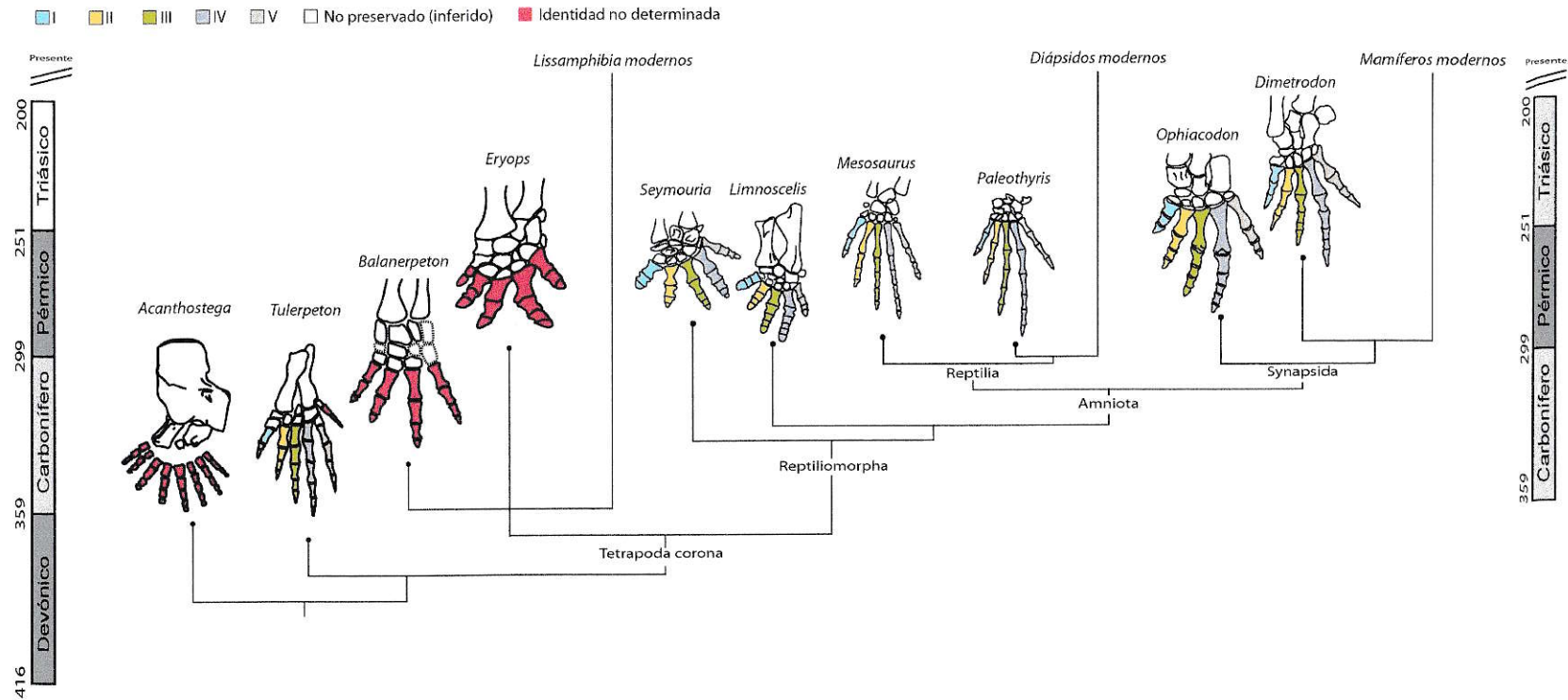


Figura 1: Relaciones filogenéticas de los principales linajes de Tetrápoda, incluyendo sus descendientes actuales. La posición de los puntos representa el ajuste en la escala geológica para cada taxón, sin embargo las líneas que conectan cada grupo no necesariamente reflejan los tiempos de divergencia. Sobre cada punto se presenta un esquema de la anatomía manual que ostentan (solo en taxa fósiles), indicando con distintos colores la correspondiente homología de sus dígitos. Se señala con rojo aquellos dígito cuya homología no ha sido aun determinada. Las relaciones filogenéticas se han resuelto a partir de los de Carroll (2009), y Clack (2009). (Modificado del original aportado por el Sergio Soto Acuña)

Paleontología sistemática

Dinosauria:

Los dinosaurios son un grupo ampliamente considerado monofilético (Bakker & Galton 1974, Gauthier 1986, Padian & May 1993, Sereno 1999), que comienza su radiación poco antes del término del Triásico, hace unos 215 millones de años. Los fósiles más tempranos y bien conservados de especímenes dinosaurianos ya presentaban las adaptaciones fundamentales para la herbivoría o carnivoría. Evolutivamente se distinguen 2 divisiones fundamentales en las que se relacionan los 3 principales grupos sistemáticos de Dinosauria (Fig. 2): Los **Ornithischia**, dinosaurios con "cadera de ave", con especializaciones anatómicas para una dieta herbívora, y por una serie de otras adaptaciones como la aparición de un hueso preentario, y en grupos más derivados (Ej: Tyreophora) el desarrollo de armaduras dérmicas; Los **Saurischia**, o dinosaurios con "cadera de reptil", dieron origen a dos grandes subdivisiones: **Sauropodomorpha** (especializados en herbivoría, con formas de gran tamaño durante el Jurásico-Cretácico) y **Theropoda** ("pie de bestia"), ancestralmente carnívoros, con gran desarrollo de los miembros posteriores que les otorgaron una postura exclusivamente bípeda, eximiendo al miembro anterior de la locomoción (Sereno 1993, Brusatte et al 2010a). La pérdida de función de dicho miembro dio paso a cambios en el patrón de desarrollo digital y una subsecuente transformación de este miembro hacia formas en extremo reducidas y, probablemente, no funcionales (Ej: *Aucasaurus* Coria et al., 2002) o secundariamente especializadas en funciones alternativas como la

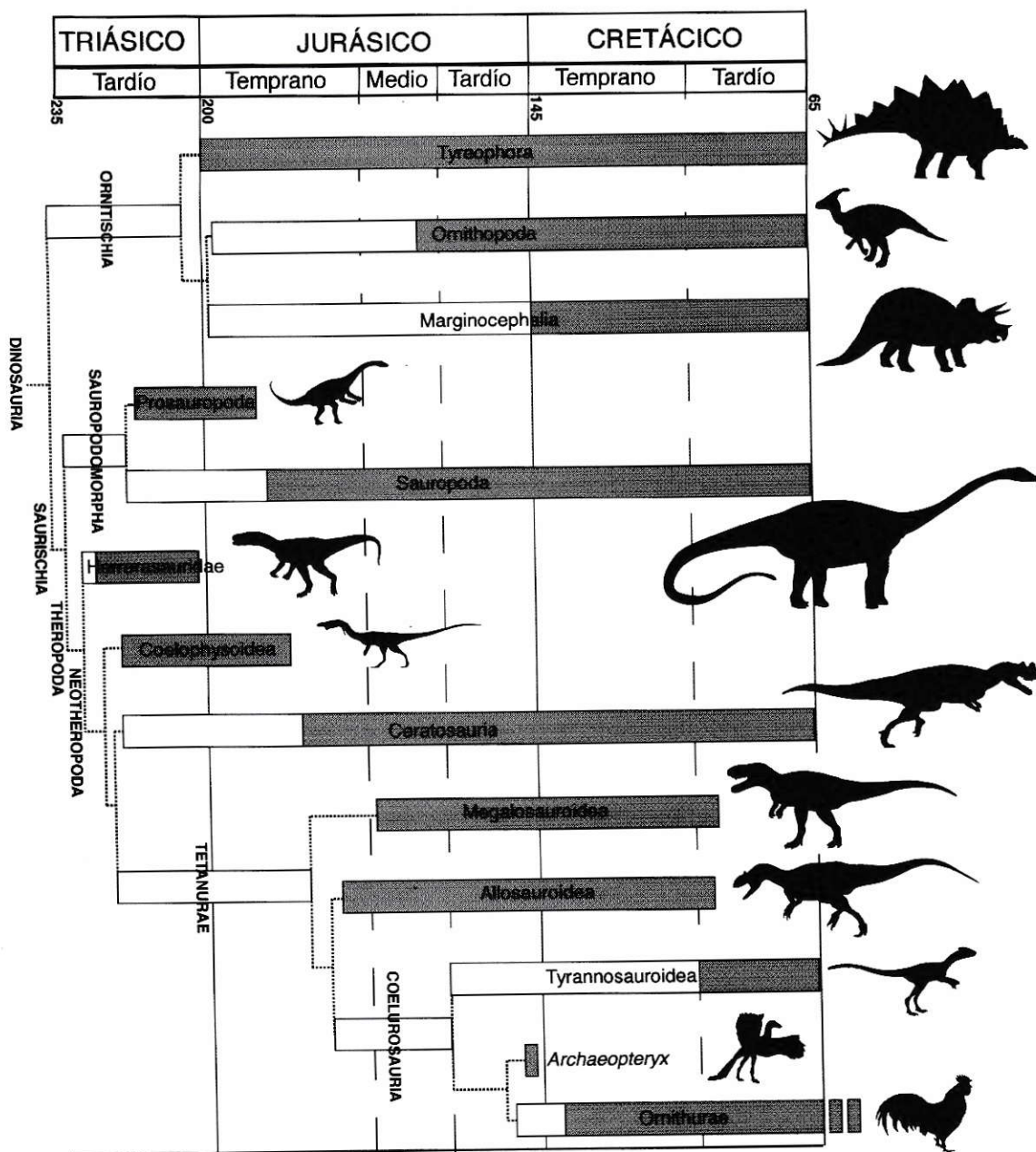


Figura 2: Filogenia temporalmente calibrada de Dinosauria, mostrando el rango temporal conocido (en gris) y rangos inferidos por estimación de divergencia (en blanco). Los largos rangos perdidos son consecuencia de sesgos de preservación e intervalos con menor cantidad de roca expuesta (como en Jurásico medio). Las siluetas a la derecha representan tan solo una forma dentro de cada grupo, y no abarcan la totalidad de morfologías. Siluetas no se encuentran a escala. (Modificado de Sereno 1999 y Pol & Rauhut 2012)

prehensión (Ej: *Oviraptor* Osborn, 1943) o el vuelo (Ej: *Archaeopteryx* Ostrom, 1976). Tales transformaciones han generado intensos debates sobre la homología de los dígitos restantes en el linaje terópodo, controversia sobre la cual versará este documento.

Theropoda ancestrales:

El estudio de Gauthier (1986) es un importante punto de referencia para la sistemática de terópodos y representa uno de los primeros tratamientos cladísticos exhaustivos de Theropoda y la fuente de mucha de la topología básica sobre la cual los actuales estudios se siguen elaborando. Theropoda se define "troncalmente" (stem defined) como todo Saurischia más cercano a Neornithes que a *Cetiosaurus*, el cual fuera primer miembro de Sauropodomorpha nombrado, y grupo hermano de Theropoda dentro de Saurischia (Padian & May, 1993); Existe ambigüedad en varias sinapomorfías propuestas (Gauthier 1986; Sereno & Novas 1994; Novas 1994; Sereno *et al.* 1993, 1994, 1996), sin embargo la monofilia de Saurischia esta bien argumentada (Novas, 1996).

Existe controversia sobre ciertos taxa a la base del árbol terópodo. Algunos autores consideran a *Herrerasaurus* y *Eoraptor* como terópodos troncales (Sereno & Novas 1994, Novas 1996, Sereno 1997), mientras otros reservan su opinión debido a que estos taxa carecen de varias sinapomorfías asociadas tanto a terópodos como a saurisquios, tales como un cuello largo, dígito II alargado, y la ausencia de contacto entre el primer metatarso y el tobillo (Gauthier 1986). Otros análisis clasifican a los herrerasauridos como saurisquios ancestrales, o

incluso fuera de Dinosauria (Galton 1977, Gauthier 1986). En cualquier escenario, la definición de Theropoda no cambia. De acuerdo con Gauthier (1986) y Rowe & Gauthier (1990), los Theropoda troncales se dividen en dos grupos: **Ceratosauria** y **Tetanurae** (Fig. 2). Sean *Eoraptor* y Herrerasauridae aceptados o no como terópodos ancestrales, el nodo Neotheropoda (Bakker, 1986) se utiliza para reunir a Ceratosauria y Tetanurae, y se puede definir como el ancestro común más reciente entre Neornithes y *Ceratosaurus*, y todo los descendientes de él (Padian et al. 1999).

Recientes hallazgos de dinosaurios del Triásico Superior de Norteamérica y Argentina, con esqueletos prácticamente completos y bien preservados, han permitido engrosar las filas de theropodos ancestrales. *Tawa hallae* (Nesbitt et al., 2009), de Nuevo Mexico, con un esqueleto bien preservado, ostenta un mosaico de caracteres plesiomórficos y derivados que han permitido clarificar las relaciones tempranas de los saurisquios y provee evidencia de novedades morfológicas avianas, como la neumaticidad esquelética. *Eodromaeus murphi* (Martinez et al., 2011) del Noroeste de Argentina (Ischigualasto), ha revelado detalles de la anatomía a la raíz de Theropoda, y ha contribuido en la reinterpretación de *Eoraptor* como un Sauropodomorpha poco derivado (Fig. 3).

Tetanurae:

Los Tetanurae ("cola rígida") son un grupo de dinosaurios terópodos que aparecen desde el Jurásico medio, desapareciendo casi en su

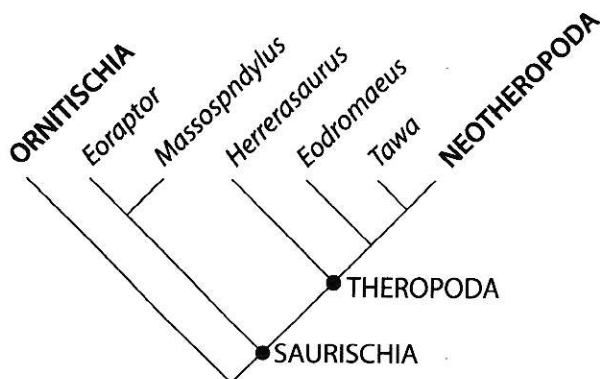


Fig. 3: Relaciones filogenéticas ancestrales de Theropoda, según Nesbitt et al., 2009 y Martínez et al., 2011.

totalidad a fines del Cretácico. El clado fue nombrado por Gauthier (1986) e incluye a todos los Theropoda más cercanos a *Passer domesticus* que a *Ceratosaurus nasicornis*. El grupo incluye a *Megalosaurus*, el primer dinosaurio nombrado (*Megalosaurus* Buckland, 1824), correspondiente a una forma fragmentaria del Jurásico medio de Inglaterra (único registro conocido) que se encontró disociado y depositado en forma alóctona en sedimentos marinos marginales. Su temprana descripción precede al acuñamiento formal del término Dinosauria (Owen 1842), contribuyendo de esta forma a la confusión que rodea su identidad y relaciones evolutivas. Tras su descripción, y por más de un siglo, la mayor parte de los dinosaurios carnívoros se agruparon dentro de la familia Megalosauridae, anidada dentro de Theropoda, siendo sólo unas pocas formas "aberrantes" segregadas en taxa de mayor rango como Ceratosauria, Coeluria y Compsognatha (Carrano et al. 2012).

A inicios del siglo XX el paleontólogo Friedrich von Huene (1875-1969) realizó varias revisiones de grandes terópodos, clasificando inicialmente a las formas ligeras dentro de **Coelurosauria** y, con

posterioridad, a los dinosaurios *carnívoros* de gran tamaño dentro de *Carnosauria*, a excepción de *Ceratosaurus* y *Tyrannosauridae*. Los estudios posteriores a Huene enfatizaron aún más la diferencia entre grandes y pequeños terópodos (Carrano et al. 2012).

Gauthier (1986) reorganizó de manera fundamental las interrelaciones de Theropoda, y aunque su clasificación retuvo los términos *Carnosauria* y *Coelurosauria*, sus redefiniciones reemplazaron efectivamente los anteriores conceptos basados en tamaño corporal (Carrano et al. 2012).

Los análisis filogenéticos modernos generalmente concuerdan con la monofilia de *Tetanurae* que incluye a una serie de formas ancestrales, generalmente de gran tamaño, que quedan fuera de un *Coelurosauria* monofilético. *Tyrannosauridae* es, en la actualidad universalmente incluido dentro de *Coelurosauria*, mientras que los ceratosaurios son el grupo hermano de *Tetanurae* (ambos incluidos en *Averostra*) y *Coelophysoidea* (anteriormente clasificado dentro de *Ceratosauria*) corresponde a *Neotheropodos* ancestrales por fuera de *Averostra* (Carrano et al. 2012, Fig. 4). A pesar que algunos investigadores prefieren el término *Carnosauria* para alosaurios y sus parientes más cercanos (Holtz 2000, Sereno et al. 1994), tal término no incluye todas las formas basales de grandes terópodos.

Ceratosauria

Ceratosauria reúne a un grupo de terópodos morfológicamente diversos, considerado como grupo hermano de *Tetanurae*. Si bien la distinción de

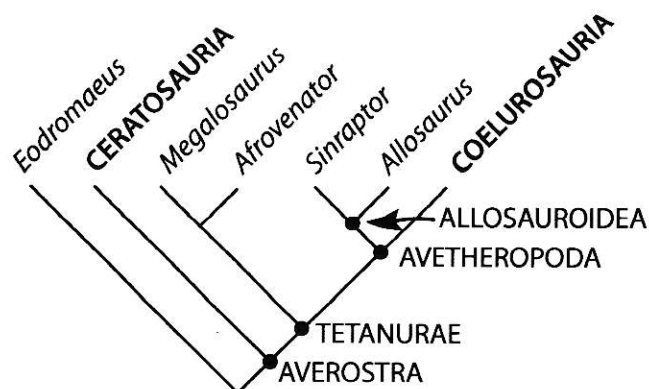


Fig. 4: Relaciones filogenéticas de Tetanurae según Sereno et. al. (1994), Holtz et al. (2004) y Carrano et al. (2012)

este grupo es bastante antigua (Marsh 1884) y se ha mantenido consistente (Gilmore 1920, Huene 1923, Gauthier 1986), existe falta de resolución filogenética al interior de este grupo, y esta se explica por lo fragmentario de muchos de sus taxa y la poca sobreposición de cobertura de información entre los distintos estudios sistemáticos. Tal situación ha mejorado en los últimos años con importantes hallazgos de fósiles mejor preservados que han permitido clarificar gran parte de la anatomía de Ceratosauria. El conocimiento sobre la anatomía de la mano de este grupo era habitualmente pobre debido a la mala preservación de sus elementos, y debates sobre la identificación de los elementos encontrados (Bonaparte 1985, Ruiz 2011) situación que ha cambiado en los últimos años con el hallazgo de fósiles con manos preservadas como *Limusaurus* (Xu et al., 2009) y *Eoabelisaurus* (Pol & Rauhut, 2012), y re-descripciones detalladas de *Majungasaurus* (Burch & Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (Ruiz et al., 2011). Las fig. 5 ilustra las posiciones filogenéticas de Ceratosauria consideradas en este estudio.

Coelophysoidea

En la actualidad Coelophysoidea se interpreta como una radiación temprana de terópodos, distribuidos globalmente, pero temporalmente limitados entre el Triásico tardío y Jurásico temprano (Carrano & Sampson 2004; Tykoski & Rowe 2004). Alguna vez fueron anidados al interior de Ceratosauria (Rowe & Gauthier 1990, Sereno 1999, Tykoski & Rowe 2004), pero en la actualidad se sostiene su posición por fuera de este clado (Xu et al. 2009, Brusatte et al. 2010c, Carrano & Sampson 2008, Carrano et al. 2012)

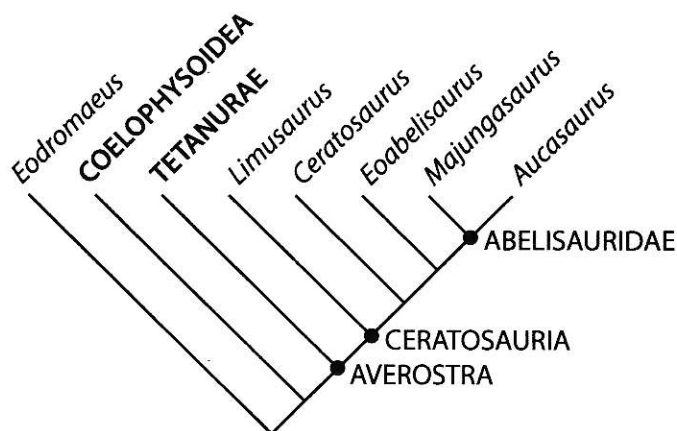


Fig. 5: Relaciones filogenéticas de Ceratosauria, según Xu et al. 2009, Brusatte et. al 2010c, Pol & Rauhut 2012

Aproximación a la problemática de homología digital.

