

Origen y evolución de la pluma

Durante largo tiempo se admitieron una serie de supuestos sobre los mecanismos originantes de las alas que la investigación reciente ha desmentido. La pluma no nació con las aves.

Richard O. Prum y Alan H. Brush

Pelo, escamas, piel, plumas. De todas las cubiertas corporales desarrolladas por la naturaleza, las plumas son la más variadas y misteriosas. ¿Cómo evolucionaron estos apéndices tan increíblemente fuertes, ligeros e intrincados? ¿De dónde provienen? Hace apenas cinco años comenzamos a hallar respuestas para estas preguntas. Diversas líneas de investigación han convergido recientemente en una extraordinaria conclusión: la pluma evolucionó en los dinosaurios, antes de la aparición de las aves.

El origen de las plumas se inscribe dentro de la pregunta mucho más general acerca del origen de las novedades evolutivas, es decir, de estructuras que no tienen antecedentes claros en animales ancestrales ni relación suficientemente clara con estructuras de parientes contemporáneos. Si bien la teoría de la evolución ofrece una explicación sólida del surgimiento de variaciones menores en el tamaño y forma de los seres vivos, así como de sus partes, no proporciona muchas pistas para entender la aparición de estructuras totalmente nuevas como dedos, extremidades, ojos o plumas.

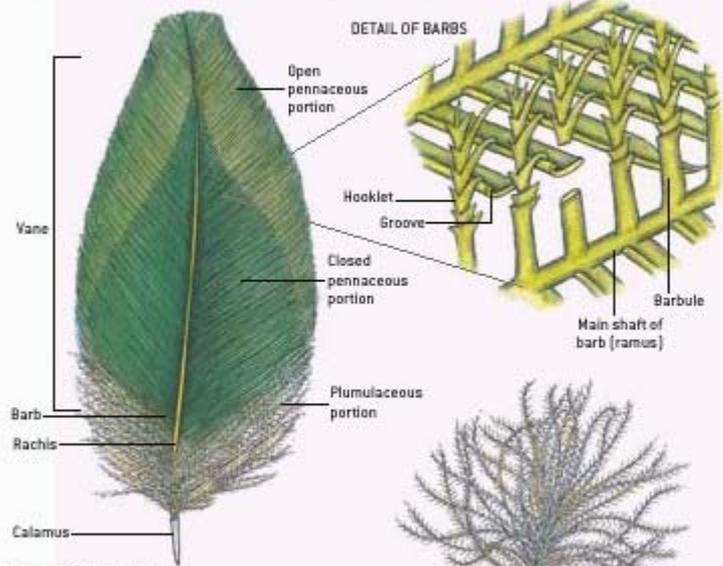
Además de lo anterior, la solución del enigma del origen de las plumas se ha retrasado debido a supuestos que ahora parecen falsos, como la creencia de que las plumas primitivas evolucionaron por la elongación y división de las escamas de los reptiles, y la especulación de que habían evolucionado para una función específica como el vuelo. La carencia de fósiles de plumas primitivas también entorpeció los trabajos. Durante muchos años, el fósil de ave más antiguo fue el del *Archaeopteryx lithographica*, que vivió en el Jurásico tardío (hace unos 148 millones de años). Pero el *Archaeopteryx* no ofrece pista alguna sobre cómo evolucionaron las plumas, porque las suyas son virtualmente idénticas a las de las aves actuales.

Hallazgos aportados muy recientemente por diversos campos han vencido esos problemas tradicionales. En primer lugar, los biólogos están hallando nuevas evidencias de que los procesos de desarrollo —los complejos mecanismos mediante los cuales cada organismo crece hasta alcanzar su tamaño y forma plenos— pueden permitirnos dilucidar la evolución de la anatomía de cada especie. Esta idea es la base de la biología del desarrollo evolutivo, la cual se ha convertido en una poderosa herramienta para explorar el origen de las plumas. En segundo lugar, los paleontólogos han desenterrado en China un auténtico tesoro de dinosaurios emplumados. Sus plumas no son tan evolucionadas como las de las aves modernas —ni siquiera como las del *Archaeopteryx*—, y nos ofrecen indicios cruciales sobre la estructura, función y evolución de los intrincados apéndices de las aves modernas.

Juntos, los avances descritos nos han proporcionado una imagen sumamente detallada y revolucionaria: las plumas surgieron y se diversificaron en los dinosaurios terópodos, carnívoros bípedos, antes que aparecieran las aves o se originara el vuelo.

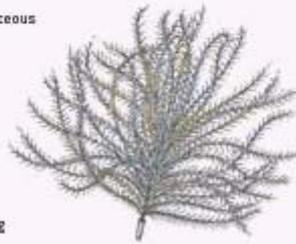
THE NATURE OF FEATHERS

FEATHERS DISPLAY AN AMAZING DIVERSITY, and they serve almost as wide a range of functions, from courtship to camouflage to flight. Variations in the shapes of a feather's components—the barbs, barbules and rachis—create this diversity. Most feathers, however, fall into two basic types. The pennaceous is the iconic feather of a quill pen or a bird's wing. The plumulaceous, or downy, feather has soft, tangled plumes that provide lightweight insulation.



