

**NUEVOS APORTES SOBRE LA  
PALEOBIOLOGÍA DE LOS  
FORORRÁCIDOS  
(AVES: PHORUSRHACIDAE) BASADOS  
EN EL ANÁLISIS DE ESTRUCTURAS  
BIOLÓGICAS**



**Tesis de Doctorado  
Washington W. Jones**

**Orientador: Dr. Richard A. Fariña**

**Co-orientador: Dr. R. Ernesto Blanco.**

**Tribunal: Dr. Enrique Lessa.**

**Dr. Herculano Alvarenga.**

**Dr. Berardi Sensale.**

**PEDECIBA – FACULTAD DE CIENCIAS**

**2010**





Dibujo realizado por Charles Knight (tomado de *Animals of the Past*, Lucas 1901)

## **Agradecimientos:**

Quiero expresar un especial reconocimiento a las siguientes personas que de alguna forma estuvieron ligadas a esta etapa:

A mis padres y hermanos que siempre me han apoyado, preocupándose con las dificultades y alegrándose en los buenos momentos. Además de mis tíos abuelos, Eugenio y Marta Mitelpunk por recibirme en su casa en Buenos Aires.

A Elisa Souza; haberla encontrado es uno de los principales momentos de estos últimos cuatro años; también a sus padres y Claudia por haberme recibido en su hogar. No olvido la hospitalidad y molestias de Susana Sadetzki en su casa en Buenos Aires.

Mi director de tesis, el Dr. Richard Fariña por haber estado en los momentos clave de mi carrera; su actuación será siempre valorada.

El apoyo monetario de PEDECIBA Biología y Física a través de mi beca interdisciplinaria, continuado con el apoyo de la ANII que me han permitido desarrollar esta tesis. Honestamente pienso que habría sido imposible sin su apoyo.

El Instituto de Física por su apertura y disposición logística en muchas instancias, particularmente a los doctores Carlos Negreira, Ariel Moreno, Rodolfo Gambini y Pablo Mora. También a Casilda Rocha y Claudia Piñeyro su colaboración y gestión constantes.

El Museo Nacional de Historia Natural en el nombre de todos sus integrantes; una institución centenaria que jugó un papel fundamental en mi tesis doctoral. Espero que esta tesis aporte al conocimiento de su relevancia en la ciencia nacional. La mención especial para el Licenciado Arturo Toscano y el Dr. Víctor Scarabino que me han abierto las puertas generosamente. No quiero olvidar a Juan Cuello y su constante aporte bibliográfico y su experiencia; y a todos los funcionarios, administrativos y el grupo de colaboradores honorarios del que me alegra formar parte.

El Ing. Adrián Cisilino de la Facultad de Mar del Plata por su colaboración decisiva en el análisis de elementos finitos y su excelente hospitalidad durante mi estadía en su hermosa ciudad.

El Ing. Nestor Calvo y Brisa Basconcel de la Facultad de Ingeniería de Santa Fé, por el procesamiento de las imágenes tridimensionales de la falange ungueal de *Titanis*.

El Dr. Herculano Alvarenga, el cual me permitió acceder a su fantástica colección de ornitología y al Museo de Taubaté, además de a su vasto conocimiento y experiencia con los fororrácidos y las aves en general.

El Ing. Berardi Sensale por su constante disposición de colaborar, y fundamentalmente por invitarme a participar de su curso de Elasticidad como introducción a la técnica de elementos finitos. Agrego a Juan Vidal y los primeros intentos en modelos planos con elementos finitos.

El Dr. Enrique Lessa por sus aportes en los inicios y aprobación del proyecto de tesis que fueron considerados en esta etapa final.

La Dra. Claudia Tambussi y el Licenciado Federico Degrange por su colaboración con material fósil, actual, bibliografía y albergue en La Plata.

Los curadores de colecciones Alejandro Kramarz y Marcelo Regueiro por constante disposición de la consulta de las colecciones del Museo Bernardino Rivadavia y Museo de La Plata, respectivamente.

El licenciado Andrés Rinderknecht por sus siempre útiles sugerencias sobre varios aspectos de la paleontología, la ciencia en general y la vida.

Enrique Bostelman por alguna lectura preliminar y otras discusiones, por el aporte de algunos artículos y libros de gran importancia, y otros recados de gran valor.

Gustavo Lecuona, por sus discusiones sobre el aspecto y biología de animales fósiles; su gran talento como paleoartista queda reflejado en la portada y otras figuras de esta tesis.

Mag. Rafael Migotto del Museo de Taubaté, por varias fotografías, bibliografía, aventones a Guarulhos y sus valiosas discusiones sobre ornitología y sistemática; y sumo a todos los colaboradores y amigos del Museo y de la hermosa Taubaté de Monteiro Lobato.

Dr. Richard Bonser por sus artículos sobre propiedades mecánicas de la beta queratina e intercambio de ideas.

Dr. Paul Scofield del Museo de Canterbury-Nueva Zelanda por sus fotografías de falanges ungueales de kiwi, material no accesible por estas latitudes.

Dr. Bradley Livezey por el envío de numerosos artículos sobre el gigantismo en aves fósiles y actuales.

Los doctores Daniel Perea y Martín Ubilla por permitirme el acceso a bibliografía relevante; excelentes compañeros de viaje de congresos.

Las funcionarias de PEDECIBA Física y Biología Isolina Plata y Jimena Rodríguez por su colaboración y gestión.

Matilde Alfaro por su dejarme participar de la disección de un ejemplar de seriema, evento que ha enriquecido esta tesis.

Enrique González, curador del Museo de Historia Natural por su contacto con Tabaré González, director de la Reserva del Cerro Pan de Azúcar que nos permitió y facilitó observar la seriema en cautiverio.

El Licenciado Rafael Tossi por su colaboración en el día de la observación y registro de las huellas de la seriema en el Cerro Pan de Azúcar, buen amigo y ornitólogo también.

José Langone, compañero del Museo y colaborador en aporte bibliográfico.

Mis excelentes compañeros de viaje de congreso Gustavo Grinspan y Matías Soto.

Diego Torres y Sebastián Valenzuela por siempre darme aliento en los momentos complicados, y por sus aportes en software y mantenimiento de mi computadora, algunas veces fundamental.

Mis compañeros de prospección paleontológica, Gustavo Pugliese, Pablo Toriño y Felipe Montenegro, este último realizador de un descubrimiento fundamental para la paleontología de fororrácidos en Uruguay.

Luis Castiglioni por su cordialidad en recibirme en su domicilio y compartir sus hallazgos paleontológicos, algunos de fororrácidos. Su contribución a la paleontología nacional debe ser reconocida.

Y para terminar al Dr. Ernesto Blanco por su guía fundamental en varias partes de esta tesis, pero principalmente por haber creído en mis capacidades más que ninguna otra persona en estos 13 años de carrera.

## **Resumen**

Los fororrácidos (Aves, Phorusrhacidae) fueron aves terrestres del Cenozoico americano, y probablemente tuvieron el papel de depredadores dominantes. Actualmente, no existen análogos para este grupo, debido a que comparten los grandes tamaños de las grandes aves cursoriales y su incapacidad de vuelo, y los grandes y poderosos picos y garras curvadas de las aves rapaces. Esta última característica se estudia en profundidad en esta tesis, estableciendo las diferentes soluciones morfo-funcionales al balance entre la locomoción terrestre y el porte de grandes falanges ungueales curvadas. Se realiza un estudio morfométrico de las curvaturas externas e internas, y la ventaja mecánica, variables que se integran en un análisis multivariado que encuentra afinidades morfológicas entre las garras fósiles de algunas especies de fororrácidos, la seriema (*Cariama cristata*) y aves rapaces actuales. Se aprecia la distancia morfológica con los dromeosáurios, dinosaurios carnívoros terrestres que se distinguen por el gran desarrollo de sus falanges ungueales. Posteriormente se aplica un modelo teórico vigas curvas que estudia la resistencia mecánica de las falanges ungueales de fororrácidos, dromeosáurios y algunas especies actuales, y se estiman los factores de seguridad de estas estructuras. Este modelo permite comprender los diferentes diseños generales de las garras y sus funciones para las aves y otros vertebrados. La precisión de estos cálculos son corroborados con la aplicación de un análisis de elementos finitos a una falange ungueal de una especie de fororrácido, utilizando técnicas de reconstrucción 3D y programas informáticos de gran poder de cálculo. Este análisis también es aplicado a la reconstrucción del estuche córneo de la misma falange y cotejado mediante el marco teórico de vigas compuestas. Todos estos estudios generan nuevos aportes sobre los hábitos depredadores y características de la locomoción de estas grandes aves carnívoras.

## **Abstract**

**Phorusrhacids (Aves, Phorusrhacidae) were terrestrial birds of American Cenozoic, and probably had the role of dominant predators. Nowadays, there are not analogues for this group, because they share the giant sizes of large running birds and its flightlessness, large and powerful bills and curved talons of raptor birds. The latter feature is discussed in depth in this thesis and it is suggested the different morpho-functional solutions to a compromise between terrestrial locomotion and carrying large curved ungual phalanges. Here it was performed a morphometric study of the outer and inner curvatures, and the mechanical advantage. These variables are integrated into a multivariate analysis that finds morphological affinities between some phorusrhacids and actual cariamids and some birds of prey species. It is showed the morphological distance with dromaeosaurids, terrestrial carnivorous dinosaurs that are distinguished for the great development of their ungual phalanges. Then, it is applied a theoretical model of curved beams that studies mechanical strength of ungual phalanges of phorusrhacid, a dromaeosaurid species and some actual bird species, and is estimated the safety factors of these structures. This model allows understanding of the different general claw designs and its functions for birds and other vertebrates. The accuracy of these calculations is supported by the application of finite element analysis to an ungual phalanx of a phorusrhacid species, using a 3D reconstructions techniques and powered calculation software. This analysis is also applied to the reconstruction of the claw sheath of the same phalanx and studied in a theoretical composite beams framework. On basis of these studies generate new contributions to the predatory behavior and running locomotion of these large carnivorous terrestrial birds.**

---

# CAPÍTULO §.1

## INTRODUCCIÓN

---

*...Ante la realidad de los monstruos legendarios que asistieron a la milenaria aparición y desaparición de continentes y de mares, la mitología griega encontraría plena justificación a sus imaginativas y fantásticas creaciones...*

**Extracto de Lucas Kraglievich (1920)**

# Índice General

## 1. § Introducción.

## 2. § Sistemática y Estudio de la anatomía digital.

2.1 Sistemática.

2.2 Marco filogenético.

2.2 Asignación de los dígitos para las falanges podales y ungueales.

2.3 Miología digital e integumento.

2.4 Extensión y hiperextensión de las falanges.

2.5 Sumario.

## 3. § Estudio morfométrico de falanges ungueales.

3.1 Determinación de longitud máxima.

3.2 Determinación de curvaturas y ventaja mecánica.

3.3 Análisis multivariado.

3.4 Discusión

3.5 Sumario.

## 4. § Análisis mecánico de falanges ungueales.

4.1. Tensiones de flexión en vigas curvas.

4.2. Estudio de la fuerza de reacción y acción muscular.

4.3 Aplicación de elementos finitos.

4.4 Sumario.

## 5. § Consideraciones finales.

## 6. § Bibliografía.

## 7. § Apéndices.

Los fororrácidos son un grupo de aves fósiles terrestres no voladoras que habitaron el continente americano a lo largo de todo el Cenozoico. Se caracterizaban por tener grandes picos de apariencia aguileña, pero los investigadores los consideran relacionados con las seriemas actuales (familia Cariamidae), aves de mediano porte con hábitos terrestres y poca capacidad de vuelo.

La historia de los hallazgos de los fororrácidos (Phorusrhacidae) comienza por una confusión de Florentino Ameghino sobre la asignación de una mandíbula desdentada que asoció a restos de un perezoso gigante en 1887. Pero la confusión del ilustre paleontólogo argentino es comprensible, teniendo en cuenta el tamaño del material, el cual encontró similar a *Myodon*, un género de perezoso gigante sudamericano. Cuatro años más tarde, otros investigadores (Moreno & Mercerat 1891) definieron que el material se trataba de un ave de dimensiones gigantescas, condición que comparten varias especies de esta familia.

El principal trabajo de revisión sobre la sistemática del grupo corresponde a Alvarenga & Höfling (2003). En el mismo se definen 5 subfamilias: Brontornithinae, Phorusrhacinae, Patagornithinae, Psilopterninae y Mesembriornithinae, con 14 géneros y 18 especies reconocidas. Los registros más antiguos de la familia corresponden al Paleoceno sudamericano (Alvarenga 1985). Se consideraba que los restos norteamericanos de la especie *Titanis walleri* (Brodkorb 1963, Chandler 1994, Baskin 1995, Gould & Quitmyer 2005) como el registro más moderno de la familia, pero una revisión de su antigüedad indica que ningún resto conocido de este taxón supera el Plioceno tardío (MacFadden *et al.* 2007). El registro más moderno en Sudamérica se asignaba a un tibiotarso asignado a la subfamilia Phorusrhacinae, proveniente de la formación Raigón de Uruguay, que incluye el período Plioceno-Pleistoceno temprano (Tambussi *et al.* 1999). Recientemente, una descripción de un ejemplar realizada por el autor de esta tesis y colaboradores, amplía el biocrón de la familia hasta el Pleistoceno tardío (Alvarenga, Jones & Rinderknecht 2010). El nuevo material, asignado en forma indeterminada a la familia Phorusrhacidae, consiste en un la porción distal de un tarsometatarso encontrado en yacimientos asignados a la formación Libertad, en el departamento de Montevideo, Uruguay.

La mayor parte de los registros paleontológicos se concentran en Argentina, y en menor medida en Brasil y Uruguay, sumados al ya mencionado *Titanis*, del Plioceno de

Norteamérica. Existen restos de una mandíbula provenientes de la Formación La Meseta, del Eoceno Medio o Superior de la isla Seymour, del continente antártico (Case *et al.* 1987) que refuerza las evidencias sobre la conexión terrestre entre la Antártida y Sudamérica durante el Eoceno. Alvarenga & Höfling (2003) asocian el material a la subfamilia Bronthornithinae. Este registro se suma al descubrimiento de las impresiones de dos huellas aisladas asignadas a un fororrácido o una especie temprana de ratite, en la península Fildes, King George Island, probablemente de una antigüedad de 55 millones de años (Covacevich & Vickers-Rich 1982). El registro más septentrional en Sudamérica, comprende una falange ungueal aislada proveniente de localidad Cerro del Mono, Perú meridional, asignada a la formación Moquegua, edad Deseadense (Shockey *et al.* 2006 y 2009)

No se ha estudiado en profundidad sobre la paleobiología de estas aves. Existe consenso de caracterizarlas como grandes depredadores. Ameghino (1895), Andrews (1899), Tonni (1977), Benton (2000) y Marshall (1978a, 1994) ofrecen menciones sin estudios específicos que las sustenten. Tambussi & Hoffmann (1998) estimaron los indicadores de resistencia del aparato mandibular de algunas especies, e infirieron implicancias en sus dietas. Algo similar abordó el análisis de Murray & Vickers-Rich (2004) sobre el aparato mandibular de algunos dromornítidos, aves gigantes del Neógeno de Australia, donde se utilizó a los fororrácidos como elemento de comparación. También existe acuerdo sobre su incapacidad de locomoción aérea, aunque algunos autores hablan de la posibilidad de vuelos cortos en algunos psilopterinos (Tonni & Tambussi 1988). Marshall (1978a, 1994) cita la posible participación de las alas de fororrácidos en el balance durante la carrera como en las actuales ratites. Chandler (1994) propone el posible uso de los miembros anteriores de la especie norteamericana *Titanis* como armas de depredación debido a las peculiares articulaciones del carpometacarpo con el antebrazo y en el pollex (dedo I) de la mano; pero esta condición es rechazada por una posterior revisión de la especie (Gould & Quitmyer 2005). Utilizando herramientas biomecánicas, se ha estimado la capacidad de carrera de algunas especies (Blanco & Jones 2005). Se ha identificado el sobre-diseño de los huesos de los miembros posteriores de algunas especies y la posibilidad de que esta condición este ligada a la habilidad de romper huesos y otras actividades de depredación (Blanco & Jones 2005, Jones 2005).

Otro factor relevante del estudio de los fororrácidos es su posible papel como los depredadores dominantes en los paleoecosistemas del continente sudamericano durante gran parte del Terciario debido a la escasa diversidad de mamíferos depredadores. Se especula sobre la ocupación de un nicho diurno (por analogía con las rapaces modernas) que se complementaba con los marsupiales borhiénidos, posiblemente de hábitos nocturnos (Argot 2004). Marshall (1978b) propone que la extinción de los representantes de la subfamilia Proborhyaeninae, representantes de gran porte dentro de los borhiénidos, fue ocasionada a la competencia establecida por los fororrácidos como depredadores del Deseadense sudamericano, especulación rechazada por Bond & Pascual (1983), que remarcan la convivencia de estos dos grupos depredadores a lo largo de todo el Terciario sudamericano, y su extinción sincrónica a principios del Pleistoceno. En un estudio paleoecológico acerca del papel de los marsupiales carnívoros, se especula sobre el papel trófico de los fororrácidos y sus interacciones de competencia con los borhiénidos (Croft 2006).

En cuanto a las relaciones con las potenciales presas se han mencionado propuestas con los gliptodontes (Alexander *et al.* 1999; Blanco, Jones & Rinderknecht 2009), dinómidos (Murray & Vickers-Rich 2004; Rinderknecht & Blanco 2008) y ungulados sudamericanos (Marshall 1994; Benton 2000). Tonni & Noriega (1998) remarcan una posible relación de competencia entre las formas carroñeras de fororrácidos y los cóndores sudamericanos.

Algunos representantes de la familia Phorusrhacidae se pueden incluir entre los más grandes en la historia evolutiva de las aves. La especie *Brontornis burmeisteri* podría haber alcanzado los 400 kg y 2,80 metros de altura, por lo que puede ser considerada junto al ave elefante *Aepyornis maximus* y el dromornítido australiano *Dromornis stirtoni* como las aves más grandes conocidas que existieron en el planeta (Alvarenga & Höfling 2003). Se especula que la causa del gigantismo en los fororrácidos se debió al aislamiento del continente sudamericano a partir del Cretácico tardío, resultando en un endemismo (Alvarenga & Höfling 2003). El tamaño es un factor que define notoriamente la vida de los organismos, y sus consecuencias han sido ampliamente estudiadas y discutidas en forma genérica (Schmidt-Nielsen 1984; McMahon & Bonner 1983). Desde el punto de vista ecomorfológico la condición gigante de algunos grupos animales puede ser observada como una adaptación de alto grado de especialización, sustentada por una situación muy peculiar de las

condicionantes geográficas, ambientales y faunísticas. Son numerosos los estudios en este sentido, sobre dinosaurios (Bakker 1988; Fastovsky & Weishampel 1996; Alexander 1989), mamíferos terrestres (Economos 1981; Fortelius & Kappelman 1993), e incluso en las aves tanto fósiles como actuales (Feduccia 1999; Dickinson 2007; Murray & Vickers-Rich 2004). Las ventajas implícitas del gigantismo en vertebrados homoeternos son bien conocidas (McMahon & Bonner 1983; Calder 1984; Schmidt-Nielsen 1984) como la eficiencia locomotora, la ganancia energética durante la ingesta de alimentos, facilidad de acumular reservas grasas y la inercia térmica que impide fluctuaciones importantes de la temperatura interna. En sentido contrario, se ha sugerido que el tamaño gigante ha sido uno de los factores determinantes de la desaparición muchos de los grupos de mamíferos y aves gigantes fósiles, vulnerables a cambios climáticos e invasión de especies exóticas, entre ellas la humana (Dewar 1984; Lessa *et al.* 1997; Turvey & Holdaway 2005).

Se ha propuesto que la principal causa de extinción de los fororrácidos está vinculada con el proceso faunístico migratorio conocido como el “Gran intercambio biótico Americano”, que implicó la llegada de depredadores placentarios que llegaron a Sudamérica desde el norte, especialmente a partir del Plioceno tardío (Marshall 1988, 1994; Webb 1991; Woodbourne *et al.* 2006; Cione *et al.* 2007). Se sugiere que estos nuevos competidores ocuparon el papel ecológico de depredadores dominantes y desplazaron a los fororrácidos (Patterson & Pascual 1972; Marshall & Cifelli 1990). Esta idea es discutida debido a la incertidumbre generada por los hiatos en el rango bioestratigráfico de la familia (Webb 1991). Sin embargo, el registro para el Pleistoceno tardío de Uruguay (Alvarenga, Jones & Rinderknecht 2010), sugiere la posible coexistencia en Sudamérica entre algunos representantes de fororrácidos y los depredadores placentarios de origen norteamericano, incluso con las especies carnívoras actuales.

Dentro del marco actualista se deben plantear las dificultades para seleccionar taxones análogos aceptables para los fororrácidos. Actualmente no existen grandes aves terrestres con hábitos depredadores. En función de la condición cursorial propuesta para algunos taxones de fororrácidos (Tonni 1977; Tambussi 1997; Blanco & Jones 2005; Jones 2005), se pueden citar como análogos funcionales al grupo de las grandes ratites modernas (órdenes Struthioniformes, Apterigiformes, Rheiformes y Casuariiformes). En cuanto a ejemplos de gigantismo en aves, se pueden mencionar a la familia de los

gastornítidos (Gastornithidae) del Paleoceno tardío de Europa, Eoceno de Norteamérica y posiblemente del Eoceno inferior de China (Matthew & Granger 1917; Andors 1988 y 1992; Witmer & Rose 1991), las aves elefante (Aepyornithidae) del Pleistoceno-Holoceno de Madagascar (Lowe 1930; Amadon 1947; Wetmore 1967; Berger *et al.* 1975; Dewar 1984; Balanoff & Rowe 2007), los dromornítidos o mihirungs (Dromornithidae) del Mioceno medio al Pleistoceno de Australia (Murray & Vickers-Rich 2004) y las moas (Dinornithidae y Emeidae) del Cuaternario de Nueva Zelanda (Worthy & Holdaway 2002).

Alvarenga & Höfling (2003) remarcan que una de las características distintivas del grupo son las fuertes y curvadas falanges ungueales. En función de esto, la tesis de maestría de Jones (2005) abordó el estudio de la resistencia mecánica algunas falanges ungueales de fororrácidos intentando interpretar su función. El objetivo de esta tesis se basa en la indagación morfológica y funcional sobre las falanges podales y ungueales, tratando de generar y mejorar las hipótesis paelobiológicas anteriormente realizadas.

En el capítulo §2 de esta tesis se exponen los detalles de la sistemática y características diagnósticas sobre el grupo de estudio, y se presentan los detalles anatómicos sobre el material óseo en el que se basarán las indagaciones. Se plantean las restricciones y los alcances de la aplicación de un marco filogenético para generar hipótesis sustentadas sobre las características no preservadas en el registro fósil de fororrácidos. Se exponen las posibles analogías sobre de la anatomía digital entre los fororrácidos y algunos dinosaurios depredadores, que motivarán los estudios posteriores de esta tesis.

En el capítulo §3 se realizarán estudios morfométricos a partir de medidas tomadas en las falanges ungueales de aves actuales, fororrácidos y otros grupos fósiles. Por medio de herramientas estadísticas descriptivas se realizarán estudios de agrupamiento y afinidad morfológica en las falanges ungueales de los grupos eco-funcionales seleccionados.

En el capítulo §4 se plantea un enfoque teórico a partir de vigas curvas, que implicará una mayor precisión en la modelización de la resistencia de las falange ungueales. Se aplica el análisis de elementos finitos, una técnica computacional de

cálculo de la resistencia mecánica, con el objetivo de estimar el error del método teórico analítico de vigas curvas y la geometría modelada. Además se modela el estuche córneo de una falange ungueal de una especie fororrácido, estudiando el aporte de este elemento en las garras avianas, con un enfoque teórico basado en las vigas de materiales compuestos. Todos estos procedimientos se realizarán con el objetivo de generar hipótesis acerca de la función de las garras de los diferentes dígitos en fororrácidos y los demás grupos fósiles y actuales analizados.

En el capítulo §5 se integrarán los resultados de los diferentes estudios, para proponer nuevos aspectos sobre la paleobiología de los fororrácidos.

---

**CAPÍTULO §.2**

**SISTEMÁTICA Y ESTUDIO DE  
LA ANATOMÍA DIGITAL**

---

## 2.1 SISTEMÁTICA

A continuación se expone un resumen de las características diagnósticas principales de la familia Phorusrhacidae y de las 5 subfamilias que incluye las características diagnósticas, las especies que comprenden y sus correspondientes biocrones, a partir de las consideraciones de la revisión sistemática de Alvarenga & Höfling (2003).

Los mencionados autores ubican a la familia Phorusrhacidae en el Orden Ralliformes Reinchenbach, 1852, Sub-orden Cariamae Fürbringer, 1888. Se reconocen otras dos familias fósiles dentro del Sub-orden: Idiornithidae y Bathornithidae, respectivamente del Paleógeno europeo y norteamericano. Los integrantes de la familia Ameghinornithidae del Eoceno europeo, fueron descartados como integrantes de la familia Phorusrhacidae por Alvarenga & Höfling (2003). Peters (2007) discute acerca del estado fragmentario del material existente y la incertidumbre para establecer su posición filogenética dentro de los cariámidos. Estos grupos comparten características osteológicas que las asocian a los actuales cariámidos, *Cariama cristata* y *Chunga burmeisteri*.

Para la caracterización de la **familia Phorusrhacidae, Ameghino, 1889** se destacan los siguientes rasgos anatómicos: 1) porte grande o gigante; 2) forma del cuerpo lateralmente aplanada, especialmente en premaxila, pelvis y torax; 3) una gran premaxila, especialmente alta, con un ápice fuerte, terminado en una punta en forma de gancho; 4) sínfisis mandibular muy sólida, 5) narinas amplias sin septo; 6) paladar desmognato; 7) la presencia de procesos pterigoideos bien desarrollados; 8) pterigoides con una evidente articulación por la porción medial del procesos basipterigoideo; 9) ausencia de procesos uncinados en las costillas; 10) porción craneal del pubis atrofiada, similarmente a lo que ocurre en accipítridos; 11) reducción de las alas y pérdida de habilidad de vuelo; 12) coracoides con extrema reducción de los procesos procoracoidales y acrocoracoidales, poseyendo una amplia faceta escapular en forma de canal en el ápice; 13) tuberosidad interna del húmero con prominencia proximal, porción proximal de la diáfisis fuertemente curvada y *processus flexorius* distalmente prominente; 14) tarsometatarso con hipotarso de forma triangular desde posición plantar y sin canales tendinosos; 15) falanges ungueales curvadas y fuertes.

**Subfamilia Brontornithinae Moreno & Mercerat, 1891:** Se trata de los integrantes de porte más robusto de la familia, alcanzando alturas de 2 metros. Sínfisis mandibular proporcionalmente corta, ancha y alta con respecto a otros fororrácidos. Tarsometatarso proporcionalmente corto, ensanchado y aplanado latero-medialmente, siendo entre un 50% y 60% de la longitud del tibiotarso. Se presume que la porción dorsomedial de la mesotróclea es expandida, aunque no se conoce en *Physornis*. Consta de 3 géneros y tres especies: *Brontornis burmeisteri* Moreno & Mercerat, 1891, del Mioceno inferior y medio de Argentina; *Physornis fortis* Ameghino, 1895, del Oligoceno medio y superior de Argentina; *Paraphysornis brasiliensis* (Alvarenga, 1982), del Oligoceno superior a Mioceno inferior de Brasil.

**Subfamilia Phorusrhacinae Ameghino, 1889:** Fororrácidos de formas de gran tamaño, pero más gráciles y livianos que los brontornítidos. Sínfisis mandibular relativamente más larga, angosta y levemente más baja que en brontornítidos. El tarsometatarso es relativamente más largo y grácil, siendo un 60% de la longitud del tibiotarso. Se reconocen 3 géneros y 3 especies: *Phorusrhacos longissimus* Ameghino, 1887, del Mioceno medio e inferior de Argentina; *Devincenzia pozzi* (Kraglievich, 1931), del Mioceno superior a Plioceno medio de Argentina y Uruguay; *Titanis walleri* Brodkorb, 1963, del Plioceno Superior a Pleistoceno inferior de Norteamérica. Tambussi *et al.* (1999) asignan a esta subfamilia el hallazgo de un tibiotarso hallado en el Departamento de San José, Puerto Arazatí (Uruguay), sin poder definir la especie, y de edad plio-pleistocena, Alvarenga & Höfling (2003) manejan la posibilidad que se trate de un ejemplar de *Devincenzia pozzi*, aunque destacan la dificultad de la asignación debido a la falta de material de comparación. Recientemente se descubrieron los restos de una especie gigantesca, denominada *Kelenken guillermoi* Bertelli *et al.* (2007), que comprende el cráneo más grande que se conoce dentro de la clase Aves (71,6 centímetros); material asignado para el Mioceno medio de la Patagonia argentina. Los autores de este nuevo taxón sugieren la vinculación morfológica con la subfamilia Phorusrhacinae.

**Subfamilia Patagornithinae Mercerat, 1897:** Formas con tamaños más pequeños y gráciles que en las otras especies de Phorusrhacinae. Sínfisis mandibular

larga y angosta. Tarsometatarso largo y grácil, siendo un poco más del 70% del tibiotarso. Tibiotarso y tarsometatarso más gráciles que en Phorusrhacinae. Integrada por 3 géneros y tres especies: *Patagornis marshi*, Moreno & Mercerat, 1891, del Mioceno inferior y medio de Argentina; *Andrewsornis abbotti*, Patterson, 1941, del Oligoceno medio y Superior de Argentina, y *Andalgalornis steulleti*, (Kraglievich, 1931), del Mioceno superior a Plioceno inferior de Argentina.

**Sufamilia Psilopterinae Dolgopoll de Saez, 1927:** Son los fororrácidos de porte más pequeño, con los miembros posteriores más livianos y gráciles de toda la familia. Aperturas nasales relativamente más grandes; bordes rostrales de la fenestra anterorbital bien sesgados. Procesos mandibulares con fenestras mucho más elongadas que en las otras subfamilias, incluso apareciendo en algunos casos formación de doble fenestra. La sínfisis mandibular es relativamente pequeña con respecto a la longitud total de la mandíbula. La longitud del tarsometatarso es cerca de 70% a 75% de la del tibiotarso. Consta con 3 géneros y 6 especies: *Psilopterus bachmani* (Moreno & Mercerat, 1891), del Mioceno medio de Argentina; *Psilopterus lemoinei* (Moreno & Mercerat, 1891), del Mioceno medio de Argentina; *Psilopterus affinis* (Ameghino, 1899), del Oligoceno medio y superior de Argentina; *Psilopterus colzecus*, Tonni & Tambussi, 1988, del Mioceno superior de Argentina; *Procarriama simplex* Rovereto, 1914, del Mioceno superior a Plioceno inferior de Argentina y *Paleopsilopterus itaboraiensis* Alvarenga, 1985, del Paleoceno medio de Brasil.

**Subfamilia Mesembriornithinae Kraglievich, 1932:** Se trata de formas de tamaño mediano para el promedio del grupo. El maxilar es relativamente bajo, especialmente en la parte media, siendo rostralmente alargado. La sínfisis mandibular sería corta y relativamente baja. El coracoides está anquilosado a la clavícula. El ápice del cóndilo interno del tibiotarso es más prominente y curvado, formando un ángulo más agudo con la diáfisis que en otras subfamilias. El tarsometatarso alcanza entre 80% a 85% de la longitud del tibiotarso. Integrada por un género y 2 especies: *Mesembriornis milneedwardsi*, Moreno, 1889, del Plioceno medio y superior de Argentina) y *Mesembriornis incertus* (Rovereto, 1914), del Mioceno superior a Plioceno inferior de Argentina.

## 2.2 MARCO FILOGENÉTICO

Las relaciones filogenéticas permiten realizar inferencias sobre material no preservado en los taxones fósiles. Los materiales generalmente no preservados incluyen integumento, músculos y tendones, entre otros. El análisis filogenético intenta generar hipótesis sobre el material no preservado de animales fósiles, basado en la distribución cladística de características conocidas en taxones actuales relacionados, y un análisis de extrapolación que infiere atributos no preservados a partir de características visibles en el material fósil (Bryant & Russell 1992). Alternativamente, la metodología propuesta por Witmer (1995) llamada “Extant phylogentic brackets”, intenta generar inferencias acerca de los tejidos blandos no preservados en base a una coherencia filogenética, además de proveer el grado de confiabilidad de estas especulaciones. Estas inferencias están condicionadas especialmente por las diferentes propuestas filogenéticas que pueden existir sobre un taxón.

Para la familia Phorusrhacidae no existe aún un estudio filogenético de las relaciones internas de las sub-familias, géneros y especies integrantes. En este sentido, sólo se existen algunas menciones sobre las características plesiomórficas de la subfamilia Psilopterinae (Mayr 2009). Sin embargo, numerosos autores consideran a los cariámidos (familia Cariamidae), como el grupo hermano actual de los fororrácidos. También existe consenso acerca de las fuertes relaciones sistemáticas entre los fororrácidos con las desaparecidas familias Idiornithidae, Bathornithidae y con los actuales cariámidos (familia Cariamidae), que comprenden dos especies (*Cariama cristata* y *Chunga burmeisteri*) de dispersión sudamericana (Brodkorb 1967, Cracraft 1968, Livezey 1998, Alvarenga & Höfling 2003). Todas estas subfamilias conforman el suborden Cariamae Fürbringer 1888. Estas consideraciones se basan en caracteres morfológicos, y ubican a la familia Cariamidae dentro del orden Gruiformes. Pero existen controversias acerca de la posición sistemática de la familia Cariamidae (Sibley & Ahlquist 1990), el grupo hermano actual de los fororrácidos. En base a datos moleculares, Hackett *et al.* (2008) exponen la condición parafilética de los gruiformes, y ubican a los cariámidos asociados con los halcones y cernícalos (familia Falconidae). Debido a la incertidumbre sobre la elección de un grupo externo adecuado del clado Phorusrhacidae-Cariamidae, y la falta de estudios sobre las relaciones filogenéticas

internas de la familia, es inadecuado plantear un estudio desarrollado de las polaridades de los caracteres no preservados en el registro fósil. En este sentido, en esta tesis se supondrán varias consideraciones de tejidos y otras características no preservadas en los fósiles de fororrácidos a partir de la familia Cariamidae, el taxón actual más cercano considerado por la mayoría de los investigadores. Sin embargo, tomando en cuenta la necesaria aplicación de un marco filogenético en los estudios funcionales, se puede considerar que algunas asunciones sobre características anatómicas no preservadas en los fósiles, tendrán un nivel de inferencia equívoco (nivel II según Witmer 1995), debido que el carácter inferido caracteriza la monofilia entre los taxones Phorusrhacidae y Cariamidae, pero no siempre incluyen al posible grupo externo. Más adelante, en este capítulo se discutirán estas diferencias en detalle. Es importante señalar, que algunas características morfológicas están fuertemente asociadas a partir de observación directa del material fósil de fororrácidos y las características osteológicas de los cariámidos actuales.

### **2.3 ASIGNACIÓN DE LOS DÍGITOS PARA LAS FALANGES PODALES Y UNGUEALES**

Los estudios tafonómicos consideran a las falanges digitales con una capacidad de transporte intermedia durante procesos de arrastre (Baird 1981). Se trata de elementos cortos, ligeros y con una relación superficie/volumen intermedia, lo que puede sugerir una alta resistencia a los agentes erosivos. La alta ocurrencia de elementos óseo de los miembros posteriores en el registro fósil de las aves puede indicar tamaños corporales grandes, lo que se podría asociar a hábitos especialmente a especies con hábitos terrestres (Behrnesmeyer *et al.* 2003). En el caso de las falanges ungueales avianas, su registro fósil puede implicar sesgo observacional debido a los pequeñas dimensiones corporales de gran parte de los taxones de aves. En función de todo esto, se puede fundamentar las razones del numeroso material reportado de falanges podales y ungueales en fororrácidos (Moreno & Mercerat 1891, Ameghino 1895, Rovertto 1914, Kraglievich 1931, Sinclair & Farr 1932, Cabrera 1939, Patterson 1941, Patterson & Kraglievich 1960, Brodkorb 1963, Alvarenga 1982, Tonni & Tambussi 1988, Baskin 1995, Acosta Hospitaleche &

Tambussi 2005, Gould & Quitmyer 2005, Shockey *et al.* 2006, Bertelli *et al.* 2007, Shockey *et al.* 2007 y 2009).

En esta sección describiré las características osteológicas y determinación del material fósil de falanges podales y ungueales de fororrácidos. La terminología formal utilizada para el material osteológico se basa Baumel & Witmer (1993) y es expresada en cursiva entre paréntesis. La denominación corriente se basa en Howard (1929).

Existe una importante variedad en la disposición y número de dígitos en las aves. El patrón general de los dígitos en las aves es la presencia de cuatro dígitos (condición tetradáctila), uno posterior llamado hallux y designado como dígito I, y tres dígitos anteriores designados II (dígito interno), III (dígito central) y IV (dígito externo). El dígito I está formado por el metatarsal I (*os metatarsale* I) que articula con el tarsometatarso en posición caudal en la fosa metatarsal (*fossa metatarsi* I), una falange podal (I1) y una falange ungueal (I2). El dígito II o interno consta de dos falanges podales (II1 y II2) y una falange ungueal (II3). En las figuras 2.1 y 2.2 se muestran las falanges podales y ungueales ordenadas y su correspondiente designación para *Cariama cristata* y el fororrácido *Psilopterus colzecus*.

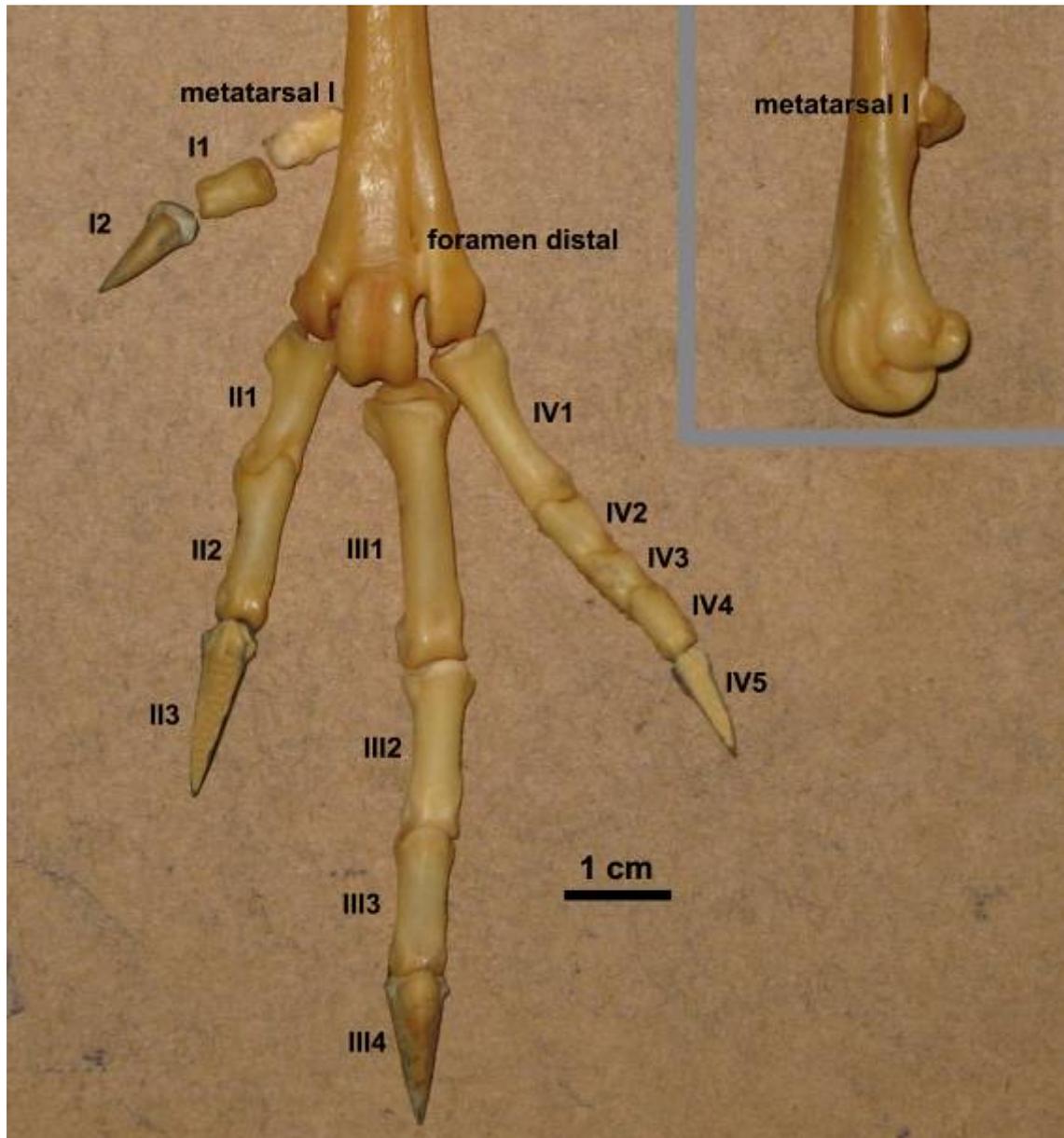


Fig. 2.1- Vista dorsal de la porción distal del tarsometatarso izquierdo y el metatarsal I, las falanges podales y ungueales de *Cariama cristata*. En el recuadro superior derecho vista lateral interna del tarsometatarso derecho y la inserción elevada del metatarsal I.



Fig. 2.2- Vista dorsal del autopodio izquierdo de *Psilopterus colzecus*, parte del material tipo MLP 76-IV-12- 2.

Para un detallado estudio de la disposición espacial y variación del número de dígitos y falanges es de referencia el trabajo de Raikow (1985). En aves terrestres la disposición más difundida es la anisodactilia que implica tres dígitos anteriores (II, III, IV) y uno posterior (I). En general, este último es de inserción elevada en el tarsometatarso. En algunos casos, debido a sus diminutas dimensiones se lo considera vestigial y por tanto no funcional. En el grupo de las paleognatas o ratites existe una tendencia hacia la disminución del número de dígitos, como la tridactilia de las familias Casuariidae, Rheidae, Dromaiidae, hasta el extremo de la didactilia en el género *Struthio*. Tanto la familia Apterygidae como en algunos tinamiformes existe un hallux pequeño y elevado. En términos generales, la condición oponible y funcional denominada incumbente en el hallux, está asociada a comportamientos especialmente arborícolas. Sin embargo los halcones forestales del género *Micrastur*, los caracaras sudamericanos del género *Polyborus* de hábitos cursoriales facultativos tienen la condición incumbente del hallux. El ave secretario (*Sagittarius serpentarius*), de marcados hábitos terrestres presenta un hallux pequeño pero incumbente. A partir del material conocido de fororrácidos, se establece que la disposición es anisodáctila, con la presencia de un hallux (dígito I) elevado y posiblemente vestigial. Se conocen materiales del dígito I para varias especies (Ameghino 1895, Andrews 1899, Sinclair & Farr 1932, Tonni & Tambussi 1988, Alvarenga 1982). La figura 2.1 ilustra la inserción del metatarsal I en la faceta articular del tarsometatarso derecho de *Cariama cristata*.

Dolgopol de Sáez (1927) marcaba la importancia de las falanges ungueales para discriminar agrupaciones sistemáticas dentro de los fororrácidos. Sin embargo no existe una discusión acerca de la posible determinación de las falanges ungueales. En vistas lateral y dorsal se aprecia (ver figura 2.4) que las falanges ungueales del dígito II son marcadamente curvadas en relación a las restantes. El tubérculo flexor (*tuberculum flexorium*) es bien desarrollado y termina en un borde plantar redondeado (ver figura 2.3). Las falanges del dígito III presenta curvaturas menos pronunciadas y el tubérculo flexor es corto y su superficie plantar es plana. Para los brontornitinos (*Brontornis* y *Paraphysornis*) esta falange es robusta pero más curvada, y presenta un tubérculo flexor con expansiones laterales pronunciadas (apófisis basilares según Moreno & Mercerat 1891). La similitud propuesta entre estas falanges y las presentes en gastornítidos y algunos dromornítidos (Agnolin 2007), es superficial, y entre otras diferencias, estas

últimas carecen de las expansiones laterales características de los brontornitinos (ver figuras E.6, E.7 y E.8, apéndice E). Las falanges del dígito IV presentan curvaturas menos pronunciadas (ver figura E.1 apéndice E).

El tubérculo extensor (*tuberculum extensorium*) generalmente poco desarrollado en fororrácidos; en la falange III de *Mesembriornis incertus* presenta una expansión posterior, condición que comparte con *Chunga burmeisteri* (figura 2.4).

Un elemento importante para la discriminación entre las falanges ungueales de los diferentes dígitos es la vista articular (*cotylo articularis*). En la figura 2.5 se observa que las falanges ungueales del dígito II son las más altas en el sentido dorso-ventral y comprimidas lateralmente, de sección sub-elíptica. Las falanges ungueales IV son más bajas y además son más anchas en la base. Las falanges del dígito central (III) muestran una sección más sub-triangular, son relativamente más bajas. Las falanges ungueales del dígito posterior (I) son de sección más simétrica y sub-circular (principalmente en *Cariama*). Estas apreciaciones se basan en la similitud anatómica con los cariámidos actuales que se puede observar en las figuras 2.4 y 2.5, pero no intentan ser una diagnosis para asignación sistemática del material de falanges ungueales en fororrácidos. El material correspondiente una falange ungueal del Deseadense de Perú asignada a Phorusrhacidae (Shockey *et al.* 2007, 2009) se asigna aquí a una falange del dígito III, en base a los criterios mencionados (ver figuras 1.4f y 1.5e, y figura E.9, apéndice E).

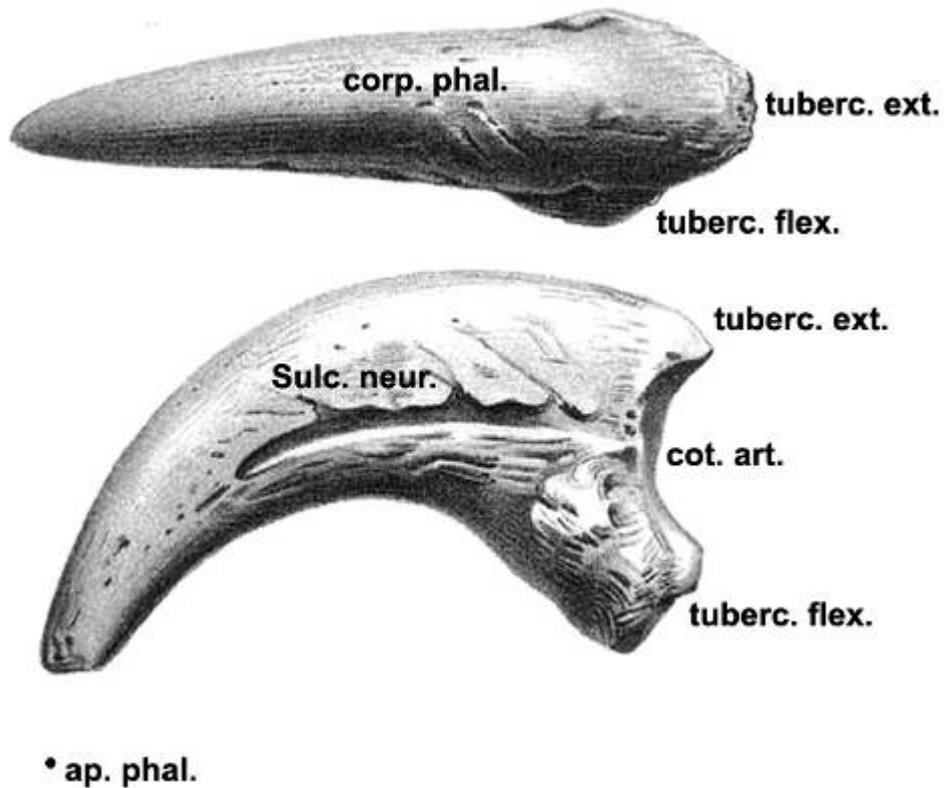
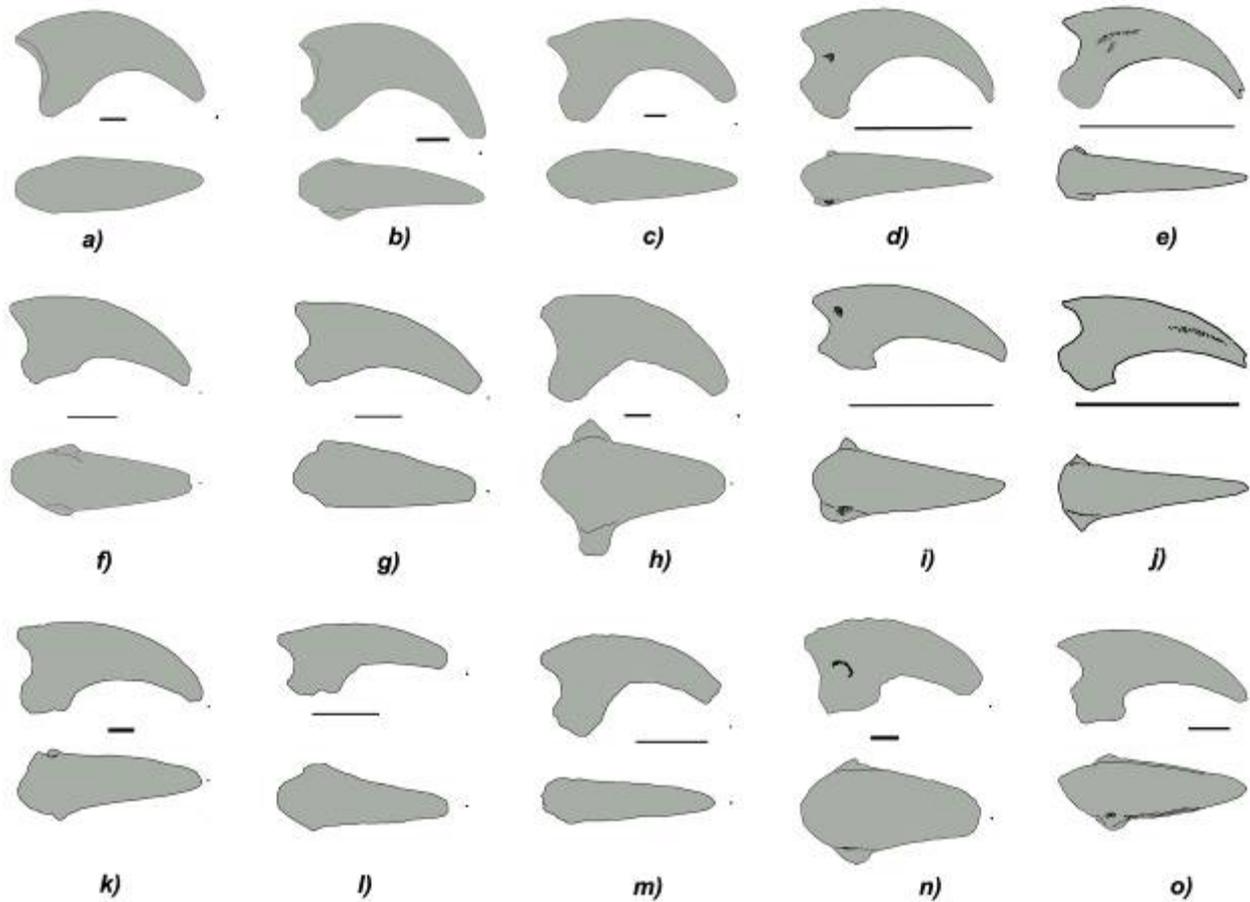


Fig. 2.3- Vistas dorsal (arriba) y lateral (abajo) de falange ungueal II de *Phorusrhacos longissimus* AMNH 9497 y las partes principales de una falange ungueal aviana; corp. phal.: *corpus phalangis*; tuberc. ext.: *tuberculum extensorium*; cot. art.: *cotyla articularis*; tuberc. flex.: *tuberculum flexorius*; sulc. neur.: *sulcus neurovascularis*; ap. phal.: *apex phalangis*. Modificado de Sinclair & Farr 1932.



**Fig. 2.4-** Siluetas de falanges ungueales dibujadas en igual tamaño, en vista lateral (arriba) y dorsal (abajo). *a)-e)* y *k)* falanges del dígito II; *f)-j)* y *l)-o)* falanges del dígito III. *a)* *Titanis walleri* UF10417; *b)* *Phorusrhacos longissimus* AMNH 9497; *c)* *Devincenzia pozzi* MACN 6681; *d)* *Cariama cristata*; *e)* *Chunga burmeisteri*; *f)* *Phorusrhacinae* MUSM 351; *g)* *Patagornis marshi* MLP 20-85; *h)* *Brontornis burmeisteri* MLP 566-II; *i)* *Cariama cristata*; *j)* *Chunga burmeisteri*; *k)* *Paraphysornis brasiliensis* DGM-1418-R; *l)* *Psilopterus colzecus* MLP 76 -IV-12-2; *m)* *Psilopterus colzecus* MLP 76 -IV-12-2; *n)* *Paraphysornis brasiliensis* DGM-1418-R; *o)* *Mesembriornis incertus* FM-P14422. Se aprecia la estimación del ápice (*ápex phalangis*) faltante del material fósil. Todas las escalas equivalen a 1 centímetro.

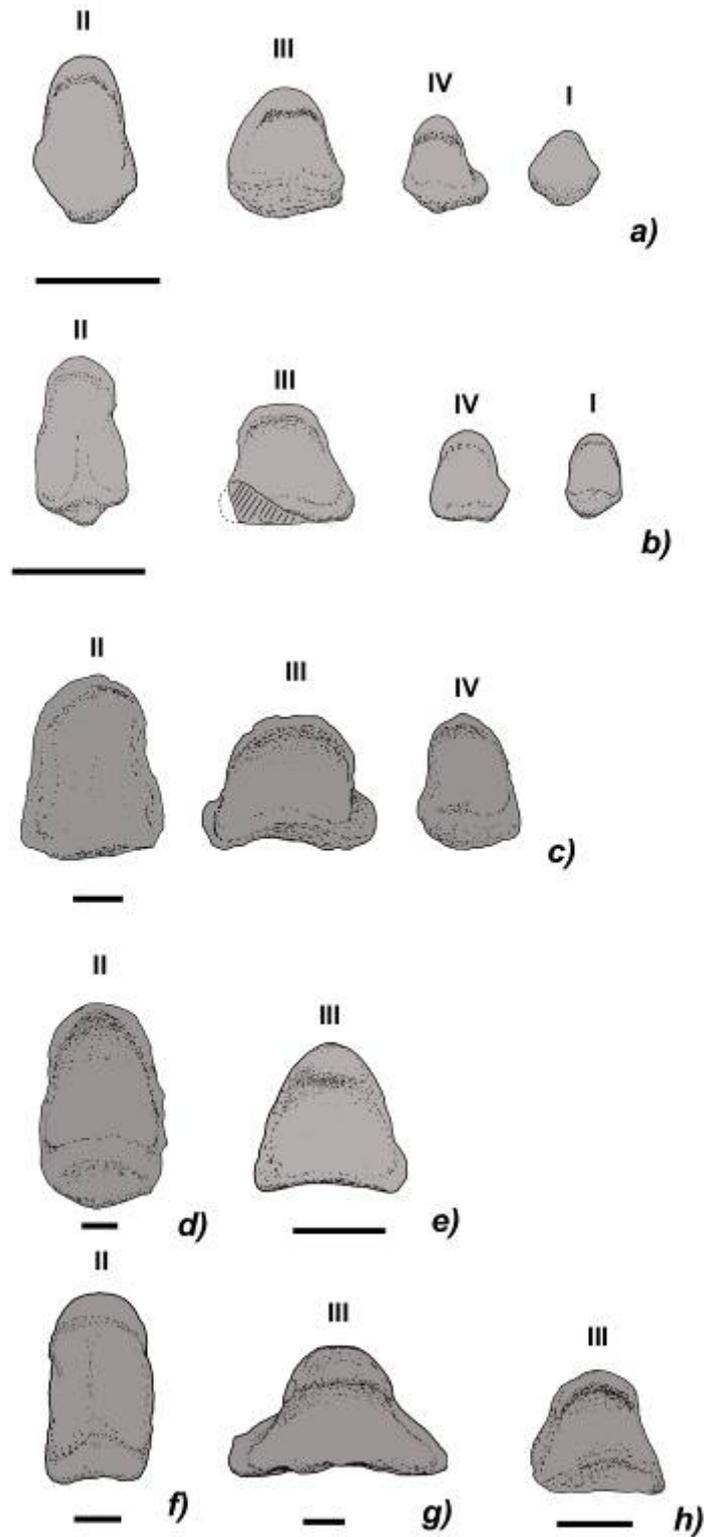


Fig. 2.5- Falanges ungueales y asignación del dígito en vista articular: a) *Cariama cristata*; b) *Psilopterus colzecus* MLP 76 -IV-12-2; c) *Paraphysornis brasiliensis* DGM-1418-R; d) *Devincenzia pozzi* MACN 6681; e) Phorusrhacinae MUSM 351; f) *Titanis walleri* UF10417; g) *Brontornis burmeisteri* MLP 566-II; h) *Mesembriornis incertus* FM-P14422. Todas las escalas equivalen a 1 centímetro.