La homología de los dígitos manuales en tetrápodos en general se establece con facilidad. Al observar la mano de ancestros lejanos como el anfibio hexadáctilo *Tulerpeton* (Lebedeu 1984) del devónico tardío (filogenéticamente taxón hermano de Amniota) o en *Paleothyris* (Carroll

1969), tetrápodo del carbonífero indiscutidamente amniota, se observa que la fórmula falangeal de los dígitos es 2-3-4-5-3 (2-3-4-5-3-3 en *Tulerpeton*) concuerda con la de la mayoría de los representantes tempranos del clado Amniota (Synapsida y Sauropsida; Fig. 1). A lo largo de su historia evolutiva, los descendientes de Amniota han modificado sus manos, ya sea reduciendo el número de dígitos, acortando o alargando ciertas falanges, o reduciendo el número de estas, modificaciones que clásicamente se han relacionado tanto a una ganancia como a una pérdida de función (ver Saphiro et al., 2007 para una discusión al respecto, Romer 1975). Salvo la notable excepción que han hecho aquellos amniotas que en su historia evolutiva retornaron al océano, transformando sus manos en aletas conformadas por dígitos adicionales o autópodos hiperfalángicos (Fig. 6), lo que se observa históricamente es una reducción y no un aumento en el número de falanges correspondiente al ancestro común más reciente entre sinápsidos y saurópsidos.

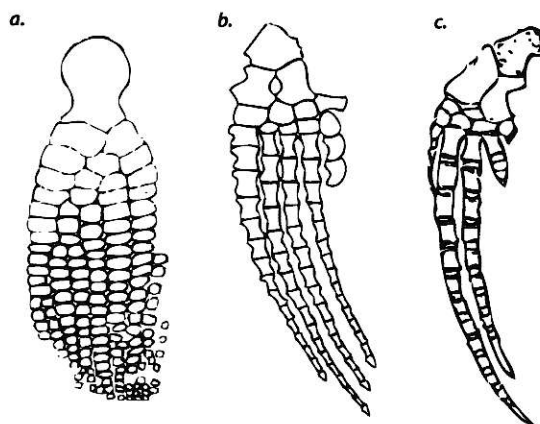


Fig. 6: Miembros anteriores altamente modificados, característicos de linajes que retornaron a la vida oceánica; a) *Ichtyosaurus* (Ichthyopterygia - Jurásico inferior), b) *Pliosaurus* (Mosasauridae - Cretácico superior), c) Delphinoidea actual. No se ha documentado ningún linaje terrestre con tal aumento falángico. (Modificado de Romer 1976; Carroll 1988)

Por su parte la biología del desarrollo ha utilizado la posición embrionaria del desarrollo digital como criterio de homología. Dicha observación indica que en tetrápodos pentadáctilos, el precursor cartilaginoso del dedo IV es el primero en aparecer, y se desarrolla particularmente alineado con los cartílagos de la ulna y el ulnare, lo que se ha denominado "eje primario". Tal argumento ha sido especialmente útil en casos de tetrápodos extantes donde la modificación morfológica de sus manos en estado adulto, y la ausencia de 1 o más dígitos han dificultado el establecimiento de la homología de estos mediante la pura evidencia morfológica (Burke & Feduccia 1997, Vargas & Fallon 2005).

A pesar de lo anterior, y por más de 140 años, la identificación de los dígitos del ala tridáctila de las aves ha sido objeto de un intenso debate (Lykke Hansen 2010), discusión que se ha extendido a los Tetanurae, clado en el cual las Aves se encuentran filogenéticamente anidadas (Gauthier, 1986). El debate nace de la observación en aves (los representantes vivos de Tetanurae) de una incorrespondencia entre la identificación de los dígitos según la evidencia morfológica (tradicionalmente considerada I-II-III; Gauthier 1986, Padian y Chiappe 1998) y la posición embriológica de los precursores cartilaginosos de los dedos, que corresponde a la de los dígitos II-III-IV de otros amniotas (Burke y Feduccia 1997). En este sentido existen dos hipótesis explicativas:

I) **Hipótesis BDR (Bilateral Digit Reduction):** La tradicional identificación morfológica de los dedos como I-II-III está errada: Los dedos son II-III-IV y las aves descienden de un ancestro que perdió los dedos I y V (Burke y Feduccia 1997, Xu et al. 2009).

II) **Hipótesis LDR (Lateral Digit Reduction):** La identificación morfológica tradicional es correcta, pero ha ocurrido en la evolución un desplazamiento homeótico de la identidad digital, tal que los dedos I-II-III se desarrollan a partir de las posiciones embrionarias 2,3,4 (Wagner y Gauthier 1999; Vargas et al 2008, Vargas y Wagner 2009).

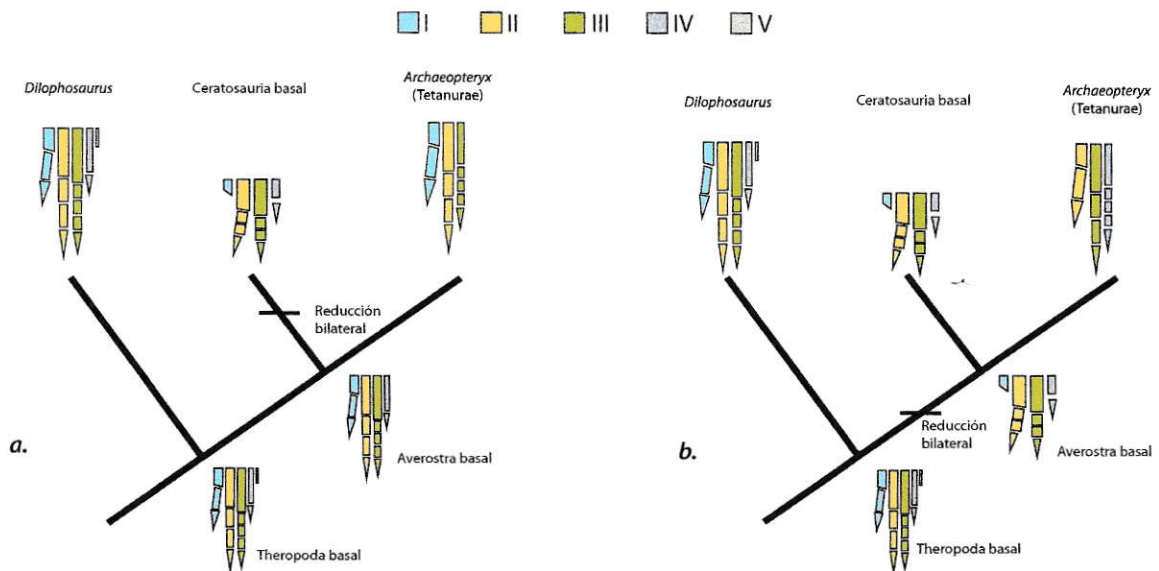


Fig. 7: Representación de las dos hipótesis de homología actualmente discusión.

Se han seleccionado taxa terminales representantes de los principales grupos sistemáticos, y como ceratosaurio ancestral se ha elegido a *Limusaurus*. **a)** la hipótesis LDR (por "lateral digit reduction") expone que la reducción digital ocurre en los dígitos laterales IV y V, siendo una continuación de un proceso comenzado a la base de Theropoda (Wagner & Gauthier, 1999; Vargas & Wagner 2009). **b)** la hipótesis BDR (por "bilateral digit reduction) involucra reducción de los dígitos I y V a partir de un ancestro Averostra ancestral desconocido, con una mayor modificación anatómica (Burke y Feduccia 1997, Xu et al. 2009); (Imagen modificado de la original aportada por Sergio Soto-Acuña)

Hace algún tiempo, se consideraba que la posición embriológica 2,3,4 permitía cuestionar que las aves se anidaban filogenéticamente dentro de dinosaurios terópodos, ya que los terópodos tenían dedos IV y V muy reducidos o ausentes. Se argumentaba que las aves debían haber descendido de algún otro grupo de arcosaurios (no determinado) que habían perdido los dedos I y V (Burke & Feduccia 1997, Feduccia 1999, Galis et al 2003). Sin embargo, desde fines de los 80's, la aplicación de la metodología cladística (Gauthier 1986) ha favorecido la transición dinosaurio-ave, la cual está documentada por una abundancia de taxa intermedios, incluyendo una acumulación de formas procedentes de China con excelente estado de preservación (Dong 1984, Currie & Zhao 1994, Gao 1993, Xu et al. 2009) que además exhiben plumas, una estructura típicamente aviana. A esto podemos agregar reciente evidencia molecular de fragmentos de colágeno recuperados de fósiles de *Tyrannosaurus* y *Brachylophosaurus*, cuya secuencia aminoacídica indica mayor afinidad con las aves que con cualquier otro grupo vivo, incluyendo Crocodylia (Schweitzer et al. 2009). Wagner y Gauthier (1999) afirmaron que el origen de las aves a partir de dinosaurios terópodos no dependía de asumir que los dedos de las aves son I-II-III, ya que al retirar todos los caracteres de la mano del análisis filogenético, la evidencia morfológica para el vínculo dinosaurio-ave es robusta. En la actualidad, la posición filogenética de aves dentro del clado Theropoda no esta en discusión (Holtz 1998, Sereno 1999).

Las bien apoyadas relaciones de las aves entre los dinosaurios terópodos han llevado a generar una propuestas alternativas de cambio en la ruta embriológica de los dígitos I, II y III (Chatterjee 1998; Wagner & Gauthier 1999). Una de estas hipótesis (Wagner & Gauthier 1999) propone que en el transcurso de la evolución ha ocurrido una **transformación homeótica** (homeotic frameshift) de la identidad de las condensaciones digitales 2, 3 y 4, las que finalmente devienen en los dígitos I, II y III en etapas posteriores del desarrollo.

El aporte de la biología molecular a la discusión:

Los mecanismos genético-moleculares que especifican la morfología de los dedos recientemente han sido objeto de considerable interés (Duboule 1994, Chiang et al. 2001, Litingtung et al 2002, Wang 2007, Towers & Tickle 2009) . La comparación de la expresión de genes entre amniotos revela que el dígito I, con dos falanges, presenta una expresión conservada de genes *Hoxd* tardíos. Los genes *Hoxd13* y *Hoxa13* se expresan en todos los dedos, sin embargo, la expresión de los genes *Hoxd10*, *Hoxd11* y *Hoxd12* se encuentra ausente solamente en el dedo I, expresándose en el resto de los dígitos (Vargas & Fallon 2005, Vargas et al. 2008). Además, la morfología bifalangeal del dedo I ha sido conservada desde el ancestro común más reciente de todos los amniotos vivientes, hace aproximadamente 300 millones de años (Vargas y Fallon 2005; ver Fig. 1). En el ala de las aves, el dedo más anterior es bifalangeal y no expresa *Hoxd10-12* (Vargas y Wagner 2009, Woltering y

Sumado a lo anterior, en dinosaurios tempranos tales como *Heterodontosaurus* la conservación de su estructura manual pone en evidencia un adelgazamiento de los huesos en los dígitos IV y V sumado a pérdida de ciertas falanges en estos dedos (Santa Luca 1980). En el clado Theropoda (grupo de dinosaurios caracterizados por sus hábitos depredadores y postura bípeda) algunos de sus más tempranos representantes como *Dilophosaurus* y *Coelophysis* COPE 1877 se caracterizan por presentar un 4º hueso metacarpal reducido en tamaño y articulado a una sola falange corta y ancha, mientras que el dígito V era sólo un vestigio de su metacarpo ventralmente desplazado. En Tetanurae, clado de terópodos más derivados y cercanos a aves, el dígito V estaba ausente, el dígito IV se encuentra sólo como un vestigio en algunos pocos representantes, mientras que la mayoría poseía manos tridáctilas, como las aves. La fórmula falangeal ancestral (2-3-4 discutida en el párrafo anterior) se conservó en aves temprana como *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* HOU ET AL. 1995.

En el linaje que conduce hacia las aves modernas, la fórmula falangeal 2-3-1 aparece por primera vez en Ornithurae (O'Connor et al. 2010) lo cual involucró la reducción de falanges en el dígito III de cuatro a una sola, pequeña y acortada como en *Gallus*.

Como se puede constatar, los linajes más tempranos de dinosaurios terópodos son indiscutidamente **pentadáctilos**, por lo que la identidad de cada dígito no es debatida: Presentan dedos I, II y III funcionales, y los dedos IV y V están reducidos, pero aún presentes. En

el clado de los Tetanurae (grupo que incluye a las aves modernas), la mano es generalmente **tridáctila**: sólo algunas formas presentan un vestigio metacarpal de un 4º dedo posterior. La interpretación morfológica tradicional mantiene que los tres dedos de la mano de Tetanurae son los dedos I, II, III, y que el vestigio, ocasionalmente presente, corresponde a un metacarpal del dedo IV (Figs. 7 y 8). Tal interpretación se basa en semejanzas morfológicas evidentes, tales como la fórmula falangeal, además de varios caracteres de los huesos metacarpales, y sus posiciones relativas a los huesos carpales.

Hace un par de años, en una publicación en *Nature*, Xu et al. (2009) argumentó que los dedos de Tetanurae podrían estar mal identificados, correspondiendo realmente a los dedos II, III y IV. Según su argumentación, existen caracteres en los tres dedos funcionales de Tetanurae (sobre todo metacarpales) que se asemejan a aquellos presentes en los dedos II, III y IV de los terópodos pentadáctilos no-tetanuros. De acuerdo a esta hipótesis, las semejanzas tradicionalmente consideradas con los dedos I, II y III de no-tetanuros, tales como la fórmula falangeal, son engañosas: Los Tetanurae habrían perdido los dedos I y V (reducción bilateral o BDR), y los dedos II, III y IV habrían adquirido secundariamente una apariencia semejante a la de los dedos I, II y III de terópodos tempranos.

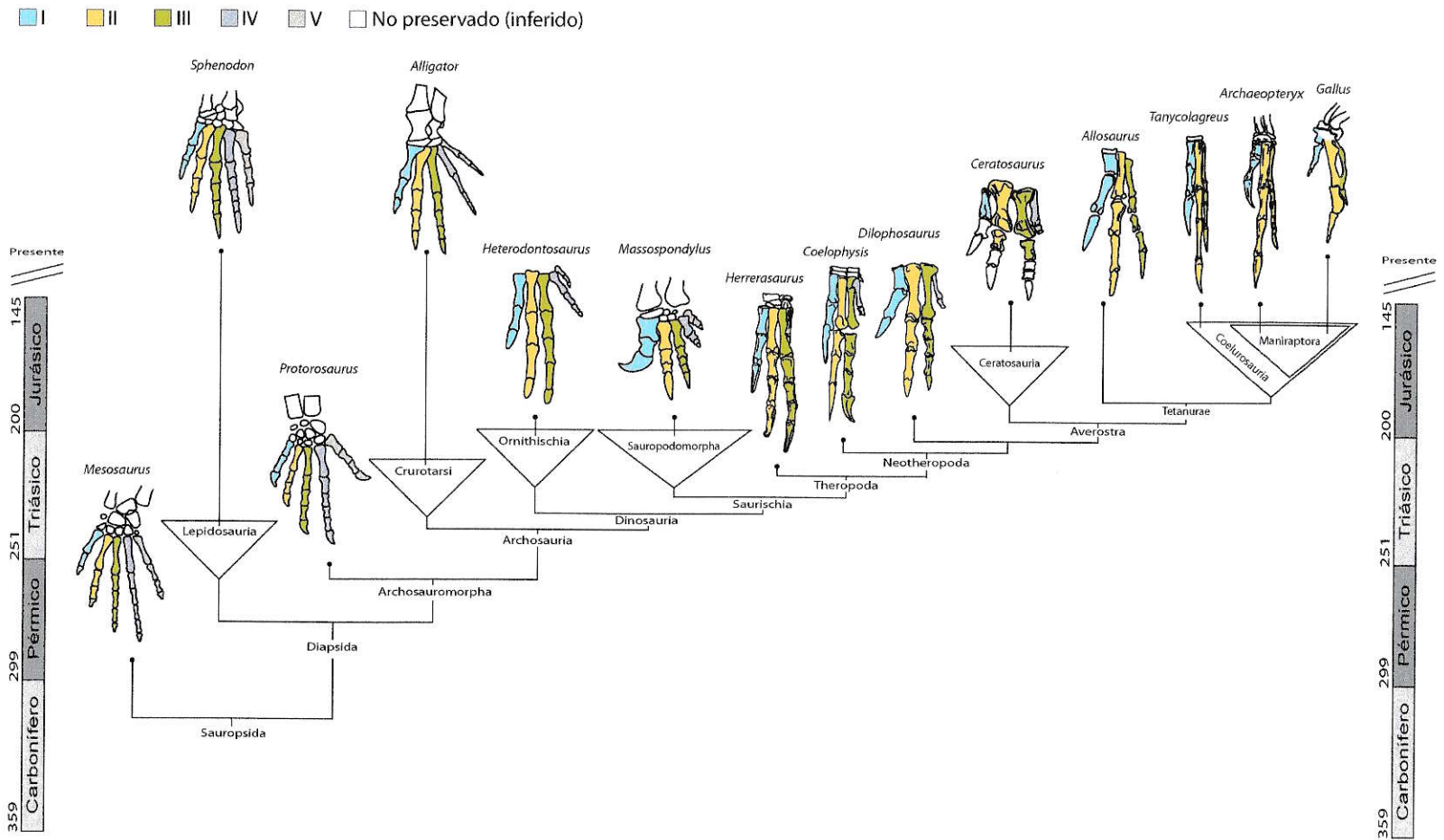


Fig. 8: Relaciones filogenéticas de Sauropsida, incluyendo linajes extintos y extantes. Sobre cada linaje se muestra un esquema de la anatomía manual de uno de sus representantes, indicando con distintos colores la homología de cada dígito. Destaca la conservación estructural del dígito I con solo 2 falanges, y cuya longitud del metacarpo tiende a ser inferior a la observada en el dígito II. (original aportado por Sergio Soto Acuña)

Crítica al análisis de Xu et al. (2009)

El hallazgo de *Limusaurus inextricabilis*, fue presentado en 2009 como una forma transicional que documenta la supuesta reducción bilateral de dígitos de la mano hacia Tetanurae. La razón de que *Limusaurus* tenga una relevancia en la discusión viene de su posición filogenética, anidado dentro del clado Ceratosauria (grupo hermano de Tetanurae), y el hecho de que presenta dígitos I, II, III y IV con evidente reducción del dígito I y la ausencia de un dígito V (Xu et al. 2009). También se ha considerado su posición relativamente ancestral dentro de Ceratosauria, consistente con su temprana edad oxfordiana (Jurásico superior), y salvo en un estudio posterior (Ezcurra et al. 2010) donde se anida dentro de Abelisauridae (en un cladograma de baja resolución y poco soporte), su posición como ceratosaurio menos derivado sigue siendo apoyada (Pol y Rauhut 2012, Carrano et al. 2012).

Importantemente, Xu et al. (2009) presentó un análisis basado en caracteres dinámicos para evaluar cuál hipótesis de homología de los dedos en tetanurae, LDR (1,2,3) ó BDR (2,3,4) implicaba un menor número de pasos. Los resultados de este estudio indican que la hipótesis más parsimoniosa es LDR, de acuerdo a la identificación morfológica tradicional. Sin embargo, los autores argumentaron que este resultado no era definitivo porque: I) la hipótesis LDR para tetanurae era sólo seis pasos más corta que la hipótesis BDR y II) Si se consideraba a todos los caracteres multiestado como no-ordenados, ambas hipótesis (LDR ó BDR en Tetanurae) presentan el mismo número de pasos. En este

análisis, las relaciones filogenéticas en Theropoda eran bastante robustas, tal que la topología del árbol no experimentaba cambios significativos cuando la hipótesis de homología utilizada para Tetanurae era LDR ó BDR. Esto se explica porque las relaciones filogenéticas se apoyan en una abundancia de evidencia morfológica proveniente de caracteres esqueléticos no manuales (Ramirez, 2007; Xu et al. 2009).