PENNACEOUS FEATHER

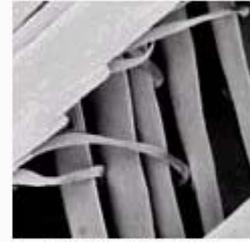
Paired barbs fused to the central rachis create the defining vane of a pennaceous feather. In the closed pennaceous portion of the vane, tiny hooklets on one barbule interlock with grooves in the neighboring barbule (detail and middle micrograph) to form a tight, coherent surface. In the open pennaceous portion, the barbules do not hook together. Closed pennaceous feathers are essential for avian flight.



PLUMULACEOUS (DOWNY) FEATHER
A plumulaceous feather has no vane. It is characterized by a rudimentary rachis and a jumbled tuft of barbs with elongated barbules.



Open pennaceous vane



Closed pennaceous vane



Plumulaceous (downy) feather



DOWNY FEATHER
Fluffy structure provides insulation.



CONTOUR FEATHER
Planar vane helps form the outline of the body.



FLIGHT FEATHER
Asymmetrical vane creates aerodynamic forces.



PINFEATHERS
Newly emerged, incompletely developed feathers are visible on two species of cockatoo.

Las plumas presentan una sorprendente diversidad y cumplen funciones muy dispares, desde el cortejo hasta el vuelo, pasando por el camuflaje. Responsables de esa diversidad son las variantes en barbas, bárbulas o raquis, los componentes estructurales del apéndice. Ello no obstante, podemos agrupar las plumas en dos tipos básicos. La pluma alargada en penacho, o pluma pennácea, es la típica del ala. El plumón, o pluma plumulácea, es la pluma blanda, suave y enmarañada que proporciona aislamiento térmico.

La pluma totalmente tubular

ESTE SORPRENDENTE hallazgo se debe en gran parte a un nuevo entendimiento de lo que es exactamente una pluma y cómo crece en las aves modernas. Al igual que los pelos, uñas y escamas, las plumas son apéndices tegumentarios, es decir, órganos de la piel que se forman mediante una proliferación controlada de células de la epidermis (capa exterior de la piel), las

cuales producen queratina. Una pluma típica tiene un eje central llamado raquis (véase la ilustración de la página opuesta), a lo largo del cual hay una serie de ramas o barbas. Así como el raquis se ramifica en una serie de barbas, éstas también lo hacen a partir de su eje en series de filamentos por pares, llamados bárbulas. En la base de la pluma, el raquis se expande para formar el cálamo o cañón, hueco y tubular, el cual se inserta en un folículo de la piel. A lo largo de su vida, las aves mudan periódicamente sus plumas y las nuevas surgen de los mismos folículos.

Las variaciones en la forma y estructura microscópica de las barbas, bárbulas y raquis crean una asombrosa diversidad de plumas, pero la mayoría pertenecen a una de dos clases estructurales. La pluma típica o de contorno tiene un raquis prominente con barbas que forman una estructura plana llamada vexilo. En éste, las barbas están entrelazadas por pares de bárbulas especializadas: las bárbulas ubicadas hacia el extremo de las barbas tienen una serie de minúsculos ganchos que se ensartan en los canales de las bárbulas vecinas. Este tipo de plumas son las que cubren el cuerpo de las aves, y sus vexilos, intrincadamente cerrados, crean las superficies aerodinámicas de las alas y la cola. En contraste con las plumas de contorno, los plumones son plumas con raquis rudimentarios y penachos revueltos de barbas con bárbulas largas. Éstas le dan a los plumones sus maravillosas propiedades de ligereza, aislamiento térmico y suavidad. Las plumas pueden tener un vexilo y una base tipo plumón.

Aunque las plumas son estructuras ramificadas, crecen desde su base como un pelo. El crecimiento de una pluma comienza con un engrosamiento de la piel denominado plácoda, la cual se alarga formando una protuberancia tubular (véase la ilustración de arriba). La proliferación de células a su alrededor crea una depresión cilíndrica conocida como folículo. El crecimiento de células de queratina, o queratinocitos, en la epidermis del folículo —“cuello del folículo”— empuja hacia arriba y afuera las células más antiguas, creando poco a poco la pluma en una elaborada coreografía que es una de las maravillas de la naturaleza.