Las falanges podales de fororrácidos presentan similitudes con los cariámidos actuales (Tonni & Tambussi 1988). La descripción se basará fundamentalmente en las falanges del dígito interno (II). La primera falange proximal del dígito II (II1) tiene un cuerpo (*corpus falangis*) más corto, robusto, y comprimido lateralmente en comparación con los cariámidos actuales (ver figuras 2.6 y 2.7). Las trócleas (*trochlea articularis*) son más altas y el surco articular es bastante excavado en la cara dorsal (*facies dorsalis*). El extremo distal (*caput phalangis*) tiende a ser elevado en el sentido dorso-ventral. En la cara plantar (*facies plantaris*) presenta una marcada excavación. El tubérculo flexor (*tuberculum flexorium*) es desarrollado, y en algunos casos se aprecia una tuberosidad propia de la inserción tendinosa. Todas estas características se asemejan a lo observado en algunos falcónidos con hábitos terrestres (*Micrastur semitorquatus*, ver figura 2.7) y difieren de especies hábitos especialmente arborícolas y perchadores (ej. *Falco peregrinus*, ver figura 2.7). Estas últimas presentan falanges con cuerpos más elongados, la cabeza distal (*caput phalangis*) no es elevada dorso-ventralmente; existe una menor elevación de las trócleas y el canal articular no es excavado. Las falanges II2 de fororrácidos son más largas y menos comprimidas que las falanges proximales, y tienen un turbérculo flexor en general más desarrollado que el extensor (ver figura 2.8). En aves actuales perchadoras, se observa que la falange II2 tiende a curvarse en sentido dorsoventral, con el extremo distal (*caput phalangis*) curvado en la misma dirección. Esta característica se asocia también con la capacidad de aprehensión debido a la flexión de los dígitos en las aves rapaces, especialmente dentro del orden Falconiformes (comparar dígito II de *Falco peregrinus* en figura E.10, apéndice E, con dígito II de *Cariama cristata* en figura 2.14).

En los brontornitinos, las falanges podales se caracterizan por su ensanchamiento lateral y robustez con su cara inferior lisa, en particular las falanges del dígito III, donde las falanges III2 y III3 son especialmente aplanadas y cortas (Ameghino 1895; ver figuras E.1 y E.2 apéndice E), características que se asemejan a lo observado en otros grupos fósiles de aves gigantes como dromornítidos, gastornítidos, aepyornítidos y dinornítidos (Murray & Rich 2004, Andors 1992, Wetmore 1967, Worthy & Holdaway 2002, respectivamente). En el dígito externo de fororrácidos, la falange IV1 es la más larga (en general más larga que II1), mientras que las dos siguientes (IV2 y IV3) son progresivamente más cortas. La falange IV4 es levemente

más larga que la anterior (ver figuras 2.1 y 2.2; figuras E.2-E.4 apéndice E) Todas estas características son compartidas con las falanges de cariámidos actuales. En la figura 2.6 se aprecian los principales accidentes osteológicos de una falange podal aviana. En las figuras 2.7 y 2.8, se comparan las falanges II1 y II2 de fororracidos, cariámidos y otras aves actuales con las falanges del dinosaurio dromeosáurido *Deinonychus antirrhopus*, cuyas características son discutidas en la sección 2.4.

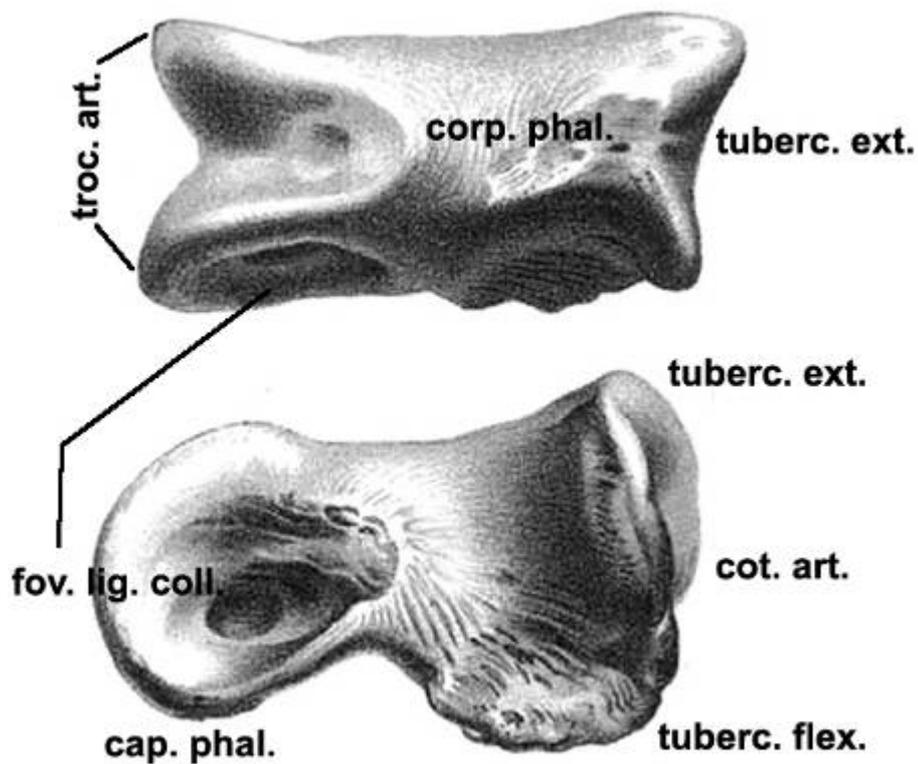


Fig. 2.6- Vistas dorsal (arriba) y lateral (abajo) de falange podal III1 de *Phorusrhacos longissimus* AMNH 9497 y las partes principales de una falange podal aviana; corp. phal.: *corpus phalangis*; cap. phal.: *caput phalangis*; tuberc. ext.: *tuberculum extensorium*; cot. art.: *cotyla articularis*; tuberc. flex.: *tuberculum flexorius*; fov. lig. coll.: *fóvea ligamentosa lateralis*; troc. art.: *trochlea articularis*. Modificado de Sinclair & Farr 1932.

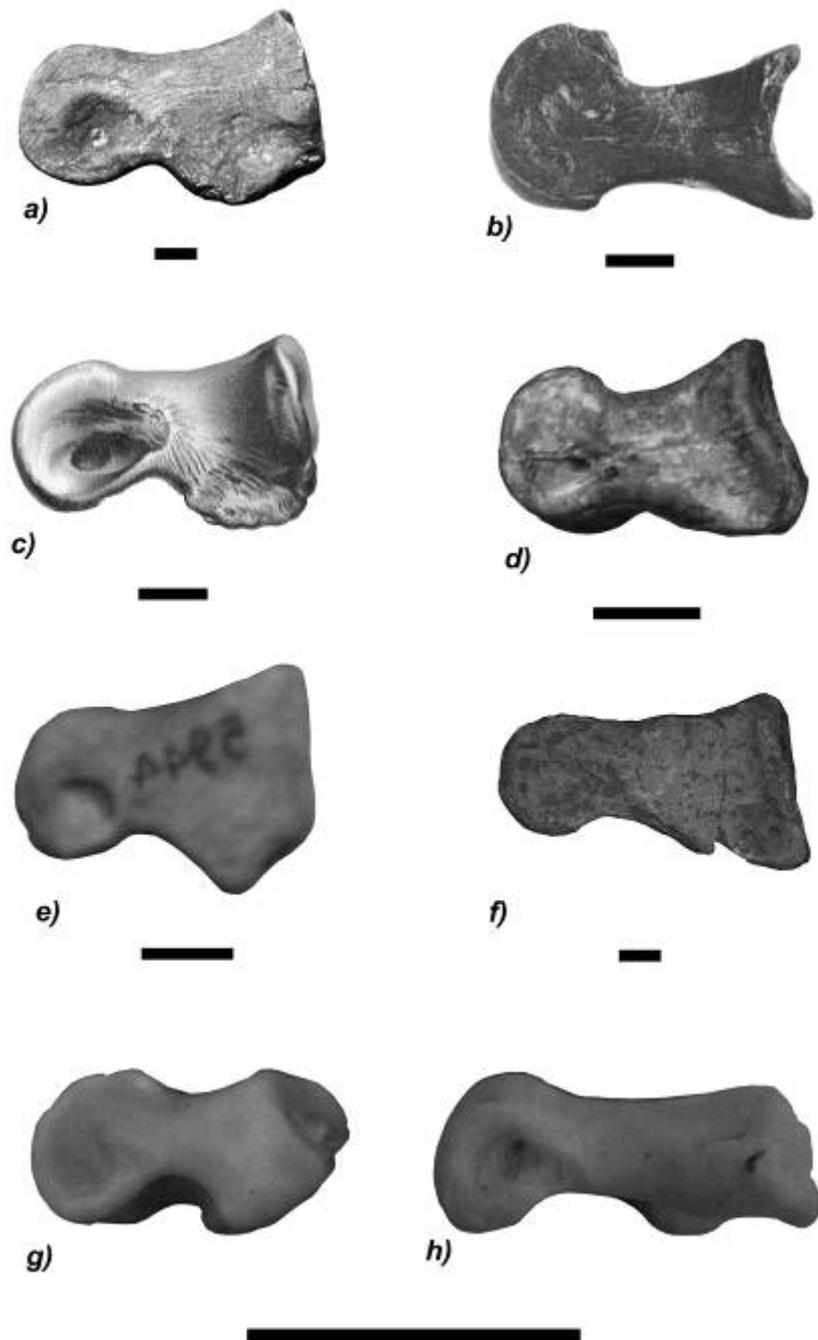
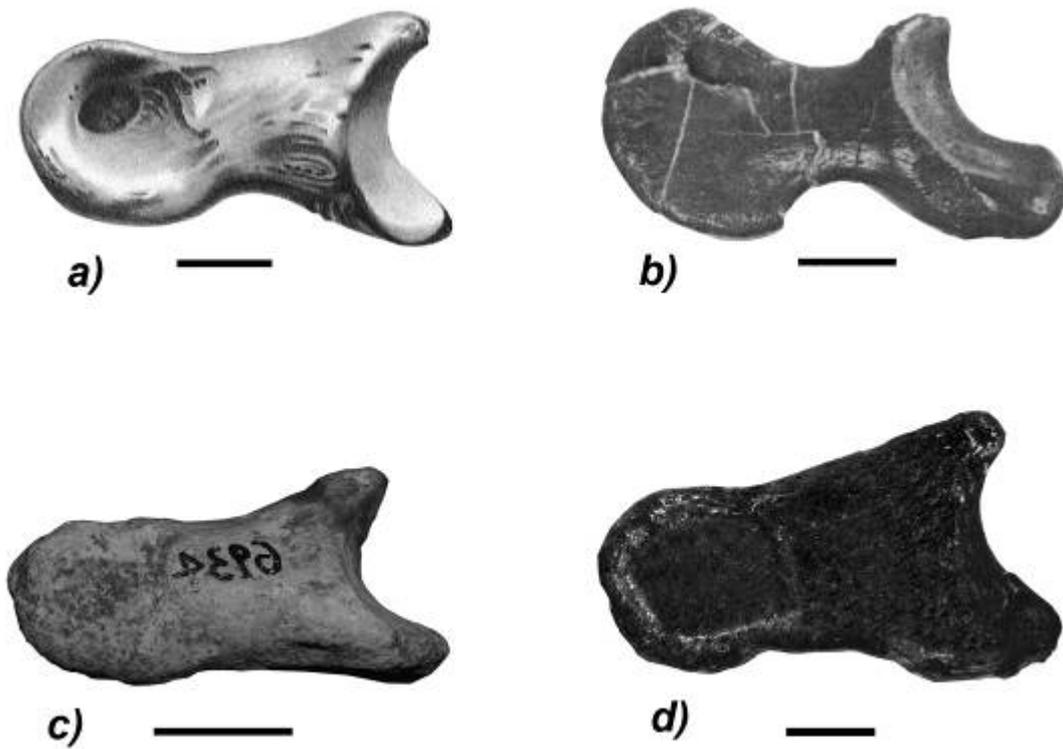


Fig. 2.7- Falanges podales III. a) *Devincenzia pozzi* MLP 37- III-7-8 (réplica); b) *Deinonychus antirrhopus* YPM 5205 (modificado de Ostrom 1969b); c) *Phorusrhacos longissimus* AMNH 9497 (modificado de Sinclair & Farr 1932); d) *Mesembriornis incertus* FM-P14422 (réplica); e) *Mesembriornis milneedwardsi* MACN 5944 (imagen invertida); f) *Brontornis burmeisteri* MLP 575-V; g) *Micrastur semitorquatus* h) *Falco peregrinus*. Vista lateral. Todas las escalas equivalen a 1 centímetro.



**Fig. 2.8-** Falange podales II2. *a) Phorusrhacos longissimus* AMNH 9497 (Modificado de Sinclair & Farr 1932); *b) Deinonychus antirrhopus* YPM 5205 (modificado de Ostrom 1969b); *c) Mesembriornis incertus* MACN 6934 (imagen invertida); *d) Paraphysornis brasiliensis* DGM-1418-R (réplica). Vista lateral. Todas las escalas equivalen a 1 centímetro.

## 2.4 MIOLOGÍA DIGITAL E INTEGUMENTO

La terminología formal de esta sección para la miología aviana se basa en Vanden Berge & Zweers (1993); y para el integumento corresponde la referencia de Clark Jr. (1993). Fueron consultados los estudios más destacados sobre clasificación y variación de la musculatura y tendones asociados de los miembros posteriores en aves (Hudson 1937, 1948; McKittrick 1991, Raikow 1985), que se describen a continuación en forma breve.

El sistema de músculos y tendones es extremadamente complejo debido al número de dígitos, la variedad de movimientos y la diversidad de especializaciones adaptativas en los diferentes grupos de aves (Raikow 1985). Los movimientos básicos de los dígitos son la extensión y flexión (ver figura 2.9). Existen además movimientos de abducción y aducción de los dígitos respecto al eje medio del pie, especialmente en el tipo anisodáctilo.

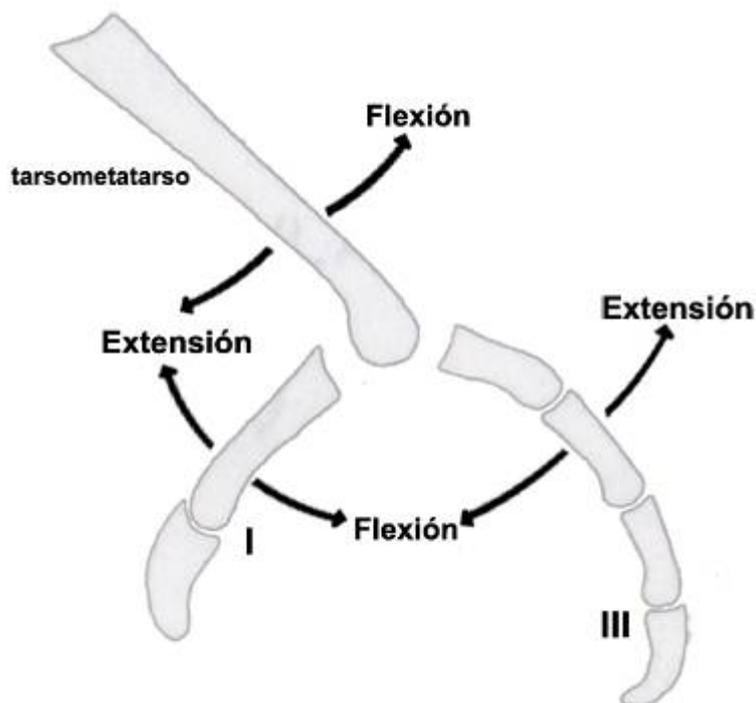


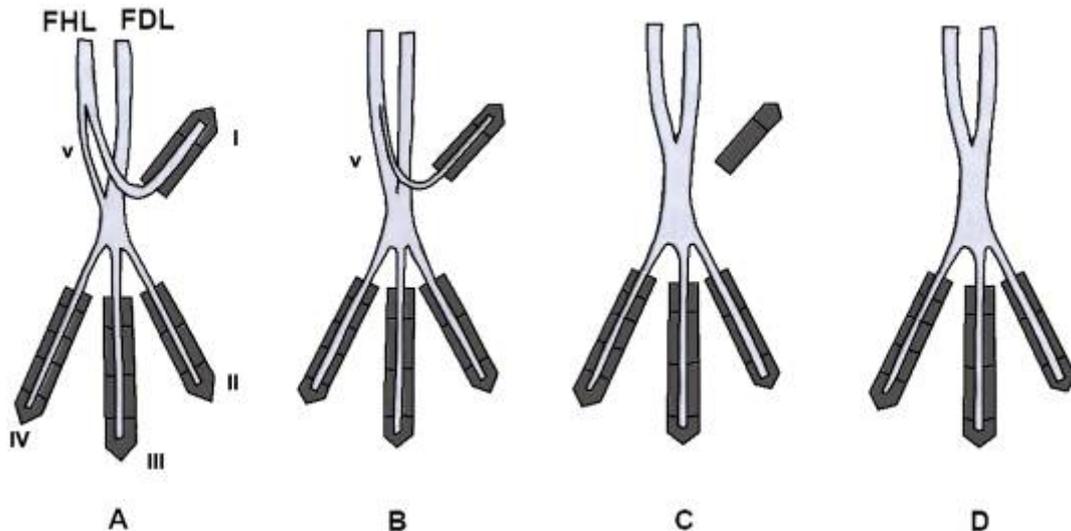
Fig. 2.9- Esquema de los movimientos digitales básicos (se aprecian dígito posterior I, dígito central III, y tarsometatarso). Modificado de Raikow 1985.

La musculatura en aves es preferentemente clasificada de acuerdo a su posición anatómica y acción. En función de esto, existen músculos intrínsecos (se originan en el tarsometatarso y se insertan en las falanges digitales) y músculos extrínsecos (se pueden originarse tanto en el fémur, tibiotarso o fíbula, y se inserta a través de largos tendones tanto en el tarsometatarso como en las falanges digitales). Alternativamente existen dos grupos de acción antagonista, los músculos extensores (que liberan la prensión o agarre de los dígitos) y músculos flexores (que ejercen prensión o acción de agarre de los dígitos).

La extensión de los dígitos en todas las especies de aves se realiza principalmente por el músculo extrínseco extensor digital largo (*extensor digitorum longus*), que se origina en la superficie craneal del tibiotarso y flexiona simultáneamente las falanges ungueales y podales de los dígitos II, III y IV, insertándose a través de varias ramas de su tendón en los tuberculos extensores (*tuberculum extensorium*, ver figuras 2.3 y 2.6) de la mismas. La acción de extensión en el dígito I es realizada por el extensor digital largo del hallux (*extensor hallucis longus*), músculo intrínseco que se inserta por medio de su tendón en la superficie dorsal de la falange ungueal del dígito I. Además el extensor digital largo participa en la acción de flexión del tarsometatarso (ver figura 2.9).

Los dos principales músculos encargados de la flexión de las falanges ungueales de las aves son el flexor digital largo (*flexor digitorum longus*) y el flexor largo del hallux (*flexor hallucis longus*). Son músculos extrínsecos y están situados en la posición más profunda de todos los músculos flexores en todas las especies. El flexor digital largo (que en general pasa en posición más profunda respecto al flexor digital largo del hallux) se origina en la región proximal posterior del tibiotarso y fíbula (a veces también en el fémur) y se inserta por medio de varias ramas de su tendón en el tubérculo flexor (*tuberculum flexorius*, ver figuras 2.3 y 2.6) las falanges podales y ungueales de los dígitos II; III y IV. Además tiene la acción de extender el tarsometatarso (ver figura 2.9). La disposición e interconexiones de los tendones correspondientes a los dos músculos flexores profundos implican una gran variación en el contexto sistemático de las aves. Garrod (1875) elaboró 8 categorías como caracteres taxonómicos, y Raikow

(1985) realiza una revisión y corrección de las mismas desde un punto de vista funcional para todas las familias de aves. Este último autor asigna al tipo IV (fig. 2.10C) a la familia *Cariamidae*. Este arreglo consiste en que los tendones flexor largo del hallux y el flexor digital largo se fusionan completamente perdiéndose una conexión tendinosa entre ambos llamada *vinculum*, presente en otros tipos donde el hallux es funcional (ver figura 2.10A). La combinación de ambos tendones, luego se divide hacia los tres dígitos anteriores (II, III y IV). Incluso en los casos donde el dígito I (hallux) está presente, no tiene inserción de tendón. Esto implica que el hallux tiene una condición elevada, pequeña y no funcional, como ocurre en cariámidos y otras aves terrestres. Raikow (1985) considera al tipo IV como una instancia evolutiva intermedia, desde la condición inicial anisodáctila hacia la pérdida del dígito posterior (hallux) y la consiguiente tridactilia de las grandes aves corredoras (ver figura 2.10) como *Rhea*, *Dromaius* y *Casuarius* y algunas especies de tinamiformes, siendo la didactilia (pérdida del dígito interno II) del avestruz africano (*Struthio camelus*), la especialización más profunda para la locomoción de alta velocidad. En función del marco filogenético y el carácter vestigial del hallux, característica compartida con los cariámidos actuales, se considera el posible arreglo tipo IV para los fororrácidos.

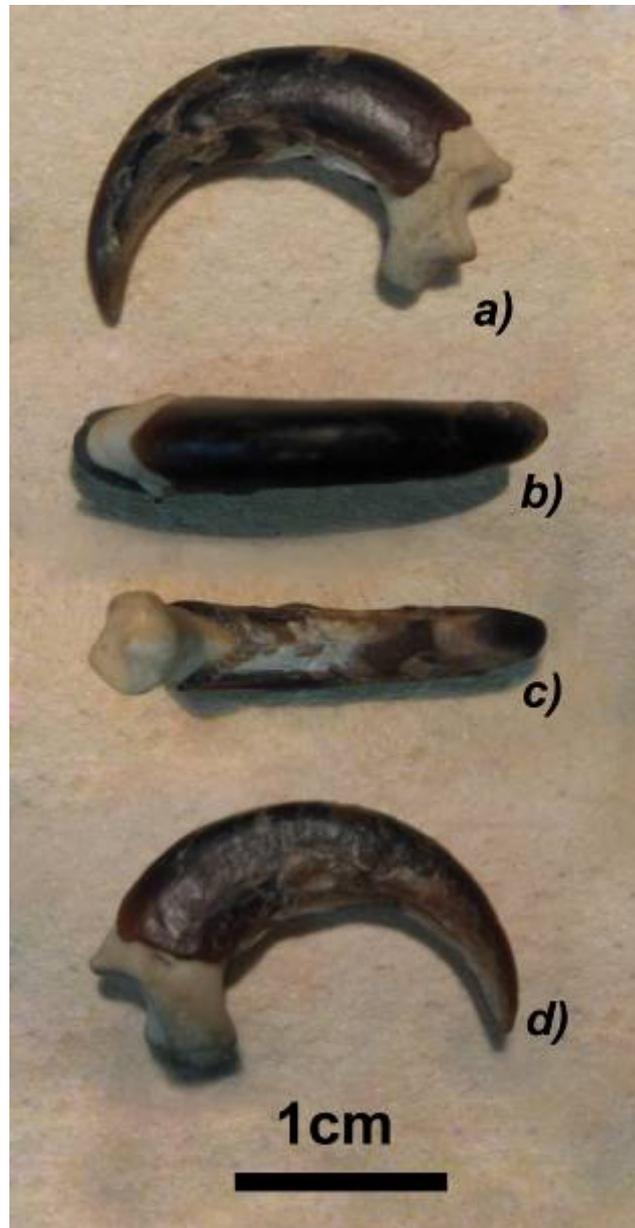


**Fig. 2.10-** Estadios evolutivos hacia la tridactilia a partir de la anisodactilia: A) Pata anisodáctilo con arreglo de tendones plantares profundos tipo I con hallux funcional. FHL: tendón del *flexor hallucis longus*; FDL: tendón del *flexor digitorum longus*; v: *vinculum* y dígitos I, II, III y IV. B) Anisodactilia con tipo II, asociado a un hallux funcional reducido. C) Anisodactilia con tipo IV, con hallux no funcional. D) Tridactilia con tipo IV, y pérdida del hallux. Modificado de Raikow (1985).

Miranda-Ribeiro (1937) y las observaciones personales del autor en esqueletos consultados para esta tesis (ver sección 1.1 Materiales) indican la osificación de los tendones flexores de *Cariama*. Una disección realizada por el autor de esta tesis a un ejemplar adulto de *Cariama* constató que la osificación se da en la porción proximal de los tendones flexores largos que luego se pierde a nivel de las falanges digitales. No se apreció osificación en el ejemplar consultado de *Chunga burmeisteri*. En algunos falconiformes y córvidos existe osificación de los dos tendones largos de la musculatura profunda (Hudson 1937, 1948; Jollie 1976). También, esta clase de osificación ha sido reportada para varias especies de gruiformes (Vanden Berge & Storer 1995 y referencias allí citadas). Tomando como referencia el marco filogenético y la evidencia en especies actuales emparentadas, no se descarta la presencia de tendones flexores osificados en fororrácidos.

Todas las aves tienen un estuche córneo (*unguis digiti pedis*) que cubre las falanges ungueales. Este estuche está compuesto por una placa dorsal queratinizada que se curva hacia el ápice ungueal (*apex phalangis*) y la parte lateral, y una placa dorsal más blanda (Stettenheim 2000). Las formas del estuche córneo pueden variar tanto en longitud como en curvatura. La agudeza del ápice córneo puede variar debido al uso y el sustrato del hábitat. Como ejemplos de morfologías particulares pueden mencionarse las encontradas en algunas especies de hábitos fundamentalmente acuáticos (ej. Orden Podicipediformes) o las cápsulas córneas no curvadas, presentes en grandes aves corredoras como las familias Struthionidae, Rheidae, Dromaiidae, Casuariidae, Otidae, muy similares a las pezuñas de mamíferos cursoriales. Estas cápsulas frecuentemente no guardan relación con la forma de la falange ungueal. Se ha propuesto este tipo de estuches para las falanges ungueales de *Dromornis stirtoni*, dromornítido del Mioceno tardío australiano, en especial para su dígito central III (Murray & Vickers-Rich 2004), y también para las falanges ungueales de *Diatryma gigantea*, a partir de huellas del Eoceno de del estado de Washington (Lockley & Hunt 1995, Patterson & Lockley 2004) Para las falanges ungueales de *Brontornis burmeisteri* y *Paraphysornis brasiliensis* (ver figuras E.6, E.7 y E.8, apéndice E), es posible que esta condición pueda estar presente, en especial en el dígito central. Para las falanges ungueales del dígito II de fororrácidos se propone la morfología observada *Cariama* y *Chunga* para el mismo dígito (ver figura 2.11) que guarda más relación con las garras que se observan en

falconiformes y estrigiformes. En particular, la reconstrucción del estuche córneo de la falange ungual II de *Titanis walleri* (ver capítulo 4, sección 4.3) es en función de la similitud anatómica planteada con los cariámidos actuales.



**Fig. 2.11-** Morfología del estuche córneo de la falange ungual del dígito II de *Cariama cristata*: *a)* vista medial; *b)* vista dorsal; *c)* vista plantar; *d)* vista lateral.

En el integumento de la planta de las patas avianas se aprecian unas almohadillas podales de consistencia carnosas, que marcan las articulaciones entre las falanges. Las formas y dimensiones de estas almohadillas varían en gran medida entre las aves. En términos generales, cada almohadilla digital (*pulvinus digitalis*) está separada por una pequeña separación que marca aproximadamente la mitad de la falange podal correspondiente. La almohadilla correspondiente a la articulación entre la falange podal más distal y la falange ungueal se denomina almohadilla ungueal (*pulvinus unguealis*). En la articulación de las falanges podales proximales y el tarsometatarso, en la parte plantar, se encuentra una gran almohadilla redondeada de gran tamaño denominada almohadilla metatarsal (*pulvinus metatarsalis*). En general el número de almohadillas marcan el número de falanges podales de cada dígito. En algunas aves terrestres el dígito externo IV cuenta con una larga almohadilla sin divisiones aparentes (Milàn 2006 lo reporta para *Dromaius novaehollandiae*; ver figura 2.12A para *Cariama*). Las únicas pistas en el registro fósil del integumento de fororrácidos son los registros de pisadas que se sugieren pertenecen a representantes de la familia Phorusrhacidae. Las dos pisadas reportadas para la isla King George del continente antártico (Covacevic & Vickers-Rich 1982) y asignadas a un fororrácido no muestran rastros claros de las almohadillas digitales, aunque sí parece existir la marca de la gran almohadilla metatarsal. La silueta del tren de pisadas asignadas a un cariámido de gran porte del Mioceno tardío-Plioceno temprano de la provincia de Rio Negro, Argentina (Aramayo 2007) sugiere la posibilidad de marcas de las almohadillas podales. Sin embargo, es importante destacar que el carácter de la asignación sistemática de estos registros es tentativo. La presencia de almohadillas podales también se ha sugerido a partir del registro de pisadas de grandes aves de condición graviportal como los dromornítidos (Murray & Vickers-Rich 2004), gastornítidos (Lockley & Hunt 1995, Patterson & Lockley 2004); y material del integumento digital preservado y huellas de moas (Dinornithidae, Worthy & Holdaway 2002 y referencias allí citadas). Todas estas evidencias, y la afinidad de la familia Phorusrhacidae con los cariámidos actuales sugieren la presencia de grandes almohadillas podales en fororrácidos.

Toda la región digital y del tarso está cubierta por la podoteca, una capa de escamas, fuertemente cornificada en las aves terrestres (Stettenheim 2000). En cariámidos actuales se puede observar la presencia de patas semipalmadas, que

corresponde a la extensión de la podoteca que une parcialmente el dígito interno (*tela interdigitalis medialis*) y el dígito externo (*tela interdigitalis lateralis*) con el dígito central III (ver figura 2.12B). Esta condición no se ha preservado en las huellas fósiles asignadas para fororrácidos (Covacevic & Vickers-Rich 1982 y Aramayo 2007). Sin embargo, se pueden apreciar las impresiones de estas membranas en las pisadas de cariámidos actuales (figura E.25, apéndice E), por lo que no existe suficiente evidencia contra la ausencia de patas semipalmadas en fororrácidos. Jollie (1976) reporta analogías entre la condición semipalmada de cariámidos actuales y del ave secretario (*Sagittarius secretarius*), falconiforme con hábitos terrestres. La condición semipalmada de este último se asocia con el aumento de superficie de la pata, que emplea para matar presas (Kemp 1994).

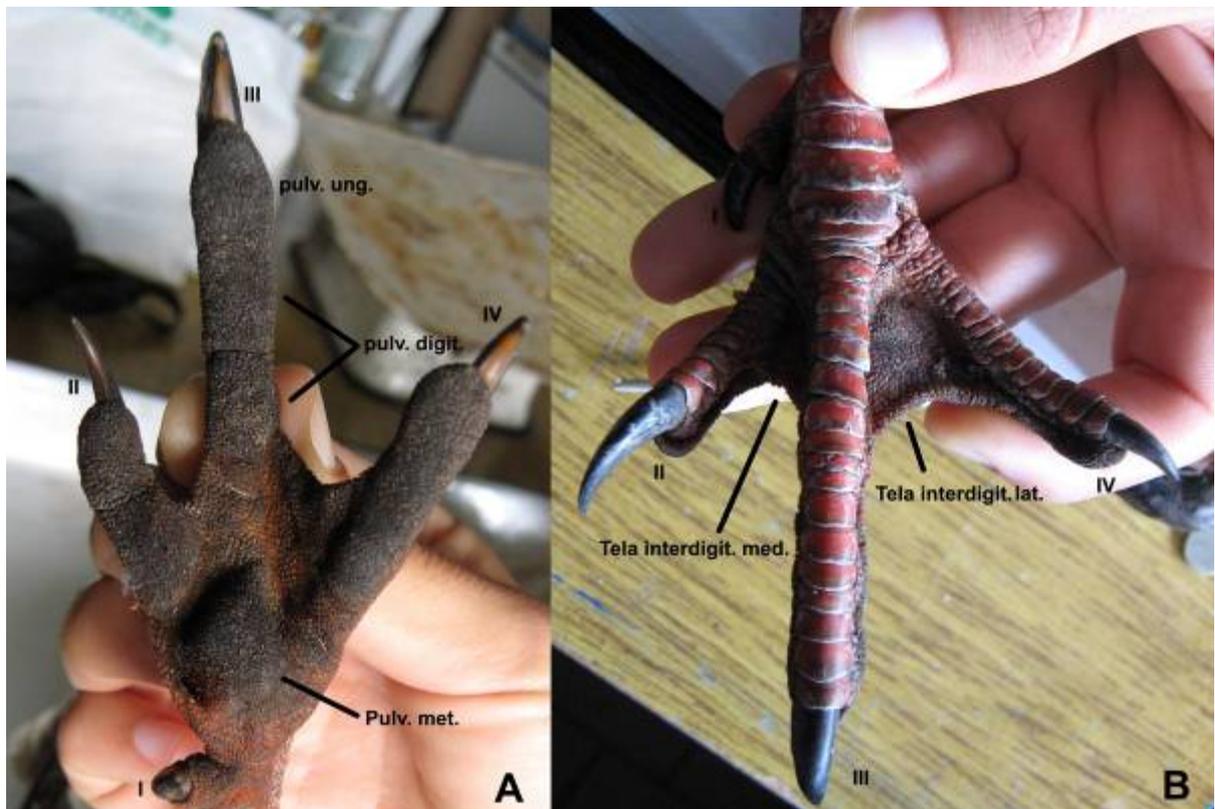
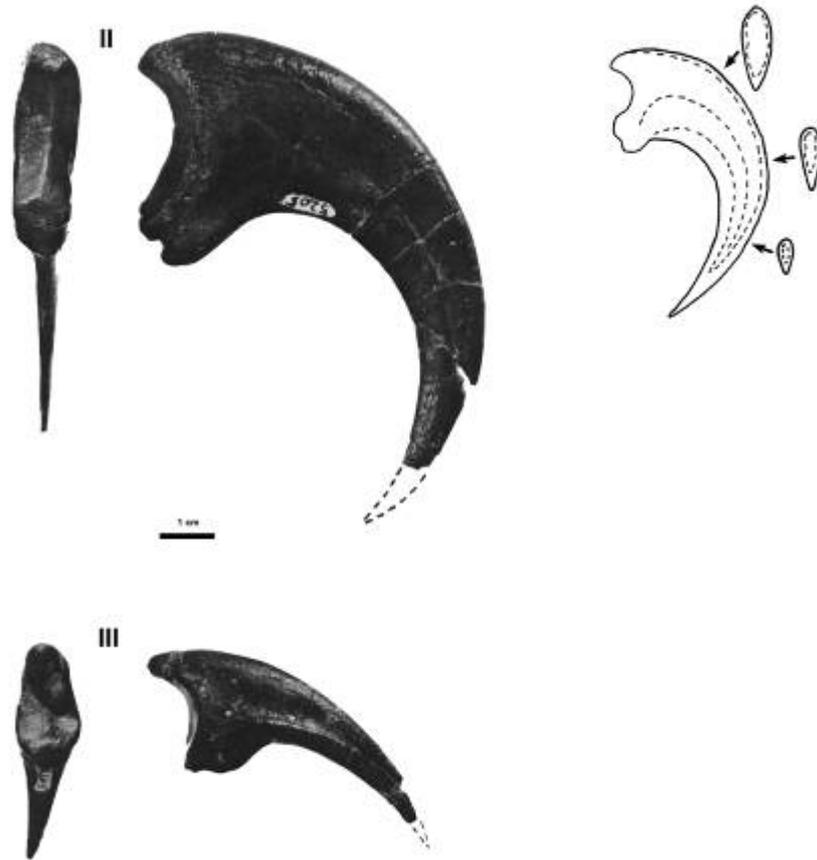


Fig. 2.12- Integumento de la pata izquierda de un ejemplar de *Cariama cristata*. A) Vista palmar se observan almohadillas podales. pulv. ung.: *pulvinus ungualis*; pulv.digit.: *pulvinus digitalis*; pulv. met.: *pulvinus metatarsalis*. B) Vista dorsal se aprecia condición semipalmada: tela interdigit. med.: *tela interdigitalis medialis*; tela interdigit. lat.: *tela interdigitalis lateralis*.

## **2.5 EXTENSIÓN E HIPEREXTENSIÓN DE LAS FALANGES**

Existe un gran consenso entre los investigadores sobre la hipótesis de hiperextensión del dígito interno en las especies de dinosaurios dromaeosauridos (familia Dromaeosauridae), que es considerada una característica distintiva del grupo (Norrell & Mackovicky 2004). La especializaciones de las falanges podales y la hipertrofia de la falange ungueal del dígito interno han generado numerosas hipótesis paleobiológicas (Carpenter 1998, Manning *et al.* 2006). La condición expandida en sentido proximodorsal de la tróclea articular y el surco articular excavado de las falanges ungueales III1 y II2 se aprecian en las figuras 2.7b y 2.8b. Esta condición también es observada en el dígito interno de algunas especies de dinosaurios troodontidos (Mackovicky & Norrell 2004), y está también presente aves basales como *Rahonavis ostromi* (Forster *et al.* 1998) y en un ejemplar del género *Archaeopteryx* (Mayr *et al.* 2005 y Mayr *et al.* 2007).

La falange ungueal II en *Deinonychus antirrhopus* tiene una forma curvada y elongada. En vista plantar y en cortes de sección transversal se aprecia que la cara plantar es más delgada que la dorsal, condición opuesta a lo que se observa en la mayoría de las aves actuales y fororrácidos (ver figuras 2.5 y 2.13). Las falanges podales se destacan por la compresión lateral, y la inusual elevación de la región articular distal (*caput phalangis*) en dirección ventrodorsal (figuras 2.7b y 2.8b). En la falange II2 se aprecia una prominente expansión próximo-ventral del tubérculo flexor (*tuberculum flexorius*) (ver figura 2.8b). Estas características combinadas de las falanges podales del dígito II restringen la flexión, pero permiten una extensión extrema (hiperextensión) como se aprecia en la figura 2.14.



**Fig. 2.13- Falanges ungueales de *Deinonychus antirrhopus* YPM 5205. Arriba vistas articular y lateral de la falange ungueal II; en punteado reconstrucción de la porción distal faltante. A la derecha diagrama con cortes de secciones transversales de la falange ungueal II; en línea continua reconstrucción del estuche córneo. Abajo vistas articular y lateral de la falange ungueal III. Modificado de Ostrom (1969b), diagrama modificado de Carpenter (1998).**

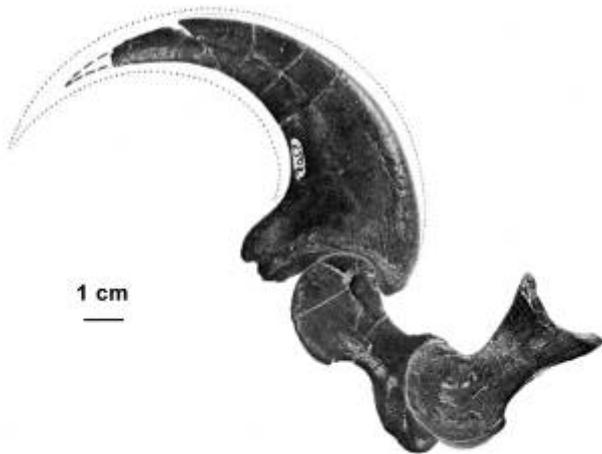
Ostrom (1969a y b) remarca la condición funcional didáctica de las patas de *Deinonychus*, ya que el dígito interno (II) se mantendría notoriamente elevado (hiperextensión) con respecto al suelo para evitar el desgaste de la garra hipertrofiada, que se utilizaría para fines depredadores (ver figura 2.14). La didactilia es fundamentada por evidencia icnológica asignada a *Deinonychus* y otros dromeosáuridos (White *et al.* 2004, Li *et al.* 2008).

Como se describió en la sección 2.2, los fororrácidos tienen un dígito interno con falanges podales robustas, cortas y excavadas, y una falange ungueal grande y curvada, características compartidas con los cariámidos actuales. En las observaciones directas del autor de la tesis y análisis de secuencias de video en ejemplares vivos de *Cariama cristata*, se apreció que la garra del dígito II se mantiene elevada, sin tocar el suelo durante la locomoción terrestre. En la figura 2.14 se ilustra el dígito interno de *Cariama*, en base a una disección en la que participó el autor de esta tesis, donde se aprecia que las almohadillas podales elevan las falanges podales y ungueales respecto al suelo. Estas almohadillas están compuestas por un tejido graso lobulado (apreciado en la disección, y Quinn & Baumel 1990, para una descripción en otras especies), y presentan también un gran desarrollo en las grandes aves terrestres, donde podrían tener la función de absorber impactos durante la carrera (Milàn 2006). También accionan un mecanismo de traba a nivel de la microestructura del tendón flexor, durante la flexión de las falanges ungueales, el cual es bastante extendido en diversos grupos de aves (Quinn & Baumel 1990; Einoder & Richardson 2006 y 2007). La presencia de este mecanismo anatómico no se ha investigado para cariámidos actuales. En la disección del ejemplar de *Cariama*, no se advierte la presencia de los ligamentos elásticos (*lig. elasticus extensorium unguis* y *lig. elasticus tendinis flexoris*), que participan en el mencionado mecanismo de traba, pero debido a su diminuto tamaño y composición en relación a los tendones digitales, no se descarta su presencia.

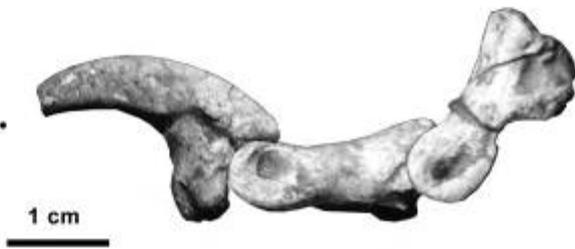
Li y colaboradores (2008) sugieren la presencia de almohadillas podales en dinosaurios dromeosáuridos, especialmente a partir de las impresiones asociadas a el gran desarrollo de la almohadilla metatarsal, y en forma análoga a lo que se observa en especies con hábitos terrestres como *Dromaius*, *Casuarius* y *Cariama*. Un examen directo del autor de la tesis de 12 contramoldes de pisadas de un ejemplar de *Cariama cristata* ilustran la importancia en el apoyo de los dígitos de las almohadillas podales (ver figuras E.24 y E.25, apéndice E), especialmente en las almohadillas digitales (*pulvinus digitalis*) de los dígitos II y III. Estos dígitos se apoyan con un ángulo de separación menor entre sí, respecto al ángulo del dígito III y IV, lo que reflejaría la función de mantenimiento del equilibrio de este último, y la mayor capacidad de estiramiento de la tela integumentaria lateral (*tela interdigitalis lateralis*). Esta divergencia de los dígitos anteriores también es observada en los registros de pisadas

asignadas a fororrácidos (Covacevich & Vickers-Rich 1982 y Aramayo 2007). El dígito externo IV del ejemplar estudiado apenas deja impresión en la mayoría de los moldes obtenidos (ver apéndice E, figuras E.23 y E.24), y principalmente se aprecia su porción distal, lo que puede explicarse por el apoyo distal de este dígito, en forma similar como es descrito para huellas de *Dromaius* (Milàn 2006).

Las diferencias anatómicas apreciadas entre los grupos aquí estudiados, contribuyen en forma análoga a evitar el daño y desgaste de la garra del dígito interno.



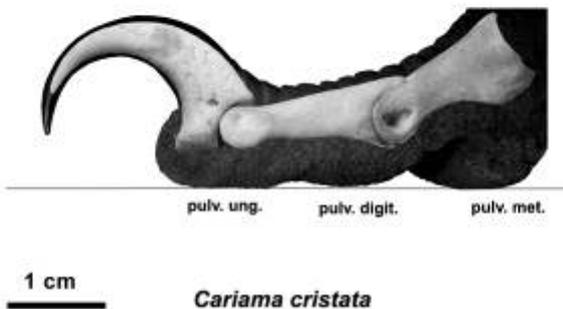
*Deinonychus antirrhopus* YPM 5205



*Psilopterus colzecus* MLP 76 -IV-12-2



*Phorusrhacos longissimus* AMNH 9497



*Cariama cristata*

Fig. 2.14- Grados de extensión y hiperextensión del dígito interno II. Se aprecia la estimación del ápice (*apex phalangis*) faltante del material fósil. En *Cariama* se aprecia la contribución de las almohadillas podales para el apoyo del dígito II. Pulv. ung.: *pulvinus unguis*; pulv. digit.: *pulvinus digitalis*; pulv. met.: *pulvinus metatarsalis*. Figura de *Deinonychus* modificada de Ostrom (1969b); *Phorusrhacos* modificada de Sinclair & Farr (1932).

## **2.5 SUMARIO**

Se discuten las restricciones y alcances de la aplicación de un marco filogenético para generar hipótesis sustentadas sobre las características no preservadas en el registro fósil de fororrácidos. En base a esto, se concluye la asociación con las características anatómicas con los cariámidos actuales, propuestos con extendido consenso como grupo hermano de la familia Phorusrhacidae.

Se describen y discuten las características principales de las falanges podales, falanges ungueales, miología e integumento de los dígitos de fororrácidos y cariámidos.

Se propone una guía de reconocimiento del material fósil de fororrácidos y su correcta asignación a los dígitos correspondientes.

Se propone la hipótesis de la analogía funcional entre la hiperextensión de la falange ungueal del dígito interno de dinosaurios dromeosáuridos, troodontidos y aves basales, y los mecanismos de extensión observados en la garra y falanges ungueales del mismo dígito de cariámidos, asumidos para fororrácidos. El estudio de estas analogías son el punto de partida para enfoques morfométricos y biomecánicos desarrollados en los siguientes capítulos.

---

**CAPÍTULO §.3**

**ESTUDIO MORFOMÉTRICO  
DE FALANGES UNGUEALES**

---

Los estudios morfométricos son aplicados a las estructuras biológicas buscando discriminar y agrupar los diferentes diseños presentes en la diversidad animal. Específicamente, varios estudios se han centrado sobre las garras avianas. Peters & Görgner (1992) realizaron un estudio comparativo sobre la curvatura media de las garras podales de *Archaeopteryx lithographica* y aves actuales, buscando conexiones entre su morfología y función, en el marco de la discusión del origen arbóreo del vuelo. Buscando evidencias sobre esta temática, Feduccia (1993) propone un método geométrico para calcular el arco interno de las garras podales de *Archaeopteryx* y aves actuales. Pike & Maitland (2004) discuten sobre los factores de escala en la forma de las garras avianas, y en forma similar, calculan el ángulo de curvatura externa. Csermely & Rossi (2006) y Fowler *et al.* (2009) aplican las metodologías de los estudios previos sobre una muestra de aves actuales, pero con el objetivo de analizar la morfología de las especies de falconiformes y strigiformes. Glen & Bennett (2007) propone correcciones a las metodologías anteriores, y estudian las garras de aves fósiles mesozoicas y terópodos no avianos en comparación con especies actuales, estableciendo un gradiente continuo en las categorizaciones eco-funcionales dentro de las aves.

El análisis estadístico es una herramienta fundamental en los estudios eco-morfológicos en aves (James 1982 y referencias allí citadas). Particularmente, son de amplia aplicación las técnicas de agrupamiento y discriminación de las diferentes formas que puede tomar una estructura dentro de la diversidad ecológica animal. El Análisis de Componentes Principales busca obtener ejes multivariados que expliquen la mayor varianza de una muestra multivariada (Jolliffe 1986). La distancia estadística y formación de agrupación de datos de muestras multivariadas por clustering jerárquico, a sido aplicado en múltiples estudios zoológicos; ejemplos como para establecer similitud morfológica entre las especies de pingüinos actuales y fósiles (Livezey 1989), y en la conformación y variación interna dentro de gremios de mamíferos depredadores actuales y fósiles (Van Valkenburgh 1985). Los diagramas o espacios tridimensionales son utilizados para una visión más comprensible entre tres variables que definen agrupaciones morfológicas (ver aplicaciones en Van Valkenburgh 1985, Hertel 1992).

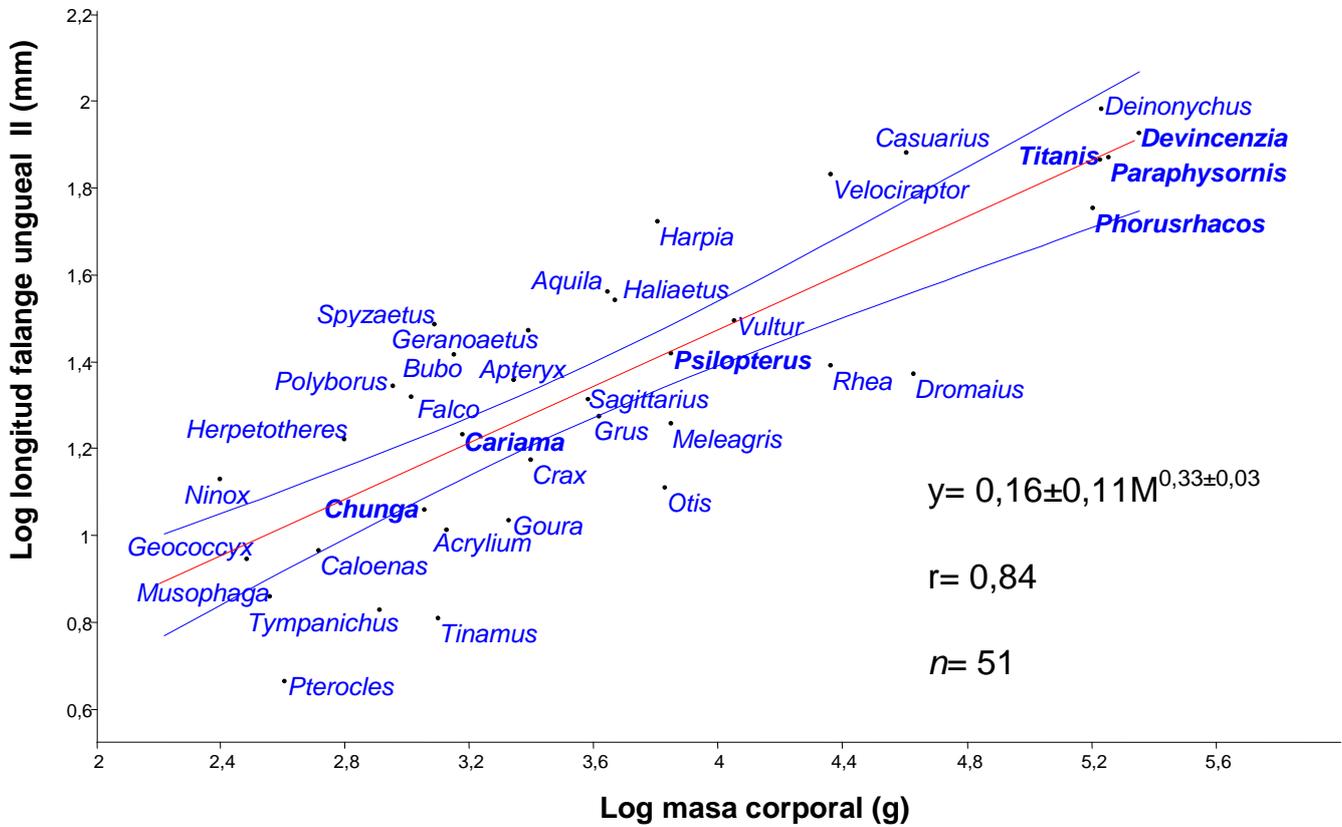
El abordaje morfométrico del estudio de las falanges ungueales de fororrácidos permitirá establecer si las falanges de fororrácidos son significativamente largas para su masa corporal dentro de una muestra de aves actuales. Además permitirá mostrar las afinidades morfológicas y elaborar hipótesis acerca de las posibilidades funcionales de los dígitos de estas aves fósiles.

### **3.1 DETERMINACIÓN DE LONGITUD MÁXIMA**

Se procedió medir la longitud lineal máxima de las falanges ungueales de los dígitos II, III y IV de los especímenes de fororrácidos y la muestra de 42 especies de aves actuales. Las medidas fueron tomadas a partir de calibre electrónico. Debido a que la mayor parte de las falanges ungueales fósiles están rotas en el ápice, se estimaron las longitudes totales a partir de las morfologías de falanges ungueales completas. Para las especies fósiles se tomaron en cuenta sólo los valores obtenidos en base a estas reconstrucciones. En el apéndice B se muestran las medidas originales y las medidas a partir de la reconstrucción de la parte distal faltante, las estimaciones de masa corporal y su fuente correspondiente para las especies fósiles, y las medidas de masa corporal promedio y su fuente para las especies actuales. Todo el análisis estadístico fue realizado con el paquete software estadístico PAST free versión 1.92, (Hammer *et al.* 2001).

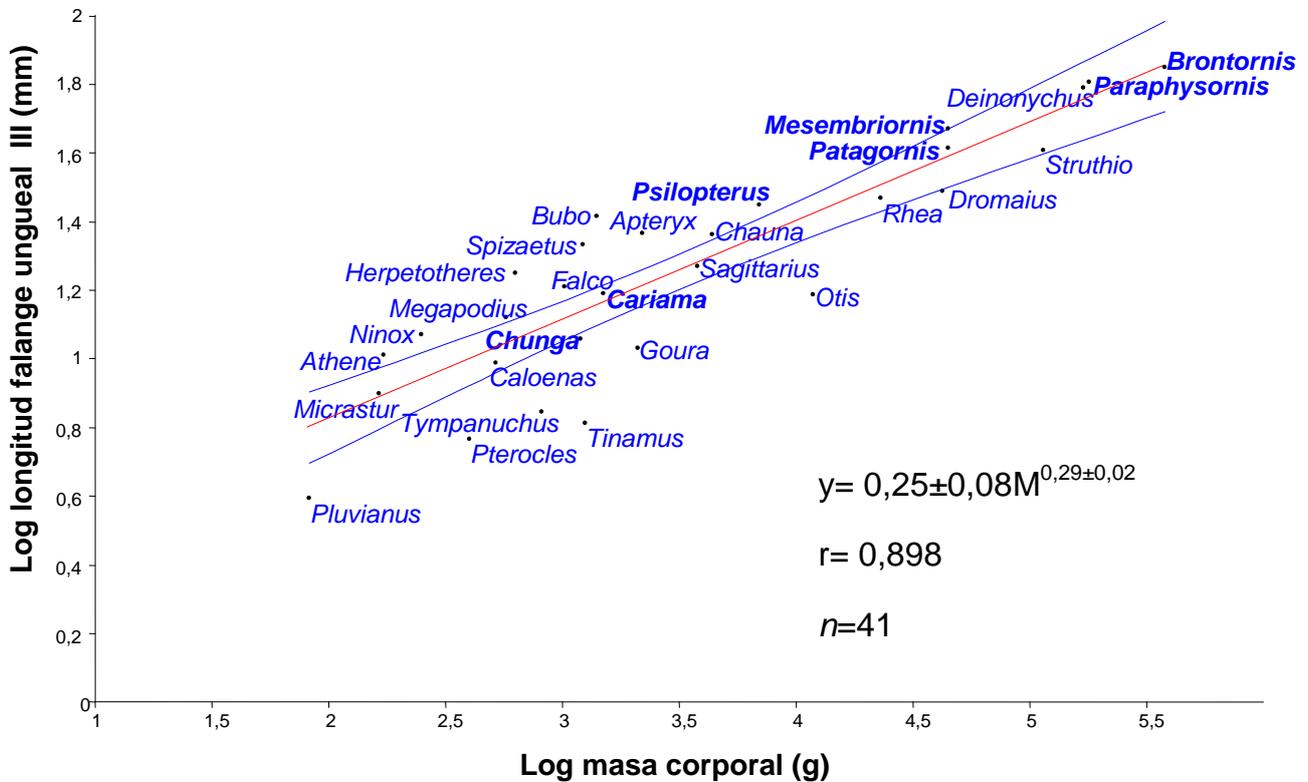
#### **Resultados**

En la figura 3.1 se muestra el gráfico de la recta de regresión por cuadrados mínimos de la longitud máxima de las falanges ungueales del dígito II (en milímetros) en función de las masas corporales (en gramos). En el ángulo inferior de la gráfica se muestra la ecuación de regresión en la forma  $y = \alpha M^\beta$ , los valores y el error de los coeficientes alométricos  $\alpha$  y  $\beta$ , el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ), y el tamaño de la muestra ( $n$ ). Se pueden observar los puntos *out-liers* y el intervalo de confianza del 95%.