Sin embargo, Xu et al. (2009) no consideró a los tetanuros ancestrales *Xuanhanosaurus qilixiaensis* Dong, 1984 y *Yangchuanosaurus zigongensis* (Gao, 1993 - previamente "*Szechuanosaurus*" *zigongensis*), taxa bastante relevantes por tratarse de algunos de los Tetanurae más antiguos conocidos, existiendo descripciones publicadas de las manos. La posición filogenética exacta de estos taxa dentro de Tetanurae es debatida, pero se ha sugerido su afinidad con Allosauroidea, noción confirmada por el más reciente y exhaustivo análisis cladístico de Tetanurae que los considera parte de "Metriacanthosauridae", un grupo hermano de Allosauridae (Carrano et al., 2012).

En cuanto a definición de caracteres, Xu et al. (2009) sólo presentó una argumentación explícita para unos cuantos caracteres manuales (algunos de los cuales no consideró en sus análisis): a) posición del carpo semilunar, b) formula falangeal, c) asimetría del metacarpo I y II, d) proyección ósea ("flange") del metacarpo II sobre el III, e) 1ª falange de dígito medial alargada, y f) proceso dorsolateral en extremos proximal de metacarpo central. Los caracteres d) y f) son

caracteres de los metacarpos de Tetanurae que supuestamente asemejan los metacarpos II-III-IV de los no-tetanuros. Curiosamente, estos caracteres estaban ausentes de la lista y matriz utilizados en el análisis cuantitativo de Xu *et al.* (2009), pese a que supondrían evidencia a favor de BDR. Adicionalmente, el análisis no incluyó el carácter a), pese a discutirlo como carácter potencialmente contrario a la hipótesis BDR. Nuestra examinación de la lista de caracteres de Xu *et al.* (2009) revela que no se consideraron otros 17 cambios morfológicos implicados por BDR, lo cual sugiere que tal estudio subestimó la evidencia a favor de LDR. Debido a tales circunstancias, se consideró necesario la realización de nuevo estudio que considere todos los caracteres y taxa relevantes.

Existe además evidencia de que la mano de *Limusaurus* no sería representativa de un proceso gradual de pérdida bilateral en el linaje conducente a Tetanurae, y que en lugar de ello habría evolucionado sólo al interior de Ceratosauria. Algunos antecedentes para este planteamiento son:

- a) En *Ceratosaurus* y *Elaphrosaurus* JANENSCH 1920 (Ceratosauria jurásicos, filogenéticamente ancestrales), se conservan manos que, si bien son fragmentarias, demuestran que no existía el grado de reducción extrema del dedo I que se observa en *Limusaurus*: Se preserva un metacarpo I con una superficie articular bien definida, que indica que aún existían falanges en este dígito (Gilmore 1920, Janensch 1925)

b) El descubrimiento reciente de *Eoabelisaurus mefi* POL & RAUHUT 2012, de posición filogenética ancestral a Abelisauria (Figs. 5 y 10) y con una mano bien preservada, que presenta de un dedo I. Si bien este dígito es reducido en tamaño, aún retiene la presencia de dos falanges, misma condición presente en el dedo I de terópodos pentadáctilos no-tetanuros. Esto indica que la condición plesiomórfica de un dedo I bifalangeal estaba aún presente en al menos algunos Ceratosauria (Pol & Rauhut 2012).

Si bien en los resultados del análisis cuantitativo de Xu et al. (2009), la hipótesis LDR, correspondiente con una identidad I-II-III en todo Tetanurae sale favorecida, siendo 6 pasos más corta que BDR, los autores consideraron que tal diferencia era poco significativa, argumentando que la evidencia embriológica abunda en argumentos en favor de BDR en aves, considerando que los dígitos en Tetanurae deben ser identificados como II-III-IV, utilizando la metodología cladística, pero al mismo tiempo invalidando los resultados obtenidos mediante esta. Como complicación adicional, surge la particularidad que en el análisis filogenético de Xu et al. (2009), todo el set de caracteres manuales (#398-518) fueron tratados con la metodología de caracteres dinámicos (Ramirez, 2007) que consiste en generar una lista de caracteres aplicables a distintas estructuras seriales con el fin de testear diferentes propuestas de homología. Si se considera que cada dígito presenta una morfología característica, tanto en sus proporciones, como en sus aspectos anatómicos (facetas articulares,

proyecciones óseas, número de falanges) se hace impracticable definir caracteres generalizados para todos y cada uno, lo que redundaría en una serie de definiciones "no aplicables" en todos los taxa codificados, y una gran abundancia de caracteres no informativos utilizados en el análisis.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Al incluir nuevos caracteres y taxa relevantes a un análisis cuantitativo de parsimonia, la hipótesis LDR de homología digital de Tetanurae probablemente resultará favorecida sobre la hipótesis BDR. Esto debido a que el estudio previo de Xu *et al.* (2009) ignoró varias transformaciones morfológicas implicadas por BDR, y no incluyó taxa relevantes que no parecen apoyar la hipótesis BDR, tales como tetanuros ancestrales que no exhiben reducción de dedo I, ni morfologías transicionales en los demás dígitos

Hipótesis específicas:

- 1) La hipótesis LDR se mantendrá como la más parsimoniosa al analizar la distribución de los caracteres sobre estructuras filogenéticas levemente diferentes que considerarán algunos debates vigentes respecto a las posición internas de los terminales dentro de Theropoda.
- 2) Tratar los caracteres multiestado con diferentes criterios de parsimonia (ordenados y no ordenados) no afectará los resultados obtenidos, manteniendo la ventaja de LDR
- 3) *Limusaurus* no es un taxón clave para aclarar la actual discusión de homología, por lo que al ser excluido del análisis, los resultados mantendrán la ventaja de LDR

OBJETIVO GENERAL:

Resolver cuál hipótesis sobre homología digital en Tetanurae (LDR ó BDR) es más parsimoniosa, mediante el "mapeo" de cambios morfológicos involucrados en cada hipótesis sobre la filogenia de Theropoda, tomando en cuenta nuevos caracteres y taxa relevantes, más allá de los previamente considerados en el estudio de Xu *et al.* (2009).

Objetivos específicos:

- a) Definir caracteres manuales **particulares** para cada hipótesis (BDR y LDR), generando dos matrices codificadas para una selección de taxa relevantes con descripciones publicadas de sus manos
- b) Revisar en detalle el análisis previo de Xu *et al.* (2009) para asegurarse de incluir todos los caracteres manuales informativos utilizados en aquel estudio.
- c) Incluir otros taxa relevantes, hasta ahora ausentes en la discusión, incluyendo formas en las que sólo recientemente se ha descrito la mano en publicaciones, como *Majungasaurus*, *Eoabelisaurus*, *Australovenator* y *Carnotaurus*.
- d) Comparar el número de pasos involucrados para cada hipótesis de homología (BDR vs LDR) sobre una hipótesis filogenética de consenso.
- e) Volver a comparar ambas hipótesis considerando todo carácter multiestado como no ordenado. Esto, para abordar la posibilidad de que el ordenamiento de los caracteres afecte el resultado entre BDR y LDR.

- f) Demostrar la validez general de mapear caracteres manuales sobre una filogenia, como alternativa más simple a re-hacer el análisis filogenético de Theropoda para cada hipótesis de homología.
- g) Argumentar que las conclusiones sobre homología no se ven afectadas por debates menores sobre detalles en la filogenia al explorar el mapeo de caracteres en distintos arreglos filogenéticos.
- h) Explorar formas de abordar la crítica que la diferencia en el número de pasos para cada hipótesis está influenciada por las diferencias de tamaño en las matrices de datos utilizadas en cada una de ellas
- i) Depuración de los datos: Identificar sólo los caracteres decisivos para diferenciar cada hipótesis de homología. La razón para ello se debe a que hay transformaciones morfológicas muy alejadas del nodo Tetanurae, ya que ocurrieron muy temprano en la evolución de Theropoda, o en grupos muy anidados al interior de tetanuros. Estas se contabilizarán de igual forma, sea que se acepte la hipótesis LDR o BDR para la identidad de los dedos de Tetanurae. Estos y otros cambios morfológicos que se repiten en los mismos nodos para ambas hipótesis no afectarán el resultado en términos de diferencias en número de pasos, y no son cruciales para distinguir entre ellas.

MATERIALES Y MÉTODOS

FILOGENIA Y TAXA UTILIZADOS

Para comparar hipótesis sobre homología de los dígitos, y definir los caracteres que cambian según cada una, deben discutirse especialmente aquellos taxa en los que se conoce bien la mano. La mano no se preserva con facilidad, siendo desconocida o muy fragmentaria en la mayoría de terópodos, pero existen descripciones publicadas de manos razonablemente completas para 25 taxa relevantes, representantes de los principales grupos y categorías morfológicas involucradas en la discusión, lo que se discutirá en las siguientes secciones.

El árbol en la fig. 9 representa las relaciones filogenéticas de Theropoda de acuerdo a distintos estudios cladísticos, aplicadas a la muestra de 25 taxa relevantes con manos descritas en publicaciones y/o analizadas directamente en la colección de referencia. Las relaciones filogenéticas más relevantes se encuentran bastante bien resueltas, consistentes con todos los análisis filogenéticos más exhaustivos, fijando restricciones claras al debate sobre la identidad digital de Tetanurae. Los árboles de las figuras 10 y 11 presentan modificaciones para indicar aquellos nodos en donde aún existe falta de consenso.

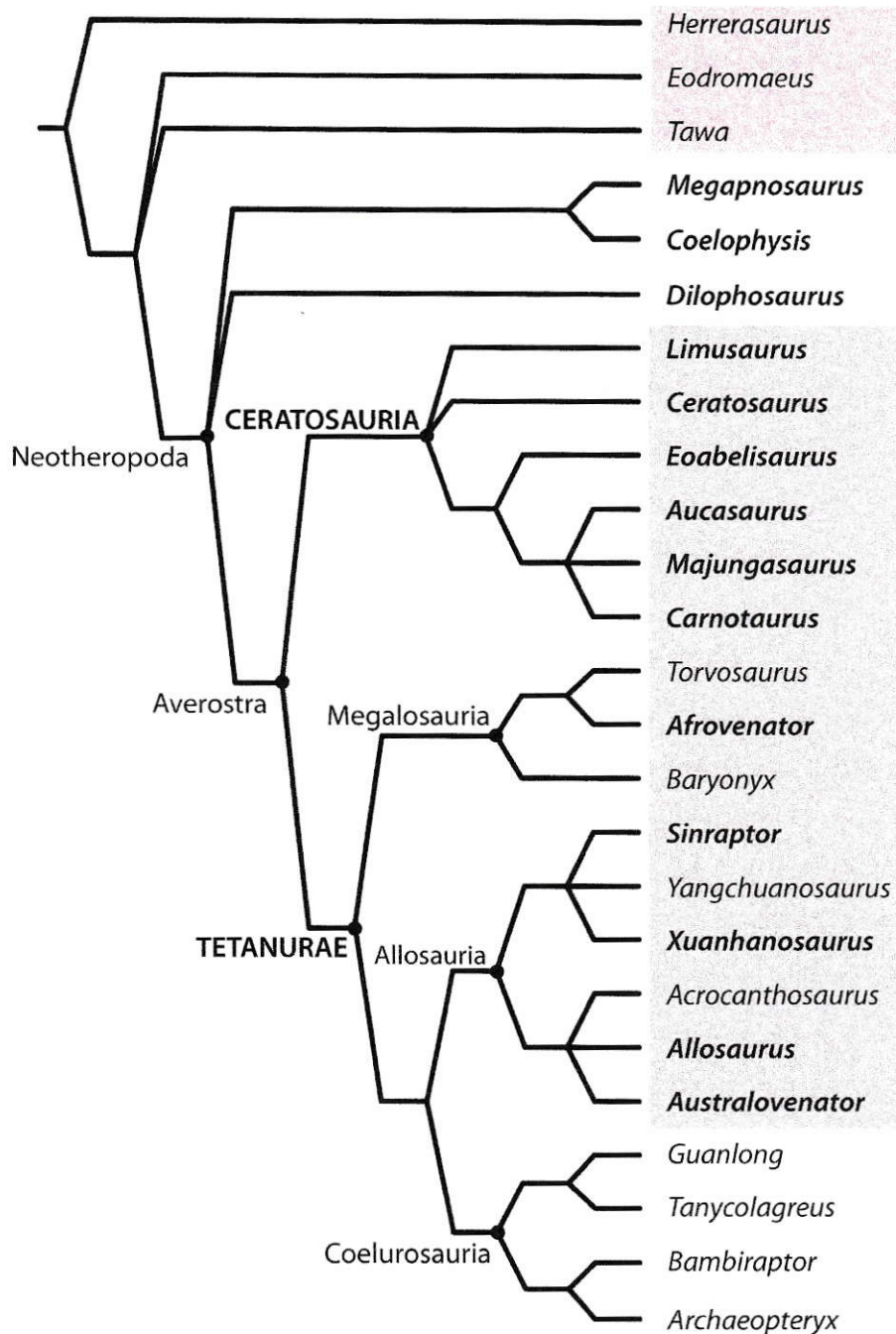


Fig. 9 Relaciones filogenéticas consensuadas de los taxa utilizados en el presente estudio, basadas en diferentes estudios cladísticos de Theropoda (Senter 2007, Carrano et al. 2008, Xu et al. 2009, Nesbitt et al. 2009, Ezcurra et al. 2010, Carrano et al. 2012). Utilizando este cladograma restringido como base, se procedió a la optimización de los caracteres y sus transformaciones, contabilizando el número de pasos para cada set de caracteres (BDR y LDR), e identificando la posición de cada transformación en las distintas ramas. La barra color crema abarca a los taxa en los cuales se enfoca la discusión. La barra de color rosa agrupa a los taxa del grupo externo

Confección de matrices de caracteres manuales convencionales según las hipótesis LDR y BDR

A partir de fotografías y descripciones morfológicas disponibles para 25 taxa con manos, representando los principales grupos involucrados, se construirán matrices preliminares (taxa vs caracteres) de los cambios morfológicos en los dedos implicados por la hipótesis I-II-III, y otra para los cambios implicados por la hipótesis II-III-IV. Los caracteres de cada matriz se definieron de manera convencional, utilizando comparación a grupos externos (Maddison *et al.* 1984), comparando la morfología manual de Tetanurae con la de los terópodos pentadáctilos no-tetanuros. Esto permite identificar los cambios en caracteres manuales involucrados por los escenarios BDR y LDR que fueron codificados para una selección de taxa cruciales, generando matrices de datos manuales LDR y BDR. Los caracteres definidos sumaron un total de 62 para la hipótesis BDR y 51 para LDR y pueden ser revisados en la sección ANEXOS de este documento.

SELECCIÓN DE TAXA

Sólo se consideraron taxa para los cuáles existen descripciones publicadas de una mano razonablemente completa, o aquellos cuya preservación de elementos permitía su inclusión en el análisis. Por otra parte la posición filogenética es también relevante. En particular, el debate debe centrarse en las ramas colindantes al origen de los Tetanurae (formas ancestrales de Tetanurae, y grupos

inmediatamente externos a Tetanurae; Fig. 9) donde la homología digital está siendo debatida. Los cambios morfológicos producidos en ramas muy alejadas de este nodo (ya sea muy por fuera de Tetanurae, o muy anidado al interior de Tetanurae) tenderán a ser contados de igual forma tanto en la hipótesis LDR como BDR, resultando no-informativos para hacer distinciones entre ambas.

CODIFICACIÓN DE LOS CARACTERES

Para la construcción de la matrices, los datos fueron recabados tanto de las publicaciones originales de cada taxón, como de las revisiones y análisis más exhaustivos realizados con posterioridad a su descripción. Para aquellos taxa que carecían de la vista adecuada, o las descripciones no son lo suficientemente explícitas, se recurrió a la matriz codificada por Xu et al. (2009); en aquellos casos en que no fue posible obtener tal información (porque el taxón en cuestión no fue incluido en el análisis de Xu et al 2009), se optó por codificar como carácter desconocido (?). Notable excepción a esto la hacen aquellos taxa que pudieron ser codificados mediante su observación directa (holotipos, paratipos, o replicas) en visita a la colección de referencia a la cual pertenecen. Tal es el caso de *Herrerasaurus* (PVSJ 373), *Coelophysis* (AMNH 6517), *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Allosaurus* (USNM 4735), *Archaeopteryx* (AMNH-FR 5120, AMNH-FR 9060), *Bambiraptor* (AMNH 30554), *Tanycolagreus* (AMNH 587), *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Xuanhanosaurus* (YPM 4938). Especial mención se debe a Ph.D. Matthew Carrano, Curador de la colección de Dinosauria del *National Museum of Natural History*, quien aportó con fotos de su autoría para la

codificación de *Aucasaurus*, *Carnotaurus*, *Torvosaurus*, como también con ilustraciones realizadas por el mismo de *Dilophosaurus*, *Megapnosaurus*, *Afrovenator* y *Torvosaurus*.

Las unidades taxonómicas (OTU's) utilizadas en este estudio y el origen de los datos con que sus caracteres fueron codificados se lista a continuación:

1) *Herrerasaurus ischigualastensis* Sereno y Novas 1993

Material: Mano completa, articulada

Fuente: Sereno (1994); Revisión directa de holotipo PVSJ 373

2) *Eodroameus murphi* Martinez 2011

Material: Mano completa, articulada

Fuente: Martinez (2011)

3) *Tawa Hallae* Nesbitt et al, 2009

Material: Mano completa, descripción incompleta

Fuente: Nesbitt et al. (2009)

4) *Dilophosaurus wetherilli* Welles, 1993

Material: mano completa, articulada

Fuente: Welles (1993); Dibujos y notas aportados por PhD. Matthew Carrano.

5) *Coelophysis bauri* (Cope, 1887)

Material: Mano completa, articulada, unida a matriz mineral

Fuente: Cope (1887); revisión directa de especímenes AMNH 7224 y AMNH 30631

6) *Megapnosaurus rhodesiensis* (Raath, 1969)

Material: Mano completa, con 5 dígitos

Fuente: Raath (1969), Ilustraciones aportadas por PhD. Matthew Carrano basada en espécimen QG 1

7) *Ceratosaurus nasicornis* Gilmore, 1920

Material: Mano casi completa, con metacarpos I-IV, y una falange en cada dígito

Fuente: Gilmore (1920); revisión directa de holotipo USNM 4735

8) *Limusaurus inextricabilis* Xu et al. 2009

Material: Mano completa, con reducción de dígito I

Fuente: Xu et al. (2009)

9) *Eoabelisaurus mefi* Pol & Rauhut 2012

Material: Mano completa, semi articulada

Fuente: Pol & Rauhut (2012)

10) *Aucasaurus garridoi* Coria et al. 2002

Material: Mano completa, semi articulada

Fuente: Coria et al. (2002); Fotografías provistas por M. Carrano

11) *Majungasaurus crenatissimus* (Depéret, 1896)

Material: Mano completa, semi articulada

Fuente: Burch & Carrano (2012)

12) *Carnotaurus sastrei* Bonaparte et al., 1990

Material: Mano completa

Fuente: Ruiz et al (2011)

13) *Torvosaurus tanneri* Galton & Jensen, 1979

Material: Metacarpos I, II y III, y falange I-1, referida a *Torvosaurus*

Fuente: Galton & Jensen 1979

14) *Afrovenator abakensis* Sereno et al. 1994

Material: Elementos manuales no articulados correspondientes a los metacarpo I y II, falanges I-1, I-2, II-1 (incompleta), II-3, III-3 y III-4 (incompleta)

Fuente: Sereno et al (1994)

15) *Baryonyx walkerii* Charig & Milner 1986

Material: Falange ungual de gran tamaño, atribuida a dígito I

Fuente: Charig & Milner (1986, 1997)

16) *Sinraptor dongi* (Currie & Zhao, 1993)

Material: Elementos manuales aislados correspondientes a los metacarpos II, III y IV completos, falanges no unguales I-1, II-2, III-1 y una falange ungual (II-3 o III-4)

Fuente: Currie & Zhao (1993)

17) *Yangchuanosaurus zigongensis* (Gao, 1998)

Material: Elementos manuales desarticulados que incluyen los metacarpos I al IV, y las falanges I-1 y II-1

Fuente: Gao (1998)

18) *Xuanhanosaurus qilixiaensis* Dong, 1984

Material: Mano prácticamente completa y articulada, sin falanges II-2, II-3 y III-4, y presencia de vestigio de metacarpo IV

Fuente: Dong (1984); revisión directa de holotipo YPM 4938

19) *Acrocantnosaurus atokensis* Stovall & Langston, 1950

Material: Mano completa, desarticulada

Fuente: Currie & Carpenter (2000)

20) *Allosaurus fragilis* Marsh 1877

Material: Mano completa y articulada

Fuente: Revisión de topotipo USNM 4734 y molde YPM - PU 14554

21) *Australovenator wintonensis* Hocknull et al. 2009

Material: Mano prácticamente completa, faltando el metacarpo III, y la falange III-2

Fuente: White *et al.* (2012)

22) *Guanlong wucaii* Xu *et al.* 2006

Material: Mano completa y articulada

Fuente: Xu *et al.* (2006)

23) *Tanycolagreus topwilsonii* Carpenter *et al.* 2005

Material: Mano prácticamente completa, desarticulada, sin preservación de falanges III-1 y III-2

Fuente: Carpenter *et al.* 2005; revisión directa de YPM 56523 (molde del original) y holotipo AMNH 587 (originalmente asignado a *Ornitholestes*)

24) *Bambiraptor feinbergi* Burnham *et al.* 2000

Material: Mano completa

Fuente: Revisión directa de holotipo AMNH 30554

24) *Archaeopteryx lithographica* Meyer, 1861

Material: Mano completa, articulada

Fuente: Revisión directa de replicas del original AMNH-FR 5120 y AMNH-FR 9060

COMPARACIÓN DE HOMOLOGÍAS POR MAPEO DE CARACTERES EN UNA FILOGENIA PRE-ESTABLECIDA

Una vez construidas las matrices de caracteres manuales para BDR y LDR, se analizó cada matriz como en un análisis filogenético convencional utilizando MESQUITE v. 2.74 (Maddison & Maddison 2010), pero **restringiendo la topología completa del árbol**. Así se obtuvo, con el criterio de parsimonia, el número de pasos para cada matriz dentro de este árbol restringido. Luego, con la ayuda de PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2003) se obtuvo la optimización AccTran y DelTran para mapear los cambios morfológicos de la mano sobre el árbol según BDR y LDR, y así discutir la evolución morfológica en cada hipótesis. El mismo método se utilizó con caracteres ordenados y no ordenados para ver si nuestro ordenamiento de caracteres multiestado estaba afectando los resultados. Como árbol base se utilizó la filogenia de Theropoda presentada en la figura 12, basada en los análisis que utilizan información más actualizada y extensa (Senter 2007, Carrano 2008, Ezcurra 2010, Carrano, 2012; Pol & Rauhut, 2012).

