

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA SOBRE AS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS AVES COMO FONTE DE EVIDÊNCIA DA EVOLUÇÃO THEROPODA-AVES

Autor: Márcio Santos Figueredo da Silva

Graduando (a) do Curso de Biologia (Bacharelado) do Centro Universitário São Jose.

Orientador: Luís Fernando Menezes Junior

Doutor em Biologia Animal pela UFRRJ

RESUMO

As aves pertencem a um grupo de vertebrados modernos e facilmente reconhecíveis, devido as suas características morfológicas, como a presença de penas em seu corpo. As aves são grupos de vertebrados modernos e facilmente reconhecíveis. Sua origem está ligada a um clado de dinossauros terópodes em particular, chamado Maniraptora, e um dos fósseis mais emblemáticos dessa transição é o *Archaeopteryx lithographica*, uma espécie do final do Jurássico (~150-148 milhões de anos atrás). Essa transição Theropoda-Ave, apesar de ser bem conhecida na literatura, devido a diversos novos fósseis transicionais terem aparecido nos últimos anos, em especial na China, possuem novas informações sobre os aspectos morfológicos dessa transição que foram adicionadas. A presente pesquisa visou fazer uma revisão crítica, levantando os fósseis transicionais mais importantes, e as principais evidências morfológicas que abordam a transição Theropoda-Ave. Como resultados, apontamos o surgimento das penas, além da sua mudança fisiologia e o surgimento do voo, que encadeou um novo caminho em sua árvore filogenética gerando organismos que evoluíram a partir de um ancestral comum.

Palavras-chave: Avialae, Voo, Penas, Evolução, Origem das Aves.

ABSTRACT

Birds belong to a group of modern and easily recognizable vertebrates, due to their morphological characteristics, such as the presence of feathers on their bodies. Birds are a group of modern and easily recognizable vertebrates. Their origin is linked to a particular clade of theropod dinosaurs, called Maniraptora, and one of the most emblematic fossils of this transition is *Archaeopteryx lithographica*, a species from the late Jurassic (~150-148 million years ago). This Theropoda-Ave transition, despite being well known in the literature, due to the appearance of several new

transitional fossils in recent years, especially in China, new information about the morphological aspects of this transition has been added. The present research aimed to make a critical review, raising the most important transitional fossils, and the main morphological evidence that addresses the Theropoda-Ave transition. As a result, we point out the emergence of feathers, in addition to their physiological change and the emergence of flight, which led to a new path in their phylogenetic tree, generating organisms that evolved from a common ancestor.

Keywords: Avialae, Flight, Feathers, Evolution, Origin of Birds.

INTRODUÇÃO:

As aves (Avialae: Aves) são animais que se destacam pela presença das penas de seu corpo, além de suas outras características como a presença de mandíbula com bico, ossos pneumáticos e a redução da densidade dos ossos, todas essas características ligadas diretamente ao voo (ELONORA, T., 2021). Hoje, são conhecidas mais de 1000 espécies distribuídas pelo mundo, preenchendo distintos nichos ecológicos e variando bastante em tamanho e hábitos alimentares. (GILL, 2007). O consenso científico vigente sustenta que as aves constituem uma linhagem de dinossauros terópodes maniraptoranos, cuja origem remonta à Era Mesozoica. Aves e dinossauros não-avianos compartilham muitas características esqueléticas únicas. Dentre as características em comum entre aves atuais e os fósseis indicam que aves e dinossauros compartilhavam características anatômicas, como ossos ocos e pneumáticos, presença de gastrólitos no sistema digestivo, construção de ninhos e práticas de incubação comportamentais (WILTMER, 2009).