**Fig. 3.1-** Gráfico de la regresión por cuadrados mínimos de la longitud de la falange ungueal del dígito II vs. masa corporal. Las especies de fororrácidos y las de cariámidos en letra remarcada. Algunas especies fueron removidas para mejor visualización. Ejes en logaritmos decimales.

En la figura 3.2 se muestra el gráfico de la recta de regresión por cuadrados mínimos de la longitud máxima de las falanges ungueales del dígito III (en milímetros) en función de las masas corporales (en gramos). En el ángulo inferior de la gráfica se muestra la ecuación de regresión en la forma  $y = \alpha M^\beta$ , los valores y el error de los coeficientes alométricos  $\alpha$  y  $\beta$ , el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ), y el tamaño de la muestra ( $n$ ). Se pueden observar los puntos *out-liers* y el intervalo de confianza del 95%.



**Fig. 3.2-** Gráfico de la regresión por cuadrados mínimos de la longitud de la falange ungueal del dígito III vs. masa corporal. Las especies de fororrácidos y las de cariámidos en letra remarcada. Algunas especies fueron removidas para mejor visualización. Ejes en logaritmos decimales.

En la figura 3.3 se muestra el gráfico de la recta de regresión por cuadrados mínimos de la longitud máxima de las falanges ungueales del dígito IV (en milímetros) en función de las masas corporales (en gramos). En el ángulo inferior de la gráfica se muestra la ecuación de regresión en la forma  $y = \alpha M^\beta$ , los valores y el error de los coeficientes alométricos  $\alpha$  y  $\beta$ , el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ), y el tamaño de la muestra ( $n$ ). Se pueden observar los puntos *out-liers* y el intervalo de confianza del 95%.

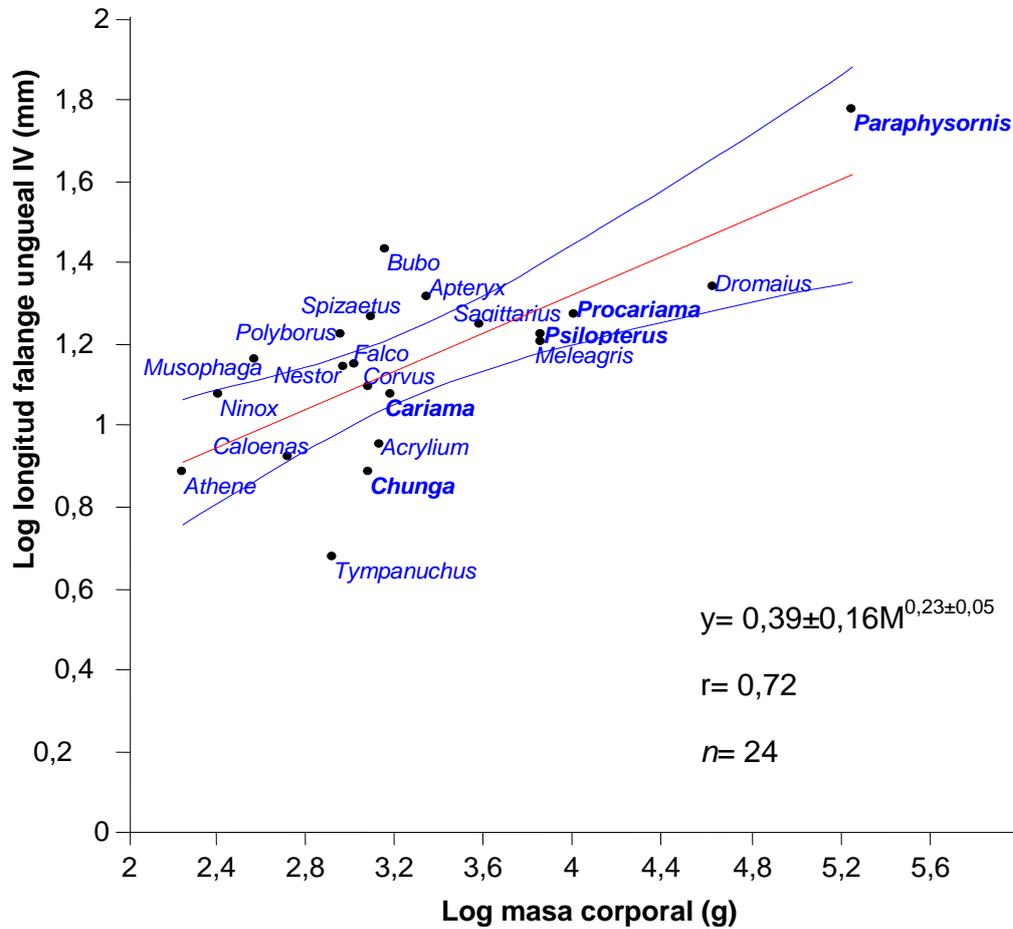


Fig. 3.3- Gráfico de la regresión por cuadrados mínimos de la longitud de la falange ungueal del dígito IV (en milímetros) vs. masa corporal (en gramos). Las especies de fororrácidos y las de cariámidos en letra remarcada. Ejes en logaritmos decimales.

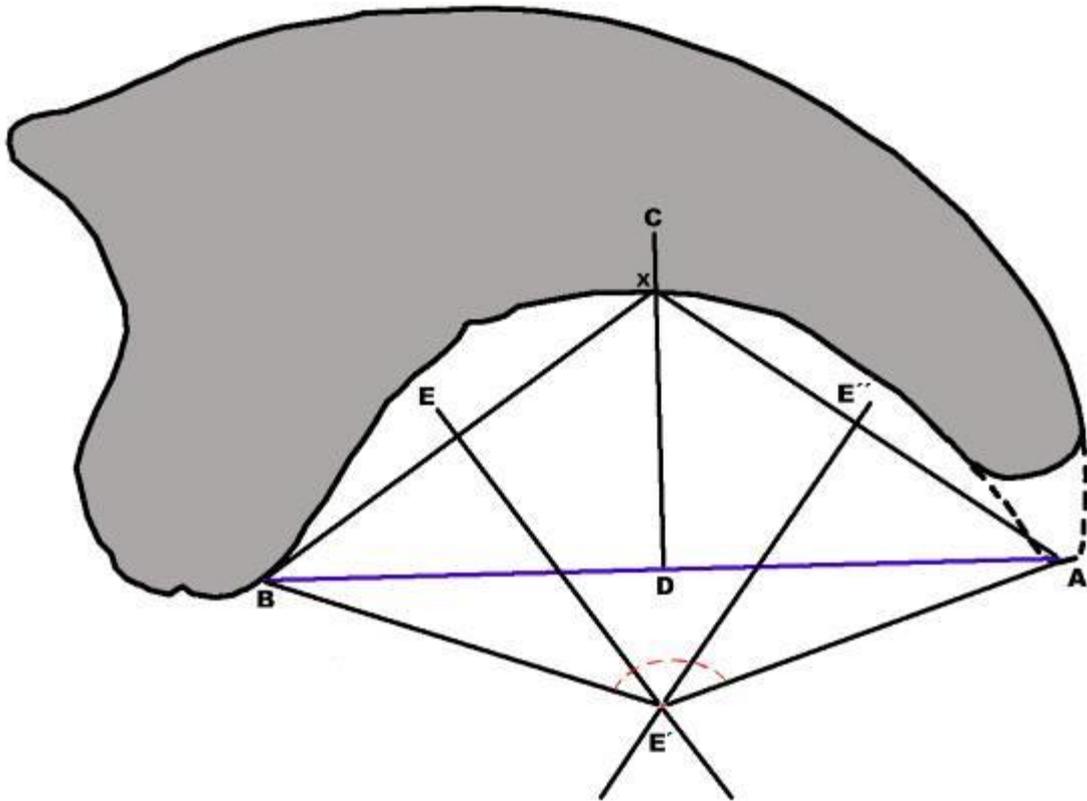
Estos resultados serán discutidos en la sección 3.4.

### **3.2 DETERMINACIÓN DE CURVATURAS Y VENTAJA MECÁNICA**

#### ***Estudio de curvaturas***

Todos los trabajos que estudian las curvaturas de las garras avianas incluyen su estuche córneo (Peters & Görgner 1992, Feduccia 1993, Pike & Maitland 2004 y Fowler *et al.* 2009), y se centran en la garra central del dígito III, a excepción de Fowler *et al.* (2009) que aborda el estudio de las garras de los cuatro dígitos. Aquí se aplicaron las metodologías de Feduccia (1993) y Pike & Maitland (2004) para la determinación respectiva de las curvaturas y radios internos y externos exclusivamente en las falanges ungueales.

A continuación se describe el procedimiento geométrico aplicado por Feduccia (1993) para la medición de la curvatura interna, el cual fue utilizado en esta sección. Se traza una línea perpendicular (CD) que une el ápice con el punto más posterior de la falange ungueal. Esta recta bisecta la cuerda (AB) del arco interno de la falange, la que a su vez es bisectada en el punto X. Luego se trazan dos rectas perpendiculares (EE' y E'E), que respectivamente bisectan las cuerdas AX y XB. Las proyecciones de estas perpendiculares se encuentran en el centro de la circunferencia (E') que contiene el arco interno. Los radios de curvatura son trazados uniendo el centro (E') con los puntos A y B. El ángulo ( $\alpha$ ) determinado entre estos radios es medido mediante goniómetro. Todo este procedimiento es ilustrado en la figura 3.4. En forma análoga se obtiene el ángulo y radio de curvatura externos (metodología expresada en Pike & Maitland 2004 y Fowler *et al.* 2009).



**Fig. 3.4-** Esquema de la metodología de medición de la curvatura interna según Feduccia (1993).

Para las falanges fósiles utilizadas se realizó una reconstrucción del extremo distal debido a que frecuentemente esta región se encontraba rota y faltante. Dicha reconstrucción se realizó en base a las dimensiones y formas observadas en falanges unguesales completas de especies fósiles y actuales. Se tomaron en cuenta sólo los valores obtenidos en base a estas reconstrucciones para comparar los resultados de las curvaturas y los radios, pero se midieron las falanges unguesales rotas para ilustrar el grado de error de procedimiento.

Esta metodología se aplicó exclusivamente en la parte ósea (falanges unguesales) de las garras de especies de aves actuales, dinosaurios dromeosáurios y fororrácidos fósiles. Este criterio tiene como objetivo una comparación apropiada de la morfología de especies fósiles estudiadas. Para seleccionar las especies actuales, se buscó representar el grupo funcional de aves terrestres, especialmente tomando en

cuenta las especies no voladoras (ver Raikow 1985 para una lista de especies con esta condición). En este estudio se define como aves terrestres, aquellas que realizan sus actividades vitales exclusivamente en el suelo, con capacidades de locomoción aérea normal, limitada o nula. El otro grupo funcional elegido fue el de las aves depredadoras, es decir aquellas con capacidad de tomar sus propias presas (especialmente vertebrados). Actualmente todas las aves depredadoras cuentan con gran capacidad de vuelo, y en su gran mayoría son de hábitos perchadores, es decir que tienen la capacidad de posarse en las ramas de los árboles, donde generalmente realizan sus nidos. Sin embargo, existen categorías intermedias, donde las especies depredadoras tienen marcados hábitos terrestres durante la locomoción y/o la obtención de presas. Además, existen especies terrestres con hábitos perchadores y otras especialmente perchadoras (que se posan en ramas de los árboles y otras bases elevadas), pero con actividades de alimentación mediante locomoción terrestre. Debido a estas razones, se definió una tercera categoría de aves terrestres con diferente amplitud de hábitos arborícolas, pero consideradas sin una notoria especialización para hábitos depredadores. Se evitó la selección de especies con marcados hábitos acuáticos y especies caminadoras de ambientes acuáticos debido a la fuerte influencia de estos hábitats en la morfología digital. Las categorías seleccionadas se utilizaron buscando seleccionar los análogos actuales más adecuados con respecto a los fororrácidos, en cuanto a morfología y función de las falanges ungues (las categorías se detallan en las tablas del apéndice A). Se optó por analizar las falanges ungues de los dígitos centrales, externos e internos (dígitos III, IV y II, respectivamente), debido a sus diferentes morfologías advertidas de la observación directa y para corroborar la hipótesis de la acción depredadora de la gran falange ungueal del dígito II en fororrácidos. Se estudió la falange ungueal del dígito posterior (hallux o dígito I) de especies actuales, donde el hallux tiene una disposición incumbente y por tanto es funcional. Se buscará plantear afinidades morfo-funcionales entre estas y las falanges ungueales del dígito II de fororrácidos. No se analizaron las falanges ungueales del dígito I debido a su carácter vestigial, elevado y no-funcional en fororrácidos.

Se estudia la correlación entre las variables estudiadas expresadas en logaritmos decimales y la masa corporal. Las medidas obtenidas fueron estandarizadas (Z-scores) a partir de la media y el desvío estándar, para su posterior análisis en diagramas tridimensionales.

### ***Ventaja mecánica***

Las estructuras biológicas pueden ser entendidas como máquinas, es decir estructuras que aplican y generan fuerzas. Si una fuerza  $F_1$  es aplicada a una parte de una máquina y esta ejerce una fuerza  $F_2$  en otra parte. A su vez se puede definir las distancias o brazos de palanca ( $s_1$  y  $s_2$  correspondientemente) de las líneas de acción de estas fuerzas respecto a un fulcro o eje de giro. Este par de fuerzas generan un momento respecto a este eje de giro. Se define la relación  $F_2/F_1$  o  $s_1/s_2$  como la ventaja mecánica de la máquina asumiendo que no existe mecanismos de traba en el fulcro. Fundamentos teóricos de la utilización de este concepto su pueden profundizar en Alexander (1983). El análisis de los brazos de palanca en estructuras biológicas se ha aplicado en numerosos estudios, tanto para animales fósiles (ej. Shockey *et al.* 2007) o en especies actuales (ej. Elner & Campbell 1981, Hildebrand 1985). Aquí se utiliza la ventaja mecánica definida como  $s_1/s_2$ , como un índice morfológico de las falanges unguales de la muestra de especies de aves actuales, dromaeosáurios y fororrácidos fósiles. El par  $F_1$  y  $F_2$  y sus correspondientes brazos de palanca  $s_1$  y  $s_2$  son ilustrados en la figura 3.5.

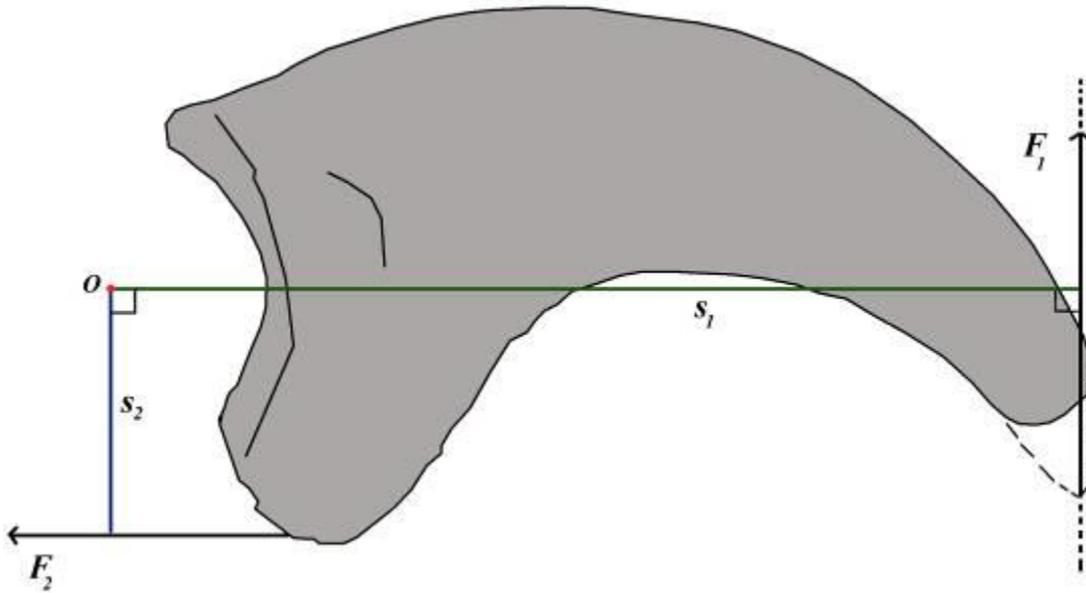


Fig. 3.5- Esquema con los pares de fuerzas y los brazos de palanca en una falange ungueal de un fororráido. Se aprecia la porción estimada del ápice en línea discontinua (en fondo blanco).

Las medidas obtenidas fueron estandarizadas (Z-scores) a partir de la media y el desvío estándar.

### **Resultados**

En el apéndice B se muestran los resultados de las mediciones del ángulo interno, externo y razón de velocidades y longitud total de las falanges ungueales estudiadas. En la tabla 3.1 se presentan algunos parámetros estadísticos univariados como los promedios y desvíos estándar de las curvaturas externas, internas y ventaja mecánica correspondientes para las falanges ungueales de los dígitos II, III, IV y I.

**Tabla 3.1- Tamaño de muestra ( $n$ ), promedio ( $\bar{X}$ ) y desvío estándar (SD) de ángulos externo, interno y ventaja mecánica para las falanges ungueales estudiadas por dígito.**

Nº de dígito	I <sup>1</sup>	I <sup>2</sup>	II	III	IV
$n$	31	24	50	42	24
<b>ángulo externo</b> $\bar{X} \pm SD$	102±25	98,6±26,6	95,3±23,4	76,3±20,9	85±18
<b>ángulo interno</b> $\bar{X} \pm SD$	85,7±32,1	79,1±27,7	80,8±34	53,9±19,4	59±17
<b>ventaja mecánica</b> $\bar{X} \pm SD$	0,21±0,05	0,20±0,05	0,22±0,06	0,21±0,06	0,20±0,05

<sup>1</sup> Includo falanges ungueales II de fororrácidos y *Cariama*; <sup>2</sup> sin incluir falanges ungueales II de fororrácidos y *Cariama*.

Para el ángulo externo no existen diferencias significativas (Análisis de varianza,  $p > 0,05$ ) entre todos los dígitos, excepto entre el dígito I incluyendo las falanges ungueales II de fororrácidos y las falanges ungueales del dígito IV (Análisis de varianza,  $p = 0,047$ ). Debido a que la primera agrupación es arbitraria este resultado no es tomado en cuenta.

Para el ángulo interno, el promedio de las falanges del dígito III difieren significativamente (Análisis de varianza,  $p < 0,05$ ) de las demás. Luego no hay diferencias significativas entre las demás falanges ungueales (no se toma en cuenta la agrupación arbitraria I incluyendo las falanges ungueales II de fororrácidos y las falanges IV, Análisis de varianza,  $p = 0,039$ ).

No hay diferencias significativas (Análisis de varianza,  $p > 0,05$ ) entre los promedios de la ventaja mecánica para todos los dígitos.

En la figura 3.6 se representa el diagrama tridimensional de las variables estudiadas para la falange ungual II. Para la mejor apreciación de los resultados se excluyeron la gran mayoría de las especies estudiadas, haciendo especial referencia en las especies de fororrácidos y las dos especies de cariámidos (en rojo) y los dinosaurios dromaeosaurios (en verde). Con un recuadro rojo se marca la asociación morfológica entre las especies de fororracinos (subfamilia Phorusrhacinae) y *Cariama cristata*.

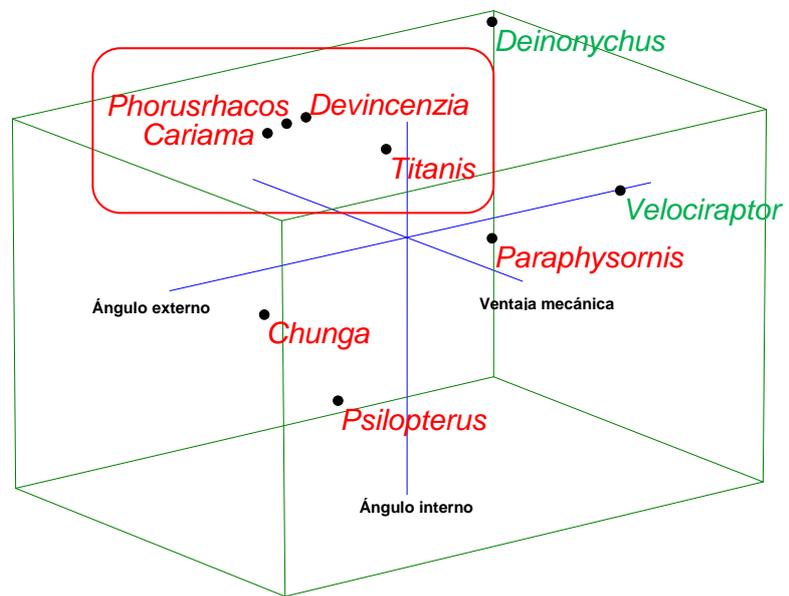


Fig 3.6- Diagrama tridimensional de las variables estandarizadas estudiadas en para la falange ungual II.

En la figura 3.7 se representa el diagrama tridimensional de las variables estudiadas para la falange ungual III. Para mejorar la apreciación de los resultados se excluyeron los puntos de las especies actuales estudiadas, haciendo especial referencia en las especies de fororrácidos y las dos especies de cariámidos (en rojo) y las especies de dinosaurios dromeosáurios en verde.

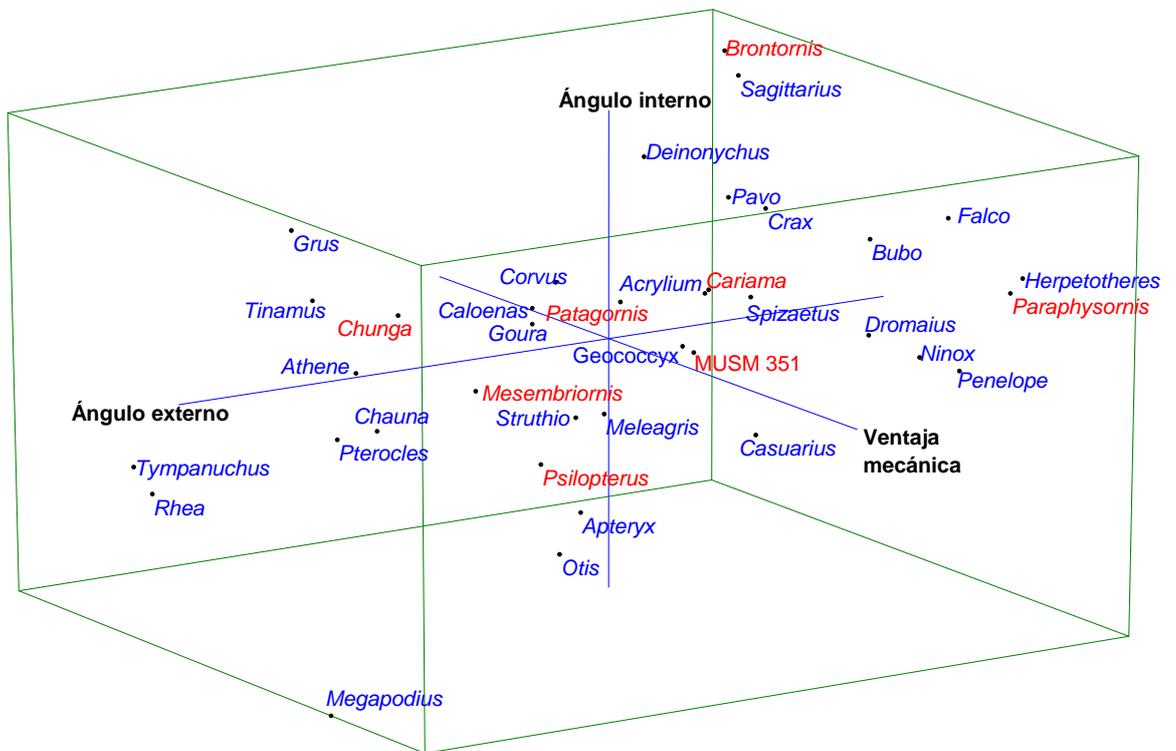


Fig. 3.7- Diagrama tridimensional de las variables estandarizadas estudiadas en para la falange ungual III.

En la figura 3.8 se representa el diagrama tridimensional de las variables estudiadas para la falange ungual I. Para una mejor apreciación de los resultados se excluyeron a varias especies estudiadas, haciendo especial referencia en las especies de fororrácidos y *Cariama* (en rojo).

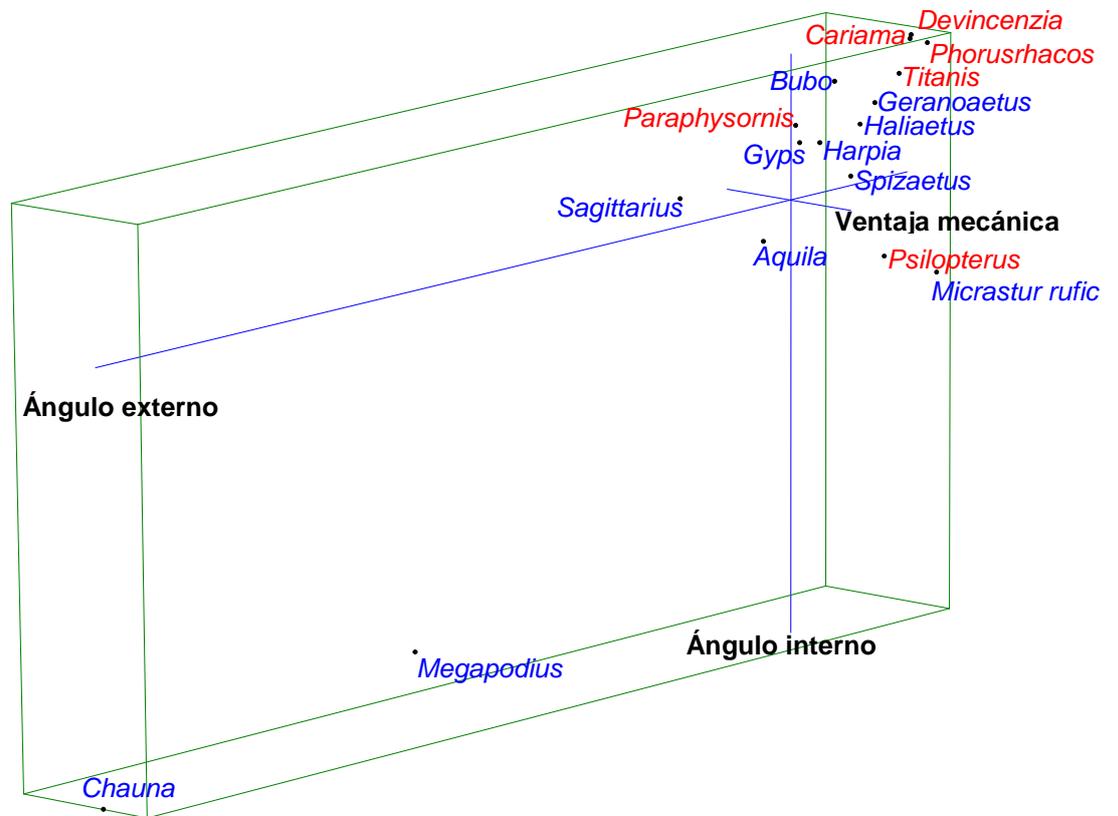
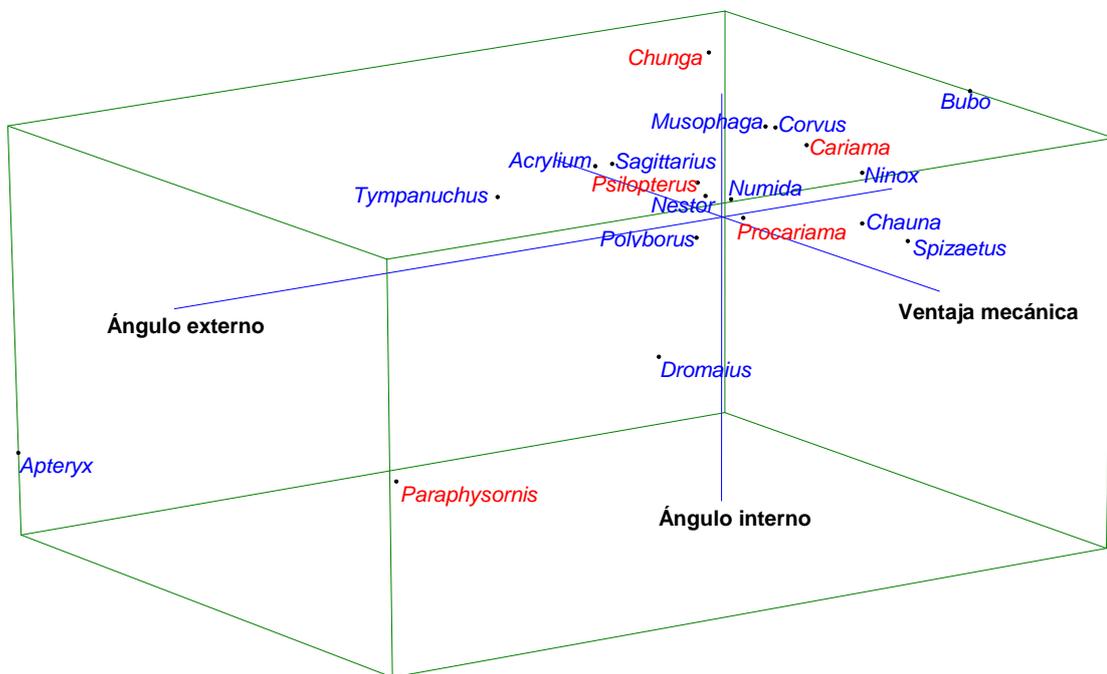


Fig. 3.8- Diagrama tridimensional de las variables estandarizadas estudiadas en para la falange ungual I con las falanges ungueales II de las especies de fororrácidos (en rojo).

En la figura 3.9 se representa el diagrama tridimensional de las variables estudiadas para la falange ungueal IV. Para una mejor apreciación de los resultados se excluyeron a varias especies estudiadas, haciendo especial referencia en las especies de fororrácidos y las dos especies de cariámidos (en rojo).



**Fig. 3.9- Diagrama tridimensional de las variables estandarizadas estudiadas en para la falange ungueal IV.**

En el apéndice B se muestran las tablas con los coeficientes y probabilidades de no correlación entre las variables (expresadas en logaritmos decimales) para las correspondientes falanges ungueales estudiadas.

Los resultados serán discutidos en la sección 3.4.

### **3.3 ANÁLISIS MULTIVARIADO**

Aquí se procesan las mediadas obtenidas mediante herramientas de estadística descriptiva multivariada.

A partir de las variables estudiadas estandarizadas (Z-scores), es decir la curvatura interna, externa y la ventaja mecánica, se realizó un análisis de componentes principales y se obtuvieron 3 componentes independientes. A partir de los scores obtenidos para cada componente se realiza un análisis jerárquico de clusters a partir de la distancia estadística euclidiana como medida de similitud. El análisis de clustering produce un dendrograma donde se aprecia la afinidad morfológica entre las especies estudiadas para todas las falanges ungueales analizadas. Se utilizaron dos algoritmos de agrupación en orden de verificar la robustez de los agrupamientos: el *método de promedio no ponderado de grupos pareados* (donde el agrupamiento está basado en la distancia promedio entre todos los miembros de dos grupos cercanos), y el *método de Ward* (donde se minimiza la varianza dentro del cluster y se maximiza la distancia entre grupos). También con la misma medida de similitud y los mismos algoritmos de agrupación se obtienen clusters para las variables utilizadas. Todos los análisis estadísticos fue realizados por se utilizó el paquete software estadístico PAST free versión 1.92, (Hammer *et al.* 2001).

Procedimientos similares a los aquí aplicados se aprecian en el análisis morfométrico de esfeniciformes se expone en Livezey (1989), y un estudio sobre carnívoros fósiles y actuales en Van Valkenburgh (1985).

#### **Resultados**

En la tabla 3.2 se presentan los valores propios y el porcentaje de varianza explicado de los tres primeros componentes obtenidos del análisis de componentes principales para las cuatro falanges ungueales analizadas. Además se

especifican las cargas (coeficiente de valores propios) de cada variable estudiada para los primeros tres componentes obtenidos.

**Tabla 3.2- Resultados de la matriz de variancia-covarianza de los componentes principales (PC) del estudio de las falanges ungueales.**

Nº dígito	<i>n</i>	Valores propios / % de varianza	Coefficientes de los valores propios áng. ext. / áng. int. / vent. mec.
I	31	<b>PC 1:</b> 1,8346 / 90,252 <b>PC 2:</b> 0,166443 / 8,1891 <b>PC 3:</b> 0,031683 / 1,5588	0,7071/ -0,7053 / -0,05081 0,707/ 0,7065 / 0,03108 0,01398 / -0,0579 / 0,9982
II	50	<b>PC 1:</b> 1,73547 / 57,207 <b>PC 2:</b> 1,02129 / 33,665 <b>PC 3:</b> 0,276883 / 9,1271	-0,7101/ -0,03993 / 0,703 -0,7039 / 0,01416 / -0,7102 -0,0184/ 0,9991 / 0,03816
III	42	<b>PC 1:</b> 1,82332 / 61,56 <b>PC 2:</b> 0,91077 / 30,75 <b>PC 3:</b> 0,227779 / 7,6904	-0,6859/ -0,07504 / -0,7238 -0,6465 / -0,3938 / 0,6534 0,3341 / -0,9161 / -0,2216
IV	24	<b>PC 1:</b> 2,0061 / 66,87 <b>PC 2:</b> 0,734056 / 24,469 <b>PC 3:</b> 0,259848 / 8,6616	-0,905/ -0,2053 / 0,3726 -0,8704/ -0,3536 / -0,3427 0,6554 / -0,7529 / 0,05937

En la figura 3.10 se grafican los dos primeros ejes principales del análisis de componentes principales de las falanges ungueales II de las especies estudiadas de fororrácidos y *Cariama cristata*. Se aprecia la dirección del aumento de las curvaturas (abajo en rojo). Las falanges ungueales de las especies de fororrácidos se agrupan en el cuadrante superior izquierdo (ventaja mecánica alta y curvaturas altas).

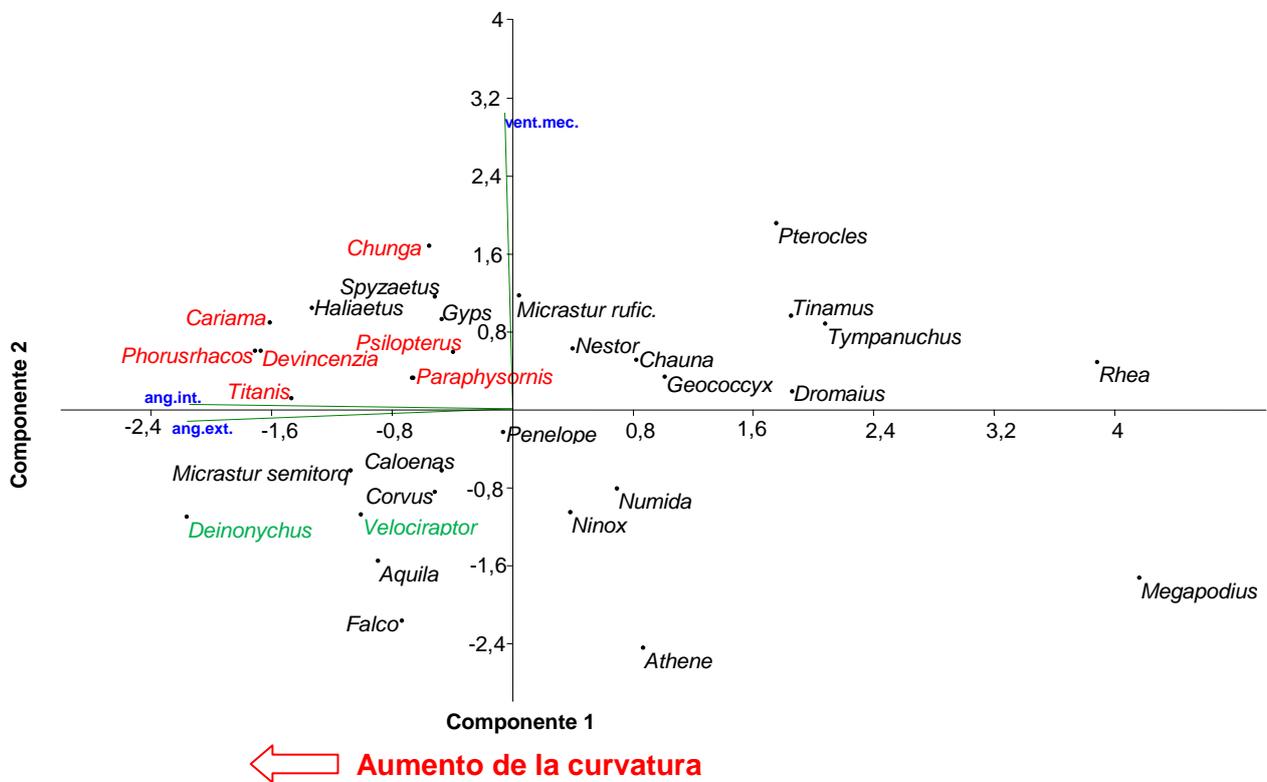


Fig. 3.10- Gráfico de los componentes principales PC1 vs. PC2 para la falange ungueal II. En verde se aprecia la proyección de los ejes originales de las tres variables estudiadas. Algunas especies fueron excluidas para mejor visualización. En rojo las especies de fororrácidos y de cariámidos. En verde las especies de dromeosáurios

A continuación se exponen los diagramas por dendogramas medidos por distancia euclidiana y obtenidos del análisis jerárquico por clusters a partir de los

scores asignados para las falanges ungueales II de las especies estudiadas mediante componentes principales (PC).

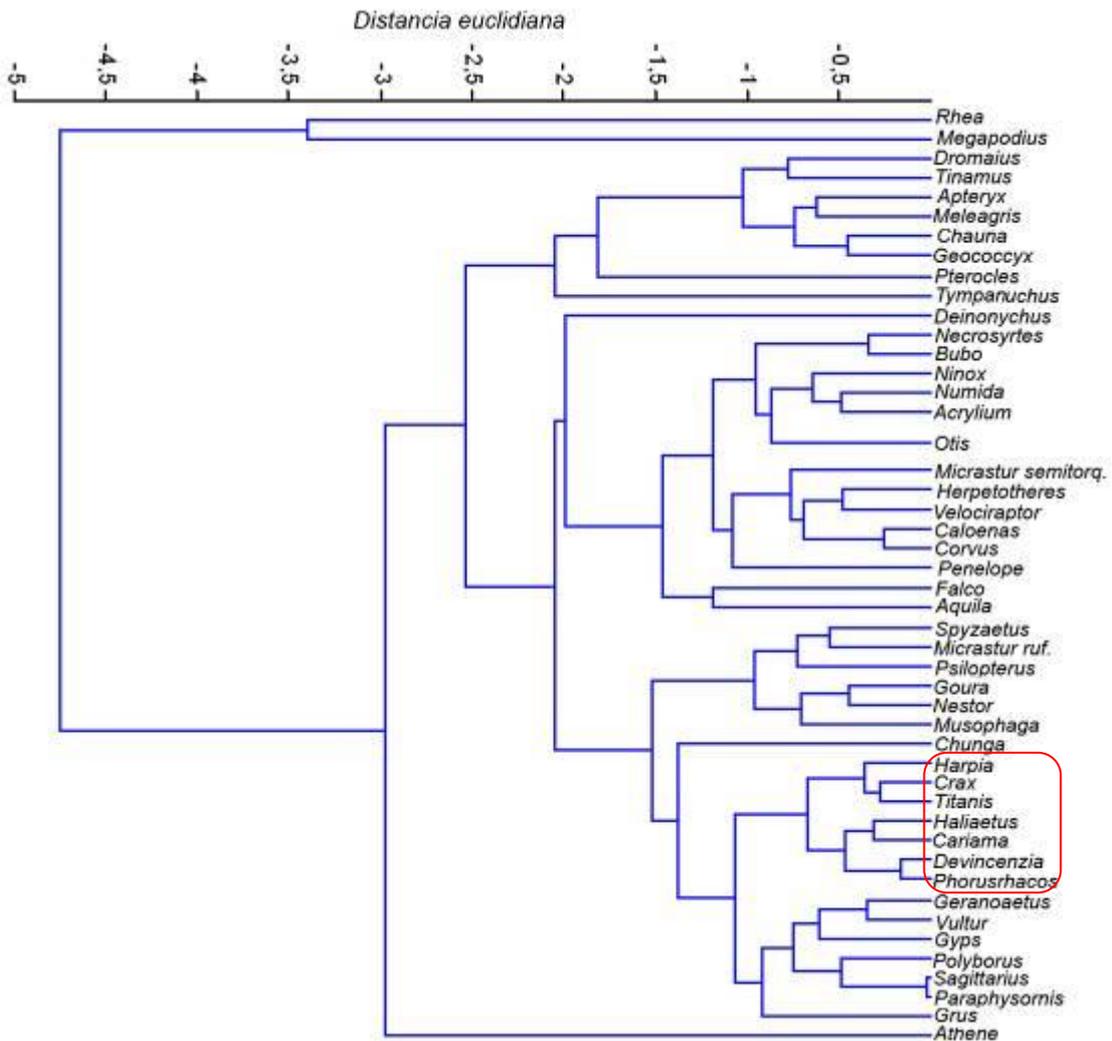
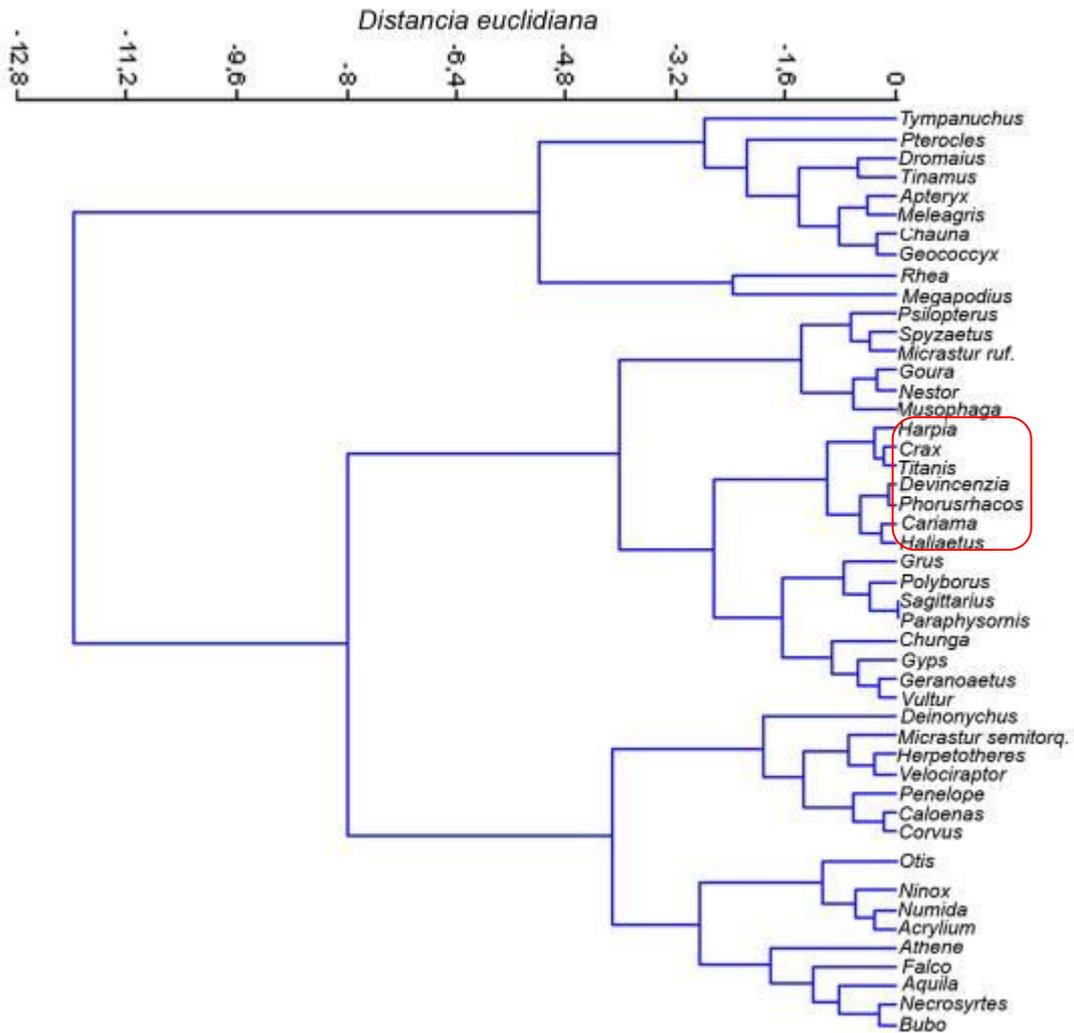
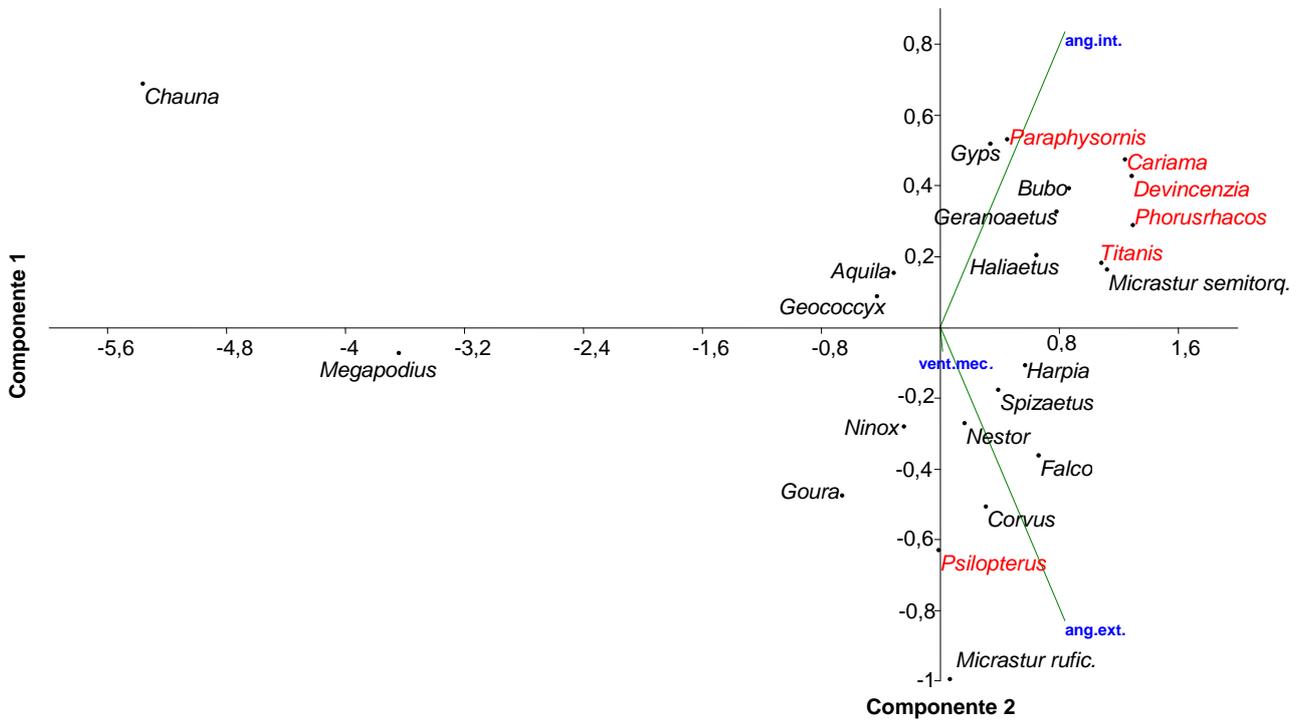


Fig. 3.11- Análisis jerárquico de clusters por promedio no ponderado de grupos pareados para la falange ungueal II (Coef.corr. 0,8281). En rojo se recuadra la agrupación de las falanges ungueales II que contiene a *Cariama cristata* y las especies de fororracinos estudiadas.



**Fig. 3.12-** Análisis jerárquico de clusters por método de Ward para la falange ungueal II (Coef.corr. 0,5205). En rojo se recuadra la agrupación de las falanges ungueales II que contiene a *Cariama cristata* y las especies de fororracinos estudiadas.

En la figura 3.13 se grafican los dos primeros ejes principales del análisis de componentes principales obtenidos a partir de los datos de las falanges ungueales I, y las falanges ungueales II de las especies estudiadas de fororrácidos y *Cariama cristata*. Con este procedimiento se explora si la agrupación morfológica discrimina entre las falanges ungueales II de fororrácidos y las correspondientes al hallux (I) de las especies actuales estudiadas. Se aprecia la agrupación de las especies de fororracinos en el cuadrante superior derecho.



**Fig. 3.13-** Gráfico de los componentes principales PC1 vs. PC2 para la falange ungueal I. En verde se aprecia la proyección de los ejes originales de las tres variables estudiadas. Algunas especies fueron excluidas para mejorar la visualización. En rojo las falanges ungueales II de las especies de fororrácidos y *Cariama cristata*.

A continuación se exponen los diagramas por dendogramas medidos por distancia euclidiana y obtenidos del análisis jerárquico por clusters a partir de los scores asignados para las falanges ungueales II de las especies estudiadas mediante componentes principales (PC).

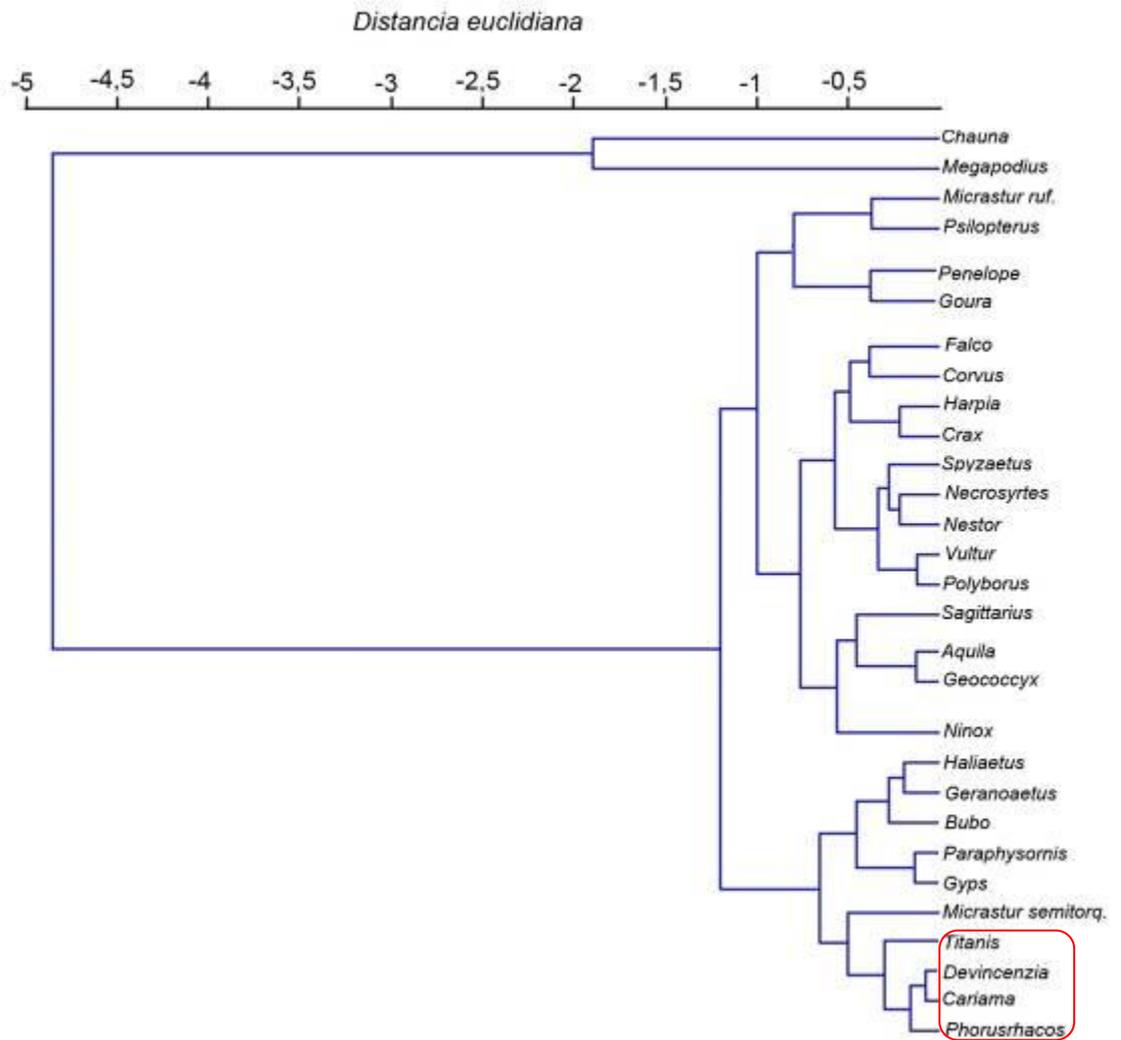


Fig. 3.14- Análisis jerárquico de clusters por promedio no ponderado de grupos pareados para la falange ungueal I (Coef.corr. 0,9362). En rojo se recuadra la agrupación de las falanges ungueales II de *Cariama cristata* y las especies de fororracinos estudiadas.