Un análisis detallado de la distribución de cada carácter en un árbol filogenético es entregado por Mesquite v. 2.74 (Maddison & Maddison, 2010) mediante el uso de la opción "Trace Character History", que permitió no solo poder verificar aquellas codificaciones que eran equivalentes para ambas matrices, si no además poder discriminar las transformaciones idénticas que ocurrían en cada matriz. Con esto se pudo identificar cuales transformaciones son exclusivas para cada

matriz, generando un árbol "podado" de gran utilidad para comprender las diferencias que pudieron ocurrir en ambos escenarios evolutivos (ver objetivos específicos, letra i)

Para obtener el valor de parsimonia y las optimizaciones AccTran y DelTran de aquellos arboles filogenéticos con menor grado de resolución (es decir, incluyendo politomías que reflejen actuales debates filogenéticos), se utilizó nuevamente MESQUITE v. 2.74 (Maddison & Maddison, 2010) ya que dicho software permite que la topología de cada árbol sea libremente modificada, entregando nuevas optimizaciones sobre tales árboles. Las figuras 10 y 11 muestran las topologías alternativas que fueron utilizadas.

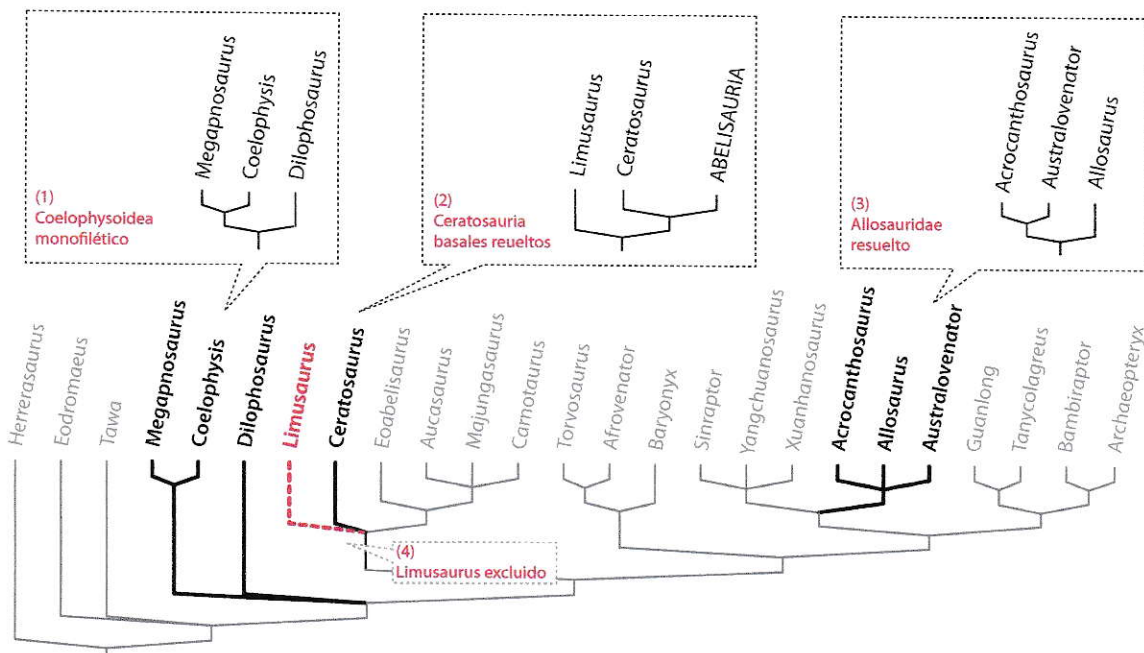


Fig. 10: Diferentes alternativas de resolución filogenética, que reflejan distintos puntos de vista sobre las relaciones intragrupo en Theropoda, y sobre las cuales se analizaron las posibles alternativas evolutivas de transformación manual; (1) Coelophysoidea monofilético (Carrano 2008, 2012); (2) Limusaurus en posición menos derivada que Ceratosaurus (Xu et al. 2009); (3) Allosaurus ancestral; (4) árbol sin *Limusaurus*.

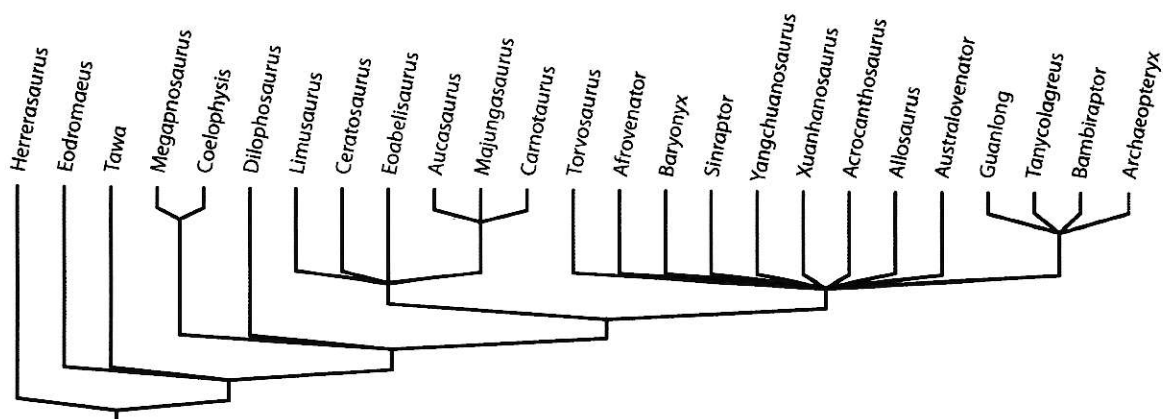


Fig. 11: Árbol filogenético de menor resolución de grupos internos utilizado en el presente estudio a fin de reflejar los actuales debates sobre las relaciones intragrupo, particularmente al interior de Tetanurae.

ASPECTOS DE POSICIÓN Y ORIENTACION ANATÓMICA

Con el fin de indicar de una manera exacta y precisa la posición y dirección de las distintas partes del cuerpo de un vertebrado, se emplean ciertos términos descriptivos que deben ser conocidos desde el principio. Para la interpretación de estos términos debe quedar aquí sentado que se aplican a un cuadrúpedo en posición ordinaria de pie. La superficie dirigida hacia el plano de sustentación (el suelo) se denomina **ventral**, y la opuesta, **dorsal**; las relaciones de las distintas partes en estas direcciones se designan en conformidad con estos mismos nombres. El **plano longitudinal medio** divide al cuerpo en dos mitades similares. Una formación o superficie más próxima que otra al plano medio se dice que es **medial** (o interna) respecto de esta última, y una formación o superficie más alejada que otra del plano medio se dice que es **lateral** (o externa). Los planos paralelos al plano medio son **sagitales**. Los planos **transversales** o **segmentales** cortan el eje

longitudinal del cuerpo perpendicularmente al plano medio. Un **plano frontal** es perpendicular a los planos transversales y medio. El extremo del animal en que se halla la cabeza se designa como **anterior** o **craneal**, y el extremo en que se halla la cola, **posterior** o **caudal**. Se designan, de conformidad con esto, las relaciones de superficies o formaciones respecto al eje longitudinal del cuerpo. Respecto a las partes de la cabeza, los términos correspondientes son **rostral** y **caudal**. Ciertos términos se usan en sentido especial cuando se aplican a los miembros. Los términos **proximal** y **distal** expresan distancias relativas de algunas partes del cuerpo a partir de su eje longitudinal. Por debajo del carpo el término utilizado es **dorsal** y **palmar**, y por debajo del tarso, **dorsal** y **plantar**.

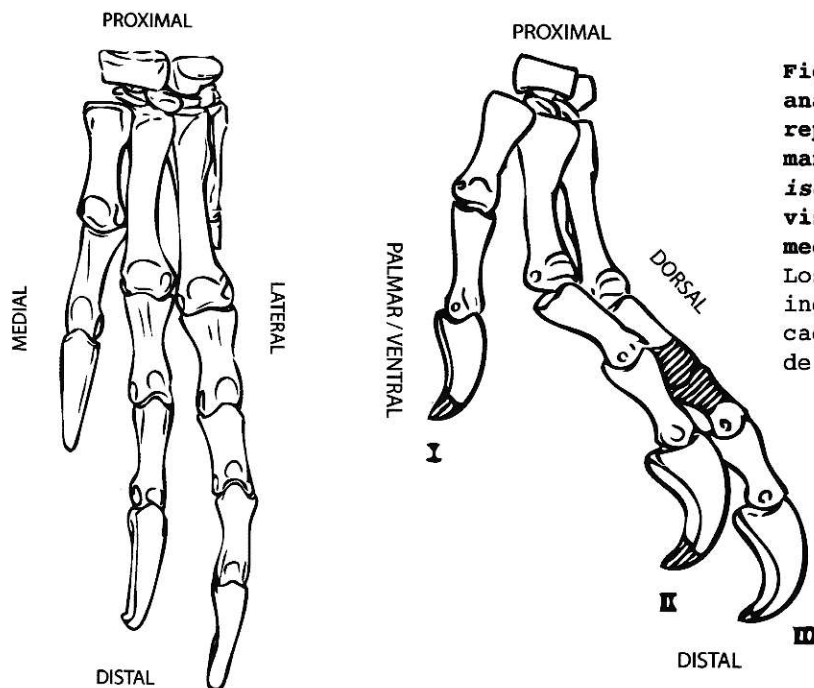


Fig.12: orientaciones anatómicas manuales, representadas con la mano de *Herrerasaurus ischigualastensis* en vista dorsal (izq.) y medio-dorsal (centro). Los números romanos indican la identidad de cada dígito (modificado de Sereno 1993)

RESULTADOS

1) Largo de árboles para ambas hipótesis:

El conteo de pasos, o largo de árboles filogenéticos, realizado sobre el árbol base propuesto en la fig. 9, dio como resultado 160 y 188 pasos para la matrices de caracteres LDR y BDR respectivamente, señalando una ventaja relativa de 28 pasos menos para un posible escenario de reducción lateral de dígitos en Tetanurae. Al considerar todo carácter multiestado como no ordenado, los valores disminuyeron a 157 (LDR) y 182 (BDR), con una diferencia de 25 pasos en contra de BDR, manteniéndose la ventaja relativa de la hipótesis LDR.

Nº	Árbol filogenético utilizado	Criterio parsimonia	Nº de pasos	
			LDR	BDR
1	Base (fig. 9)	Ord	160	188
		No ord	157	182

TABLA 1: Resultados de largo de árboles obtenido al mapear los dos sets de caracteres (LDR y BDR) sobre una topología pre-establecida de relaciones filogenéticas. La columna en azul destaca el menor número de pasos que involucra la hipótesis de reducción lateral de dígitos (LDR).

2) Número de pasos en topologías alternativas

Manteniendo la tendencia anterior, en los diferentes arreglos filogenéticos realizados al árbol base de la fig. 10 la matriz de datos LDR obtuvo un menor número de pasos en comparación a su contrapartida. El número de pasos más alto alcanzado recayó en aquel árbol de menor resolución (con mayor cantidad de politomías) para la matriz de datos BDR con 199 pasos, siendo por tanto, la hipótesis filogenética y de

homología de menor parsimonia. Las diferencias en nº de pasos que se presentan en los distintos arreglos del árbol base indicarían una baja influencia de estos sobre la presente discusión de homología. Al comparar cada matriz de datos bajo diferentes criterios de parsimonia (Ordenado vs. No ordenado), se contabilizó una diferencia constante de 3 y 6 pasos para las matrices LDR y BDR respectivamente en todos los árboles alternativos, misma diferencia que se observó en los resultados de la tabla 1. Para todos las alternativas filogenéticas, la diferencia de pasos entre ambos sets de datos (LDR vs. BDR) sumó 28/25 (ord/no ord), con la excepción del árbol #7 (ver tabla 2) que, con 31/28 (ord/no ord) pasos de diferencia se impone como el árbol de mayor diferencia entre ambas hipótesis.

Nº	Árbol filogenético utilizado	Criterio parsimonia	Nº de pasos	
			LDR	BDR
2	Coelophysoidea monofilético (Fig. 10-1)	Ord	160	188
		No ord	157	182
3	Allosauria resuelto (Fig. 10-3)	Ord	159	187
		No ord	156	181
4	<i>Limusaurus</i> grupo hermano a <i>Ceratosaurus</i> (Fig. 10-2)	Ord	160	188
		No ord	157	182
5	#2 + #3	Ord	159	187
		No ord	156	181
6	#2 + #3 + #4	Ord	159	187
		No ord	156	181
7	Árbol menos resuelto (fig. 11)	Ord	168	199
		No ord	165	193

TABLA 2: Resultados de largo de árboles obtenido al mapear los dos sets de caracteres (LDR y BDR) sobre diferentes arreglos filogenéticos alternativos. La columna en azul destaca el menor número de pasos que involucra la hipótesis de reducción lateral de dígitos (LDR). En rojo se destaca el valor más alto obtenido entre todas las filogenias alternativas.

3) Número de pasos sin *Limusaurus*

Al excluir a *Limusaurus* de cada uno de los arreglos filogenéticos analizados, el número de pasos se reduce en todos ellos, con respecto a los anteriores resultados, entre 8-10 pasos para la matriz LDR, y entre 17-16 pasos para la matriz BDR (a excepción del árbol de menor resolución #12 donde la diferencia fue entre 15-14 pasos). Si bien la ventaja de la hipótesis LDR se mantuvo, la diferencia entre ambas matrices se acortó a 21/18 pasos (ord/no ord) comparado al punto anterior en los árboles #8-11 (tabla 3), es decir, 7 pasos menos de diferencia en los mencionados árboles bajo ambos criterio de parsimonia. En el caso del árbol #12 (tabla 3), y bajo la misma comparación, la diferencia se reduce en 6 pasos para ambos criterios de parsimonia.

Nº	Árbol filogenético utilizado	Criterio parsimonia	Nº de pasos	
			LDR	BDR
8	árbol base excluyendo a <i>Limusaurus</i> (fig. 10-4)	Ord	150	171
		Unord	148	166
9	Coelop. monofilético s/ <i>Limusaurus</i> (Fig. 10-1/4)	Ord	150	171
		Unord	148	166
10	Allosauria resuelto s/ <i>Limusaurus</i> (Fig. 10-3/4)	Ord	149	170
		Unord	147	165
11	#9 + #10	Ord	149	170
		Unord	147	165
12	Árbol menos resuelto s/ <i>Limusaurus</i>	Ord	159	184
		Unord	157	179

TABLA 3: Resultados de largo de árboles obtenido al mapear los dos sets de caracteres (LDR y BDR) sobre diferentes arreglos filogenéticos alternativos, pero excluyendo a *Limusaurus*. La columna en azul destaca el menor número de pasos que involucra la hipótesis de reducción lateral de dígitos (LDR). En rojo se destaca el valor más bajo obtenido entre todas las filogenias alternativas.

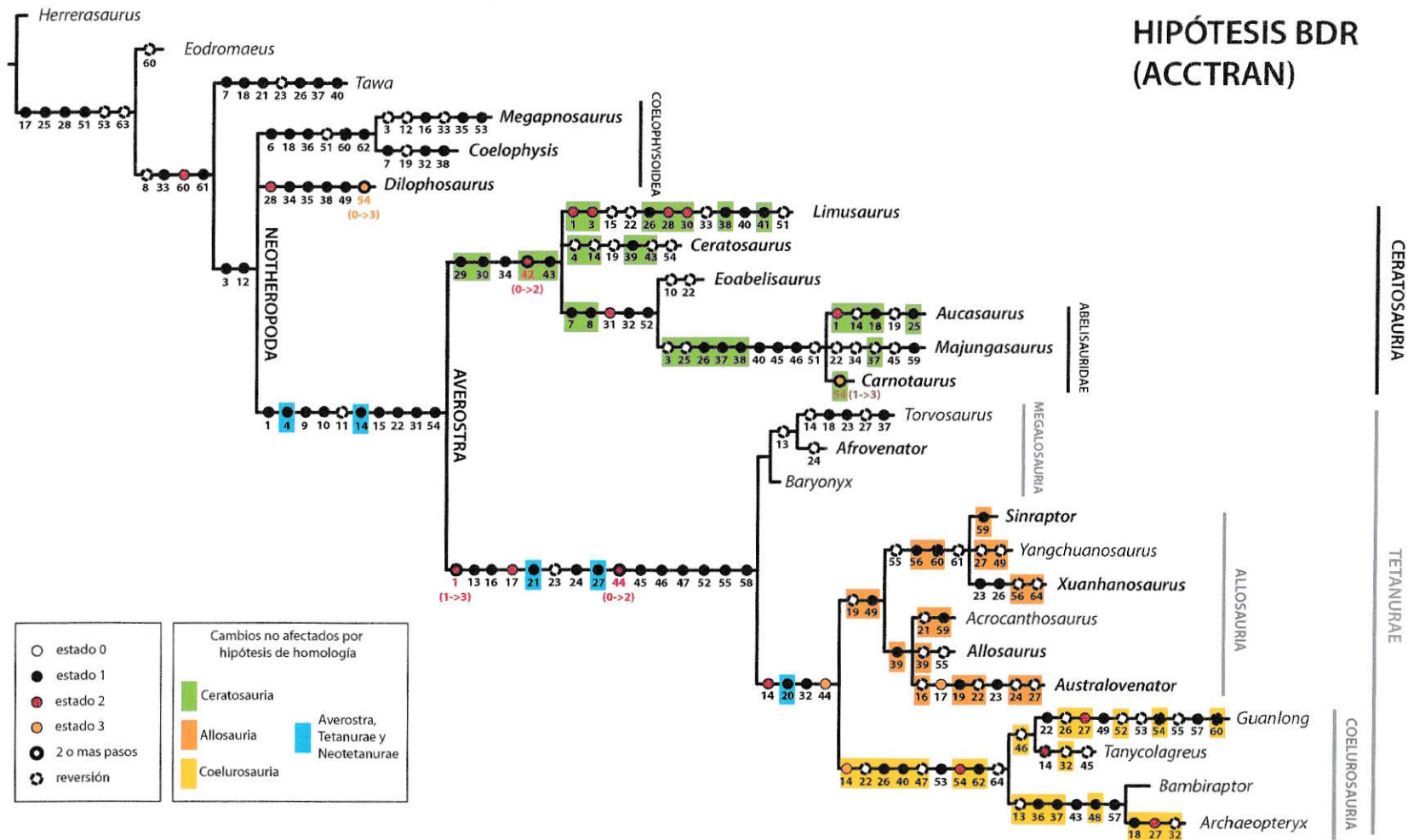
4) Optimización y mapeo de caracteres sobre la filogenia

Todas las transformaciones involucradas en cada nodo y terminal del árbol filogenético base (Fig. 9) fueron mapeados y se presentan en las figuras 13 y 14. La observación los cambios asociados a los distintos nodos permitió determinar el sentido que tomarían la evolución de los dígitos al interior de los distintos clados para cada hipótesis (LDR vs. BDR), pudiendo también determinar cuáles de esos cambios son equivalentes en ambas, es decir, no se ven afectados por los distintos escenarios evolutivos. De esta forma se pudo determinar que al interior de los grupos más importantes de Averostrá como lo son Ceratosauria, Allosauria y Coelurosauria, existe una mayoría de transformaciones que se mantienen constantes independiente del criterio de homología que se esté aplicando, siendo en los tres casos más del 50% del total de transformaciones. Los valores exactos del número de pasos al interior de estos clados, así como el nº de transformaciones invariables frente a cada hipótesis se presentan en la tabla 4.

