

TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

“Estudio de la capacidad aerodinámica en aves del terror (Aves, Phorusrhacidae)”

Bach. Felipe H. Montenegro Touron

Orientador: Dr. Washington W. Jones.

Museo Nacional de Historia Natural- MEC

Co- orientador: Dr. Ernesto Blanco.

Instituto de Física- Facultad de Ciencias, UdelaR

Diciembre, 2017



“No sé si mi canto es lindo
o si saldrá medio triste;
nunca fui zorzal, ni existe
plumaje más ordinario.
Yo soy pájaro corsario
que no conoce alpiste.

Vuelo porque no me arrastro,
que el arrastrarse es la ruina;
anido en árbol de espina
lo mismo que en cordilleras
sin escuchar las zonceras
del que vuela a lo gallina.

No me arrimo así nomás
a los jardines floridos.
Sin querer vivo alvertido
pa' no pisar el palito.
Hay pájaros que solitos
se entrampan por presumidos.”

Héctor Roberto Chavero Aramburu
el gran “Atahualpa Yupanqui” (1908-1992)
Fragmento del poema El payador perseguido (1965),
canción que me acompañó durante todas
las jornadas de escritura de esta tesina

Tabla de contenido

Tabla de contenido	2
Agradecimientos	3
Resumen	5
Introducción	6
Justificación.....	8
Objetivo general	9
Objetivos específicos:	9
Materiales y Métodos	10
Estimaciones de masa corporal y medición de segmentos alares.....	10
Índice Braquial y parámetros aerodinámicos.	11
Estudio morfo-espacial utilizando diagramas ternarios y análisis de varianza.	12
Análisis de las tendencias morfológicas a través de regresiones lineales y análisis de covarianza.	13
Resultados	15
Índice Braquial y parámetros aerodinámicos.	15
Diagramas ternarios y análisis de varianza (ANOVA).	15
Análisis de las tendencias morfológicas a través de regresiones lineales y Análisis de Covarianza (ANCOVA).....	19
Discusión.....	23
Perspectivas.....	38
Referencias bibliográficas:.....	39
Anexo	47

Agradecimientos

Son muchas las personas las que me han acompañado durante todos estos años, y que me gustaría agradecerle.

Primero me gustaría agradecer a Ernesto Blanco, Washington Jones, Daniel Perea y Martin Ubilla por aceptar formar parte del tribunal que evaluó esta tesina, por sus comentarios y aportes. A Martin y Daniel les agradezco también el haberme abierto las puertas del Departamento de Paleontología y permitirme ser uno más de su equipo desde hace ya mucho tiempo.

Quiero agradecer muy especialmente a Ernesto Blanco y Daniel Perea, ambos tuvieron un rol clave en que no me desvinculara de facultad, cuando yo ya daba todo por liquidado. Sus palabras y su apoyo fueron fundamentales para que yo no me alejara de la carrera. A Ernesto le agradezco la oportunidad de presentar el proyecto en el cual se enmarco este trabajo. El cual fue financiado por el Espacio Interdisciplinario de la Universidad de la Republica.

A Washington Jones le doy las gracias por su amistad, sus enseñanzas, su paciencia y por contagiarme su entusiasmo cada vez que nos reuníamos a trabajar o discutir.

Agradezco a Andrés Rinderknecht quien hace 11 años me abrió las puertas del museo Nacional de Historia Nacional, le agradezco su amistad, sus enseñanzas sobre la osteología de los vertebrados y las discusiones sobre filosofía, música y tantas otras cosas.

A Raúl “El Chochi” Vezzosi, por el envío de fotos y su disposición para compartir información sobre las “Aves del terror”.

A todos los amigos de Ecobio y MamSUR, en especial a Joselo Bessonart, JC Guerrero y Lorena Coelho. A Huguito, Juan “Chuleta”, Beto, Nati Viera y Rafita por las jornadas de interminables charlas bizarras.

A Joaquín Villamil y la barra de los “Chuparruedas”, Felipe Garay, Mariana Trillo, Ivana Marini, por las tardes de estudio entre mates y risas. A la Barra antártica, en especial a Santi, Tamba, Sofía, Caro y Loli, por ser excelentes compañeros de estudio.

A todo el Departamento de Paleontología, Sergio, Alejandra, Mariano y Gloria.

A la “Paleo Barra”, Pablito, Andrea, Fernanda, Darío, Valeria, Matías, Checho, Aldo y Guillermo R; mis compañeros de aventuras, discusiones, proyectos, con los que fue un placer trabajar y compartir más que la pasión por lo que hacemos. A Gustavo Lecuona por su amistad, enseñanzas y por compartir su arte.

A mis amigos de la “Comisión Dadaísta” Gusti, Gasti, Lu Loza, y Pablo “la Tota” Cabral, por tantas risas y por siempre estar siempre. A Guillermo “El Topo” García y a toda la familia Garcia-Larieux, por su confianza y hacerme sentir uno más de su familia.

A la profesora Bernadet Mayo, quien me contagio el amor por la biología con sus clases, quien confió en mí capacidad y me animo a vincularme al Departamento de Paleontología, siendo aun estudiante de liceo, algo que marco mí camino.

A Nati por empujar de esta carreta con la misma o más fuerza que yo, por levantarme cuando caí, cuando baje los brazos, por estar ahí siempre y por su lectura crítica y aportes a esta tesina. A Graciela por su apoyo y cariño.

Por último, me gustaría agradecer a mi familia. A mi madre que alimento mi pasión por la naturaleza y la paleontología desde niño, y que siempre confió en mí. Agradecer a mi hermana Melissa por su apoyo y su cariño, a mi padre por enseñarme el valor del trabajo. A la tía Mariela, Hamilton y Lorena por tener un lugar para mí siempre que lo necesite. Y finalmente a la abuela Gladis, que antes de que yo naciera un día se pregunto ¿Cuándo Felipe verá los pajaritos?; años después tuvo que corretearme para que fuera a comer y dejara de perseguir pajaritos con la cámara de fotos.

Resumen

Los fororrácidos (Aves, Phorusrhacidae) conocidos comúnmente como “aves del terror”, fueron un grupo de aves carnívoras, de mediano a gran tamaño que habitaron América del Sur y del Norte durante casi la totalidad del Cenozoico. Las aves del terror han sido consideradas aves que carecían de capacidad de vuelo debido a su escaso desarrollo de las alas y cuerpos masivos. Existe consenso general que considera que el grupo más cercano a los fororrácidos, son las aves de la familia Cariamidae, las cuales son aves corredoras con una reducida capacidad de vuelo. Debido a esta afinidad filogenética y similitudes anatómicas con otras familias de aves carnívoras voladoras, se propuso que algunas especies de la subfamilia Psilopterinae podrían haber llegado a utilizar vuelos cortos y en embestida como método de ataque a sus presas. Recientemente se han publicados hallazgos de aves del terror en África y Europa. Esto último genera incertidumbres acerca de la historia biogeográfica de un grupo de aves considerado de origen sudamericano. Esto podría implicar que algunas formas ancestrales podría haber atravesado el océano Atlántico para alcanzar las costas del viejo continente, para lo cual habrían requerido la capacidad de volar. El presente trabajo propone la primera caracterización de la capacidad aerodinámica de diferentes especies de aves del terror en el contexto de las aves actuales para la elaboración de algunas consideraciones paleobiológicas. Para ello se realizó un análisis alométrico de tres segmentos alares, se calculó el índice braquial para 8 especies de fororrácidos y se realizaron Análisis de Varianza (ANOVA). A su vez, se estimó su carga alar y otros parámetros aerodinámicos en base a regresiones lineales tomadas de la literatura y se ubicaron las diferentes especies de aves del terror estudiadas dentro del contexto de aves actuales, mediante la aplicación de un diagrama ternario basado en las proporciones porcentuales de los segmentos óseos alares. Los resultados de este trabajo sitúan a los géneros *Psilopterus* y *Procariama* en una zona de transición del morfoespacio entre las aves voladoras y las no voladoras. La similitud entre las especies estudiadas y la familia Rallidae, plantea posibles escenarios evolutivos de la pérdida del vuelo. El enfoque de esta propuesta puede ofrecer nuevas hipótesis sobre la capacidad de vuelo del grupo. Este trabajo es el primero que desarrollara un análisis cuantitativo y morfométrico sobre la temática.

Introducción

A fines del año 1887 Florentino Ameghino describe una mandíbula desdentada con la que funda la especie *Phorusrhacos longissimus*, la cual propone que pertenece a un tardígrado (Casinos, 2012;Buffetaut, 2013). Posteriormente Francisco Moreno y Alcides Mercerat en 1891 reasignan la identidad de esta mandíbula, convirtiéndose en el primer fororrácido en ser descrito como ave (Buffetaut, 2013). Los fororrácidos (Aves, Phorusrhacidae), conocidos vulgarmente como "aves del terror", fueron aves carnívoras de tamaño medio a gigantesco (Alvarenga y Höfling 2003). Esta familia incluye algunas de las aves más grandes que han habitado este continente y el mundo. Sus cráneos masivos, aquinéticos y picos comprimidos lateralmente, permiten inferir que estos fueron depredadores grandes y letales (Degrange et al., 2010). Poseían poderosas garras y patas adaptadas para correr a gran velocidad, y posiblemente la fuerza para romper huesos (Blanco y Jones, 2005; Jones, 2005, 2010).

Estas aves habitaron América del Sur y del Norte durante buena parte del Cenozoico (Alvarenga y Höfling 2003).El registro más antiguo de la familia en Sudamérica proviene del Paleoceno de Brasil (Alvarenga, 1985), aunque su asignación taxonómica ha sido puesta en duda (Agnolin 2013; Tambussi y Degrange, 2013; Degrange et al., 2015a). Algunos autores reconocen como el representante más antiguo de esta familia a un psilopterino indeterminado del Eoceno de Argentina (Tambussi y Degrange, 2013). Si bien tradicionalmente se estimaba la desaparición del grupo en el Plioceno, en los últimos 20 años se han registrado en Uruguay ejemplares muy interesantes. Entre estos antecedentes se incluye un tibiotarso determinado como Phorusrhacinae gen. et sp. indet. colectado en depósitos de la Formación Raigón (Plioceno-Pleistoceno) ubicada en las barrancas costeras del litoral oeste del país. Este registro llevo el límite del biocrón de este grupo hasta el Plio-Pleistoceno (Tambussi, et al. 1999). Recientemente, se presentó el registro más moderno de la familia, consistente en un fragmento distal de tarsometatarso derecho identificado como Phorusrhacidae gen. et sp. indet. colectado en un depósito correspondiente a la Formación Libertad con fechados discutidos de 20.000, 17.600 y 5900 años de antigüedad (Gutiérrez et al., 2005, Cid et al., 2014, Corona et al., 2012; 2014,). Montenegro et al. (2010,2014) dieron a conocer dos nuevos registros de la familia para el Pleistoceno tardío de Uruguay. El primero consiste en un fragmento

distal de tarsometatarso derecho, casi indistinguible del que fuera descrito anteriormente por Alvarenga y colaboradores (2010); y el segundo se trata de la porción proximal de un húmero izquierdo, asignado a la subfamilia Psilopterinae. Jones y colaboradores (2017) efectúan un estudio detallado de los materiales anteriormente mencionados, realizando una re-descripción y discusión del material publicado por Alvarenga y colaboradores (2010). El trabajo de Jones y colaboradores (2017) aportó un fechado en OSL de 96.000 años antes del presente para uno de los sitios donde fueron colectados los materiales los materiales en asociación a fauna mamalifera típica del Pleistoceno..

Tanto la sistemática como las relaciones filogenéticas de este grupo de aves han variado con el tiempo. Quizás el trabajo más importante de revisión sobre la sistemática del grupo sea el de Alvarenga y Höfling (2003). En el mismo se asigna a los Phorusrhacidae dentro de los Ralliformes, y definen 5 subfamilias (entre paréntesis los géneros estudiados en esta tesis): Brontornithinae (que incluye al género *Paraphysornis*), Phorusrhacinae (incluye al género *Titanis*), Patagornithinae (incluye al género *Patagornis*), Psilopterinae (incluye los géneros *Psilopterus* + *Procariama*) y Mesembriornithinae (incluye el género *Mesembriornis*). Esta estructura sistemática fue posteriormente obtenida en una filogenia basada en caracteres morfológicos (Alvarenga, et al. 2011). Agnolin (2009), sitúa al grupo dentro de los Gruiformes y acuña el nombre Notogrues para denominar el clado (*Psophia* + *Cariamae* + *Phororhacoidea*); este trabajo separa a los Phororhacoidea en Psiloptenidae (*Mesembriornis* + *Psilopterus* + *Procariama*) y Phorusrhacinae que engloba el resto de los géneros y especies. Degrange y colaboradores (2015 a) describen un nuevo género de mesembriornitino y realizan una filogenia que arroja como resultado una nueva organización, reconociendo solo tres subfamilias (entre paréntesis los géneros estudiados en esta tesis): Psilopterinae (comprende sólo el género *Psilopterus*), Mesembriornithinae (incluye *Mesembriornis* + *Procariama* + *Llallawavis*), Phorusrhacinae (que incluye *Paraphysornis* + *Patagornis* + *Titanis*).

Históricamente se ha considerado que las aves del terror carecían de la capacidad de volar debido a su escaso desarrollo de la envergadura alar y cuerpos masivos (Alvarenga y Höfling, 2003). Existe un consenso amplio (Brodkorb, 1967; Alvarenga y Höfling, 2003 y Alvarenga et al., 2011; Degrange et al., 2015a) que considera a las aves de la familia Cariamidae (seriemas y chuñas), como el grupo filogenéticamente más

cercano, las cuales son aves corredoras con una capacidad de vuelo reducida. Los cariamidos fueron previamente considerados como una familia dentro del orden Gruiformes (Ralliformes *sensu* Brodkorb, 1967), actualmente separados mediante estudios filogenómicos en un clado que incluye la familia Falconidae (Hackett et al., 2008)

Los psilopterinos y *Procarriama* comparten con las aves de presa (Accipitridae y Falconidae) y buitres del Nuevo Mundo (Cathartidae) las siguientes características la profunda impresión del *musculus brachialis* (músculo braquial) tanto en la ulna como el húmero, así como las papilas ulnares bien desarrolladas, la disposición de las trócleas del extremo distal del tarsometatarso en forma de “U” invertida, y el proceso posteromedial de la entotróclea (tróclea II) bien desarrollado (Tonni 1977; Tonni y Tambussi, 1985; Hospitaleche y Tambussi, 2005). A su vez poseen la falange ungueal del dedo II muy curvada y otros aspectos de la morfología de la entotróclea (similar a la de los grandes Falconidae y Cathartidae), lo que implica que esta estructura permite sujetar presas (Tonni, 1977). En suma, estos caracteres han llevado a varios autores a plantear que los psilopterinos posiblemente fueran aves cazadoras de carrera, ayudadas por cortos vuelos para capturar sus presas; (Tonni, 1977; Tonni y Tambussi, 1985; Hospitaleche y Tambussi, 2005; Degrange et al., 2015b, Degrange, 2017).

Justificación

Debido a los descubrimientos de restos fósiles eocenos de fororrácidos en África (Mourer-Chauviré, 2011) y en Europa (Angst et al., 2013) se plantea la incertidumbre acerca de la historia biogeográfica de este grupo de aves. Estos hallazgos podrían implicar que algunas formas ancestrales atravesaron el océano para alcanzar las costas del viejo continente, lo cual habría requerido la capacidad de locomoción aérea. Son pocos los estudios biomecánicos realizados en aves del terror (Blanco y Jones, 2005; Degrange et al., 2010; Tambussi et al., 2012). Hasta el momento no se han realizado estudios acerca del vuelo en los fororrácidos. De esta manera, este constituye el primer análisis sobre el estudio de distintos parámetros aerodinámicos para esta familia. El enfoque planteado en este trabajo puede ofrecer algunos nuevos aportes en torno al debate sobre la capacidad de vuelo del grupo de los psilopterinos.

Objetivo general

-Caracterizar la capacidad aerodinámica de las diferentes especies de aves del terror en el contexto de las aves actuales y elaboración de algunas consideraciones paleobiológicas relacionadas.

Objetivos específicos:

-Calcular el índice braquial para las aves fororracoideas definido por Nudds, Dyke y Rayner (2004).

-Estimar la carga alar y otros parámetros aerodinámicos en base a regresiones lineales.

-Ubicar las especies de aves del terror estudiadas en un diagrama ternario basado en las proporciones de los segmentos óseos alares.

Materiales y Métodos

Estimaciones de masa corporal y medición de segmentos alares.

Se tomaron de la literatura 10 ejemplares pertenecientes a 7 géneros de fororrácidos. Las medidas de la longitud total del húmero, radio y carpometacarpo de estas especies fueron tomadas de: Kraglievich, (1946); Alvarenga, (1982); Tonni y Tambussi, (1988); Alvarenga y Höfling, (2003); Degrange y Tambussi, (2011); Degrange et al., (2015 a y b). Las medidas faltantes fueron estimadas asumiendo similitud geométrica para 8 de los 10 ejemplares (ver Tabla I).