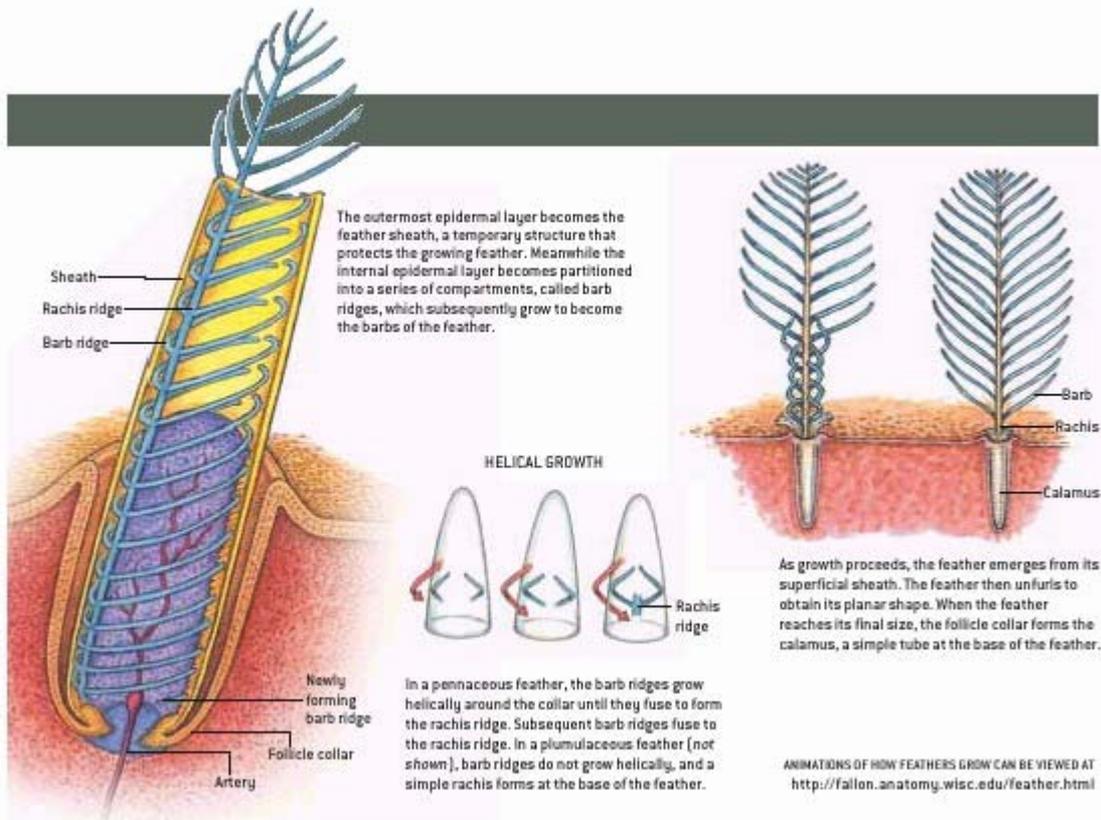
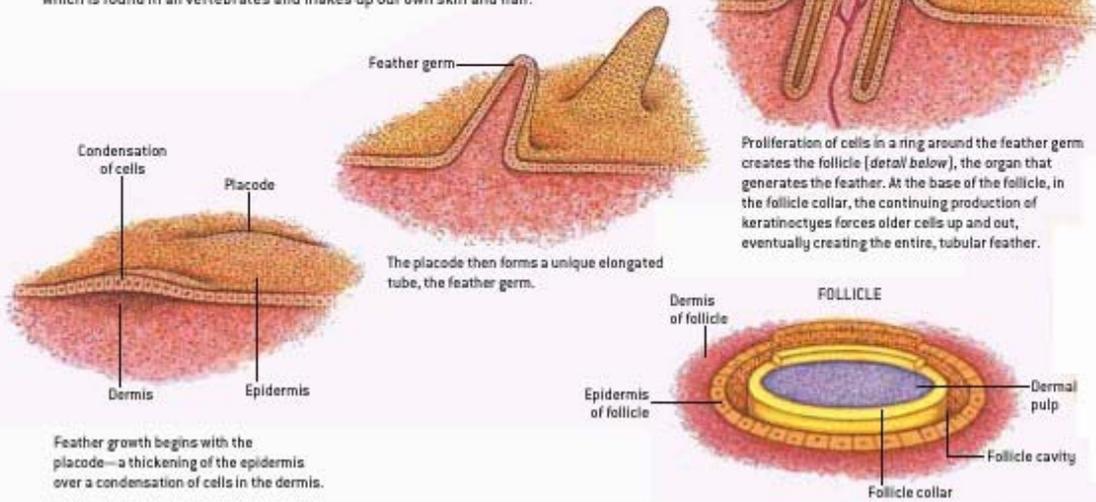
En esa coreografía, el cuello del folículo se va segmentando y formando los ejes de cada una de las barbas. En una pluma de contorno, los ejes de las barbas crecen en espiral alrededor de la protuberancia tubular y se fusionan de un lado para formar el raquis, al tiempo que de desarrollan nuevos ejes en el otro lado del tubo. En los plumones, las elongaciones no son espirales. En ambos tipos de pluma, las bárbulas que se extienden desde el eje de las barbas crecen a partir de una capa sencilla de células ubicada en la periferia de los ejes de las barbas.