		LDR				BDR			
		AccTran		DelTran		AccTran		DelTran	
		total	invar	total	invar	total	invar	total	invar
Ceratosauria		49	28 (57%)	48	35 (73%)	50	28 (56%)	53	35 (66%)
Tetanurae	Megalosauria*	7	4	9	2	7	4	10	2
	Allosauria	22	18 (82%)	21	16 (76%)	25	18 (72%)	29	16 (55%)
	Coelurosauria	32	21 (60%)	33	21 (64%)	32	21 (60%)	34	21 (62%)

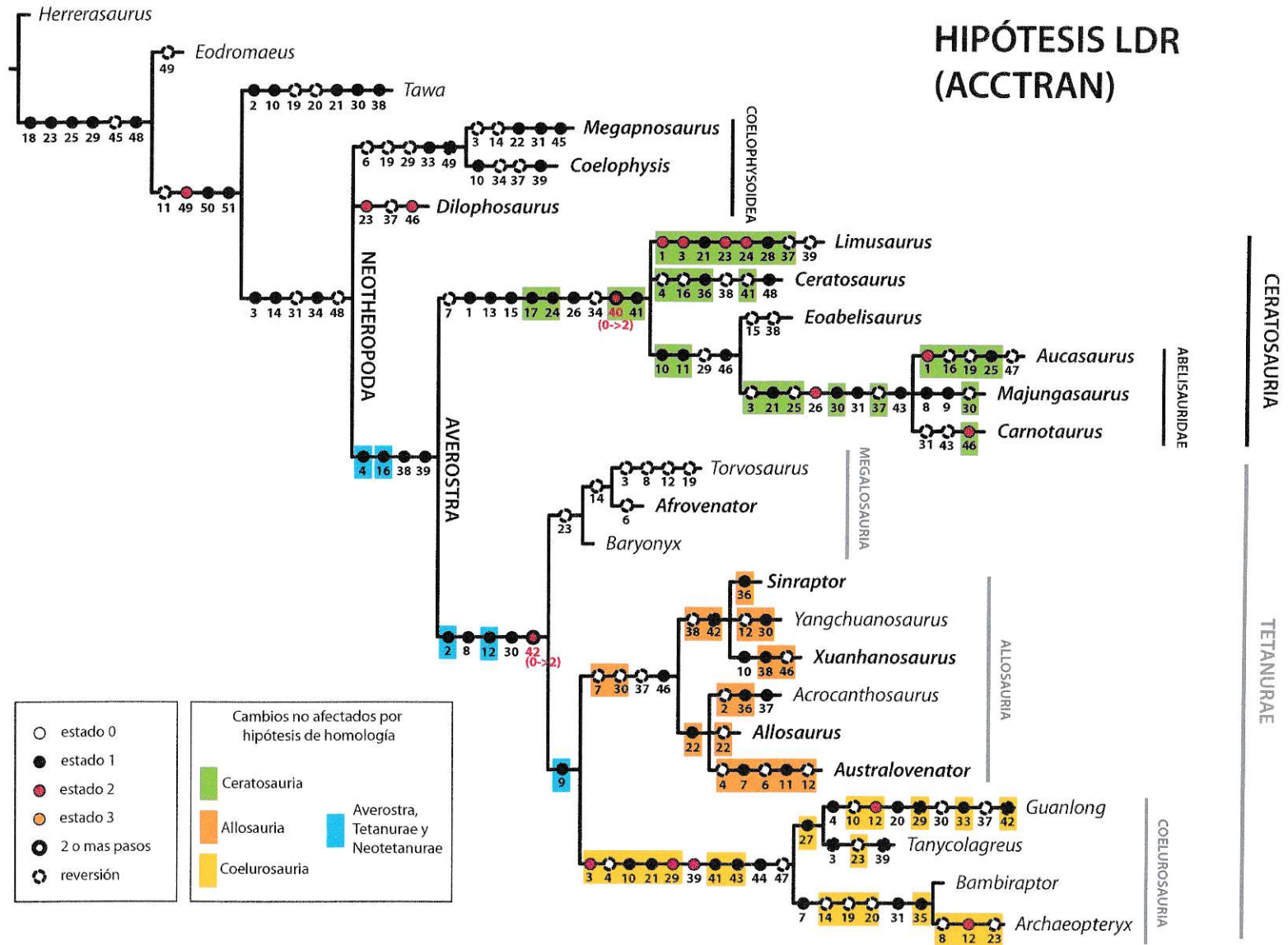
TABLA 4: Consistencia de las transformaciones al interior de los clados de Averostrá, donde se centra la presente discusión. Los clados Ceratosauria, Allosauria y Coelurosauria presentan una importante equivalencia de transformaciones que son independientes de la hipótesis de homología con que se analicen. (*) debido al bajo aporte de información manual provisto por Megalosauria, no se pudo determinar si concurre en el mismo fenómeno

HIPÓTESIS BDR (ACCTRAN)



Figs. 13 y 14 (p. op.): Transformaciones manuales para ambas hipótesis, mapeadas sobre el árbol filogenético pre-establecido utilizando la optimización Acctran. Cada punto representa un cambio particular identificado por su número inferior en referencia a la lista de caracteres correspondiente. Los recuadros coloreados indican aquellos caracteres equivalentes en para ambas hipótesis. Destaca la acumulación de cambios en el nodo tetanurae para BDR (fig. 13) cosa que no ocurre en su contrapartida LDR (fig. 14 p. op.)

HIPÓTESIS LDR (ACCTRAN)



El mapeo de caracteres no solo evidencia un mayor número de sinapomorfías al interior de los ya nombrados nodos, si no además la notoria diferencia que se establece en los nodos Averostra y Tetanurae, que en la hipótesis BDR (optimización AccTran) acumulan 10 y 15 cambios respectivamente, de los cuales un bajo número corresponde a cambios compartidos con LDR (ver figs. 13 y 14). Comparando esto último (para BDR) en una optimización DelTran, el nº de pasos se acorta en Averostra a 2, pero en el nodo Tetanurae se mantiene una mayor acumulación de transformaciones asociadas al cambio de identidad de los dígitos, sumando un total de 11 cambios, y tan solo uno de ellos compartido con LDR.

Una acucioso análisis de cada carácter optimizado en los árboles de ambas hipótesis (LDR-BDR) para ambos criterios de optimización (AccTran y DelTran) permitió detectar cuáles eran aquellas transformaciones equivalentes o redundantes para ambas hipótesis, eliminándolas o "podándolas" de cada árbol, obteniendo como resultado solo aquellas que son características para cada topología, como puede observarse en las figuras 13 y 14.

Sabiendo que al interior de Ceratosauria, Allosauria y Coelurosauria los cambios son relativamente invariables al comparar ambos sets de caracteres, vale preguntar ¿qué cambios fundamentales en estos grupos están siendo señalados en estos mapas de caracteres? y si estos permiten representar la evolución de los dedos al interior de estos clados. A continuación se listan los cambios constantes en ambas

hipótesis para los tres grupos mencionados, y además se incluyen las autapomorfías que ocurren en *Limusaurus* y *Ceratosaurus*:

CERATOSAURIA: *La mano ceratosauriana se caracteriza por la reducción del dígito I, menor curvatura de las unguales (en los casos en que se conocen), acortamiento de los metacarpos y simplificación de sus articulaciones distales (esto último también ocurre en Coelurosauria)*

#17/29 - acortamiento dorso-ventral en superficie articular proximal de falange unguis II

#24/30 - unguis de dígito II se hace menos curva

#40/42 - unguis en dígito III se torna recta

#41/43 - angostamiento en extremo distal del Mc III

***Limusaurus* (autapomorfías):** *Su mano reúne muchas transformaciones, siendo más derivada que plesiomórfica. Su anatomía global se asemeja más a la de abelisauridos, salvo por no presentar el extremo acortamiento de sus huesos. Cambios en la posición filogenética de Limusaurus a una posición más cercana a Abelisauridae reduce el número de pasos en 9 para BDR y 6 para LDR.*

#1/1 - Mc I pierde falanges y se convierte en vestigial

#3/3 - reducción del Mc I a un 40% respecto al Mc II

#21/26 - fosa del ligamento extensor en superficie dorsal del Mc III poco desarrollada

#23/28 - acortamiento de falange II-2 (la más corta)

#24/30 - unguis del dígito II se torna recta

#28/41 - acortamiento dorso-ventral de superficie articular proximal en falange unguis III

#37/38 - cambio de forma troclear a redondeada en extremo distal del Mc III

Ceratosaurus (autapomorfías): *Muchos de sus caracteres repiten formas que ocurren por fuera de Ceratosauria, posiblemente de carácter ancestral con respecto a otros Theropoda pentadáctilos.*

#4/4 - Reversión a un Mc I alargado, doblando en longitud a su ancho

#16/14 - acortamiento Mc II (en relación al Mc III)

#36/39 - asimetría en cóndilos distales del Mc III

#41/43 - reversión a extremo distal del Mc III ensanchado

Abelisauridae: *La mano de este clado reúne varias transformaciones comunes que la hacen ser derivada dentro de Ceratosauria*

#3/3 - cambio en la proporción del Mc I, a un 60% de la longitud del Mc II

#21/26 - fosa del ligamento extensor en superficie dorsal del Mc III poco desarrollada

#25/25 - superficie articular distal del Mc II se torna redondeada, posible reversión en *Aucasaurus*

#30/37 - pérdida del proceso proximolateral abultado del Mc III, posible reversión en *Majungasaurus*

#37/38 - cambio de forma troclear a redondeada en extremo distal del Mc III

ALLOSAUROIDEA: Los cambios que aquí ocurren están referidos a estructuras pequeñas, procesos óseos, zonas de inserción, y no con proporciones entre los huesos, o cambios en la forma de las articulaciones que involucren cambios mayores de identidad entre dígitos.

#7/19 - pérdida del contrafuerte (tab) medial en Mc I

#30/49 - pérdida de proceso abultado en extremo proximo-lateral del Mc III-IV

Metriacanthosauria

#38/56 - Fosa extensora del Mc III-IV se profundiza

#42/60 - Reducción del dedo IV-V a un dígito sin falanges

Allosauria

#22/39 - asimetría de cóndilos distales del Mc II-III, se vuelven lo más asimétricos en toda la mano

COELUROSAURIA: La gran acumulación de cambios que presenta este nodo, y que también se repite al interior de sus grupos anidados, se puede interpretar como una anatomía manual muy derivada de este clado, en relación a sus posibles ancestros neotetanuros. Abundan convergencias y autapomorfías. La adición de otros taxa podría aumentar esta diferencia con tetanuros ancestrales, incluso no considerando grupos como Alvarezsauridos, Therizinosaurios y otras formas muy diferenciadas

#3/14 - Mayor reducción en longitud del Mc I-II con respecto tetanuros ancestrales, solo un 40% de la longitud de su metacarpo lateral

#4/22 - Alargamiento del Mc I a proporciones similares a ancestros pre-averostros, pero además con adelgazamiento

#10/26 - fosa extensora del Mc I menos profunda o desarrollada, con posible reversión en *Guanlong*

#21/40 - fosa extensora del Mc II menos profunda o desarrollada

#29/54 - aplanamiento latero-medial del metacarpo III en vista proximal, con posible reversión en *Guanlong*

#41/47 - angostamiento del extremo distal del Mc III

#43/62 - Alargamiento del Mc IV

Tyrannosauroidea

#27/46 - cambio a posición ventrolateral del Mc III, posible autapomorfía de *Guanlong*

Paraves: no existen transformaciones que realmente identifiquen una anatomía ancestral para el ACMR entre *Bambiraptor* y *Archaeopteryx*, ya que la mayoría son convergencias, o autapomorfías que caen en el nodo por no conocerse en alguno de estos taxa.

#14/13 - unguis I supera en tamaño a unguis II, posible autapomorfía de *Archaeopteryx*

#19/37 - pérdida del proceso (flange) dorsolateral del Mc II sobre el Mc III

#20/36 - Adelgazamiento de superficie medial-proximal del Mc II

#35/48 - la diáfisis del Mc III se hace curva

AVEROSTRA, TETANURAE Y NEOTETANURAE:

A diferencia de los clados anidados en Averostra, comentados previamente, pocos caracteres fueron podados en estos nodos, donde se centra la presente discusión. Debido que es en estos puntos donde se concentran los cambios que diferencian una hipótesis de otra, se describirán con mayor detalle en la siguiente sección

5) Análisis de árboles con caracteres "podados"

Una acucioso análisis de cada carácter optimizado en los árboles de ambas hipótesis (LDR-BDR) para ambos criterios de optimización (AccTran y DelTran) permitió detectar cuáles eran aquellas transformaciones equivalentes o redundantes para ambas hipótesis, eliminándolas o "podándolas" de cada árbol, obteniendo como resultado solo aquellas que son características para cada topología, como puede observarse en las figs. 13 y 14. A continuación se procede a listar las transformaciones que ocurren justamente en aquellos nodos y taxa donde se ha establecido la homología debatida de los dígitos, es decir, en Averostra, Ceratosauria, *Limusaurus*, Tetanurae y Neotetanurae, sumando además al nodo Coelurosauria que, si bien se aleja del debate, ya se observa una acumulación de transformaciones que indicarían que la mano de este último grupo es un elemento altamente derivado en relación a sus ancestros. Las transformaciones se enumeran siguiendo el siguiente orden: # del carácter - (criterio de optimización) - transformación

deducida (la lista completa de caracteres se puede encontrar en la sección ANEXOS)

Hipótesis BDR:

AVEROSTRA:

- #1 - (ambos) - reducción falangeal dígito I: 2 a 1 falange
- #11 - (ACC) - pérdida de contrafuerte (tab) ventromedial en Mc I
- #22 - (ACC) - acortamiento del Mc II
- #31 - (ambos) - reducción falangeal en dígito III: 4 a 3 falanges
- #54 - (ACC) - cambio de forma en superficie articular proximal del Mc IV de subrectangular a triangular

CERATOSAURIA:

- #34 - (ACC) - cambio de forma en superficie articular proximal del Mc III de subrectangular a triangular

- *Limusaurus* (autapomorfias):

- #4 - (DEL) - acortamiento Mc I
- #14 - (DEL) - alargamiento del Mc II respecto al Mc III
- #15 - (ACC) - reversión a un dedo II trifalangeal
- #22 - (ACC) - reversión a un Mc II que dobla en longitud dorsoventral a su ancho
- #33 - (ambos) - acortamiento del Mc III respecto al Mc IV
- #40 - (ACC) - reducción en profundidad de fosa extensora del Mc III
- #51 - (ACC) - pérdida de fosa del tendón colateral en Mc IV

TETANURAE: la mayoría de las transformaciones puramente BDR asumen que el dedo IV debe haberse modificado a tal punto de cambiar su superficie articular, sumar 3 falanges no unguales, y por lo visto reinventar una unguar IV que antes no estaba. También debe desaparecer completamente el dedo I, sin ningún rastro o vestigio, y el dedo II "asumir la identidad" del desaparecido I, o al menos llegar a asemejarse bastante.

- #1 - (ambos) - pérdida completa del dedo I
- #13 - (ACC) - unguar de dígito II pasa a ser la de mayor
- #15 - (DEL) - reducción de falanges en dígito II
- #16 - (ambos) - cóndilos distales de Mc II se tornan asimétricos
(los más asimétricos)
- #17 - (ambos) - área prox. del Mc II se hace más pequeña que Mc III
- #23 - (ACC) - superficie medial del Mc II se angosta
- #24 - (ACC) - superficie articular prox. de Mc II se hace triangular
- #44 - (ACC) - ganancia de 2 falanges en dedo IV
- #45 - (ambos) - alargamiento próximo-distal del Mc IV
- #46 - (ambos) - lateralización de la posición del Mc IV
- #47 - (ACC) - ensanchamiento de extremo distal de Mc IV
- #51 - (DEL) - aparición de fosa de tendón colateral en Mc IV
- #52 - (ambos) - expansión de superficie medial del Mc IV
- #54 - (DEL) - superficie artic. prox. de Mc IV se hace triangular
- #55 - (ACC) - superficie artic. distal de Mc IV pasa a ser completamente troclear
- #58 - (ambos) - ganancia de falange unguar en dedo IV

- **Neotetanurae:** *Pocos cambios, casi todos ocurrieron en Tetanurae, y acá solo continúan su modificación*

#14 - (ambos) - acortamiento del Mc II con respecto al III

#32 - (ACC) - alargamiento penúltima falange en dígito III

#44 - (ambos) - dígito IV se vuelve tetrafalangeal

COELUROSAURIA: *no hay cambios relevantes en la discusión, más bien transformaciones propias del adelgazamiento de los metacarpos en coelurosauria. Quedan absolutamente fuera de la problemática.*

#40 - (ambos) - reducción en profundidad de fosa extensora del metacarpo III

#53 - (ACC) - angostamiento mediolateral de superficie articular proximal de Mc IV

Hipótesis LDR:

AVEROSTRA: *Los cambios están asociados a un ajuste en la proporción de los metacarpos, que se mantendrá en Tetanurae*

#4 - (DEL) - acortamiento del Mc I

#16 - (DEL) - alargamiento del Mc II en relación al Mc III

#29 - (DEL) - superficie artic. prox. de Mc III se torna triangular

#38 - (ACC) - reducción en profundidad de fosa extens. del Mc III

CERATOSAURIA: *Cambios asociados a reducción del dígito I y el III. Dedo IV se mantiene como un elemento vestigial, o asociado a una falange pequeña y terminal*

#1 - (ambos) - pérdida de 1 falange en dedo I

#7 - (ACC) - pérdida de contrafuerte ("tab") en aspecto medial de metacarpo I

#26 - (ACC) - reducción falangeal (1) en dígito III

#34 - (ACC) - aumento en grosor de Mc III

- **Limusaurus:** sin cambios característicos tras la poda

TETANURAE: Destaca la pérdida completa del dedo IV, con reversiones aisladas a un vestigio metacarpal

#8 - (ACC) - ganancia de proyección (flange) dorsolateral en Mc I

#30 - (ACC) - pérdida del proceso proximo-lateral robusto en Mc III

#31 - (DEL) - pérdida de contrafuerte ("tab") en aspecto dorsomedial en Mc III

#42 - (ambas) - pérdida completa del dígito IV

NEOTETANURAE: Cambios en proporciones de las falanges del dedo III

#39 - (ACC) - alargamiento penúltima falange en dígito III

COELUROSAURIA: Cambios en proporciones de las falanges del dedo III y simplificación de superficie articular distal del mismo.

#39 - (ACC) - mayor alargamiento de penúltima falange en dígito III, alcanzando el doble de longitud que las otras falanges del dígito

#41 - (DEL) - adelgazamiento del extremo distal en Mc III

#44 - (ACC) - acortamiento de Mc IV (solo *Guanlong* exhibe Mc IV)

#47 - (ACC) - adelgazamiento de extremo proximal en Mc IV (solo *Guanlong* exhibe un Mc IV)

DISCUSIÓN

Número de pasos y mapeo de caracteres

El menor número de pasos de LDR establece que deba ser tratada como la hipótesis más parsimoniosa, sin embargo al tratarse de matrices de diferentes tamaños, parte de esa diferencia podría deberse a los pasos contados en esos 11 caracteres más de la lista BDR. De esta forma podría debatirse que la sola ventaja numérica no es en si misma la comprobación de LDR como hipótesis más parsimoniosa. Sin embargo, como se expondrá más adelante, la eliminación de todo carácter no informativo de una matriz de caracteres dinámicos como la utilizada por Xu *et al.* (2009) también genera matrices de distintos tamaños. Por esta razón se hace necesario contrastar los resultados numéricos con un análisis detallado de cada transformación optimizados en el árbol filogenético. Con los cambios mapeados en el árbol (Figs. 13 y 14) se observa que, en ambas hipótesis, la mayoría de ellos están agrupados al interior de los grupos anidados en Averostra, es decir, Ceratosauria, Allosauridae, y Coelurosauria, ocurriendo una situación similar por fuera de Averostra, en "Coelophysoidea" y Tawa (aunque con menor acumulación de cambios).