Durante os séculos XIX e XX, muitas questões sobre a ligação evolutiva entre as aves e os dinossauros foram debatidas. A primeira indicação de que as aves evoluíram de um grupo de répteis é de 1861, surgindo após a descoberta numa pedreira de calcáreo da Alemanha do *Archaeopteryx lithographica* Meyer, 1861, do Jurássico Superior (cerca de 150 milhões de anos atrás). Já quando Darwin publicou o livro “Origem das Espécies”. Darwin reside de que a evolução da “seleção natural”, foi uma força de fonte da evolução. O anatomista britânico Richard Owen, que tinha opiniões ante evolucionistas, relatou que as aves não possuíam nenhuma ligação com os dinossauros. Ao descrever um esqueleto quase completo de *Archaeopteryx* em 1863, Owen reconheceu essa espécie como uma ave, apesar de muitas características anatômicas lembrarem os répteis, tais como a uma cauda longa e óssea (FEDUCCIA, 2001; PADIAN, 2004).

Nas próximas décadas, o naturalista britânico Thomas Henry Huxley, considerado um “rival” de Owen e um defensor das ideias de Darwin, argumentou que o *Archaeopteryx* tinha semelhanças morfológicas com um pequeno dinossauro, o *Compsognathus longipes* Wagner, 1859, apoiando uma ligação evolutiva, durante o século XX. Assim, Huxley considerou o *Archaeopteryx* um importante fóssil de transição e uma evidência da evolução, sendo muito semelhante aos dinossauros (HUXLEY, 1868; 1870). Alguns poucos pesquisadores argumentaram que estas semelhanças se deviam à evolução convergente (e.g., FEDUCCIA, 2001). Embora a origem evolução das aves tenha sido historicamente um tema controverso, nos dias de hoje apenas alguns pesquisadores ainda contestam a origem das aves como sendo algo não relacionado aos dinossauros.

Há a sugestão de descendência de outros tipos de répteis, que ficou conhecida como a “Hipótese Tecodonte” (FEDUCCIA, 2001). Essa hipótese, criada pelo naturalista dinamarquês Gerhard Heilmann, que apontava que os pássaros tinham clavículas fundidas para formar a fúrcula, e não haviam sido reconhecidas em dinossauros. Heilmann não aceitava que as clavículas se perdessem nos dinossauros e reevoluíssem nas aves, e afirmou que os ancestrais das aves seriam os tecodontes, um grupo primitivo de répteis (hoje, parafilético), mais especificamente o *Ornithosuchus* (FEDUCCIA 2001). A hipótese tecodonte foi, em sua época, algo extremamente completo e bem ilustrado, e suas conclusões sobre as origens das aves foram aceitas por quase todos os pesquisadores nas quatro décadas seguintes (PADIAN, 2004). No entanto, algumas clavículas de terópodes foram escavadas antes de Heilmann escrever seu livro, mas foram identificadas incorretamente ou foram ignoradas. Por exemplo, haviam reportadas clavículas num espécime de *Oviraptor* em 1920, e no terópode *Segisaurus* em 1936 (PADIAN, 2004).

Atualmente, os paleontólogos agora aceitam que as clavículas e, na maioria dos casos, as fúrculas, são uma característica padrão não apenas dos terópodes, mas também em outros dinossauros. Até os dias de hoje, fúrculas ossificadas foram encontradas em todos os tipos de terópodes. A validação original de uma fúrcula no terópode primitivo *Segisaurus* foi confirmada por uma reanálise nos anos 2000 (CARRANO *et al.*, 2005). Essas descobertas destacam a importância da cintura escapular na compreensão da anatomia e evolução dos dinossauros, e a Hipótese Tecodonte possui poucas evidências, sendo assim descartada anos depois.

A trajetória da hipótese do “tecodonte” começou a mudar em 1964, com a descoberta de um novo dinossauro terópode em Montana, o *Deinonychus antirrhopus* Ostrom. No ano subsequente, Ostrom identificou um outro esqueleto de *Archaeopteryx*, constituído por uma única asa, e trouxe à atenção de Ostrom as notáveis semelhanças entre os pulsos do *Archaeopteryx* e do *Deinonychus*. Essas descobertas consolidaram uma virada significativa na compreensão paleontológica da relação entre dinossauros e aves (OSTROM, 1970; 1973). O reconhecimento de Ostrom da ancestralidade dinossauro dos pássaros, junto com outras novas idéias sobre o metabolismo dos dinossauros e cuidado parental, deu início ao que é conhecido como o “Renascimento dos Dinossauros”, que começou na década de 1960 e, segundo alguns, continua até hoje (NAISH, 2021).