La biología del desarrollo evolutivo y la pluma

CREEMOS, CON OTROS COLEGAS, que el conocimiento del desarrollo de las plumas nos puede revelar naturaleza probable de las estructuras primitivas a partir de las cuales evolucionaron. Nuestra teoría postula que las plumas evolucionaron a través de una serie de etapas de transición, cada una caracterizada por una novedad evolutiva o, más específicamente, por un nuevo mecanismo de crecimiento, y que los avances de una etapa fueron la base para la siguiente innovación.

HOW FEATHERS GROW

AS IN HAIR, NAILS AND SCALES, feathers grow by proliferation and differentiation of keratinocytes. These keratin-producing cells in the epidermis, or outer skin layer, achieve their purpose in life when they die, leaving behind a mass of deposited keratin. Keratins are filaments of proteins that polymerize to form solid structures. Feathers are made of beta-keratins, which are unique to reptiles, including birds. The outer covering of the growing feather, called the sheath, is made of the softer alpha-keratin, which is found in all vertebrates and makes up our own skin and hair.



Al igual que el pelo, las uñas y las escamas, las plumas crecen por proliferación y diferenciación de queratinocitos. Estas células epidérmicas productoras de queratina dejan, al morir, depósitos de queratina en la piel. La queratina está constituida por filamentos de proteínas que polimerizan para crear estructuras sólidas. Las plumas están formadas por beta-queratinas, exclusivas de reptiles, aves incluidas. Durante el crecimiento, la cubierta externa, de función protectora, esta formada por alfa-queratina, mucho más blanda, que se encuentra en todos los vertebrados y forma parte de nuestra propia piel y pelo.

En 1999, propusimos el siguiente esquema evolutivo. En la etapa 1 ocurrió la elongación tubular de la plácoda a partir de la protuberancia y el folículo, lo que dio origen a la primera pluma: un cilindro hueco sin ramificaciones. En la etapa 2, se diferenció el cuello del folículo —un anillo de tejido epidérmico— cuya capa interior dio origen a los ejes de las barbas, mientras que la externa se convirtió en una vaina protectora. Esta etapa produjo un penacho de barbas fundidas al cilindro hueco o cálamo.

Nuestro modelo tiene dos opciones para la etapa siguiente: el origen del crecimiento espiral de los ejes de las barbas y la formación del raquis (etapa 3a), o el origen de las bárbulas (3b). Esa ambigüedad se debe a que el crecimiento de las plumas no indica claramente el orden de esos eventos. Un folículo en la etapa 3a produciría una pluma con raquis y una serie de barbas simples, mientras que en la etapa 3b generaría un penacho de barbas con bárbulas ramificadas. Sin importar qué etapa fue primero, la evolución de ambos rasgos habría producido las primeras plumas con doble ramificación, con raquis, barbas y bárbulas. Puesto que las bárbulas todavía no se diferenciaban en esta etapa, el vexilo de la pluma no sería la estructura plana formada por el entrelazamiento de las bárbulas que es ahora.

En la etapa 4 se diferenciaron las bárbulas y los folículos comenzaron a producir ganchillos en los extremos de las bárbulas, los cuales podían encajarse en los ejes de las bárbulas de las barbas adyacentes para formar una pluma con vexilo cerrado. Sólo después de la etapa 4 pudieron evolucionar otras variedades de plumas, entre ellas las especializaciones que observamos en la etapa 5, como las plumas con vexilo asimétrico.

Actores de reparto

Nuestra teoría está inspirada en la naturaleza jerárquica del desarrollo de las plumas y se apoya parcialmente en la diversidad de plumas de las aves actuales, entre las cuales hay ejemplos que representan cada etapa del modelo. Obviamente, estas plumas son simplificaciones recientes, ya que la compleja diversidad de las plumas (hasta la etapa 5) debe haber evolucionado antes del *Archaeopteryx*. Estas plumas modernas demuestran que todas las etapas que proponemos son posibles con la capacidad de desarrollo de los folículos de las plumas. Así, la teoría de la evolución de las plumas no requiere de estructuras puramente teóricas para explicar el origen de la diversidad de las plumas.

Algunos hallazgos recientes también apoyan las primeras tres etapas de nuestro modelo. Gracias al avance tecnológico podemos asomarnos a las células y determinar si están expresados ciertos genes. En varios laboratorios se están investigando las funciones de las proteínas producidas cuando los genes correspondientes se expresan durante el desarrollo de las plumas. Matthew Harris y John F. Fallon de la Universidad de Wisconsin y uno de nosotros (Prum), hemos estudiado dos importantes genes de formación de patrones: el *sonic hedgehog* (Shh) y la proteína morfogenética ósea 2 (Bmp2). Estos genes desempeñan un papel crucial en el crecimiento de los dedos, extremidades y apéndices tegumentarios de los vertebrados, como el pelo, los dientes y las uñas. Hallamos que las proteínas Shh y Bmp2 trabajan como un par de moléculas señalizadoras que se reutilizan una y otra vez durante el desarrollo de la pluma. La proteína Shh induce la proliferación de las células, y la Bmp2 regula el grado de proliferación y promueve la diferenciación de las células.