Para el caso de *Llallawavis scagliai* las medidas del húmero y ulna fueron estimadas de las figuras de Degrange et al. (2015a), el radio y el carpometacarpo fueron escalados linealmente a partir del promedio de los valores de las medidas de los especímenes de la especie *Psilopterus lemonei* de la muestra.

Mientras que en *Mesembriornis milneedwardsi* las medidas de húmero, radio y ulna fueron calculadas como el promedio de las estimaciones de Alvarenga y Höfling (2003), y Kraglievich (1946). El carpometacarpo fue estimado en base al promedio de los valores de las medidas de los especímenes de la especie *Psilopterus lemonei* de la muestra.

En el caso de *Paraphysornis brasiliensis* las medidas de húmero, ulna y carpometacarpo fueron tomados de Alvarenga y Höfling, (2003), y la medida radio fue tomada de Alvarenga (1982).

Para *Procariama simplex* el húmero y la ulna fueron tomados de Alvarenga y Höfling (2003). El radio fue estimado de fotografías ya partir de la figura 31 de Alvarenga y Höfling (2003). El carpometacarpo fue estimado suponiendo similitud geométrica con la especie *Psilopterus lemonei* a partir del promedio de los valores de las medidas de los ejemplares estudiados.

Las medidas de *Psilopterus bachmani* y *Psilopterus colzecus* fueron estimadas a partir de las imágenes de Degrange, et al. (2015b); en el caso de *P.colzecus* se utilizaron como referencia las medidas estimadas de Tonni y Tambussi (1988).

Las medidas de los segmentos alares de los dos ejemplares de *Psilopterus lemonei* (PUM-15402 y BMNM-A559) fueron tomados de Alvarenga y Höfling (2003).

Las masas de *M. milneedwardsi* y *P. brasiliensis* son tomadas en base a estimaciones de Alvarenga y Höfling (2003); mientras que las de *P. simplex*, *P. colzecus* y *P. lemonei* se tomaron en base a estimaciones de Vezzosi (2012), siguiendo el método de Alvarenga y Höfling (2003). La estimación de masa de *Llallawavis scagliai* se tomó de Degrange et al, (2015a) y *Psilopterus bachmani* se tomó de la tabla 1 de Degrange y Tambussi, (2011).

Índice Braquial y parámetros aerodinámicos.

Se utilizó la metodología planteadas en Nudds et al (2004) para la determinación del índice braquial. Este índice consiste en la relación entre la longitud total del húmero (H) con respecto a la longitud total de la ulna (U).

$$BI = H/U \text{ (Nudds et al. 2004)}$$

Dicha relación morfológica ha sido estudiada previamente y se observó que existe una relación entre los valores de este índice y los distintos grupos taxonómicos avianos (Nudds et al. 2004).

Nudds et al. (2007) realizaron una regresión lineal que correlaciona el índice braquial con la carga alar (Q). Este es un parámetro aerodinámico estándar (Alexander, 1989) definido como la relación entre peso corporal ($w = \text{masa corporal} \times 9,81 \text{ m/s}^2$) y el área alar total(A).

$$Q=w/A$$

$$Q=65,31BI^{4,77(4,46-5,09)} \text{ (Nudds et al. 2004)}$$

Mediante la ecuación de regresión presentada arriba se puede realizar el cálculo de la estimación de la carga alar en las especies fósiles de interés. Luego, a partir de este parámetro se puede estimar el área alar (A).

Estudio morfo-espacial utilizando diagramas ternarios y análisis de varianza.

Para la realización del diagrama ternario se utilizó la metodología usada por Middleton y Gatesy (2000). En este trabajo se calcula el porcentaje de las longitudes totales del húmero, radio y carpometacarpo respecto a la longitud total del brazo, (Húmero + Radio + Carpometacarpo =100%) de diversas especies de aves. Luego cada valor porcentual se incluye como coordenada tridimensional en un diagrama ternario; este consta de tres ejes (I, II y III) que crecen de 0% a 100% y cada uno corresponde a una de las proporciones porcentuales de uno de los segmentos óseos (ver Fig. 1). En base a estos datos, el diagrama ternario posiciona a las diferentes especies estudiadas (ver aplicaciones en Jones, 2005; Becerra et al., 2015).

Este diagrama permite agrupar y reconocer los diferentes morfotipos avianos.

El trabajo de Middleton y Gatesy (2000) se elaboró para posicionar a diversas especies de dinosaurios terópodos y otras especies de aves extintas en el contexto de las aves actuales. Se usaron seis grupos evolutivo-morfofuncionales para la realización del diagrama. Estos grupos están formados por las familias Phorusrhacidae, Rallidae, Spheniscidae, Cariamidae y el grupo de las ratites (que incluye las familias actuales Struthionidae, Rheidae, Apterygidae y Dromaiidae y Casuariidae), así como un grupo multifamiliar de aves voladoras (“Voladores”).

Para comprender cómo se distribuyen los valores del índice braquial dentro de los polígonos que genera el diagrama ternario, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) con los seis grupos mencionados anteriormente. Con el fin de analizar si la media de los valores de BI calculados para los fororrácidos difiere o no con los valores de la media calculada para los otros cinco grupos, se realizaron dos análisis distintos. El primero incluyó todas las especies de fororrácidos, mientras que en el segundo se excluyeron los de mayores tallas (es decir se trabajó sólo con los psilopterinos *sensu* Alvarenga, et al. 2011). Para crear el diagrama ternario y realizar el análisis de varianza se utilizó el programa estadístico PAST (Hammer, et al. 2001).

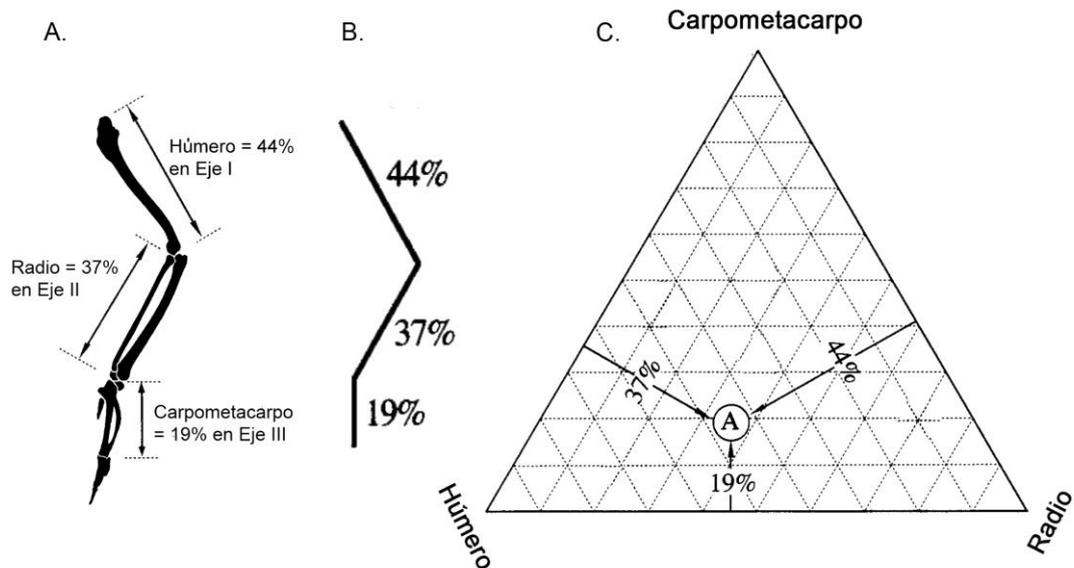


Fig. 1) Metodología para la visualización de morfoespacios mediante diagrama ternario. A) Porcentaje de cada hueso de la especie **A** y su correspondiente eje donde será graficado cada punto, B) Simplificación del ala y los valores correspondientes para cada segmento. C) Diagrama ternarios con la especie **A** graficada, las flechas señalan hacia donde crece cada eje. Modificado de Middleton y Gatesy (2000).

Análisis de las tendencias morfológicas a través de regresiones lineales y análisis de covarianza.

El tipo de relación entre la masa corporal y la longitud total de los segmentos alares fue analizada mediante regresiones lineales para cada segmento (carpometacarpo, húmero y radio). Para obtener la recta de regresión de cada grupo y sus correspondientes errores se utilizó el programa PAST (Hammer, et al. 2001). Con el fin de linealizar la regresión, se utilizaron los valores logarítmicos de las cuatro variables antes mencionadas. Se graficó la longitud total de cada segmento alar (medido en milímetros) en función de la masa corporal (medida en gramos), utilizando el ajuste de cuadrados mínimos (OLS). Luego se realizó un test ANCOVA para cuantificar la semejanza estadística de las pendientes de las de regresiones lineales. Se comparó la pendiente de regresión de cada grupo y segmento contra la pendiente correspondiente para los fororrácidos.

Para llevar a cabo lo planteado en el párrafo anterior se confeccionó una base de datos que consta de 204 especies actuales, cuyas medidas fueron tomadas de: Middleton y Gatesi (2000), Livezey (2003) y Nudds (2004). Se complementó con medidas de ejemplares de ratites y rinocriptidos (familia Rinocryptidae) pertenecientes al Museo de Historia Natural de Taubate (*Rhea americana* MNHT 668, 1923, 469; *Casuarius casuarius* MNHT3; *Dromaius novahollandaie* MNHT 1954,101118; *Scytalopus speluncae* MNHT4356; *Merulaxis ater* MNHT 652). Se midió un ejemplar de *Chunga burmeisteri* (MLP s/n) perteneciente al Museo de Ciencias Naturales de La Plata y un ejemplar de *Rhynchoceros jubatus* (USNM612084) perteneciente al Smithsonian National Museum of Natural History. Los datos recopilados para efectuar las regresiones lineales se encuentran en la Tabla 2 del Anexo.

La masa de las aves actuales fue tomada de la literatura en base a datos promedio (Dunning, 2008) y se siguió la nomenclatura anatómica de Baumel y Witmer (1993).

Tabla I. Medidas (mm) de los segmentos alares, Índice Braquial (BI), W peso corporal estimado (N), Q-predicción de los valores de carga alar (N/m²) y S-Área alar (m²) estimada para ocho ejemplares de Phorusrhacidae.

Especie	Ejemplar	Humero	Ulna	Radio	Carpo	BI	W	Q	Qmin	Qmax	A
<i>Llallawavis scagliai</i>	MMP-5050	127,7	85,0	75,5	56,6	1,50	176,58	455,18	401,22	518,50	0,388
<i>Mesembriornis milneedwardsi</i>	MACN-5944	190	107	99	79,0	1,78	686,7	1010,35	845,61	1214,15	0,680
<i>Paraphysornis brasiliensis</i>	DGM-1418	195,0	83,0	68,4	71,5	2,35	1765,8	3840,98	2947,45	5048,34	0,460
<i>Procariama simplex</i>	FM-P14525	104,0	83,0	77,1	49,7	1,25	124,19	191,53	178,59	205,86	0,648
<i>Psilopterus bachmani</i>	MPM-PV4241	99,8	78	71	47	1,28	44,145	211,61	196,05	228,98	0,209
<i>Psilopterus colzecus</i>	MLP 76-VI-12-2	113,8	77,2	68	45	1,47	100,45	415,76	368,64	470,73	0,242
<i>Psilopterus lemonei A</i>	PUM-15402	103,0	79,5	74,0	47,5	1,30	82,89	224,63	207,30	244,04	0,369
<i>Psilopterus lemonei B</i>	BMNM-A559	122,5	86,2	80,0	56,8	1,42	82,89	349,16	313,12	390,72	0,237

Resultados

Índice Braquial y parámetros aerodinámicos.

Los valores de índice braquial calculado para los ejemplares fósiles estudiados presentan un máximo de 2,35 para *Paraphysornis brasiliensis* y un valor mínimo de 1,25 para *Procariama simplex* (Tabla I). Los valores de este índice fueron calculados para 197 especies de aves actuales, y estos varían entre 0,66 para la golondrina común (*Hirundo rustica*) y 3,18 para avestruz (*Struthio camelus*); Los valores de las aves voladoras se encuentran entre 0,66 (golondrina común) y 1,38 para el arao común (*Uria aalge*). El valor de BI más bajo reportado en la literatura fue para el vencejo común (*Apus apus* = 0,48) y el más alto para *S. camelus* (3,30) (Nudds, 2007). Todos los valores de BI calculados están disponibles en el Anexo 1 de esta tesis.

Los parámetros aerodinámicos estudiados muestran que la menor (191,53 N/m²) y mayor (3840,98N/m²) carga alar (Q) fueron obtenidas en los ejemplares fósiles de *P. simplex* y *P. brasiliensis*, respectivamente. Por otro lado, *Psilopterus bachmani* posee la menor área alar (0,209), mientras que *Mesembriornis milneedwardsi* la mayor (0,680). En la Tabla I del Anexo se puede observar que todos los fororrácidos poseen cargas alares altas (>190 N/m²) en comparación con la mayor parte de las especies actuales.

Diagramas ternarios y análisis de varianza (ANOVA).

El diagrama ternario (Fig. 2) permite observar que las especies de menores tallas (*Psilopterus lemonei*, *Psilopterus bachmanni* y *Procariama simplex*) se encuentran incluidos en el polígono de las especies de la familia Rallidae, y muy cerca del extremos del polígono de las aves voladoras. Se observa una disposición acotada en el polígono de Phorusrhacidae, donde existe poca variación en las proporciones de los carpometacarpos y radios; mientras que existe una gran variación en las longitudes de los húmeros.

En el polígono que forman las cuatro especies del genero *Tachyeres* o patos vapor, se puede ver como la única especie voladora (*T. patachonicus*) se encuentra dentro del polígono de las aves voladoras. Mientras que el pato vapor malvinero (*T. brachipterus*)

y el pato vapor cabeza blanca (*T. leucocephalus*), ambos no voladores, también están dentro del polígono de las voladoras; mientras que *T. pteneres* no voladora se encuentra por fuera de este.

El polígono formado por las especies de Cariamidae se encuentra comprendido en su totalidad dentro del polígono de los voladores; junto con el kagú (*Rhynochetos jubatus*) y el kakapo (*Strigops habroptilus*), ambas especies consideradas no voladoras (Roots, 2006).

En el polígono de ratites se observa una importante variación en todos los segmentos alares, lo que sugiere una señal de alta plasticidad morfológica. Los tres ejemplares de emú (*Dromaius novaehollandiae*) son los que se acercan en mayor medida al polígono de las aves voladoras. Estos presentan huesos del carpo de gran tamaño, apenas más pequeños que los radios.

Los Rallidae poseen un polígono amplio donde se encuentran algunas especies que carecen de la capacidad de vuelo y otras que aún mantienen esta capacidad. Solamente los ejemplares del rascón de la Isla Tristan da Cunha (*Atlantisia rogersi*) y el weka (*Gallirallus australis*) caen por fuera del polígono de las aves voladoras. Por lo tanto, las proporciones del resto de los Rallidae comparten similitud con las de algunas aves voladoras.

Las aves voladoras poseen una gran variedad morfológica, lo que tiene como consecuencia un polígono con gran amplitud. En este es notable la separación que poseen los troquílidos (picaflores). Estos poseen grandes carpos de mayor tamaño que el resto de los segmentos óseos. Las aves que se acercan más al polígono de los fororrácidos son los araos y el alca (*Uria aalge*, *Uria lomvia* y *Alca torda*).

Los Spheniscidae (pingüinos) poseen una identidad propia y solo el pingüino azul pequeño (*Eudiptula minor*) ingresa al polígono de los Rallidae. Los pingüinos poseen características únicas en las modificaciones de los miembros alares, ya que estos le permiten nadar a muy altas velocidades.