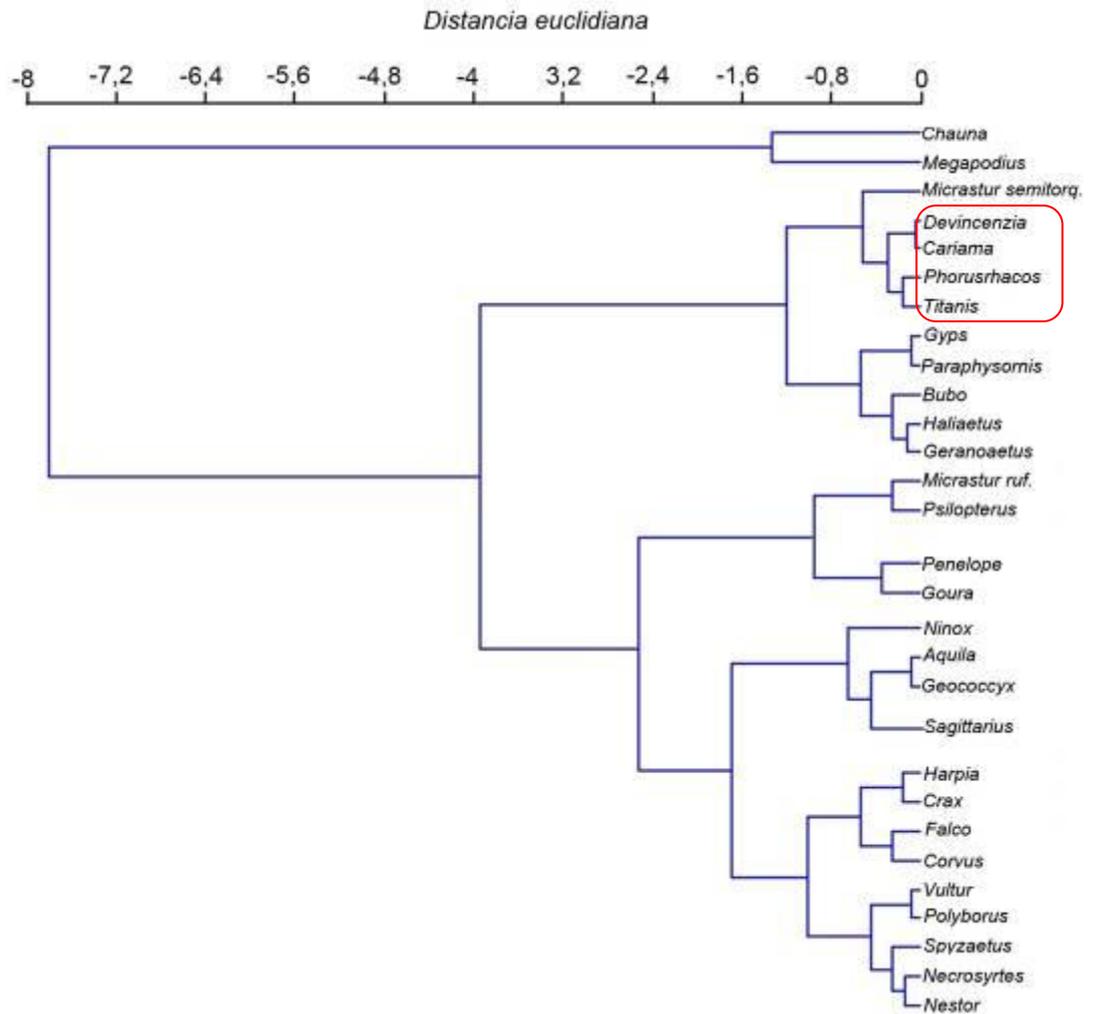
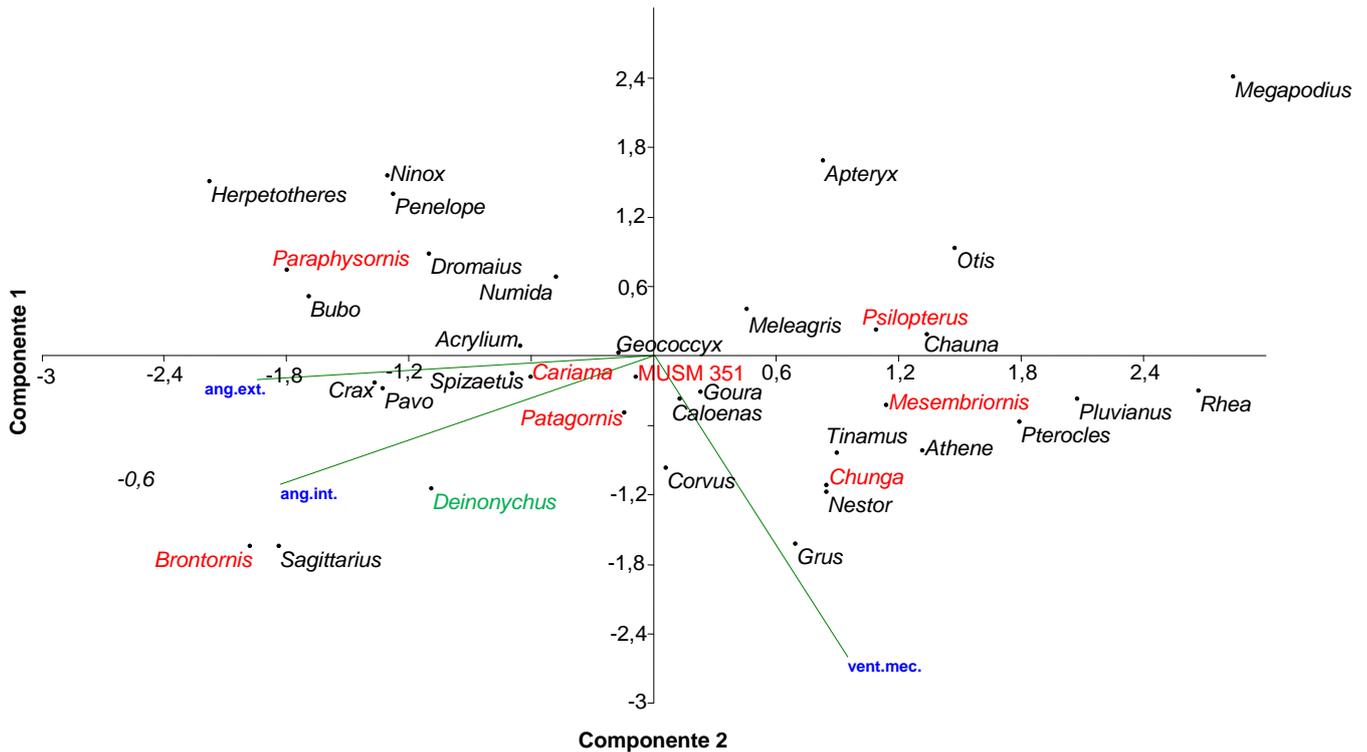


Fig. 3.15- Análisis jerárquico de clusters por método de Ward para la falange ungual I (Coef.corr. 0,5205). En rojo se recuadra la asociación de las falanges ungueales II de *Cariama cristata* y las especies de fororracinos estudiadas.

En la figura 3.16 se grafican los dos primeros ejes principales del análisis de componentes principales obtenidos a partir de los datos de las falanges ungueales III de las especies estudiadas de fororrácidos y *Cariama cristata*.



**Fig. 3.16-** Gráfico de los componentes principales PC1 vs. PC2 para la falange ungueal III. En verde se aprecia la proyección de los ejes originales de las tres variables estudiadas. Algunas especies fueron excluidas para mejorar la visualización. En rojo las especies de fororrácidos y los cariámidos; en verde las especies de dromeosáurios estudiadas.

A continuación se exponen los dendogramas medidos por distancia euclidiana y obtenidos del análisis jerárquico por clusters a partir de los scores asignados para las falanges ungueales III de las especies estudiadas mediante componentes principales (PC).

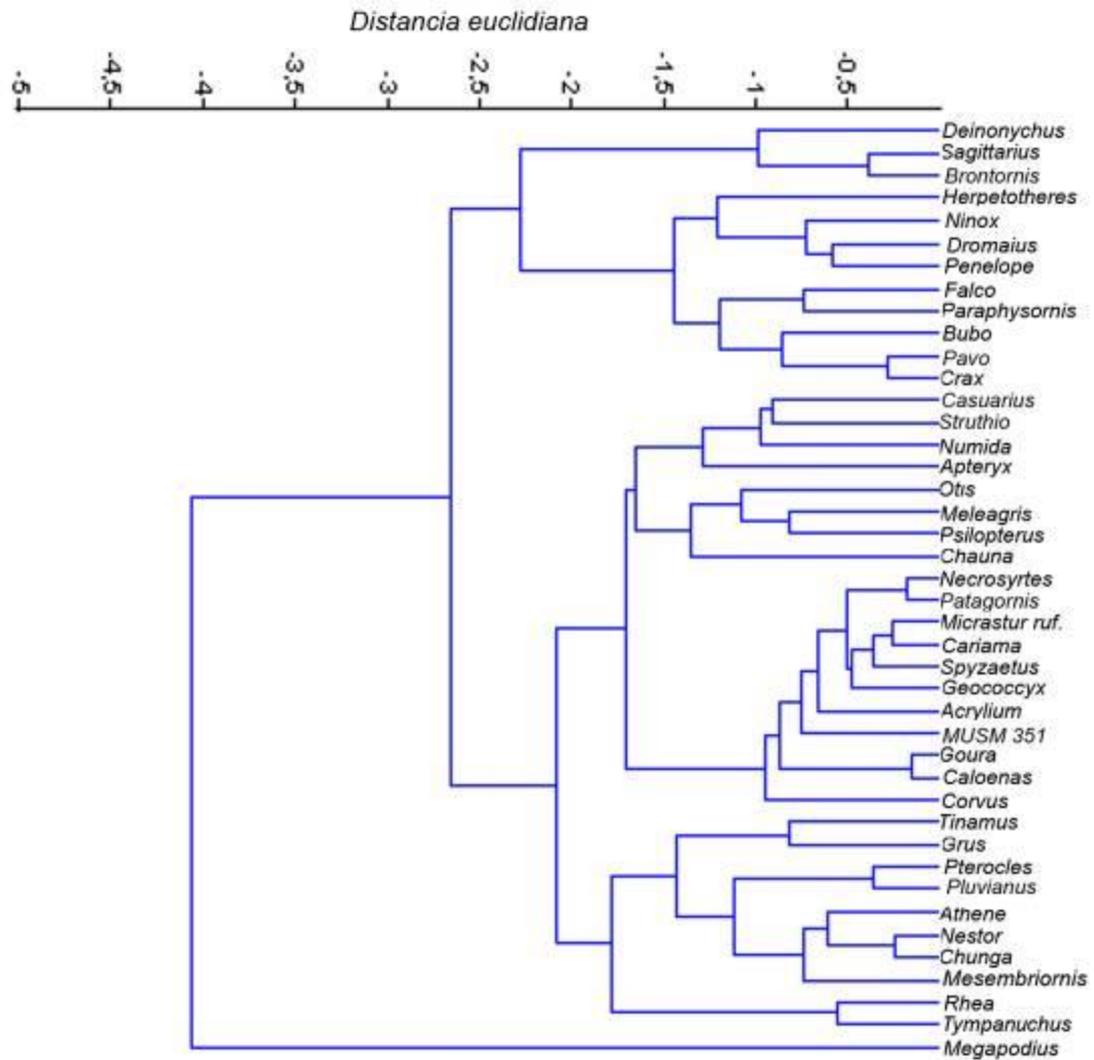


Fig. 3.17- Análisis jerárquico de clusters por promedio no ponderado de grupos pareados para la falange ungual III (Coef.corr. 0,7043).

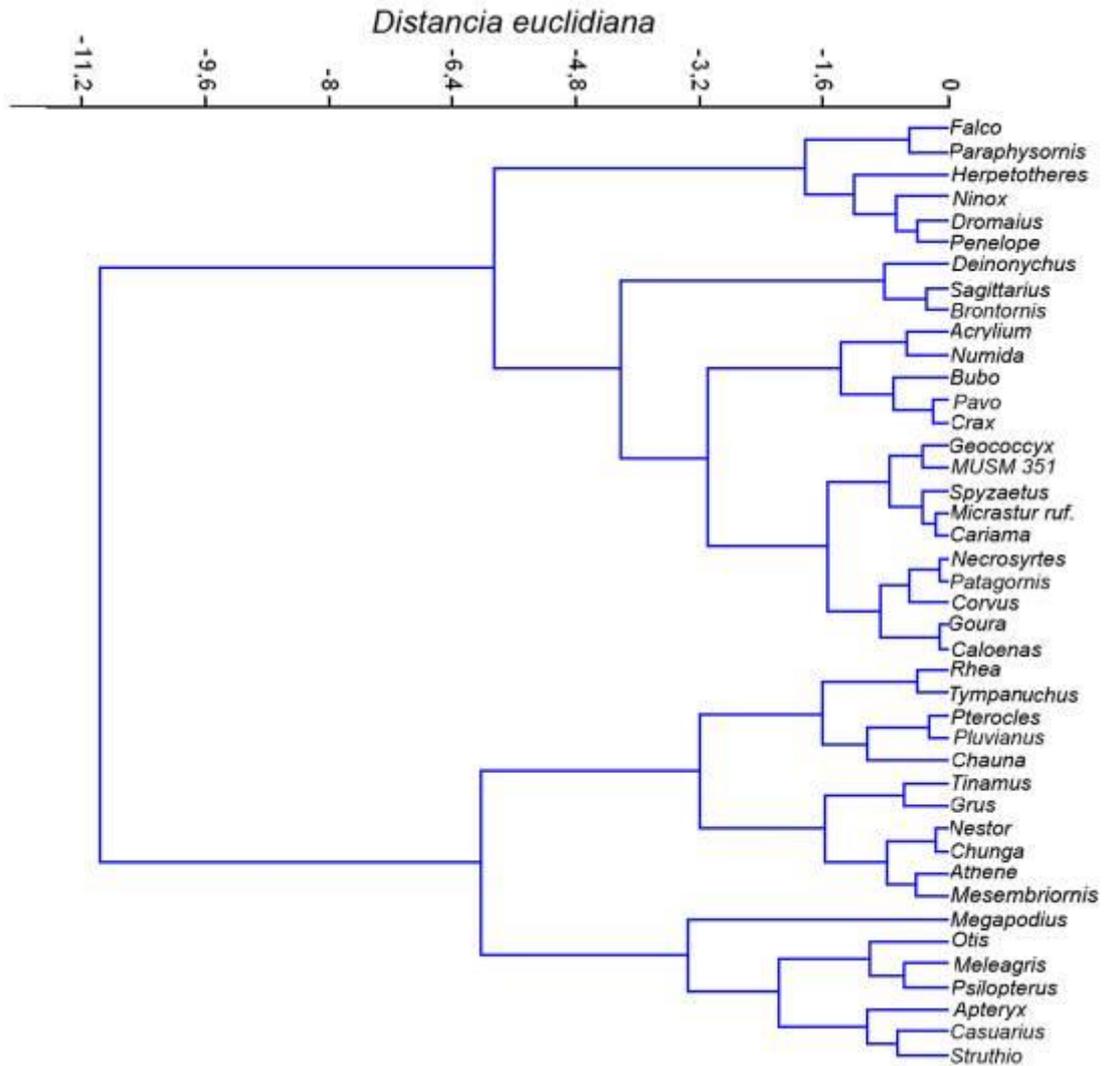
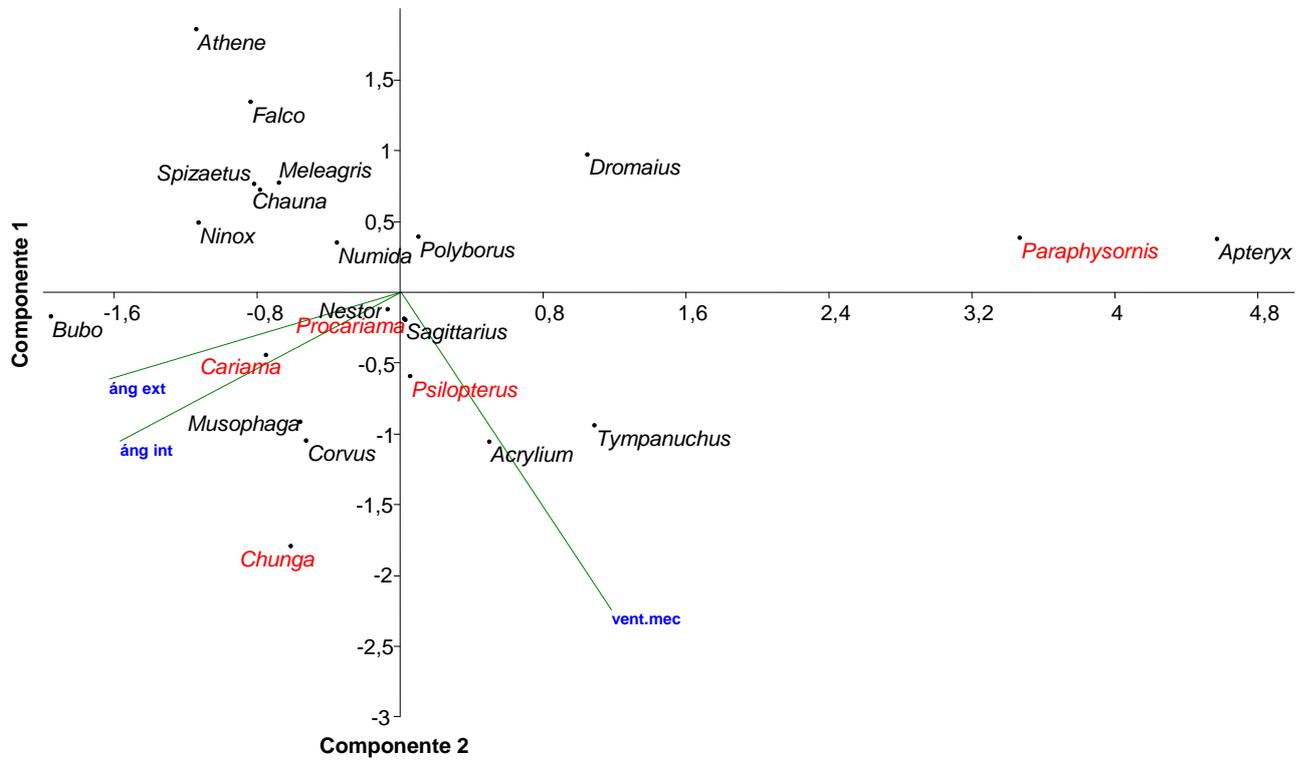


Fig. 3.18- Análisis jerárquico de clusters por método de Ward para la falange ungual III (Coef.corr. 0,588).

En la figura 3.19 se grafican los dos primeros ejes principales del análisis de componentes principales obtenidos a partir de los datos de las falanges ungueales IV de las especies estudiadas de fororrácidos y *Cariama cristata*.



**Fig. 3.19-** Gráfico de los componentes principales PC1 vs. PC2 para la falange ungueal IV. En verde se aprecia la proyección de los ejes originales de las tres variables estudiadas. Algunas especies fueron excluidas para mejorar la visualización. En rojo las especies de fororrácidos y los cariámidos.

A continuación se exponen los dendogramas medidos por distancia euclidiana y obtenidos del análisis jerárquico por clusters a partir de los scores asignados para las falanges ungueales IV de las especies estudiadas mediante componentes principales (PC).

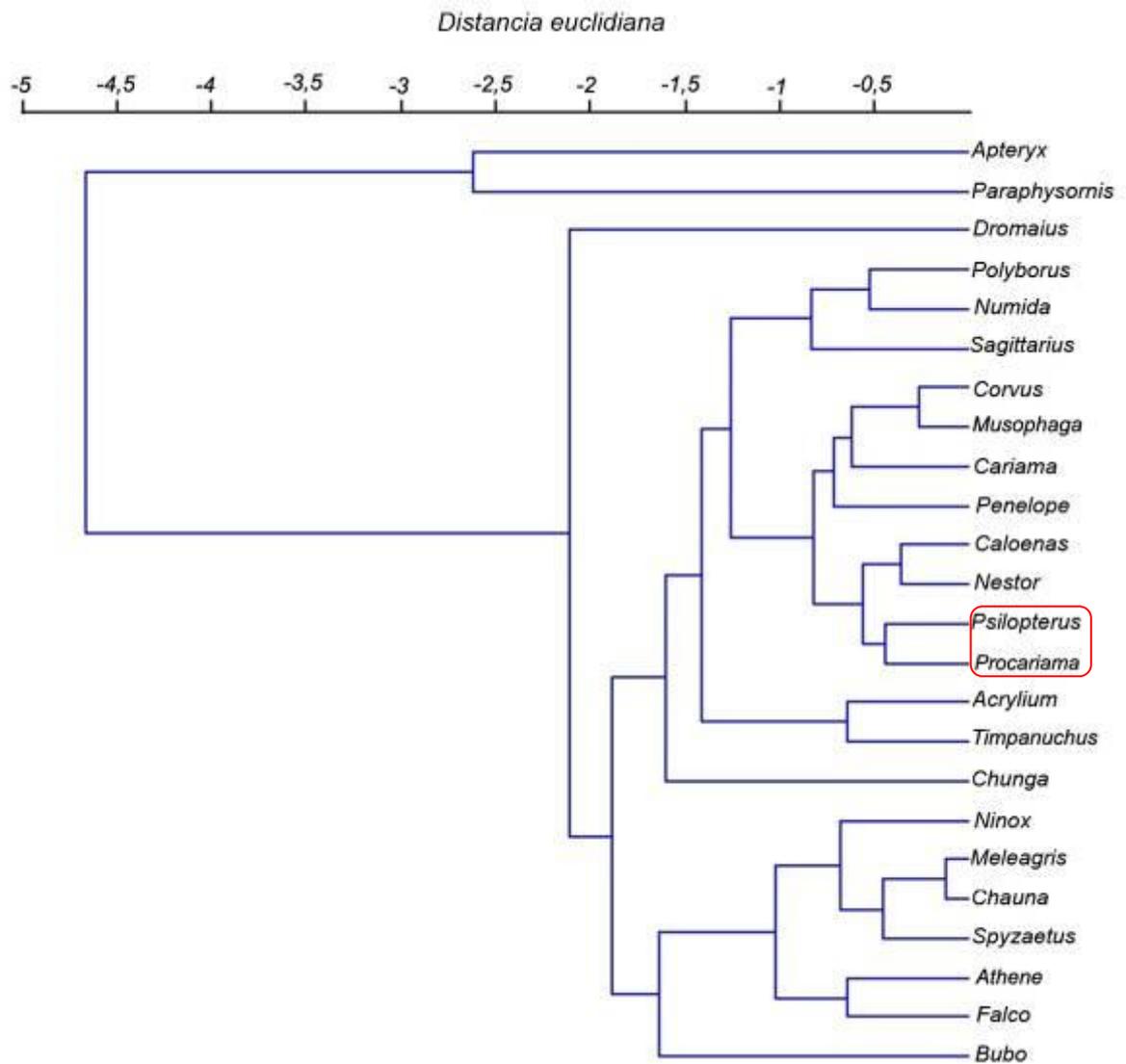
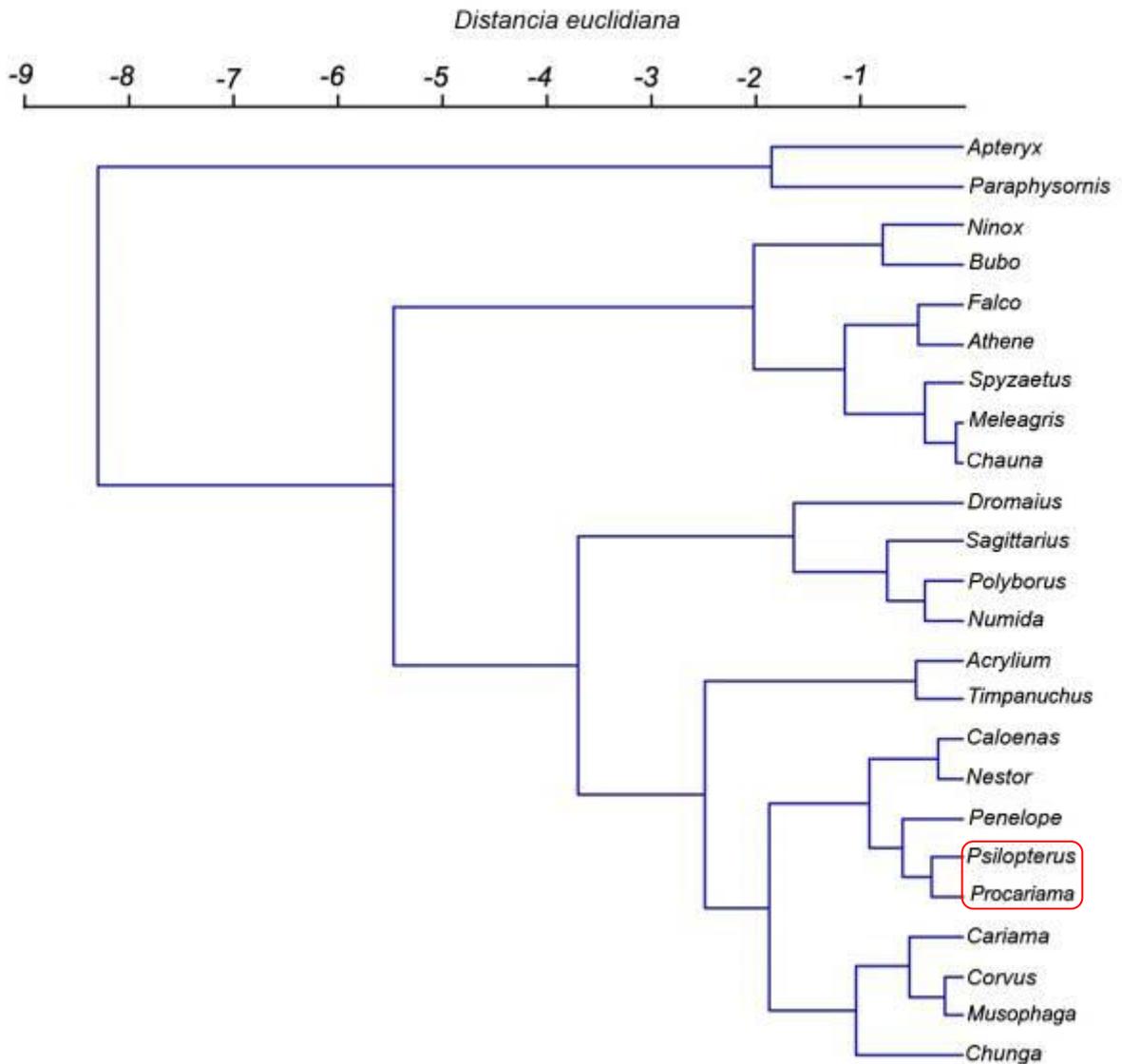


Fig. 3.20- Análisis jerárquico de clusters por promedio no ponderado de grupos pareados para la falange ungual IV (Coef.corr. 0,9139). En recuadro rojo el agrupamiento entre las especies de psilopterinos estudiadas.



**Fig. 3.21-** Análisis jerárquico de clusters por método de Ward para la falange ungual IV (Coef.corr. 0,8043). En recuadro rojo el agrupamiento entre las especies de psilopterinos estudiadas.

En el apéndice B se muestran las tablas de los scores asignados para cada especie a partir de los tres componentes obtenidos del análisis de componentes principales (PC).

### 3.4 DISCUSIÓN

Existe una amplia variabilidad morfológica que dificulta la definición de categorías eco-funcionales en las especies de aves actuales. Las demandas alimenticias, reproductivas y locomotoras generan un amplio espectro de combinaciones comportamentales en las aves (Glenn & Bennett 2007). Las categorías utilizadas por Feduccia (1993) y Pike & Maitland (2004) contienen definiciones ambiguas que no comprenden toda la variación eco-morfológica que pueden encontrarse en las aves. El abordaje de la paleobiología de los fororrácidos debe implicar el estudio de aves depredadoras de gran tamaño corporal, con hábitos terrestres e incluso algunas con gran capacidad de carrera (Blanco & Jones 2005). Todo esto implica un conjunto de características funcionales que pueden encontrarse en especies actuales con hábitos muy diferentes. Existen aves terrestres capaces de posarse en los árboles como es el caso de numerosas especies de los órdenes Galliformes y Columbiformes, algunas de las que fueron tomadas en cuenta en este estudio. Además existen especies depredadoras con hábitos cursoriales, como el secretario (*Sagittarius serpentarius*, familia Sagittaridae), que nidifica en los árboles, y al que frecuentemente se lo asocia como un análogo ecológico de los cariámidos sudamericanos (Kemp 1994, Ferguson-Lees & Christie 2001); los halcones forestales del género *Micrastur* (sub-familia Polyborinae) de hábitos arborícolas, pero capaces de correr en el suelo detrás de presas que son disponibles en las enormes procesiones de hormigas amazónicas (White *et al.* 1994, Ferguson-Lees & Christie 2001). En las especies de buitres del Viejo Mundo existen diferencias en la curvatura de las garras de aves con hábitos fundamentalmente necrófagos (Jollie 1976, Weick 1980). Los comportamientos de nidificación implican el retorno a los árboles en varias aves que se alimentan especialmente en el suelo. En este caso, los cariámidos actuales son un ejemplo de esta condición, siendo *Chunga burmeisteri* más arborícola que *Cariama cristata* (Gonzaga 1996). Para los fororrácidos podríamos excluir esta última posibilidad debido a sus dimensiones corporales, aunque se discute la posibilidad del vuelo para integrantes de la subfamilia Psilopterinae, y su consiguiente acceso a los árboles (Tonni 1977, Tonni & Tambussi 1988) Otros autores

consideran esto improbable, basados en la osteología del miembros anteriores (Alveranga & Höfling 2003).

El análisis de las longitudes máximas de las falanges ungueales II y III, muestra una tendencia isométrica ( $M^{0,33}$  para la falange II;  $M^{0,29}$  para la falange III). Para la falange ungueal IV la tendencia menor ( $M^{0,23}$ ), que podría estar asociada a la similitud elástica (McMahon 1973, 1975), sin embargo este resultado puede estar influido por un tamaño de muestra ( $n$ ) reducido, y el error del coeficiente  $\beta$  es el más alto de las tres regresiones. En términos generales se observa que las especies con marcados hábitos depredadores tienen falanges ungueales largas para su tamaño corporal. En particular, la hipertrofia las garras del dígito II y I en accipítridos, fue advertida por estudios morfofuncionales en Falconiformes y Strigiformes (Csermely & Rossi 2006, Fowler *et al.* 2009). Como excepción, se observa del casuario común (*Casuarus casuarius*), un ave herbívora no voladora que porta una garra del dígito II muy elongada, utilizada como arma contra invasores y depredadores (Folch 1992). En la mayoría de las aves no depredadoras con hábitos especialmente terrestres la relación es inversa. Para las dos especies de cariámidos (*Chunga* y *Cariama*) no se observan falanges significativamente largas; las falanges de *Chunga* son más reducidas que en *Cariama*. En la falange III de *Psilopterus colzecus* se observa una longitud máxima significativamente larga, resultado que puede estar alterado por la estimación de la región distal faltante, por lo que no implicaría un significado funcional. Para todos las demás especies de fororrácidos no se aprecian longitudes significativas para los tres dígitos estudiados. En una visión general, la longitud máxima con valores intermedios de las falanges ungueales de fororrácidos coinciden con algunas especies depredadoras con marcados hábitos terrestres como los halcones forestales del género *Micrastur*, el correcaminos (*Geococcyx californianus*) y el secretario (*Sagittarius secretarius*). Sin embargo todas estas especies comparten hábitos arborícolas, e implican grandes diferencias en la masa corporal en relación al grupo de estudio.

La metodología de clusters para generar los agrupamientos implica la aplicación de diferentes algoritmos que operan en diferentes características en el procesamiento de los datos de la muestra estudiada. Se busca encontrar coincidencia entre las agrupaciones

obtenidas para diferentes métodos, debido a que esta técnica es sensible a la elección de la muestra. En este sentido la alta variabilidad eco-morfológica mencionada antes, es una restricción para los objetivos de agrupamiento por afinidad morfológica. Debido a esto, los resultados más específicos deberían observarse en función de estas restricciones metodológicas. Para las falanges del dígito II estudiadas, se aprecia un agrupamiento consistente para los dos algoritmos utilizados en el análisis de clusters, entre las especies de la subfamilia Phorusrhacinae. En especial, *Devincenzia pozzi* y *Phorusrhacos longissimus* presentan garras fuertemente curvadas, y con una ventaja mecánica alta. En menor medida se observan las falanges ungueales del mismo dígito de *Cariama* y *Titanis walleri*, este último un poco más alejado. Las asociaciones de estos con especies depredadoras, como el pigargo de cabeza blanca (*Haliaeetus leucocephalus*) y el águila harpía (*Harpia harpija*), podrían reflejar afinidades funcionales. Para las aves depredadoras actuales (órdenes Falconiformes y Strigiformes) el papel del dígito interno es de gran importancia en actividades de inmovilización de presas (Thiollay 1994, Ferguson-Lees & Christie 2001, Fowler *et al.* 2009). Sin embargo, llama la atención la presencia del hoco de cara desnuda (*Crax fasciolata*), en esta agrupación. Se trata de un galliforme de la familia Cracidae, de hábitos especialmente herbívoros, que toma presas en forma casual. Pero se trata de una especie con hábitos perchadores, por lo que esta capacidad pueda estar influyendo en la agrupación. Como se puede apreciar en estudios de garras de aves perchadoras y arborícolas (Peters & Görgner 1992, Feduccia 1993, Pike & Maitland 2004) implican también curvaturas pronunciadas. Las capacidades de carrera de *Crax* no son especialmente destacadas, y utiliza sus garras para escarbar en el suelo, otra actividad exigente no vinculada a la retención de presas (del Hoyo 1994). Las falanges del dígito II de dinosaurios dromeosáuridos presentan curvaturas pronunciadas pero la ventaja mecánica indica falanges más bajas en el sentido dorsoventral respecto a las falanges ungueales de *Cariama* y los fororrácidos, por lo que se puede establecer una marcada diferenciación morfológica entre estos grupos.

La falange del hallux (dígito I) juega un papel fundamental en la retención y manejo de presas en la mayoría de las aves rapaces actuales (órdenes Falconiformes y

Strigiformes), que además realiza una acción combinada con el dígito II, ubicado en forma opuesta en la mayoría de las aves depredadoras (Ferguson-Lees & Christie 2001, Fowler *et al.* 2009). El estudio de las curvaturas muestra un promedio mayor del ángulo interno y externo, aunque este aumenta cuando se incluyen las falanges del dígito II de las especies estudiadas de fororrácidos. En el análisis de componentes principales y clusters no se tomó en cuenta la falange II de *Chunga burmeisteri* que no tiene ninguna afinidad morfológica con *Cariama*, ni con las demás especies de fororrácidos (ver figuras 3.10, 3.11 y 3.12). Se aprecia que las falanges ungueales II de los fororracinos y *Cariama* se agrupan juntas en la aplicación de los dos algoritmos de agrupación utilizados, lo que implica una morfología distinta que puede estar asociada a una función diferente para las falanges del dígito II, de posición anterior respecto a la garra del hallux, que sólo es funcional cuando es incumbente, condición ausente en fororrácidos. En promedio, estas falanges presentan curvaturas pronunciadas y la ventaja mecánica implica falanges cortas y altas con respecto a las falanges ungueales I analizadas (ver apéndice B). Sin embargo, la falange II de *Psilopterus* parece solaparse con la morfología de otras aves rapaces con menor curvatura.

Para las falange ungueales del dígito central (III), la variación morfológica es mayor y no se aprecia una agrupamiento especialmente marcado en el análisis de componentes y clusters (figs. 3.16, 3.17 y 3.18). Este condición es útil en el estudio alométrico de las curvaturas y dimensiones de la falange ungueal en las aves (Pike & Maitland 2004), pero no parece tener muchos aportes en enfoques funcionales. Estos resultados pueden estar influidos por la falta de material de la falange de este dígito para la familia Phorusrhacinae. La falange ungueal encontrada para el Oligoceno tardío de Perú (Shockey *et al.* 2007 y 2009) parece no corresponder a ninguna especie conocida de la subfamilia de los fororracinos, debido a sus dimensiones.

Para las falanges del dígito externo (IV) no parece haber especial diferenciación dentro de las especies de fororracidos y en términos generales no presenta curvaturas pronunciadas. La falange de *Paraphysornis* se diferencia en las curvaturas y la ventaja mecánica con respecto a las falanges de psilopterinos que se agrupan juntos para los dos algoritmos aplicados en el análisis de clusters (figuras 3.20 y 3.21). La falange de

*Paraphysornis* presenta una forma particular, y se presenta asociada con la elongada falange del ave terrestre no voladora, el kiwi moteado mayor (*Apteryx haasti*), que pueden excavar pequeñas madrigueras (Folch 1992d)

### **3.5 SUMARIO**

Los fororrácidos no presentan falanges ungueales particularmente elongadas ni cortas en función de su tamaño corporal. En el estudio morfológico de las falanges del dígito interno (II) se aprecia una importante afinidad morfológica entre las especies de fororracinos (subfamilia Phorusrhacinae) y *Cariama cristata*, mientras que *Psilopterus* presenta formas diferentes, con una curvatura menos pronunciada. Además esta misma discriminación puede observarse cuando se incluyen las falanges del dígito II en una muestra de falanges del dígito posterior (I) de especies actuales. Para el dígito central (III) y el externo (IV) no se aprecian características distintivas, aunque existe afinidad entre las dos especies de psilopterinos estudiadas para el dígito IV. La visualización de la variación morfológica en las falanges ungueales de fororrácidos puede tener un significado funcional que se abordará desde un punto de vista mecánico en el siguiente capítulo.

---

**CAPÍTULO §.4**

**ANÁLISIS MECÁNICO DE  
FALANGES UNGUEALES**

---

El estudio de diferentes estructuras biológicas modeladas como vigas empotradas ha sido valorado para diversos estudios paleobiológicos como el cálculo de la capacidad atlética en dinosaurios (Alexander 1989) y megamamíferos sudamericanos (Fariña 1995, Bargo *et al.* 2000); estudios sobre la resistencia de los dientes en carnívoros y dinosaurios depredadores fósiles (Biknevičius & Van Valkenburgh 1996, Mazzetta 2002 y Mazzetta *et al.* 2004a); aplicación de modelo de estimación de velocidad máxima de carrera en fororrácidos (Blanco & Jones 2005); para un enfoque general sobre el modelo (Alexander 1983).

En esta sección se calcularán las tensiones sobre las falanges ungueales avianas mediante metodologías teóricas que mejoran los resultados obtenidos en la tesis de maestría de Jones (2005), donde se aplicó un modelo de vigas rectas en voladizo. En particular, el análisis de vigas curvas aplicadas a estructuras biológicas tiene antecedentes sobre el estudio de la resistencia mecánica en estuches córneos en bóvidos (Schaffer & Reed 1972, Kitchener 1988, Jaslow & Biewener 1995). Debido a esto, el presente estudio aborda el estudio de la resistencia mecánica en falanges ungueales mediante un enfoque poco aplicado. Dicho enfoque será acompañado de la estimación de la fuerza que ejerce la garra aviana durante la acción de reducir una presa. Para ello es necesario asumir una serie de parámetros anatómicos y mecánicos de los músculos y tendones digitales. La extensa información adquirida sobre la fisiología muscular en vertebrados (Wainwright *et al.* 1976, Maloiy *et al.* 1979, Alexander 1983, Ker *et al.* 1988, Bennett 1995) será de gran utilidad para la realización de esta estimación y la posterior elaboración de hipótesis paleobiológicas. Para la estimación de la fuerza de reacción se deberá calcular la ventaja mecánica de las falanges ungueales, estudio que ya fue abordado en el capítulo 3. El estudio de la ventaja mecánica en extremidades de diversos animales ha tenido amplia difusión en enfoques morfo-funcionales (como ejemplos ver Elnor & Campbell 1981 para quelas de crustáceos; Vizcaíno *et al.* 1999 para armadillos actuales; Shockey *et al.* 2007 para notoungulados; Sustaita 2008 para los dígitos de aves rapaces)

Los estudios de tensiones por vigas curvas y la estimación de la fuerza de reacción de las garras durante la depredación permitirán realizar la estimación sobre los factores de seguridad en las estructuras de estudio. Este concepto ampliamente utilizado en ingeniería de estructuras y componentes, implica la razón entre la carga que causa la

falla y la máxima carga requerida por la estructura (Alexander 1981). La evolución del esqueleto de vertebrados involucra un balance entre la seguridad de la estructura y el costo del desarrollo y mantenimiento de los elementos óseos formantes (Alexander 1989). Esto ha determinado un extensivo estudio de los cambios de resistencia en los huesos en función del cambio del tamaño corporal en vertebrados (Biewener 1982, 1989; Alexander, 1983a para aves fósiles). Esta estimación tiene una gran potencialidad para el conocimiento del uso de estructuras biológicas en animales actuales (ej. Lowell 1985, 1987; Taylor *et al.* 2000 para invertebrados; Pennycuick 1967 para aves actuales; Alexander 1974; Alexander & Vernon 1975, Alexander *et al.* 1979, Biewener 1983 para mamíferos), y especialmente en animales fósiles (Alexander 1983b para aves fósiles; Mazzetta *et al.* 2009, para dinosaurios terópodos).

Las nuevas tecnologías informáticas permiten acceder al estudio de las propiedades mecánicas de estructuras biológicas complejas. Son numerosas las aplicaciones con software de análisis de elementos finitos (FEA) en estudios paleobiológicos (ver Rayfield 2007 y referencias allí citadas). Para acceder a un mayor entendimiento de un problema planteado, es necesario tener una hipótesis de partida, que en general, implica un estudio teórico del problema físico. Es en esa instancia, cuando las herramientas informáticas de gran poder de cálculo adquieren su verdadera dimensión y valor. Debido a esto, los resultados del análisis teórico de vigas curvas serán cotejados con la aplicación de FEA para una de las falanges ungueales estudiadas y a su correspondiente estuche córneo, este último estudiado en función de fundamentos de vigas compuestas.

#### **4.1 TENSIONES DE FLEXIÓN EN VIGAS CURVAS.**

El estudio teórico de vigas curvas para analizar los efectos de una carga de flexión dentro de un margen elástico, permite entender las características mecánicas de eslabones de cadenas, ganchos de carga y otras estructuras curvadas (Timoshenko & Young 1968).

El marco teórico de este análisis se restringe a la flexión de una barra curva aplicando un momento puro ( $M$ ) en ambos extremos de una barra curvada en el plano de curvatura inicial tal como se muestra en la figura 4.1

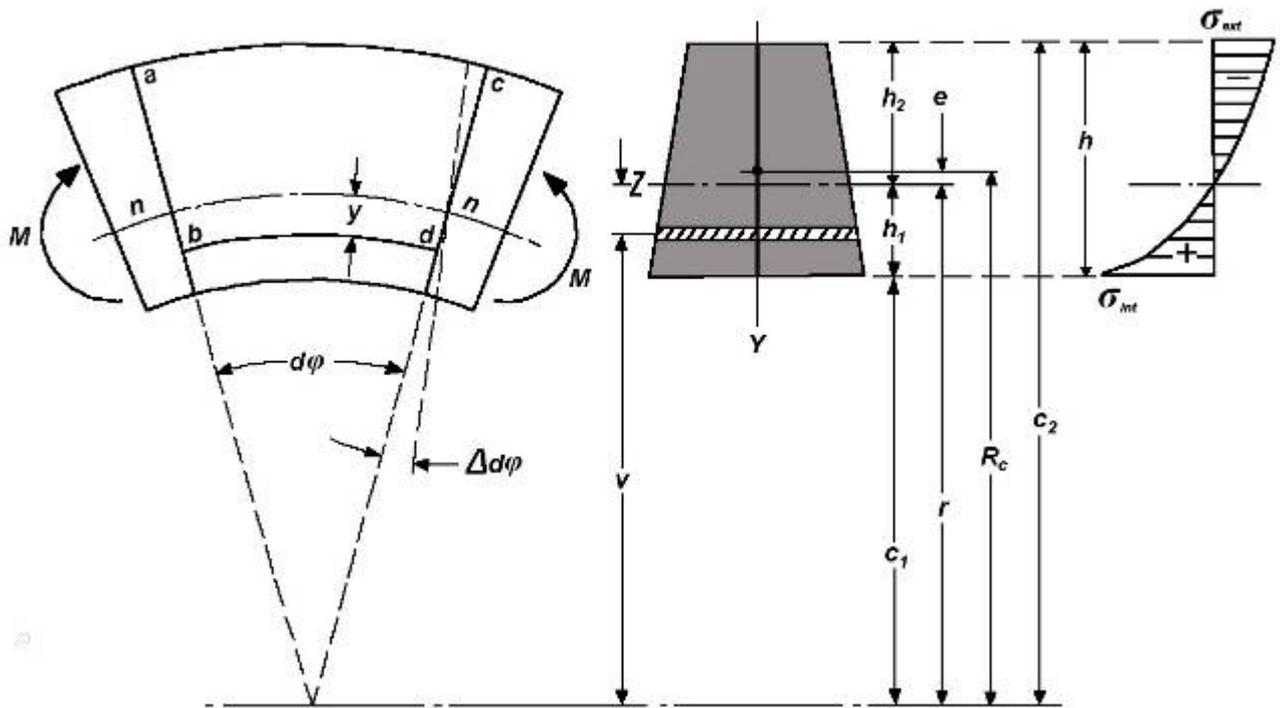


Fig. 4.1- Diagrama de una viga curva flexionada por un momento  $M$ . Se muestran las variables discutidas en el texto. A la izquierda se observa la distribución de tensiones por flexión en el área de sección (en gris). Los demás símbolos son explicados en el texto.

Tal momento flector tiende a disminuir la curvatura inicial y lo consideraremos como *positivo*. El eje de simetría de cada sección transversal de la barra se encuentra en el plano inicial de curvatura. El centro geométrico de la barra es una curva plana llamada *línea central* o media de la barra con un radio de curvatura designado como  $R_c$ .

Para estudiar la distribución de tensiones producida por flexión pura de esta barra curvada admitimos las mismas hipótesis que en el caso de barras rectas, es decir, que las secciones rectas de la barra, originalmente planas y normales a la línea media, permanecen así después de la flexión. Se definen a  $ab$  y  $cd$  como dos secciones rectas próximas de la barra y  $d\phi$  el ángulo diferencial existente entre ellas antes de la flexión (ilustradas en la figura 4.1). Debido a la misma, la sección  $cd$  rota con respecto a  $ab$ . Se define  $\Delta d\phi$  como el ángulo de rotación. Debido a esta rotación, las fibras longitudinales de la cara convexa de la barra están comprimidas y las fibras de la cara cóncava están extendidas. Si  $n-n$  designa a la *superficie neutral* (la superficie donde el donde el valor

de las fuerzas y los momentos aplicados es nulo), el alargamiento de cualquier fibra situada a la distancia  $y$  desde esta superficie es  $y(\Delta d\varphi)$  y la correspondiente deformación unitaria

$$\varepsilon = \frac{y(\Delta d\varphi)}{(r - y)d\varphi} \quad (1)$$

en donde  $r$  designa el radio de la superficie neutral y el denominador es la longitud de la fibra entre dos secciones rectas adyacentes antes de la flexión. Suponiendo que no haya presión lateral entre las fibras longitudinales (existe una cierta presión radial, pero no ejerce efecto sustancial sobre la tensión  $\sigma$  y puede ser despreciada), la tensión de flexión a la distancia  $y$  de la superficie neutral es

$$\sigma = E\varepsilon = \frac{Ey(\Delta d\varphi)}{(r - y)d\varphi} \quad (2)$$

La ecuación (2) indica que la distribución de tensión ya no es lineal como en el caso de vigas rectas, sino que sigue una ley hiperbólica (como se aprecia en el sector superior derecho de la figura 4.1). De la condición de que la suma de las fuerzas normales distribuidas en la sección transversal es nula, se deduce que el eje neutral está desplazado del centro de gravedad de la sección transversal hacia el centro de curvatura de la barra. En el caso de sección transversal trapezoidal, el área de la superficie sombreada (de la figura 4.1) en tracción debe ser igual que en compresión; de aquí que la mayor tensión de flexión actúe en la cara cóncava. A fin de obtener que las tensiones en las fibras más alejadas sean iguales en tracción y en compresión, es necesario utilizar formas de sección o perfiles que tengan el centro de gravedad más cerca de la cara cóncava de la barra.

La ecuación (2) contiene dos incógnitas, el radio  $r$  de la superficie neutral y el ángulo  $\Delta d\varphi$  que representa el desplazamiento angular debido a la flexión. Para determinar dichas variables se aplican las dos ecuaciones de equilibrio estático en cuerpos rígidos. La primera de ellas está basada en la condición de que la suma de las fuerzas normales distribuidas en una sección transversal es igual a cero. La segunda

ecuación se basa en la condición de que el momento de estas fuerzas normales es igual al momento flexor  $M$ . Ambas pueden definirse respectivamente de la siguiente forma:

$$\int \sigma dA = \frac{E(\Delta d\varphi)}{d\varphi} \int \frac{y dA}{r-y} = 0 \quad (\text{a})$$

$$\int \sigma y dA = \frac{E(\Delta d\varphi)}{d\varphi} \int \frac{y^2 dA}{r-y} = M \quad (\text{b})$$

La integración de ambas ecuaciones se extiende al área total de la sección transversal. La ecuación (a) hace posible determinar  $r$  y, a su vez, la distancia  $e$  (considerada como una cantidad positiva llamada excentricidad) desde el eje de gravedad hasta el eje neutral de la sección transversal. Sea  $v$  la distancia desde el centro de curvatura hasta cualquier elemento  $dA$ ; entonces  $y = r - v$ , y la ecuación (a) se puede escribir en la forma

$$\int \frac{(r-v)dA}{v} = 0 \quad (\text{c})$$

de donde

$$r = \frac{A}{\int \frac{dA}{v}} \quad (\text{d})$$

o bien

$$e = R_c - \frac{A}{\int \frac{dA}{v}} \quad (\text{e})$$

en que  $R_c$  es el radio inicial de curvatura de la línea media de la barra.

Haciendo uso de la ecuación (b), se puede obtener una fórmula de las tensiones de fibra en función del momento flexor. Primero se simplifica como sigue la integral de la ecuación (b)

$$\int \frac{y^2 dA}{r-y} = -\int \left(y - \frac{ry}{r-y}\right) dA = -\int y dA + r \int \frac{y dA}{r-y} \quad (\text{f})$$

La primera integral del segundo miembro de la ecuación (f) representa el momento de área de la sección transversal con respecto al eje neutral, y el segundo miembro, como se desprende de la ecuación (a), es igual a cero. Por tanto

$$\int \frac{y^2 dA}{r-y} = -[A(-e)] = Ae$$

Por tanto, la ecuación (b) se transforma en

$$\frac{E(\Delta d\varphi)}{d\varphi} = \frac{M}{Ae}$$

Sustituyendo ésta última en la ecuación (2),

$$\sigma = \frac{My}{Ae(r-y)} \quad (3)$$

donde  $M$  es el momento flector,  $y$  es la distancia entre la sección transversal considerada y el eje neutral,  $e$  es la cantidad denominada excentricidad de la barra, definida como la diferencia entre el radio de curvatura  $R_c$  y el radio de la superficie neutral  $r$ , y  $A$  es el área de sección de la barra. Por consiguiente, las tensiones en las fibras más alejadas (interna y externa respectivamente, ver figura 4.1), que son las tensiones ( $\sigma$ ) máximas existentes en la barra, son

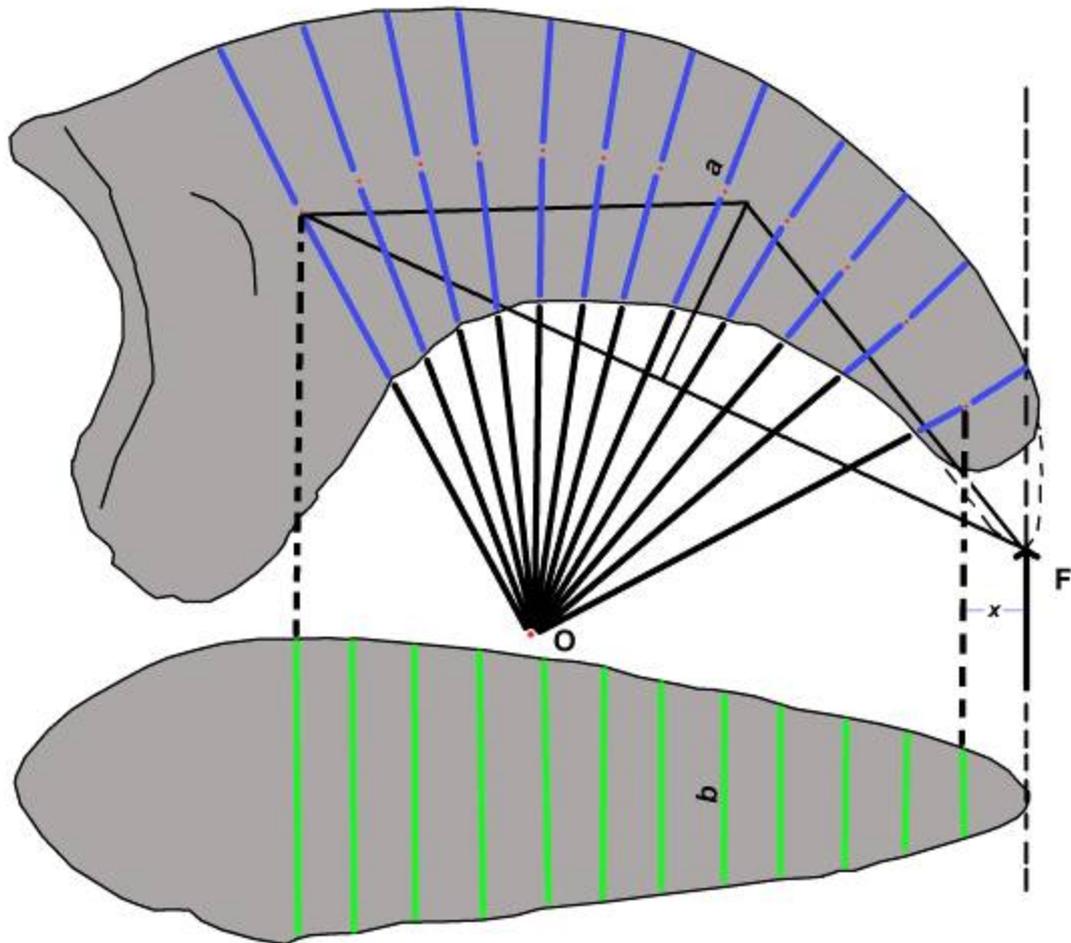
$$\sigma_{\text{int}} = \frac{Mh_1}{Aec_1} \quad \text{y} \quad \sigma_{\text{ext.}} = -\frac{Mh_2}{Aec_2} \quad (4)$$

en donde  $h_1$  y  $h_2$  son las distancias desde el eje neutral hasta las fibras más alejadas, y  $c_1$  y  $c_2$  son los radios interior y exterior de la barra.

La determinación del centro de curvatura se realizó mediante metodología detallada en el capítulo 3. Se procedió a determinar el centro de la curva que divide a la mitad las secciones transversales consideradas. Debido a la observación directa de la forma de las falanges ungueales se optó estudiar secciones elípticas. Por consiguiente la integral del área de sección definida en la expresión del radio ( $r$ ) de la superficie neutral (ver **d**)

$$\int_A \frac{dA}{v} = \frac{2\pi b}{a} (R_c - \sqrt{R_c^2 - a^2}) \quad (5)$$

Se tomaron medidas del eje mayor  $a$  y el menor  $b$  en cada sección elíptica considerada, cada un intervalo  $x$  a partir de la línea de acción de la fuerza aplicada en el ápice de la falange ungueal. Las medidas fueron tomadas sobre fotografías, en vistas antero-posterior y dorsal de las falanges ungueales seleccionadas, asumiendo para la medida dorsal el promedio entre los puntos superior e inferior que inscriben el radio antero-posterior (ver figura 4.2 y sección de resultados). Se asume una situación de carga consistente en la aplicación de una fuerza cuya línea de acción pasa por el ápice de la falange ungueal en estudio, ortogonal a la *curva central* de la garra, la cual estaría fija (empotrada o en voladizo) en su extremo proximal (ver figura 4.2). Se considera la situación de carga más exigente, debido que está actuando el momento máximo con respecto a la línea de acción de la fuerza aplicada, lo cual implica las mayores tensiones de flexión.



**Fig. 4.2-** Diagrama para el cálculo de vigas curvas en falange ungual de fororraco. En verde los diámetros dorsales  $b$  y en azul los diámetros antero-posteriores  $a$ . En rojo, los puntos por donde pasa la curva central de la falange ungual. Se observa un intervalo de medida  $x$ , la situación de carga considerada (fuerza  $F$  y su línea de acción), y el centro de curvatura  $O$  obtenido a partir de la bisectrices del triángulo inscrito en negro.

En el estudio consideró que el biomaterial constituyente de la viga es linealmente elástico ( $\sigma$  proporcional a  $\varepsilon$ ), isotrópico (con iguales propiedades elásticas en todas las direcciones) y homogéneo. A partir de las expresiones (4) se calculó la máxima carga que soportarán las falanges ungueales según las condiciones fijadas. Se tomaron las tensiones de falla (fractura) en resistencia de tracción y compresión como 280 MPa y 180 MPa, respectivamente (Alexander 1983). No se tomaron en cuenta las fallas por fatiga debido a que se estima que las falanges ungueales no se ven sometidas a esfuerzos sostenidos en el tiempo y por consiguiente el efecto por fatiga es irrelevante en este caso.