La expresión de las proteínas Shh y Bmp2 comienza en la plácoda de la pluma, donde el par de proteínas es producido en un orden anterior-posterior polarizado. Enseguida, la Shh y la Bmp2 se expresan también en la punta de la protuberancia tubular durante su elongación

inicial, y después en el epitelio que separa los ejes de las barbas en formación, fijando la pauta para el crecimiento de los ejes. Luego, en las plumas de contorno, las señales de las Shh y Bmp2 regulan el crecimiento en espiral de los ejes de las barbas y la formación del raquis, mientras que en los plumones las señales de Shh y Bmp2 gobiernan el patrón más sencillo del crecimiento de las barbas. Cada etapa del crecimiento de una pluma tiene un patrón distinto de señales de Shh y Bmp2. Una y otra vez, las dos proteínas realizan tareas críticas hasta que la pluma adquiere su forma final.

La información molecular confirma que el desarrollo de las plumas consta de una serie de etapas jerárquicas en las que cada evento depende del anterior. Y en este escenario encaja de manera natural la idea de que la evolución de las plumas comenzó con un tubo largo y hueco (etapa 1), se transformó en un penacho de barbas (etapa 2) y posteriormente desarrolló el raquis (etapa 3a).

Las estrellas del drama

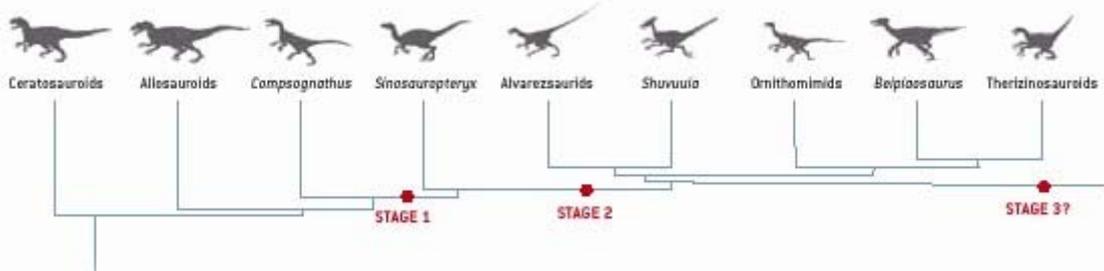
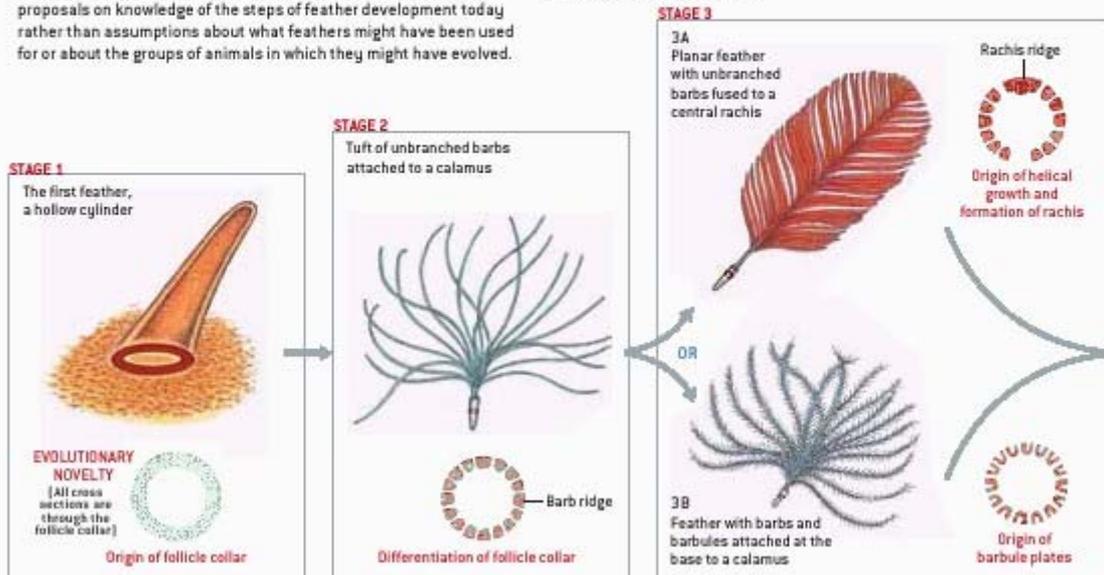
Las nuevas teorías conceptuales han estimulado nuestros pensamientos y las modernas técnicas de laboratorio nos han permitido escudriñar las células a medida que dan forma y vida a las plumas, pero han sido los trabajos detectivescos a la antigua en los yacimientos de fósiles en la China septentrional los que han aportado las más espectaculares evidencias en favor de la teoría del desarrollo evolutivo. Un grupo de paleontólogos chinos, estadounidenses y canadienses, trabajando en la provincia de Liaoning, han desenterrado un pasmoso tesoro de fósiles en la formación Yixian del Cretáceo temprano (entre 124 y 128 millones de años atrás). Las excelentes condiciones de fosilización preservaron un surtido de antiguos organismos, entre ellos el mamífero y la planta con flores más antiguos, un número sorprendente de aves antiquísimas, y una variedad de fósiles de dinosaurios terópodos en los que se pueden apreciar claramente los detalles tegumentarios. Numerosos fósiles de dinosaurio exhiben claramente plumas modernas y una variedad de estructuras primitivas de plumas. Las conclusiones son ineludibles: las plumas se originaron y evolucionaron hasta alcanzar su estructura moderna en un linaje de dinosaurios terrestres, bípedos y carnívoros, antes de que aparecieran las aves o el vuelo.