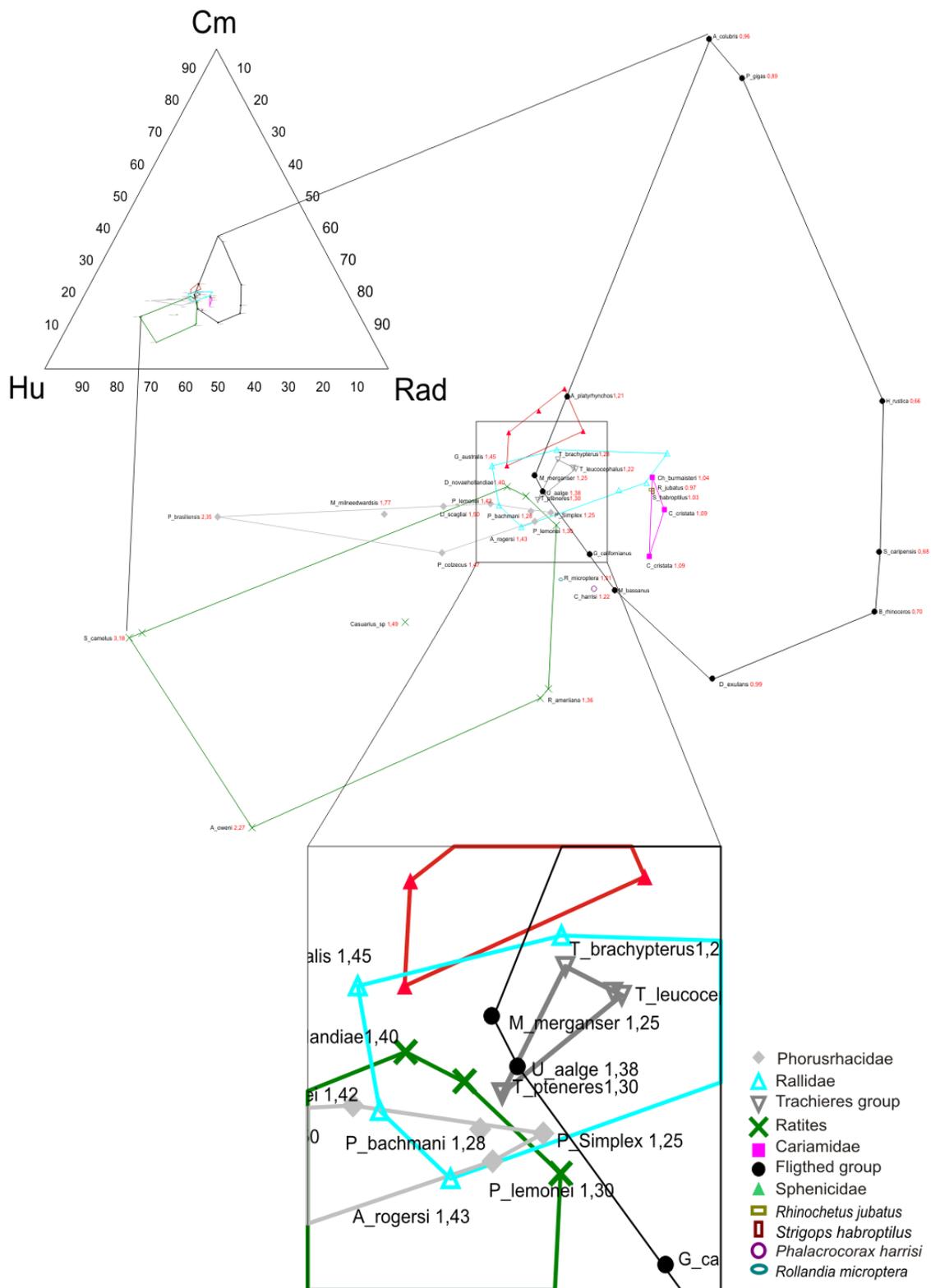


Fig. 2) La figura muestra el diagrama ternario creado en base a las proporciones porcentuales de los segmentos alares (Húmero, Radio y Carpometacarpo).

El Análisis de Varianza (ANOVA) fue realizado con seis grupos evolutivo-morfofuncionales seleccionados (Phorusrhacidae N=8, Rallidae N= 24, Spheniscidae N= 14, Cariamidae N=3, Voladores N=24 y ratites N=16). Este análisis de varianza mostro una diferencia mayor dentro de los grupos que entre grupos ($p < 0,05$).

Los resultados del primer análisis (el cual incluyó todas las especies de fororrácidos) sugieren que los fororrácidos poseen pocas diferencias en el BI con Spheniscidae, ratites y Rallidae. Se encontraron mayores diferencias en el BI con Cariamidae y con el grupo formado por aves voladoras, como se aprecia en la tabla II.

En la Tabla II se puede ver que en la muestra utilizada los ratites no se diferencian significativamente de los fororrácidos ni de los pingüinos, mientras que sí lo hace del resto de los grupos.

Tabla II. Resultado del Análisis de Varianza ANOVA, mostrando las probabilidades para los 5 grupos elegidos y para los ocho ejemplares de Phorusrhacidae. Probabilidades sombreadas implica p (valor) significativo $\leq 0,05$

ANOVA

	Suma de los cuadrados	p(valor)	
Entre grupos:	5,769	2,86E-08	
Dentro de grupos:	8,547		

	<i>Rallidae</i>	<i>Spheniscidae</i>	<i>Cariamidae</i>	<i>Voladores</i>	<i>Ratites</i>
<i>Phorusrhacidae</i>	0,2683	0,8587	0,02977	0,0117	0,8078
<i>Rallidae</i>	-	0,9139	0,9315	0,7977	0,01239
<i>Spheniscidae</i>	-	-	0,3737	0,2126	0,1662
<i>Cariamidae</i>	-	-	-	0,9996	0,0006159
<i>Voladores</i>	-	-	-	-	0,0002683

El segundo análisis, en el cual se utilizó solamente a los fororrácidos de menores tallas (*Psilopterinae* + *Procarriama*), nuevamente el análisis de varianza mostro una diferencia mayor dentro de los grupos que entre grupos y un p valor $< 0,05$ (Tabla III).

El análisis arrojó como resultado que los psilopterinos no se diferencian significativamente de ninguno de los otros grupos. Se encontró una gran similitud con

los pingüinos (Spheniscidae). Los Ratites, Spheniscidae y Psilopterinae poseen valores similares, y se mantienen diferenciados de los grupos que poseen valores de BI menores (Tabla III).

Tabla III. Resultado del Análisis de Varianza ANOVA, mostrando las probabilidades para los 5 grupos elegidos y para los 5 ejemplares de Phorusrhacidae que poseen las menores tallas (Psilopterinae), Probabilidades sombreadas: P valor significativo $\leq 0,05$.

ANOVA

	Suma de los cuadrados	p(valor)
Entre grupos:	5,28628	4,019E-08
Dentro de grupos:	7,63947	

	<i>Spheniscidae</i>	<i>Cariamidae</i>	<i>Voladores</i>	<i>Ratites</i>	<i>Psilopterinae</i>
<i>Rallidae</i>	0,9188	0,9354	0,8076	0,01459	0,9602
<i>Spheniscidae</i>	-	0,391	0,2273	0,1793	1
<i>Cariamidae</i>	-	-	0,9996	0,0007662	0,4891
<i>Voladores</i>	-	-	-	0,0003199	0,3027
<i>Ratites</i>	-	-	-	-	0,1279

Análisis de las tendencias morfológicas a través de regresiones lineales y Análisis de Covarianza (ANCOVA).

Si se observa el gráfico de Masa corporal vs Longitud de húmero (Fig. 3) se visualiza una tendencia general en todos los grupos a aumentar el tamaño del húmero en función de la masa. A pesar de esto, tanto fororrácidos, como Spheniscidae, rálidos y ratites se encuentran por debajo de la recta de regresión de las aves voladoras.

Los ratites se muestran desplazadas hacia la derecha de la línea de regresión de las aves voladoras, pero la pendiente de la longitud del húmero es muy similar a la del grupo anteriormente mencionado. El valor de la pendiente para los ratites ($0,4069 \pm 0,28$) es similar a la pendiente de las aves voladoras ($0,4490 \pm 0,010$)-como se observa en la Tabla IV.

Para los Spheniscidae la ecuación de la recta para este grupo posee un apartamiento por debajo de los valores de pendiente que equivalen a un crecimiento isométrico ($0,2454 \pm 0,06$).

La recta que pertenece a los Rallidae posee una pendiente baja ($0,1218 \pm 0,063$) lo que permite vislumbrar que el aumento de la masa corporal implica poco incremento de la longitud humeral en relación en los otros grupos de estudio.

Los fororrácidos poseen una pendiente de $0,2554 \pm 0,20$, ésta similar al del grupo Spheniscidae y en menor medida a Rallidae y Ratites, sin embargo cuando se observan los resultados del test ANCOVA, ninguno se diferencia estadísticamente de los fororrácidos (Tabla IV). Los fororrácidos solamente se diferencian estadísticamente del grupo de aves voladoras (Tabla IV). Esto puede deberse por el bajo coeficiente de ajuste ($R^2 < 0,5$) de las rectas de regresión lineal de la mayor parte de los grupos estudiados.

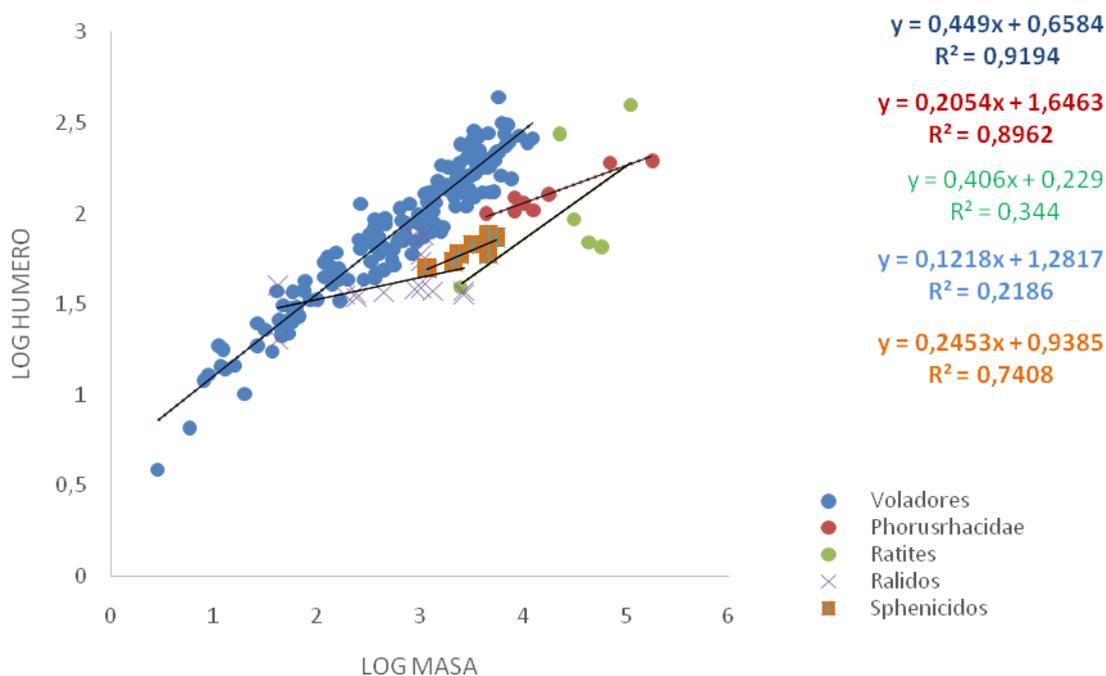


Figura 3. Regresión lineal de la variación de la longitud del húmero (en mm) en función de la masa corporal (en gramos) para 5 grupos de aves actuales y los fororrácidos. Se muestran las ecuaciones de regresión y sus coeficientes de ajuste (R^2)

Si se observa el gráfico de Masa corporal vs Longitud del radio (Fig. 4) se logra ver claramente que también existe una tendencia general en todos los grupos a aumentar la longitud del radio en función de la masa.

Nuevamente las ratites y Spheniscidae se muestran desplazados hacia la derecha de la línea de regresión de las aves voladoras. Tanto Spheniscidae como ratites poseen líneas de tendencia casi tan acentuadas como las aves voladoras. La ecuación de la recta para estos grupos posee valores de pendiente que podrían considerarse cercanas un crecimiento isométrico, el valor para los ratites es $0,3691 \pm 0,285$ y para los Spheniscidae de $0,3045 \pm 0,0630$, respectivamente.

Los Rallidae presentan una recta de regresión con coeficiente angular relativamente bajo ($0,1459 \pm 0,065$), similar a la recta de crecimiento para el humero.

Los fororrácidos poseen una regresión particularmente distinta a todos los demás. En este caso poseen un coeficiente angular muy bajo, cercano a cero ($0,0235 \pm 0,0386$). Los radios de los fororrácidos poseen longitudes acotadas entre los 80 y 68 mm (ver Tabla D).

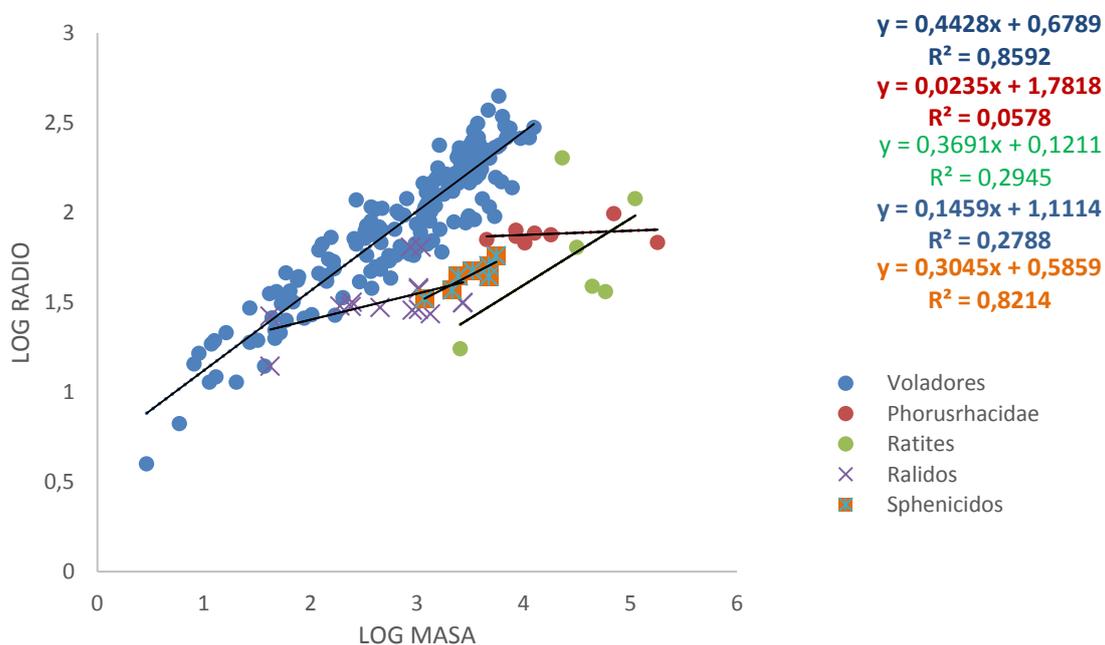


Figura 4. Regresión lineal de la variación de la longitud del radio (en mm) en función de la masa corporal (en gramos) para 5 grupos de aves actuales y los fororrácidos. Se muestran las ecuaciones de regresión y sus coeficientes de ajuste (R^2)

En el gráfico de Longitud del carpometacarpo vs Masa corporal (Fig. 5) nuevamente tenemos una tendencia general en todos los grupos hacia la alometría positiva.

Spheniscidae muestra una línea de tendencia casi tan acentuada como las aves voladoras, y presentan valores de pendiente cercanos a la isometría ($0,3063 \pm 0,0743$). Sin embargo, no se diferencia significativamente de Phorusrhacidae (ver Tabla IV).

Los ratites poseen una línea de tendencia positiva más acentuada ($0,6363 \pm 0,2670$) que las aves voladoras. Su pendiente y la del grupo de los voladores ($0,3993 \pm 0,0094$) se diferencian significativamente de los Phorusrhacidae ($p < 0,05$; ver Tabla IV).

El coeficiente angular para los Rallidae, se comporta de manera similar a la que se obtuvo para el radio, incluso el valor de pendiente es similar (Tabla IV).

Los fororrácidos poseen una pendiente similar al del grupo de los Rallidae ($p > 0,05$), sin embargo este parece crecer con un coeficiente angular un poco más alto (Tabla IV).

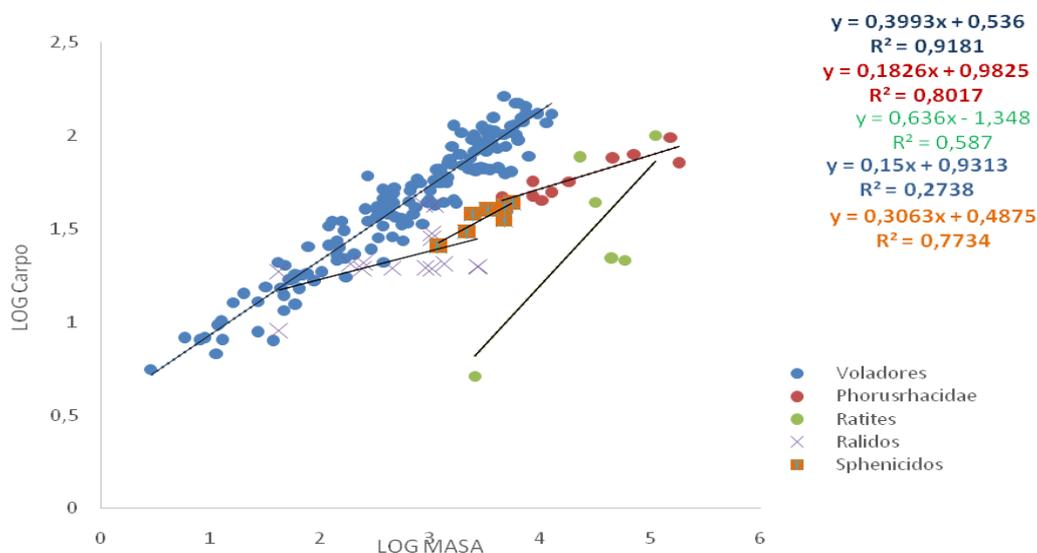


Figura 5. Regresión lineal de la variación de la longitud del carpometacarpo (en mm) en función de la masa corporal (en gramos) para 5 grupos de aves actuales y los fororrácidos. Se muestran las ecuaciones de regresión y sus coeficientes de ajuste (R^2).