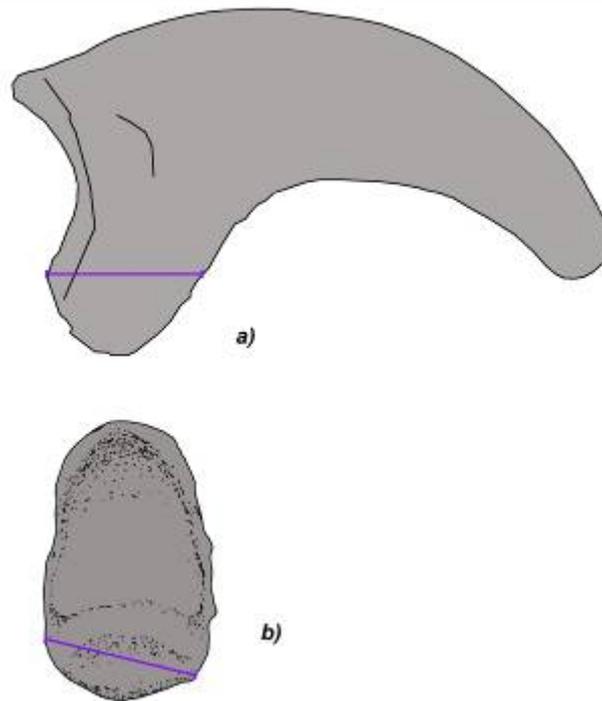
La mayor parte de las falanges ungueales fósiles carecen de la porción distal. Por consiguiente, para el cálculo de momentos ( $M$ ) se estimaron las porciones faltantes a partir de la morfología observada en aves actuales para tomar en cuenta la acción de palanca respecto a la longitud completa de las falanges ungueales fósiles. Sin embargo, no fueron tomadas medidas de diámetros dorsales y antero-posteriores en la región estimada agregada. La medida original y la estimada son presentadas en la tabla B.5 en el apéndice B. La elección del material de fororrácidos fue en base a la disponibilidad y estado del material. Se estudió las falanges ungueales de los dígitos II y III del dinosaurio dromaeosuario *Deinonychus antirrhopus*, debido las consideraciones paleobiológicas y biomecánicas realizadas para este depredador terrestre (Ostrom 1969a y 1969b, Manning 2006). Se estudiaron las falanges de las siguientes especies actuales: *Cariama cristata*, que presenta afinidades morfológicas (presentadas y desarrolladas en capítulo 3) y filogenéticas; las cinco especies de ratites (paleognatas: *Dromaius novahollandiae*, *Struthio camelus*, *Rhea americana*, *Casuaris casuaris*, *Apteryx haasti*), grandes aves de hábitos exclusivamente terrestres, algunas con gran capacidad de carrera; y finalmente dos especies de falconiformes de gran porte (*Harpia harpyja* y *Spizaetus ornatus*) con garras de grandes dimensiones y de uso frecuente en reducción de presas. Para estas últimas, se estudiaron las falanges ungueales del hallux (dígito I), que reportan un papel clave en la acción de reducción de presas.

La fórmula de flexión de viga curva es usualmente utilizada cuando la curvatura de la estructura es muy pronunciada. En los casos donde no se aprecia curvatura considerable, se aproximaron los cálculos para el modelo de flexión en vigas rectas (ver apéndice C).

Los resultados obtenidos de este enfoque serán presentados y discutidos conjuntamente con un análisis de la ventaja mecánica y la fuerza de reacción de las falanges ungueales generadas por el sistema digital músculo-tendón detallado a continuación.

#### **4.2 ESTUDIO DE LA FUERZA DE REACCIÓN Y ACCIÓN MUSCULAR.**

Se procede a realizar el cálculo de la fuerza que ejercería la garra de un ave en la acción de clavar la misma para reducción de una presa. Para ello es necesario realizar el cálculo de la ventaja mecánica a partir de la situación teórica ilustrada en la figura 3.5 del capítulo 3 de esta tesis. Se considera una fuerza, cuya línea de acción pasa por el ápice, y que es ortogonal a la *curva central* geométrica de la falange ungueal en estudio. Luego se estima la fuerza a la que se ve sometido el tendón flexor, el cual se inserta en el tubérculo flexor (ver figura 3.5, capítulo 3). Para ello se asumió una forma elíptica para el área de inserción del tendón flexor. La misma fue asumida a partir de la longitud máxima en vista articular y la longitud máxima en vista lateral del tubérculo flexor (*tuberculum flexorium*), como se indica en la figura 4.3, que se asumen como ejes de la elipse estimada. Esta aproximación tiene sustento a partir de las disecciones (donde participó el autor de esta tesis) de los dígitos de ejemplares de *Cariama cristata* (cariámido, hábitos terrestres) y *Otus choliba* (estrígido, hábitos perchadores). Se observó que la forma del área de sección del tendón flexor es aproximadamente elíptica y la zona de inserción sobre la región plantar del tubérculo flexor es coincidente con dicha forma. Estas observaciones se sustentan con las microfotografías y diagramas publicados en estudios de la microestructura del tendón flexor en diversas especies de aves (Quinn & Baumel, 1990).



**Fig. 4.3-** Esquema donde se muestran los ejes considerados (en violeta) para la estimación del área de inserción; *a)* en vista lateral. *b)* en vista articular.

En este estudio, se supone que el registro máximo de los tendones flexores digitales es de 30 MPa, valor promedio de las tensiones máximas registradas en Bennett (1996), para los principales tendones flexores digitales avianos. En ese mismo trabajo se reportó una tensión de falla de los tendones de 74 MPa lo que implica un factor de seguridad de 2,5. Valor similar había sido reportado para los tendones flexores digitales en el avestruz africano (*Struthio camelus*) durante la carrera (Alexander *et al.* 1979 y Alexander, 1981).

Los brazos de palanca implicados ( $s_1$  y  $s_2$ ) se toman respecto a un centro de giro ( $O$ ), como indica la figura 3.5 del capítulo 3. Se calcula el módulo de la fuerza aplicada ( $F_1$ ) denominada fuerza de reacción, que representa la situación de clavar (tanto en actividades de eliminación y manejo de presas, como en actividades de locomoción terrestre) con una fuerza aplicada en el ápice en con sentido ortogonal a la curva de gravedad de la garra en estudio a partir de

$$F_1 = F_2 \frac{s_2}{s_1} \quad (6)$$

donde  $F_2$  es la fuerza máxima que ejerce el tendón flexor accionado por la musculatura flexora correspondiente. La misma puede asumirse como el producto entre el área de inserción del tendón flexor en el tubérculo flexor de la falange ungueal, y la tensión máxima registrada para los tendones flexores.

La elección del valor de 30MPa deriva del promedio de tensiones registradas en los tendones flexores digitales de aves (Bennett 1995). Una discusión detallada de la musculatura y tendones flexores asociados y la evolución de la disposición digital se desarrolla en el capítulo 2. Se estudiarán las mismas especies y falanges ungueales que fueron utilizadas en el estudio de vigas curvas.

### **Resultados**

En el apéndice C se muestran las medidas y valores de las tensiones externa e internas para cada intervalo considerado. Para las falanges ungueales donde se aplicó el método de viga curva en flexión, se observó una distribución de tensiones no lineal a través del área de sección de la viga. Las tensiones de falla siempre se registraron en la cara cóncava (ventral) de las falanges ungueales.

La tabla 4.1 muestra los resultados para las especies de fororrácidos y *Deinonychus antirrhopus*, y la tabla 4.2 muestra los resultados para las especies actuales consideradas en este estudio. Se exponen los valores de fuerza máxima ( $F_{máx.}$ ) y fuerza de reacción ( $F_1$ ) acompañados por las correspondientes estimaciones de masa corporal (se detallan las referencias de la fuente), longitud estimada de la falange ungueal, cálculo de ventaja mecánica y estimación del área de inserción. Además se adjunta el correspondiente factor de seguridad para las falanges ungueales estudiadas.

Tabla 4.1- Resultados de cálculo de resistencia máxima y fuerzas implicadas en falanges ungueales de especies fósiles. Masas corporales, fuerza máxima ( $F_{máx.}$ ), fuerza de reacción ( $F_1$ ) y factor de seguridad.

Especies analizadas/dígito	Masa corporal (kg)	Ventaja mecánica ( $s_1/s_2$ )	Área de inserción ( $m^2$ )	$F_1$ (N)	$F_{máx.}$ (N)	Factor de seguridad ( $F_{máx.}/F_1$ )
<i>Brontornis burmeisteri</i> / III	380 <sup>1</sup>	0,25	5,56E-04	4170	4310	1,03
<i>Patagornis marshi</i> / III	45 <sup>1</sup>	0,23	8,47E-05	584	963	1,65
<i>Mesembriornis incertus</i> / III	45 <sup>1</sup>	0,29	7,54E-05	657	521	0,79
<i>Paraphysornis brasiliensis</i> / III	180 <sup>1</sup>	0,14	5,28E-04	2218	3666	1,65
<i>Paraphysornis brasiliensis</i> / II	180 <sup>1</sup>	0,23	3,82E-04	2636	2669	1,01
<i>Devincenzia pozzi</i> / II	225 <sup>1</sup>	0,25	3,26E-04	2445	3154	1,29
<i>Titanis walleri</i> / II	150 <sup>2</sup>	0,22	2,22E-04	1465	2373	1,62
<i>Psilopterus colzecus</i> / III	7 <sup>1</sup>	0,22	5,75E-05	380	109	0,29
<i>Psilopterus colzecus</i> / II	7 <sup>1</sup>	0,25	5,24E-05	393	123	0,31
<i>Phorusrhacos longissimus</i> / II	130 <sup>1</sup>	0,25	1,57E-04	1178	1680	1,43
<i>Deinonychus antirrhopus</i> / III	170 <sup>3</sup>	0,24	1,09E-04	785	492	0,63
<i>Deinonychus antirrhopus</i> / II	170 <sup>3</sup>	0,16	1,37E-04	658	525	0,80

Estimaciones a partir de <sup>1</sup>Alvarenga & Höfling (2003), <sup>2</sup>Baskin (1995), <sup>3</sup>Holtz (1994).

Tabla 4.2- Resultados de cálculo de resistencia máxima y fuerzas implicadas en falanges ungueales de especies actuales. Masas corporales, fuerza máxima ( $F_{\text{máx.}}$ ), fuerza de reacción ( $F_1$ ) y factor de seguridad.

Especies analizadas/dígito	*Masa corporal (kg)	Ventaja mecánica ( $s_1/s_2$ )	Área de inserción ( $m^2$ )	$F_1$ (N)	$F_{\text{máx.}}$ (N)	Factor de seguridad ( $F_{\text{máx.}}/F_1$ )
<i>Cariama cristata</i> / III	1,5	0,2	1,76E-05	106	42	0,4
<i>Cariama cristata</i> / II	1,5	0,27	1,65E-05	134	60	0,47
<i>Rhea americana</i> / III	23	0,28	6,54E-05	550	478	0,87
<i>Rhea americana</i> / II	23	0,24	3,92E-05	282	404	1,43
<i>Dromaius novaehollandiae</i> / III	43	0,14	1,06E-04	445	599	1,35
<i>Dromaius novaehollandiae</i> / II	43	0,22	4,12E-05	272	312	1,15
<i>Struthio camelus</i> / III	114	0,16	2,22E-04	1066	1375	1,29
<i>Casuarius casuarius</i> / III	44	0,14	1,23E-04	517	614	1,19
<i>Casuarius casuarius</i> / II	44	0,17	1,26E-04	643	526	0,82
<i>Apteryx haasti</i> / III	2,2	0,13	3,71E-05	145	20	0,14
<i>Apteryx haasti</i> / II	2,2	0,21	4,36E-05	275	51	0,18
<i>Spizaetus ornatus</i> / III	1,23	0,2	3,00E-05	180	57	0,32
<i>Spizaetus ornatus</i> / II	1,23	0,29	4,54 E-05	395	86	0,22
<i>Spizaetus ornatus</i> / I	1,23	0,2	5,01 E-05	301	138	0,46
<i>Harpia harpyja</i> / II	6,8	0,23	1,33E-04	916	243	0,27
<i>Harpia harpyja</i> / I	6,8	0,14	1,84 E-04	773	415	0,54

\*Datos de masa corporal promedio a partir de Dunning (2008) y HBW (1992-1998)

En la figura 4.4 se muestra la recta de regresión por cuadrados mínimos de los ejes logarítmicos del área de inserción del tendón flexor (en metros cuadrados) versus masa corporal (en kilogramos) para las falanges ungueales en estudio (se utilizó el paquete software estadístico PAST free versión 1.92, Hammer *et al.* 2001). En el ángulo inferior de la gráfica se muestra la ecuación de regresión con la forma  $\alpha M^\beta$  (siendo M la masa corporal), los valores y el error de los coeficientes alométricos  $\alpha$  y  $\beta$ , y debajo el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ). Se puede observar los puntos *out-liers* y el intervalo de confianza del 95%. Dentro de las especies de fororrácidos, se observa a las dos falanges de *Paraphysornis* y la falange del dígito III de *Brontornis* con un área de inserción mayor a lo esperado para sus respectivas masas corporales. Para las especies actuales, se destacan ambas falanges ungueales de *Harpia*. Con menores valores a lo esperado se observan principalmente las falanges ungueales de las especies *Rhea* y *Dromaius*. También para la falange del dígito III de *Deinonychus*, el área de inserción es significativamente menor a lo esperado.

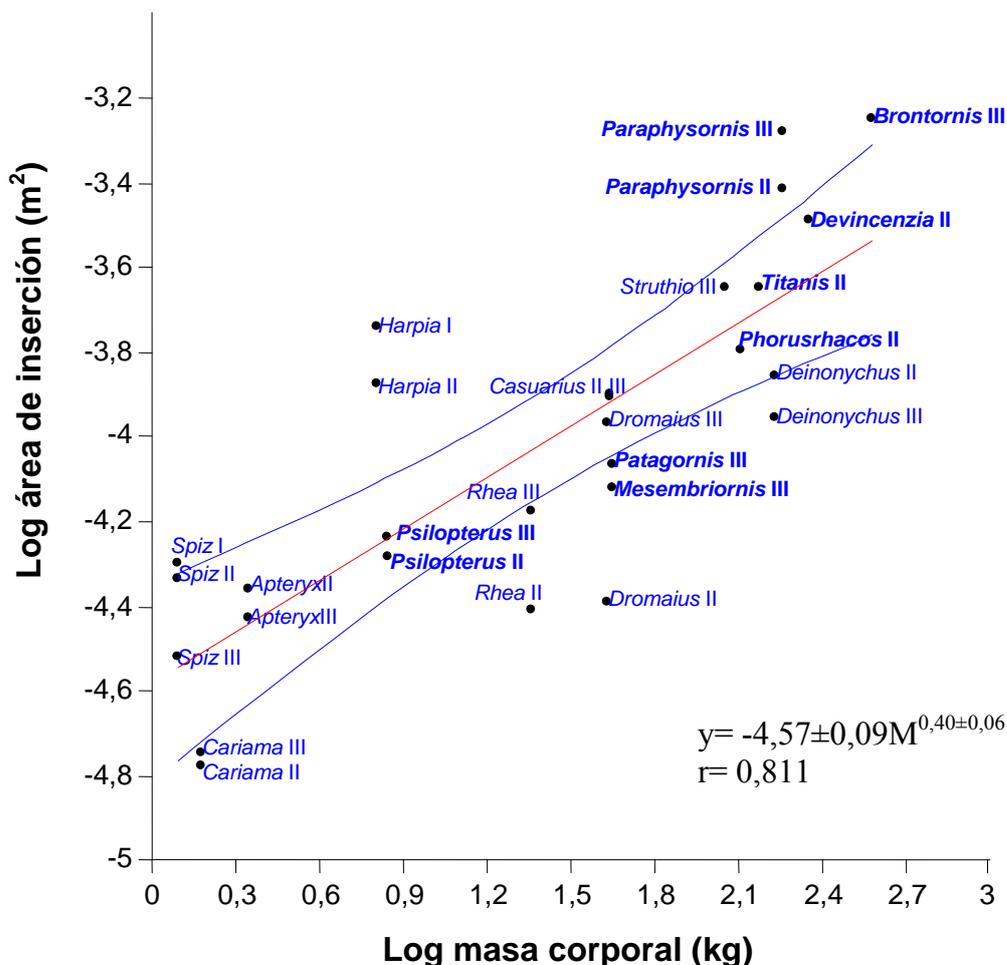


Fig. 4.4- Gráfico de la recta de regresión por cuadrados mínimos del área de inserción versus masa corporal. Ejes expresados en logaritmos decimales.

En la figura 4.5 se muestra la recta de regresión por cuadrados mínimos de los ejes logarítmicos de la fuerza de resistencia máxima (en newtons) versus la masa corporal (en kilogramos), para las falanges ungueales de las especies en estudio. En el ángulo inferior de la gráfica se muestra la ecuación de regresión con la forma  $\alpha M^\beta$  (siendo M la masa corporal), los valores y el error de los coeficientes alométricos  $\alpha$  y  $\beta$ , y debajo el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ). Se pueden observar los puntos *out-liers* y el intervalo de confianza del 95%. *Paraphysornis*, y en menor medida *Patagornis* muestran los valores más altos de resistencia para la falange ungueal III. En aves actuales, el menor valor calculado corresponde a la falange III de *Apteryx*. El dromaeosaurio *Deinonychus* muestra valores de fuerza máxima significativamente menores que lo esperado para su masa corporal para las falanges II y III.

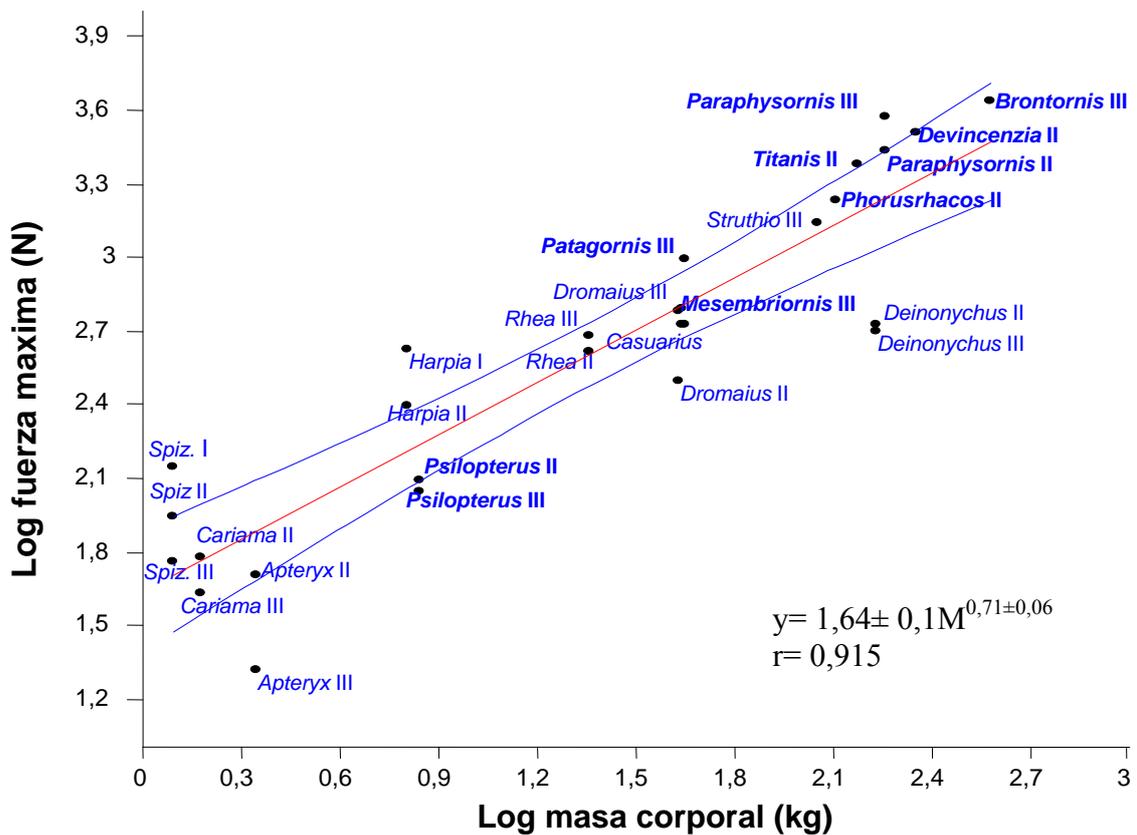


Fig. 4.5- Gráfico de la recta de regresión por cuadrados mínimos de la fuerza máxima versus masa corporal. Ejes expresados en logaritmos decimales.

En la figura 4.6 se muestra la recta de regresión por cuadrados mínimos de los ejes logarítmicos de la fuerza de reacción (en newtons) ejercida por el tendón flexor versus la masa corporal (en kilogramos), para las falanges ungueales de las especies en

estudio. En el ángulo inferior de la gráfica se muestra la ecuación de regresión con la forma  $\alpha M^\beta$  (siendo M la masa corporal), los valores y el error de los coeficientes alométricos  $\alpha$  y  $\beta$ , y debajo el coeficiente de correlación de Pearson (r). Se pueden observar los puntos *out-liers* y el intervalo de confianza del 95%. La falange ungueal III de *Brontornis* y las falanges II y III de *Paraphysornis* presentan valores significativos mayores respecto a la recta de regresión. En menor medida esta la falange II de *Devincenzia*. En este sentido, en las especies actuales, se destacan las falanges II y I de *Harpia* y la falange II de *Spizaetus*. Dentro de las especies actuales estudiadas, las falanges III y II de *Dromaius* y la falange II de *Rhea* muestran los valores significativamente más bajos respecto a la recta de regresión. *Deinonychus* muestra valores de fuerza máxima significativamente menores que lo esperado para su masa corporal para sus falanges ungueales II y III.

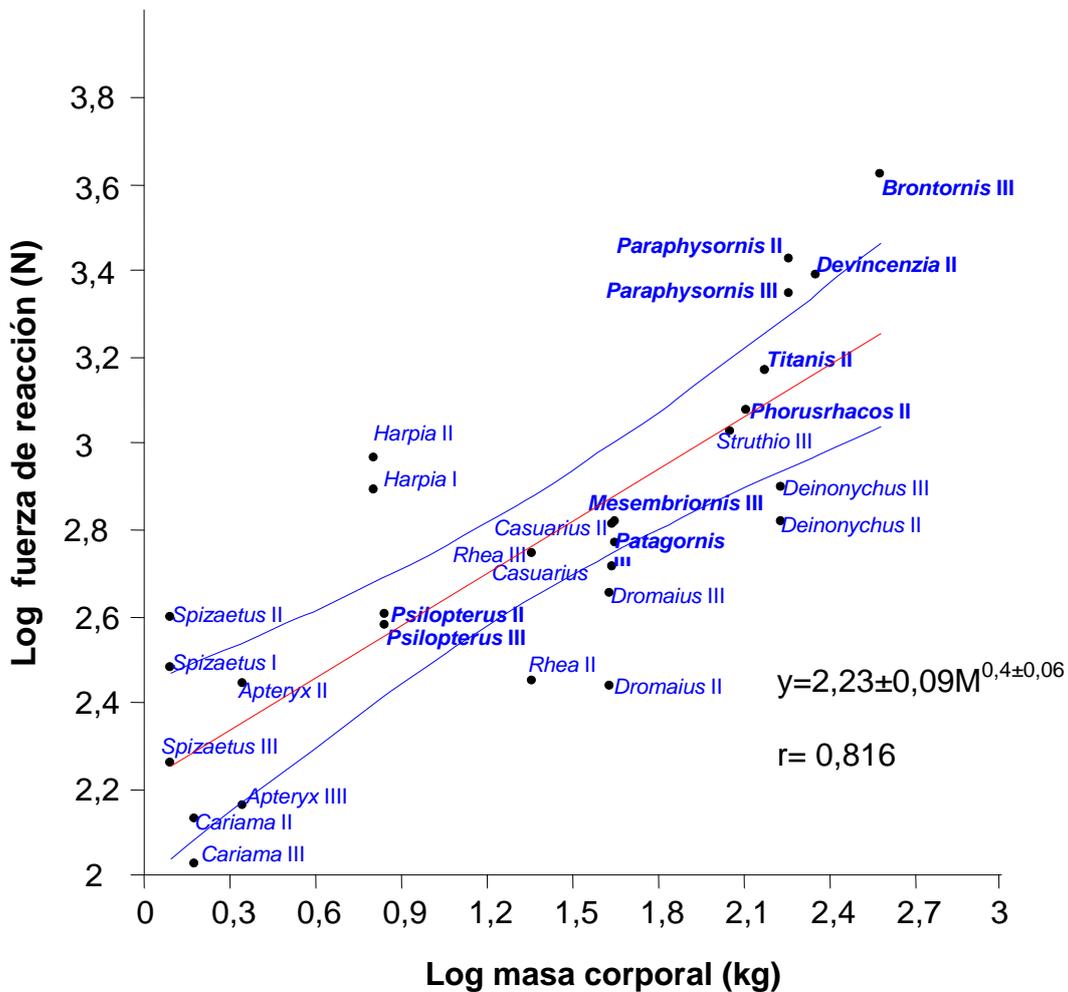


Fig. 4.6- Gráfico de la recta de regresión por cuadrados mínimos de la fuerza máxima versus masa corporal. Ejes expresados en logaritmos decimales.

En las figuras 4.7 y 4.8 se grafican en forma conjunta las rectas de regresión de las fuerzas de resistencia máxima y de reacción en función de la masa corporal, para las falanges ungueales asignadas al dígito II y el III respectivamente.

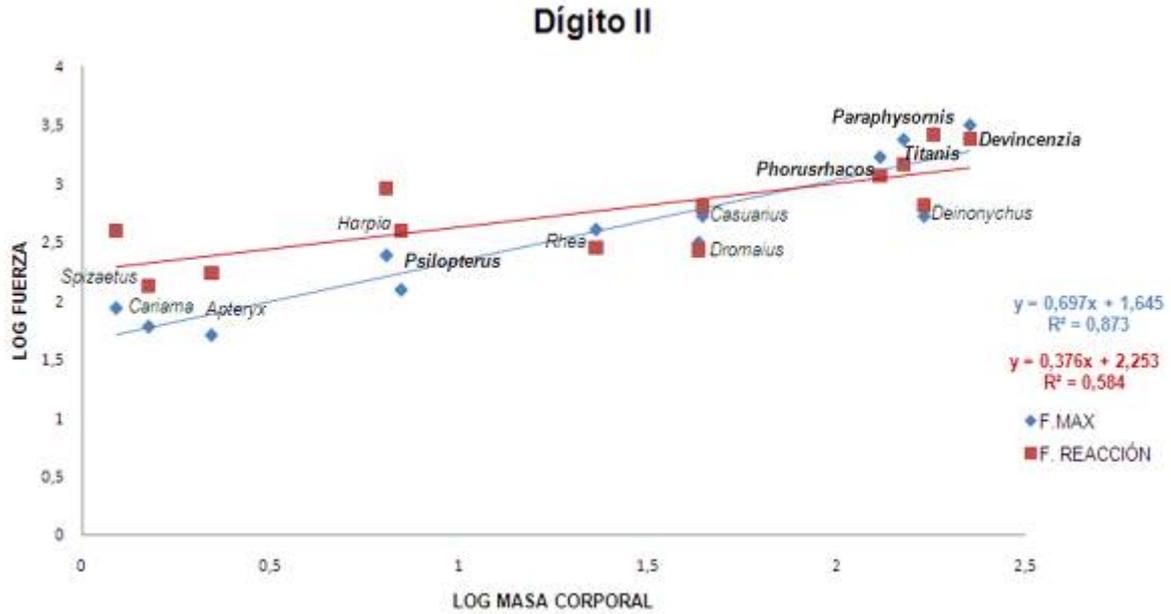


Fig. 4.7- Rectas de regresión por cuadrados mínimos para la fuerza máxima y de reacción (ambas en newtons) versus la masa corporal para la falange ungueal II. Ejes expresados en logaritmos decimales. Las especies de fororrácidos están resaltadas.

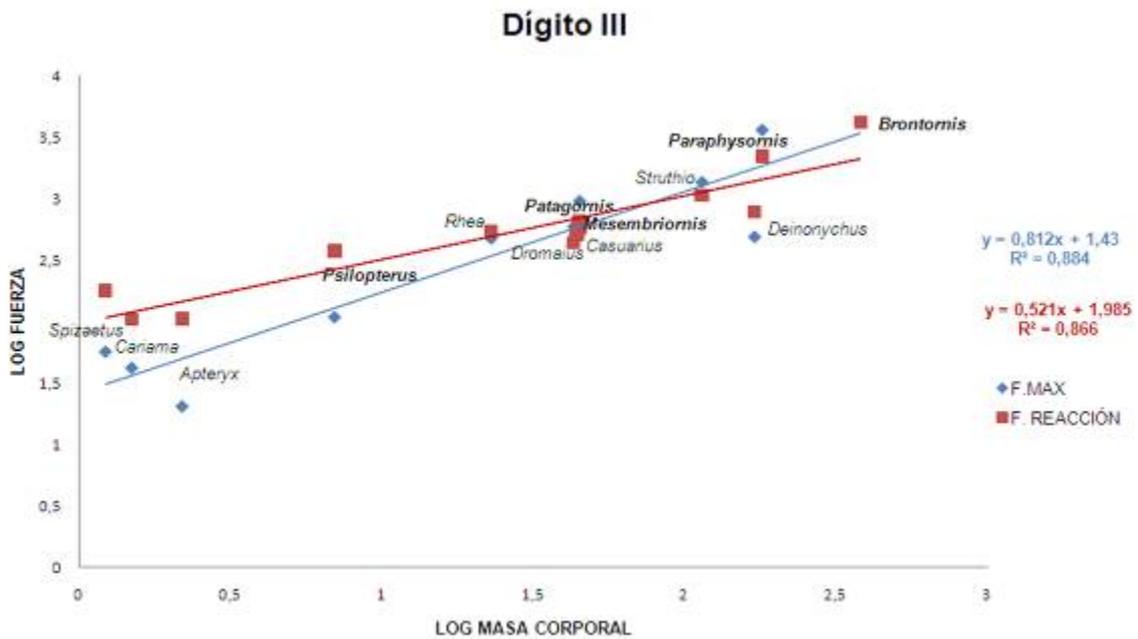


Fig. 4.8- Rectas de regresión por cuadrados mínimos para la fuerza máxima y de reacción (ambas en newtons) versus la masa corporal (kilogramos) para la falange ungueal III. Ejes expresados en logaritmos decimales. Las especies de fororrácidos están resaltadas.

En la figura 4.9 se muestra la recta de regresión por cuadrados mínimos de los ejes logarítmicos del factor de seguridad versus la masa corporal, para las falanges ungueales de las especies en estudio. En el ángulo inferior de la gráfica se muestra la ecuación de regresión con la forma  $\alpha M^\beta$  (siendo M la masa corporal), los valores y el error de los coeficientes alométricos  $\alpha$  y  $\beta$ , y debajo el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ). Se pueden observar los puntos *out-liers* y el intervalo de confianza del 95%. Se aprecia que la falange ungueal III de *Patagornis* presenta un apartamiento positivo significativo de la recta de regresión. Similar posición muestra la falange ungueal II de *Rhea* dentro de las especies actuales. La falange III de *Psilopterus* presenta el apartamiento negativo de mayor significancia dentro de las especies de fororrácidos estudiadas. Dentro de las especies actuales estudiadas, *Apteryx* presenta esta condición. *Deinonychus* muestra valores de factor de seguridad significativamente menores que lo esperado para su masa corporal para sus falanges ungueales II y III.

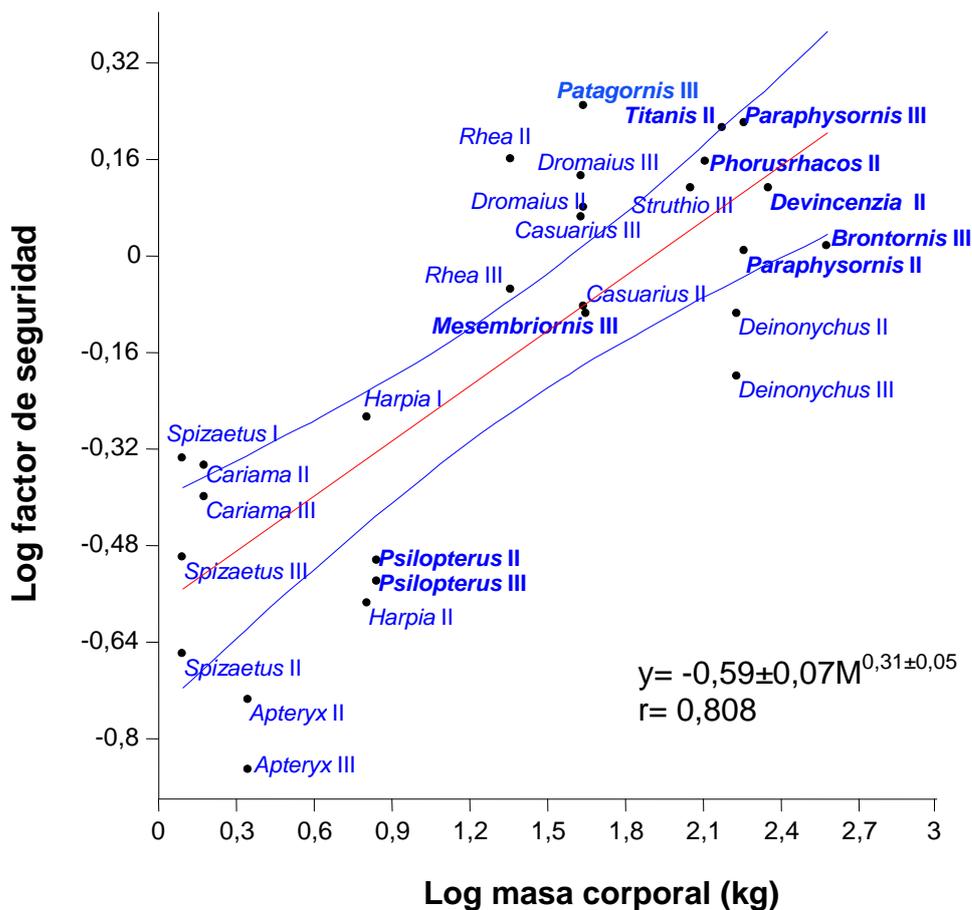


Fig. 4.9- Gráfico de la recta de regresión por cuadrados mínimos del factor de seguridad versus masa corporal. Ejes expresados en logaritmos decimales.

## Discusión

Las garras de las aves depredadoras se exponen a altas cargas durante la obtención de presa o durante combates intraespecíficos. Esto implica que la optimización del diseño sea un factor importante para estas estructuras, donde el principio de igualdad de tensiones se ha propuesto como el concepto de regente en estructuras compuestas con materiales que pueden aproximarse a un régimen elástico (Mattheck 1997). Esto significa que todas las cargas pueden ser compensadas por un aumento de material en las zonas más cargadas o ocasionalmente quitar material de zonas sub-cargadas. Esta condición ha sido asociada al crecimiento adaptativo de algunas estructuras biológicas sometidas a cargas mecánicas (Mattheck 1997; Dean *et al*, 2002). El estudio de las garras en carnívoros es un ejemplo de la exploración de estos factores de determinación del diseño (Mattheck & Reuss, 1991). La distribución no lineal de las tensiones en una viga curva, implica un pico de tensión en tracción en la cara interna de la falange ungueal. Esto se debe a que la superficie neutral se encuentra más cerca de la cara interna. Buscando la igualdad de tensiones en la estructura, se debe aumentar la cantidad de material en la cara cóncava. Un estudio teórico analítico y posterior análisis con elementos finitos con modelos 3D de vigas curvas de sección triangular y trapezoidal, explora esta condición (Dragoni 2001). El diseño estructural donde la cara ventral es más ancha que la dorsal, es una norma muy extendida en falanges ungueales de vertebrados, y en especial dentro de la gran mayoría de las especies avianas analizadas en este estudio (se aprecia este aspecto morfológico en la sección 2.2 del capítulo 2 de esta tesis). Los falconiformes, y particularmente las dos especies en estudio, el águila harpía y el águila azor galana (*Harpia harpyja* y *Spizaetus ornatus*, respectivamente), se caracterizan por presentar falanges ungueales con sección de media elipse, con la cara ventral aplanada (Ferguson- Lees & Christie 2001). En las falanges estudiadas del dinosaurio dromeosáurio *Deinonychus antirrhopus*, la superficie dorsal es más ancha que la ventral. La falange ungueal II es muy curvada (ver sección 2.2), pero marcadamente delgada en el sentido medio-lateral. En la falange ungueal III se observa esta condición en forma menos marcada (Ostrom, 1969b, y figura 2.13 en esta tesis). Las falanges ungueales de fororrácidos presentan la condición predicha por el diseño óptimo teórico de vigas curvas. En las figuras 2.5 y 2.13 (capítulo 2) se aprecian las diferencias en esta condición para algunas de las falanges ungueales de *Cariama cristata*, fororrácidos y el dinosaurio dromeosáurio *Deinonychus*. En las tres

especies de la sub-familia Phorusrhacinae (*Titanis*, *Phorusrhacos* y *Devincenzia*) se observa falanges ungueales del dígito II con secciones elípticas, pero con la cara ventral o plantar más ancha. Condición similar presentan las falanges del dígito II de *Psilopterus* y *Paraphysornis*, géneros pertenecientes a diferentes sub-familias (Alvarenga & Höfling 2003), por lo que este diseño óptimo es independiente de divisiones taxonómicas. Para las falanges del dígito central (III), *Psilopterus*, *Patagornis*, *Mesembriornis*, *Brontornis* y *Paraphysornis* también comparten el mismo diseño de sección de las falanges ungueales, aunque se observan secciones más bajas en el sentido dorso-ventral y la diferencia entre el ancho de la superficie ventral y dorsal se acentúa, principalmente en los géneros de brontornitinos (sub-familia Brontornithinae). Similares características presentan las falanges de la gran mayoría de las especies de ratites.

En base a lo observado en *Deinonychus* y otras especies de dinosaurios dromeosáurios (para *Velociraptor mongoliensis*, ver Norell & Mackoviky 1997; para *Utahraptor ostrommaysorum*, ver Kirkland *et al.* 1993), es posible que el diseño de estas falanges ungueales esté restringido por un compromiso entre la resistencia estructural y la capacidad de penetración. Estos factores han sido estudiados en el diseño óptimo de piezas dentales de diferentes grupos de mamíferos (Freeman & Lemen 2007). En contraste con Manning *et al.* (2006) y Carpenter (1998), las falanges de *Deinonychus* no parecen estar bien diseñadas para hacer el papel de ganchos que le posibilitasen aferrarse de una presa. Contrariamente, puede observarse que las garras manuales, la superficie ventral es notoriamente más ancha que la dorsal (Ostrom 1969a, 1969b), que si condice con la función prensil sugerida por Manning *et al.* (2006).

El exponente alométrico para el área de inserción de los tendones digitales ( $M^{0,40\pm 0,06}$ , donde M es masa corporal; ver figura 4.4) es comparable al exponente para el área de sección de los tendones flexores digitales obtenido para una muestra de aves corredoras ( $M^{0,45\pm 0,40}$ ; ver Maloijy *et al.* 1979). En ese estudio, se observó un crecimiento más rápido de la musculatura digital flexora con respecto a la masa corporal ( $M^{0,69\pm 0,30}$ ). Incorporando a su muestra de aves corredoras al avestruz africano (*Struthio camelus*), la tasa del área de sección músculo-tendón incrementaba como  $M^{0,14}$ . Asumiendo que la tensión generada por la musculatura flexora es independiente de la masa corporal, la tensión en los tendones flexores es más grande en aves más grandes. Por consiguiente, estos tendones tienen una mayor capacidad de deformación (no

tomando en cuenta la posible variación en el módulo de elasticidad por posibles casos de osificación), lo que implica mayor capacidad de almacenamiento de energía elástica (Alexander *et al.* 1979 para esta cualidad, durante la carrera de *Struthio camelus*; Patack & Baldwin 1993 para *Dromaius novaehollandiae*). Una tendencia general isométrica ha sido encontrada para las unidades musculo-tendón de la musculatura flexora digital en una muestra de aves “no corredoras” (Bennett 1996). En el caso del *m.flexor digitorum longus* la tasa entre el área de sección muscular- área del tendón asociado tiene una fuerte alometría negativa, lo que sugiere que dentro de las aves no-cursoriales, la tensión máxima posible en el tendón declina con un incremento en la masa corporal.

La selección natural puede ser observada como un proceso para minimizar costos (Alexander 1981). La teoría de minimización de masas del sistema músculo-tendón tiene implícito costos en términos de energía de crecimiento, mantenimiento y uso de las estructuras implicadas. El costo del uso incluye la energía requerida para llevar una porción extra de masa. El costo por crecimiento es posiblemente comparable para el tendón y el musculo. Ker *et al.* (1988), calcularon siguiendo estos conceptos, cuál sería la relación óptima entre áreas de sección, y la consiguiente tensión óptima de varias unidades músculo-tendón de la parte distal de los miembros de varias especies de mamíferos. En forma similar, Bennett (1995) encuentra que la tensión óptima es mucho mayor para aves actuales, y que por consiguiente la relación músculo-tendón es mayor que en mamíferos. Ese estudio sugiere que la unidad musculo-tendón en aves no es tan fuertemente optimizada como lo observado en mamíferos. Esto podría reflejar un compromiso entre la optimización para una masa mínima y otros requerimientos funcionales.

Los resultados de esta tesis corroboran las relaciones alométricas para aves “corredoras” (según Maloiy *et al.* 1979) y “no-corredoras” (Bennett 1996). Sin embargo, se advierte que la discriminación entre estos grupos funcionales puede ser artificial, debido a las dificultades de definir los límites de las categorías basados en los hábitos locomotores.

La posibilidad de mineralización de los tendones flexores en fororrácidos ya fue discutida en el capítulo 2. Según Bennett & Stafford (1988), la resistencia en los tendones calcificados y no calcificados no presentan diferencias significativas, por lo

que este factor no tiene influencia en el cálculo de la fuerza de resistencia de las falanges ungueales. La calcificación en los tendones disminuye el monto de energía de deformación que estos pueden almacenar, disminuyendo la energía elástica acumulada durante la carrera (Bennett & Stafford 1988). Una ventaja de tener tendones rígidos es que la posición de los dígitos puede ser más precisamente controlada que si los tendones estuvieran constituidos exclusivamente de colágeno (Rack & Ross 1984), por lo que puede haber un compromiso funcional entre la acción depredadora de las falanges ungueales y la capacidad de carrera. En las grandes aves corredoras actuales como *Struthio*, *Dromaius* y *Rhea*, la capacidad de almacenamiento de energía elástica en los tendones flexores digitales es un factor importante durante la carrera (Alexander *et al.* 1979, Alexander 1988, Patak & Baldwin 1993). En estas especies no se registran casos de osificación de los tendones digitales (Vanden Berge & Storer 1995).

Tanto para la falange ungueal II y la III existe un punto de cruce entre las tendencias de la resistencia máxima y la fuerza de reacción a partir de 100 kg aproximadamente (ver figuras 4.7 y 4.8). Esto implicaría que a partir de este tamaño corporal, la resistencia de las falanges ungueales parece ser un factor determinante para la muestra en estudio. Esto no coincide con lo observado en el estudio de factores de seguridad de elementos óseos de mamíferos y aves terrestres (Biewener 1982). En términos generales, los animales terrestres más grandes operan bajo factores de seguridad más altos, compensando las tensiones producidas por la fuerza de reacción durante la carrera, cambiando la posición relativa de los segmentos de sus patas. En sentido opuesto, los animales pequeños tendrían huesos de los miembros locomotores relativamente más resistentes debido a los grandes cambios de velocidad de sus centros de masa durante una actividad normal. Es importante indicar que en los experimentos que registraron estas observaciones no se utilizaron falanges ungueales de mamíferos ni de aves. Biewener (1990) indica que para los animales pequeños la restricción principal del diseño musculoesquelético es la rigidez (por ejemplo rigidez de los tendones flexores), mientras que para animales grandes la falla por tensión es la limitante.

Para la muestra estudiada (figuras 4.7 y 4.8) por encima de los 100 kg, todos los representantes actuales estudiados son especies de hábitos exclusivamente terrestres. A pesar de ello, por debajo de este límite también se observan especies de hábitos terrestres y con incapacidad de vuelo, como las paleognatas *Apteryx*, *Dromaius*,

*Casuaris* y *Rhea* con lo que no se puede especular con una discriminación de esta condición con hábitos locomotores terrestres. Sin embargo, las fuerzas de reacción contra el suelo deben jugar un papel determinante en la resistencia de las falanges de las grandes aves corredoras digitígradas (Blanco *et al.* 2003, Blanco & Jones 2005). Altos factores de seguridad se habían estimado para los huesos de los miembros inferiores de algunas especies de fororrácidos (Blanco & Jones 2005). Currey (1984) observó que los huesos distales de miembros de caballos tenían una mayor frecuencia de fracturas que los huesos más proximales. Esto se puede explicar por una reducción de los altos costos inerciales de las partes más distales de los miembros durante la carrera. Esta condición diferencial de los costos estructurales de las partes de un sistema mecánico fue analizada por Alexander (1997). Ese trabajo explica las razones por las que los componentes de una cadena con eslabones de estructuras óseas presentan diferentes factores de seguridad. Esta observación se basa en la refutación del principio de symmorfofosis (Weibel *et al.* 1998), que propone igual efectividad funcional para todas las partes conformantes de un sistema biológico. Sin embargo, para estructuras con regímenes de carga altamente impredecibles como lo son la mayor parte de las estructuras óseas en animales vertebrados, este principio parece no cumplirse. Este enfoque podría explicar las diferencias entre los factores de seguridad de las falanges ungueales y elementos óseos más proximales.

La estimación de las áreas de inserción de los tendones, son en general más grandes en las falanges ungueales del dígito central, esto debido a su mayor ancho medio lateral y robustez. Esto se invierte para *Apteryx haasti*, donde ambas falanges son muy delgadas y finas. También tiene mayor área de inserción la garra II de *Cariama cristata*, pero sin diferencias muy significativas. En las aves rapaces, es la garra del hallux la que presenta las áreas más grandes, mientras que en la falange del dígito III se registran los valores más bajos, lo que refleja sus menores dimensiones, y su papel secundario en actividades de aprensión de presas. Existe un cierto grado de incertidumbre en las falanges de *Psilopterus colzecus* debido al deterioro del material fósil, especialmente en la falange del dígito III. Las estimaciones basadas en considerar el área de inserción con una forma elíptica muestran consenso con las predicciones alométricas de Bennett (1996).

Para la fuerza máxima calculada en las falanges ungueales, se observa que en fororrácidos, es la falange del dígito central (III) la de mayor resistencia, comparando con las falanges del dígito interno (II) en un mismo individuo. En las especies de menor tamaño, como *Psilopterus* y *Cariama* esta relación se invierte. Existe la posibilidad que las fuerzas actuantes en la garra interna sean mayores en este rango de tamaños, mientras que las fuerzas de impacto durante la locomoción tengan mayor incidencia para las especies de mayor porte, particularmente a través del dígito central, que ha sido identificado como el principal impulsor de aves cursoriales durante la carrera (Abourachid & Renous 2000; Murray & Vickers-Rich 2004; Rubenson *et al.* 2008).

A pesar de que las falanges del dígito III presentaban las mayores áreas de inserción, el factor de la ventaja mecánica tiene mayor influencia en los resultados de las fuerzas de reacción y por consiguiente es la falange del dígito II donde se registran los valores más altos para fororrácidos. La misma tendencia se observó en aves rapaces actuales, donde la garra del hallux es más baja y larga que la del dígito II.

Los resultados de este estudio muestran estimaciones de factores de seguridad con valores dispares en las falanges ungueales de una misma especie. Esto se observa principalmente entre las falanges III y II de ñandú (*Rhea americana*) y el casuario común (*Casuaris casuaris*). En el caso del primero, la morfología de las falanges ungueales es muy particular, con secciones marcadamente triangulares, siendo la falange II mucho más alta dorso-ventralmente que la falange central (ver apéndice E, figuras E.16 y E.17). Para *Casuaris*, es reconocido que la garra del dígito interno (II) tiene forma alargada como un punzón (apéndice E, figura E.14), que el animal utiliza como defensa ante depredadores o invasores de su territorio (Folch 1992). La falange del dígito central no presenta un diseño que difiera del de las demás paleognatas analizadas (figura E.15). La misma condición puede observarse para las falanges II y III de *Paraphysornis*, por lo que se podría sugerir similar función que la falange II anteriormente mencionada (ver figuras E.6 y E.7). Para las especies más pequeñas se observa una relación inversa, las falanges III y II de *Psilopterus* presentan factores de seguridad significativamente bajos. Para estos resultados debe aplicarse precaución, debido a que pueden estar afectados por el grado de deterioro del material (ver figuras 2.4 y 2.5 en el capítulo 2). Tomando como referencia los resultados para *Cariama*, la falange ungueal II parece tener un papel más importante en actividades de riesgo

estructural que la falange del dígito central. Esto podría asociarse la función de las falanges de las especies de fororracinos como *Titanis walleri*, *Phorusrhacos longissimus* y *Devincenzia pozzi* debido a sus altos factores de seguridad (ver figura 4.9), pero la falta de falanges ungueales del dígito central en el registro paleontológico, genera cierta incertidumbre en este respecto. En los falconiformes actuales estudiados (*Harpia* y *Spizaetus*), es la falange del dígito I (hallux) la que tiene el factor de seguridad más alto. Estas falanges ungueales figuran con los valores más grandes en dimensiones entre las aves de presa (Ferguson-Lees & Christie 2001, Worthy & Holdoway 2002), especialmente en longitud (la falange I de *Harpia* tiene cerca de 7 cm) Las presas habituales de estas especies tienen un gran tamaño relativo a la masa corporal, entre ellas, un amplio rango de monos platirrinos, perezosos, zarigüeyas y roedores (Thiollay 1994). El poder y el tamaño diferencial del hallux en actividades de depredación son han sido remarcados en diferentes estudios en aves rapaces (Weick *et al.* 1980, Thiollay 1994, Ferguson- Lees & Christie 2001). Estudios filmicos de la posición de los dígitos en ataques de falconiformes (Goslow 1971, 1972) remarcan la acción de del dígito I en la acción de aprehensión de sus presas. Sustaita (2008) reporta los valores más altos de fuerza de agarre digital para el hallux de accipítridos y falcónidos. Sin embargo, para la fuerza de reacción ( $F_1$ ) de las falanges ungueales estudiadas, la relación se invierte, pues es la falange digital II la que presenta los valores más altos (ver tabla 4.2 y figura 4.6). Esto puede deberse a una mayor ventaja mecánica, acompañado de un bajo promedio de la ventaja mecánica en la falange ungueal I (ver apéndice B, tabla B.6). Esto implica que las garras del hallux (dígito I) son relativamente más largas que altas, mientras que las del dígito II son más cortas y elevadas (ver apéndice E, figuras E.19-E.22). Estos dos dígitos son los más robustos para la mayor parte de los falconiformes y, debido a que están en posiciones enfrentadas, cumplen la principal función en la acción de aprehensión de las presas (Raikow 1985; Fowler *et al.* 2009). Sin embargo, esta acción combinada en fororrácidos no está presente, debido a que la acción incumbente del dígito posterior no es comparable a la de los dígitos frontales, y donde además, el hallux es vestigial y elevado (ver capítulo 2, sección 2.1). La falange ungueal del dígito II podría utilizarse como un medio de aprensión sobre el sustrato, y luego utilizar el pico en la acción de descuartizar las presas. Similar acción se ha mencionado para *Cariama* (Gonzaga 1996), la especie más cercana filogenéticamente, y en con gran afinidad morfológica con la

subfamilia Phorusrhacinae, particularmente en las falanges ungueales y podales (discutido en el capítulo 2).

Para *Deinonychus*, el diseño apartado de las predicciones de la teoría de vigas curvas y la fuerte compresión medio-lateral explicarían los bajos factores de seguridad estimados (ver figura 4.9). Este registro ayudaría a comprender las fuertes adaptaciones observadas en las falanges podales, especialmente en las del dígito II, donde existe la capacidad de hiperextensión como una medida de seguridad para evitar el daño de sus enormes y curvadas garras (Ostrom 1969a, 1969b). En el caso de las falanges ungueales de las especies de mayor tamaño de fororrácidos, no se registra la misma condición.

El estudio del estuche córneo y su resistencia pueden aportar más elementos acerca de la función de estas estructuras.

### **4.3 APLICACIÓN DE ELEMENTOS FINITOS**

El análisis con elementos finitos (FEA) se basa en un método numérico general para la aproximación de soluciones de ecuaciones diferenciales parciales muy utilizado en diversos problemas de física e ingeniería (Zienkiewicz & Taylor 1994). Además es aplicado para estimar el desempeño de estructuras biológicas sujetas a regímenes variables de tensión y deformación. La modelización producto de esta metodología es una herramienta atractiva para la reconstrucción del comportamiento mecánico de sistemas musculo-esqueléticos en estudios zoológicos y paleontológicos. Este valor se basa en que i) se trata de una herramienta no invasiva, ii) reconstruye un patrón de tensiones en diversos sitios y profundidades a través del esqueleto, iii) es aplicable a taxones extintos y iv) es capaz de analizar estructuras y situaciones de carga complejas (Rayfield, 2007).

El método involucra dividir una estructura en varios elementos (piezas de la estructura), describiendo el comportamiento de cada elemento en una forma simple. Luego se reconectan dichos elementos a través de nodos que mantienen todos los elementos formando una estructura única. Este proceso implica un conjunto de

ecuaciones algebraicas simultáneas de gran complejidad, por lo que resolver dichas ecuaciones necesita la utilización de cálculos computacionales.

El sistema de ecuaciones algebraicas a resolver durante un análisis de elementos finitos de una estructura se define como:

$$\{F\} = [K] \{u\}$$

donde  $\{F\}$  es el vector de fuerzas nodales,  $[K]$  es la matriz de rigidez de los elementos, y  $\{u\}$  es el vector de desplazamientos nodales. Para establecer la matriz de rigidez de los elementos deben especificarse las propiedades mecánicas del o los materiales de la estructura biológica para modelar. Dadas ciertas condiciones de contorno específicas en la forma de fuerzas nodales y desplazamientos, el sistema de ecuaciones de equilibrio puede resolverse para los desplazamientos nodales desconocidos (incógnitas). Las tensiones y deformaciones en la estructura considerada pueden entonces determinarse con facilidad (una vez que son conocidos los desplazamientos nodales) usando las relaciones apropiadas derivadas de la teoría de elasticidad. Estas cantidades representan la solución a las ecuaciones discretas de elementos finitos.

Los elementos finitos tridimensionales permiten la evaluación de su estado de tensión a través del cálculo de las tensiones normales  $\sigma_x$ ,  $\sigma_y$ , y  $\sigma_z$ , definidas sobre los ejes de un sistema global de coordenadas cartesianas ortogonales (las cuales pueden resolverse en las tensiones principales  $\sigma_1$ ,  $\sigma_2$ , y  $\sigma_3$ ), y de las tensiones de cizalla  $\tau_{xy}$ ,  $\tau_{yz}$ , y  $\tau_{zx}$ , definidas sobre los planos engendrados por dichas coordenadas.

Los datos de entrada requeridos para un análisis con elementos finitos de una estructura biológica incluyen, además de los tamaños y posiciones de los elementos, algunas propiedades mecánicas de los biomateriales considerados, como el módulo de elasticidad de Young ( $E$ , la tensión extensiva o compresiva requerida para producir una unidad de deformación en el material), el módulo de cizalla para el material ( $G$ , razón de tensión de cizalla a deformación de cizalla), y la razón de Poisson para el material ( $\nu$ , razón de deformación longitudinal a deformación lateral). El análisis implica de tres etapas fundamentales: **i) el pre-procesamiento:** que implica la generación de los modelos tridimensionales de las estructuras de interés (mediantes escaneado digital,

tomografía, y posterior aplicación con software de procesamiento digital), determinación de cargas, propiedades del materiales, condiciones de contorno); **ii) el análisis:** que básicamente se trata del procesamiento y cálculo del software de los desplazamientos nodales, determinación de las tensiones y deformaciones debidas a las cargas aplicadas; **iii) el post-procesamiento:** que consiste en la representación e interpretación de los resultados.