No início da década de 1990, foram realizadas descobertas de fósseis de aves excepcionalmente preservados em diversas formações geológicas do Cretáceo Inferior, na província de Liaoning, nordeste da China. Em 1996, paleontólogos chineses identificaram o *Sinosauropteryx prima* Ji & Ji, 1996 como um novo gênero de ave da Formação Yixian. Contudo, a rápida percepção de que esse animal era, na verdade, um dinossauro terópode, intimamente relacionado ao *Compsognathus*, gerou surpresa. De maneira intrigante, seu corpo estava revestido por longas estruturas filamentosas, que ficaram conhecidas como protopenas, que foram consideradas homólogas às penas mais desenvolvidas das aves (CHEN et al., 1998).

Posteriormente, penas ou protopenas foram identificadas em uma ampla variedade de terópodes da Formação Yixian. A lacuna morfológica entre terópodes não-avianos e aves é ainda mais reduzida pelas descobertas de dinossauros não-avianos extremamente semelhantes a aves, assim como aves basais que compartilham características morfológicas com dinossauros não-avianos.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Segundo o estudo de Lacerda (2021), desde a década de 1990, foram encontradas várias espécies de dinossauros que forneceram evidências fortes sobre a relação evolutiva entre os dinossauros e as aves, inclusive a presença de penas. No entanto, para Brusatte *et al.* (2015), as penas indistinguíveis das aves modernas foram logo depois encontradas também em dinossauros não-avianos. Este estudo tem como propósito listar as evidências que sustentam a transição terópoda-ave. Os objetivos principais de Padian e Chiappe (1998) englobam a análise de características anatômicas compartilhadas entre terópodes e aves, e examinar as mais recentes descobertas paleontológicas, incluindo fósseis intermediários que mostrem os estágios evolutivos no caminho dos terópodes para as aves. Com base nas opiniões dos autores é possível entender os objetivos combinados visam contribuir para uma compreensão mais profunda desse processo evolutivo

Penas

Após ao longo dos anos nosso conhecimento sobre a origem das penas avançou significativamente. As penas surgiram principalmente para isolamento térmico (HOMBERGER e de SILVA,2000), e posteriormente com uma das funções específicas de auxílio do voo, e até mesmo para a identificação entre espécies e dimorfismo sexual (PRUM & PRUSH, 2002).

Prum (1999) retoma os fatores que influencia são apresentadas as estruturas filamentosas espalhadas pelo corpo no estágio 1, auxiliando a manter a temperatura corporal, estágio 2 estruturas plumosas, que auxiliam na manutenção da temperatura corporal.

Anteriormente vimos como a comunicação visual ou camuflagem, tanto a seleção sexual, auxiliaram e contribuíram para o surgimento das penas envolvendo inúmeros benefícios para os terópodes. Entretanto o desenvolvimento das penas foi plausível até mesmo para suas colorações em sua evolução, comprovando o fato de as aves serem membros do Dinosauria Theropoda (PANDIAN *et al.* 1999, SUMIDA & BROCHU; 2000).

Fisiologia

Terópodes e aves não são encontrados somente pela presença de penas, mas também com a relação do sistema respiratório e a presença de sacos aéreos que é uma característica exclusiva das aves. O'Connor e Claessens (2005, SERENO et al. 2008) estudaram os ossos pneumáticos para indicar o sistema de ventilação da espécie terópode o tão conhecido Archeopteryx, estudos mostraram analogicamente similaridades dos crânios dos grupos Theropoda e aves, incluindo Archeopteryx, de acordo com esse estudo revelou que iniciaria o surgimento do voo (ALONSO et al. 2004, KUNDRAT 2007).