Tabla IV. Resultados de Análisis de Covarianza (One-way ANCOVA), mostrando las pendientes de cada regresión por segmento, su correspondiente error, el p valor y el valor del estadístico f para los 5 grupos elegidos. Probabilidades sombreadas implican diferencias significativas respecto al valor de pendiente en Phorusrhacidae (P (valor) significativo $\leq 0,05$).

	Pendiente	± Error	P	f
Humero				
Phorusrhacidae	0,2054	0,0200	-	-
Rallidae	0,1218	0,0630	0,39850	0,74610
Spheniscidae	0,2454	0,0640	0,59290	0,30320
Voladores	0,4069	0,2800	0,00142	10,46000
Ratites	0,1218	0,0630	0,42030	0,70630
Radio				
Phorusrhacidae	0,0235	0,0386	-	-
Rallidae	0,1459	0,0650	0,33050	0,99470
Spheniscidae	0,3045	0,0630	0,00847	10,23000
Voladores	0,4428	0,0140	7,4E-8	31,74000
Ratites	0,3691	0,2850	0,19050	1,97200
Carpometacarpo				
Phorusrhacidae	0,1826	0,0320	-	-
Rallidae	0,1500	0,0677	0,71780	0,13410
Spheniscidae	0,3063	0,0743	0,19680	1,85100
Voladores	0,3993	0,0094	0,00020	14,50000
Ratites	0,6363	0,2670	0,04017	5,29200

Discusión

Actualmente existen al menos 17 especies con validez taxonómica asignadas a la familia Phorusrhacidae en Sudamérica (Alvarenga et al. 2011; Degrange et al. 2015b y Agnolin y Chafraat, 2015). Sin embargo, solo 8 ejemplares pudieron ser usados para la totalidad de los análisis propuestos en este trabajo. Esto se debe mayormente a lo incompleto del registro fósil y a la fragilidad de los huesos de las aves, lo que genera un importante sesgo taxonómico. Esto implicó que varios de los segmentos alares tengan que ser estimados suponiendo similitud geométrica con el género *Psilopterus*. Estas estimaciones agregan errores a los análisis que deben ser tomados en cuenta antes de elaborar conclusiones. Esto se aplica especialmente en el caso del cálculo del Índice braquial (BI), el diagrama ternario y el análisis de las regresiones lineales.

Aunque solo involucra dos de los tres componentes del ala, el BI ayuda a determinar la posición del carpometacarpo en relación con el codo y cuerpo durante el plegado del ala en el vuelo (Nudds et al., 2007). Existe una tendencia general que indica que las aves que presentan valores de $BI \leq 0.80$ poseen vuelo batido, entendiéndose por vuelo batido aquel que consiste en iniciar el vuelo mediante movimientos rápidos de las alas para el despegue y aleteo frecuente para mantenerse estabilidad y maniobrabilidad en el aire. Este tipo de vuelo probablemente el más común y está presente en gran parte de los Apodiformes y Passeriformes (Nudds et al., 2007). Mientras que los grupos de aves no voladoras se caracterizan por valores altos de BI ($\geq 1,3$). Sin embargo, aves de grupos consideradas como voladores submarinos, que utilizan las alas para “volar bajo del agua” se caracterizan por valores relativamente altos de BI (1,1- 1,4). Un ejemplo de esto son las familias Alcidae, Gaviidae, Spheniscidae, Podicipedidae. A excepción de los Spheniscidae el resto de los grupos posee formas voladoras y con altos BI (Nudds et al., 2007). A pesar de que se considere 1,30 como el valor límite para el vuelo batido, existen aves con valores que superan este límite y conservan la capacidad de vuelo. Este es el caso del arao común (*Uria aalge*) cuyo BI puede alcanzar el valor de 1,38 (Nudds et al., 2007). Asimismo, aves no voladoras poseen BI bajos, siendo este es el caso de kakapo (*Strigops habroptilus*) y el kagú (*Rhynochetos jubatus*) con valores de 1,03 y 0,97 respectivamente. Esto implica que existen diversos mecanismos para la pérdida del vuelo en las aves y no solo corresponde al acortamiento de los segmentos del ala (Livezey, 2003). Cuando observamos los valores de BI calculados para los fororrácidos encontramos que existen dos grupos. Uno con valores de BI por encima del 1,30 formado por *Llallawavis scagliai*, *Mesembriornis milneedwardsis*, *Paraphysornis brasiliensis*, *Psilopterus colzecus* y *Psilopterus lemonei* B (BMNM-A559); el otro grupo con valores menores o iguales a 1,30 formado por *Psilopterus bachmani* (1,28) *Psilopterus lemonei* A (PUM-15402) (1,30) y *Procarriama simplex* (1,25). Los valores de BI podrían estar indicando que las formas más gráciles podrían ser las que tengan mayor probabilidad de mantener la capacidad de vuelo. Sin embargo existe una notable diferencia de tamaño en los individuos santacrucenses de la especie *P. lemonei* (Tabla I), incluso dentro del género *Psilopterus* (*P. bachmanni* y *P. lemonei*). Alvarenga y Höfling (2003) proponen que estas diferencias morfológicas podrían referirse a una única especie con representación de distintas edades, dimorfismo sexual o variaciones temporales representadas en distintos niveles estratigráficos. Sin embargo Degrange y

Tambussi (2011), afirman que hay diferencias sustanciales entre estas especies.

El BI es muy importante ya que se correlaciona con los parámetros aerodinámicos estudiados, la carga alar (Q) y área alar(A), pero estos parámetros carecen de sentido si no se parte del supuesto de que los fororrácidos poseían plumas bien desarrolladas y una estructura alar capaces de brindar sustentación. Partiendo de esta asunción, los resultados obtenidos sugieren que todos los fororrácidos poseen altas cargas alares (Tabla I del anexo). Incluso las especies más pequeñas tienen cargas alares más grandes que la mayoría de las aves actuales. Estos valores calculados son mayores a las cargas estimadas para las aves fósiles más grandes conocidas hasta el momento, *Pelagornis sandersi* con una carga de 51,2–160,3 N/m² (Ksepka, 2014) y *Argentavis magnificens* con 84,6 N/m² (Chatterjee et al., 2007). En el caso de *Procariama simplex*, *Psilopterus bachmani* y *Psilopterus lemonei* A tienen valores cercanos a estimados para el voluminoso pterosaurio *Quetzalcoatlus northropi*: 223,66 N/m² (Witton y Habib, 2010) y a los reportados para el arao común (*Uria aalge*) (229,6 N/m²) (Nudds et al., 2007).

Los valores de área alar obtenidos para los ocho fororrácidos oscilan entre 0,209m² y 0,680m², esto los sitúa dentro del rango de áreas que poseen las grandes aves actuales. Por ejemplo, el cóndor de California (*Gymnogyps californianus* 0,976 m²), el quebranta huesos (*Gypaetus barbatus* 0,795 m²) y el albatros de cabeza gris (*Diomedea chrysostoma*: 0,496 m²) a pesar de poseer áreas similares a las de los fororrácidos, sus cargas alares son menores (101,0; 68,3 y 201,0 respectivamente). Meunier (1951) estimó que aquellas aves con cargas alares mayores a los 246 N/m² (=2.5 g/cm²) estarían imposibilitadas de volar. Siguiendo este criterio podemos descartar el vuelo para todos los fororrácidos que poseen cargas alares mayores a 246 N/m², (*Llallawavis scagliai*, *Mesembriornis milneedwardsi*, *Paraphysornis brasiliensis*, *Psilopterus lemonei* B y *P. colzecus*). Mientras que *Procariama simplex*, *Psilopterus bachmani* y *P. lemonei* A, poseen valores de carga alar que se encuentran por debajo del valor umbral para la pérdida de vuelo (246 N/m²).

Los parámetros aerodinámicos calculados y los resultados obtenidos en el diagrama ternario son en general, congruentes, y permiten tener un mejor panorama acerca de las morfologías alares y las distintas formas de vuelo. La aplicación de esta metodología

con los datos morfométricos utilizados ha podido recrear gráficamente las distintas características ecomorfológicas de la mayor parte de los grupos de estudio.

Cuando se observa el diagrama ternario (Fig. 2) es posible ver que esta metodología representa satisfactoriamente las particularidades y las diferentes capacidades de vuelo de las cuatro especies del género *Tachyeres* (patos vapor). Esto implica que la única especie voladora (*T. patachonicus*) se encuentra dentro del polígono de las aves voladoras junto con el pato vapor malvinero (*T. brachipterus*) y el pato vapor cabeza blanca (*T. leucocephalus*), ambos no voladores. Mientras que el pato vapor austral (*T. Pteneres*), netamente no volador, se encuentra por fuera de éste. El pato vapor austral es la especie de mayor tamaño y menor área alar, mientras que *T. brachipterus* y *T. leucocephalus* poseen tallas menores y están más cerca a *T. patachonicus*, especie de menor tamaño pero mayor área alar (Livezey y Humphrey, 1986). Se observa en que el punto del diagrama que corresponde a *T. leucocephalus* se halla contiguo al de *T. patachonicus*, y esto puede deberse no sólo a su similitud morfológica sino también a su cercanía filogenética (Fulton et al., 2012).

El polígono de los ratites es un polígono amplio y representa la gran diversidad morfológica del grupo. Esta gran diversidad podría estar relacionada con el origen polifilético del grupo y la evolución de la pérdida de vuelo de forma independiente a través del proceso de dispersión, seguida por convergencia (Harshman et al., 2016; Smith et al., 2016). Se puede observar que todas las especies dentro del grupo se caracterizan por tener mayor porcentaje del húmero en relación al radio y el carpometacarpo. El kiwi (género *Apteryx*) es la especie que posee las proporciones más singulares, donde el húmero es extremadamente curvo (McGowan, 1982) y más grande que la suma de los otros dos segmentos (Tabla 2 anexo). Cuando se observa la disposición de los puntos que pertenecen al emú (*Dromaius novaehollandiae*) se puede observar que estos poseen una distribución amplia, e incluso esta es mayor que la de cualquiera de las restantes ratites. Se ha reportado que existe una gran variabilidad intraespecífica, tanto osteológica como miológica, en las alas del emú la cual estaría relacionada a las condiciones ambientales donde esta especie habita y la baja presión de selección (Maxwell y Larsson, 2007). Trabajos posteriores demostraron que existe un desarrollo heterocrónico del ala en *D. novaehollandiae*, donde la expresión tardía de los genes *Sonic Hedgehog* puede estar relacionada con la estructura pequeña y vestigial de

las extremidades anteriores del emú (Smith et al., 2016). La suma de estos factores podría estar explicando la enorme variación en la morfología del ala del emú.

Las aves voladoras también muestran una gran diversidad de proporciones. Los troquílidos (picaflores) se destacan por hallarse alejados hacia el tope del diagrama, y esto se debe a que presentan carpos de gran tamaño en relación al húmero y radio. Al observar el polígono del grupo de aves voladoras se puede visualizar que las aves con vuelo fuertemente batido poseen radios proporcionalmente más grandes y a medida que se mueven hacia la pérdida de vuelo el húmero toma dimensiones mayores. Asimismo las aves con vuelo planeado (albatros, petreles, buitres) poseen húmeros y radios de tallas similares y variación en los carpos.

Los álcidos (*Uria aalge*, *Uria lomvia* y *Alca torda*) son las aves voladoras que se acercan más al polígono de los fororrácidos y se caracterizan por ser las aves voladoras con la proporción del húmero más alta (Middelton y Gatesy, 2000). Estas aves tienen la característica de poseer gran carga alar (Nudds et al., 2007) y utilizar sus alas tanto para volar fuera o bajo del agua (Livezey, 1988; Elliott et al, 2013). Para los álcidos esta forma de desplazamiento dual (vuelo y nado) implica un gran gasto energético, siendo el nado el más rentable en términos de costos metabólicos (Elliott et al, 2013). Se ha propuesto que la optimización de la forma del ala y forma de buceo propulsado por las alas, conduce a costos de vuelo tan altos que el vuelo deja de ser una opción en las grandes aves marinas buceadoras. Tomando en cuenta esto, Elliott et al, (2013) propone ese mecanismo como una teoría acerca de la pérdida del vuelo en los pingüinos, sin embargo Olson, (1973) afirma que la condición no voladora en Spheniscidae no es comparable a los demás casos de aves no voladoras actuales, debido a que los pingüinos son verdaderos voladores, los cuales están adaptados a viajar por un fluido de mayor densidad (agua) (Olson, 1973). Los pingüinos poseen los huesos de las alas comprimidos hacia la cara anconal, lo que implica una conformación única en la cual sus alas funcionan como “remos” que usan para volar bajo el agua (Livezey, 1989 a). Estas modificaciones extremas del ala tienen como resultado un polígono bien diferenciado del resto de las aves.

Por su parte los rálidos poseen un polígono que se extiende hacia dentro y fuera del grupo de los voladores. Esto se debe a la existencia de especies con y sin la capacidad de volar, e incluso se han reportado especies que por su acumulación de grasa pierden temporalmente la capacidad de vuelo (Livezey, 2003). Solamente los ejemplares de rasconcillo de Tristan da Cunha (*Atlantisia rogersi*), ave no voladora viva más pequeña del mundo (ver Livezey, 2003) y del weka (*Gallirallus australis*), quedan por fuera del polígono de las aves voladoras. Por lo tanto, las proporciones del resto de los Rallidae comparten similitud con las de algunas aves voladoras. Esto sugiere que probablemente fueron capaces de volar, pero conductualmente son no voladoras, característica observada en algunas otras especies endémicas de islas. En la gran mayoría de los Rallidae, la ausencia de vuelo está asociada con hábitat insular (Livezey, 2003). Este aislamiento en sí mismo tendería a conducir a la especiación alopátrica (Roff, 1994). Este es el caso de *Atlantisia rogersi* donde una sola especie ancestralmente voladora podría haber dado lugar a tres especies (2 fósiles y la especie actual) que derivaron hacia la pérdida del vuelo independientemente. Se propone que esto ocurrió en respuesta a distintas condiciones ambientales en islas separadas entre sí y del continente más cercano por grandes extensiones de océano (Olson, 1973). Se ha sugerido para algunas especies de rálidos insulares una reciente y rápida pérdida de su capacidad de vuelo (Olson, 1973).

El zambullidor del Titicaca (*Rollandia microptera*) y cormorán áptero (*Phalacrocorax harrisi*) se hayan totalmente por fuera del polígono de los voladores. El primero presenta reducciones en las longitudes relativas de alas, cola, remeras, además de una importante disminución del tamaño relativo de la carina esternal y los músculos del pecho (Livezey, 1989 b). Mientras que el segundo presenta gran tamaño corporal, acortamiento de rémiges, acompañado de modificaciones importantes en la forma de las plumas, reducciones significativas en longitudes de los huesos de las alas, particularmente el radio y el cúbito, además de importante disminución del tamaño del esternón y los músculos pectorales (Livezey, 1992 a). Muchas de las peculiaridades morfológicas de *P. harrisi* son pedomórficas, aunque varias no pueden ser atribuibles a la heterocronías del desarrollo (Livezey, 1992 a). Recientemente un grupo de investigadores propuso que el efecto combinado de variantes en genes necesarios para la correcta regulación transcripcional y disfunciones del cilio primario (importante para la

señalización de los genes *Sonic Hedgehog*) probablemente contribuyeron a la evolución de alas muy reducidas y otras adaptaciones esqueléticas asociadas con la pérdida de vuelo en *P. harrisi* (Burga et al,2017).

El kakapo y el kagú como ya se mencionó se encuentran dentro del polígono de los voladores, compartiendo el área con las seriemas. El kakapo es un loro mayormente no volador de Nueva Zelanda, de hábitos nocturnos y elusivo (Roots, 2006). Es el psitaciforme más masivo y sexualmente dimórfico en el mundo, posee el tamaño del ala relativa más pequeño que cualquier loro. En el esqueleto pectoral del kagú, las dimensiones son más pequeñas que en el kea (*Nestor notabilis*). Los elementos del ala proximal son desproporcionadamente largos y los elementos distales desproporcionadamente cortos (Livezey, 1992 a, b). Además muestra la particularidad de que el esternón posee un escaso desarrollo de la *carina sterni* (quilla), del coracoides y del húmero, por lo que la suma de estas modificaciones le estarían impidiendo volar (Livezey, 1992 b). *Rhynochetos jubatus* (kagú) es la única especie actual de su familia y habita en grupos familiares cooperativos en aéreas montañosas y arboladas de Nueva Caledonia (Theuerkauf et al., 2009). Posee una rudimentaria capacidad de vuelo la cual usa solamente en condiciones de alto peligro (Roots, 2006). Esta especie evolucionó sin la presión de predadores y vive en grupos familiares, por lo tanto el mantenimiento del vuelo no fue necesario. Se ha reportado que tanto el kakapo y el kagú pueden ocasionalmente planear pendiente abajo en sus hábitats, (en general boscosos y montañosos) por lo tanto estos puede ser considerados comportamentalmente como aves no voladoras. (Hunt, 1996; Collar, 1997; Roots, 2006). Esto demuestra que la caracterización de la condición no voladora en aves no depende solamente de las proporciones de los segmentos alares, ya que pueden existir otros factores determinantes.