Como cualquier herramienta de cálculo, el FEA provee de una estimación y no de soluciones exactas, y contiene errores y grado de incertidumbre. Por tanto, el usuario de un software FEA debe conocer la naturaleza física del problema de interés para y el comportamiento de los elementos finitos utilizados para evaluar correctamente los resultados (Cook 1995). En este sentido, en la presente tesis, los resultados del FEA serán contrastados con el estudio analítico de las falanges ungueales de las especies de estudiadas mediante la modelización de de vigas curvas en voladizo de sección elíptica. Los fundamentos de vigas curvas ya fueron descriptos en la sección 4.1. Además se modelará el estuche córneo de la falange ungueal estudiada utilizando FEA, enmarcados con fundamentos de vigas compuestas. Dichos fundamentos se describen en esta sección.

### ***Estudio de la falange ungueal II de *Titanis walleri*.***

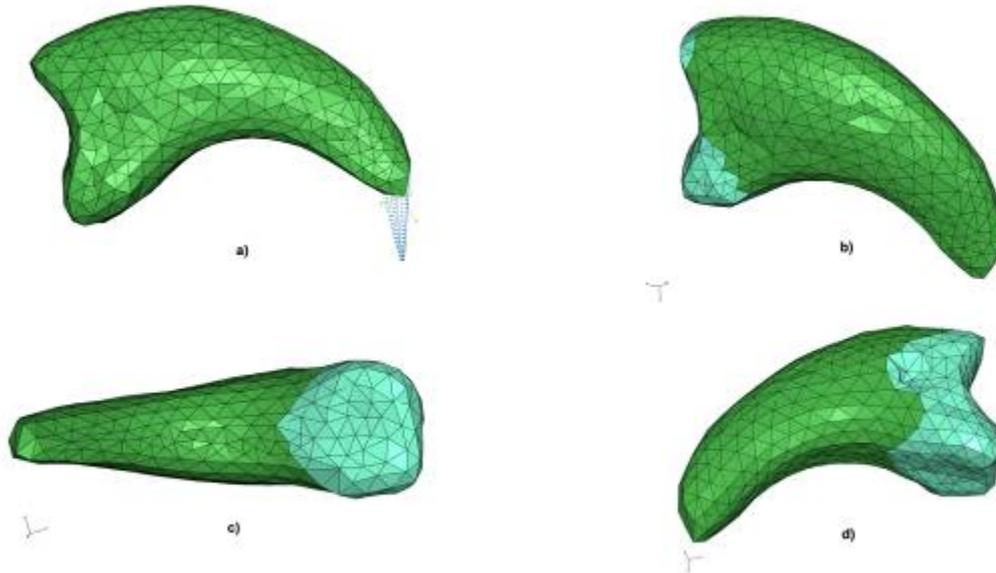
El espécimen analizado es la falange ungueal del dígito II asignada a la especie *Titanis walleri* (calcotipo de UF10417), material reportado y estudiado en el trabajo de Gould & Qitmyer (2005).

La técnica utilizada para generar las imágenes tridimensionales fue la fotogrametría digital de corto alcance. La misma consiste en el conjunto de métodos y procedimientos que tiene como objetivo calcular las dimensiones y posiciones de objetos en el espacio. Para genera las imágenes 3D de la falange ungueal se tomaron fotografías de diferentes ángulos y orientaciones. En las mismas se realiza un marcaje de puntos relevantes y se realiza una correspondencia de los puntos teniendo en cuenta la orientación de las fotografías, generando una imagen 3D a partir de diversas imágenes 2D. Se utiliza un programa de procesamiento gráfico de imágenes (CAD) para generar la imagen 3D (Basconcel & Calvo, 2008, para detalles del procedimiento consultar el apéndice D). Como resultado se obtiene un conjunto de puntos en el espacio

tridimensional para construcción de superficies y generación de mallas de elementos finitos. La nube de puntos generada a partir de la fotogrametría fue procesada mediante una serie de pasos que implican la aplicación de programas y algoritmos utilizados para generar la geometría tridimensional y la malla de elementos finitos. El modelo fue discretizado utilizando 5633 elementos tetraédricos cuadráticos (C3D10M) y el posterior análisis FEA y post-procesamiento fue realizado utilizando el software de FEA Abaqus (standard versión 6.8). Las propiedades del biomaterial considerado fueron las que se asignan corrientemente al hueso en vertebrados: módulo de Young: 10 GPa; razón de Poisson. 0,4 (Mazzetta, 2002; Mazzetta *et al.* 2004a y b; Mazzetta *et al.* 2009). Se asumió linealidad elástica para el material considerado. Esto implica relación lineal entre la tensión producida por la carga aplicada, y la deformación resultante del biomaterial. El criterio de falla del biomaterial es en función de los valores de falla manejados para el hueso en el análisis de vigas curvas (180 MPa en tracción y 280 MPa en compresión).

#### ***Reconstrucción y análisis de estuche córneo.***

Se realizó la reconstrucción del estucho córneo de la falange ungueal de *Titanis walleri*. El criterio utilizado fue determinar geoméricamente el ápice del estuche como el punto de intersección entre las curvas interna y externa de la falange ungueal. La forma de trazado de las curvas ya fue descripta en el capítulo 3 de esta tesis. Esto implicó un incremento de la longitud total de la falange ungueal de un 15% del núcleo óseo, coincidente con observaciones en falconiformes actuales (Manning *et al.* 2006). Además se consideró un agregado de un 15 % de la longitud total de material óseo para la reconstrucción de la porción distal final que se encuentra faltante en el material fósil. La morfología del estuche fueron delimitados en base a la observación de garras de *Cariama cristata*, opción tomada en base a los criterios ya explicados anteriormente (capítulo 2, sección 2.4). El modelo fue trazado y discretizado por el software de FEA Abaqus (standard versión 6.8). Se utilizaron 755 elementos de cáscara triangulares cuadráticos (STRI65) para el estuche córneo. En el extremo se colocaron nueve conectores del tipo viga (CONN3D2) para ubicar el ápice del estuche córneo donde se aplicó la carga. El valor de esta última es el mismo que el utilizado para la carga del análisis de FEA de la falange ungueal y el análisis de vigas curvas. La reconstrucción del estuche con su falange ungueal se muestra en detalle en la figura 4.10.



**Fig. 4.10- a) Modelo tridimensional de la falange ungual con la porción de estuche córneo marcada con conectores (en azul); b), c) y d) diferentes vistas de la falange ungual (porción ósea celeste) con estuche córneo (en verde).**

Las propiedades mecánicas de la  $\beta$ -queratina, biomaterial constituyente del estuche ungual y otras estructuras córneas de las aves-, consideradas en el FEA fueron las siguientes: módulo de Young (dependiente del grado de hidratación RH%): RH0% = 2,84 GPa, RH50% = 1,95 GPa, RH100% = 0,19 GP; y tensiones de falla (dependientes del grado de hidratación RH%)= RH0% = 90,28 MPa, RH50% = 68,68 MPa, RH100% = 14,03 MPa ( en base a estudios de estuche córneos de *Struthio camelus*, Bonser 2000, Taylor *et al.* 2004). Se realizó un análisis de sensibilidad respecto a los resultados obtenidos variando la razón de Poisson y no se encontraron diferencias significativas (entre 0,3 y 0,4, con diferencias menores a 5% en los resultados de tensiones máximas y mínimas). Corning & Biewener (1998) consideran un valor de 0,35 en el estudio de las propiedades mecánicas del raquis de plumas avianas. Manning *et al.* (2009) en el estudio del estuche córneo de falanges ungueales manuales asigna un valor de 0,3, basado en datos del estudio de cornamentas de mamíferos (Kitchener & Vincent 1987). En el presente estudio se tomará en cuenta los resultados con razón de Poisson= 0,4. Además se realizó un análisis de sensibilidad respecto a la variación del grosor del estuche córneo (para 1 y 2 mm, valores considerados en base a datos obtenidos de

observación personal del material estudiado en esta tesis de falanges ungueales y sus estuches córneos).

Este estudio se realizó con el objetivo de analizar el patrón de tensiones producido por la situación de carga descrita en la sección 3.1, sobre la falange ungueal, el estuche córneo y la interacción de ambos materiales. Dichos resultados fueron contrastados con los fundamentos teóricos de vigas compuestas (ver Timoshenko & Young 1968 y Alexander 1983), detallados a continuación.

La viga de sección simétrica mostrada en la figura 4.11, está compuesta por una porción central de material *A*, y dos capas externas de material *B*.

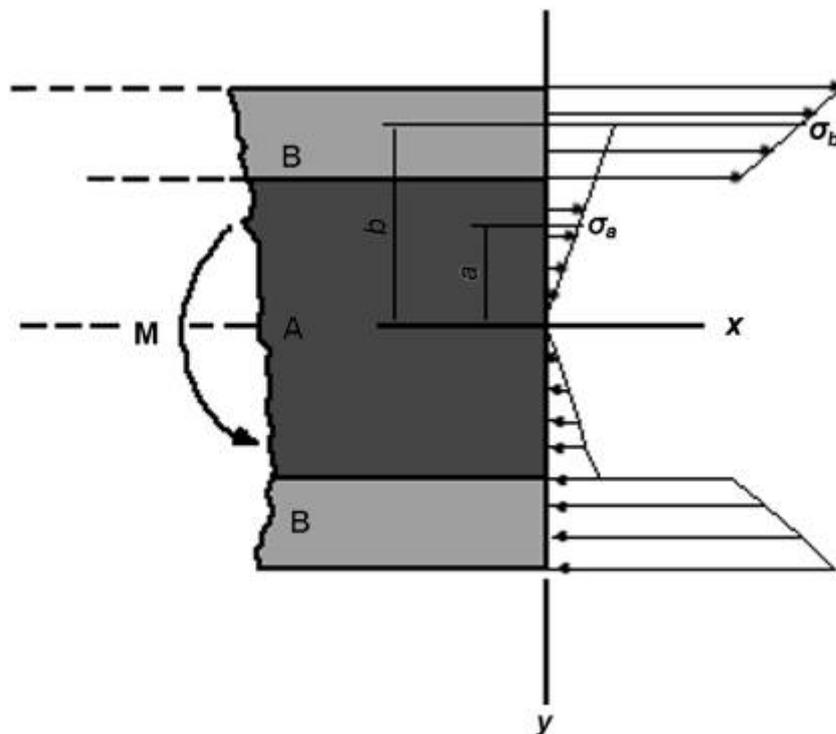


Fig. 4.11- Esquema de una viga compuesta con los materiales A y B.

Esta viga servirá como el modelo para el desarrollo de la distribución de tensiones. Se asume que la sección considerada es simétrica con respecto al plano *xy* y *xz*, y un momento *M* es aplicado en el plano *xy*. Asumiendo un comportamiento lineal elástico y que las secciones consideradas permanecen planas, la relación entre las respectivas deformaciones de los materiales implicados es:

$$\varepsilon_b = \varepsilon_a \frac{b}{a} \quad (1)$$

donde  $\varepsilon$  es la deformación a la distancia  $a$  y  $b$  a partir de la *línea central* o *media* de la viga. En términos de tensión, implica

$$\frac{\sigma_b}{E_B} = \frac{\sigma_a}{E_A} \left( \frac{b}{a} \right) \quad (2)$$

donde  $\sigma$  es la tensión correspondiente a las distancias  $a$  y  $b$ , y  $E$  es el módulo de Young correspondiente para el material  $A$  y  $B$ . A partir de la ecuación (2), la relación entre la distribución de tensiones es:

$$\sigma_b = \sigma_a \left( \frac{E_B}{E_A} \right) \left( \frac{b}{a} \right) \quad (3)$$

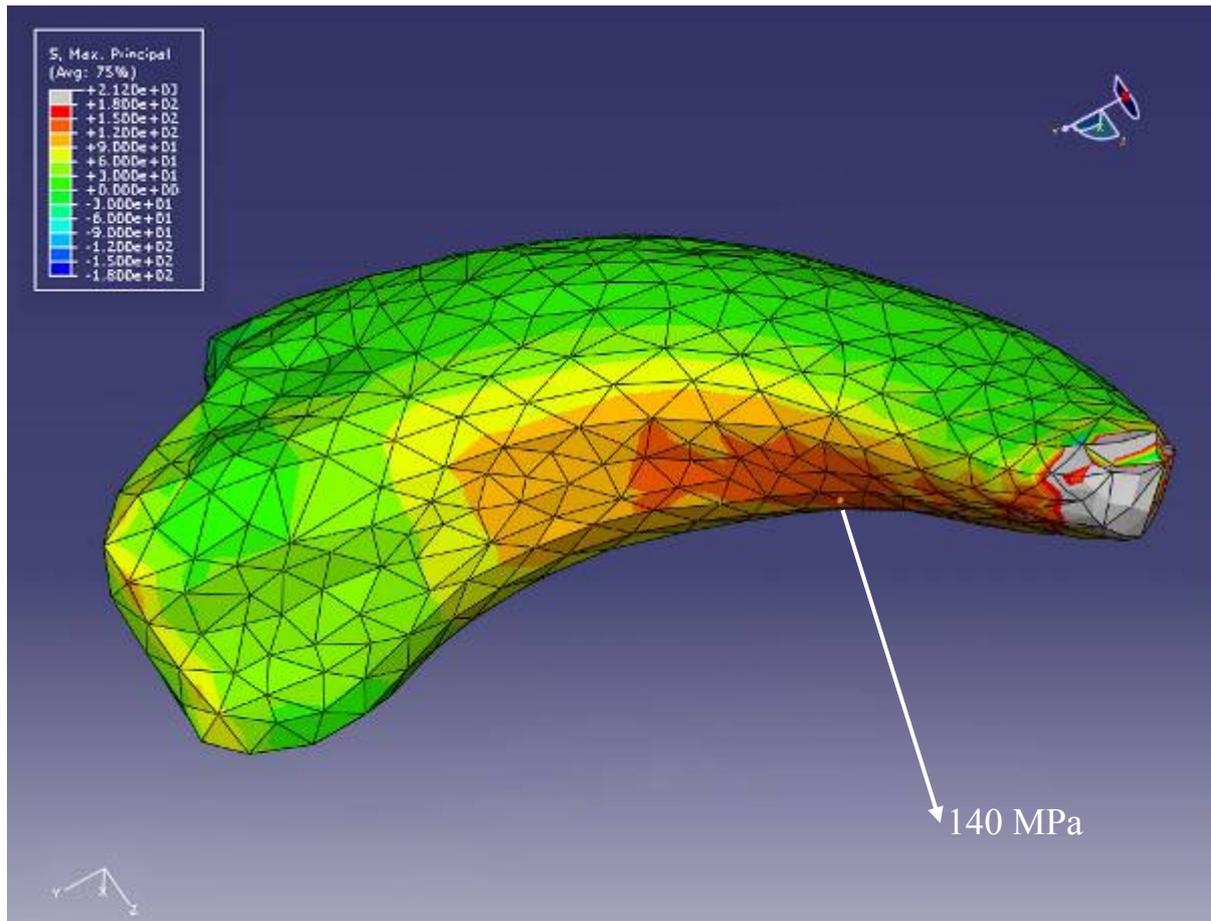
A partir de esta relación, es evidente que la unión entre los dos materiales, donde la distancias  $a$  y  $b$  es igual, hay un cambio abrupto en la tensión determinada por la razón de módulos de elasticidad  $\left( \frac{E_B}{E_A} \right)$ .

En este trabajo no se realizaron cálculos teóricos de las tensiones resultantes en el estuche, pero si se hizo un análisis teórico de la distribución de tensiones esperada y las dimensiones óptimas del estuche córneo que serán comparadas con los resultados del estudio de FEA.

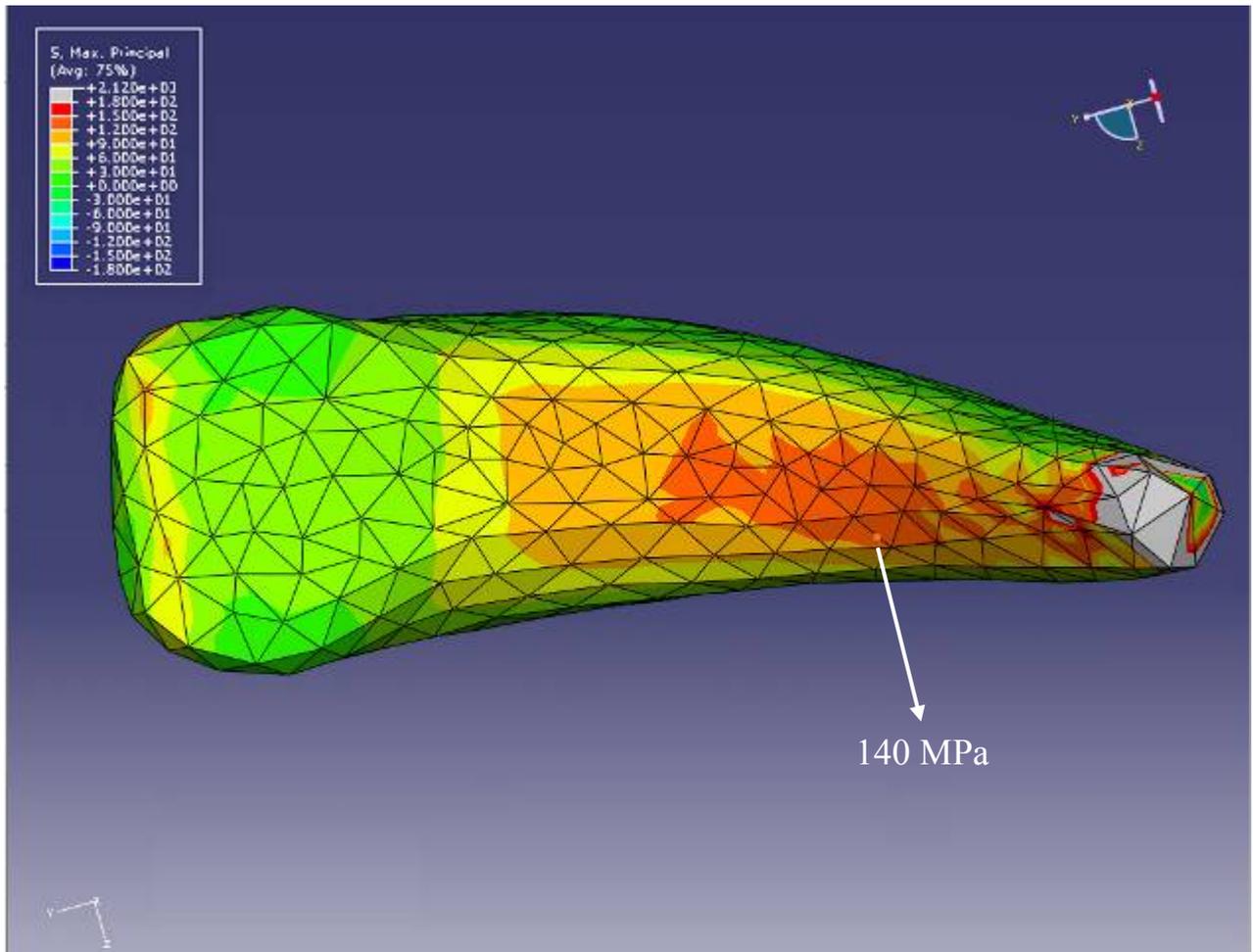
### **Resultados**

El modelo tridimensional de la falange ungueal II de *Titanis walleri* fue realizado sin considerar la parte faltante del ápice ungueal (*apex phalangis*), elemento de 1,1 cm, que fue tomado en cuenta en el estudio de vigas curvas (ver tabla B.5). En función de esto, tomando la variación de longitud y brazo de palanca, la diferencia entre

la tensión principal máxima obtenida en el mapeo de la falange de *Titanis* fue de 2% (ver figuras 4.12 y 4.13). Las tensiones principales mínimas presentan una diferencia del % 5 (ver apéndice D, figura D.4). Las regiones más distales de los mapeos de tensiones, tanto en las figs. 4.12 y 4.13, como en la figura D.4, representan artefactos del FEA debido a singularidades del modelo, por lo que los valores de tensión están fuera de escala (en colores grises y oscuros).

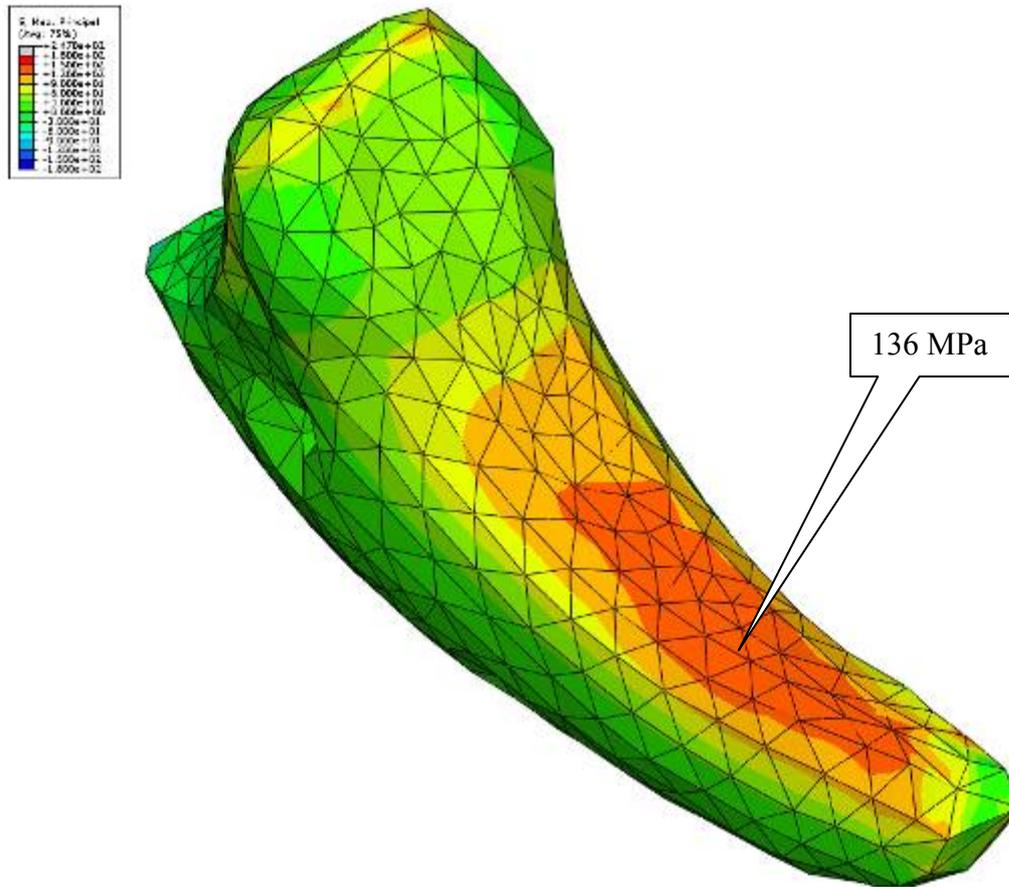


**Fig. 4.12-** Mapeo de tensiones de FEA. Se marca el punto de tensión principal máxima (Longitud total de la garra 71,9 mm).

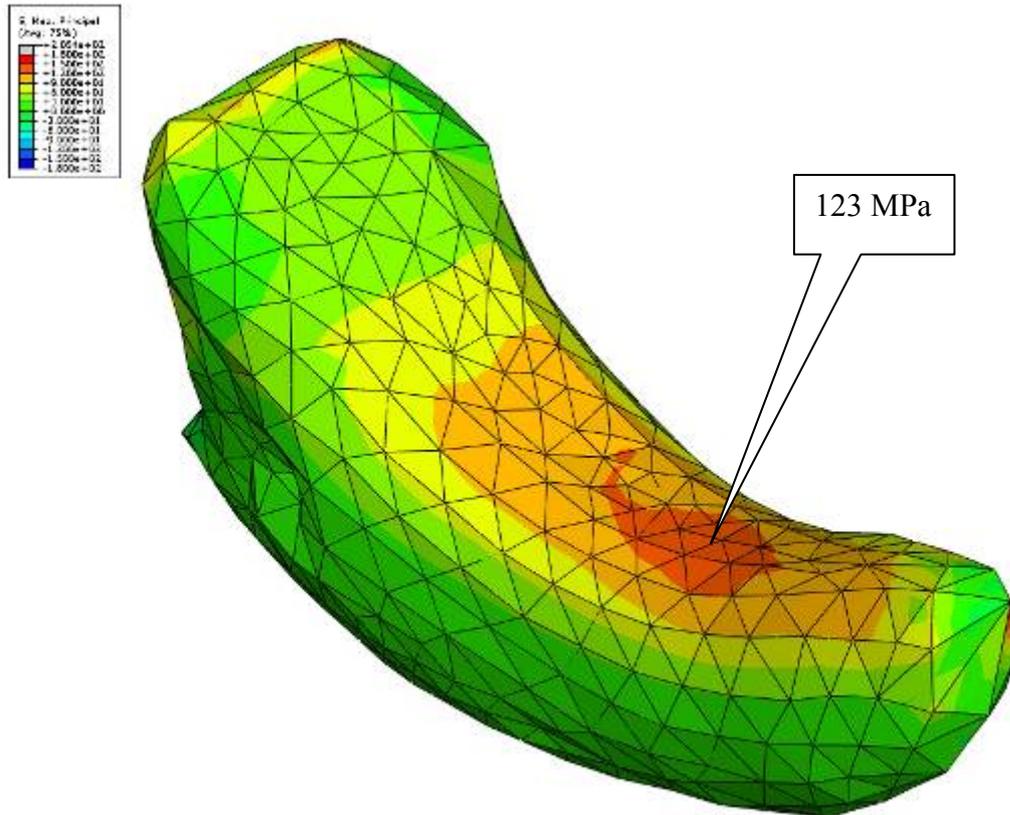


**Fig. 4.13- Mapeo de tensiones de FEA (vista ventral). Se marca el punto de tensión principal máxima (Longitud total de la garra 71,9 mm).**

En las figuras 4.14 y 4.15 se muestra el mapeo de tensiones principales máximas sobre la falange ungueal (porción ósea) para los grosores de estuche córneo de 1 y 2 milímetros, con un grado de hidratación (RH%) de 60% y un correspondiente módulo de Young (E) de 1,59 GPa.



**Fig. 4.14-** Mapeo de tensiones de FEA. Se marca la tensión principal máxima sobre la porción ósea cubierta con un estuche córneo de 1 mm.  $E= 1,59$  RH%= 60%.



**Fig. 4.15-** Mapeo de tensiones de FEA. Se marca la tensión principal máxima sobre la porción ósea cubierta con un estuche córneo de 2 mm.  $E = 1,59$  RH%= 60%.

En la figuras 4.16, 4.17 y 4.18 se presentan las distribuciones de tensiones sobre el estuche córneo (para un grosor de 2 milímetros) y tres valores del grado de hidratación (RH%) del estuche y su correspondiente módulo de Young (E). Los resultados del análisis de sensibilidad respecto de la variación de la razón de Poisson y la variación de grosor del estuche córneo (1 milímetro) para la situación de RH%=60%, y módulo de Young (E) = 1,59 GPa, son expuestos en las figuras D.5 y D.6 del apéndice D.

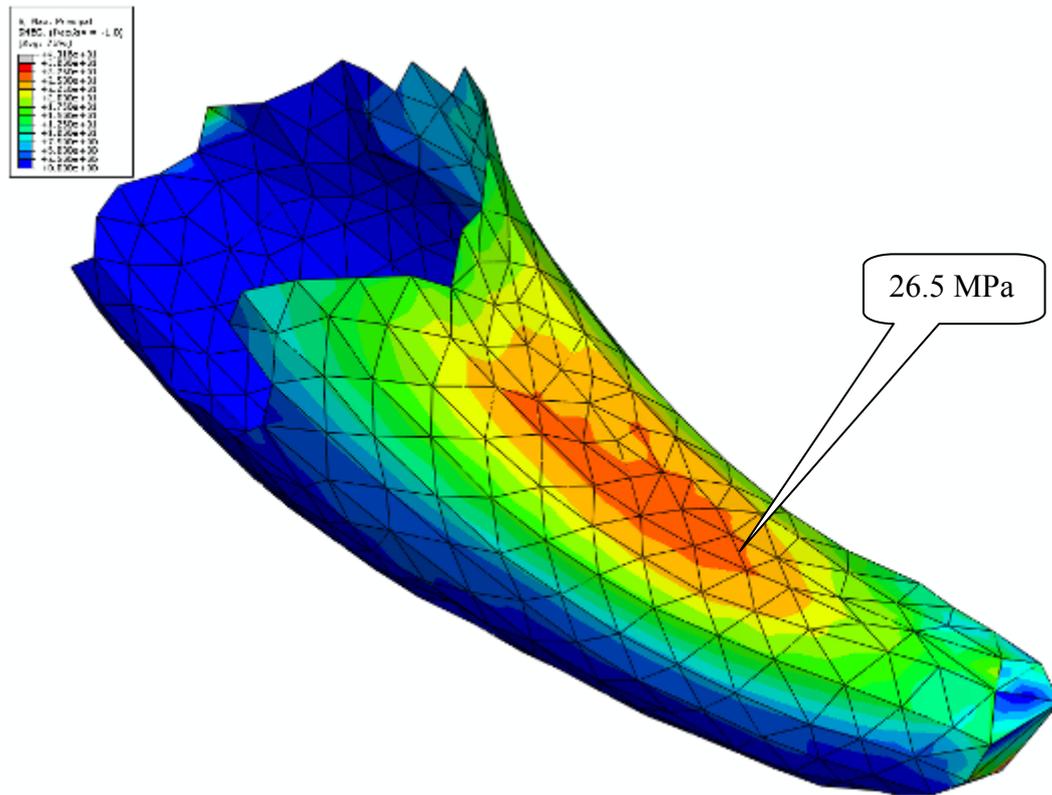
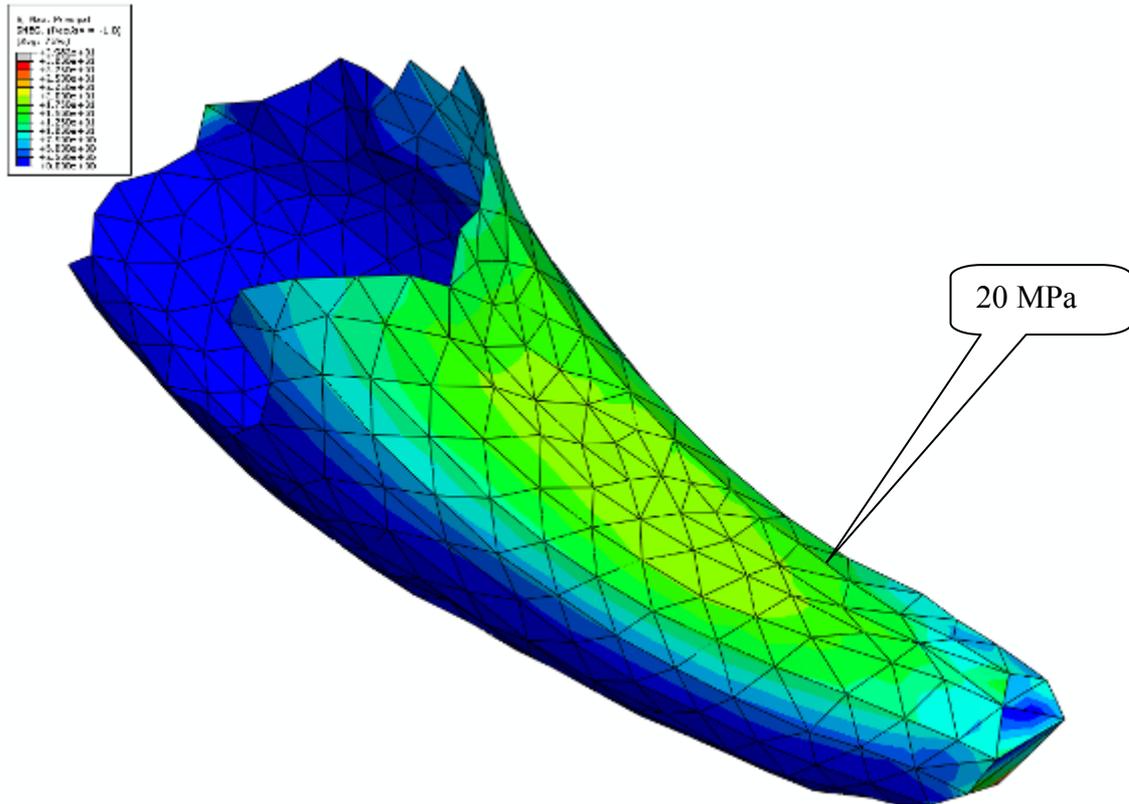


Fig. 4.16- Mapeo de tensiones de la garra (no se visualiza porción ósea). Se marca la tensión principal máxima. Grosor de estuche= 2 mm. E= 2,84 GPa; RH%= 0%.



**Fig. 4.17- Mapeo de tensiones de la garra (no se visualiza porción ósea). Se marca la tensión principal máxima. Grosor de estuche= 2 mm. E = 1,95 GPa; RH%= 50%.**



El material córneo de vertebrados está formado fundamentalmente por queratina. Sin embargo, esta proteína toma diferentes formas según el grupo estudiado. En mamíferos, el componente principal es la  $\alpha$ -queratina que adopta una disposición espacial en hélice. Existe un número amplio de estudios del comportamiento mecánico en mamíferos, especialmente en los cascos córneos de caballos (Bertram & Gosline 1986, 1987; Thomason *et al.* 1992, Douglas *et al.* 1996). Para las estructuras córneas en aves y reptiles, la forma espacial de la queratina es en láminas planas y se denomina  $\beta$ -queratina (Fraser & MacRae 1980).

Existe una alta variabilidad del comportamiento mecánico de las estructuras compuestas de queratina, dependiente de su grado de hidratación (Bertram & Gosline 1987). La humedad interna de un estuche córneo puede definirse por gradientes horizontales y verticales de humedad. En las capas superficiales, en general el grado de hidratación tiende a ser nulo, mientras que aumenta hacia el interior debido a los líquidos producidos por el metabolismo de las células dérmicas. Los gradientes verticales van descendiendo desde el punto germinal del estuche (que generalmente se localiza en la cara dorsal para cascos de caballos) hacia la zona basal. Además estos gradientes se ven afectados por el grado de humedad del ambiente externo (ambientes acuáticos, superficies húmedas, etc). Estudios en varias estructuras compuestas por queratina en vertebrados, establecieron que existe una relación inversa entre el grado de hidratación el módulo de elasticidad (Fraser & MacRae 1980, Taylor *et al.* 2004). Este parámetro ofrece incertidumbre para la determinación de la resistencia estructural del estuche córneo. El análisis de las propiedades mecánicas de los estuche córneos de las falanges ungueales del avestruz africano (Bonser 2000, Taylor *et al.* 2004) reportan un alto grado de isotropía en el comportamiento estructural. Se especula que esta propiedad puede deberse al bajo grado de predictibilidad de los regímenes de carga a las que se ven sometidas estas estructuras. Similar condición fue reportada para los cascos córneos de caballos (Thomason *et al.* 1992). Manning y colaboradores (2009) estudiaron el comportamiento mecánico de la garra de la falange ungueal del dígito manual III del dromeosáurio *Velociraptor mongoliensis*, aplicando la técnica del FEA. Este trabajo no toma en cuenta la variabilidad del módulo de elasticidad de la queratina dependiente del grado de hidratación. Tampoco no consideran los resultados de Taylor *et al.* 2004, y asignan a la queratina del estuche córneo propiedades anisotrópicas. Discriminan en las diferentes propiedades mecánicas de las regiones del tejido óseo en la falange ungueal

estudiada (región cortical superficial y región trabecular en la región proximal y tubérculo flexor). Considerando estas divergencias, sus resultados parecen coincidir con los aquí presentados, especialmente en la diferencia de tensiones entre las caras dorsal y ventral.

Teniendo en cuenta que en promedio, la  $\beta$ -queratina es 10 veces menos rígida que el hueso ( $\frac{E_{\text{queratina}}}{E_{\text{hueso}}} = 0,1$ ) para el rango de hidratación (RH%=100% - RH%=0%),

las tensiones de falla en el estuche córneo no son alcanzadas durante la aplicación de la carga propuesta. Sin embargo, esta misma situación de carga es suficiente para quebrar el núcleo óseo. Por consiguiente, el estuche córneo sufre las consecuencias producidas en el núcleo óseo de las posibles cargas involucradas en la garra. Los resultados reflejan que las tensiones no disminuyen significativamente las tensiones en el núcleo óseo (ver figuras 4.14 y 4.15), incluso variando de 1 a 2 mm el grosor del estuche córneo. Sin embargo debería existir un óptimo de gasto de material y protección de la falange ungueal. A partir de los fundamentos de vigas curvas (ecuación 3), se puede predecir el grosor óptimo del estuche córneo. La relación  $\frac{b}{a}$  afecta drásticamente las tensiones

resultantes. Una relación alta implicaría una sección de estuche córneo mayor, lo cual implicaría mayor resistencia. Sin embargo, debe existir un tamaño adecuado, debido a las restricciones funcionales y metabólicas producidas por portar garras demasiado grandes. Si la relación fuera baja aumentaría el efecto de las cargas sobre el estuche córneo y por consiguiente, en la falange ósea. Debido al comportamiento elástico del estuche córneo, la ventaja de tener un estuche córneo, sería la que este cumpliera la función de absorber parte de las tensiones en la falange ungueal. Fijando la tensión de falla del núcleo central óseo en tracción (180MPa), y a partir de la ecuación (3) de esta sección, se establece la condición  $\frac{b}{a} < 2$ , para RH%=0% y 50%. Un cotejamiento de las

medidas de la falange de *Titanis*, a partir de los casos estudiados con un grosor de estuche de 2 y 1 mm, el promedio es 1,2 y 1,1 respectivamente, nunca superando el límite establecido (cálculos a partir de datos del apéndice C). Para RH%=100% la relación debe ser menor a 4, lo que no se registra en ningún caso cotejando con las falanges y estuches córneos correspondientes, por lo que se descarta como situación plausible.

A partir del presente enfoque, también podría realizarse la estimación del efecto del incremento de longitud del estuche córneo desde el ápice de la falange ungueal. Una extensión longitudinal excesiva del estuche implicaría grandes momentos mecánicos. Manning y colaboradores (2006) estimaron a partir de sus observaciones en falconiformes que la extensión del estuche córneo respecto del núcleo central es de 15 % de la longitud total, y advierten problemas funcionales de una mayor extensión en la garra del dígito II del dromaeosaurio *Deinonychus antirrhopus*, dada su extrema curvatura. En el estudio de la garra de *Titanis*, se aplicó este criterio, que puede considerarse como conservador.

A pesar de que no se pueden estimar concretamente cuál sería el factor de seguridad de los estuches córneos, podría especularse que deberían ser altos debido al comportamiento en las situaciones de carga que implican la falla del estuche córneo. Similar relación puede observarse en los cálamos de plumas de vuelo de palomas, donde se registraron altos factores de seguridad (Corning & Biewener 1998). La condición isotrópica en la  $\beta$ -queratina, material constituyente de los estuches córneos de falanges ungueales en las aves sugiere la baja predictibilidad de los regímenes de carga durante las actividades vitales, tanto para la locomoción terrestre como en actividades de depredación (Bonser 1996, 2002 y 2004).

La distribución de tensiones en la garra estudiada se mantiene igual en el estuche córneo que en el análisis de la falange ungueal. Es decir que las tensiones principales máximas son mayores en la cara ventral. La superficie dorsal de la garra de las aves crece más rápido que la superficie ventral produciendo una estructura curvada (King & McLelland 1984). Existe una placa dorsal arqueada, de queratina dura y una placa ventral más blanda y menos opaca (Lucas 1993, Stettenheim 2000). Esta condición se pudo observar durante el manejo de material de aves actuales consultado para esta tesis. El diseño aquí estudiado difiere significativamente del tipo de estuches observados en algunas especies de aves corredoras actuales, como las paleognatas *Struthio*, *Rhea*, y *Dromaius*, y avutardas (familia Otididae), donde la morfología es claramente más próxima a la observada en cascos de caballos. Estas aves pueden correr a velocidades altas que pueden mantener durante largas distancias (Folch 1992a, b y c; Collar 1996). Es probable que en las mencionadas especies, el papel de las falanges ungueales sea

mayor durante la fase de impulso en la locomoción terrestre. (Gatesy 1995, Abourachid & Renous 2000). El diseño tipo pezuña ha sido propuesto para *Dromornis stirtoni*, especie gigante terrestre de la familia de aves extinta de los dromornítidos (Aves: Anseriformes), del terciario de Australia (Murray & Vickers-Rich 2004). Sin embargo, la presencia de este diseño no siempre tiene una conexión con la morfología de las falanges ungueales. Como ejemplo, la falange ungueal III del avestruz africano (que posee pezuñas) no guarda ninguna similitud con la misma falange de *Dromornis*. En este sentido, sería aventurado proponer algo similar en función de las diferencias entre las falanges de los brontornitinos y las de los demás grupos de fororrácidos. Sin embargo, la observación anatómica y la comparación con cariámidos actuales (ver capítulo 2), apoyan la morfología modelada para el estuche en la falange ungueal II de *Titanis*.

El desgaste por abrasión y rotura del estuche en actividades de depredación y locomoción no pueden ser descartados (Alexander 1983). Las garras de los vertebrados son modeladas por el desgaste producido por la interacción con el ambiente, y existe un equilibrio entre el excesivo desgaste y el sobrecrecimiento, y ambos casos pueden afectar la funcionalidad. Bonser (1996), mediante técnicas de indentación, determina el grado de dureza de la queratina para estructuras córneas de aves. Este trabajo reporta una resistencia intermedia de los estuches córneos al desgaste abrasivo, inferior a la del estuche de picos, y superior a las plumas. Otro factor importante en el estudio del desgaste abrasivo es el grado de pigmentación, especialmente la del pigmento de melanina, que confiere mayor resistencia a la abrasión (Stettenheim 2000). Bonser (2002) reporta que propiedades de dureza por indentación también pueden verse afectadas por el grado de hidratación. Basado en estos estudios, el papel de esta propiedad mecánica debe ser tenido en cuenta en el estudio de las garras. A pesar de la alta tasa de regeneración de las partes córneas en vertebrados, las deformaciones o roturas por desgaste pueden significar un elemento significativo para la depredación y el gasto metabólico en aves depredadoras terrestres como los fororrácidos.

Hamrick (2001) remarca la prevalencia de procesos de convergencia y paralelismo en las estructuras de garras y uñas en mamíferos, que indicarían múltiples vías morfogenéticas de cambio evolutivo en los apéndices de los miembros distales. Sería interesante explorar si la diversidad de estuches córneos en aves ha sido producto

de diferentes vías evolutivas o existe un origen común de los diseños actualmente observados.

#### **4.4 SUMARIO**

Las falanges ungueales y el estuche córneo de las aves terrestres y depredadoras actuales están diseñadas en función de los fundamentos teóricos aquí desarrollados. En particular, las garras de las especies de fororrácidos estudiadas cumplen con los requisitos de diseño óptimo basado en la teoría de vigas curvas. A partir de los resultados, quedan expuestas las diferencias mecánicas y funcionales entre las garras de dinosaurios dromeosáurios y fororrácidos. Sin embargo, algunas propiedades mecánicas como el desgaste por abrasión pueden ser el factor determinante para desarrollar adaptaciones para evitar el contacto de las garras podales en fororrácidos y *Cariama cristata*, en especial de las falanges ungueales del dígito II, grandes y curvadas. En particular, las falanges ungueales del dígito II de las especies de la subfamilia Phorusrhacinae exhiben falanges suficientemente resistentes para actividades de reducción de presas, principalmente por retención de las mismas contra el suelo u otras superficies.

---

## CAPÍTULO §.5

# CONSIDERACIONES FINALES

---

*...A nuestros poetas del porvenir reservo las historias de las aventuras de estos colosos y de sus luchas en las dilatadas mesetas patagónicas, que fueron entonces, quizá, jardines de ensueños y de misterio donde Flora, la divina, vengábase de Fauno adormeciendo en el encanto de sus regias galas a indefensos Gravigrados e incautos Liptopternos, para ofrendarlos en holocausto a la amistad protectora del tirano, el voraz y maligno Phororhacos!...*

**Extracto de Lucas Kraglievich (1920)**

El abordaje de la paleobiología de los fororrácidos implica el estudio de estructuras que habrían participado en la locomoción terrestre (algunas especies habrían sido capaces de alcanzar altas velocidades de carrera, ver Blanco & Jones 2005), y posiblemente en actividades de depredación. En este sentido, la búsqueda de un único análogo funcional actual será infructífera. Los fororrácidos combinan características de aves depredadoras (como los fuertes picos comprimidos lateralmente y las falanges ungueales curvadas), y de las grandes aves terrestres (en especial el gran tamaño corporal, longitud de los miembros posteriores, reducción de los miembros anteriores y la muy probable incapacidad de vuelo). Esta es una limitación de estudio, y es un factor inherente en las inferencias generadas en esta tesis.

El análisis morfofuncional en base a taxones actuales implica establecer conexiones confiables entre estructura y función. Sin embargo, algunos autores han señalado diversas críticas a esta metodología aplicada para animales fósiles (Lauder 1995). En el caso de la función de las falanges ungueales en aves, como fue señalado en el capítulo 3, existen diversos grupos trepadores (ej. ordenes Piciformes y Paseriformes) y grupos depredadores (orden Falconiformes) que portan garras con grado de curvatura comparables, pero no comparten las mismas funciones. Debido a estas razones, las principales interpretaciones en el estudio morfométrico de esta tesis son fundamentalmente morfológicas. En particular se establece la similitud de las falanges ungueales del dígito interno (II) de fororrácidos y *Cariama cristata*. Las inferencias paleobiológicas a partir de los hábitos en los cariámidos implican dificultades, debido a la falta de consenso para el uso de la falange ungueal II. Se ha propuesto el papel de retención de presas, otros niegan su acción depredadora, y otros proponen el uso de la misma como ayuda para trepar árboles (Gonzaga 1996 y referencias allí citadas).

Son numerosos los estudios sobre la alometría diferencial presentes en los algunos elementos anatómicos de aves gigantes presentes en el registro fósil. Para los fororrácidos ya se ha evaluado las grandes dimensiones de sus cráneos como una característica alométrica distintiva (Witmer & Rose 1991; Murray & Vickers-Rich 2004; Bertelli *et al.* 2007). El crecimiento diferencial de algunas partes del cuerpo de los animales puede deberse a alteraciones programadas del desarrollo ontogenético denominadas bajo el nombre genérico de heterocronías. Tanto en aves fósiles como actuales, la condición no voladora está fuertemente ligada con la retención de caracteres

juveniles, en un proceso llamado neotenia (Livezey 1995). Los estudios morfométricos pueden identificar señales alométricas en aves que pueden haber sido generados por mecanismos heterocrónicos (Livezey 1988, 1989, 1992, 1993). Andors (1988) señala que la evolución del gigantesco tamaño de los diatrímidos, estaría influenciada por mecanismos heterocrónicos. Se ha justificado que la reducción de la demanda energética podría promover la condición no voladora en aves con recursos limitados, especialmente en regiones insulares (MacNab 1994). Esta última razón no parece explicar la historia evolutiva de los fororrácidos, que evolucionaron en Sudamérica, un continente que estuvo por momentos aislado, pero que no parece cumplir con una condición insular, debido fundamentalmente a su gran superficie. En esta tesis se ha expuesto que las falanges ungueales de fororrácidos no son especialmente largas para su tamaño corporal, elemento que no aporta bases para concluir la acción de un mecanismo heterocrónico. Sin embargo, para una confirmación de la presencia de señales heterocrónicas es necesario conocer la material de individuos juveniles, que por el momento no se conocen en fororrácidos. Las evidencias de los procesos de desarrollo embrionario observados en los aepyornitidos de Madagascar son excepcionales en aves fósiles (Balanoff & Rowe 2007). Otro elemento que diagnostica las heterocronía en aves es el plumaje laxo o piloso, característica neoténica presente en ratites y otras aves no voladoras (Livezey 1995, Feduccia 1999). No existen evidencias fósiles de plumaje de fororrácidos, pero la presencia de plumaje juvenil en adultos registrado en otras aves gigantes fósiles y modernas extintas promueve a considerar esta posibilidad (Cockerell 1923 para *Diatryma*, evidencia negada por Wetmore 1930; Livezey 1993 para *Raphus cuculatus*; para ejemplares de moas con plumaje consultar Worthy & Holdoway 2002 y referencias allí citadas). Sin embargo, Murray & Vickers-Rich (2004) discuten sobre la universalidad de este rasgo en aves gigantes, remarcando las dificultades de identificar esta clase procesos ontogenéticos en el registro fósil.

Las aproximaciones morfofuncionales basadas en modelos biomecánicos y similares guardan una gran potencialidad para generar hipótesis respecto a aspectos paleobiológicos en base al material fósil. Sin embargo, la complejidad de algunas estructuras biológicas puede generar dificultades para la elaboración de un modelo teórico (Nieto & Rodríguez 2003). En este sentido, la uniformidad de la morfología de las falanges ungueales, modeladas a través del marco teórico de vigas curvas ha

ayudado a comprender el diseño subyacente presente en fororrácidos y diversos grupos de aves actuales. La aplicación de técnicas informáticas de gran poder de cálculo como los elementos finitos ha permitido corroborar estos resultados, y modelar estructuras no preservadas, como el estuche córneo. Este último, de gran importancia para aves depredadoras pudo ser un factor clave para los fororrácidos. Las grandes y curvadas garras que comparten con los cariámidos actuales sugiere algún tipo de mecanismo anatómico que le permitiera a estas grandes aves cursoriales poder portar elevar las garras y evitar el desgaste por abrasión e incluso rotura (ver capítulo 4). Otros animales terrestres adaptan mecanismos anatómicos para evitar el desgaste de garras córneas, como la mayoría de los felinos que presentan sistema de reversión ungueal (Turner & Anton 1997). Para el caso del guepardo (*Acinonyx jubatus*), el felino con hábitos más cursoriales, existe un balance entre la carrera y las garras como armas para reducir presas. Se aprecia que el dígito I que porta una poderosa garra curvada y comprimida lateralmente, y que utiliza para derribar presas, es elevado con respecto a los otros dígitos que llevan garras más romas, no retráctiles, que soportan el peso del cuerpo durante la carrera (Turner & Anton 1997; Russell & Bryant 2001). La analogía planteada entre fororrácidos y dinosaurios dromeosáuridos implica diversas diferencias anatómicas y funcionales. A esto se suma la divergencia en las proporciones de la anatomía apendicular posterior, con especiales consecuencias en las características locomotoras que diferencian a las grandes aves cursoriales y los dinosaurios bípedos (Jones *et al.* 2000). A pesar de estas diferencias, la función de evitar la rotura o desgaste de la falange ungueal y su estuche córneo deben haber sido un factor de similar importancia en fororrácidos y dromeosáurios.

Como se ha podido apreciar en el capítulo de revisión de la anatomía digital (capítulo 2), estas soluciones de extensión del dígito interno de fororrácidos no presentan el grado de especialización que se aprecia en las falanges podales e ungues de dromeosáurios. Estos últimos presentan un diseño de sus garras especialmente adaptado para cortar y desmembrar a sus presas, lo que también implican factores de seguridad estructural bajos. En fororrácidos, como en diversos grupos de aves depredadoras actuales, el diseño está especialmente preparado para la retención de presas. La diferencia fundamental, es que los fororrácidos no cuentan con un dedo posterior oponible funcional, lo que implica que carecen de la capacidad de aprehensión

digital de la mayoría de las aves rapaces. Esta condición puede representar un compromiso con la locomoción terrestre a gran velocidad, como se ha asociado a las grandes aves corredoras actuales (Raikow 1985). Clark & Alexander (1975) estudian la mecánica de las patas de la codorniz japonesa (*Coturnix japonica*), planteando los cambios de energía interna y externa del sistema de los miembros anteriores, y considerando la variante del cambio de dimensión digital respecto al rendimiento energético durante la carrera. Basado en el estudio anterior, Reilly (2000) realiza un estudio cinemático experimental de la locomoción terrestre de la misma especie. Con este tipo de enfoques, sería interesante realizar el estudio de la contribución del número y arreglo de los dígitos en el rendimiento de la carrera para las diferentes estrategias anatómicas de aves con hábitos cursoriales. Para estos enfoques sería importante considerar los grupos fósiles afines a cariámidos y fororrácidos, como las familias Idiornithidae y Bathornithidae (para una revisión general de Bathornithidae ver Cracraft 1968; para ambos grupos ver Olson 1985 y Feduccia 1999). El desarrollo del halux (I), observado en el material fósil de estas dos familias, se interpreta como un dígito funcional, que se asocia a una condición menos cursorial que los cariámidos actuales (Wetmore 1944 para Bathornithidae; Mayr 2000 para Idiornithidae).

El estudio de resistencia mecánica por elementos finitos en falanges podales de dinosaurios ornitópodos (Moreno *et al.* 2007) expone la mayor resistencia estructural en las falanges más cortas. Esta observación podría evaluarse en las falanges podales de fororrácidos, que podrían tener la función de las falanges del secretario (*Sagittarius secretarius*) y el águila culebrera congoleña (*Dryotrionchis spectabilis*, familia Accipitridae) que matan a sus presas con repetidos impactos de sus patas (Kemp 1996 y Thiollay 1996, respectivamente). Esta conducta podría tener una afinidad funcional con la capacidad de romper huesos, sugerencia realizada a partir del sobrediseño de los huesos de los miembros posteriores de algunas especies (Blanco & Jones 2005 y Jones 2005). Sería importante evaluar la función del mecanismo de extensión de la falange ungueal del dígito interno durante la aplicación de tales golpes. El papel de las almohadillas digitales para estas actividades debería ser también estudiado. En su estudio ecomorfológico, Hopson (2001) marca que las falanges podales más distales de las aves perchadoras son más largas que las proximales en el dígito central (III). En las aves terrestres, son las falanges proximales las más elongadas. Pero esta condición no es

totalmente explicativa, ya que esta característica es compartida por formas que tienen hábitos arborícolas. Un ejemplo de esto, son los cariámidos actuales, pero se pueden mencionar las familias Cracidae, Numidae, Megapodidae, Cathartidae, y algunos representantes de la familia Columbidae, estudiadas en esta tesis. Las falanges podales distales curvadas en forma dorsoventral observadas en aves perchadoras y algunos mamíferos arborícolas fósiles y actuales (ej. Feduccia & Vorhies 1989 para aves fósiles; Jungers *et al.* 1997 para mamíferos fósiles), no es un indicador exclusivo de hábitos arborícolas, ya que existen especies con hábitos terrestres y arborícolas con falanges podales distales rectas; los cariámidos actuales son nuevamente un ejemplo explicativo de esta doble condición.

La calidad de las estimaciones de masa corporal en las especies de estudio es de gran importancia en la aplicación de los modelos biomecánicos aplicados en esta tesis. Las estimaciones de Alvarenga & Höfling (2003) en base a la metodología planteada por Campbell Jr. & Marcus (1992) en base a los diámetros femorales puede generar resultados de naturaleza circular en los estudios de resistencia ósea, debido a que las tensiones calculadas en los huesos son proporcionales al volumen. Metodologías como las propuestas en Murray & Vickers-Rich (2004), donde se estiman los volúmenes corporales serían más idóneas en este sentido, pero necesitan de un gran conocimiento de la anatomía ósea y muscular que no siempre es accesible en grupos fósiles. La aplicación de ecuaciones alométricas en base a longitudes de huesos largos (Bennet 1996; Cubo & Casinos 1998) debe ser tratada en el marco de una muestra de especies con rangos de masa corporal comparables a las especies en estudio. Esto plantea un problema a la hora de determinar masas corporales en fororrácidos, con especies gigantes que rondan los 400 kg hasta los pequeños psilopterinos de 5 kg. Seguramente el grupo de las ratites, y quizás las avutardas (otídeos- Gruiformes), serían los grupos más indicados, no sólo por los tamaños, sino también por similitudes en proporciones óseas (Gatesy & Middleton 1997) y hábitos de vida. La variación intraespecífica es un factor importante que debe ser considerado en las estimaciones de masa corporal. Alvarenga & Höfling (2003) explican las diferencias dentro de *Brontornis burmeisteri* y un ejemplar adulto asignados antiguamente como *Brontornis platyonix* (Ameghino 1895) en base a material de los dígitos de la pata izquierda. Es considerada como una forma grácil proveniente de la misma región geográfica y formación geológica,

producto de la variación intraespecífica general o dimorfismo sexual. A partir de las descripciones e imágenes se aprecia la gracilidad de los dígitos de *B. platyonix*. Tanto las falanges podales como ungueales son similares en la morfología, aunque no se conservan algunas falanges podales presentes *B. buremisteri*. En particular, la falange ungueal del dígito III presenta las extensiones del tubérculo flexor características. A partir de las medidas de este material, Alvarenga & Höfling (2003) consideran esta forma grácil dentro del rango de variación de la especie válida. Se han apreciado significativas diferencias de tamaño en los materiales asignados a *Titanis walleri* (Chandler 1994 y Alvarenga & Höfling 2003). En el estudio alométrico sobre esta especie, Gould & Quitmyer (2005) desprecian las diferencias intraespecíficas. Sin embargo, en sus imágenes de las falanges podales proximales del dígito central se aprecian diferencias de robustez notorias. Las diferencias intraespecíficas en psilopterinos son basadas principalmente en las dimensiones craneales (Sinclair & Farr 1932). El estudio de las causas de la variación intraespecífica y su incidencia en las estimaciones de masa corporal se dificultan debido a los sesgos del registro fósil, por lo que se necesitaría contar con una mayor cantidad de especímenes para poder profundizar sobre la dimensión de este factor en las estimaciones de masa corporal.