Sereno (1999) observou as inovações esqueléticas de importância para o voo que surgiram aos primeiros terópodes: ossos longos ocos; remoção de um dígito nos pés, perdendo o apoio do peso; evolução da junta rotativa, possibilitando o uso das mãos para apreensão; expansão do coracóide e do esterno permitindo o aumento peitoral e as penas para regular a temperatura; presença de penas com raque, como primárias, e as secundárias e retrizes para exibição ou para chocar ovos.

A análise de dados realizada por Brochu & Norell (2000), demonstrando o paradoxo filosófico no ramo evolutivo Dinosauria é isoladamente analisado, quanto a sua análise de dados relacionados a Dinosauria, para grupos avianos durante a era Mesozóica.

Voo

A teoria sobre a origem do voo das aves uma delas o chão - ar, aves correndo que começaram a voar, a segunda árvore - ar, animais arborícolas que pulam de uma árvore usando as penas como paraquedas, alcançando o voo. Hedenström (2002) seguiu a teoria de que o surgimento do voo, iria contra a gravidade.

Além da teoria árvore - ar ser simples, existem aves extantes não planadores, não há como ser explicado sobre esses vertebrados estarem entre o voo planado para o voo entre si. Para Dial et.al. (2006) esse fato poder ser comprovar de que o paraquedismo pode não ter sido um caminho para o voo das aves.

Archaeopteryx apresentava penas assimétricas nos membros anteriores na cauda e plumagem em diversas partes do corpo, que foi um dos fatores que se aproximava das aves (Christiansen & Bonde 2004). A anatomia do *Archaeopteryx*, apontaram o início de sua corrida, e que a suas penas funcionariam como um impulso. A força de suas asas com força da

corrida se tornaria uma única força para fazê-lo se erguer do solo, assim só utilizaria as fazendo com que se sustenta no ar (Burgues & Chiappe 1999).

Burgues & Chiappe (1999), demonstraram como o *Archaeopteryx* poderia gerar impulsos para fazê-lo voar, a força é perpendicular a gravidade e não contra ela, portanto, o uso da energia seria irrelevante. Ainda a mais teoria árvore - ar é a mais afirmada para origem do voo, no entanto a teoria chão - ar também é possível (Burgues & Chiappe op cit). Contudo, alguns terópodes que possuíam penas se deslocaram através de corridas usando impulsos de suas asas Hedenström (2002).

Penas nos membros anteriores, mesmo pouco desenvolvidos, podem auxiliar no aumento da velocidade de uma corrida nas aves extantes, assim como as protoaves (Dial 2003 a). A mesma tendência também se refere das aves terrestres de refugiarem-se em locais elevados, isso ocorreu durante o período Jurássico o processo evolutivo das protoaves.

Estudos como WAIR (Wing – assisted incline running), significa “asa -assistência da corrida inclinada” envolve a ontogenia, em uma análise de desenvolvimento nos movimentos das asas até chegaram à maturidade, Dial (2003b. Dial *et al.* 2006) seguiu duas teorias da origem do voo ao tentar apresentar um compromisso de ambas as teorias.

As duas hipóteses que envolveram o cunho filosófico, não são estáveis através de um método, a hipótese do Wair é testável e aplicável (Dial *et al.* 2006). As aves desde filhotes até a maturidade, apresentam o movimento de bater as asas estereotipados, ainda nos filhotes, a função aerodinâmica nas protoasas, incorpora nos movimentos simultâneos das aves e das penas, isso estabelece o bater de asas para as funções aerodinâmicas nos ancestrais bípedes das aves (Dial 2003 b, Dial *et al.* 2008).

O estudo do caminho evolutivo explica características em terópodes terrestres, como por exemplo a fúrcula, as protoasas, as penas simétricas, a hipótese ontogênica explica também as mudanças nos ombros das aves durante a evolução (Dial *et at.* 2008).