Cariama cristata y *Chunga burmeisteri* (seriema y chuña de patas negras), al igual que *Rhynochetos jubatus* prefieren la locomoción en tierra firme que el vuelo. Estas aves sudamericanas poseen proporciones alares que los vuelven aptos para esta actividad, sin embargo son reacios a volar. Corren a velocidades de hasta 25 km/h antes de despegar. Sus vuelos son cortos, y por lo general consiste en una explosión de aleteo rápido seguido de un largo deslizamiento planeado (Redford y Peters, 1986). A pesar de ser

consideradas las aves actuales más emparentadas con Phorusrhacidae, no son similares en las proporciones alares.

El polígono de Phorusrhacidae del diagrama ternario (Fig. 2) posee una disposición acotada, donde se observa poca variación en las proporciones de los carpometacarpos y radios a pesar del aumento de tamaño; mientras que existe una gran variación en las longitudes de los húmeros. Esta disposición podría estar influenciada por la forma en la que se escalaron los segmentos faltantes. Sin embargo al estudiar las especies que poseen los restos óseos de las alas completos, aun se puede observar que presentan la misma tendencia. Los fororrácidos de mayor tamaño se alejan del polígono de los voladores. *Llallawavis scagliai*, *Mesembriornis milneedwardsi*, *Paraphysornis brasiliensis* poseen cuerpos masivos y alas relativamente cortas (Tabla I), por lo tanto se puede descartar con certeza, basado especialmente en sus muy altas cargas alares, que estos estaban imposibilitados de volar. Mientras que *Psilopterus lemonei*, *Psilopterus bachmanni* y *Procariama simplex* son las especies que se encuentran más cerca del polígono de los voladores. Sus tamaños son modestos y sus pesos no superan los 15 kg (ver Tabla I). A pesar de que se conoce el brazo de *P. simplex*, es posible poner en duda las medidas utilizadas. Esto se debe a que estas fueron tomadas a partir de materiales aparentemente reconstruidos, y esto lleva a que las medidas puedan ser menos precisas. De ser así, probablemente la posición en el diagrama ternario de *P. simplex* sea distinta. Aun así, si las medidas fueran precisas aún no se podría afirmar que esta especie hubiese tenido capacidad de vuelo.

Como se mencionó arriba los tres fororrácidos que se encuentran en la zona de transición entre las aves voladoras y las que perdieron la capacidad de volar, poseen masas menores a los 15 kg. A priori se puede pensar que son masas demasiado grandes para volar por vuelo batido, sin embargo actualmente existen aves voladoras que superan esa masa. La avutarda común (*Otis tarda*) alcanza un máximo de 18 kg mientras que la avutarda kori (*Ardeotis kori*) y varios cisnes tienen un máximo de 15 kg de masa (Dunning, 2008). Pennycuick (1996) planteo que el vuelo batido a una velocidad de potencia mínima es posible en aves hasta aproximadamente 14 kg, debido a restricciones dadas por el estrés muscular. Pero esto no implica que las aves más grandes no puedan volar, solo que no pueden alzar el vuelo verticalmente desde el

suelo. Las especies fósiles *Argentavis magnificens* y *Pelagornis sandersi* exceden ampliamente los 20 kg y para estos se ha propuesto otros tipos de vuelo como son el planeo termal y el vuelo planeado similar a los albatros (Chatterjee, et al. 2007; Ksepka, 2014).

Para comparar estadísticamente los polígonos se realizó un análisis de varianza ANOVA de las diferencias entre medias del índice braquial (BI). Este análisis fue realizado con los seis grupos evolutivo-morfofuncionales, y mostró que existe una diferencia mayor dentro de los grupos que entre grupos (Tabla II). Esto posiblemente esté relacionado con el número dispar de especies utilizadas, ya que para algunos de los grupos se contó con un bajo número de especies.

Los resultados del primer análisis (el cual incluyo todas las especies de fororrácidos) sugieren que los fororrácidos poseen pocas diferencias en el BI con Spheniscidae, Ratites y Rallidae. Esto puede deberse a que estos tres grupos poseen grandes húmeros, cortos radios y ulnas (Middelton y Gatesy 2000). Los fororrácidos mostraron diferencias significativas en el BI con Cariamidae y con el grupo formado por aves voladoras. En la Tabla II se puede ver que en la muestra utilizada los Ratites no se diferencian significativamente de los fororrácidos ni de los Spheniscidae, mientras que sí lo hace del resto de los grupos. Esto puede estar asociado a que los valores de BI más altos están presentes en los dos grupos anteriormente mencionados.

El segundo análisis de varianza, en el cual solo se utilizaron aquellos de menores tallas (Psilopterinae), reveló una diferencia mayor dentro de los grupos que entre grupos con un p valor $< 0,05$ (Tabla III). El análisis arrojó como resultado que los Psilopterinos no se diferencian significativamente de ninguno de los otros grupos. Se encontró una gran similitud con los Spheniscidae. Los Ratites, Spheniscidae y Psilopterinos poseen valores similares y se mantienen apartados de los grupos que poseen valores de BI menores. Los Ratites se diferencian notablemente de los grupos de aves más pequeñas (Cariamidae, Rallidae y voladores).

Ambos análisis plantean la similitud entre los grupos con BI más grande; sin embargo la remoción de las especies de fororrácidos más grandes acerca a este grupo a los Rallidae en mayor medida que al resto de los grupos de menor BI. Esto quizás podría estar indicando que los procesos evolutivos de la pérdida de vuelo mencionados

para los Rallidae (Livezey, 2003), podrían haber sido similares en los fororrácidos basales.

El diagrama ternario agrupa satisfactoriamente a las aves actuales según las proporciones porcentuales de cada segmento, sin embargo es necesario también estudiar como la longitud de los segmentos alares se comportan en relación al tamaño corporal. El estudio alométrico de la variación de las longitudes de los segmentos alares puede indicar similitudes y diferencias entre los grupos estudiados, en el objeto de plantear escenarios de la posible evolución de la pérdida de vuelo en Phorusrhacidae.

Si se observan los gráficos de las tres regresiones lineales (Figs. 1,2 y 3) se puede apreciar que existe una tendencia general de todos los grupos hacia la alometría positiva. Esto implica que al aumentar la masa aumenta el tamaño absoluto de los segmentos óseos proporcionalmente. Esto es consistente con estudios previos donde se evaluó el crecimiento del ala en función de la masa corporal (Nudds, 2007; Rayner, 1988). Sin embargo, tanto fororrácidos, como en Spheniscidae y ratites se encuentran claramente por debajo de la recta de regresión de las aves voladoras, lo que implica que los segmentos óseos son más pequeños que lo esperado para un ave de esa masa. A diferencia de los anteriores grupos, los Rallidae poseen especies voladoras, por lo tanto estas se encuentran por encima de la recta de regresión para voladores o muy cercanas a esta, mientras que los no voladores se alejan de la línea de tendencia.

El análisis de covarianza muestra que los ratites y Spheniscidae, a pesar de poseer pendientes distintas a los fororrácidos, estas no se diferencian estadísticamente (Tabla IV). El valor de la pendiente para los ratites es superior a los valores esperados para un crecimiento isométrico y cercano a la pendiente de las aves voladoras, ambos grupos poseen una gran dispersión de sus datos. Esto se puede explicar por la gran variabilidad morfológica de los huesos de las alas de los ratites. Esta variación estaría relacionada con el factores sistemáticos y / o geográficos (Cubo y Casinos 1997). El estado no volador podría haber sido adquirido en ausencia de una presión selectiva relacionada con la función locomotora de los huesos de las alas (Cubo y Casinos 1997). Mientras que para los esfenícidos, la línea de tendencia de la gráfica húmero en función de la masa, es similar a la de las aves voladoras. Esto que implica un rápido crecimiento de los húmeros en función de la masa corporal de las distintas especies. La ecuación de la

recta para este grupo posee una pequeño apartamiento por debajo de los valores de pendiente que equivalen a un crecimiento isométrico. Livezey (1989 a) encontró que existe una relación isométrica en los miembros anteriores de los Spheniscidae en tres de los cuatro modelos alométricos que estudió.

Las alometría de los segmentos óseos de los fororrácidos poseen patrones de crecimiento del húmero y carpo (en función de la masa) similar al de los rállidos, y a pesar que parecen crecer coeficiente angular más acentuado, sus pendientes no se diferencian estadísticamente (Tabla IV). Se puede apreciar que los puntos forman una recta con una baja pendiente, esto implica que la masa aumenta más que la longitud para el segmento en cuestión. Por lo tanto ambos grupos poseen huesos de menor tamaño que lo esperado para un ave con esa masa. Los húmeros de los fororrácidos parecen ser grandes respecto a los demás segmentos alares, lo que hace que estos aparezcan en un sector elevado de la grafica. Incluso los géneros con menores tallas poseen proporcionalmente grandes húmeros.

En relación a la regresión lineal de las masas en función de la longitud del radio, se puede decir que los fororrácidos se diferencian notablemente del grupo de aves voladoras (Tabla IV). En los fororrácidos, a pesar de poseer un coeficiente angular menor que Spheniscidae y ratites, el análisis de covarianza muestra que solo existen diferencias estadísticamente significativas con el grupo de los Spheniscidae. Tanto Spheniscidae como ratites poseen líneas de tendencia casi tan acentuadas como las aves voladoras. Esto implica un rápido crecimiento de los húmeros en función de la masa de las distintas especies. La ecuación de la recta para las muestras seleccionadas para estos grupos, poseen valores de pendiente que podrían considerarse como un crecimiento isométrico (Tabla IV). Sin embargo, para muestras más grandes los valores de ambos grupos se apartan notablemente de la isometría (Cubo y Casinos 1997).

Para Rallidae y fororrácidos las rectas de regresión (masa corporal vs longitud del radio) poseen un crecimiento menos abrupto que el obtenido para las aves voladoras. Los Rallidae presentan una recta de regresión similar a la recta de crecimiento para el húmero, sin embargo esta posee un coeficiente angular más acentuado.

Los fororrácidos poseen una regresión única y distinta a todos las demás. En este caso poseen un coeficiente angular muy bajo, lo que significa que casi no habría aumento del tamaño del radio en función de la masa. Los radios de los fororrácidos poseen valores acotados entre los 80 y 68 mm. Esto implica que animales con notables diferencias en tamaños poseen segmentos de similares medidas en absoluto. Esto se puede observar claramente en el diagrama ternario Fig. 2 y podría estar influenciado por la manera en que se estimaron los huesos faltantes en algunas especies. Tanto el radio como la ulna son huesos de suma importancia en el desarrollo del vuelo, ya que son el anclaje de las plumas secundarias que generan la sustentación durante el vuelo (Raikow, 1985). El bajo desarrollo del radio y la ulna indica una baja capacidad de vuelo (Nudds, 2007).

Observando el gráfico de masa corporal vs longitud del carpometacarpo (Fig. 5) es posible ver que los fororrácidos presentan un coeficiente angular notablemente más pequeño que Spheniscidae, Ratites y aves voladoras, sin embargo solo se diferencia estadísticamente de los últimos dos (Tabla IV). Los Spheniscidae muestran una línea de tendencia casi tan acentuada como la de las aves voladoras, presentan valores de pendiente cercanos a la isometría. Mientras que los ratites poseen líneas de tendencia más acentuadas que las aves voladoras. Esta regresión muestra que los ratites poseen un mayor crecimiento de los carpos en función de la masa que el resto de los segmentos alares. Esto podría estar relacionado con la baja presión de selección sobre el ala, en contraste con una alta selección sobre las patas y su adaptación para la carrera (Cubo y Casinos 1997).

Los fororrácidos poseen una regresión lineal similar al del grupo de los rálidos, y no se diferencian estadísticamente. La tendencia de los huesos del carpo en los fororrácidos es más parecida a la del húmero. Esto implicaría que a medida que la masa aumenta, húmeros y carpos crecen más rápido que el radio. Esto podría estar asociado a la pérdida del vuelo, ya que como se menciono antes, tanto ulna como radio son de suma importancia en la mecánica del vuelo. Sin embargo algunos autores sugieren que el acortamiento de la mano (entendida como carpometacarpo + falanges) precede la pérdida del vuelo (Nudds y Slove Davison, 2010). De esta manera lo primero que comenzaría a acortarse sería ese segmento y luego el resto, lo que desencadenaría la pérdida del vuelo (Nudds y Slove Davidson 2010). Los resultados obtenidos en este trabajo no son compatibles con la propuesta de Nudds y Slove Davidson (2010), lo que

plantea la posibilidad de que esta afirmación no permita generalizar para todos los grupos de aves y sean necesarias otras propuestas sobre la pérdida del vuelo.

Cuando se observan los resultados del segundo análisis de varianza por grupos (sólo con los psilopterinos) o las regresiones lineales para los tres segmentos estudiados, es posible ver que existe semejanza entre los rápidos y los fororrácidos. Esto podría sugerir que los dos grupos podrían haber pasado por similares fuerzas ambientales que desencadenaron una rápida pérdida del vuelo, acompañado de una tendencia hacia el aumento de tamaño (Cubo y Casinos 1997, Livezey, 2003, Livezey y Humphrey 1986). La familia Psilopterinae (*sensu* Alvarenga y Höfling 2003) reúne las formas más gráciles de los fororrácidos. Mientras que los Mesembriornitinae y Phorusrhacinae poseen especies grandes a gigantes, lo que plantea un origen polifilético del gigantismo en la familia (Degrange et al, 2015 a).

Como se vio anteriormente tanto el diagrama ternario como el índice braquial, muestran que existen tres especies de fororrácidos los cuales potencialmente podrían poseer una capacidad precaria de vuelo (*Psilopterus lemonei*, *Psilopterus bachmanni* y *Procarriama simplex*). Estos se hayan cercanos a algunos ácidos los cuales son conocidos por poseer un vuelo costoso energéticamente y poco maniobrable (Livezey, 1988). Sin embargo, se tiene que ser precavido con esta comparación, ya que puede ser engañosa, porque en menor medida respecto a los pingüinos, los ácidos son aves con diseños muy efectivos para volar bajo del agua, como mantenía Olson (1973).

Es importante destacar que para todos estos análisis mencionados se debe buscar las correlaciones anatómicas correspondientes para generar una visión global del vuelo de las aves fósiles en estudio.

En *Psilopterus* el pigostilo es muy grande y robusto, siendo mayor y más desarrollado dorsoventralmente que el de los Cariamidae y Sagittariidae (secretario africano). Esto indica la existencia de un gran desarrollo de plumas timoneras (Sinclair y Farr, 1932). Estas plumas aportan sustentación, pero principalmente son las utilizadas en los cambios de dirección y provocan el descenso de la velocidad durante el aterrizaje en muchos grupos de aves (Raikow, R. J. 1985)

Aunque se sabe muy poco sobre la morfología de los esternones, los pocos que se han preservado son largos y angostos (Degrange et al. 2015 a, Sinclair y Farr, 1932).

Poseen una robusta *carina externi* (quilla) que no se expande ventralmente y las articulaciones con las costillas son similares a las de los Cariamidae (Degrange et al. 2015 a). La presencia de una quilla desarrollada plantea la posibilidad de la retención de fuertes músculos para el aleteo en *Psilopterus* (Sinclair y Farr, 1932). Tanto el género *Psilopterus* como *Procariama* presentan fúrculas bien desarrolladas (Agnolin, 2013). Sin embargo *Lallawavis* presenta las fúrculas no soldadas (Degrange et al., 2015 a). A pesar de que *Psilopterus* y *Procariama* presentaban un tamaño alar menor al de los Cariamidae actuales, y el doble de tamaño y masa corporal, la profunda impresión del *m. brachialis* tanto en la ulna como el húmero, así como las papilas ulnares bien desarrolladas, podrían sugerir la presencia de plumas remeras bien desarrolladas y posiblemente la retención de la capacidad del vuelo (Tonni, 1977).

La capacidad de vuelo para estas especies fósiles, no puede afirmarse sin tener en cuenta ciertas consideraciones, ya que no se sabe el tipo de plumas que estas especies podrían haber tenido. Si se consideran las plumas de los cariámidos actuales, estas son fibrosas en pecho y vientre. Mientras que en el dorso son redondeadas (pluma de contorno), las plumas del ala son fuertemente asimétricas y las de la cola son largas (Obs. personales de especímenes de Museo de Historia Natural de Montevideo y ejemplares en vida libre). Si se toma en cuenta las características de las papilas ulnares y del pigostilo ya mencionadas, y utiliza el criterio de *Phylogenetic extant bracket* (Witmer, 1998), podríamos considerar que al igual que los Cariamidae (grupo viviente más cercano) los psilopterinos podrían haber poseído plumas bien desarrolladas en alas y colas.

Considerando todo lo anterior, no es posible descartar para las especies de menor talla de fororrácidos la posibilidad de que hayan mantenido un rudimentario vuelo planeado. Lo que nos permitiría descartar la idea de una migración de fororrácidos basales desde Sudamérica a África o viceversa. Por lo tanto cabe considerar la idea de que la forma europea y la africana podrían no estar relacionadas con los Phorusrhacidae americanos. Y que la similitud morfológica podría ser el reflejo de una adaptación convergente a un estilo de vida cursorial y no volador (Tambussi y Degrange, 2013).