La incertidumbre en la asignación bioestatigráfica de ciertas especies de fororrácidos ha sido muy discutida (ver Baskin 1995; Alvarenga & Höfling 2003; McFadden *et al.* 2007). El hallazgo de un género citado para la subfamilia Phorusrhacinae en el límite plio-pleistoceno del Uruguay (Tambussi *et al.* 1999) genera controversias acerca de la verdadera extensión del biocron de la familia. El hallazgo de un resto de premaxilar posiblemente asignado a la subfamilia Brontornithinae de el Eoceno superior de la Antártida (Case *et al.* 1987), podría aportar información para resolver el gran hiato en el registro fósil que existe durante el Eoceno sudamericano (Alvarenga & Höfling 2003). Los hallazgos reportados para el Eoceno tardío de la provincia de Chubut (Acosta Hospitaleche & Tambussi) asignados a un psilopterino, consisten en una porción distal de un tarsometatarso derecho y una falange ungueal asignada al dígito interno izquierdo. A partir de la observación de material fotográfico por parte del autor de esta tesis, la falange se asemeja más a un dígito central (III), y el cuerpo de la falange parece muy grácil y elongado respecto a lo que se observa en otros materiales asignados a fororrácidos, y específicamente, difiere del material

correspondiente a *Psilopterus colzecus*, al que se lo asocia. Debido a la incertidumbre de la asignación, se descartó un análisis más profundo de este material.

La gran variación intraespecífica en algunas especies (psilopterinos, *Phorusrhacos longissimus*, *Mesembriornis incertus* como algunos ejemplos citados en Alvarenga & Höfling 2003) y el escaso material fósil conocido para otras (como ejemplos *Psilopterus affinis* Ameghino 1899, *Andrewsornis abbotti* Patterson 1941) hacen que la sistemática del grupo sea objeto de discusión, (Agnolin 2006, 2007; Alvarenga & Höfling 2003). Todos estos factores perjudican la fundamentación de la correlación entre las diferentes especies y sus paleoambientes, y además dificultan la generación de hipótesis sobre las faunas asociadas.

A partir de los cálculos de resistencia de las falanges ungueales de fororrácidos, y teniendo en cuenta la premisa de que su principal acción sería la retención, se sugiere la estimación del entorno del tamaño máximo de sus presas, que habría rondado en el orden de los cientos de kilos. Durante el Paleógeno y posteriormente en el Mioceno medio de Sudamérica, prosperaron los ambientes boscosos, donde existió una gran variedad de animales herbívoros de diferentes tallas (Pascual *et al.* 1996). Los astrapoterios, xenungulados y piroterios, seguramente estuvieran fuera del alcance de los fororrácidos debido a su gran porte comparable a un paquidermo o un tapir actual. Los ungulados principalmente herbívoros como los prototéridos, y una gran diversidad de notoungulados podrían haber tenido un rango de tamaños que va desde el de una liebre hasta un gran oso (de Paula Couto 1979), por lo que algunos podrían haber sido presas potenciales de los fororrácidos. Sus características cursoriales podrían haber sido fundamentales para escapar del acecho de las formas corredoras como *Phorusrhacos*, *Patagornis* y los psilopterinos presentes en este período. También se registra una gran variedad de roedores, algunos con características cursoriales (Kraglievich 1940) que podrían haber formado parte de las presas de fororrácidos. Algunas formas gigantes, especialmente las de la familia Dinomyidae estarían fuera alcance. La sugerencia acerca del control de la población de los roedores histricomorfos (Murray & Vickers-Rich 2004) es plausible, pero no se sustenta por ninguna evidencia fósil. Es necesario mantener incertidumbre sobre las inferencias paleobiológicas para este período, debido al gran hiato en el registro paleontológico de la familia Phorusrhacidae durante todo el Eoceno, excepto por algunos hallazgos aislados (Case *et al.* 1987). Para la segunda

mitad del Neógeno (Mioceno tardío hasta el presente) se registra mayor aridez y los ambientes se hacen más abiertos. El período que comprende el Mioceno tardío hasta Plioceno temprano se lo conoce como la “edad de las planicies australes” (Pascual *et al.* 1996), donde prosperaron una gran diversidad de especies cursoriales de gran tamaño como *Devincenzia*, *Patagornis*, *Mesembriornis*, *Andalgalornis* y los representantes más grandes de la subfamilia Psilopterinae. A partir de ese momento comienzan a registrarse notorios aumentos en el tamaño corporal de algunos herbívoros como macrauquénidos, toxodóntidos y gliptodontes. Estos últimos, junto con otros xenártros experimentaron una gran diversificación. La posibilidad de los gliptodontes como potenciales presas esgrimida por algunos autores (Patterson & Pascual 1968), se presenta como bastante improbable debido, principalmente a las grandes dimensiones de estos animales (Fariña 1995) y la resistencia de sus caparazones acorazadas (Alexander *et al.* 1999). Es posible que la potencia de las patadas de algunas especies de fororrácidos (Blanco & Jones 2005 y Jones 2005) pudiesen haber hecho impacto en las formas medianas a pequeñas, y los ejemplares juveniles. Los perezosos gigantes parecen estar fuera del rango de posibles presas, por sus enormes tamaños y métodos defensivos (Fariña & Blanco 1996), aunque los individuos juveniles también podrían haber sido vulnerables. El registro de fororrácidos en el Plioceno tardío y el Pleistoceno sudamericano implica que algunas especies habrían interactuado con faunas de características muy similares a las modernas, conformadas por herbívoros y depredadores carnívoros de origen norteamericano (Alvarenga *et al.* 2010). La presencia de *Titanis* en el Neógeno de Norteamérica implicaría la participación de los fororrácidos en un gran intercambio faunístico denominado Gran Intercambio Biótico Americano (Vullemier 1985, Marshall 1988, 1994). Esta forma se asocia junto a una fauna de gran variedad de depredadores placentarios como félicos, úrsidos y cánidos que podrían haber confinado a los fororrácidos en un rol trófico secundario y, consiguientemente haber promovido a su desaparición (MacFadden *et al.* 2007).

Las propuestas sobre la herbivoría para *Brontornis* (Kraglievich 1931, Agnolin 2007), deben ser analizadas con análisis funcionales más concretos como los propuestos por (Witmer & Rose 1991) en base a material de la mandíbula. A partir de las falanges ungueales de los brontornitinos sólo se puede expresar la condición graviportal debido a su carácter robusto y la expansión lateral de las falanges podales; y sumado al estudio

de las proporciones de los segmentos óseos de las patas (Jones 2005), no tendrían hábitos cursoriales destacados. Jones (2005) reporta el sobrediseño del tibiotarso de *Brontornis* y *Paraphysornis*, que podría estar asociado a la capacidad de romper huesos propuesta por Blanco & Jones (2005) para otras especies, que puede correlacionarse con las inferencias sobre hábitos necrófagos de Tonni (1977) y Alvarenga (1982). El kleptoparasitismo reportado para mamíferos carnívoros (Gorman *et al.* 1998) y en aves (Campbell & Lack 1985 y referencias allí citadas) podría haber sido una alternativa debido al impresionante porte de estas especies.

Los borhiénidos son un grupo extinto de marsupiales carnívoros sudamericanos, que prosperó durante todo el Paleógeno y terminó con su representación fósil en el Plioceno medio con la familia *Thylacosmilidae* (Pascual *et al.* 1996 y Argot 2004). Las relaciones de competencia entre fororrácidos y este grupo, y las hipótesis de desplazamiento ecológico por parte de los primeros (Bond & Pascual 1983), serían justificadas en base a la apertura de los ambientes arbolados durante el Mioceno tardío, lo que habría beneficiado a animales con buenas capacidades cursoriales, en perjuicio de los borhiénidos, algunos de ellos, con marcados hábitos arborícolas y con estrategias de caza por emboscada (Argot 2004). En particular, se sugiere también que la inadecuada morfología de *Thylacosmilus atrox* para procesar huesos de las carcasas de animales muertos (Goin & Pascual 1987), habría sido aprovechado por los fororrácidos, con la posibilidad de haber tenido hábitos osteófagos, que se puede sustentar la propuesta sobre la capacidad de procesar huesos y acceder a la médula ósea (Blanco & Jones 2005). Las especializaciones para la digestión de fragmentos óseos, observados en la anatomía de la lengua y la fisiología del estomago presentes en el buitre *Gypaetus barbatus* (Thiollay 1994), no pueden identificarse en el registro fósil, pero podrían haber estado presentes en las especies de fororrácidos de hábitos osteófagos.

El desarrollo y conclusiones de esta tesis permitieron abordar el estudio de un grupo de aves depredadoras con especializaciones sin análogos actuales definidos, que pueden contemplarse como una etapa de experimentación evolutiva, en una situación de apertura de las interacciones tróficas (Gould 1989), como ocurrió a comienzos del Cenozoico en Sudamérica. El aislamiento geográfico reforzó las alternativas de los fororrácidos, hasta el punto de convertirse en los depredadores dominantes de los

ambientes sudamericanos. Tal escenario convoca a una visión de grandes aves depredadoras terrestres que dominaron las grandes planicies hace millones de años en Sudamérica. Una visión fundamentada que obliga a evitar los prejuicios convencionales de científicos y público general (Gould 1993), en este caso particular sobre las aves y su papel ecológico. La imagen del iconoclasta Charles Knight (publicada en la obra de Lucas 1901, y presente en el frontispicio de esta tesis) sugiere la supremacía que establecieron las aves luego de la desaparición de los dinosaurios, remotos antepasados. La impresionante escena de persecución en la carátula de esta tesis, ilustra las adaptaciones depredadoras y cursoriales aquí discutidas para este grupo de aves únicas.

---

§.6

## **BIBLIOGRAFÍA**

---

**Abourachid, A. & Renous, S. 2000.** Bipedal locomotion in ratites (Paleognatiform): examples of cursorial birds. *Ibis*, **142**:538-549.

**Acosta Hospitaleche, C. & Tambussi, C. 2005.** Phorusrhacidae Psilopterinae (Aves) en la formación Sarmiento de la localidad de Gran Hondanada (Eoceno Superior), Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología* **20**:127-132.

**Agnolin, F. 2006.** Posición sistemática de algunas aves fororracoideas (Ralliformes; Cariamae) Argentinas. *Revista del Museo de Ciencias Naturales* **8**:27-33.

**Agnolin, F. 2007.** *Brontornis burmeisteri* Moreno & Mercerat, un Anseriformes (Aves) gigante del Mioceno Medio de Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* **9**:15-25.

**Alexander, R. McN. 1974.** The mechanics of jumping by a dog (*Canis familiaris*). *Journal of Zoology* London **173**:549-573.

**Alexander, R. McN. 1981.** Factors of safety in the structure of animals. *Science Progress*, Oxford. **67**: 109-130.

**Alexander, R. McN 1983a.** Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds. *Journal of Zoology*, London. **200**:215-231.

**Alexander, R. McN. 1983b.** On massive legs of a Moa (*Pachyornis elephantopus*, Dinornithes). *Journal of Zoology*, London. **201**:363-376.

**Alexander, R. McN. 1983.** *Animal Mechanics*. 2nd ed. 301 pp. London: Blackwell.

**Alexander, R. McN. 1989.** *Dynamics of Dinosaurs & Others Extinct Giants* (Columbia Univ. Press., New York.)

**Alexander, R. McN. 1997.** A theory of mixed chains applied to safety factors in biological systems. *Journal of Theoretical Biology* **184**:247-252.

**Alexander, R. McN. & Vernon, A. 1975.** Mechanics of hopping by kangaroos (Macropodidae). *Journal of Zoology* London **177**: 265-303.

**Alexander, R. McN., Fariña, R. & Vizcaíno, S.F. 1999.** Tail blow energy and caparace fractures in a large glyptodont (Mammalia, Xenarthra). *Zoological Journal of Linnean Society* **126**:41-46.

**Alexander, R.McN., Maloiy, G.M.O., Njau, R. & Jayes, A.S. 1979.** Mechanics of running of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Zoology*, London. **187**:169-178.

**Alvarenga, H. 1982.** Uma gigantesca ave fóssil do Cenozóico brasileiro: *Physiornis brasiliensis* sp.n. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **54**:697-712.

**Alvarenga, H. & Höfling, E. 2003.** Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papeis Avulsos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de Sao Paulo* **43**: 55-91.

**Alvarenga, H., Jones, W.W. & Rinderknecht, A. 2010.** The youngest record of phorusrhacid birds (Aves, Phorusrhacidae) from the late Pleistocene of Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **256**: 229-234.

**Amadon, D. 1947.** An estimated weight of the largest known bird. *Condor*, **49**:159-164.

**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 del Museo de La Plata*, **1**: 1-26.

**Ameghino, F. 1889.** Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, **6**:1-1028.

**Ameghino, F. 1895.** Sobre las aves fósiles de Patagonia. *Boletín del Instituto de Geográfico de Argentina*, **15**:501-602.

**Ameghino, F. 1899.** Sinopsis geológico-paleontológicas. Suplemento (Adiciones y correcciones), La Plata, 13 pags.

**Andors, V.A. 1988.** *Giant groundbirds of North America (Aves, Diatrymidae)*. Ph.D. diss., Columbia University. 569 págs.

**Andors, V.A. 1992.** Reappraisal of the Eocene groundbird *Diatryma* (Aves, Anserimorphae). *Los Angeles County Museum of Natural History, Science Series*, **36**:109-126.

**Andrews, C. 1899.** On the extinct birds of Patagonia. *Transactions of the Zoological Society of London*, **15**:55-86.

**Aramayo, S.A. 2007.** Neogene vertebrate palaeoichnology of the North Atlantic coast of the Rio Negro Province, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* **65**:573-584.

**Argot, C. 2004.** Evolution of South America mammalian predators (Borhyaenoidae): anatomical and palaeobiological implications. *Zoological Journal of Linnean Society*, **140**:487-521.

**Baird, R.F. 1991.** The taphonomy of late Quaternary cave localities yielding vertebrate remains in Australia. En: *Vertebrate Paleontology of Australasia* (Rich-Vickers, P., Monaghan, J.M., Baird, R.F. & Rich, T.H. eds.). Chapter 10. Monash University Publications Committee, Melbourne.

**Bakker, R. 1988.** *The dinosaur heresies*. William Morrow ed. Penguin Books, London.

**Balanoff, A.M. & Rowe, T. 2007.** Osteological description of an embryonic skeleton of the extinct elephant bird, *Aepyornis* (Paleognathe, Ratite). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **4**:1-53.

**Bargo, M. S., Vizcaíno, S. F., Archuby, F. M., Blanco, R. E. 2000.** Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian Mylodontid ground sloths. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**:601-610.

**Basconcel, B. J. & Calvo, N. 2008.** “Modelado en 3D a partir de fotos” ENIEF 2008 (Asociación Argentina de Mecánica Computacional) San Luis-Argentina.

**Baskin, J.A. 1995.** The giant flightless bird *Titanis walleri* (Aves: Phorusrhacidae) from the Pleistocene coastal plain of South Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **15**:842-844.

**Baumel, J.J. & Witmer, L.M. 1993.** Osteologia. En: *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*. Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E., Vanden Berge, J.C. (eds). Pub Nuttall Ornithol Club **23**:45-132.

**Bennett, M.B. 1995.** Interrelationships of crural muscles and tendons in a range of birds. *Journal of Zoology*, London, **235**:33-42.

**Bennett, M.B. 1996.** Allometry of the leg muscles of birds. *Journal of Zoology*, London. **238**: 435-443.

**Bennett, M.B. & Stafford, J.A. 1988.** Tensile properties of calcified and uncalcified avian tendons. *Journal of Zoology*, London, **214**:343-351.

**Benton, M.J. 2000.** *Vertebrate Paleontology*. Ed. Blackwell Science. Londres.

**Berger, R., Ducote, K., Robinson, K., & Walter, H. 1975.** Radiocarbon date for the largest extinct bird. *Nature* **258**:709.

**Behrensmeyer, A.K., Stayton, T.C. & Chapman, R.E. 2003.** Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology* **29**:52-70.

**Bertelli, S., Chiappe, L.M. & Tambussi, C. 2007.** A new phorusrhacid (Aves, Cariamae) from the middle Miocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**:409-419.

**Bertram, J.E.A. & Gosline, J.M. 1986.** Fracture toughness desing in horse hoof keratin. *Journal of Experimental Biology* **125**:29-47.

**Bertram, J.E.A. & Gosline, J.M. 1987.** Functional design of horse keratine: the modulation of mechanical properties through hydrations effects. *Journal of Experimental Biology* **130**:121-136.

**Biewener, A.A. 1982.** Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? *Journal of Experimental Biology*, **98**:289-301.

**Biewener, A.A. 1983.** Locomotory stress in the limb bones of the two small mammals: the ground squirrel and chipmunk. *Journal of Experimental Biology*, **103**:131-154.

**Biewener, A.A. 1989.** Scaling body support in mammals: limb posture and muscle mechanics. *Science* **245**:45-48.

**Biewener, A. A. 1990.** Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science* **250**:1097-1103.

**Biewener, A.A. 1998.** Optimization of musculoskeletal design-does symmorphosis apply? En: *Principles of Animal Design: The optimization and symmorphosis debate*. (Weibel, E.R. , Taylor, C.R. & Bolis, L. eds.), págs. 70-77. Cambridge University Press. Cambridge, New York, Melbourne.

**Biknevicius, A.R. & Van Valkenburg, B. 1996.** Design for Killing: Craniodental adaptations of predators. En: *Carnivore Behaviour, Ecology, and Evolution*, Vol. 2. (Gittleman, J.L. ed.) Cornell University Press; Ithaca, NY.

**Blanco, R.E. & Jones, W.W. 2005.** Terror birds on the run: A mechanical model to estimate its maximum running speed. *Proceedings of Royal Society B.*, **272**:1769-1773.

**Blanco, R.E, Gambini, R. & Fariña, R.A. 2003.** Mechanical model for theoretical determination of maximum running speed in mammals. *Journal of Theoretical Biology* **222**:117-125.

**Blanco, R.E., Jones, W.W. & Rinderknecht, A. 2009.** The sweet spot of a biological hammer: the centre of percussion of glyptodont (Mammalia: Xenarthra) tail clubs. *Proceedings of Royal Society B*, **276**:3971-3978.

**Bond, M. & Pascual, R. 1983.** Nuevos y elocuentes restos craneanos de *Proborhyaena gigantea* Ameghino 1897 (Marsupialia, Borhyaenidae, Proborhyaenidae) de la edad Deseadense. Un ejemplo de coevolución. *Ameghiniana* **20**:47-60.

**Bonser, R.H.C. 1996.** Comparative mechanics of bill, claw and feather keratin in the Common Starling *Sturnus vulgaris*. *Journal of Avian Biology* **27**:175-177.

**Bonser, R.H.C. 2000.** The Young's modulus of ostrich claw keratin. *Journal of the Materials Science Letters* **19**:1039-1040.

**Bonser, R.H.C. 2002.** Hydration sensitivity of ostrich claw keratin. *Journal of the Materials Science Letters* **21**:1563-1564.

**Bonser, R.H.C. 2004.** The influence of hydration on the tensile and compressive properties of avian keratinous tissues. *Journal of the Materials Science Letters* **39**:939-942.

- Brodkorb, P. 1963.** A giant flightless bird from the Pliocene of Florida. *The Auk* **80**:111-115.
- Brodkorb, P. 1967.** Catalogue of fossil birds. Part 3 (Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes). *Bulletin of Florida State Museum, Biological Sciences* **11**:99 -220.
- Bryant, H.N. & Russell, A.P. 1992.** The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. *Philosophical Transactions of Royal Society of London* **337**: 405-418.
- Campbell, B. & Lack, E. 1985.** *A Dictionary of Birds* . 670 pp. Buteo Books, Vermillion.
- Campbell Jr., K. E. & Marcus, L. 1992.** The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in birds. *Science Series Natural History Museum of Los Angeles County*, **36**:395-412.
- Campbell Jr., K. E. & Tonni, E.P. 1983.** Size and locomotion in teratorns (Aves, Theratornithidae). *The Auk* **100**:390-403.
- Carpenter 1998.** Evidence of predatory behavior of carnivorous dinosaurs. *Gaia* **15**:135-144.
- Case, J.A., Woodburne, M. & Chaney, D. 1987.** A gigantic phororhacoid (?) bird from Antarctica. *Journal of Paleontology*, **61**:1280-1284.

**Chandler, R. 1994.** The wing of *Titanis walleri* (Aves: Phorusrhacidae) from the late Blancan of Florida. *Bulletin of Florida Museum of Natural History*, **36**:175-180.

**Cione, A.L., Tonni, E.P., Bargo, S., Bond, M., Candela, A.M., Carlini, A.A., Deschamps, C.M., Dozo, M.T., Esteban, G., Goin, F.J., Montalvo, C.I., Nasif, N., Noriega, J.I., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Prado, J.L., Reguero, M.A., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Verzi, D.H., Vieytes, E.C., Vizcaíno, S.F. & Vucetich, M.C. 2007.** Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Ameghiniana, Publicación Especial* **11**:257-278.

**Clark Jr., G.A. 1993.** Integumentum commune. En: *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*. Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E., Vanden Berge, J.C. (eds). Pub Nuttall Ornithol Club **23**:17-44.

**Clark, J. & Alexander, RMcN. 1975.** Mechanics of running by quail (*Coturnix*) *Journal of Zoology*, London **176**:87-113.

**Cockerell, T.D.A. 1923.** The supposed plumage of the Eocene bird *Diatryma*. *American Museum Novitates* **62**:1-4.

**Collar, N.J. 1996.** Family Otidae (Bustards): *Handbook of the birds of the world*, Vol. 3. Barcelona: Lynx Edicions.

**Cook, R.D. 1995.** *Finite element modeling for stress analysis*. John Wiley & Sons. United States, 320 págs.

**Corning, W.R. & Biewener, A.A. 1998.** In vivo strains of pigeon flight feather shafts: implications for structural design. *Journal of Experimental Biology* **201**:3057-3065.

**Covacevich, V. & Vickers-Rich, P. 1982.** New bird ichnites from Fildes peninsula, King George Island, West Antarctica. En: *Antarctic Geosciences*. Craddock, C. eds. págs. 245-254. University of Wisconsin Press. Madison.

**Cracraft, J. 1968.** A Review of the Bathornithidae (Aves, Gruiformes), with Remarks on the Relationships of the Suborder Cariamae. *American Museum Novitates* **2326**: 26 págs.

**Croft, D. 2006.** Do marsupials make good predators? Insight from predator-prey diversity ratios. *Evolutionary Ecology Research* **8**:1193-1214.

**Csermely, D. & Rossi, O. 2006.** Bird claws and bird of prey talons: Where is the difference? *Italian Journal of Zoology* **73**:43-53.

**Cubo, J. & Casinos, A. 1998.** The variation of the cross sectional shape in the long bones of birds and mammals. *Annales des Sciences Naturelles*, **1**:51-62.

**Currey, J. D. 1984.** *The Mechanical Adaptations of Bones*. Princeton, N.J. Princeton University Press.

**de Paula Couto, C. 1979.** *Tratado de Paleomastozoologia*. Rio de Janeiro, Brasil: Academia Brasileira de Ciencias. 590 págs.

**Dean, J.T., Roberts, S.D., Gilmore, W.D., Maguire, D.A., Long, J.N., O'Hara, K.L. & Seymour, R.S. 2002.** An evaluation of the uniform stress hypothesis based on stem geometry in selected North American conifers. *Trees* **16**:559-568.

**del Hoyo, J. 1994.** Family Cracidae (Chachalacas, Guans and Curassows). En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 2. Barcelona: Lynx Edicions.

**Dewar, R.E. 1984.** Extinctions in Madagascar. The loss of the subfossil fauna. En: *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*. Martin, P.S. & Klein, R.G. (eds). The University of Arizona Press.

**Dolgopol de Saez, M. 1927.** Las aves corredoras fósiles del Santacrucense. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **103**:145-164.

**Douglas, J.E., Mittal, C., Thomason, J.J. & Jofriet, J.C. 1996.** The modulus of elasticity of equine hoof wall: implications of the mechanical function of the hoof. *Journal of Experimental Biology* **199**:1829-1836.

**Dragoni, E. 2001.** Designing the cross-section of curved beams for equal magnitude of peak bending stresses. *Journal of Strain Analysis* **36**:473-479.

**Dunning, J.B. 2008.** *Handbook of avian body masses*. Second edition CRC Press, London. 655 págs.

**Einoder, L.D. & Richardson, A. 2006.** An ecomorphological study of the raptorial digital tendon locking mechanism. *Ibis*. **148**: 515-525.

**Einoder, L.D. & Richardson, A. 2007.** The digital tendon locking mechanism of owls: variation in the structure and arrangement of the mechanism and functional implications. *Emu* **107**:223-230.

**Elnor, R.W. & Campbell, A. 1968.** Force, function and mechanical advantage in the chelae of the American lobster (*Homarus americanus* Decapoda: Crustacea) *Journal of Zoology*, Lond. **193**:269-286.

**Fariña, R. A. 1995.** Limb bone strength and habits in large glyptodonts. *Lethaia* **28**:189-196.

**Fariña, R. A. & Blanco, R. E. 1996.** *Megatherium*, the stabber. *Proceedings of Royal Society of London B* **263**:1725-1729.

**Fastovsky, D.E. & Weishampel, D.B. 1996.** *The evolution and extinction of the dinosaurs*. Ed. Cambridge University Press, Cambridge.

**Feduccia, A. 1993.** Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of *Archaeopteryx*. *Science*, **259**:790-793.

**Feduccia, A. 1999.** *The Origin and Evolution of Birds*. Second Edition. Yale University Press. 466 págs.

**Feduccia, A. & Voorhies, M.R. 1989.** Miocene hawk converges on secretarybird. *Ibis* **131**:349-354.

**Ferguson-Lees, J. & Christie, D. A. 2001.** *Raptors: birds of prey of the world*. A & C Black Pub. Ltd. Londres , UK .

**Folch, A. 1992a.** Family Struthionidae (Ostrich) En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 1. Barcelona: Lynx Edicions.

**Folch, A. 1992b.** Family Rheidae (Rheas) En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 1. Barcelona: Lynx Edicions.

**Folch, A. 1992c.** Family Dromaiidae (Emu) En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 1. Barcelona: Lynx Edicions.

**Folch, A. 1992c.** Family Dromaiidae (Emu) En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 1. Barcelona: Lynx Edicions.

**Folch, A. 1992d.** Family Apterygidae (Kiwis) En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 1. Barcelona: Lynx Edicions.

**Forster, C.A., Sampson, S.D., Chiappe, L.M. & Krause, D.W. 1998.** The Theropod Ancestry of Birds: New Evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science*. **5358**:1915–1919.

**Fortelius, M. & Kappelman, J. 1993.** The largest land mammal ever imagined. *Zoological Journal of the Linnean Society*. **107**:85-101.

**Fowler, D.W., Freedman, E.A. & Scanella, J.B. 2009.** Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique. *PLoS ONE* **4(11)**: e7999. doi:10.1371/journal.pone.0007999.

**Fraser, R.D.B. & MacRae, T.P. 1980.** Molecular structure and mechanical properties of keratins. En: *Symposium of the Society of Experimental Biology XXXIV* (Vincent, J. F. V. and Currey, J. D. eds.), **34**:211-216.

**Freeman, P.W. & Lemen, C.A. 2007.** The trade-off between tooth strength and tooth penetration: predicting optimal shape of canine teeth. *Journal of Zoology*, London **273**:273-280.

**Fürbringer, M. 1888.** *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane*. Two vols. Amsterdam: T. J. Van Holkema.

**Gatesy, S.M. 1995.** Functional evolution of the hindlimb and tail from basal theropods to birds. En: *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* Thomason, J. (ed.) Cambridge University Press. Chapter 13.

**Gatesy, M.S. & Middleton, K.M. 1997.** Bipedalism, flight, and the evolution of theropod locomotor diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**:308-329.

**Glen, C.L. & Bennett, M.B. 2007.** Foraging modes of Mesozoic birds and non-avian theropods. *Current Biology* **17**:R911-R912.

**Goin, F.J. & Pascual, R. 1987.** News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (late Tertiary of Argentina). *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **39**:219-246.

**Gonzaga, L.P. 1996.** Family Cariamidae (Seriemas). En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 3. Barcelona: Lynx Edicions.

**Gorman, M.L., Mills, M.G., Raath, J.P. & Speakman, J.R. 1998.** High hunting costs make African wild dogs vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas. *Nature* **391**: 479-481.

**Goslow Jr., G.E. 1971.** The attack and strike of some North American raptors. *The Auk* **88**:815-827.

**Goslow Jr., G.E. 1972.** Adaptative mechanisms of the raptor pelvic limb. *The Auk* **89**:47-64.

**Gould, S.J. 1989.** *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W.W. Norton & Company, New York, 347 págs.

**Gould, S.J. 1993.** Reconstructing (and Deconstructing) the Past. Prefacio en: *The Book of Life*. W.W. Norton & Company, New York, pp.6-21.

**Gould, G.C. & Quitmyer, I.R. 2005.** *Titanis walleri*: Bones of Contention. *Bulletin of Florida Museum of Natural History* **45**:201-229.

**Hackett, S.J. , Kimball, R.T. , Reddy, S. , Bowie, R.C.K. , Braun, E.L. , Braun, M.J., Chojnowski, J.L., Cox, W.A. , Han K-L , Harshman, J. , Huddleston, C.J. , Marks, B.D., Miglia, K.J. , Moore, W.S. , Sheldon, F.H. , Steadman, D.W. , Witt, C.C. & Yuri, T. 2008.** A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* **320**:1763-1767.

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

**Hamrick, M.W. 2001.** Development and evolution of the mammalian limb: adaptive diversification of nails, hooves, and claws. *Evolution and Development.* **3**:355-363.

**Hertel, F. 1992.** Morphological diversity of past and present New World vultures. En: Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb (K.E. Campbell, Jr. ed.). *Los Angeles City Museum, Science Series.* **36**:413-418.

**Hildebrand, M. 1985.** Digging of quadrupeds, En: *Functional Vertebrate Morphology.* Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., and Wake, D.B. (eds.), Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts. p. 90-108.

**Holtz Jr, T. R. 1994.** The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod sustematics. *Journal of Vertebrate Paleontology* **65**:1100-1117.

**Hopson, J. A. 2001.** Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: Implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight. En: *New perspectives on the origin and early diversification of birds: Proceedings of the International Symposium in Honour of John H. Ostrom*: 211–227. Gauthier, J. A. & Gall, J. F. (Eds). New Haven, CT: Peabody Museum of Natural History, Yale University.

**Howard, H. 1929.** The avifauna of Emeryville shellmound. *University of California Publications in Zoology*, **32**:301-394.

**Hudson, E. 1937.** Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. *American Midland Naturalist* **18**:1-108.

**Hudson, G.E. 1948.** Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. II. The heterogeneous Order Falconiformes. *American Midland Naturalist* **39**:102-127.

**James, F.C. 1982.** The ecological morphology of birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* **19**:265-275.

**Jaslow, C.R. & Biewener, A.A. 1995.** Strain patterns in the horncores, cranial bone and sutures of goats (*Capra hircus*) during impact loading. *Journal of Zoology*, London **235**:193–210.

**Jollie, M. 1976.** A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Part 4-Conclusion. *Evolutionary Theory* **3**:1-142.

**Jolliffe, I.T. 1986.** *Principal Component Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.

**Jones, W.W. 2005.** *Aportes a la Paleobiología de fororrácidos (Aplicación de Modelos Biomecánicos)*. Tesis de Maestría. Inédita. PEDECIBA-Biología.74 págs.

**Jones, T.D., Farlow, J.O., Ruben, J.A., Henderson, D.M. & Hillenius, W.J. 2000.** Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature*, **406**:716:718.

**Jungers, W.L. Godfrey, L.R., Simons, E.L. & Chatrath, P.S. 1997.** Phalangeal curvature and positional behavior in extinct sloth lemurs (Primates, Palaeopropithecidae). *Proceedings of National Academy of Sciences* **94**: 11998–12001.

**Kemp, A.C. 1994.** Family Sagittariidae (Secretarybird) En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 2. Barcelona: Lynx Edicions.

**Ker, R.F., Alexander, R.McN., & Bennett, M.B. 1988.** Why are mammalian tendons so thick? *Journal of Zoology, London* **216**:309-324.

**King, A. S. & McLelland, J. 1984.** *Birds, their structure and function*. London: Balliere Tindall.

**Kirkland, J., Burge, D., Gaston, R. 1993.** A large dromaesaur (Theropoda) from the Lower Cretaceous of eastern Utah. *Hunteria* **2**:1-10.

**Kitchener, A. 1988.** An análisis of the forces of fighting of the blackbuck (*Antilope cervicapra*) and the bighorn sheep (*Ovis canadiensis*) and the mechanical design of the horns of bovids. *Journal of Zoology, London* **214**:1-20.

**Kitchener, A. & Vincent, J.F.V 1987.** Composite theory and the effect of water on the stiffness of horn keratin. *Journal of Materials Science* **22**:1385-1389.

**Kraglievich, L. 1920.** Sobre las aves fósiles de la República Argentina. *El Hornero (Revista de la Sociedad Ornitológica del Plata)*, **II**, número I, pp. 49-55.

**Kraglievich, L. 1931.** Contribución al conocimiento de las aves fósiles de la época araucoentrerriana. *Physis*, **10**:304-315.

**Kraglievich, L. 1932.** Una gigantesca ave fósil del Uruguay. *Devincenzia gallinali* n. gen.n. sp., tipo de una nueva familia, Devincenziidae, del Orden Sterornithes. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*, **3**:323-353.

**Kraglievich, L. 1940.** Morfología normal y morfogénesis de los molares de los carpinchos y caracteres filogenéticos de este grupo de roedores. En: Torcelli, A. J. and Marelli, C. A. (eds.), *Obra póstuma: Lucas Kraglievich: obras de geología y paleontología*, La Plata **3**:439-484.

**Lauder, G.V. 1995.** On the inference of function from structure. En: *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* Thomason, J. (ed.) Cambridge University Press. Chapter 1.

**Lessa, E., Van Valkenburg, B. & Fariña, R. 1997.** Testing hypotheses of differential mammalian extinctions subsequent to the Great American Biotic Interchange.

*Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology*. **135**:157-162.

**Li, R., Lockley, M., Makoviky, P., Matsukawa, M., Norell, M., Harris, J., Liu, M.**

**2008.** Behavioral and faunal implications of Early Cretaceous deinonychosaur trackways from China. *Naturwissenschaften* **95**:185-191.

**Livezey, B.C. 1988.** Morphometrics of flightlessness in the Alcidae. *The Auk* **105**:681-698.

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

**Livezey, B.C. 1992.** Morphological corollaries and ecological implications of flightlessness in the kakapo (Psittaciformes: *Strigops habroptilus*). *Journal of Morphology*, **213**:105-145.

**Livezey, B.C. 1993.** An ecomorphological review of the dodo (*Raphus cucullatus*) and solitaire (*Pezophaps solitaria*), flightless Columbiformes of the Mascarene Islands. *Journal of Zoology*, London **230**:247-292.

**Livezey, B.C. 1995.** Heterochrony and the evolution of avian flightlessness. En: *Evolutionary Change and Heterochrony* (McNamara, K.J. ed.) John Wiley & Sons. Chapter 9.

- Livezey, B.C. 1998.** A phylogenetic analysis of the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae). *Philosophical Transactions of Royal Society of London B* **353**:2077-2151.
- Lockley; M. & Hunt, A.P. 1995.** *Dinosaur tracks and other fossil footprints of the Western United States*. Columbia University Press. Chapter 6.
- Lowe, P.R. 1930.** On the Relationships of the apyornithes to other Struthionies as revealed by a Study of the Pelvis of *Mullerornis*. *Ibis* **72**:470-490.
- Lowell, R.B. 1985.** Selection for increased safety factors of biological structures as environmental unpredictability increases. *Science*, **228**:1009-1011.
- Lowell RB. 1987.** Safety factors of tropical versus temperate limpet shells: multiple selection pressures on a single structure. *Evolution* **41**:638-650.
- Lucas, F.A. 1901.** *The Animals of the Past*. McClure, Phillips & Co. New York
- Lucas, A.M. 1993.** Integumento. En: *Anatomía de Animales Domésticos* (Sisson, S. & Grossman, J.D. eds.) 5<sup>ta</sup> edición, Tomo II, pags.2276-2302. Salvat: Ciencia y Cultura Latinoamericanas, S.A. México.
- MacFadden, B.J., Labs-Hoschtein, J., Hulbert Jr, R.C. & Baskin, J.A 2007.** Revised age of the late Neogene terror bird (*Titanis*) in North America during the Great American Interchange. *Geology* **35**:123-126.
- MacNab, B.K. 1994.** Energy conservation and the evolution of flightlessness in birds. *American Naturalist*. **144**:628-642.

**Makovicky, P.J. & Norell, M.A. 2004.** Troodontidae. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. eds), pp 184–195, 2nd Edition. University of California Press, Berkeley,

**Maloiy, G.M.O., Alexander, R.McN., Njau, R. & Jayes, A.S. 1979.** Allometry of the legs of running birds. *Journal of Zoology*, London. **187**:161-167.

**Manning, P.L., Payne, D., Pennicott, J., Barrett, P.M. & Ennos, R.A. 2006.** Dinosaur killing claws or climbing crampons. *Biology Letters* **2**:110-112.

**Manning, P.L., Margetts, L., Johnson, M.L., Whithers, P.J., Sellers, W.S., Falkinham, P.L., Mummery, P.M., Barrett, P.M., Raymont, D.R. 2009.** Biomechanics of Dromaeosaurid Dinosaur Claws: Application of X-Ray Microtomography, Nanoindentation, and Finite Element Analysis. *The Anatomical Record* **292**:1397-1405.

**Marshall, L. 1978a.** The Terror bird. *Field Museum of Natural History Bulletin*, **49**:6-15.

**Marshall, L. 1978b.** Evolution of Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. *University of California Publications. Geological Series* **117**:1-89.

**Marshall, L. 1988.** Land Mammals and the Great American Interchange. *American Scientist*, **76**:380-388.

**Marshall, L. 1994.** The terror birds of South America. *Scientific American*, **270**:90-95

**Marshall, L. & Cifelli, R.L. 1990.** Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammals age faunas, South America. *Palaeovertebrata*. **19**:169-210.

**Mattheck, C. 1997.** *Design in Nature: Learning from Trees*, (Springer-Verlag, Berlin).

**Mattheck, C. & Reuss, S. 1991.** The claw of the tiger: an assessment of its mechanical shape optimization *Journal of Theoretical Biology* **150**:323-328.

**Matthew, W.D. & Granger, W. 1917.** The skeleton of *Diatryma*, a gigantic bird from the Lower Eocene of Wyoming. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. **17**:307-326.

**Mayr, G. 2000.** New or previously unrecorded avian taxa from the Middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). *Mitt Mus Naturkd Berl Geowiss Reihe* **3**:207-219.

**Mayr, G. 2009.** *Paleogene Fossil Birds*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

**Mazzetta, G.V. 2002.** Mecánica locomotora y mandibular de dinosaurios saurisquios de América del Sur. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 227 pp. Inédita.

**Mazzetta G.V., Blanco, R.E. & Cisilino, A.P. 2004 a.** Modelización con elementos finitos de un diente referido al género *Giganotosaurus* Coria y Salgado, 1995 (Theropoda: Carcharodontosauridae). *Ameghiniana*, **41**:619-626.

**Mazzetta G.V., Blanco, R.E. & Cisilino, A.P. 2004 b.** Distribución de tensiones durante la mordida en la mandíbula de *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985 (Theropoda: Abelisauridae). *Ameghiniana*, **41**:627-639.

**Mazzetta G.V., Cisilino, A.P., Blanco, R.E. & Calvo, N. 2009.** Cranial mechanics and functional interpretation of the horned carnivorous dinosaur *Carnosaurus sastrei*. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **29**:822-830.

**McKittrick, M. C. 1991.** Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* **179**:1-87.

**Mercerat, A. 1897.** Note sur les oiseaux fossiles de la Republique Argentine. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **43**:222-240.

**Milàn, J. 2006.** Variations in the morphology of Emu (*Dromaius novaehollandiae*) tracks reflecting differences in walking pattern and substrate consistency: ichnotaxonomic implications. *Palaeontology* **49**:405-420.

**Miranda-Ribeiro, A. 1937.** Notas ornithologicas XII: A Seriema. *Revista do Museu Paulista*, **22**:35-56.

**Moreno, F.P. & Mercerat, A. 1891.** Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **43**:222-240.

**Moreno, K. Carrano, M.T. & Snyder, R. 2007.** Morphological Changes in Pedal Phalanges Through Ornithopod Dinosaur Evolution: A Biomechanical Approach. *Journal of Morphology* **268**:50–63.

**Murray, P.F. & Vickers-Rich, P. 2004.** *Magnificent Mhirungs. The Colossal Flightless Birds of the Australian Dreamtime.* Indiana University Press.

**Nieto, M. & Rodriguez, J. 2003.** Inferencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas. *Coloquios de Paleontología*. **1**: 459-474.

**Norell, M.A. & Mackovicky, P.J. 1997.** Important features of the dromaeosaur skeleton: information from a new specimen. *American Museum Novitates* **3215**:28 páginas.

**Norell, M. A., and Makovicky, P. J. 1999.** Important features of the dromaeosaurid skeleton II: Information from newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis*. *American Museum Novitates* **3282**:45 páginas.

**Norell, M. A., and Makovicky, P. J. 2004.** Dromaeosauridae. En: *The Dinosauria* (D. B. Weishampel, P. Dodson & Osmólska, H. eds.), pp. 196–209, 2nd edn. Berkeley: University of California Press.

**Olson, S. L. 1985.** The fossil record of birds. En: *Avian biology*, vol. 8 (Farner, D. S., King, J. R. & Parkes, K. C. eds.), pp. 79-238. New York: Academic Press.

**Ostrom, J.H. 1969a.** Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. *Peabody Natural History Bulletin*. **35**:1-234.

**Ostrom, J.H. 1969b.** A new theropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Montana. Peabody Museum Yale University . *Postilla Peabody Museum Yale University* **128**: 17 pages.

**Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. & Prado, J.L. 1996.** Land Mammals: Paradigm of Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Münchner Geowiss. Abh.* **30**:265-319.

**Patak, A. E. & Baldwin, J. 1998.** Pelvic limb musculature in emu *Dromaius novaehollandiae* (Aves: Struthioniformes: Dromaiidae): adaptations to high-speed running. *Journal of Morphology*, **238**:23-37.

**Patterson, B. 1941.** A new phororhacoid bird from the Deseado formation of Patagonia. *Field Museum of Natural History, Geological Series*, **8**:49-54.

**Patterson, B. & Kraglievich, L. 1960.** Sistemática y nomenclatura de las aves fororracoideas del Plioceno Argentino. *Publicacion del Museo Municipal Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata*, **1**:1-51.

**Patterson, B. & Pascual, R. 1968.** Evolution of mammals on southern continents. V. The fossil mammal fauna of South America. *Quarterly Review of Biology* **43**:409-451.

**Patterson, J. & Lockley, M. 2004.** A Probable *Diatryma* Track from the Eocene of Washington: An Intriguing Case of Controversy and Skepticism. *Ichnos* **11**:341-347.

**Patterson, J. & Pascual, R. 1972.** The fossil mammal fauna of South America. En: *Evolution, Mammals and Southern Continents*. Keast, A. Erk, F.C. and Glass, B. (eds.) State University of New York Press; Albany.

**Pennycuik, J.C. 1967.** The Strength of the Pigeon's Wing Bones in Relation to Their Function. *Journal of Experimental Biology* **46**: 219-233.

**Pennycuik, J.C. 1996.** Stress and strain in the flight muscles as constraints on the evolution of flying animals. *Journal of Biomechanics* **29**:577-581.

**Peters, D.S. 2007.** The fossil family Ameghinornithidae (Mourer-Chauvire´ 1981): A short synopsis. **148**:25-28.

**Peters, S. F. & Gorgner, E. 1992.** A comparative study on the claws of *Archaeopteryx*. In: *Papers in avian palaeontology*: 29-37. Campbell, K. (Ed.). Los Angeles: Natural History Museum of Los Angeles County.

**Pike, A.V.L. & Maitland, D.P. 2004.** Scaling of bird claws. *Journal of Zoology, London* **262**:73-81.

**Quinn, T. H. & Baumel, J. J. 1990.** The digital tendon locking mechanism of the avian foot (Aves). *Zoomorphology* **109**: 281-293.

**Rack, P.M.H. & Ross, H.F. 1984.** The tendon of flexor pollicis longus: its effects on the muscular control of force and position at the human thumb. *Journal of Physiology* **351**:99-100.

**Raikow, R.J. 1985.** Locomotor System. En: "*Form and Function in Birds*" (A.S. King and McLelland, Eds.) Cap. II, Vol. 3. Academic Press. London.

**Rayfield, E.J. 2007.** Finite element analysis and understanding the biomechanics and evolution of living and fossil organisms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **35**:541-576.

**Reilly, S.M. 2000.** Locomotion in the Quail (*Coturnix japonica*): The Kinematics of Walking and Increasing Speed. *Journal of Morphology*, **243**:173-185.

**Rinderknecht, A. & Blanco, R. E. 2008.** The largest fossil rodent. *Proceedings of Royal Society of London B*, **275**:923-928.

**Rovereto, C. 1914.** Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, **25**:1-247.

**Rubenson, J., Lloyd, D.G., Besier, T.F., Heliam, D.B. & Fournier, P.A. 2007.** Running in ostriches (*Struthio camelus*): three-dimensional joint axes alignment and joint kinematics. *Journal of Experimental Biology*, **210**:2548-2562.

**Russell, A.P. & Bryant, H.N. 2001.** Claw retraction and protraction in the Carnivora: the cheetah (*Acinonyx jubatus*) as an atypical felid. *Journal of Zoology*, London **254**:67-76.

**Schaffer, W.M. & Reed, C.A. 1972.** The co-evolution of social behavior and cranial morphology in sheep and goats (Bovidae, Caprini). *Fieldiana* **61**:1–88.

**Shockey, B.J., Croft, D.A. & Anaya, F. 2007.** Analysis of function in the absence of extant functional homologues: a case study using mesotheriid notoungulates (Mammalia). *Paleobiology* **33**:227-247.

**Shockey, B.J., Salas, R., Gans, P., Jeong, A. & Flynn, J.J. 2009.** Paleontology and Geochronology of the Deseadan (late Oligocene) of Moquegua, Peru. *American Museum Novitates* **3668**: 24 págs.

**Shockey, B.J., Salas, R., Quispe, R., Flores, A., Sargis, E.J., Acosta, J., Pino, A., Jarica, N.J., Urbina, M. 2006.** Discovery of Deseadan fossils in the upper Moquegua formation (Late Oligocene-?Early Miocene) of Southern Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **26**:205-208.

**Sibley, C.G. & Ahlquist, J.E. 1990.** *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. New Heaven and London Yale University Press.

**Sinclair, W. & Farr, M. 1932.** Aves of the Santa Cruz beds. En: *Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia (1896-1899)*. Scott, W. (ed.), Vol.VII, pags.157-191. Princeton Univesity, New Jersey.

- Stettenheim, P.R. 2000.** The integumentary morphology of modern birds—An overview. *American Zoology* **40**:461–477.
- Sustaita, D. 2008.** Musculoskeletal Underpinnings to Differences in Killing Behavior Between North American Accipiters (Falconiformes: Accipitridae) and Falcons (Falconidae). *Journal of Morphology*, **269**:283-301.
- Tambussi, C.P. 1997.** Algunos aspectos biomecánicos de la locomoción de los fororracos (Aves, Gruiformes). *Ameghiniana XIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados* **34(4)**: 541.
- Tambussi, C.P. & Hoffmann, F. 1998.** Some biomechanic aspects of the jaw apparatus of the extinct phorusrhacoids (Aves: Gruiformes) and its dietary implications. *VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Resúmenes* **118**. Bahía Blanca.
- Tambussi, C., 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**:404-406.
- Taylor, A.M., Bonser, R.H.C. & Farrent, J.W. 2004.** The influence of hydration on the tensile and compressive properties of avian keratinous tissues. *Journal of the Materials Science Letters* **39**:939-942.
- Thiollay, J.M. 1994.** Family Accipitridae (Hawks and Eagles). En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 2. Barcelona: Lynx Edicions.

**Thomason, J.J., Biewener, A.A. & Bertram, J.E.A. 1992.** Surface strain on equine hoof wall *in vivo*: implications for the material design and functional morphology of the wall. *Journal of Experimental Biology* **166**:145-168.

**Timoshenko, S. & Young, D.H. 1968.** *Elements of strength of materials*. Van Nostrand ed., Princeton, N.J. 377 págs.

**Tonni, E.P. 1977.** El rol ecológico de algunas aves fororracoideas. *Ameghiniana*, **14**:316.

**Tonni, E. & Noriega, J.I. 1998.** Los cóndores (Ciconiformes, Vulturidae) de la región pampeana de la Argentina durante el Cenozoico tardío: distribución, interacciones y extinciones. *Ameghiniana*, **35**:141-150.

**Tonni, E. & Tambussi, C. 1988.** Un nuevo Psilopterinae (Aves: Ralliformes) del Mioceno tardío de la Provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Ameghiniana*, **25**:155-160.

**Turner, A. & Anton, M. 1997.** *The big cats and their fossil relatives*. New York: Columbia University Press.

**Turvey, S.T. & Holdaway, R.N. 2005.** Postnatal Ontogeny, Population Structure, and Extinction of the Giant Moa *Dinornis*. *Journal of Morphology*, **265**:70-86.

- Vanden Berge, J.C. & Zweers, G.A. 1993.** Myologia En: *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*. Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E., Vanden Berge, J.C. (eds). Pub Nuttall Ornithol Club **23**:189-250.
- Vanden Berge, J.C. & Storer, R.W. 1995.** Intratendinous Ossification in Birds: A Review. *Journal of Morphology* **226**:47-77.
- Van Valkenburgh, B. 1985.** Locomotor diversity within past and present guilds of large predators mammals. *Paleobiology* **11**:406-428.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A. & Mazzetta, G. 1999.** Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos and other South American mammals. *Acta Theriologica* **44**:309-320.
- Vuillemier, F. 1985.** Fossil and Recent Avifaunas and the Interamerican Interchange. En: *The Great American Biotic Interchange*. Stelhi, F.G. y Webb, S.D. (eds.):, pp. 386-424. Academic Press. Nueva York.
- Wainwright, S. A., Biggs, W. D., Currey, J. D., Gosline, J. M. 1976.** *Mechanical design in organisms*. London: Edward Arnold.
- Webb, S.D. 1991.** Ecogeography and the Great American interchange. *Paleobiology*. **17**:266-280.

**Weibel, E.R. , Taylor, C.R. & Bolis, L. 1998.** *Principles of Animal Design: The optimization and symmorphosis debate.* Cambridge University Press. Cambridge, New York, Melbourne.

**Weick, F., Brown,L.H. & Parey, P.1980.** *Birds of Prey of the World.* Verlag. Hamburg and Berlin, 159 pp.

**Wetmore, A. 1930.** The supposed plumage of the Eocene *Diatryma* . *The Auk* **47**:579-580.

**Wetmore, A. 1944.** A new terrestrial vulture from the Upper Eocene deposits of Wyoming. *Annals of the Carnegie Museum* **30**:57-69.

**Wetmore, A. 1967.** Re-creating Madagascar's giant extinct bird. *National Geographic*, **132**:488-493.

**White, C.M., Olsen, P.D. & Kiff, L.F. 1994.** Family Falconidae (Falcons and Caracaras) En: *Handbook of the birds of the world*, Vol. 2. Barcelona: Lynx Edicions.

**Witmer, L.M. 1995.** The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft issues in fossils. En: *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* Thomason, J. (ed.) Cambridge University Press. Chapter 2.

**Witmer, L.M. & Rose, K.D. 1991.** Biomechanics of the jaw apparatus of the gigantic Eocene bird *Diatryma*: implications for diet and mode of life. *Paleobiology*, **17**:95-120.

**Woodburne, M.O., Cione, A.L. & Toni, E.P. 2006.** Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. En: *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*. Carranza-Castañeda, Óscar, and Lindsay, E.H., eds.: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial **4**:73-101.

**Worthy, T.H. & Holdaway, R. N. 2002.** *The Lost World of the Moa*. Indiana University Press, Bloomington.

**Zienkewicz, O.C. & Taylor, R.L. 1994.** El método de Elementos Finitos. Vol.1. Cuarta edición. MacGraw-Hill Eds.

---

§.7

## APÉNDICES

---

**APÉNDICE A**

Los materiales osteológicos fósiles y actuales mencionados a continuación fueron utilizados para la realización de esta tesis. Pertenecen al Museo de Historia Natural, Montevideo (MNHN); Museo de La Plata (MLP); Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN); Museo de Historia Natural de Taubaté, Estado de San Pablo-Brasil (MHNT), Museo Edigio Feruglio, Trelew, Chubut-Argentina (MPEF-PV); Canterbury Museum, Nueva Zelandia (CMC-Av); Museo de Historia Natural-Universidad Mayor de San Marcos-Lima (MUSM); colección de osteología de Andrés Rinderknecht (CAR). Otros acrónimos de material bibliográfico utilizado: American Museum of Natural History, New York (AMNH); Field Museum of Natural History, Chicago (FM-P); y University of Florida, Gainesville (UF); Peabody Museum, Yale University (YMP).

Se trabajó con las falanges ungueales de 9 especímenes de fororrácidos: *Psilopterus colzecus* MLP 76-VI-12-2 tipo, dígitos I, II, III y IV; *Brontornis burmeisteri* MLP 566-II, dígito III; *Paraphysornis brasiliensis* MNHT s/n, dígitos II, III y IV; *Devincenzia pozzii* MACN 6681 tipo, dígito II; *Phorusrhacos longissimus* AMNH, 9497, plancha XXXIV, fig.1 Sinclair & Farr (1932) y fig. 21 en Alvarenga & Höfling 2003, dígito II; *Patagornis marshi* MLP 20-85, dígito III, *Mesembriornis incertus* FM-P14422, dígito III; *Titanis walleri* UF 10417, dígito II; *Procariama simplex* MACN 8225, dígito IV; *Phorusrhacinae* indet. MUSM 351, dígito III. El material consultado de falanges podales de fororrácidos corresponde a los siguientes especímenes: *Psilopterus colzecus* MLP 76-VI-12-2 tipo, dígitos I, II, III y IV; *Brontornis burmeisteri* MLP 20-574, dígito III1, MLP 20-575 dígito III2, MLP 20-580 dígito III3; MLP *Paraphysornis brasiliensis* MNHT s/n, metatarsal I, II1, III3 y todas las falanges del dígito IV; *Devincenzia pozzii* MLP 37-III-7-8 dígitos II1, III1 y III2; *Phorusrhacos longissimus* AMNH, 9497, plancha XXXIV, fig.1 Sinclair & Farr (1932) y fig. 21 en Alvarenga & Höfling 2003, falanges III1 y II2; *Patagornis marshi* AMNH 7005, falanges III1, III2 y III3; *Mesembriornis incertus* FM-P14422, falange II1; *Titanis walleri* UF 30001, falange III1, y UF 171382, falange III1, UF 30009, falange IV1, UF 30010, falange III2, y UF 4109, falange III1; *Procariama simplex* MACN 8225, I2, II1, II2, III1, III2 y todas

las falanges del dígito IV; *Mesembriornis milneedwardsi* MACN 5944, falanges III1, III1 y IV1; y *Mesembriornis incertus* MACN 6737, falanges III1 y II2. Los materiales de tarsometatarsos de fororrácidos consultados fueron: Phorusrhacinae indet. MNHN 1736, porción distal derecha; *Psilopterus colzecus* MLP 76-VI-12-2 tipo, porción distal izquierda; *Paraphysornis brasiliensis* MNHN s/n izquierdo, *Devincenzia pozzi* MNHN 189, derecho; *Titanis walleri* UF 4108, porción distal derecha;

Se estudiaron las falanges podales y ungueales de dos especies de dinosaurios dromaeosaurios: *Deinonychus antirrhopus* YPM 5205, dígitos II y III (en base a imágenes de Ostrom 1969); y *Velociraptor mongoliensis* AMNH 6516, dígito II (en base a fotografía del material descrito por Osborn 1924).