O aparecimento de asas parcialmente desenvolvidas em dinossauros terópodes como o *Caudipteryx*, *Sinosauropteryx*, *Unenlagia* entre outros, algumas

hipóteses se as asas eram usadas para o animal correr mais rápido, para planar, proteger os ovos e filhotes nos ninhos, ou a captura de alimento (Dial *et al.* 2006).

Protoave com um comportamento semelhante ao Wair está representando um estágio intermediário no desenvolvimento da capacidade de voar. Forças aerodinâmicas inicialmente são direcionadas aos membros posteriores permitindo o levantamento das aéreas rudimentares e o controle da descida (Dial 2003 b, Dial *et al.* 2006, 2008). A ontogenia apresenta o Wair, como um caminho morfológico nos estágios adaptativos nos maniraptores terópodes para atingirem o voo aviano.

Espécies-chave

Análise de dados a partir de pesquisas anteriores aplicando-se o conhecimento sobre a extinção no final do Cretáceo e o estudo de fósseis, de algumas espécies de dinossauros não-avianos entre outros grupos, assim, de que forma ocorreu os estágios de mudanças evolucionárias das espécies extintas para as aves extantes.

A 66 milhões de anos no final do Cretáceo (MacLeoned, N., *et al.*, 1997, Brusatte, S.L, *et al.* 2015), o curso da história aviária, afetado geologicamente de grandes impactos de asteroides e cometas que geraram um cataclisma global ocorrendo mudanças climáticas e de temperatura, chuvas ácidas, tsunamis e terremotos (Alvarez, L.W., *et al.*, 1980, Schulte, P., *et al.* 2010).

O mundo mudou subitamente no final do Cretáceo, matando grupos dominantes dando a outros organismos um ecoespaço vazio. As aves no Cretáceo Superior eram diversas, com muitas linhagens de enanthiornithes e de raros fósseis e estudos filogenéticos de estudos anteriores e modernos nas linhagens no Cretáceo (Jarvis, E. D., *et al.*, 2014, Clarke, J.A., *et al.*, 2005, Archibald, J.D., Fastovsky, D.E., 2004, Zhang, G., *et al.*, 2014)

Há extinção foi gradual ou repentina, nas recentes avifaunas diversificadas e de enanthionitinos persistiu até pelo menos centenas milhões de anos, no oeste da América do Norte, sugerindo que a extinção foi repentina ou diretamente ligada ao impacto do final do Cretáceo, contudo, devido ao registro fóssil das últimas aves do Cretáceo (Longrich, N.R., *et al.*, 2014), não está claro a razão de que as aves foram extintas ou sobreviveram.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A revisão bibliográfica busca a explicar os processos de transição dos dinossauros terópodes para aves após a extinção, e de que forma ocorreu a sua adaptação ao longo dos anos. O trabalho explica a forma de como ocorreu a origem das aves compartilhar a mesmas características dos terópodes, isso incluindo dados aprofundados de fósseis espécies não-avianos encontrados por pesquisadores, alguns geraram dúvidas e debates discursivos em relação das espécies terem a mesma linhagem, com os estudos dos fósseis foram encontradas evidências em sua anatomia que comprovam que o grupo Avialae e os Therophoda, possuem os mesmos aspectos em sua fisiologia. Nesse sentido comprova que muitas características anatômicas são compartilhadas pelas aves e dinossauros terópodes

REFERÊNCIAS

Alvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F., and Michel, H.V. (1980). **Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction.** Science 208, 1095– 1108.

Alonso, P.D., Milner, A.C., Ketcham, R.A., Cookson, M.J. & Rowe, T.B. (2004) **The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*.** Nature 430: 666-669.

Brochu, C.A. & Norell, M.A. (2000) **Temporal congruence and the origin of birds**. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1): 197-200.

Brusatte, S.L., Lloyd, G.T., Wang, S.C., and Norell, M.A. (2014). **Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition**. *Curr. Biol.* 24, 2386–2392.