A partir de los resultados obtenidos se pueden plantear, las siguientes alternativas evolutivas y consideraciones paleobiológicas:

- 1) Los segmentos largos apendiculares en los psilopterinos se deben a la relajación de presiones de selección sobre el ala, en un caso similar al del emú (Maxwell y Larsson, 2007). Mientras que sobre sus patas se ejercía una muy fuerte presión de selección (Degrange, 2017).

- 2) Los psilopterinos sufrieron un proceso evolutivo similar al de los rálidos que los llevo a la pérdida del vuelo en períodos relativamente cortos de tiempo evolutivo (Olson, 1973).

- 3) *Psilopterus lemonei*, *Psilopterus bachmanni* como *Procariama simplex* podrían haber mantenido una rudimentaria capacidad de vuelo, usando sus fuertes patas para propulsarse hacia el aire. Utilizaban el vuelo para el ataque a sus presas (Tonni y Tambussi, 1988), en la lucha intraespecífica o defensa de territorio (como las seriemas actuales, ver Redford y Peters, 1986).

- 4) Estas especies podrían usar el aleteo para ayudar a subir a los arboles, movimiento conocido como *wing-assisted incline running* (WAIR), previamente propuesto como un escenario evolutivo del origen del vuelo (ver Dial, 2003 y Bundle y Dial, 2003), para anidar (al igual que las seriemas, ver Redford y Peters, 1986) o descansar fuera del alcance de la mayoría de los depredadores terrestres con los que coexistían (ej. cocodrilos sebécidos, marsupiales carnívoros, buitres teratornítidos y otros fororrácidos de mayor talla, ver Tambussi, 2011).

- 5) Estas especies podrían utilizar las alas y las plumas de la cola para generar momentos de torsión o mejorar el balance durante la carrera, y esto le permitiría dar giros rápidos, mayor maniobrabilidad y estabilidad, como lo hacen las avestruces *Struthio camelus*, otros ratites (ver Folch, 1992), y otros vertebrados como los chitas o guepardos (*Acinonyx jubatus*) (ver Wilson, *et al.*, 2013; Patel *et al* 2016).

Perspectivas

Como se vio anteriormente, existen múltiples formas de aves voladoras y no voladoras. Los métodos empleados en este estudio resultaron muy útiles y descriptivos, sin embargo no son suficientes para poder asignar a especies fósiles la capacidad de volar de forma determinante. Por lo tanto, es importante explorar otros métodos que permitan asignar con mayor certeza este mecanismo de locomoción, por ej: análisis multivariantes, (como ejemplo ver Serrano et al., 2017), nuevos indicadores morfológicos o/y detallados estudios anatómicos-osteológicos (como ejemplo ver Liu et al., 2017). Otras ideas para explorar en futuros estudios, pueden ser el análisis de los miembros posteriores como impulsores en el despegue (Provini et al., 2012) y el estudio de análogos avianos actuales para lograr entender algunos aspectos del potencial vuelo en fororrácidos. Los avances previos en la comprensión del proceso evolutivo de pérdida del vuelo y otros aspectos paleobiológicos de otros grupos de aves fósiles gigantes puede aportar en este sentido (para una reciente revisión ver Mayr, 2017). En relación a esto, sería importante explorar los potenciales mecanismos heterocrónicos en fororrácidos durante su evolución de pérdida de vuelo, como se han registrado para diversos grupos de aves actuales, entre ellos, los ráldidos, grupo transicional en el estudio de diagrama ternario (por una revisión al respecto ver Livezey, 1995). Sin embargo, para una correcta determinación de los procesos involucrados, es necesario intensificar la prospección paleontológica de este grupo, ya que se requiere más material, especialmente de ejemplares juveniles para estos fines.

Este trabajo genera nuevos aportes al conocimiento de los modos de vida de la familia Phorusrhacidae. Sin embargo, es necesario seguir trabajando para dilucidar si los fororrácidos más pequeños podrían ser capaces de tener un vuelo planeado precario y al mismo tiempo comprender algunos aspectos del proceso evolutivo de pérdida de vuelo en este grupo de aves carnívoras terrestres.

Referencias bibliográficas:

- Acosta-Hospitaleche, C. y Tambussi, C. P. (2005).** Phorusrhacidae Psilopterinae (Aves) en la Formación Sarmiento de la localidad de Gran Hondonada (Eoceno Superior), Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, 20: 127–132.
- Agnolín, F. (2009).** Sistemática y filogenia de las aves fororracoideas (Gruiformes: Cariamae). 79 pp. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires.
- Agnolín, F. (2013)** La posición sistemática de *Hermosiornis* (Aves, Phororhacoidea) y sus implicancias filogenéticas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 15, 39–60.
- Agnolin, F. L., & Chafrat, P. (2015).** New fossil bird remains from the Chichinales Formation (Early Miocene) of northern Patagonia, Argentina. *Annales de paléontologie* Vol. 101, No. 2, pp. 87-94.
- Alexander, R. M. (1989).** Dynamics of dinosaurs and other extinct giants. Columbia University Press.
- Alvarenga HM, Jones WW, Rinderknecht A. (2010).** The youngest record of phorusrhacid birds (Aves, Phorusrhacidae) from the late Pleistocene of Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Abhandlungen* 256: 229–234.
- Alvarenga, H. (1985).** Un novo Psilopteridae (Aves: Gruiformes) dos sedimentos Terciario de Itaboraí, Río de Janeiro, Brasil. Séptimo Congreso Brasileiro de Paleontologia, serie Geologia 27, Paleontología-Estratigrafía 2: 17-20.
- Alvarenga, H. y Höfiling, E. (2003).** Systematic revision of the Phorusrhacidae. *Papeis Avulsos do Zoologia*. 43: 55-91.
- Alvarenga, H., Chiappe, L. y Bertelli, S. (2011).** Phorusrhacids: the terror birds. In Dyke, G. y Kaiser, G. (eds) *Living Dinosaurs: the Evolutionary History of Modern Birds*. John Wiley y Sons (Chichester, UK), pp. 187-208.
- Ameghino, F. (1887).** Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos Eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín Museo La Plata*, 1:1-26.
- Angst, D.; Buffetaut, E.; Lécuyer, C.; Amiot, R. (2013).** "Terror Birds" (Phorusrhacidae) from the Eocene of Europe Imply Trans-Tethys Dispersal". *PLoS ONE* 8 (11).

Baumel, J.J., y L.M. Witmer. (1993). Osteologia. In Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium, eds. J.J. Baumel, A.S. King, J.E. Breazile, H.E. Evans, and J.C. Vanden Berge, 45–132. Cambridge: Nuttall Ornithological Club.

Becerra, M. G., Pol, D., Rauhut, O. W., y Cerda, I. A. (2016). New heterodontosaurid remains from the Cañadón Asfalto Formation: cursoriality and the functional importance of the pes in small heterodontosaurids. *Journal of Paleontology*, 90(3), 555-577.

Blanco, R.E., y W.J. Jones. (2005). Terror birds on the run: a mechanical model to estimate its maximum running speed. *Proceedings of the Royal Society of London*, 272: 1769-1773.

Brodkorb, P. (1967). Catalogue of Fossil Birds. Part 3: Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 11 (3): 99-220.

Buffetaut, E. (2013). Who discovered the Phorusrhacidae? An episode in the history of avian palaeontology, *Proceedings of the 8th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution Paleornithological Research 2013*.

Bundle M.W, Dial K.P. (2003). Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR). *Journal of Experimental Biology*. 2003 , 206(Pt 24):4553-64.

Burga, A., Wang, W., Ben-David, E., Wolf, P. C., Ramey, A. M., Verdugo, C. y Kruglyak, L. (2017). A genetic signature of the evolution of loss of flight in the Galapagos cormorant. *Science (New York, N.Y.)*, 356

Casinos, A. (2012). Un evolucionista en el Plata. Florentino Ameghino. – 428 pp. Buenos Aires

Chatterjee, S., Templin, R. J., y Campbell, K. E. (2007). The aerodynamics of *Argentavis*, the world's largest flying bird from the Miocene of Argentina. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(30).

Cid A, Anjos R, Zamboni C, Cardoso R, Muniz M, Corona A, Valladares D, Kovacs L, Macario K, Perea D, Goso Aguilar C y Velazco H (2014). Na, K, Ca, Mg, and U-series in fossil bone and the proposal of a radial diffusion-adsorption model of uranium uptake. *Journal of Environmental Radioactivity*. 136:131–139

Collar, N.J. (1997). Family Psittacidae (Parrots), pp. 280-477 in del Hoyo, J., A. Elliott, & J. Sargatal, eds. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 4. Lynx Edicions, Barcelona.

Corona A, Perea D, Toriño P, Goso Aguilar C (2012) Taphonomy, sedimentology and chronology of a fossiliferous outcrop from the continental Pleistocene of Uruguay. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 29:514–525

Cubo J y Casinos A (1997) .Flightlessness and long bone allometry in Palaeognathiformes and Sphenisciformes. *Netherlands Journal of Zoology*. 1997;47: 209–226

Degrange, F. (2017). Hind limb morphometry of terror birds (Aves, Cariamiformes, Phorusrhacidae): Functional implications for substrate preferences and locomotor lifestyle. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*,106(4), 257-276

Degrange F.J, Noriega, J.I. y Vizcaíno, S.F. (2015 b). Morphology of the forelimb of *Psilopterus bachmanni* (Aves, Cariamiformes) (Early Miocene of Patagonia) *Paläontologische Zeitschrift*, 89(4), 1087-1096.

Degrange F.J, Tambussi, C.P (2011) Re-examination of *Psilopterus lemoinei* (Aves, Phorusrhacidae), a late early Miocene little terror bird from Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1080–1092.

Degrange, F. J., Tambussi, C. P., Taglioretti, M. L., Dondas, A., y Scaglia, F. (2015a). A new Mesembriornithinae (Aves, Phorusrhacidae) provides new insights into the phylogeny and sensory capabilities of terror birds. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 35 (2),2015

Dial K.P. (2003). Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science*. 2003, 17;299(5605):402-4.

Dunning J. B. (1992). CRC handbook of avian body masses. CRC press.

Elliott, K. H., Ricklefs, R. E., Gaston, A. J., Hatch, S. A., Speakman, J. R., y Davoren, G. K. (2013). High flight costs, but low dive costs, in auks support the biomechanical hypothesis for flightlessness in penguins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(23), 9380–9384.

Folch, A. (1992). Family Struthionidae (Ostrich).pp. 696 En: *Handbook of the Birds of the World* (del Hoyo, J., A. Elliott, & J. Sargatal, eds). Vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona.

Gatesy SM, Middleton KM. (1997). Bipedalism, flight, and the evolution of theropod locomotor diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 308-329.

Gutiérrez M, Alberdi MT, Prado JL, Perea D. (2005). Late Pleistocene *Stegomastodon* (Mammalia, Proboscidea) from Uruguay. . *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Abhandlungen* 11:641–662.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C., Braun, E. L., Braun, M. J. & Huddleston, C. J. (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *science*, 320(5884), 1763-1768

Harshman, J., Braun, E. L., Braun, M. J., Huddleston, C. J., Bowie, R. C. K., Chojnowski, J. L., y Yuri, T. (2008).Phylogenomic evidence for multiple losses of flight in ratite birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(36), 13462–13467.

Humphrey, P. S. y Livezey, B. C. (1982). Flightlessness in flying steamer-ducks. *Auk* 99, 368 –372

Hunt, G. R. (1996). Family Rhynochetidae (Kagu). Pp. 218–225 in J. del Hoyo, A. Elliott & J. Sargatal (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 3. Lynx Edicions, Barcelona.

Jones, W.W. (2005).Aportes a la paleobiología de los Fororrácidos (Aplicación de modelos biomecánicos). Tesis de Maestría. Pedeciba. Udelar.

Jones, W.W. (2010). Nuevos aportes sobre la paleobiología de los fororrácidos (Aves:Ralliformes) en base al análisis de estructuras biológicas. Tesis de Doctorado. Pedeciba. Udelar

Jones, W; Rinderknecht, A; Alvarenga, H ; Montenegro, F y Ubilla, M. (2017). The last Terror Birds (Aves, Phorusrhacidae): New evidence from the late Pleistocene of Uruguay. *PalZ. Paläontologische Zeitschrift*. <https://doi.org/10.1007/s12542-017-0388-y>

Ksepka, D. T. (2014). Flight performance of the largest volant bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 111:10624–10629.

Liu D, Chiappe LM, Serrano F, Habib M, Zhang y Meng Q (2017) Flight aerodynamics in enantiornithines: Information from a new Chinese Early Cretaceous bird. *PLoS ONE*12(10).

Livezey, B. C. (1989 a). Morphometric patterns in Recent and fossil penguins (Aves, Sphenisciformes). *Journal of Zoology*. 219:269–307.

Livezey, B.C. (1988). Morphometrics of flightlessness in the Alcidae. *Auk* 105, 681-98.

Livezey, B.C. (1989b). Flightlessness in grebes (Aves, Podicipedidae): its independent evolution in three genera. *Evolution* 43, 29-54.

- Livezey, B.C. (1992 a)** Flightlessness in the Galapagos cormorant (*Compsohalieu [Nannopterum] harrisi*): heterochrony, gigantism and specialization. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 105:155-224. 224.
- Livezey, B.C. (1992 b)**. Morphological corollaries and ecological implications of flightlessness in the kakapo (Psittaciformes: *Strigops habroptilus*). *Journal of Morphology*. 213, 105-45.
- Livezey, B.C. (1995)**. Heterochrony and Evolution of Avian Flightlessness. En: K.J. McNamara (Ed.) *Evolutionary Change and Heterochrony*. John Wiley & Son.
- Livezey, B.C. (2003)**. Evolution of flightlessness in rails (Gruiformes: Rallidae): phylogenetic, ecomorphological, and ontogenetic perspectives. *Ornithological Monographs* 53: 1–654.
- Livezey, B. C. y Humphrey, P. S. (1985)**. Territoriality and interspecific aggression in steamer-ducks. *Condor* 87, 154 –157.
- Livezey, B. C. y Humphrey, P. S. (1986)**. Flightlessness in steamer-ducks (Anatidae: Tachyeres): its morphological bases and probable evolution. *Evolution* 40, 540 –558.
- Mayr, G., (2017)**. *Avian Evolution: The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance*. John Wiley & Sons Inc., Chichester, West Sussex.
- Maxwell, E. E., y Larsson, H. C. (2007)**. Osteology and myology of the wing of the Emu (*Dromaius novaehollandiae*), and its bearing on the evolution of vestigial structures. *Journal of Morphology*, 268(5), 423-441
- McGowan, C. (1982)**. The wing musculature of the Brown Kiwi *Apteryx australis mantelli* and its bearing on ratite affinities. *Journal of Zoology*, 197(2), 173-219.
- Meunier, K. (1951)**. Korrelation und Umkonstruktion in den Grössenbeziehungen zwischen Vogelflügel und Vogelkörper. *Biol. Gener.* 19:403–443.
- Middleton, K. M., and Gatesy, S. M., (2000)**. Theropod forelimb design and evolution: *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 128, p. 149-187.
- Montenegro F, Jones WW, Lecuona G, Toriño P, Batista A, García G, Ubilla D. (2010)**. Nuevos aportes al conocimiento de los Phorusrhacinae (Aves, Phorusrhacidae) del Pleistoceno tardío. *Res X Cong Arg Pal Bioestrat VII Cong Lat Pal*, p 186

- Montenegro, F. Jones W.W., Rinderknecht., A y Ubilla, M. (2014).** Nuevos hallazgos de restos de fororrácidos (Aves, Phorusrhacidae) pleistocénicos para Uruguay" Actas del III Congreso Uruguayo de Zoología. Pág. 114.
- Mourer-Chauviré. C, Tabuce,R, Mahboubi,M. , Adaci, M., Bensalah, M.(2011).**A phororhacoid bird from the Eocene of Africa, *Naturwissenschaften* 98, 2011, 815–823.
- Moreno, F.P. & Mercerat, A. (1891).** Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina conservados en el Museo de La Plata. *Anales del Museo de La Plata*, 1:7-71.
- Nudds, R. L. y Slove Davidson, J. (2010).** A shortening of the manus precedes the attenuation of other wing-bone elements in the evolution of flightlessness in birds. —*Acta Zoologica*(Stockholm) 91: 115–12
- Nudds, RL, Dyke, GJ y Rayner, JMV. (2007).** Avian brachial index and wing-kinematics: putting movement back into bones. *Journal of Zoology London*, 272, 218-226.
- Nudds, RL. (2007).** Wing-bone length allometry in birds. *Journal of Avian Biology*, 38, 515-519.
- Nudds,RL. Dyke,GJ. y Rayner,JM. (2004).** Forelimb proportions and the evolutionary radiation of Neornithes. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 271 Suppl 5, S324-7
- Olson, S.L. (1973).** Evolution of the rails of the South Atlantic Islands (Aves: Rallidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 152, 1-53.
- Palmqvist P, Vizcaíno SF. (2003).** Ecological and reproductive constraints of body size in the gigantic *Argentavis magnificens* (Aves, Theratornithidae) from the Miocene of Argentina. *Ameghiniana* 40:379–385
- Patel, A., Boje, E., Fisher, C., Louis, L., y Lane, E. (2016).** Quasi-steady state aerodynamics of the cheetah tail. *Biology Open*, 5(8)
- Pennycuick CJ. (1996).** Wingbeat frequency of birds in steady cruising flight: new data and improved predictions. *Journal of Experimental Biology*. 199, 1613–1618.
- Provini P., Tobalske B. W., Crandell K. E.y Abourachid A. (2012).** Transition from leg to wing forces during take-off in birds. *Journal of Experimental Biology*. 4, 4115–4124.
- Raikow, R. J. (1985).** Locomotor system, p. 57-147. En: A. S. King and J. McLelland (Eds.). *Form and function in birds*, v. 3. London: Academic Press

Rayner J.M.V. (1988). Form and Function in Avian Flight. In: Johnston R.F. (eds) Current Ornithology. Current Ornithology, vol 5. Springer, Boston, MA

Rayner, J.M.V. y Dyke, G.J. (2002). Origins and evolution of diversity in the avian wing. In Vertebrate biomechanics and evolution: 297–317. Bels, V., Gasc, J.P. & Casinos, A. (Eds). Oxford: Bios Scientific Publishers.