El primer dinosaurio emplumado allí encontrado, en 1997, fue un coelurosaurio del tamaño de un pollo, el *Sinosauropteryx*, de cuya piel salían estructuras tubulares pequeñas y quizá ramificadas. Después, los paleontólogos desenterraron un dinosaurio tipo oviraptor, el *Caudipteryx*, del tamaño de un pavo y que tenía plumas de contorno, hermosamente conservadas, de apariencia moderna en la punta de su cola y de sus extremidades anteriores. Por más que algunos escépticos digan que el *Caudipteryx* era un primitivo pájaro que no volaba, múltiples análisis filogenéticos lo colocan entre los dinosaurios terópodos oviraptores. Trabajos posteriores en Liaoning han descubierto plumas de contorno en ejemplares de dromeosaurios, los terópodos que, según los teóricos, son los más relacionados con las aves sin ser aves. En totales han hallado plumas fósiles procedentes de más de una docena de dinosaurios terópodos que no eran aves, entre ellos el *Beipiaosaurus* y una variedad de dromeosaurios, como el *Microraptor* y el *Sinornithosaurus*.

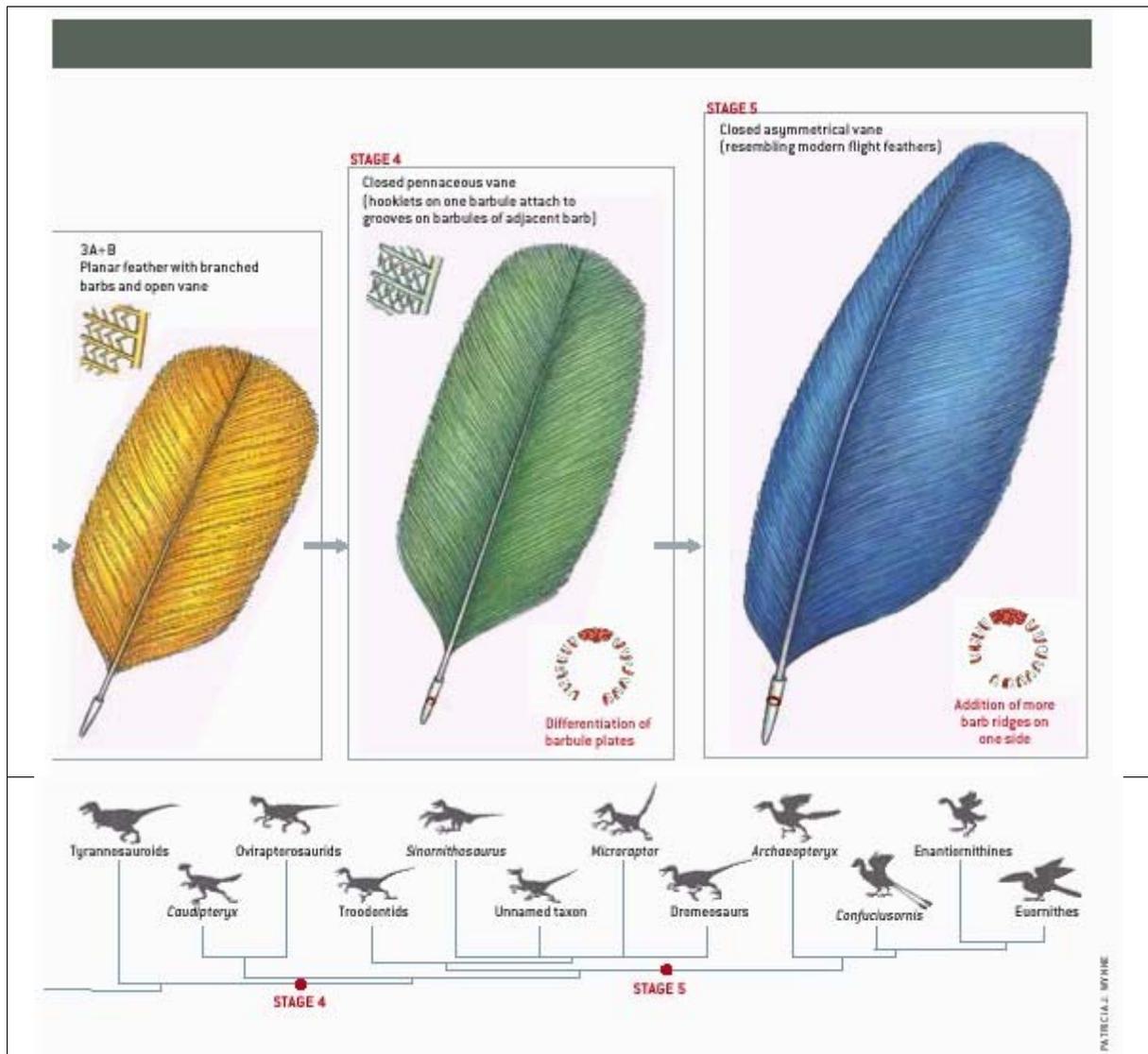
EVO-DEVO AND THE FEATHER

THE AUTHORS' THEORY of feather origin grew out of the realization that the mechanisms of development can help explain the evolution of novel features—a field dubbed evo-devo. The model proposes that the unique characteristics of feathers evolved through a series of evolutionary novelties in how they grow, each of which was essential for the appearance of the next stage. Thus, the theory bases its proposals on knowledge of the steps of feather development today rather than assumptions about what feathers might have been used for or about the groups of animals in which they might have evolved.

New fossil discoveries from Liaoning, China, provide the first insights into which theropod dinosaurs evolved the feathers of each hypothesized stage. Based on the similarities between the primitive feather predictions of the model and the shapes of the fossil skin appendages, the authors suggest that each stage evolved in a particular group of dinosaurs.



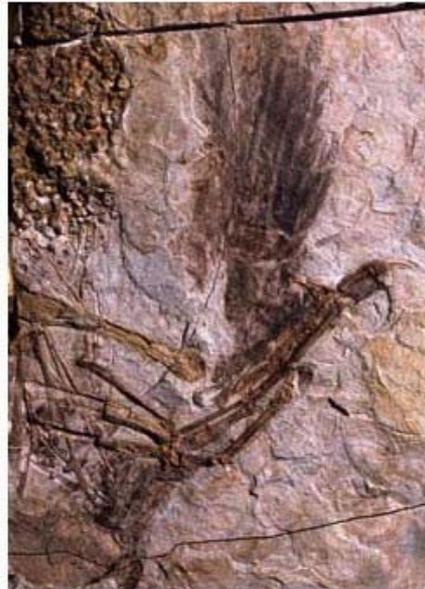