La agrupación de caracteres (Figs. 13 y 14) en las ramas conducentes a los nodos escalonados del árbol es relativamente similar en los grupos más alejados de la discusión, como los Theropoda, Neotheropoda

troncales al exterior de Averostra y Coelurosauria dentro de Tetanurae. La situación opuesta ocurre en los nodos Averostra, Tetanurae y Neotetanurae, donde queda en evidencia que la diferencia numérica de pasos esta en gran parte representada aquí, donde se requiere de una mayor modificación de la anatomía manual en Averostra y Tetanurae, de forma de poder hacer coherente la estructura manual en Tetanurae con una identificación de dígitos II-III-IV.

Posiciones filogenéticas alternativas

Los resultados presentados en las tablas 2 y 3 ponen en evidencia que las diferentes discusiones sobre posiciones filogenéticas dentro de los grupos menos inclusivos como Allosauridae, Coelurosauria, o la

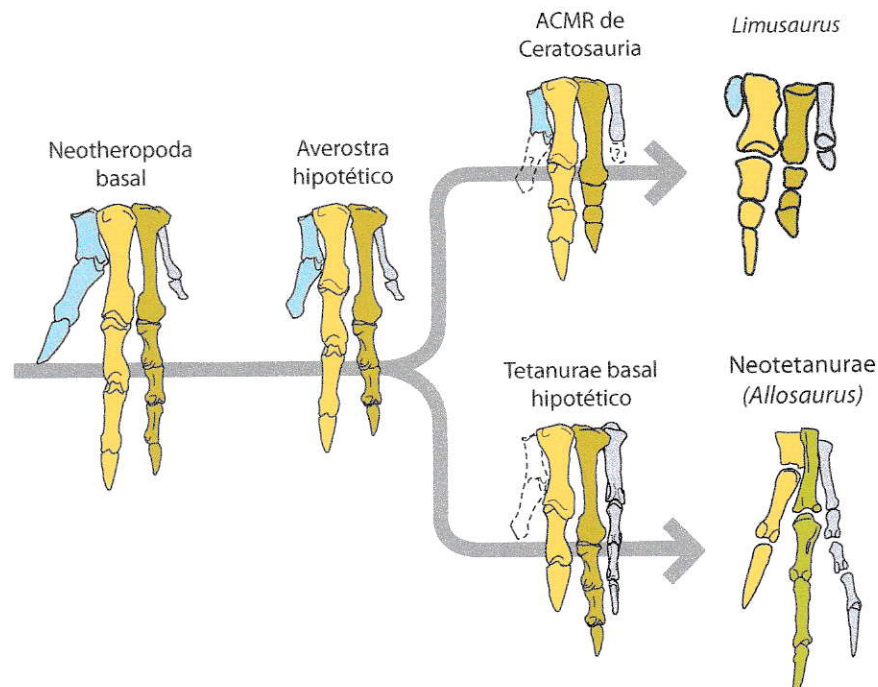


Fig. 15 Eventual dirección del cambio en la morfología manual bajo un escenario de reducción bilateral de dígitos (BDR) a partir del tronco común Averostra, hasta la divergencia entre Ceratosauria y Tetanurae. Nótese que la modificación más radical la sufre la mano del tetanuro ancestral hipotético

consideración de Coelophysoidea como un grupo monofilético, ya sea por separado o en su conjunto, si bien generan cambios en el conteo de pasos, en ningún caso provocaron una ventaja para la hipótesis BDR, manteniéndose LDR como la más plausible con el actual conocimiento. Con esto se puede argumentar que las discusiones menores sobre la resolución interna de los grupos internos a Averostra y otros como Coelophysoidea no tienen relevancia en la presente discusión de homología.

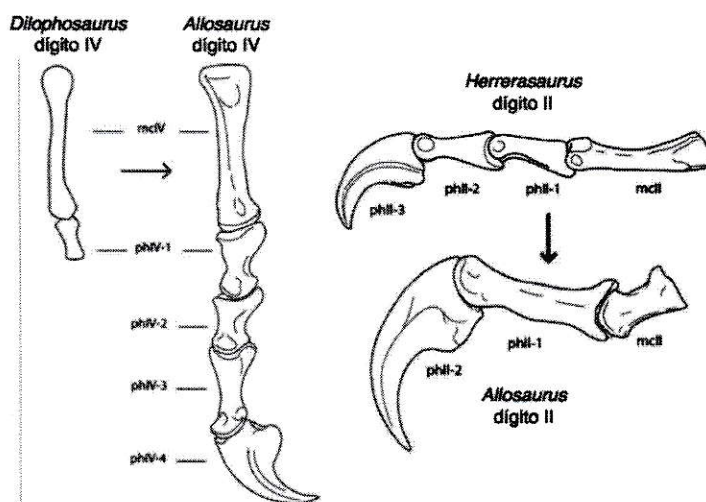


Fig. 16: Transformación digital bajo la hipótesis BDR. La comparación del dígito IV (izquierda) entre un taxón ancestral y otro derivado muestra que, de acuerdo a esta hipótesis, se requirió una reestructuración radical en la morfología ósea, con adquisición de nuevos elementos falangeales. En un caso inverso (derecha), la morfología del dedo II de una forma ancestral (*Herrerasaurus*) se transforma al reducir el número falangeal hacia clados más derivados (fuente: Sergio Soto-Acuña)

Generación de arboles "podados" e identificación de cambios asociados en forma diferencial a cada hipótesis

Del total de cambios mapeados en el árbol filogenético, se logró identificar cuales representan la misma transformación en ambas

hipótesis (ver tabla de equivalencias en sección ANEXOS), y posteriormente excluirlos, generando un árbol al que llamamos "podado" (Figs. 13 y 14). Lo que inmediatamente se hizo evidente fue que gran parte de los cambios excluidos se encontraban al interior de los clados de Averostra, es decir, Ceratosauria, Allosauridae y Coelurosauria, lo que es coincidente con una mayor acumulación de cambios en estos clados que son poco relevantes para la actual discusión sobre homología de dígitos. El número total de pasos tras la "poda" del árbol base fue de 54 en LDR y 78 en BDR (en contraste con los 160 [LDR] y 188 [BDR] del árbol sin podar presentados en tabla 1), es decir que, aun eliminando aquellos pasos que no determinan ninguna diferencia entre ambas hipótesis, la ventaja de LDR se mantiene, sumando una diferencia de 24 pasos en total entre ambas. Estos resultados permiten argumentar que los pasos adicionales que está considerando BDR serían en gran parte debidos al cambio de identidad que debieran sufrir los dígitos para que puedan ser considerados como II-III-IV al interior de Tetanurae. En efecto, al mirar el árbol de la figs. 13 y 14 se puede notar que en los nodos Averostra, Tetanurae y Neotetanurae pocos son los cambios que pueden considerarse equivalentes para ambas hipótesis, en especial en Tetanurae, donde sólo 2 de un total de 15 cambios acumulados fueron excluidos, identificándose aquí lo que ya venía siendo evidente: aceptar un escenario evolutivo de reducción bilateral de dígitos requiere de una mayor modificación la anatomía manual en la base de Tetanurae.

Discusión sobre aspectos anatómicos de relevancia en BDR

Tomando en consideración los caracteres exclusivamente BDR listados en la sección de resultados, se examinó cómo era su distribución en el cladograma completo, y se logró determinar que algunos de ellos tienden a aparecer en forma de paralelismos o convergencias, en especial aquellos referidos a modificaciones en las superficies articulares distales de los metacarpos más laterales (Mc III y Mc IV) que tienden a tomar una forma redondeada, de menor relieve, en Ceratosauria y Coelurosauria, por caminos completamente independientes, posiblemente relacionado a una menor flexibilidad de la articulación metacarpo-falángica, pero en ningún caso correspondiente a una verdadera sinapomorfía de todo Averostra. Algo similar es lo que ocurre con la

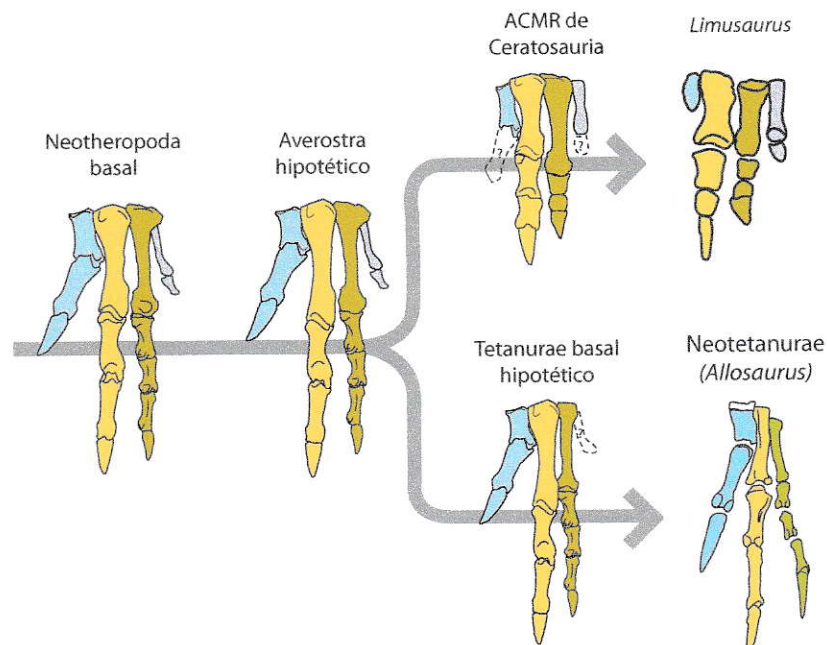


Fig. 17: Eventual dirección del cambio en la morfología manual bajo la hipótesis de reducción lateral de dígitos (LDR) a partir del tronco común Averostra, hasta la divergencia entre Ceratosauria y Tetanurae. En este escenario, la reducción bilateral solo ocurriría en Ceratosauria.

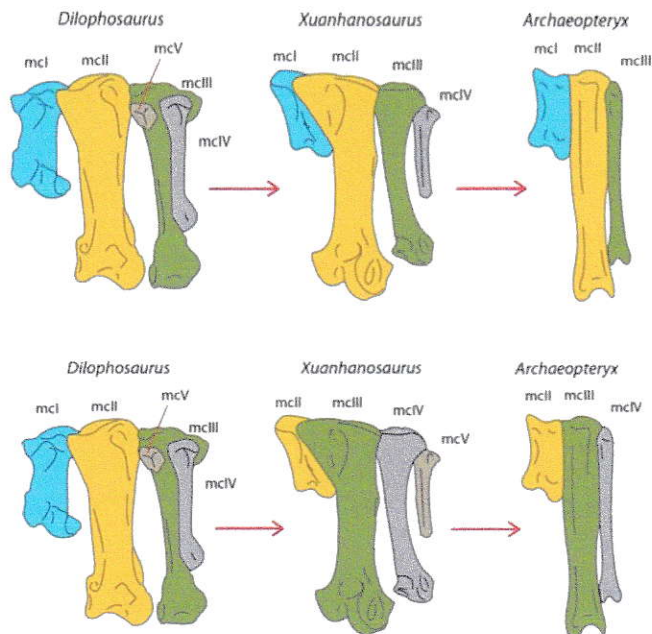


Fig. 18: Interpretación de la homología metacarpal bajo las dos hipótesis.

En la secuencia superior izquierda, que representa a BDR, existe una reducción gradual y pérdida de los metacarpos IV y V dentro de Theropoda. Los metacarpos I, II y III mantienen sus proporciones.

Bajo el escenario BDR (secuencia inferior) se asume la pérdida del metacarpo I y V, además del cambio en las proporciones de los metacarpos II, III y IV. (modificado de original, aportado por S. Soto-Acuña)

llamada fosa del tendón extensor del metacarpo III que aparece en forma paralela en *Limusaurus*, todo Abelisauridae, Coelurosauria y *Tawa*. La tendencia a simplificar las articulaciones distales en los metacarpos laterales y al menor desarrollo de sus zonas de inserción de tejido blando es concurrente entre Ceratosauria y Coelurosauria, en el primero posiblemente debido al extremo acortamiento de sus elementos óseos. Otros cambios anatómicos de carácter más discretos, como aquellos referidos a procesos óseos (flanges), rebordes abultados (tabs), y argumentados por Xu *et al.* (2009) como aspectos de importancia en la identidad de cada dígito, ni siquiera se mantuvieron tras la "poda" o exclusión de cambios equivalentes, e incluso para los metacarpos III y IV presentaron diversos paralelismos en todo Theropoda.

Aquellos cambios identificados como relevantes en la transformación manual hacia una identidad digital II-III-IV son:

- Una importante reducción falangeal debiera ocurrir en el dedo I, perdiendo en primer lugar su falange ungual en la base de Averostra, para proseguir con una reducción aun mayor, hacia un vestigio metacarpal en Ceratosauria, o la completa pérdida de este dedo en tetanuros ancestrales, no ocurriendo reinversiones posteriores de esta estructura en los grupos más anidados de este clado.
- Una posible reducción en longitud del metacarpo II pudo haber representado una fase transicional en averostros ancestrales de acortamiento proximo-distal de este elemento, para finalmente adoptar proporciones similares a las que ostentase el Mc I ancestral, es decir, un hueso acortado, sin embargo es una interpretación que debe tomarse con cautela.
- Por otra parte, el dígito II debiera perder completamente una falange no ungual a la base de Tetanurae para adquirir una condición bifalangeal, sus cóndilos distales alterar el plano de simetría latero-medial y su ungual alargarse considerablemente.
- El dedo III debe perder una de sus falanges no unguales en la base de Averostra, conservando solo 3 en total. Posteriormente deberían aumentar en tamaño cada uno de estos elementos, asumiendo longitudes similares a su metacarpo III
- El dígito IV es sin duda el que debe experimentar los mayores cambios para que la hipótesis BDR sea coherente (fig. 16). Su condición ancestral se presenta como un dedo monofalangeal, o como un vestigio metacarpal, condiciones presentes desde *Herrerasaurus* hasta neoterópodos ancestrales. En el escenario más conservador (es decir, asumiendo el menor número posible de cambios), los tetanuros

ancestrales debieron aumentar el número de falanges, reinventando una falange ungueal (hasta ahora desconocida en Theropoda), sumando al menos 2 falanges no ungueales más hacia neotetanuros, desarrollando superficies articulares distales más complejas, lateralizando la posición del dedo IV (cuya posición ancestral es ventrolateral a sus vecinos), y sumando otra serie de cambios de su metacarpo que permitan que este dedo ahora se parezca más a un dedo III ancestral, como expansión de su superficie medial-dorsal, adopción de una forma triangular del extremo proximal de en vista dorsal, y un alargamiento de este hueso a proporciones cercanas a su vecino medial.

La modificación manual extrema a la base de Tetanurae hace que esta hipótesis de reducción bilateral de los dedos manuales en todo Averostira sea menos plausible (aunque no imposible), debido a las profundas modificaciones que sufren los dígitos, sin un mecanismo o evento propuesto que permita reunir esa abundancia de cambios producidos bajo una hipótesis que explique tal concertación de fenómenos.

Discusión sobre aspectos anatómicos de relevancia en LDR

La examinación de los cambios exclusivamente LDR derivó en una inevitable conclusión: la modificación manual ocurre en un grado menos radical, debido a que los dedos conservan su anatomía e identidad tras la divergencia de los dos linajes averostros. Esto involucra que la reducción bilateral de dígitos habría comenzado después de la divergencia de estos clados, posiblemente en los ancestros

ceratosaurianos, y el linaje tetanuro solo perdió el dedo IV (con reversiones a un vestigio metacarpal en algunos representantes) y un paulatino adelgazamiento del dígito III en los Tetanurae de posición menos derivada en el cladograma, resultando en dedos muy gráciles al interior de Coelurosauria, con una morfología manual derivada, pero conservadora en cuanto a las proporciones y número de elementos óseos presentes. Aquellos cambios identificados como relevantes en la transformación manual en LDR son:

- Cambios en las proporciones de los elementos metacarpales a la base de Averostra, representados por el acortamiento del metacarpo I y un metacarpo III más alargado que su vecino lateral, el metacarpo II, proporciones que se mantendrán constantes al interior de Tetanurae.
- La mano ceratosauria es representativa de un proceso de reducción bilateral, con la pérdida de al menos una falange en el dígito I, retención de un metacarpo I corto de menor complejidad anatómica, y Reducción del dígito III con pérdida progresiva de falanges hasta Abelisauridae. El dígito IV se mantiene como un dedo de poco desarrollo, caso semejante al de los Neotheropoda, pero más ancho y acortado.
- En Tetanurae el gran cambio es la pérdida completa del dígito IV, reapareciendo posteriormente en la filogenia en taxa o grupos aislados solo como un pequeño vestigio, sin falanges. Por otra parte el metacarpo III se torna más grácil, con menor representación de proyecciones óseas, pero conserva 4 falanges.
- Alargamiento de la falange III-3 en Neotheropoda, que de aquí en más pasa a ser la más larga de todas en el dedo III. No es posible

determinar si esto ocurriría antes, en Tetanurae, debido a que no se ha preservado esta falange en ningún Megalosauria conocido

- En Coelurosauria continua el alargamiento de la falange III-3, haciéndose desproporcionadamente larga en relación a las otras no unguales del dígito III. Al igual en BDR, es característica la simplificación de las superficies articulares distales del dígito más lateral, situación compartida (en forma independiente) con ciertos ceratosaurios. Los rasgos del dígito IV no son relevantes, pues solo están referidos a *Guanlong*, único Coelurosauria de este estudio con un vestigio metacarpal IV.

Reducción bilateral de dígitos ocurre al interior de Ceratosauria

En el caso de Ceratosauria, y tal como se muestra en las figs. 15, 17 y 19, ocurre una importante reducción y/o acortamiento de los elementos óseos asociados a cada dígito, donde destaca la reducción bilateral. Tanto en los resultados LDR como BDR se ve que la condición de reducción bilateral es característico al interior de este clado, y que forzar ideológicamente tal reducción hacia la base de Averostra solo genera una acumulación de cambios en Tetanurae, pero no mayores cambios en Ceratosauria. La evolución de la mano con dígitos II-III-IV en *Limusaurus* es mejor interpretada como si hubiese ocurrido después de un fenómeno de divergencia desde el linaje conducente a las aves, es decir, solo al interior de Ceratosauria, o en sus posibles ancestros troncales. De hecho, la evidencia se suma a esta idea, debido a que la mano de otros Ceratosauria más cercanos a *Limusaurus* que a Tetanurae,

aun mantienen un dedo I bien constituido: en los ceratosaurios tempranos *Elaphrosaurus* y *Ceratosaurus* se observa un metacarpo I bien desarrollado (no vestigial), con superficies articulares para una posible falange I-1, y en *Eoabelisaurus* un posible abelisaurido ancestral, se conoce la mano completa con un dígito I reducido en tamaño pero anatómicamente completo, con dos falanges (fig. 19). Por tanto, la mejor interpretación es aquella en que el ACMR entre Ceratosauria y aves poseía un dedo I completo, bifalangeal, tal como en terópodos pentadáctilos tempranos.