Brusatte, S.L., O'Connor, K.J., and Jarvis, D.E (2015) **The Origin and Diversification of Bird**. [Volume 25, Issue 19](#), 5 October 2015, 888-898

Brusatte, S.L., Butler, R.J., Barrett, P.M., Carrano, M.T., Evans, D.C., Lloyd, G.T., Mannion, P.D., Norell, M.A., Peppe, D.J., Upchurch, P., and Williamson, T.E. (2015). **The extinction of the dinosaurs**. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 90, 628–642.

Burgers, P. & Chiappe, L.M. (1999) **The wing of Archaeopteryx as a primary thrust generator**. *Nature* 399: 60-62.

Clarke, J.A., Tambussi, C.P., Noriega, J.I., Erickson, G.M., and Ketchum, R.A. (2005). **Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous**. *Nature* 433, 305–308

Chatterjee, S. & Templin, J. (2007) **Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor* gui**. *Proceedings of National Academy of Sciences* 104(5): 1576-1580.

Chiappe, L.M. & Dyke, G.J. (2002) **The Mesozoic radiation of birds**. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 92-124

Chiappe, L.M. & Vargas, A. (2003) **Emplumando dinosaurios: la transición in dino- evolutiva de terópodos a aves**. *Hornero* 18(1): 1-11.

Christiansen, P. & Bonde, N. (2004) **Body plumage in Archaeopteryx: a review, and new evidence from the Berlin specimen.** *Comptes Rendus Pale-* vol 3: 99-118.

Chuong, C.M, Chondankar, R., Widelitz, R.B. & Jiang, T.X. (2000) **Evo-Devo of feathers and scales: building complex epithelial appendages.** *Current Opinion in Genetic & Development* 10(4): 449-456.

Darwin, C.R. (1871) **The descend of man, and selection in relation to sex.** London: John Murray. 1 ed. 970 pp.

Dial, K.P. (2003a) **Evolution of Avian Locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin flight.** *The Auk* 120(4): 941-952.

Dial, K.P. (2003b) **Wing-assisted incline running and the evolution of flight.** *Science* 299: 402-404

Dial, K.P., Randall, R.J. & Dial, T.R. (2006) **What use is half half a wing in the ecology and evolution of birds?** *BioScience* 56(5): 437-445.

Dial, K.P., Jackson, B.E. & Segre, P. (2008) **A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight.** *Nature* 451(2): 985-989.

Eleonora, T., **VIDA E MEIO AMBIENTE Diversidade e Evolução dos Vertebrados** Licenciatura em Ciências - USP/UNIVESP. 6 ed. 2021(London: W.H. Freeman and Company).

Feduccia, A. (1999): *The Origin and Evolution of Birds.* 2 nd ed., New Haven.

Gill, Frank.B., (2007) Ornithology. 3rd ed. New York: W.H. Freeman, [2007].

Hellmann. G. (1926). **The Origin of Birds** (London; Whitherby).

Hedeström, A. (2002) **Aerodynamics, evolution and ecology of avian flight** *Trends in Ecology and Evolution* 17(9): 415-422.

Homberger DG, de Silva KN. (2000). Functional microanatomy of the feather-bearing integument: implications for the evolution of birds and avian flight. **American Zoologist**, 40:553-574.

Huxley, T.H. (1868). **On the animals which are most nearly intermediate between birds and reptiles**. Ann. Mag. Nat. Hist. 2, 66–75.

Huxley, T.H. (1870). **Further evidence of the affinity between the dinosaurian reptiles and birds**. Quar. J. Geol. Soc. London 26, 12–31.

Jarvis, E.D., Mirarab, S., Aberer, A.J., Li, B., Houde, P., Li, C., Ho, S.Y., Faircloth, B.C., Nabholz, B., Howard, J.T., et al. (2014). **Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds**. Science 346, 1320–1331.

Jetz, W., Thomas, G.H., Joy, J.B., Hartmann, K., and Mooers, A.O. (2012). **The global diversity of birds in space and time**. Nature 491, 444–448.

Kundrát, M. (2004) **When did Theropods become feathered? – Evidence for pre-*Archaeopteryx*. feathery appendages**. *Journal of Experimental Zoology* 302B: 355-364.