La teoría de los autores sobre el origen de la pluma brotó tras reflexionar sobre los mecanismos de desarrollo. Advirtiendo que pueden estos dar cuenta de la aparición de novedades evolutivas: un campo denominado evo-devo. De acuerdo con el modelo propuesto, las características singulares de las plumas evolucionaron a través de una serie de innovaciones en el modo de crecimiento, cada una de las cuales resulto decisiva para la aparición del estadio siguiente. La teoría basa, pues, su tesis en el conocimiento de los pasos que suceden en el desarrollo actual de las plumas, dejando de lado las consideraciones de antaño sobre los usos a que se destinaron o los grupos de animales en que podrían haber evolucionado. Debemos a los descubrimientos recientes de fósiles en Liaoning las primeras comprobaciones del modelo propuesto: en los dinosaurios terópodos se dio la evolución de las plumas según la secuencia de estadios establecida por la teoría de los autores. Partiendo de las semejanzas entre las estructuras teóricas de las plumas primitivas y la forma real de estas en los fósiles, los autores sugieren que cada estadio evolucionó en un grupo particular de dinosaurios.



La heterogeneidad de las plumas halladas en estos dinosaurios es extraordinaria y apoya fuertemente la teoría del desarrollo evolutivo. Las plumas más primitivas que se conocen, las del Sinosauropteryx, son las estructuras tubulares más simples y se parecen marcadamente a la teórica etapa 1 de nuestro modelo. El Sinosauropteryx, el Sinornithosaurus y otros terópodos que no son aves, tienen estructuras en forma de penacho abierto carentes de raquis, las cuales coinciden notablemente con las de la etapa 2 del modelo. También hay plumas de contorno que obviamente tenían bárbulas diferenciadas y vexilos planos, como en la etapa 4 del modelo.

Estos fósiles abren un nuevo capítulo en la historia de los vertebrados. Ahora sabemos que las plumas aparecieron primero en un grupo de dinosaurios terópodos y se diversificaron hasta alcanzar una variedad estructural moderna en otras líneas de terópodos, antes del origen de las aves. Entre los numerosos dinosaurios con plumas, las aves representan un grupo particular que desarrolló la capacidad de volar aprovechando las plumas especializadas de su cola y miembros anteriores. El Caudipteryx, el Protopteryx y los dromeosauros ostentan un prominente "abanico" de plumas en la punta de la cola, lo que sugiere que incluso algunos aspectos del plumaje de las aves modernas evolucionaron en los terópodos.