Redford, K. H. y Peters, G. (1986). "Notes on the biology and song of the Red-legged Seriema (*Cariama cristata*)" Journal of Field Ornithology. 57 (4): 261–269.

Roff D. A. (1994). The evolution of flightlessness: is history important? Evolutionary Ecology. 8, 639–657.

Roots, C. (2006). Flightless Birds. Westport, CT: Greenwood, pp 136–37.

Serrano FJ, Palmqvist P, Chiappe LM, y Sanz JL. (2017). Inferring flight parameters of Mesozoic avians through multivariate analyses of forelimb elements in their living relatives. Paleobiology 43(1): 144–169.

Smith, C. A., Farlie, P. G., Davidson, N. M., Roeszler, K. N., Hirst, C., Oshlack, A., y Lambert, D. M. (2016). Limb patterning genes and heterochronic development of the emu wing bud. EvoDevo, 7, 26.

Tambussi CP, de Mendoza R, Degrange FJ, Picasso MB. (2012). Flexibility along the Neck of the Neogene Terror Bird *Andalgalornis steulleti* (Aves: Phorusrhacidae). PLoS ONE 7(5)

Tambussi CP, Ubilla M, Perea D. (1999). The youngest large carnassial bird (Phorusrhacidae, Phorusrhacinae) from South America (Pliocene–early Pleistocene of Uruguay). Journal of Vertebrate Paleontology 19: 406–408.

Tambussi, C. P. (2011). Palaeoenvironmental and faunal inferences based on the avian fossil record of Patagonia and Pampa: what works and what does not. Biological Journal of the Linnean Society, 103: 458–474.

Tambussi, C.P., and F.J. Degrange. (2013). South American and Antarctic Continental Cenozoic birds: Paleobiogeographic affinities and disparities. Dordrecht: Springer.

Theuerkauf, J., Rouys, S., Meriot, J.M. y Gula, R. (2009). Group territoriality as a form of cooperative breeding in the flightless Kagu of New Caledonia. Auk 126: 371–375.

Tonni E, Tambussi CP. (1988). Un nuevo Psilopterinae (Aves: Ralliformes) del Mioceno tardío de la provincia de Buenos Aires, República Argentina. Ameghiniana 25: 155–160.

Tonni, E.P. (1977). - El rol ecologico de algunas aves fororracoideas. *Ameghiniana*, 14: 316

Vezzosi, R.I. (2012). First record of *Procariama simplex* Rovereto, 1914(Phorusrhacidae, Psilopterinae) in the Cerro Azul Formation (upperMiocene) of La Pampa Province, remarks on its anatomy, palaeogeography and chronological range. *Alcheringa*. 36: 1-13

Wilson AM, Lowe JC, Roskilly K, Hudson PE, Golabek KA, McNutt JW.(2013). Locomotion dynamics of hunting in wild cheetahs. *Nature*. 13; 498(7453):185-9.

Witmer, L. M. (1998). "Application of the extant phylogenetic bracket (EPB) approach to the problem of anatomical novelty in the fossil record". *Journal of Vertebrate Paleontology*. 18 (3 Suppl): 87A.

Witton, M. P., y Habib, M. B. (2010).On the Size and Flight Diversity of Giant Pterosaurs, the Use of Birds as Pterosaur Analogues and Comments on Pterosaur Flightlessness. *PLoS ONE*, 5(11)

Anexo

Tabla I. Valores de Índice Braquial (BI), W peso corporal (N) y carga alar (N/m²) y S Área alar (m²) estimados para fororrácidos y medidas directamente en aves actuales.

Especies	BI	Peso corporal (N)	Carga alar Q (N/m²)	Bibliografía
<i>Paraphysornis brasiliensis</i>	2,35	1765,80	3840,98	Alvarenga y Höfling ,2003
<i>Psilopterus lemonei</i>	1,30	82,89	224,63	Alvarenga y Höfling ,2003
<i>Psilopterus lemonei</i>	1,42	82,89	349,16	Alvarenga y Höfling ,2003
<i>Procarriama Simplex</i>	1,25	124,19	191,53	Alvarenga y Höfling ,2003
<i>Mesembriornis milneedwardsis</i>	1,78	686,70	1010,35	Alvarenga y Höfling ,2003
<i>Llallawavis scagliai</i>	1,50	176,58	455,18	Degrange et al , 2015a
<i>Psilopterus bachmani</i>	1,28	39,24	211,61	Degrange et al , 2015b
<i>Psilopterus colzecus</i>	1,47	88,29	415,76	Degrange et al , 2015b
<i>Diomedea epomophora</i>	1,01	85,32	171,27	Warham,J 1977
<i>Hydrobates pelagicus</i>	1,08	0,27	95,67	Warham,J 1977
<i>Garrodia nereis</i>	1,11	0,31	105,27	Warham,J 1977
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	1,00	0,38	65,31	Warham,J 1977
<i>Procellaria cinerea</i>	1,02	9,99	70,17	Warham,J 1977
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	1,00	11,12	65,31	Warham,J 1977
<i>Fulmarus glacialis</i>	1,02	7,56	70,86	Warham,J 1977
<i>Vultur gryphus</i>	0,84	11,48	10,16	Brower,J, 1983
<i>Pelecanus onocrotalus</i>	0,87	83,39	83,25	Brower,J, 1983
<i>Uria aalge</i>	1,38	10,24	253,00	Brower,J, 1983
<i>Milvus migrans</i>	0,87	9,457	40,59	Nudds et al, 2007
<i>Pandion haliaetus</i>	0,79	10,889	38,75	Nudds et al, 2007
<i>Trionoceps occipitalis</i>	0,73	36,297	54,42	Nudds et al, 2007
<i>Leptoptilos crumeniferus</i>	0,78	69,651	74,49	Nudds et al, 2007
<i>Vultur gryphus</i>	0,84	82,404	84,95	Nudds et al, 2007
<i>Corvus frugilegus</i>	0,82	4,611	33,17	Nudds et al, 2007
<i>Pelecanus onocrotalus</i>	0,87	83,385	83,64	Nudds et al, 2007
<i>Sagittarius serpentarius</i>	0,99	40,712	64,93	Nudds et al, 2007
<i>Anas acuta</i>	1,13	9,369	111,53	Nudds et al, 2007
<i>Anas platyrhynchos</i>	1,21	10,791	116,03	Nudds et al, 2007
<i>Branta leucopsis</i>	1,07	11,282	98,1	Nudds et al, 2007
<i>Cygnus columbianus</i>	1,13	58,860	156,13	Nudds et al, 2007
<i>Cygnus cygnus</i>	1,08	110,853	183,84	Nudds et al, 2007
<i>Cygnus olor</i>	1,07	113,796	188,72	Nudds et al, 2007
<i>Anhinga anhinga</i>	1,11	11,870	70,66	Nudds et al, 2007
<i>Ceryle rudis</i>	0,77	0,883	27	Nudds et al, 2007
<i>Haematopus ostralegus</i>	0,94	4,297	69,3	Nudds et al, 2007
<i>Columba livia</i>	0,86	3,335	45,5	Nudds et al, 2007
<i>Falco jugger</i>	0,91	5,602	42,76	Nudds et al, 2007
<i>Falco tinnunculus</i>	0,85	1,991	28,22	Nudds et al, 2007
<i>Phalacrocorax carbo</i>	0,93	16,088	64,1	Nudds et al, 2007
<i>Apus apus</i>	0,64	0,422	33,21	Nudds et al, 2007
<i>Larus canus</i>	0,89	3,806	30,45	Nudds et al, 2007
<i>Larus ridibundus</i>	0,87	2,462	28,3	Nudds et al, 2007
<i>Sterna albifrons</i>	0,88	0,520	28,1	Nudds et al, 2007
<i>Diomedea chrysostoma</i>	0,99	36,788	116,42	Nudds et al, 2007

<i>Diomedea exulans</i>	1	4,905	134,28	Nudds et al, 2007
<i>Diomedea melanophris</i>	1,01	28,547	106,52	Nudds et al, 2007
<i>Fulmarus glacialis</i>	1,06	7,799	66,09	Nudds et al, 2007
<i>Macronectes giganteus</i>	1,03	37,278	119,1	Nudds et al, 2007
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	0,98	9,810	60,56	Nudds et al, 2007

Tabla II. Medidas directas de los segmentos alares, Masa corporal, proporciones porcentuales de cada segmento y Valores de Índice Braquial para 204 especies actuales y 8 especies de fororrácidos.

Especie	Hu (mm)	Rad (mm)	Cm (mm)	Masa corporal (gr)	% Hu	% Rad	% Cm	BI (hu/u)
<i>Crypturellus boucardi</i>	49,0	48,5	28,7	454,0	38,8	38,4	22,7	1,01
<i>Nothura maculosa</i>	43,3	41,3	24,7	289,0	39,6	37,8	22,6	1,02
<i>Tinamus major</i>	75,0	72,2	42,6	1097,0	39,5	38,0	22,4	1,04
<i>Tinamus tao</i>	80,0	80,9	45,8	1636,0	38,7	39,1	22,2	0,99
<i>Bonasa umbellus</i>	51,9	43,3	27,4	566,0	42,3	35,3	22,3	1,20
<i>Centrocerus urophasianus</i>	95,1	80,3	43,7	465,0	43,4	36,6	19,9	1,11
<i>Coturnix coturnix</i>	33,8	27,1	18,7	103,0	42,5	34,0	23,5	1,20
<i>Gallus gallus</i>	99,5	86,5	51,0	988,0	42,0	36,5	21,5	1,07
<i>Lophortyx gambelli</i>	33,1	26,9	17,5	170,0	42,7	34,7	22,6	1,23
<i>Lagopus mutus</i>	63,4	54,1	33,5	550,0	42,0	35,8	22,2	1,12
<i>Meleagris gallopavo</i>	156,0	138,0	78,0	7800,0	41,9	37,1	21,0	1,08
<i>Pavo cristatus</i>	131,0	108,0	63,0	4766,0	43,4	35,8	20,9	1,16
<i>Tetrao urogallus</i>	131,1	119,7	67,6	4100,0	41,2	37,6	21,2	1,03
<i>Anhima cornuta</i>	213,0	238,0	106,0	3150,0	38,2	42,7	19,0	0,94
<i>Anas clypeata</i>	73,0	58,0	44,5	636,0	41,6	33,0	25,4	1,17
<i>Anas platyrhynchos</i>	89,0	67,0	56,0	1246,0	42,0	31,6	26,4	1,21
<i>Anas rubripes</i>	89,0	70,0	56,0	1400,0	41,4	32,6	26,0	1,21
<i>Anas specularoides</i>	95,0	78,0	58,0	1078,0	41,1	33,8	25,1	1,22
<i>Anser erythropus</i>	181,0	164,0	104,0	1900,0	40,3	36,5	23,2	1,07
<i>Branta canadensis</i>	185,0	164,0	104,0	3814,0	40,8	36,2	23,0	1,10
<i>Branta leucopsis</i>	142,0	127,0	80,0	1788,0	40,7	36,4	22,9	1,07
<i>Bucephala albeola</i>	64,0	52,0	37,0	473,0	41,8	34,0	24,2	1,21
<i>Cairina moschata</i>	110,0	88,0	68,0	2858,0	41,4	33,1	25,6	1,16
<i>Callonetta leucophrys</i>	60,0	50,0	38,0	410,0	40,5	33,8	25,7	1,17
<i>Cereopsis novaehollandiae</i>	168,0	157,0	90,0	3560,0	40,5	37,8	21,7	1,07
<i>Chloephaga picta</i>	162,0	147,0	89,0	3105,0	40,7	36,9	22,4	1,05

<i>Clangula hyemalis</i>	70,0	58,0	44,0	932,0	40,7	33,7	25,6	1,14
<i>Cygnus atratus</i>	163,0	149,0	95,0	6200,0	40,0	36,6	23,3	1,09
<i>Cygnus cygnus</i>	269,0	260,0	132,0	9350,0	40,7	39,3	20,0	1,08
<i>Cygnus columbianus</i>	310,0	275,0	145,0	7200,0	42,5	37,7	19,9	1,13
<i>Mergus merganser</i>	85,0	60,5	43,7	1709,0	44,9	32,0	23,1	1,25
<i>Somateria mollissima</i>	110,0	89,0	67,0	2218,0	41,4	33,5	25,2	1,14
<i>Tachyeres leucocephalus</i>	122,5	94,4	66,3	3013,0	43,3	33,3	23,4	1,22
<i>Tachyeres patachonicus</i>	124,1	96,2	67,2	3062,0	43,2	33,5	23,4	1,21
<i>Tachyeres pteneres</i>	132,6	95,5	64,6	5344,0	45,3	32,6	22,1	1,30
<i>Tachyeres brachypterus</i>	114,0	85,0	62,0	3450,0	43,7	32,6	23,8	1,28
<i>Ramphastos toco</i>	70,0	81,0	34,0	618,0	37,8	43,8	18,4	0,81
<i>Colaptes cafer</i>	41,0	41,6	21,5	142,0	39,4	40,0	20,7	0,99
<i>Buceros bicornis</i>	137,0	181,0	66,8	3006,0	35,6	47,0	17,4	0,71
<i>Buceros rhinoceros</i>	133,0	186,0	67,0	2580,0	34,5	48,2	17,4	0,70
<i>Trogon massena</i>	42,8	44,7	23,0	141,0	38,7	40,5	20,8	0,96
<i>Momotus mexicanus</i>	37,7	42,1	18,3	75,7	38,4	42,9	18,7	0,86
<i>Alcedo atthis</i>	25,0	29,5	12,9	27,0	37,1	43,8	19,1	0,84
<i>Todiramphus chloris</i>	37,3	46,3	18,2	58,9	36,6	45,5	17,9	0,82
<i>Todiramphus sancta</i>	30,5	36,7	15,2	64,2	37,0	44,5	18,4	0,82
<i>Megaceryle alcyon</i>	46,4	55,2	25,1	148,0	36,6	43,6	19,8	0,83
<i>Archilochus colubris</i>	3,9	4	5,6	2,9	28,9	29,6	41,5	0,96
<i>Glaucis hirsuta</i>	6,6	6,7	8,3	5,9	30,6	31,0	38,4	0,84
<i>Patagona gigas</i>	10,2	11,4	14,3	20,2	28,4	31,8	39,8	0,89
<i>Opisthocomus hoatzin</i>	71,0	65,0	38,0	696,0	40,8	37,4	21,8	0,98
<i>Geococcyx californianus</i>	47,0	38,0	21,0	376,0	44,3	35,8	19,8	1,23
<i>Kakatoe leadbeateri</i>	66,8	75,7	46,3	376,0	35,4	40,1	24,5	0,87
<i>Nestor meridionalis</i>	65,0	68,3	49,3	458,0	35,6	37,4	27,0	0,93
<i>Tyto alba</i>	84,0	90,0	43,0	370,0	38,7	41,5	19,8	0,90
<i>Aegolius funereus</i>	43,4	48,8	22,0	167,0	38,0	42,7	19,3	0,89
<i>Asio flammeus</i>	78,1	85,5	40,9	378,0	38,2	41,8	20,0	0,84
<i>Asio otus</i>	78,2	84,9	41,0	337,0	38,3	41,6	20,1	0,88
<i>Bubo virginianus</i>	130,0	146,0	66,0	1142,0	38,0	42,7	19,3	0,90
<i>Otus asio</i>	54,5	58,0	28,5	337,0	38,7	41,1	20,2	0,94
<i>Athene cunicularia</i>	61,0	73,0	35,0	156,0	36,1	43,2	20,7	0,84
<i>Strix varia</i>	114,0	120,0	56,0	801,0	39,3	41,4	19,3	0,96
<i>Steatornis caripensis</i>	73,6	105,0	44,3	408,0	33,0	47,1	19,9	0,68
<i>Caprimulgus ridgwayi</i>	31,3	36,4	20,2	48,0	35,6	41,4	23,0	0,86
<i>Columba livia</i>	44,1	47,2	33,0	369,0	35,5	38,0	26,5	0,86
<i>Columbina talpacoti</i>	21,2	22,2	14,0	46,5	36,9	38,7	24,4	0,95
<i>Ducula aenea</i>	55,9	57,8	36,3	545,0	37,3	38,5	24,2	0,89
<i>Ardeotus australis</i>	220,0	239,0	101,0	5970,0	39,3	42,7	18,0	0,92
<i>Ardeotus kori</i>	246,0	262,0	118,0	11300,0	39,3	41,9	18,8	0,88
<i>Chlamydotis undulata</i>	135,0	144,0	70,0	1960,0	38,7	41,3	20,1	0,95
<i>Balearica pavonina</i>	188,0	190,0	88,0	3590,0	40,3	40,8	18,9	0,94
<i>Grus antigone</i>	277,0	306,0	125,0	6667,0	39,1	43,2	17,7	0,89