Kundrát, M. (2007) **Avian-like attributes of a virtual brain model of the oviraptorid theropod *Conchoraptor gracilis***. *Naturwissenschaften* 94: 499-504.

Lacerda J. (2021) **Feather explosion: How fluffy dinosaur fossils rocked**.

Lawrence M.W. (2009) **Fuzzy origins for feathers**. *Nature* volume 458, pages294–295.

Livezey, B.C. & Zusi, R.L. (2007) **Higher-order phylogeny of modern birds birds. (Theropoda, Aves; Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and Discussion**. *Zoological Journal of the Linnean Society*149: 1-95.

Longrich, N.R., Tokaryk, T., and Field, D.J. (2012). Mass extinction of birds at the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) boundary. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 108, 15253–15257.

MacLeod, N., Rawson, P.F., Forey, P.L., Banner, F.T., BoudagherFadel, M.K., Bown, P.R., and Burnett, J.A. (1997). **The Cretaceous-Tertiary biotic transition**. *J. Geol. Soc. Lond.* 154, 265–292.

O'Connor, P.M. & Claessens, L.P.A.M. (2005) **Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs**. *Nature* 436(4): 253-256.

O'Connor, J.K., and Zhou, Z. (2013). **A redescription of *Chaoyangia beishanensis* (Aves) and a comprehensive phylogeny of Mesozoic birds**. *J. Syst. Palaeontol.* 7, 889–906.

OSTROM, J. H., 1970a. **Stratigraphy and paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin area, Wyoming and Montana**. *Bull. Yale Peabody Mus. nat. Hist.*, 35: 1-234.

OSTROM, J. H., 1970b. ***Archaeopteryx*: Notice of a "new" specimen.** Science, 170: 537-8.

OSTROM, J. H. 1973. The ancestry of birds. *Nature, Lond.*, **242**: 136.

Padian, K., and Chiappe., M.L. (1998) **The origin and early evolution of birds.** Biol. Rev. (1998), 73, pp. 1–42

Padian, K., Hutchinson, J.R. & Holtz-Jr, T.R. (1999) **Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous dinosauria (Theropoda).** *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(1): 69-80.

Pomarède, M. (2005) **Aves são dinossauros? A polêmica continua.** *des Ornitológicas* 128.

Pomarède, M. (2008) O erro científico do século. Tradução: Maria Helena Silva. **Atualidades Ornitológicas** 146: 24.

Prum, R.O. (1999) **Development and evolutionary origin of feathers.** *Journal f Experimental Zoology* 285: 291-306.

Prum, R.O. (2002) **Why ornithologist should care about the theropod origin of birds.** *The Auk* 119(1): 1-17.

Prum, R.O. (2003) **Dinosaurs take to the air.** *Nature* 421: 323-324

Prum, R.O. & BRUSH, A.H. (2004) **Which came first, the feather or the bird?** *Scientific American Special Edition: Dinosaur and other monsters* 74- 81.

Prum, R.O. (2005). **Evolution of the morphological innovations of feathers.** *Journal of Experimental Zoology* 304b: 570-579

Sereno, P.C., Martinez, R.N., Wilson, J.A., Varrichio, D.J., Alcober, O.A. & Larsson, H.C.E. (2008) **Evidence for avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina.** *PloS One* 3(9): 1-20.

Turner, A.H., Makovicky, P.J., and Norell, M.A. (2012). **A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny.** *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 371, 1–206.

Xu, X., Zhou, Z., Dudley, R., Mackem, S., Chuong, C.-M., Erickson, G.M., and Varricchio, D.J. (2014). **An integrative approach to understanding bird origins.** *Science* 346, 1253293.

Zhang, G., Li, C., Li, Q., Li, B., Larkin, D.M., Lee, C., Storz, J.F., Antunes, A., Greenwold, M.J., Meredith, R.W., et al. (2014). **Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation.** *Science* 346, 1311–1320.