La consecuencia de estos sorprendentes hallazgos fósiles ha sido la redefinición de lo que es un ave, así como la reconsideración de la biología e historia de los dinosaurios terópodos. Se consideraba que las aves —grupo que incluye a todas las especies que descienden del ancestro común más reciente del *Archaeopteryx* y de las aves modernas— eran vertebrados voladores y emplumados. Hoy tenemos que reconocer que las aves son un grupo dentro de los dinosaurios terópodos emplumados, el cual desarrolló la capacidad de volar por impulso propio. Los nuevos descubrimientos siguen cerrando la brecha entre las aves y los dinosaurios, y han hecho más difícil definir qué es un ave. Por otra parte, es muy probable que muchos de los más carismáticos y típicos dinosaurios de nuestra cultura, como el *Tyrannosaurus* y el *Velociraptor*, hayan tenido plumas aunque no fueran aves.



Los fósiles descubiertos a lo largo de los últimos cinco años, en las canteras de Liaoning, como la extremidad anterior de *Caudipteryx*, revelan la presencia de plumas en los apéndices. Este dinosaurio, que tenía aproximadamente el tamaño de un pato, presentaba plumas alargadas en la cola y el las extremidades anteriores.

Una visión nueva

Los hallazgos recientes han permitido reevaluar las hipótesis anteriores sobre el origen de las plumas. Las nuevas evidencias aportadas por la biología del desarrollo son casi fatales para la teoría clásica de que las plumas evolucionaron a partir de escamas alargadas. De acuerdo con ésta, las escamas se alargaron, desarrollaron bordes con flecos y finalmente produjeron bárbulas con ganchos y surcos. Como hemos expuesto, sin embargo, las plumas son tubos: Las dos caras planas del vexilo se crean a partir del interior y exterior del tubo sólo hasta después de que la pluma sale de su vaina cilíndrica y se despliega. En contraste, las dos caras planas de una escama se desarrollan a partir de la parte superior e inferior de la excrecencia epidérmica que da lugar a la escama.

Los nuevos descubrimientos también acaban con la arraigada hipótesis de que las plumas evolucionaron primordial u originalmente para el vuelo. Sólo sus formas muy evolucionadas (o sea, las plumas asimétricas con vexilo cerrado, que no aparecieron hasta la etapa 5) podrían haberse utilizado para el vuelo. Por otro lado, postular que las plumas evolucionaron para el vuelo sería casi como afirmar que los dedos se desarrollaron para tocar el piano. Más bien, las plumas fueron aprovechadas por sus funciones aerodinámicas sólo después de que

alcanzaron cierta complejidad estructural a lo largo de su evolución. Es decir, evolucionaron para algún propósito y después se les dio otra aplicación.

Muchas otras funciones primitivas propuestas para las plumas siguen siendo probables, como el aislamiento, la repelencia al agua, el cortejo, el camuflaje y la defensa. Incluso con el acervo de nuevos datos paleontológicos, parece difícil que algún día obtengamos conocimientos suficientes sobre la biología e historia del linaje específico en el que evolucionaron las plumas para poder diferenciar esas hipótesis. En cambio, nuestra teoría subraya que las plumas evolucionaron mediante una serie de innovaciones de desarrollo, cada una de las cuales pudo haber evolucionado originalmente para alguna función distinta. Eso sí, sabemos que las plumas surgieron sólo hasta que la piel de ciertas especies desarrolló la estructura tubular y el folículo para las plumas. En consecuencia, la primera pluma evolucionó porque el primer apéndice tubular que sobresalía de su piel le daba algún tipo de ventaja de supervivencia.



El recién descubierto *Microraptor gui*.

Los creacionistas y otros escépticos siempre citan a las plumas como su ejemplo favorito de la insuficiencia de las teorías evolutivas. Sostienen que no hubo formas de transición entre las escamas y las plumas. Además, han preguntado por qué la selección natural en búsqueda del vuelo comenzaría por dividir escamas alargadas, para luego desarrollar un nuevo y complejo mecanismo para volverlas a entretrejer. Ahora, en un irónico revés, las plumas nos ofrecen un genuino ejemplo de cómo se debiera estudiar el origen de una novedad evolutiva: concentrándonos en comprender los rasgos auténticamente nuevos y examinando cómo se forman durante el desarrollo de los organismos modernos. Este nuevo paradigma de la biología evolutiva seguramente desentrañará muchos misterios más. Dejemos volar la mente.

Bibliografía

Evolving a protofeather and feather diversity. Alan H. Brush, en *American Zoologist*, vol. 40, no 4, pags. 631-639; 2000.

Rapid Communication: SHH-BMP2 Signaling module and the evolutionary origin and diversification of feathers, Matthew P. Harris, John F. Fallon y Richard O. Prum, en *Journal of Experimental Zoology*, vol 294, no 2, pags. 160-176; 2002.

The evolutionary origin and diversification of feathers. Richard O. Prum y Alan H. Brush, en *Quarterly Review of Biology*, vol 77, no 3, pags. 261-295; 2002.

Revista Investigación y Ciencia: 320 - MAYO 2003