<i>Grus canadensis</i>	208,0	223,0	97,0	3350,0	39,4	42,2	18,4	0,92
<i>Bartramia longicauda</i>	49,7	53,6	31,1	164,0	37,0	39,9	23,1	0,92
<i>Tringa flavipes</i>	42,7	44,1	25,5	77,5	38,0	39,3	22,7	0,96
<i>Recurvirostra americana</i>	71,7	71,8	40,7	257,0	38,9	39,0	22,1	0,99
<i>Vanellus chilensis</i>	71,5	78,4	42,0	327,0	37,3	40,8	21,9	0,89
<i>Dromas ardeola</i>	70,2	72,2	36,6	325,0	39,2	40,3	20,4	0,96
<i>Alca torda</i>	77,7	60,9	41,3	726,0	43,2	33,9	23,0	1,29
<i>Plautus alle</i>	43,6	33,7	23,3	202,0	43,3	33,5	23,1	1,23
<i>Sterna hirundo</i>	54,0	62,0	33,0	120,0	36,2	41,6	22,1	0,84
<i>Thalasseus maximus</i>	88,0	106,0	53,0	470,0	35,6	42,9	21,5	0,83
<i>Sterna striata</i>	58,0	67,0	35,0	129,0	36,3	41,9	21,9	0,87
<i>Uria aalge</i>	88,4	64,2	44,1	1006,0	44,9	32,7	22,4	1,38
<i>Uria lomvia</i>	89,1	67,3	45,4	964,0	44,2	33,3	22,5	1,28
<i>Accipiter gentilis</i>	95,0	100,0	56,0	1137,0	37,8	39,8	22,3	0,89
<i>Aquila chrysaetus</i>	181,0	201,0	102,0	4627,0	37,4	41,5	21,1	0,86
<i>Buteo jamaicensis</i>	118,0	130,0	66,0	1224,0	37,6	41,4	21,0	0,87
<i>Buteo magnirostris</i>	64,0	67,0	35,0	269,0	38,6	40,4	21,1	0,96
<i>Buteo rufinus</i>	114,0	118,0	61,0	269,0	38,9	40,3	20,8	0,97
<i>Elanus leucurus</i>	80,0	90,0	44,0	1314,0	37,4	42,1	20,6	0,89
<i>Geranospiza caerulescens</i>	77,0	80,0	40,0	328,0	39,1	40,6	20,3	0,96
<i>Gypaetus barbatus</i>	222,0	233,0	114,0	5680,0	39,0	40,9	20,0	0,86
<i>Gyps fulvus</i>	251,0	296,0	132,0	7436,0	37,0	43,6	19,4	0,81
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	211,0	231,0	113,0	5350,0	38,0	41,6	20,4	0,91
<i>Harpia harpyia</i>	182,0	202,0	88,0	4800,0	38,6	42,8	18,6	0,85
<i>Hieraaetus fasciatus</i>	150,0	168,0	83,0	2500,0	37,4	41,9	20,7	0,83
<i>Pandion haliaetus</i>	146,0	178,0	88,0	1568,0	35,4	43,2	21,4	0,79
<i>Spizaetus ornatus</i>	115,0	129,0	60,0	1421,0	37,8	42,4	19,7	0,89
<i>Sagittarius serpentarius</i>	179,0	175,0	86,0	4017,0	40,7	39,8	19,5	0,99
<i>Falco jugger</i>	88,0	97,0	59,0	755,0	36,1	39,8	24,2	0,91
<i>Falco sparverius</i>	45,0	46,0	26,0	120,0	38,5	39,3	22,2	0,93
<i>Phalcoboenus australis</i>	116,0	107,0	65,0	1187,0	40,3	37,2	22,6	1,08
<i>Polyborus plancus</i>	103,0	102,0	58,0	1348,0	39,2	38,8	22,1	0,99
<i>Morus bassanus</i>	218,0	185,0	90,2	3067,0	44,2	37,5	18,3	1,16
<i>Sula variegata</i>	153,0	156,0	71,0	1520,0	40,3	41,1	18,7	0,93
<i>Anhinga anhinga</i>	130,5	111,8	65,2	1235,0	42,4	36,4	21,2	1,11
<i>Phalacrocorax carbo</i>	160,0	166,0	76,1	2283,0	39,8	41,3	18,9	0,93
<i>Phalacrocorax urile</i>	139,5	146,0	65,7	2428,0	39,7	41,6	18,7	0,94
<i>Scytalopus spelunca</i> <i>MNHT4356</i>	14,0	12,2	8,1	13,0	40,8	35,6	23,6	1,00
<i>Merulaxis ater mnht 652</i>	17,4	14,0	8,0	37,2	44,2	35,5	20,3	0,93
<i>Ardea cocoi</i>	164,0	174,0	82,8	3200,0	39,0	41,3	19,7	0,90
<i>Ardea goliath</i>	199,0	223,0	101,5	4468,0	38,0	42,6	19,4	0,88
<i>Ardea herodias</i>	191,0	215,0	101,0	2480,0	37,7	42,4	19,9	0,89
<i>Egretta thula</i>	93,5	107,8	52,0	371,0	36,9	42,6	20,5	0,86
<i>Phoenicopterus ruber</i>	193,3	203,0	93,0	3540,0	39,5	41,5	19,0	0,94

<i>Platalea leucoroidia</i>	145,0	161,0	80,0	1868,0	37,6	41,7	20,7	0,90
<i>Plegadis falcinellus</i>	92,0	99,0	54,0	680,0	37,6	40,4	22,0	0,91
<i>Pelecanus erythrorhynchus</i>	317,0	344,0	150,0	6329,0	39,1	42,4	18,5	0,91
<i>Pelecanus occidentalis</i>	271,0	315,0	126,0	3702,0	38,1	44,2	17,7	0,84
<i>Cathartes aura</i>	133,0	149,0	72,0	1430,0	37,6	42,1	20,3	0,84
<i>Ciconia maguari</i>	223,0	246,0	106,0	3800,0	38,8	42,8	18,4	0,88
<i>Ciconia nigra</i>	206,0	222,0	113,0	2926,0	38,1	41,0	20,9	0,89
<i>Coragyps atratus</i>	124,0	132,0	69,0	2159,0	38,2	40,6	21,2	0,87
<i>Jabiru mycteria</i>	237,0	262,0	119,0	6892,0	38,3	42,4	19,3	0,85
<i>Leptoptilus crumeniferus</i>	238,0	299,0	125,0	6892,0	36,0	45,2	18,9	0,78
<i>Leptoptilus dubius</i>	278,0	373,0	163,0	4651,0	34,2	45,8	20,0	0,75
<i>Mycteria americana</i>	163,0	195,0	92,0	2702,0	36,2	43,3	20,4	0,80
<i>Mycteria ibis</i>	176,0	204,0	96,0	2384,0	37,0	42,9	20,2	0,86
<i>Sarcorhamphus papa</i>	166,0	199,0	88,0	3400,0	36,6	43,9	19,4	0,82
<i>Vultur gryphus</i>	260,0	299,0	131,0	12500,0	37,7	43,3	19,0	0,84
<i>Fregata aquila</i>	186,0	238,0	114,0	1620,0	34,6	44,2	21,2	0,76
<i>Gavia immer</i>	198,0	157,5	104,3	5460,0	43,1	34,3	22,7	1,25
<i>Gavia stellata</i>	139,4	109,6	74,9	1486,0	43,0	33,8	23,1	1,24
<i>Daption capense</i>	89,1	83,4	42,3	442,0	41,5	38,8	19,7	1,08
<i>Diomedea chrysostoma</i>	264,0	263,0	104,0	3751,0	41,8	41,7	16,5	1,01
<i>Diomedea exulans</i>	438	447	150	5840,0	42,3	43,2	14,5	0,99
<i>Diomedea immutabilis</i>	257,0	252,0	102,0	3310,0	42,1	41,2	16,7	0,99
<i>Diomedea nigripes</i>	287,0	287,0	108,0	3400,0	42,1	42,1	15,8	1,00
<i>Fregatta grallaria</i>	25,5	21,5	17,0	52,0	39,8	33,6	26,6	1,19
<i>Fulmarus glacialis</i>	107,0	102,0	51,0	649,0	41,2	39,2	19,6	1,06
<i>Oceanites oceanicus</i>	23,0	19,5	15,5	32,0	39,7	33,6	26,7	1,13
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	37,5	35,5	21,0	41,4	39,9	37,8	22,3	1,03
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	50,8	43,5	27,5	141,0	41,7	35,7	22,6	1,23
<i>Phoebetria fusca</i>	242,0	230,0	98,0	2500,0	42,5	40,4	17,2	1,00
<i>Phoebetria palpebrata</i>	235,0	239,0	92,0	3150,0	41,5	42,2	16,3	0,98
<i>Hirundo rustica</i>	14,5	21,5	12,8	16,2	29,7	44,1	26,2	0,66
<i>Progne subis</i>	21,8	31,2	17,0	53,5	31,1	44,6	24,3	0,70
<i>Conopophaga castaneiceps</i>	18,8	19	8,9	27,0	40,3	40,7	19,1	0,99
<i>Certhia familiaris</i>	13	16,5	8,3	9,0	34,4	43,7	22,0	0,81
<i>Dedrocolaptes certhia</i>	27,2	31,9	17,9	68,7	35,3	41,4	23,2	0,85
<i>Furnarius rufus</i>	26	26	15,3	43,7	38,6	38,6	22,7	1,00
<i>Taraba major</i>	25,5	25,2	12,5	59,2	40,3	39,9	19,8	1,01
<i>Scelorchilus albicollis</i>	22,2	20	11,6	46,5	41,3	37,2	21,6	1,11
<i>Pitta erythrogaster</i>	30,1	32,8	17,3	58,5	37,5	40,9	21,6	0,92
<i>Menura novaehollandiae</i>	60,4	59	33,8	850,0	39,4	38,5	22,1	1,06
<i>Campostoma obsoletum</i>	12,1	14,4	8,1	8,1	35,0	41,6	23,4	0,84
<i>Empidonax flaviventris</i>	14,4	18,6	9,7	11,8	33,7	43,6	22,7	0,77
<i>Muscigralla brevicauda</i>	17,9	19,4	10,2	12,6	37,7	40,8	21,5	0,92

<i>Steatornis caripensis</i>	73,6	105	44,3	408,0	33,0	47,1	19,9	0,68
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	33,5	25,9	16,8	87,3	44,0	34,0	22,0	1,29
<i>Rollandia microptera</i>	71,6	54,6	29	706,0	46,1	35,2	18,7	1,31
<i>Phalacrocorax penicillatus</i>	147,6	156,6	65	2570	40,0	42,4	17,6	0,93
<i>Phalacrocorax harrisi m</i>	101,6	82,9	41,4	3500	45,0	36,7	18,3	1,22
<i>Eudypetes chrysolophus</i>	59,4	44,2	35,3	4700,0	42,8	31,8	25,4	1,32
<i>Eudypetes crestatus</i>	59,4	44,4	37,9	2430,0	41,9	31,3	26,7	1,28
<i>Eudypetula minor</i>	49,7	33,3	25,5	1172,0	45,8	30,7	23,5	1,41
<i>Megadyptes antipodes</i>	73,7	57,7	43,7	5530,0	42,1	33,0	25,0	1,33
<i>Spheniscus demersus</i>	67,1	47,6	39,9	3310,0	43,4	30,8	25,8	1,28
<i>Spheniscus humboldti</i>	76,1	50,8	42,1	4711,0	45,0	30,1	24,9	1,46
<i>Spheniscus mendiculus</i>	54,2	37,1	30,5	2135,0	44,5	30,5	25,0	1,46
<i>Struthio camelus</i>	395,0	120,0	100,0	145000,0	64,2	19,5	16,3	3,18
<i>Rhea americana</i>	281,0	210,0	78,0	23000,0	49,4	36,9	13,7	1,36
<i>Casuaris bennetti</i>	69,0	39,0	22,0	44000,0	53,1	30,0	16,9	1,77
<i>Dromaius novaehollandiae</i>	92,0	62,0	45,0	31500,0	46,2	31,2	22,6	1,40
<i>Apteryx oweni</i>	39,2	17,5	5,1	2540,0	63,4	28,3	8,3	2,27
<i>Struthio camelus</i>	333,5	104,3	86,3	111000,0	63,6	19,9	16,5	3,18
<i>Rhea americana</i>	270,5	197,0	77,5	40000,0	49,6	36,1	14,2	1,36
<i>R, americana MNHT 668</i>	261,1	197,8	75,4	23000,0	48,9	37,0	14,1	1,26
<i>R, americana MNHT 1923</i>	270,3	189,1	71,8	23000,0	50,9	35,6	13,5	1,32
<i>R, americana MNHT 469</i>	292,8	218,1	82,5	23000,0	49,3	36,8	13,9	1,30
<i>Casuaris casuaris MNHT3</i>	65,3	36,4	21,4	58500,0	53,0	29,6	17,4	1,63
<i>Dromaius novahollandaie</i>	90,5	63,5	44,0	46500,0	45,7	32,1	22,2	1,40
<i>D,novahollandaie MNHT 1954</i>	90,9	68,3	42,3	31500,0	45,1	33,9	21,0	1,29
<i>D,novahollandaie MNHT 101118</i>	96,0	63,3	44,3	31500,0	47,2	31,1	21,8	1,47
<i>Chunga burmaisteri MLP</i>	81,5	74	46,5	1298	40,3	36,6	23,0	1,04
<i>Cariama cristata</i>	107	97	50	1400,0	42,1	38,2	19,7	1,10
<i>Cariama cristata</i>	103	96	55	1400,0	40,6	37,8	21,7	1,07
<i>Strigops habroptilus</i>	78,9	71,8	43,6	2000,0	40,6	37,0	22,4	1,03
<i>Rhynchotos jubatus</i>	66,3	60,4	36,7	860	40,6	37,0	22,5	0,97
<i>Gallirallus australis</i>	53,7	37,56	28,2	1034	45,0	31,4	23,6	1,45
<i>Porphyrio porphyrio</i>	75,5	64,4	42,6	1091	41,4	35,3	23,3	1,07
<i>Atlantisia rogersi liv</i>	40,0	26,6	18,6	41,8	46,9	31,2	21,8	1,44
<i>Atlantisia rogersi gat</i>	20	14	9	41,8	46,5	32,6	20,9	1,44
<i>Mentocrex kioloides</i>	34,0	31,8	20,8	246,0	39,3	36,7	24,0	1,06
<i>Porphyrio porphyrio</i>	75,5	64,4	42,6	869,0	41,4	35,3	23,3	1,07
<i>Porphyrio hochstetteri</i>	37,1	31,5	19,9	2673,0	41,9	35,6	22,5	1,17
<i>Dryolimnas cuvieri</i>	35,2	30,3	20,6	189,0	40,9	35,2	23,9	1,16
<i>Gallirallus owstoni liv</i>	36,2	30,1	19,4	241,0	42,2	35,1	22,6	1,21
<i>Gallirallus australis</i>	38,4	29,0	19,4	1034,0	44,2	33,4	22,4	1,45

<i>Gallirallus australis</i>	59,0	38,3	29,9	1034,0	46,4	30,1	23,5	1,45
<i>Tricolimnas silvestris</i>	36,4	29,7	19,5	450,0	42,5	34,7	22,8	1,23
<i>Porzana atra</i>	37,9	28,7	19,6	902,0	44,0	33,3	22,7	1,16
<i>Tribonix morteri</i>	36,9	27,4	20,5	1334,0	43,5	32,3	24,2	1,34
<i>Fulica gigantea</i>	35,4	31,7	19,8	2700,0	40,7	36,5	22,8	1,14
<i>Paraphysornis brasiliensis</i>	195,0	68,4	71,5	180000	58,2	20,4	21,3	2,35
<i>Psilopterus lemonei 1</i>	103,0	74,0	47,5	8450,00	45,9	33,0	21,2	1,30
<i>Psilopterus lemonei 2</i>	122,5	80,0	56,8	8450,00	47,2	30,9	21,9	1,42
<i>Psilopterus bachmani</i>	99,8	71	47	4500	45,8	32,6	21,6	1,28
<i>Psilopterus colzecus</i>	113,8	68	45	10240,00	50,2	30,0	19,8	1,47
<i>Procarriama Simplex</i>	104,0	77,1	49,7	12660,00	45,1	33,4	21,5	1,25
<i>Mesembriornis milneedwardsis</i>	190	99	79,0	70000	51,6	26,9	21,5	1,78
<i>Llallawavis scagliai</i>	127,7	75,5	56,6	18000	49,2	29,1	21,8	1,50
<i>Titanis walleri</i>	x	x	97	150000	x	x	x	x
<i>Patagornis marshi</i>	x	x	76,0	45000	x	x	x	x