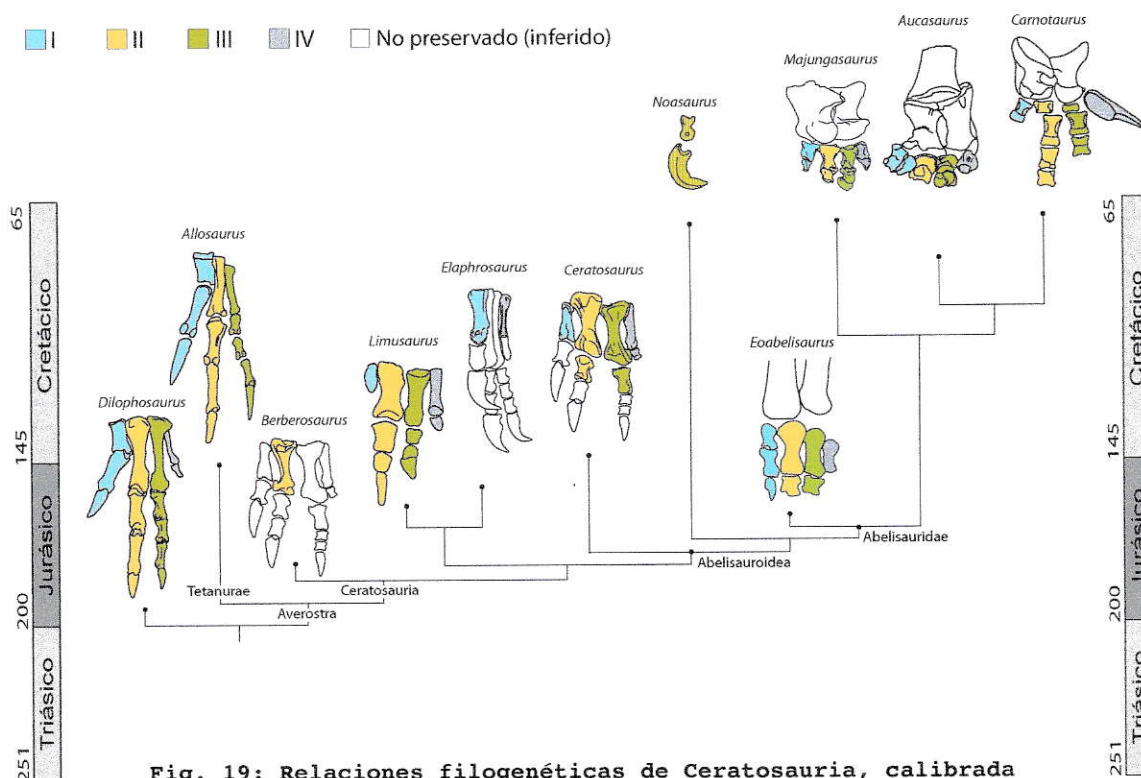


Fig. 19: Relaciones filogenéticas de Ceratosauria, calibrada temporalmente, donde se observa que ocurre una reducción bilateral de dígitos al interior de este clado (con mayor reducción en *Abelisauridae* derivados). Se puede apreciar que *Eoabelisaurus* aun presenta un dígito I que, a pesar de estar reducido en tamaño, conserva sus elementos falangeales. Tal situación sería contradictoria a una reducción de este dedo en averostras ancestrales (modificado de original, aportado por S. Soto-Acuña; no a escala).

La anatomía manual de *Limusaurus* no representa una mano ancestral para todo Averostra, si no una estructura altamente derivada, rica en autapormofías.

La diferencia en número de pasos que se da entre BDR y LDR al comparar los distintos árboles propuestos excluyendo o no a *Limusaurus* (tablas 1, 2 y 3) fluctúa entre 21 y 28 pasos en aquel árbol más resuelto (#1 vs. #8) y entre 25 y 31 pasos en el de menor resolución (#7 y #12), generando una diferencia que acorta la distancia que existe entre BDR y LDR a 7 o 6 pasos, según se trate de aquel árbol de mayor resolución o viceversa. Sin embargo este estrechamiento de la ventaja de LDR sobre BDR no es suficiente para validar esta última, dejando como antecedente que la presencia de *Limusaurus* no constituye ventaja alguna para resolver un escenario evolutivo en favor de una hipótesis de reducción bilateral, y que incluso suma un mayor número de pasos, haciendo de esta menos parsimoniosa aún.

Otra situación que se hace evidente al mirar las figs. 13 y 14 es que dicho taxón acumula varias autapomorfías tanto en LDR como BDR, la mayoría de las cuales son comunes para ambas hipótesis, dejando en claro que la forma de la mano de *Limusaurus* dista de ser de tipo transicional, atribuible a la estructura del ACMR entre Ceratosauria y Tetanurae, y que se trataría más bien de una anatomía de carácter derivado dentro de ceratosaurios. Afirmar que la mano de *Limusaurus* refleja una condición ancestral de Averostra, no considerando su anatomía como derivada y sólo argumentando su posición filogenética

ancestral dentro de Ceratosauria, obliga a atribuir una reestructuración radical del esqueleto manual en el linaje tetanuro, lo que redundaría en la situación de BDR como hipótesis menos parsimoniosa.

¿Por qué este método supera al de caracteres dinámicos?

El uso de caracteres dinámicos involucra la definición de un set de caracteres que deben ser aplicables a cada elemento a comparar, para lo cual es necesario que cada carácter definido sea aplicable por igual a cada dígito, a modo de poder codificarlos bajo distintas hipótesis de homología. Este fue el uso que se aplicó en Xu et al. (2009), donde se definió un total de 120 caracteres, divididos en 24 rasgos para cada dígito, los cuales se iban iterando y solo se reemplazaba el número que correspondía a cada cual, desconociendo de esta forma que cada dedo tiene su identidad definida por rasgos propios, que no pueden ser aplicables a todo dígito. De esta forma, al aplicar dicha metodología, se introducen muchos datos no informativos, ya que no se podrán codificar varios rasgos en, por ejemplo, aquellos dígitos vestigiales que no poseen procesos óseos llamativos, o un buen desarrollo de superficies articulares o de inserción para tejido blando. Además la inclusión de un número excesivo de taxa, la mayoría de los cuales no conservan elementos óseos manuales, y la codificación de clados anidados muy al interior de Coelurosauria, tales como Therizinosaurios y Alvarezauridos, que ostentan anatomías manuales muy derivadas respecto de sus posibles ancestros tetanuros y que, por tanto, se

alejan de la discusión actual sobre homología, solo promueve un mayor "empatanamiento" artificial de datos que, en el mejor de los casos, serían excluidos del análisis como no informativos. Por ejemplo, para una muestra de 11 taxa de alta relevancia utilizados en el estudio de Xu et al. 2009 (*Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Megapnosaurus* ("Syntarsus"), *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Guanlong* y *Archaeopteryx*), una revisión detallada de los datos utilizados revela que 98 de 120 caracteres en BDR (82%) y 91 de 120 caracteres en LDR (80%) eran invariables, inaplicables, desconocidos o una combinación de estas categorías. La eliminación de caracteres no informativos no tuvo efecto sobre el número de pasos para cada hipótesis, y reveló que pocos de sus caracteres manuales son realmente informativos para la búsqueda del árbol más parsimonioso

Usando esta misma muestra de 11 taxa, comparamos el método de caracteres dinámicos (que re-hace toda la filogenia) con nuestro método de mapeo sobre filogenias preestablecidas. Al mapear los caracteres utilizados por XU et al. (2009) sobre una filogenia preestablecida, encontramos que la conclusión es la misma: Un "empate", sin diferencias significativas entre ambas hipótesis: 96 pasos para LDR y 95 para BDR. Esto ejemplifica que el resultado no depende de re-hacer la filogenia. Más bien, las diferencias con el estudio realizado en esta tesis se deben a al revisión a fondo de los caracteres utilizados.

En cuanto a este virtual empate (96 LDR vs. 95 BDR), la conclusión es idéntica a la obtenida por Xu et al. (2009) utilizando el método de

homología dinámica, lo cual sugiere que el resultado no depende del método utilizado.

Finalmente se propone que la técnica de mapeo utilizada en el presente estudio permite identificar con mayor facilidad aquellos caracteres que son relevantes para una discusión específica de homología, a diferencia del método de homología dinámica, que introduce muchos datos no informativo y dificulta una discusión detallada de la evolución de los caracteres, al solo basarse en resultados numéricos, más que en análisis de la optimización de los rasgos morfológicos tratados.

CONCLUSIÓN

Los datos morfológicos de *Limusaurus* y otros taxa no apoyan la identificación de dígitos II-III-IV en Tetanurae:

En el reciente análisis de los datos morfológicos de Xu *et al.* (2009) los pocos caracteres manuales relevantes se encuentran "empantanados" por una mayoría de caracteres no informativos. Nuestro método, en contraste, conduce la atención directamente a caracteres útiles para discriminar entre ambas hipótesis (BDR vs. LDR). A pesar del argumento de los citados autores de que ciertos caracteres pudieran haber sido pasados por alto y que el hallazgo de *Limusaurus* da soporte a una hipótesis de reducción bilateral de dígitos, muchos (si no la mayoría) de los paleontólogos especialistas continúan identificando los dedos de Tetanurae como I-II-III. Los resultados del presente estudio se alinean con esta práctica: la evidencia morfológica apoya fuertemente a LDR. Además, el mapeo de la evolución de los caracteres manuales (usando optimizaciones AccTran y DelTran) revelan una importante acumulación de cambios morfológicos hacia el nodo Tetanurae en BDR (Fig. 13) cosa que no ocurre en LDR. Consideramos improbable que estos resultados cambien en el futuro, por ejemplo, con la definición de más caracteres para la lista LDR, debido a que dicha definición se encuentra restringida tanto por la realidad morfológica y el requerimiento de que el carácter sea informativo (es decir, relevante para el resultado final). De manera importante, incluir o excluir a *Limusaurus* no altera el resultado. La

evolución de la mano en *Limusaurus* con dígitos I y IV reducidos es mejor interpretada como habiendo ocurrido posterior a la divergencia con el linaje que conduce a aves (figs. 7 Y 19). De hecho, hay bastante evidencia que la mano de otros ceratosaurios, más cercanos a *Limusaurus* que a Tetanurae, aun mantenían un dedo I bien constituido: En los Ceratosauria tempranos como *Elaphrosaurus* y *Ceratosaurus* un se conoce un metacarpo I con superficie articular distal bien desarrollada, indicando la presencia de falanges, y en el abelisauroideo ancestral *Eoabelisaurus* se conoce la mano completa con presencia de un dígito I reducido en tamaño, pero anatómicamente completo, presentando dos falanges. Por tanto, la mejor interpretación es que el ancestro común más reciente compartido por aves y Ceratosauria poseía una dedo I anatómicamente completo (no reducido) como en aquellos dinosaurios pentadáctilos tempranos.

No es necesario hacer un nuevo análisis filogenético cuando las relaciones entre los taxa ya se encuentran bien establecidas

Por otra parte, la metodología aquí implementada se propone como la más idónea para tratar esta discusión particular sobre homología en oposición a la de caracteres dinámicos, ya que evita la incorporación de un gran número de caracteres no informativos o inaplicables, y permite tratar a lo elementos óseos de cada dígito en forma particular, identificando los rasgos que definen su identidad. Además, la posterior optimización de los caracteres sobre una filogenia preestablecida

permite contrastar dos hipótesis de homología, identificando cuales de los cambios son comunes para ambas, separando aquellos característicos de cada una, y pudiendo determinar cuales rasgos son realmente importantes en la discusión, evitando una acumulación de datos no útiles para discriminar entre dos hipótesis de homología. Se propone que, en lo posible, se prefiera este método para discutir homología de rasgos anatómicos complejos, siempre y cuando las relaciones filogenéticas se encuentren bien establecidas y principalmente basadas en otros caracteres no involucrados la discusión.

BIBLIOGRAFÍA

Ahlberg EA, Clack JA & Blom H (2005); The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Nature* 437: 137-140.

Bakker & Galton (1974); Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature*, 248: 168-172.78

Bakker RT (1986); The Dinosaur Heresies: New theories unlocking the mystery of the dinosaurs and their extinction. Primera edición. William Morrow, New York, NY, 481 pp.

Bonaparte JF (1985). A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. *National Geographic Research* 1: 149-151.

Bonaparte JF (1991). The Gondwanian theropod families Abelisauridae y Noasauridae. *Historical Biology*, 5, 1-25.

Boisvert CA, Mark-Kurik E & Ahlberg PE (2008); The pectoral fin of *Panderichthys* and the origin of digits; *Nature*, 456: 636-638.

Brusatte SL, Nesbitt SJ, Irmis RB, Butler RJ, Benton MJ & Norell MA (2010a); The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews* 101: 68-100.

Brusatte SL, Benton MJ, Desojo JB & Langer MC (2010b); The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, 8(1): 3-47.

Brusatte SL, Benson RBJ & Xu X (2010c); The evolution of large-bodied theropod dinosaurs during the Mesozoic in Asia. *Journal of Iberian Geology*, 36(2): 275-296.

Burch SH & Carrano MT (2008); Abelisaurid forelimb evolution: new evidence from *Majungasaurus crenatissimus* (Abelisauridae: Theropoda) from the late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (Suppl. 3), 58A.

Burch SH & Carrano MT (2012): An articulated pectoral girdle and forelimb of the abelisaurid theropod *Majungasaurus crenatissimus* from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32:1, 1-16

Burke A.C. & A. Feduccia (1997); Developmental patterns and the identification of the homologies in the avian hand. *Science* 278:666-669

Carpenter K, Miles C & Cloward K. (2005); New small theropod from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming. En: Carpenter, K (ed.) *The Carnivorous Dinosaurs*. Bloomington, Indiana University Press.

Carrano MT & Sampson SD (2004). A review of coelophysoids (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Europe, with comments on the late history of the Coelophysoidea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 2004, 537-558.

Carrano MT & Sampson SD (2008); The Phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, 6:2, 183-236

Carrano MT, Benson RBJ & Sampson SD (2012); The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, 10 (2). pp. 211-300. ISSN 1477-2019 EISSN: 1478-0941

Carroll, RR (1988). *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W.H. Freeman and Company, New York, 698 pp.

Carroll, R (2009); *The rise of amphibians*; The Johnston Hopkins University Press, 354 pp.

Charig AJ & Milner AC (1986); *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur. *Nature* vol. 324(27): 359-361.

Charig AJ & Milner AC (1997); *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of the Natural Museum of London (Geol.)* 53(1): 11-70.

Chatterjee S (1998); Counting the Fingers of Birds and Dinosaurs, *Science*, 280: 355a.

Chiang C, Litingtung Y, Harris MP, Simandl BK, Li Y, Beachy PA & Fallon J (2001); Manifestation of the Limb Prepatter: Limb development in the absence of Sonic Hedgehog function. *Developmental Biology* 236: 421-435.

Colbert, EH (1989); The Triassic dinosaur *Coelophysis*. *Museum of Northern Arizona Bulletin* 57:1-160.

Coria RA, Chiappe LM, & Dingus L (2002); A new close relative of *Canotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda: Abelisauridae) from the late Cretaceous of Patagonia; *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(2): 460-465

Currie PJ & Zhao X (1994); A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30: 2037-2081.

Currie PJ & Carpenter K (2000); A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA; *Geodiversitas* 22 (2) : 207-246

Daeschler EB, Shubin NH & Jenkins FA (2006); A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan; *Nature*, 440: 757-763.

Dong, Z (1984); A new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Sichuan Basin. *Vertebrata Palasiatica*. 22(3): 213-218

Duboule, D (1994); How to make a limb?. *Nature* 266: 575-576.

Ellenport, CR (1982); "Introducción general", En: Sisson, S; Getty R. & J. Grossman, Anatomía de los animales domésticos, Tomo I; 5ª edición, edit. Masson S.A., 1335 + XLVIII pp.

Ezcurra MD, Agnolin FL & Novas FE (2010) "An abelisauroid dinosaur with a non-atrophied manus from the Late Cretaceous Pari Aike Formation of southern Patagonia", *Zootaxa* 2450: 1-25

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

Galis F, Kundrat M & Sinervo B (2003); An old controversy solved: bird embryos have five fingers. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 18(1):3-9.

Galton PM (1977); On *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. *Paläeont. Z.*, 51: 234-245.

Galton PM & Jensen JA (1979); A new large theropod dinosaur from the Upper Jurassic of Colorado. *Brigham Young University Geology Studies*, 26: 1-12.

Gao Y. (1993); A new species of *Szechuanosaurus* from the Middle Jurassic of Dashanpu, Zigong, Sichuan. *Vertebrata Palasiatica*. 31: 308-314.

Gauthier, JA (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds. Pp. 1-47 in K. Padian (ed.) *The Origin of Birds and the Evolution of Flight. Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8.

Gilmore, CW (1920); Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. *Bulletin of the United States National Museum*, 110: 1-154.

Hocknull SA, White MA, Tischler TR, Cook AG, Calleja ND (2009); New Mid-Cretaceous (Latest Albian) Dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *PLoS ONE* 4(7): e6190.

Holtz TR (1998); A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. *Gaia*, 15: 5-61.

Holtz TR (2000); A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. *GAIA*, 15: 5-61

Holtz TR & Osmólska H (2004); Saurischia; pp. 21-21 en D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, second edition, University of California Press, Berkeley, California

Huene F (1923); Carnivorous Saurischia in Europe since the Triassic. *Bulletin of the Geological Society of America*, 34: 449-458.

Janensch W. (1925) Die Coelurosaurier und Theropoden der Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica*, Supplement VIII: 1-100

Krause DW, Sampson SD, Carrano MT & O'Connor PM (2007); Overview of the history of discovery, taxonomy, phylogeny, and biogeography of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(2): 1-20.

Litingtung Y, Dahn RD, Li Y, Fallon JF & Chiang C. (2002); *Shh* and *Gli3* are dispensable for limb skeleton formation but regulate digit number and identity. *Nature* 418: 979-983.

Lykke Hansen K. (2010). A history of digit identification in the manus of theropods (including Aves); Geological Society, London, *Special Publications* 343: 265-27

Madsen, JH Jr., (1976). *Allosaurus fragilis*: a revised osteology: Utah Geological and Mineral Survey, Bulletin 109, 163 p., 54 pl.

Marsh OC (1884); Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII. The order Theropoda. *The American Journal of Science and Arts, Series 3*, 23: 81-86.

Martinez RN, Sereno PC, Alcober OA, Colombi CE, Renne PR, Montañez IP, Currie BS (2011); A Basal Dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangea. *Science*, 331: 206-210.

Nesbitt SJ, Smith ND, Irmis RB, Turner AH, Downs A & Norell MA (2009); A complete skeleton of Late Triassic saurischian and the early evolution of dinosaurs. *Science* 326: 1530-1533.

Novas FE (1994); New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 400-423.

Novas FE (1996); Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16:4, 723-741

O'Connor JK, Gao K & Chiappe LM (2010); A new ornithuromorph (Aves: Ornithothoraces) bird from the Jehol Group indicative of higher-level diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30:2, 311-321

Owen, R. (1842); Report on British fossil reptiles, part II. *Reports of the British Association for the Advancement of Science*, 11 [for 1841], 60-204.

Padian K & May C (1993); The earliest dinosaurs; pp. 379-381 in S. G. Lucas and M. Morales (eds.), *The Nonmarine Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, Number 3.

Padian, K & L. Chiappe (1998); The origin and early evolution of birds. *Biol Rev* 73:1-42.

Padian K, Hutchinson JR & Holtz TR (1999); Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda), *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(1): 69-80

Padian, K. (2004). "Basal Avialae". In Weishampel, David B.; Dodson, Peter; & Osmólska, Halszka (eds.). *The Dinosauria* (Second ed.). Berkeley: University of California Press. pp. 210-231.

Pol, D & Rauhut, OWM (2012); A middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*, doi:10.1098/rspb.2012.0660

Ramírez, MJ (2007); Homology as a parsimony problem: a dynamic homology approach for morphological data; *Cladistics* 23: 588-612.

Romer, AS (1962); *Anatomía comparada (vertebrados)*; 3ª edición, edit. Interamericana S.A., 407 pp.

Romer, AS (1979); *Osteology of the Reptiles*. 3rd edition, The University of Chicago Press. p 333-415

Rowe TB & Gauthier JA (1990); Ceratosauria. Pp. 151-168 en: D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (eds.) *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley.

Ruiz J, Torices A, Serrano H & López V (2011); The hand structure of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda, Abelisauridae): implications for hand diversity and evolution in abelisaurids. *Paleontology*, 54(6): 1271-1277.

Santa Luca, A. P. 1980. The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. *Annals of the South African Museum* 79:159-211.

Saphiro MD, Shubin NH & Downs JP (2007); Limb diversity and digit reduction in reptilian evolution, En: *Fins into limbs*, Brian K. Hall (Eds.), The University of Chicago Press, pp. 225.

Senter, P (2007): A new look at the phylogeny of coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, 5:4, 429-463

Sereno, PC (1991); Basal Archosaurs: Phylogenetic relationships and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11:S4, 1-53.

Sereno PC, Forster CA, Rogers RR, & Monetta AM (1993); Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. *Nature* 361: 64- 66.

Sereno PC (1994); The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13:4, 425-450

Sereno P. & E. Novas (1994); The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13:451-476

Sereno PC, Wilson JA, Larsson HCE, Dutheil DB & Sues HD (1994a); Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science* 265: 267-271.

Sereno P., Wilson J. & L. Conrad (1994b); New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous; *Proc. R. Soc. Lond. B* (2004) 271, 1325-1330

Sereno PC, Dutheil DB, Iarochene M, Larsson HCE, Lyon GH, Magwene PM, Sidor CA, Varrichio DJ & Wilson JA (1996); Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science* 272: 986-991 .

Sereno PC (1997); The origin and evolution of dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 25: 435-89.

Sereno PC, Beck AL, Dutheil DB, Gado B, Larsson HCE, Lyon GC, Marcot JD, Rauhut OW, Sadleir RW, Sidor CA, Varricchio DD, Wilson GP, Wilson JA (1998); A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. *Science* 282: 1298-1302.

Sereno PC (1999); The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137-2147

Schweitzer MH, Zheng W, Organ CL, Avci R, Suo Z, Freimark LM, Lebleu VS, Duncan MB, Vander Heiden MG, Neveu JM, Lane WS, Cottrell JS, Horner JR, Cantley LC, Kalluri R & JM Asara (2012); Biomolecular

Characterization and Protein Sequences of the Campanian Hadrosaur *B. canadensis*; *Science* 324 (5927): 626-631.

Swofford, D. L. (2003). PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4.0 Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Towers M & Tickle C (2009); Growing models of vertebrate limb development. *Development* 136: 179-190.

Tykoski RS & Rowe T (2004); Ceratosauria. Pp. 47-70 in D. B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (eds.) *The Dinosauria*, Second edition. University of California Press, Berkeley.

Vargas AO & Fallon JF (2005) The digits of the wing of birds are 1, 2, and 3. A review. *J Exp Zool B Mol Dev Evol*, 304: 206-219.

Vargas AO, Kohlsdorf T, Fallon JF, VandenBrooks J, Wagner GP (2008) The Evolution of HoxD-11 Expression in the Bird Wing: Insights from *Alligator mississippiensis*. *PLoS ONE* 3(10):e3325. doi:10.1371/journal.pone.0003325.

Vargas, AO & Wagner, GP (2009). Frame-shifts of digit identity in bird evolution and Cyclopamine-treated wings. *Evolution & Development* 11: 163-169.

Wagner GP, Gauthier JA. (1999). 1,2,3=2,3,4: a solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:5111-5116.

Wang C, R  ther U & Wang B. (2007); The Shh-independent activator function of the full-length Gli3 protein and its role in vertebrate limb digit patterning. *Developmental Biology* 305: 460-469

Welles SP (1984); *Dilophosaurus wetherillii* (Dinosauria Theropoda) osteology and comparisons. *Palaeontographica Abt A*, 185: 85-180.

White MA, Cook AG, Hocknull SA, Sloan T, Sinapius GHK, et al. (2012) New Forearm Elements Discovered of Holotype Specimen *Australovenator wintonensis* from Winton, Queensland, Australia. *PLoS ONE* 7(6): e39364. doi:10.1371/journal.pone.0039364

Xu X, Clark JM, Forster CA, Norell MA, Erickson GM, Eberth DA, Jia C & Zhao Q. (2006); A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. *Nature*, 439: 715-718.

Xu X, Clark JM, Mo J, Choiniere J, Forster CA, Erickson GM, Hone DWE, Sullivan C, Eberth DA, Nesbitt S, Zhao Q, Hernandez R, Jia C-k, Han F-l & Guo Y (2009); A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature*, 459, 940-944.

ANEXOS

LISTA DE CARACTERES PARA HIPÓTESIS LDR

DIGITO I

1. **(ordenado) Dígito I, grado de reducción:** (0) bifalangeal; (1) monofalangeal; (2) vestigio metacarpal, sin falanges.
2. **(ordenado) Contactos del metacarpo I:** (0) solo contacta al vecino lateral en su base; (1) proximálmente apoyado al metacarpo lateral, con superficie de contacto plana
3. **(ordenado) Largo del metacarpo I respecto al metacarpo II:** (0) > 60% del metacarpo II; (1) 60-40% del metacarpo II; (2) < 40% del metacarpo II
4. **Relación longitud/ancho del metacarpo I:** (0) el doble de largo que de ancho; (1) menos del doble del largo que ancho
5. **Diámetro diafisial del metacarpo I:** (0) semejante al metacarpo II; (1) muy delgado, 50% o menos del diámetro de metacarpo II
6. **Contorno del metacarpo I en vista proximal:** (0) subrectangular; (1) triangular, ápex dorsal
7. **Reborde o contrafuerte (tab) en aspecto medial del metacarpo I, visible como una proyección en vista proximal;** (0) ausente; (1) presente
8. **Proyección (flange) dorsolateral en metacarpo I:** (0) ausente; (1) presente
9. **Reborde (tab) ventrolateral en superficie proximolateral del metacarpo I:** (0) ausente; (1) presente
10. **Fosa extensora en superficie dorso-distal del metacarpo I:** (0) profunda, bien desarrollada; (1) lisa o muy somera
11. **Cóndilos distales del metacarpo I:** (0) fuertemente asimétricos; (1) simétricos
12. **(ordenado) Proporción del largo falange I-1 / metacarpo I:** (0) menor o igual a 1,5; (1) > 1,5 - < 2; (2) mayor a 2.
13. **Curvatura de falange unguial, dígito I:** (0) fuertemente curvada; (1) ligeramente curvada
14. **Tamaño relativo de la unguial, dígito I:** (0) aproximadamente igual a la unguial del dígito II; (1) más grande que la unguial del dígito II
15. **Ungual del dígito I:** (0) Presente; (1) Ausente (modificado de #419 Xu et al., 2009)

DIGITO II

16. **Largo del metacarpo II:** (0) menor o igual al metacarpo III; (1) mayor que el metacarpo III
17. **Superficie articular proximal de falange ungual, dígito II:** (0) dorsoventralmente más alta que ancha mediolateralmente; (1) tan ancha como alta
18. **Area en vista proximal del metacarpo II en relación al III:** (0) aproximadamente igual; (1) más grande que III
19. **Proyección dorsolateral del metacarpo II:** (0) ausente; (1) presente
20. **Superficie medial del metacarpo II:** (0) no expandida; (1) expandida proximálmente
21. **Fosa extensora en superficie dorso-distal del metacarpo II:** (0) profunda, bien desarrollada; (1) lisa o muy somera
22. **(no ordenado) Cóndilos distales del metacarpo II:** (0) ligeramente asimétricos; (1) marcadamente asimétricos, los más asimétricos entre los metacarpos.
23. **(ordenado) Largo de penúltima falange, dígito II:** (0) aprox. igual a las otras falanges del mismo dígito; (1) más larga que las otras falanges; (2) más corta que las otras falanges.
24. **Curvatura de la falange ungual, dígito II:** (0) fuertemente curva; (1) ligeramente curva; (2) recta
25. **Articulación distal del metacarpo II:** (0) lisa, redondeada; (1) troclear/ginglimoide

DIGITO III

26. **Número de falanges en dígito III:** (0) tetrafalangeal; (1) trifalangeal; (2) bifalangeal
27. **Posición relativa del metacarpo II en relación al metacarpo III:** (0) lateral; (1) ventrolateral
28. **Superficie articular proximal de falange ungual, dígito III:** (0) dorsoventralmente más alta que ancha mediolateralmente; (1) tan ancha como alta
29. **(no ordenado) Contorno del metacarpo III en vista proximal:** (0) subrectangular; (1) triangular, apex dorsal; (2) dorsoventralmente alta, mediolateralmente aplanada

30. **Proceso lateral abultado en extremo proximal del metacarpo III:** (0) presente; (1) ausente
31. **Reborde o contrafuerte (tab) en aspecto dorsomedial del metacarpo III, sobrepuesto sobre el metacarpo adyacente:** (0) ausente; (1) presente
32. - **ELIMINADO** -
33. **Superficie medial del metacarpo III:** (0) proximálmente expandido; (1) no expandido
34. **Diámetro diafisial del metacarpo III:** (0) similar a los otros metacarpos; (1) extremadamente delgado, 70% o menos del diámetro de otros metacarpos
35. **Eje diafisial del metacarpo III:** (0) recto; (1) curvo
36. **Simetría latero-medial de la articulación distal del metacarpo III:** (0) simétrica o ligeramente asimétrica; (1) fuertemente asimétrica, la más asimétrica de todas
37. **Forma articulación distal del metacarpo III:** (0) dorsalmente redondeada, cóndilos visibles en vista ventral; (1) completamente troclear, cóndilos visibles en vista dorsal.
38. **Fosa extensora en superficie dorso-distal del metacarpo III:** (0) profunda, bien desarrollada; (1) lisa o muy somera
39. **(ordenado) Largo de penúltima falange, dígito III:** (0) aprox. igual a las otras falanges del mismo dígito; (1) más larga que las otras falanges; (2) aprox. el doble de las otras falanges
40. **Curvatura de la unguial en dígito III:** (0) fuertemente curva; (1) recta
41. **Ancho del extremo proximal del metacarpo III:** (0) expandido (al menos el doble respecto a diáfisis; (1) angosto

DIGITO IV

42. **Grado de reducción del dígito IV:** (0) una falange; (1) sin falanges; (2) dígito IV ausente
43. **Relación longitud/ancho del metacarpo IV:** (0) el doble de largo que de ancho; (1) menos del doble del largo que ancho
44. **Longitud proximodistal del metacarpo IV:** (0) > 25% del metacarpo III; (1) < 25% del metacarpo III

45. **Superficie articular proximal del metacarpo IV:** (0) mediolateralmente tan ancho como dorsoventralmente alto; (1) mediolateralmente angosto, dorsoventralmente alto
46. **(no ordenado) Contorno del metacarpo IV en vista proximal:** (0) subrectangular; (1) triangular, apex dorsal; (2) redondeado
47. **Extremo proximal del metacarpo IV en vista dorsal:** (0) no expandido; (1) lateralmente expandido (mayor que en diáfisis)
48. **Fosa del tendón colateral del metacarpo IV:** (0) ausente; (1) presente

DIGITO V

49. **Grado de reducción del dígito V:** (0) una falange; (1) sin falanges; (2) dígito V ausente
50. **Longitud proximodistal del metacarpo V en relación al metacarpo IV:** (0) mayor o igual al 25%; (1) menor al 25%
51. **Relación longitud/ancho del metacarpo V:** (0) el doble de largo que de ancho; (1) menos del doble del largo que ancho
52. **Superficie articular proximal del dígito V:** (0) mediolateralmente tan ancho como dorsoventralmente alto; (1) mediolateralmente angosto, dorsoventralmente alto

LISTA DE CARACTERES PARA HIPÓTESIS BDR

DIGITO I

1. (ordenado) Grado de reducción del dígito I (modificado de #398 y #400 de Xu et al., 2009): (0) bifalangeal; (1) monofalangeal; (2) vestigio metacarpal, sin falanges; (3) dígito I ausente
2. - ELIMINADO -
3. (ordenado) Largo del metacarpo I en relación al metacarpo II (modificado de #405 Xu et al., 2009): (0) > al 60% del metacarpo II; (1) 60-40% del metacarpo II; (2) < 40% del metacarpo II
4. Relación longitud/ancho del metacarpo I (carácter #403 Xu et al., 2009): (0) el doble de largo que de ancho; (1) menos del doble del largo que ancho
5. Diámetro diafisial del metacarpo I (carácter #407 Xu et al., 2009): (0) similar al de otros metacarpos; (1) extremadamente delgado, 50% o menos que en otros metacarpos
6. Contorno del metacarpo I en vista proximal (modificado de #400 y #411 Xu et al., 2009): (0) triangular, apex dorsal; (1) subrectangular
7. Fosa extensora en superficie dorso-distal del metacarpo I (carácter #414 Xu et al., 2009): (0) profunda, bien desarrollada; (1) lisa o muy somera
8. Cóndilos distales del metacarpo I (modificado de carácter #403 Xu et al., 2009): (0) marcadamente asimétricos, los más asimétricos de todos los metacarpos; (1) simétricos o ligeramente asimétricos
9. Curvatura de falange unguual en dígito I (carácter #420 Xu et al., 2009): (0) fuertemente curva; (1) débilmente curva
10. Falange unguual en dígito I: (0) presente; (1) ausente
11. Reborde o contrafuerte (tab) en aspecto ventromedial del metacarpo I: (0) ausente; (1) presente
12. Tamaño relativo de la unguual en dígito I (modificado de carácter #419 Xu et al., 2009): (0) aprox. igual a la unguual del dígito II; (1) más grande que la unguual del dígito II

DIGITO II

13. Tamaño relativo de la unguual en dígito II: (0) igual o más pequeña que otras unguuales; (1) la más grande de todas

14. (ordenado) **Tamaño relativo del metacarpo II con respecto al III:** (0) 60-100% del metacarpo III; (1) de mayor tamaño que metacarpo III; (2) 40-60% del metacarpo III; (3) < 40% del metacarpo III
15. **Grado de reducción en dígito II (modificado de carácter #424 Xu et al., 2009);** (0) trifalangeal; (1) bifalangeal
16. **Cóndilos distales del metacarpo II:** (0) ligeramente asimétricos o simétricos; (1) marcadamente asimétricos, los más asimétricos de todos.
17. **Área proximal del metacarpo II en vista proximal:** (0) igual a metacarpo II; (1) más ancha que metacarpo II; (2) más pequeña que metacarpo II.
18. **Proyección (flange) en borde dorsolateral del metacarpo II:** (0) presente; (1) ausente
19. **Reborde o contrafuerte (tab) en aspecto ventromedial del metacarpo II:** (0) ausente; (1) presente
20. **Reborde o contrafuerte (tab) ventrolateral en superficie proximolateral del metacarpo II (#426 Xu et al., 2009):** (0) ausente; (1) presente
21. **Contactos intermetacarpales del dígito II (redefinido de #428 Xu et al., 2009):** (0) solo contacta al metacarpo lateral en su base; (1) proximálmente adosado a su vecino lateral, con superficie de contacto aplanada
22. **Relación longitud/ancho del metacarpo II (carácter #427 Xu et al., 2009):** (0) el doble de largo que de ancho; (1) menos del doble del largo que ancho
23. **Superficie medial del metacarpo II (carácter #432 Xu et al., 2009):** (0) no expandida; (1) expandida proximálmente
24. **Contorno del metacarpo II en vista proximal (carácter #435 Xu et al., 2009):** (0) subrectangular; (1) triangular, apex dorsal
25. **Articulación distal del metacarpo II:** (0) lisa, redondeada; (1) troclear/ginglimoide
26. **Fosa extensora en superficie dorso-distal del metacarpo II (carácter #438 Xu et al., 2009):** (0) profunda, bien desarrollada; (1) lisa o muy somera
27. (ordenado) **Proporción entre la longitud de la falange II-1 (más proximal) y el metacarpo II (redefinido #439 Xu et al., 2009):** (0) menor o igual a 1,5; (1) 1,5 - 2; (2) > 2

28. (ordenado) Longitud proximo-distal de penúltima falange del dígito II (redefinido #442 Xu et al., 2009): (0) aprox. igual a otras falanges no unguales del mismo dígito; (1) más larga que otras falanges no unguales; (2) más corta que otras falanges no unguales
29. Superficie articular proximal de la unguial del dígito II (carácter #445 Xu et al., 2009): (0) dorsoventralmente más alta que ancha mediolateralmente; (1) tan ancha como alta
30. (ordenado) Curvatura de falange unguial en dígito II (carácter #444 Xu et al., 2009): (0) fuertemente curva; (1) débilmente curva; (2) recta
31. (ordenado) Número de falanges en dígito III (carácter #448 Xu et al., 2009): (0) tetrafalangeal; (1) trifalangeal; (2) bifalangeal
32. Largo de penúltima falange, dígito II: (0) aprox. igual a las otras falanges del mismo dígito; (1) más larga que las otras falanges

DIGITO III:

33. Longitud relativa del metacarpo III con respecto al IV: (0) menor o igual al metacarpo IV; (1) mayor que el metacarpo IV
34. Contorno del metacarpo III en vista proximal (carácter #459 Xu et al., 2009): (0) subrectangular; (1) triangular, ápex dorsal
35. Diámetro diafisial del metacarpo III (carácter #455 Xu et al., 2009): (0) casi igual que otros metacarpos; (1) extremadamente delgado, 70% o menos del diámetro de otros metacarpos
36. Superficie medial del metacarpo del dígito III (carácter #456 Xu et al., 2009): (0) expandida proximálmente; (1) no expandida
37. Proceso dorsolateral del metacarpo III sobrepuesto sobre el metacarpo IV: (0) presente; (1) ausente
38. Articulación distal del metacarpo III (carácter #460 Xu et al., 2009): (0) troclear/ginglimoide; (1) liso, redondeado
39. Simetría latero-medial de la articulación distal del metacarpo III (carácter #461 Xu et al., 2009): (0) simétrica o ligeramente asimétrica; (1) fuertemente asimétrica, la más asimétrica de todas
40. Fosa extensora en superficie dorso-distal del metacarpo III (carácter #414 Xu et al., 2009): (0) profunda, bien desarrollada; (1) lisa o muy somera

41. **Superficie articular proximal de falange ungual, dígito III (carácter #469 Xu et al., 2009):** (0) dorsoventralmente más alta que ancha mediolateralmente; (1) tan ancho como alto
42. **(ordenado) Curvatura de la falange ungual en dígito III (carácter #468 Xu et al., 2009):** (0) fuertemente curva; (1) débilmente curva; (2) recta
43. **Ancho del extremo distal del metacarpo III:** (0) expandido (al menos el doble del ancho que la diáfisis; (1) angosto

DIGITO IV

44. **(ordenado) Número de falanges del dígito IV:** (0) monofalangeal; (1) bifalangeal; (2) trifalangeal; (3) tetrafalangeal
45. **Longitud proximodistal del metacarpo IV en relación al III:** (0) 25-70% del metacarpo III; (1) 70% o más del metacarpo III
46. **Posición relativa del metacarpo IV:** (0) ventrolateral al metacarpo III; (1) lateral al metacarpo III
47. **Ancho del extremo distal del metacarpo IV:** (0) angosto; (1) expandido (al menos el doble del ancho que su diáfisis en vista dorsal)
48. **Eje diafisial del metacarpo IV (carácter #478 Xu et al., 2009);** (0) recto; (1) curvo
49. **Proceso lateral abultado en metacarpo IV:** (0) ausente; (1) presente
50. - **ELIMINADO** -
51. **Fosa del tendón colateral en metacarpo IV:** (0) ausente; (1) presente
52. **Superficie medial del metacarpo IV (carácter #480 Xu et al., 2009);** (0) no expandida; (1) expandida proximálmente
53. **Superficie articular proximal del metacarpo IV (carácter #481 Xu et al., 2009):** (0) ancho mediolateral iguala al alto dorsoventral; (1) mediolateralmente angosto, dorsoventralmente alto
54. **(no ordenado) Contorno del metacarpo IV en vista proximal (carácter #483 Xu et al., 2009):** (0) subrectangular; (1) triangular, apex dorsal; (2) mediolateralmente aplanado; (3) redondeado
55. **Articulación distal del metacarpo IV:** (0) dorsalmente redondeado, cóndilos visibles en vista ventral; (1) completamente troclear, tróclea y cóndilos visibles en vista dorsal

56. Fosa extensora en superficie dorso-distal del metacarpo IV (carácter #486 Xu et al., 2009): (0) lisa o muy somera; (1) profunda, bien desarrollada
57. Penúltima falange del dígito IV (carácter #490 Xu et al., 2009): (0) más larga que otras falanges del mismo dígito; (1) aprox. el doble de largo que otras falanges
58. Falange unguis en dígito IV: (0) ausente; (1) presente
59. Simetría latero-medial de la articulación distal del metacarpo IV (carácter #485 Xu et al., 2009): (0) simétrica o ligeramente asimétrica; (1) fuertemente asimétrica

DIGITO V

60. (ordenando) Grado de reducción del dígito V: (0) una falange; (1) sin falanges; (2) dígito V ausente
61. Longitud próximo-distal del metacarpo V en relación al IV: (0) mayor o igual a 25%; (1) menor al 25%
62. (no ordenado) Relación longitud/ancho del metacarpo V (carácter #499 Xu et al., 2009): (0) el doble de largo que de ancho, o mayor; (1) más largo que ancho (menos del doble); (2) tan ancho como largo
63. Superficie articular proximal del metacarpo V (carácter #505 Xu et al., 2009): (0) mediolateralmente tan ancho como dorsoventralmente alto; (1) mediolateralmente angosto, dorsoventralmente alto
64. Contorno del metacarpo V en vista proximal (carácter #507 Xu et al., 2009): (0) subrectangular; (1) triangular, apex dorsal