Se utilizaron 42 especies de aves actuales incluyendo falanges podales y ungueales: *Cariama cristata* (3 especímenes: CAR s/n, MNHN 5480, 6162), *Chunga burmeisteri* (MLP s/n), *Rhea americana* (2 especímenes: CAR s/n, MNHN 6238), *Dromaius novaehollandiae* (MNHT 1870♀), *Struthio camelus* (2 especímenes, MNHT 1868♂ y MNHN 6240), *Casuaris casuaris* (2 especímenes: MNHT 1813 y MACN 53568), *Apteryx haasti* (CMC- Av23661), *Tinamus solitarius* (MNHT 497♂), *Spizaetus ornatus* (MNHT 6178), *Harpia harpyja* (2 especímenes: MNHT 942 y 1862♀), *Gyps fulvus* (MNHT 917), *Aquila chrysaetus* MNHT 514♀), *Haliaeetus leucocephalus* (MNHT 520), *Necrosyrtes monachus* MNHT 49), *Geranoaetus melanoleucus* (MNHT 1874), *Vultur gryphus* (MACN 54749), *Micrastur ruficollis* (MNHT 1147♂), *Micrastur semitorquatus* (MNHT 601♀, MNHT 1463), *Falco peregrinus* (2 especímenes: MLP 638 y MNHT 708), *Polyborus plancus* (2 especímenes: CAR s/n y MNHN s/n), *Herpetotheres cachinnans*♂ (MNHT 624), *Sagittarius serpentarius* (MNHT 48), *Bubo virginianus* (MNHT 436), *Ninox novaeseelandiae* (MNHT 1205♀), *Athene cunicularia* (MNHT 258♂), *Chauna torquata* (2 especímenes: MNHN 5934 y CAR s/n), *Otis tarda* (MNHT 79♂), *Megapodius freycinet* (MNHT 55♂), *Meleagris gallipavo* (MNHT 65♂), *Numida meleagris* (MNHT 64♂), *Acrylium vulturinum* (MNHT 1633), *Tympanuchus phasianellus* (MNHT 60♀), *Crax fasciolata* (MNHT 727), *Penelope obscura* (MNHT 202), *Pavo cristatus* (MNHT 340♂), *Grus canadensis* (MNHT 69), *Pluvianus aegypticus* (MNHT 1595♀) *Pterocles* sp. (MNHT 580), *Caloenas nicobarica* (MNHT 525♀), *Goura sheepmakesi* (MNHT 1649♂), *Nestor notabilis* (MNHT 105),

*Musophaga violacea* (MNHT 1516♀), *Geococcyx californianus* (MNHT 110) y *Corvus corax* (MNHT 1346♂).

## **APÉNDICE B**

Análisis de correlación entre la masa corporal (en logaritmos) y las variables consideradas (log ángulo externo, log ángulo interno y log ventaja mecánica) definidas en el capítulo 3. Análisis estadístico realizado por el paquete software estadístico PAST free versión 1.92, (Hammer *et al.* 2001).

**Tabla B.1. Probabilidad de no correlación (sobre la diagonal principal) y coeficientes de correlación lineal (debajo de la diagonal principal) entre las variables analizadas (en logaritmos decimales) para la falange ungueal del dígito II. . Correlación significativa marcada con asterísco.**

<b>Probabilidad de no correlac./ Coef. corr. lineal r</b>	<b>Log masa corporal</b>	<b>Log ángulo externo</b>	<b>Log ángulo interno</b>	<b>Log ventaja mecánica</b>
<b>Log masa corporal</b>	0	0,053663	0,047586	0,28013
<b>Log ángulo externo</b>	0,28028	0	7,1355E-09*	0,91967
<b>Log ángulo interno</b>	0,28745	0,72462	0	0,85978
<b>Log ventaja mecánica</b>	0,15909	-0,014949	0,026184	0

**Tabla B.2. Probabilidad de no correlación (sobre la diagonal principal) y coeficientes de correlación lineal (debajo de la diagonal principal) entre las variables analizadas (en logaritmos decimales) para la falange ungueal del dígito I. Correlación significativa marcada con asterísco.**

<b>Probabilidad de no correlac./ Coef. corr. lineal r</b>	<b>Log masa corporal</b>	<b>Log ángulo externo</b>	<b>Log ángulo interno</b>	<b>Log ventaja mecánica</b>
<b>Log masa corporal</b>	0	0,58859	0,045298	0,69322
<b>Log ángulo externo</b>	-0,10477	0	9,3854E-08*	0,51785
<b>Log ángulo interno</b>	0,38388	0,84321	0	0,89732
<b>Log ventaja mecánica</b>	0,2592	-0,12511	-0,025062	0

**Tabla B.3. Probabilidad de no correlación (sobre la diagonal principal) y coeficientes de correlación lineal (debajo de la diagonal principal) entre las variables analizadas (en logaritmos decimales) para la falange ungueal del dígito III. Correlación significativa marcada con asterísco.**

<b>Probabilidad de no correlac./ Coef. corr. lineal r</b>	<b>Log masa corporal</b>	<b>Log ángulo externo</b>	<b>Log ángulo interno</b>	<b>Log ventaja mecánica</b>
<b>Log masa corporal</b>	0	0,18173	0,19937	0,94248
<b>Log ángulo externo</b>	0,21274	0	1,8199E-08*	0,028576
<b>Log ángulo interno</b>	0,20463	0,74863	0	0,41007
<b>Log ventaja mecánica</b>	-0,011627	-0,3421	-0,13217	0

**Tabla B.4. Probabilidad de no correlación (sobre la diagonal principal) y coeficientes de correlación lineal (debajo de la diagonal principal) entre las variables analizadas (en logaritmos decimales) para la falange ungueal del dígito IV. Correlación significativa marcada con asterisco.**

<b>Probabilidad de no correlac./ Coef. corr. lineal r</b>	<b>Log masa corporal</b>	<b>Log ángulo externo</b>	<b>Log ángulo interno</b>	<b>Log ventaja mecánica</b>
<b>Log masa corporal</b>	0	0,11437	0,0010936*	0,18145
<b>Log ángulo externo</b>	-0,33079	0	4,6994E-05*	0,042928
<b>Log ángulo interno</b>	-0,62499	0,73253	0	0,12176
<b>Log ventaja mecánica</b>	0,28225	-0,41647	-0,32457	0

**Tabla B.5. Datos de las falanges ungueales del dígito II y categorías eco-funcionales. Masa corporal expresada en gramos; longitud total de falange en milímetros; ángulos expresados en grados, ventaja mecánica (s1/s2) adimensional; scores obtenidos del análisis de componentes principales (PC1, PC2 y PC3).**

Especies	Masa corporal	Long. Total*	Ángulo externo	Ángulo interno	s1/s2	PC 1	PC 2	PC 3
<b>Depredadoras</b>								
<i>Gyps fulvus</i>	7400	31,9	92	100	0,27	-0,48146	-0,9299	0,37585
<i>Aquila chrysaetus</i>	4380	36,3	100	121,5	0,14	-0,8426	1,5376	0,56984
<i>Harpia harpyja</i>	6350	52,6^	116^	128,5^	0,23^	-1,3604	-0,2799	0,17498
<i>Haliaetus leucocephalus</i>	4650	34,6	112,5	130	0,28	-1,3317	-1,0217	0,22405
<i>Necrosyrtes monachus</i>	2065	21	96,5	71,5	0,15	-0,05833	1,2816	-0,06438
<i>Spizaetus ornatus</i>	1225	30,4	109,5	74	0,29	-0,51881	-1,1484	-0,46846
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	2450	29,6	114	100	0,27	-1,0083	-0,8777	-0,15067
<i>Vultur gryphus</i>	11200	31	104	98	0,26	-0,74982	-0,7589	0,055824
<i>Micrastur ruficollis</i>	164	9	98	60	0,29	0,03374	-1,1714	-0,47567
<i>Micrastur semitorquatus</i>	702	13,4	112,5	110	0,18	-1,039	0,6301	0,094796
<i>Falco peregrinus</i>	1025	20,8^	119^	78^	0,12^	-0,65426	2,1636	-0,41576
<i>Polyborus plancus</i>	894	21,9^	100,5^	88,5^	0,22^	-0,50325	-0,1418	0,039273
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	627	16,6	125	78	0,15	-0,81036	1,3429	-0,5838
<i>Sagittarius serpentarius</i>	3800	20,5	95	110	0,23	-0,6622	-0,3256	0,4581
<i>Bubo virginianus</i>	1410	26	91,5	76	0,14	0,00184	1,525	0,16228

<i>Ninox novaeseelandiae</i>	250	13,4	92	54	0,16	0,42346	1,0346	-0,33513
<i>Athene cunicularia</i>	171	7,4	76	55	0,11	0,92761	2,386	0,23782
<i>Corvus corax</i>	1200	14,49	111	74	0,17	-0,46796	0,8479	-0,3888
$\bar{X}$	2775,7	23,9	103,6	89,3	0,20			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 3020,9	$\pm$ 11,3	$\pm$ 12,3	$\pm$ 24,1	$\pm$ 0,06			
<b>Terrestres</b>								
<i>Dromaius novaehollandiae</i>	42500	23,4	62	37	0,22	1,8476	-0,2426	0,062397
<i>Casuarius casuarius</i>	44000	71	_____	_____	0,17	_____	_____	_____
<i>Rhea americana</i>	23000	24,5^	58,5^	9^	0,24^	3,8633	-0,5542	-1,6986
<i>Apteryx haasti</i>	2200	22,7	74	39	0,21	1,3499	-0,0269	-0,29203
<i>Otis tarda</i>	6700	12,8	85	90	0,17	-0,073361	0,7793	0,52761
<i>Grus canadensis</i>	4110	18,7	79,5	117,5	0,24	-0,31923	-0,5289	0,97446
<i>Pterocles sp.</i>	400	4,6	69	32	0,35	1,7052	-1,9464	-0,4922
<i>Tympanuchus phasianellus</i>	815	6,7	42	65	0,26	2,0263	-0,9715	1,7349
$\bar{X}$	11389,3	16,2	67,1	55,6	0,24			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 15783,4	$\pm$ 8,22	$\pm$ 14,5	$\pm$ 37,5	$\pm$ 0,06			
<b>Terrestres con hábitos arborícolas</b>								
<i>Tinamus solitarius</i>	1257	6,4	61	38	0,27	1,8196	-1,0112	0,094539
<i>Numida meleagris</i>	1375	11,21	79	57	0,17	0,7161	0,7702	0,098234
<i>Acrylium vulturinum</i>	1336	10,22	85	56,5	0,19	0,53042	0,3732	-0,11683
<i>Crax fasciolata</i>	2500	14,9	125	108	0,23	-1,3121	-0,2585	-0,2403
<i>Penelope obscura</i>	1080	15	105	58	0,2	-0,03192	0,2326	-0,61164

<i>Megapodius freycinet</i>	578	13,2	34	21	0,13	4,1629	1,5854	0,89372
<i>Meleagris gallipavo</i>	7000	18	69	52	0,2	1,1456	0,1326	0,27375
<i>Chauna torquata</i>	4400	22^	71^	62^	0,24	0,81184	-0,5442	0,39955
<i>Caloenas nicobarica</i>	518	9,2	107	76,5	0,18	-0,43113	0,6251	-0,26647
<i>Goura sheepmakei</i>	2118	10,8	87	62	0,28	0,2881	-1,07	-0,13214
<i>Nestor notabilis</i>	922	12,3	87	58	0,25	0,39499	-0,6458	-0,19709
<i>Musophaga violácea</i>	360	7,2	89	47	0,23	0,63294	-0,3250	-0,5157
<i>Geococcyx californianus</i>	305	8,8	74	50	0,23	1,0039	-0,3712	0,020061
<i>Chunga burmeisteri</i>	1200	11,8	92	105	0,33	-0,57824	-1,6797	0,39843
<i>Cariama cristata</i>	1500	17^	120^	142,5^	0,27^	-1,6071	-0,8721	0,1957
$\bar{X}$	1763,3	12,5	85,7	66,2	0,23			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 1777,8	$\pm$ 4,3	$\pm$ 23,2	$\pm$ 30,7	$\pm$ 0,05			
<b>Especies fósiles</b>								
<i>Titanis walleri</i> UF10417*	150000	71,9/73	124	121,5	0,22	-1,4426	-0,0968	-0,05409

<i>Devincenzia pozzi</i> MACN 6681*	225000	82/84	123	143	0,25	-1,6556	-0,5789	0,15135
<i>Paraphysornis brasiliensis</i> MNHN s/n*	180000	71/74	94,5	110	0,23	-0,64923	-0,3269	0,47106
<i>Psilopterus colzecus</i> MLP 76 -IV-12-2*	7000	25/26,1	115	62	0,25	-0,3797	-0,5792	-0,79334
<i>Phorusrhacos longissimus</i> AMNH 9497*	160000	56,6	128	136	0,25	-1,6912	-0,5683	-0,00876
<i>Velociraptor mongoliensis</i> AMNH 6516*	23004	67,5	118,5	95	0,16	-0,95245	1,0853	-0,20338
<i>Deinonychus antirrhopus</i> YPM 5205*	170000	91,6/95,2	154	138	0,16	-2,0947	1,1418	-0,34892
$\bar{X}$	130714,9	68,1	122,4	115	0,22			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 52006,6	$\pm$ 20,9	$\pm$ 29,4	$\pm$ 34,4	$\pm$ 0,06			

^ Promedio de medidas, \* especies fósiles: longitud total/ longitud estimada; estimación de masa corporal a partir de diámetro de huesos largos (Alvarenga & Höfling 2003, Holtz 1994)

**Tabla B.6. Datos de las falanges ungueales del dígito I y categorías ecofuncionales. Masa corporal expresada en gramos; longitud total falange en milímetros; ángulos expresados en grados, ventaja mecánica ( $s1/s2$ ) adimensional; scores obtenidos del análisis de componentes principales conjuntamente con falanges ungueales II de fororrácidos (PC1, PC2 y PC3). Se muestran los promedios y el desvío estándar de las variables utilizadas para cada categoría.**

Especies	Masa corporal	Long. total	Ángulo externo	Ángulo interno	s1/s2	PC 1	PC 2	PC 3
<b>Depredadores</b>								
<i>Gyps fulvus</i>	7400	31,9	92	105	0,26	0,19388	-0,92252	0,46164
<i>Aquila chrysaetus</i>	4380	39	85	74	0,25	-0,42285	-0,66425	0,10913
<i>Harpia harpyja</i>	6350	68,4 <sup>^</sup>	116 <sup>^</sup>	92 <sup>^</sup>	0,14 <sup>^</sup>	0,77206	1,198	-0,0315
<i>Spizaetus ornatus</i>	1225	35	113	84	0,2	0,39804	0,0057578	-0,1774
<i>Necrosyrtes monachus</i>	2065	2,05	101	79	0,2	0,11164	0,046395	-0,0607
<i>Haliaetus leucocephalus</i>	4650	37	110	105	0,24	0,55039	-0,68182	0,16094
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	2450	35	110	115	0,27	0,61919	-1,1148	0,25949
<i>Vultur gryphus</i>	11200	31,1	100	88	0,21	0,20785	-0,15091	0,10964
<i>Micrastur ruficollis</i>	164	9,3	130	56	0,26	-0,063776	-0,80004	-1,0508
<i>Micrastur semitorquatus</i>	702	19,5 <sup>^</sup>	125 <sup>^</sup>	123 <sup>^</sup>	0,12 <sup>^</sup>	1,3971	1,6248	0,2708
<i>Falco peregrinus</i>	1200	20,2 <sup>^</sup>	127 <sup>^</sup>	87 <sup>^</sup>	0,1 <sup>^</sup>	1,0452	2,3528	-0,213
<i>Polyborus plancus</i>	894	21 <sup>^</sup>	95 <sup>^</sup>	86 <sup>^</sup>	0,21 <sup>^</sup>	0,093005	-0,13486	0,1610
<i>Sagittarius serpentarius</i>	3800	20,7	82	84	0,14	0,024667	1,2937	0,4683

<i>Bubo virginianus</i>	1410	21	110	122	0,19	0,8932	0,075417	0,4011
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	250	12,1	97	65	0,13	0,0094038	1,5929	-0,184
<i>Corvus corax</i>	1200	18,72	120	73	0,11	0,64572	2,0897	-0,3751
$\bar{X}$	3083,75	26,4	107	89,8	0,19			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 3073	$\pm$ 15,4	$\pm$ 14,7	$\pm$ 19,5	$\pm$ 0,06			
<b>Terrestres con hábitos arborícolas</b>								
<i>Chauna torquata</i>	4400	3,05	18	15	0,2	-5,29	0,88835	0,71949
<i>Megapodius freycinet</i>	578	11,57	36	21	0,25	-3,7062	-0,11608	-0,10183
<i>Crax fasciolata</i>	2500	16	119	97	0,19	0,71999	0,12818	-0,05884
<i>Penelope obscura</i>	1080	13	98	53	0,19	-0,46989	0,34938	-0,5596
<i>Goura scheepmaki</i>	2118	10,1	92	52	0,27	-0,80685	-0,8393	-0,53618
<i>Nestor notabilis</i>	922	11,9	109	75	0,2	0,17559	0,047161	-0,27199
<i>Geococcyx californianus</i>	305	7,8	84	69	0,26	-0,55412	-0,77749	0,03431
$\bar{X}$	1700,4	10,5	79,4	54,6	0,22			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 1431,7	$\pm$ 4,1	$\pm$ 37,9	$\pm$ 29,2	$\pm$ 0,04			
<b>Fororacos y <i>Cariama cristata</i></b>								
<i>Cariama</i>	1500	17^	120^	142,5^	0,27^	0,92158	1,1584	-0,9437

<i>cristata</i>								
<i>Titanis walleri</i> UF10417*	150000	71,9/73	124	121,5	0,22	0,79968	0,44159	-0,3020
<i>Devincenzia pozzi</i> MACN 6681*	225000	82/84	123	143	0,25	0,95499	1,0425	-0,6906
<i>Paraphysornis brasiliensis</i> MNHN s/n*	180000	71/74	94,5	110	0,23	0,33316	1,2993	-0,2954
<i>Psilopterus colzecus</i> MLP 76-IV-12-2*	7000	25/26,1	115	62	0,25	-0,006	-1,5515	-0,9331
<i>Phorusrhacos longissimus</i> AMNH 9497*	160000	56,6	128	136	0,25	0,9592	0,70448	-0,736
$\bar{X}$	117250	55,1	117,4	119,1	0,25			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 92834	$\pm$ 27,6	$\pm$ 12	$\pm$ 30,6	$\pm$ 0,02			

^ Promedio de medidas. \*especies fósiles: longitud total/ longitud estimada; estimación de masa corporal a partir de diámetro de huesos largos (Alvarenga & Höfling 2003)

**Tabla B.7. Datos de las falanges ungueales del dígito III. Masa corporal expresada en gramos; longitud total falange en milímetros; ángulos expresados en grados, ventaja mecánica (s1/s2) adimensional; scores obtenidos del análisis de componentes principales (PC1, PC2 y PC3). Se muestran los promedios y el desvío estándar de las variables utilizadas para cada categoría.**

Especies	Masa corporal*	Long. total*	Ángulo externo	Ángulo interno	s1/s2	PC 1	PC 2	PC 3
<b>Depredadores</b>								
<i>Spizaetus ornatus</i>	1225	21,4	95	54	0,2	-0,71151	0,16568	0,51548
<i>Sagittarius serpentarius</i>	3800	18,6	110	100	0,26	-1,8346	1,6649	-0,0713
<i>Bubo virginianus</i>	1410	26	93	78	0,14	-1,7303	-0,502	-0,4327
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	250	11,7	87	59	0,11	-1,3616	-1,545	-0,2477
<i>Athene cunicularia</i>	171	10,2	59	40	0,29	1,3122	0,78591	0,15591
<i>Necrosyrtes monachus</i>	2065	17,9	82	54	0,22	-0,27404	0,40023	0,22444
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	627	17,7	98	78	0,1	-2,2343	-1,4852	-0,5276
<i>Micrastur ruficollis</i>	164	7,9	83	53	0,2	-0,37742	0,1005	0,22474
<i>Falco peregrinus</i>	1025	16,2 <sup>^</sup>	117 <sup>^</sup>	74 <sup>^</sup>	0,16 <sup>^</sup>	-1,9941	-0,0859	0,3014
<i>Corvus corax</i>	1200	15,7	81	52	0,27	0,056309	0,9641	0,39735
$\bar{X}$	1193,7	16,3	90,5	64,2	0,2			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 1102,8	$\pm$ 5,4	$\pm$ 16,3	$\pm$ 17,8	$\pm$ 0,07			
<b>Terrestres</b>								
<i>Casuarius casuarius</i>	44000	44,2 <sup>^</sup>	76 <sup>^</sup>	42 <sup>^</sup>	0,14 <sup>^</sup>	-0,177	-1,2425	0,19855

<i>Dromaius novaehollandiae</i>	42500	30,72	93	56	0,14	-1,1395	-0,8625	0,16481
<i>Struthio camelus</i>	114000	40,5^	60^	45^	0,16^	0,38018	-0,8489	-0,4062
<i>Apteryx haasti</i>	2200	23,2	53	37	0,13	0,76646	-1,7205	-0,4875
<i>Rhea americana</i>	23000	29,2^	40^	30^	0,28^	2,6503	0,23949	-0,2822
<i>Grus canadiensis</i>	4110	17,3	56	65	0,32	0,68985	1,5811	-0,7664
<i>Otis tarda</i>	11800	15,3	65	25	0,19	1,4477	-0,9507	0,95872
<i>Tympanuchus phasianellus</i>	815	7	37	35	0,26	2,4638	0,16093	-0,796
<i>Pterocles sp.</i>	400	5,8	57	32	0,29	1,7868	0,53169	0,47542
<i>Pluvianus aegyptius</i>	83	3,9	52	30	0,28	2,066	0,32664	0,3482
$\bar{x}$	24290,8	21,7	58,9	39,7	0,22			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 35790,5	$\pm$ 14,3	$\pm$ 16,4	$\pm$ 12,5	$\pm$ 0,07			
<b>Terrestres con hábitos arborícolas</b>								
<i>Tinamus solitarius</i>	1257	6,5	51	57	0,26	0,87954	0,79809	-0,9045
<i>Nestor notabilis</i>	922	14	62	50	0,3	0,84288	1,146	-0,1051
<i>Geococcyx californianus</i>	305	10	84	47	0,2	-0,18989	-0,0262	0,47016
<i>Goura scheepmakesi</i>	2118	10,73	68	52	0,22	0,2102	0,29699	-0,1573
<i>Pavo cristatus</i>	5000	18,47	85	83	0,18	-1,3515	0,28307	-0,596
<i>Acrylium vulturinum</i>	1336	11,75	81,5	60	0,18	-0,67926	-0,0839	-0,1119
<i>Numida meleagris</i>	1375	13,93	70	59	0,15	-0,52039	-0,6949	-0,5666
<i>Megapodius freycinet</i>	578	13,19	34	21	0,13	2,765	-2,4841	-0,5328
<i>Penelope obscura</i>	1080	14	99	52	0,12	-1,3241	-1,3807	0,34753

<i>Crax fasciolata</i>	2500	15,71	91	78	0,18	-1,3926	0,23813	-0,3201
<i>Meleagris gallipavo</i>	7000	20,5	71	40	0,19	0,42882	-0,4124	0,30637
<i>Chauna torquata</i>	4400	23^	50^	40^	0,21^	1,3093	-0,2289	-0,4535
<i>Caloenas nicobarica</i>	518	9,7	68	55	0,22	0,1102	0,35801	-0,2584
<i>Chunga burmeisteri</i>	1200	11,4	65	47	0,3	0,84796	1,0943	0,12004
<i>Cariama cristata</i>	1500	15,4^	88^	56,5^	0,2^	-0,62173	0,18949	0,24998
$\bar{x}$	2072,6	13,9	71,1	53,2	0,2			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 1914,6	$\pm$ 4,3	$\pm$ 17,5	$\pm$ 14,8	$\pm$ 0,05			
<b>Especies fósiles</b>								
<i>Brontornis burmeisteri</i> MLP 566-II*	380000	68/70,3	105	113	0,25	-1,9755	1,6594	-0,4326
<i>Paraphysornis brasiliensis</i> MNHN s/n*	180000	61/64	120	60	0,14	-1,8302	-0,7028	0,65281
<i>Psilopterus colzecus</i> MLP 76 -IV-12-2*	7000	25/28	69	32	0,22	1,0714	-0,2435	0,78163
<i>Mesembriornis incertus</i> FM- P14422*	45000	46,5	88,5	46	0,29	-0,15559	0,49136	0,32165
<i>Patagornis marshi</i> MLP 20-85*	45000	40/41,1	82	52	0,23	0,98765	0,68739	0,67967
Phorusrhacidae MUSM 351*	—	36,8/38,3	91	43	0,22	-0,09986	0,18701	0,88538
<i>Deinonychus</i>	170000	58,6/61,3	88	83	0,24	-1,0976	1,1501	-0,3239

<i>antirrhopus</i> YPM 5205*								
$\bar{X}$	137833,3	49,9	91,9	61,1	0,23			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 138427,5	$\pm$ 15,5	$\pm$ 16,3	$\pm$ 27,8	$\pm$ 0,05			

^ Promedio de medidas, \* especies fósiles: longitud total/ longitud estimada; estimación de masa corporal a partir de diámetro de huesos largos (Alvarenga & Höfling 2003, Holtz 1994).

**Tabla B.8. Datos de las falanges ungueales del dígito IV. Masa corporal expresada en gramos; longitud total falange en milímetros; ángulos expresados en grados, ventaja mecánica (s1/s2) adimensional; scores obtenidos del análisis de componentes principales (PC1, PC2 y PC3).**

Especies	Masa corporal*	Long. total*	Ángulo externo	Ángulo interno	s1/s2	PC 1	PC 2	PC 3
<b>Depredadores</b>								
<i>Spizaetus ornatus</i>	1225	18,4	97	55	0,15	-0,8168	0,7563	0,3529
<i>Sagittarius serpentarius</i>	3800	17,7	68	74	0,2	0,0244	-0,1898	-1,0219
<i>Bubo virginianus</i>	1410	26,7	114	93	0,16	-1,9568	-0,179	-0,1318
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	250	11,8	89	75	0,15	-1,1255	0,4885	-0,4409
<i>Athene cunicularia</i>	171	7,6	90	54	0,11	-1,1383	1,8479	0,0501
<i>Polyborus plancus</i>	894	16,6^	74^	56^	0,18^	0,1050	0,3858	-0,3343
<i>Falco peregrinus</i>	1025	14,1^	93^	51^	0,13^	-0,8365	1,341	0,3139
<i>Corvus corax</i>	1200	12,3	105	67	0,24	-0,5287	-1,0558	0,4125
$\bar{X}$	15171,7	15,7	56	37,7	0,26			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 23667,1	$\pm$ 9,6	$\pm$ 22,5	$\pm$ 15,2	$\pm$ 0,07			

Terrestres								
<i>Dromaius novaehollandiae</i>	42500	21,9	69	35	0,18	1,0472	0,9693	0,326
<i>Apteryx haasti</i>	2200	20,6	30	24	0,31	4,5693	0,3659	-1,0139
<i>Tympanuchus phasianellus</i>	815	4,7	69	54	0,28	1,0844	-0,9433	-0,2683
$\bar{x}$	15171,7	15,7	56	37,7	0,26			
$\pm$ S.D.	$\pm$ 23677,2	$\pm$ 9,6	$\pm$ 22,5	$\pm$ 15,2	$\pm$ 0,07			
Terrestres con hábitos arborícolas								
<i>Acrylium vulturinum</i>	1336	8,9	81	59	0,27	0,4966	-1,066	-0,0098
<i>Numida meleagris</i>	1375	11,3	76	67	0,17	-0,3519	0,3483	-0,6108
<i>Penelope obscura 202</i>	1080	11,2	104	55	0,21	-0,4077	-0,3957	0,6860
<i>Meleagris gallipavo</i>	7000	15,9	86	60	0,15	-0,6757	0,7665	-0,1303
<i>Chauna torquata</i>	4400	19,8^	89^	61^	0,15^	-0,7842	0,7178	-0,0674
<i>Caloenas nicobarica</i>	518	8,3	87	65	0,21	-0,2613	-0,4227	-0,0993
<i>Nestor notabilis</i>	922	13,9	81	61	0,2	-0,0705	-0,1307	-0,1989
<i>Musophaga violacea</i>	360	14,5	100	70	0,23	-0,5582	-0,9232	0,1829
<i>Chunga burmeisteri</i>	1200	7,6	103	85	0,28	-0,6134	-1,8022	-0,0036
<i>Cariama cristata</i>	1500	11,8^	98^	70^	0,2^	-0,74878	-0,45246	0,068176
$\bar{x}$	1969,1	12,3	90,5	65,3	0,21			

±S.D.	±2091,4	±3,8	±10,1	±8,5	±0,05			
<b>Especies fósiles</b>								
<i>Paraphysornis brasiliensis</i> MNHN s/n*	180000	53/59	58	17	0,29	3,4649	0,3795 7	1,366
<i>Psilpterus colzecus</i> MLP 76 -IV-12-2*	7000	15,5/16 ,6	88	58	0,23	0,0550 99	- 0,6010 9	0,1767 1
<i>Procariama simplex</i> MACN 8225*	10000	17,6/18 ,6	91	46	0,2	0,0271 41	- 0,2051 4	0,3959 2
$\bar{X}$	65666,7	31,4	79	40,3	0,24			
±S.D.	±99026,9	±23,9	±18,3	±21,1	±0,05			

^ Promedio de medidas, \* especies fósiles: longitud total/ longitud estimada; estimación de masa corporal a partir de diámetro de huesos largos (Alvarenga & Höfling 2003, Holtz 1994).

## APÉNDICE C

**Cálculo de vigas curvas. Medidas de diámetros antero-posteriores (a), diámetros transversales (b), intervalos (x), radio desde centro de curvatura ( $r_c$ ), radio hasta borde interno ( $r_{int}$ ), radio hasta borde externo ( $r_{ext}$ ) expresadas en metros. Tensiones máximas internas y externas expresadas en MPa. Tensión de falla marcada.**

### *Devincenzia pozzii* falange II MACN 6681

X	a	b	$r_{int}$	$r_{ext}$	$\sigma_{int}$	$\sigma_{ext}$
0,005	0,0055	0,0045	0,036	0,0465	129,508	143,863
0,01	0,00675	0,005625	0,03425	0,0475	162,6387	143,1448
0,015	0,0075	0,0065	0,0335	0,0485	175,069	151,8471
0,02	0,00825	0,0075	0,03275	0,04875	170,9532	135,9975
0,025	0,009	0,00825	0,0315	0,0495	180,0141	128,2122
0,03	0,01	0,009	0,03075	0,0505	158,3516	112,3178
0,035	0,01075	0,0095	0,03	0,051	154,3193	104,2691

0,04	0,0115	0,01025	0,0295	0,052	140,8598	96,94414
0,045	0,012	0,010875	0,0285	0,0525	148,1557	93,61555
0,05	0,01275	0,011375	0,028	0,054	137,7049	90,44659
0,055	0,01425	0,011625	0,0265	0,0545	123,4164	72,2419
0,06	0,0155	0,01175	0,0255	0,056	113,2243	65,28526

$r_c = 0,0405$

***Paraphysornis brasiliensis* falange II MNHTs/n**

<b>x</b>	<b>A</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,01	0,0059	0,0053	0,0394	0,0506	180,004639	167,375593
0,015	0,00705	0,0062	0,0382	0,0518	169,714161	148,485059
0,02	0,00795	0,00735	0,0368	0,0524	167,288853	125,469221
0,025	0,00885	0,00795	0,0365	0,0541	145,018211	124,134985
0,03	0,0097	0,00855	0,0341	0,0541	170,358847	105,941306
0,035	0,01015	0,00895	0,0347	0,0547	152,141998	108,482177
0,04	0,0112	0,0094	0,0335	0,0556	141,732942	94,5646899
0,045	0,01205	0,01	0,0324	0,0565	135,774995	85,6977019

$r_c = 0,0447$

***Paraphysornis brasiliensis* falange III MNHTs/n**

<b>X</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,005	0,005	0,00585	0,0347	0,0439	163,885162	132,922167
0,01	0,0064	0,0078	0,0333	0,0461	156,645408	134,921482
0,015	0,0072	0,0089	0,0325	0,0469	166,41727	137,503975
0,02	0,0079	0,01	0,0319	0,0475	164,353475	132,142893
0,025	0,00835	0,01095	0,0311	0,0483	180,033366	137,991442
0,03	0,00945	0,0122	0,0306	0,0494	141,935957	113,040598
0,035	0,01055	0,0132	0,0283	0,05	149,54442	92,2964637

$r_c = 0,0394$

***Titanis walleri* falange II UF 10417 (posición de tensión principal máxima determinada en el FEA marcada y con asterisco, capítulo 4).**

<b>X</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,01	0,0065	0,0055	0,029	0,042	180,03088	99,8782548
0,015	0,0075	0,00675	0,0285	0,0435	153,468164	97,6264568
0,02	0,0085	0,008	0,0275	0,0445	136,82599*	84,5904259
0,025	0,0095	0,009	0,0268	0,046	118,849951	77,3190395
0,03	0,01075	0,00975	0,026	0,0498	99,5464867	75,671714
0,035	0,012	0,0104	0,025	0,0488	87,578792	56,9711216
0,04	0,013	0,0105	0,0238	0,05	89,3934205	54,3644383
0,045	0,014	0,01075	0,0233	0,0513	81,9719461	51,0825521
0,045	0,014	0,01075	0,0233	0,0513	81,9719461	51,0825521
<b>r<sub>c</sub>=</b>	<b>0,0365</b>					

***Phorusrhacos longissimus* falange II AMNH 9497**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,005	0,0047	0,00345	0,0248	0,0341	180,014647	111,873621
0,01	0,0064	0,0043	0,0233	0,0359	153,476905	97,8957525
0,015	0,0076	0,0049	0,0224	0,0376	139,738658	94,7058851
0,02	0,0086	0,0055	0,0217	0,039	126,958995	88,6835691
0,025	0,0093	0,00605	0,021	0,0398	126,491383	85,1450511
0,03	0,0102	0,0064	0,0202	0,0405	121,254624	77,366871
0,035	0,0112	0,0069	0,0188	0,041	120,155076	65,8204245
<b>r<sub>c</sub>=</b>	<b>0,03</b>					

***Psilopterus colzecus* falange II MLP 76-VI-12-2**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,004	0,00205	0,00125	0,011	0,0152	180,367848	86,8208304
0,006	0,0025	0,0016	0,0109	0,0157	106,477352	63,3893888
0,008	0,00275	0,00205	0,0107	0,0159	90,3974956	53,7997825
0,01	0,00285	0,0023	0,0106	0,0161	94,2221902	57,7226585
0,012	0,0032	0,0024	0,0106	0,0166	75,2514341	54,5837052
0,014	0,0034	0,0026	0,0105	0,0173	69,8971647	57,6011875
0,016	0,00385	0,00275	0,01	0,0177	62,6158622	46,6255969
<b>r<sub>c</sub>=</b>	<b>0,0163</b>					

***Psilopterus colzecus* falange III MLP 76-VI-12-2**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,004	0,0015	0,00135	0,0216	0,0243	178,265255	152,578851
0,006	0,0018	0,0018	0,0209	0,0246	179,959937	121,091572
0,008	0,00215	0,00215	0,0207	0,025	129,596246	97,7997517
0,01	0,0025	0,0025	0,0206	0,0252	92,2256673	73,3304922
0,012	0,00275	0,00285	0,0206	0,0257	72,4428128	69,7178199
0,014	0,00295	0,00295	0,0202	0,0258	78,691086	65,9376911
0,016	0,0032	0,0032	0,02	0,0264	69,9934532	64,4761692

**r<sub>c</sub>**= 0,023

***Patagornis marshi* falange III MLP 20-85**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,005	0,0036	0,003	0,0353	0,0409	158,890735	94,4496487
0,01	0,00425	0,00405	0,0345	0,0426	180,080441	143,484959
0,015	0,0051	0,0049	0,0336	0,0438	160,011423	131,149998
0,02	0,00575	0,00595	0,0332	0,0445	132,820596	112,771471
0,025	0,0066	0,0066	0,0321	0,0451	122,121519	91,9696134
0,03	0,00775	0,00715	0,0306	0,046	106,64936	70,7972048

**r<sub>c</sub>**= 0,0387

***Mesembriornis incertus* falange III FM-P14422**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,0025	0,00205	0,00235	0,0338	0,0379	180,011865	157,326951
0,005	0,0028	0,0033	0,0332	0,0388	130,768311	124,980114
0,0075	0,00325	0,0038	0,0329	0,0393	121,534426	120,775226
0,01	0,0037	0,0044	0,0324	0,0397	111,975635	104,570487
0,0125	0,0041	0,0051	0,0318	0,04	105,716325	89,0014204
0,015	0,0047	0,0056	0,0312	0,0406	89,1264254	73,1470739
0,0175	0,0052	0,00605	0,0306	0,0412	81,3912854	64,9289727
0,02	0,0056	0,00655	0,0303	0,0418	73,0738683	60,2499271
0,0225	0,0061	0,0073	0,03	0,0424	60,3423926	51,1905322
0,025	0,00645	0,0073	0,0294	0,0427	63,6547211	50,0701127
0,0275	0,007	0,00735	0,0291	0,0429	57,0742498	44,0465924

**r<sub>c</sub>**= 0,0359

***Brontornis burmeisteri* falange III MLP 566-II**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,01	0,00675	0,00765	0,0365	0,05	205,636735	125,975206
0,015	0,00795	0,0091	0,0356	0,0512	180,015518	114,747668
0,02	0,0091	0,01	0,0347	0,0527	163,430728	109,407639
0,025	0,01045	0,01105	0,0341	0,0547	129,98807	97,0825302
0,03	0,0109	0,01235	0,0341	0,0559	122,089751	99,8061739
0,035	0,01145	0,01355	0,0335	0,0565	120,266827	95,3033495
0,04	0,0125	0,0147	0,0338	0,0582	91,8019968	85,1399827
0,045	0,01395	0,01645	0,0312	0,0594	89,6174106	65,7301663
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0441					

***Deinonychus antirrhopus* falange II YPM 5205**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,005	0,0077	0,00075	0,0365	0,0439	56,0298588	21,7702624
0,01	0,0081	0,00115	0,0358	0,0462	72,3390269	46,1345808
0,015	0,0079	0,00155	0,0354	0,0469	94,2539639	62,4475382
0,02	0,0077	0,00175	0,035	0,0481	129,960539	94,7623552
0,025	0,0079	0,00175	0,0346	0,0492	160,949254	125,472155
0,03	0,0081	0,00195	0,0339	0,05	180,17219	136,459175
0,035	0,00885	0,0023	0,0331	0,0508	152,948709	112,167141
0,04	0,0096	0,0027	0,0323	0,0519	129,552798	94,1317376
0,045	0,01075	0,00325	0,0312	0,0535	98,3667528	70,5752923
0,05	0,0121	0,00385	0,0308	0,0546	66,5963109	50,0258341
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0419					

***Deinonychus antirrhopus* falange III YPM 5205**

<b>X</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,005	0,00195	0,00195	0,0412	0,0442	126,797251	496,059465
0,01	0,0032	0,00275	0,0393	0,0449	180,049089	204,293806
0,015	0,00395	0,00335	0,0381	0,0455	179,67669	158,257934
0,02	0,00485	0,00425	0,0373	0,0464	125,794071	109,992988
0,025	0,00545	0,00485	0,0361	0,0473	126,987152	99,6708416
0,03	0,00635	0,00575	0,0352	0,0485	95,8065025	75,9337269
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0418					

***Cariama cristata* falange II CAR s/n**

<b>X</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,002	0,00105	0,0008	0,0075	0,0096	158,7875	176,4008
0,004	0,00135	0,0011	0,007	0,0099	180,1991	147,2245
0,006	0,0018	0,0013	0,0065	0,0101	138,4929	88,88796
0,008	0,002	0,0015	0,0062	0,0103	140,6987	82,31238
0,01	0,00235	0,00175	0,0059	0,0107	108,9167	63,54387
0,012	0,00285	0,0019	0,0055	0,0111	81,47179	44,91097
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0084					

***Cariama cristata* falange III CAR s/n**

<b>X</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,00282	0,00115	0,0007	0,0149	0,0172	180,292093	148,386796
0,00423	0,00125	0,0009	0,0148	0,0175	178,313528	168,368288
0,00564	0,0015	0,00115	0,0147	0,0178	115,919926	121,683092
0,00705	0,0017	0,0014	0,0144	0,018	101,139101	95,0892546
0,00846	0,00195	0,0016	0,0141	0,0183	84,1933524	75,5172215
0,00987	0,00225	0,00185	0,0139	0,0185	61,2312693	53,7714047
0,01128	0,00295	0,00225	0,0135	0,0187	30,4235913	24,3934774
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0161					

***Harpia harpyja* falange II MNHT 1862♀**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,002	0,0016	0,0014	0,0264	0,0296	180,353027	165,521745
0,004	0,0022	0,0018	0,026	0,0302	135,855463	134,090746
0,006	0,0026	0,002	0,0256	0,0308	134,840939	137,033203
0,008	0,003	0,0024	0,0252	0,031	115,083197	105,976532
0,01	0,0032	0,0028	0,0246	0,0312	126,563162	99,2912198
0,012	0,0036	0,003	0,0244	0,0318	105,605059	91,087388
0,014	0,004	0,0034	0,0238	0,0324	94,5094283	77,7615826
0,016	0,0044	0,0034	0,0234	0,0324	89,9607054	67,1423307
0,018	0,0048	0,0037	0,023	0,0326	78,8228447	55,7794158
0,02	0,0051	0,0038	0,0226	0,0328	77,9098754	52,3140609
0,022	0,0054	0,004	0,0222	0,033	74,7644913	47,8040797
0,024	0,0056	0,0042	0,022	0,0332	72,5135319	46,0820285
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,028					

***Harpia harpyja* falange I MNHT 1862♀**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,002	0,0019	0,0018	0,0392	0,043	180,376866	140,49601
0,004	0,0027	0,0025	0,0386	0,0436	66,8777625	57,2329003
0,006	0,003	0,003	0,0382	0,0444	76,8750386	62,2072717
0,008	0,0037	0,0036	0,0376	0,0448	50,3821944	45,7999196
0,01	0,0042	0,004	0,0372	0,0454	44,0584126	39,8747587
0,012	0,0047	0,0044	0,0368	0,046	38,3359172	34,7035963
0,014	0,005	0,0048	0,036	0,0462	35,2743547	37,8714637
0,016	0,0056	0,005	0,0356	0,0468	30,2944179	32,1976311

**r<sub>c</sub>**= 0,0408

***Spizaetus ornatus* falange II MNHT 6178**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,0021	0,00115	0,00105	0,0173	0,0197	181,848116	164,527339
0,0042	0,0016	0,0014	0,0169	0,0202	137,166894	127,171582
0,0063	0,002	0,00165	0,0167	0,0205	100,773695	96,5970748
0,0084	0,0023	0,0019	0,0163	0,0208	95,7340636	83,6070288
0,0105	0,0025	0,0021	0,0159	0,021	102,070642	79,4236167
0,0126	0,0028	0,0023	0,0156	0,0213	90,0025766	68,586683
0,0147	0,00315	0,0024	0,0152	0,0215	82,0525623	57,4621044
0,0168	0,0034	0,00255	0,0147	0,0216	83,4206122	50,7734284

**r<sub>c</sub>**= 0,0185

***Spizaetus ornatus* falange I MNHT 6178**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,0018	0,0013	0,001	0,0186	0,0211	180,424601	178,306518
0,0036	0,00165	0,00135	0,0182	0,0216	177,343423	175,091027
0,0054	0,002	0,00165	0,0179	0,0219	146,666825	139,407032
0,0072	0,0023	0,0018	0,0176	0,0222	138,14416	126,671241
0,009	0,00245	0,002	0,0174	0,0224	141,634259	126,691646
0,0108	0,00265	0,0022	0,0171	0,0225	139,495165	113,249549
0,0126	0,00285	0,00235	0,0169	0,0226	132,662005	102,96934
0,0144	0,0031	0,00245	0,0167	0,0229	121,639434	95,9802383
0,0162	0,00335	0,00255	0,0166	0,0233	107,492709	91,2480512
0,018	0,00355	0,00265	0,0163	0,0235	107,341307	86,0656533

**r<sub>c</sub>**= 0,0198

***Spizaetus ornatus* falange III MNHT 6178**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,0012	0,00085	0,00065	0,0136	0,0152	181,744578	167,798708
0,0024	0,0011	0,0009	0,0133	0,0156	169,612492	163,646855
0,0036	0,00135	0,001	0,0132	0,0159	135,04167	146,984247
0,0048	0,00155	0,0012	0,013	0,0161	116,938949	121,095833
0,006	0,0016	0,00125	0,0128	0,0162	148,360781	139,016117
0,0072	0,00175	0,0014	0,0128	0,0162	120,726563	114,306656
0,0084	0,00205	0,00155	0,0125	0,0165	95,5796364	86,1506513
0,0096	0,00225	0,0016	0,0122	0,0165	94,6936212	72,5646809
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0144					

***Dromaius novahollandiae* falange III MNHT 1870**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,005	0,0026	0,0032	0,0279	0,0331	180,245934	171,284139
0,01	0,00395	0,0043	0,0262	0,0341	135,369611	97,8184345
0,015	0,005	0,0061	0,0252	0,0352	89,7543443	64,4361621
0,02	0,00585	0,00675	0,0238	0,0355	90,20914	51,5555596
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0304					

***Dromaius novahollandiae* falange II MNHT 1870**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,0025	0,00165	0,00145	0,0301	0,0335	180,137563	165,985293
0,005	0,00225	0,00205	0,0295	0,0341	137,987563	123,582829
0,0075	0,0028	0,0026	0,0291	0,0345	100,136473	88,4170984
0,01	0,0032	0,00305	0,0283	0,035	101,553974	78,7855725
0,0125	0,0037	0,00345	0,0279	0,0352	81,5969508	59,8308186
0,015	0,00425	0,00405	0,0271	0,0357	68,0239071	45,8051705
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0318					

***Apteryx haasti* falange III CMC- Av23661**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,003	0,0007	0,0009	0,0266	0,0284	180,152047	267,953101
0,006	0,00115	0,00115	0,0261	0,0286	110,663268	111,551725
0,009	0,00135	0,0015	0,0255	0,0289	120,856891	96,6759989
0,012	0,0018	0,0018	0,025	0,0291	73,5299244	50,9106817
0,015	0,0023	0,0023	0,0248	0,0296	37,5046516	30,1033238
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0273					

***Apteryx haasti* falange II CMC- Av23661**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>r<sub>int</sub></b>	<b>r<sub>ext</sub></b>	<b>σ<sub>int.</sub></b>	<b>σ<sub>ext.</sub></b>
0,003	0,00135	0,0009	0,0173	0,02	119,300841	115,255027
0,006	0,0016	0,00115	0,0166	0,0202	180,041777	123,03495
0,009	0,00195	0,0016	0,0166	0,0205	106,214267	86,1179948
0,012	0,00215	0,00205	0,0159	0,0209	116,463606	79,3531957
0,015	0,00275	0,0025	0,0155	0,0209	66,3657995	39,4401813
<b>r<sub>c</sub>=</b>	0,0186					

***Struthio camelus* falange III MNHT 1868 (cálculo por vigas rectas)**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>Tracción (MPa)</b>	<b>Compresión(MPa)</b>
0,005	0,0036	0,00375	180,1136187	180,1136187
0,01	0,0047	0,0054	146,7652846	146,7652846
0,015	0,00625	0,00665	101,0933052	101,0933052
0,02	0,0068	0,00815	92,91105218	92,91105218
0,025	0,007	0,0077	116,0021451	116,0021451
0,03	0,0081	0,0075	106,7339963	106,7339963
0,035	0,00895	0,0106	72,16538373	72,16538373

***Casuaris casuaris* falange II MNHT 1813 (cálculo por vigas rectas)**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>Tracción(MPa)</b>	<b>Compresión(MPa)</b>
0,005	0,00295	0,0023	167,299252	167,299252
0,01	0,00355	0,00295	180,1428962	180,1428962
0,015	0,0041	0,0034	175,7682753	175,7682753
0,02	0,00455	0,00365	177,2597778	177,2597778
0,025	0,00535	0,0043	136,0378789	136,0378789
0,03	0,00555	0,00465	140,2743285	140,2743285
0,035	0,00605	0,00525	121,9814677	121,9814677
0,04	0,0067	0,00545	109,4988975	109,4988975
0,045	0,00715	0,00605	97,44081737	97,44081737
0,05	0,00805	0,0065	79,49883231	79,49883231

**Casuarium casuarium falange III MNHT 1813 (cálculo por vigas rectas)**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>Tracción(MPa)</b>	<b>Compresión(MPa)</b>
0,005	0,00315	0,00235	167,6330027	167,6330027
0,01	0,0036	0,00335	180,0647412	180,0647412
0,015	0,00435	0,0039	158,9009991	158,9009991
0,02	0,00485	0,00465	142,9460159	142,9460159
0,025	0,00525	0,00585	121,2115558	121,2115558
0,03	0,00615	0,00685	90,52300064	90,52300064

**Rhea americana falange III CAR s/n (cálculo por vigas rectas)**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>Tracción(MPa)</b>	<b>Compresión(MPa)</b>
0,002	0,0025	0,00125	155,8037766	155,8037766
0,004	0,003	0,0015	180,3284452	180,3284452
0,006	0,00435	0,002	96,48965555	96,48965555
0,008	0,005	0,0025	77,90188831	77,90188831
0,01	0,0059	0,003	58,2790867	58,2790867
0,012	0,00625	0,00345	54,19261795	54,19261795

**Rhea americana falange II CAR s/n (cálculo por vigas rectas)**

<b>x</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>Tensión(MPa)</b>	<b>Compresión(MPa)</b>
0,002	0,00195	0,0015	180,3686263	180,3686263
0,004	0,0026	0,00195	156,0882343	156,0882343
0,006	0,00325	0,0024	121,7488227	121,7488227
0,008	0,0039	0,00255	106,0991919	106,0991919
0,01	0,0041	0,0034	90,00048572	90,00048572
0,012	0,0046	0,004	72,92846542	72,92846542
0,014	0,00525	0,0045	58,0615197	58,0615197

## APÉNDICE D

### **Descripción del procedimiento de fotogrametría y mapeos de tensiones del FEA para la falange ungueal y estuche córneo de *Titanis walleri* calcotipo UF 10417.**

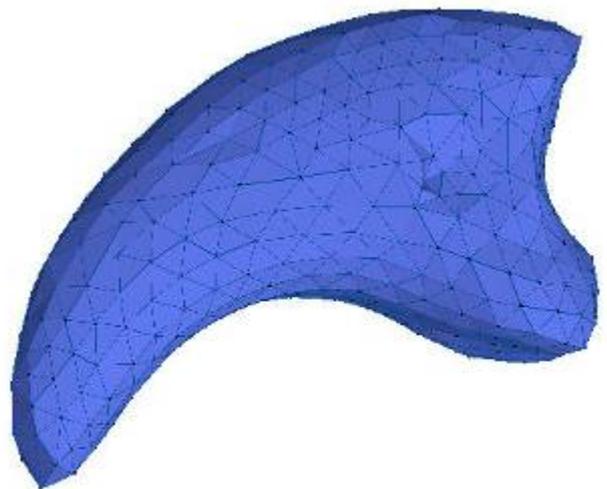
#### **Fotogrametría** (a partir de Basconcel & Calvo 2008)

La fotogrametría es el conjunto de métodos y procedimientos que tiene como objetivo calcular las dimensiones y posiciones de objetos en el espacio.

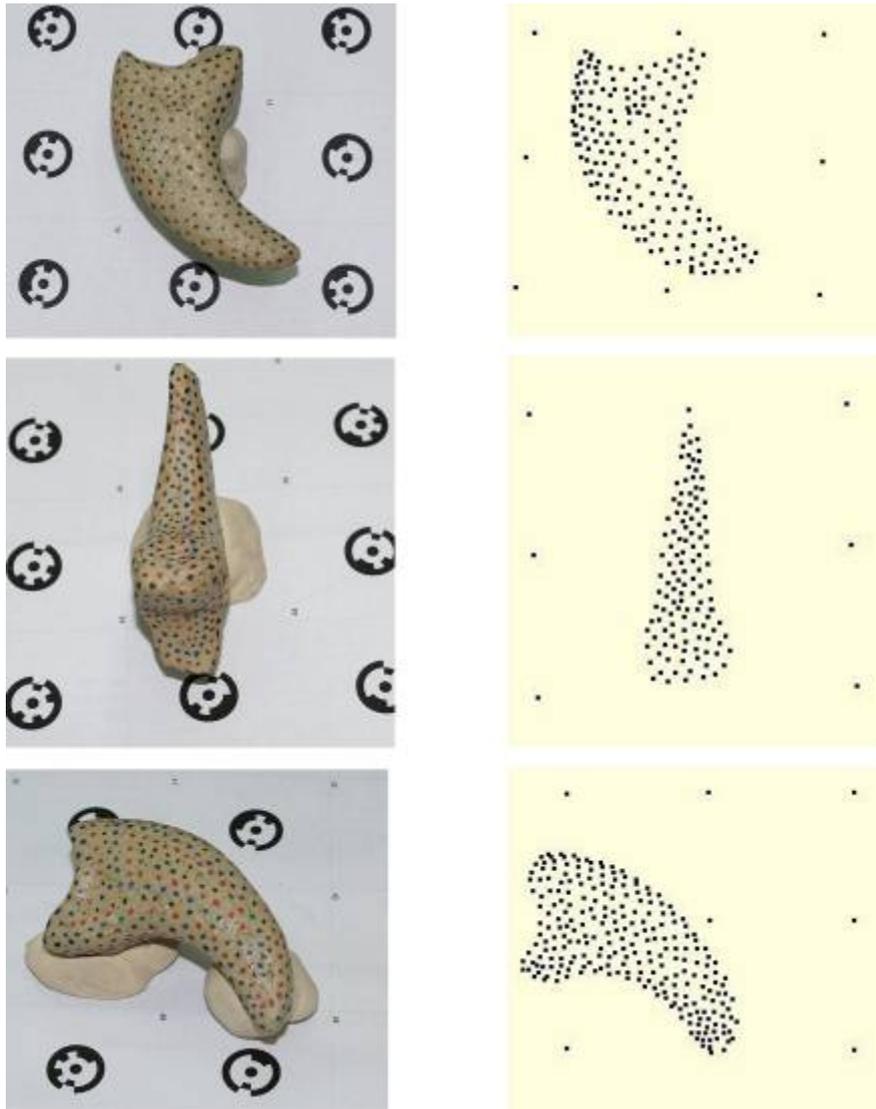
Para generar el modelo 3D se produjo una copia de la falange ungueal de *Titanis walleri* (figura D.1). Luego se generó la imagen 3D mediante varias proyecciones capturadas por una cámara fotográfica con diferentes ángulos y orientaciones. La cámara utilizada fue Sony Alfa-100, resolución:  $3872 \times 2592 = 10036224$  píxeles. Se referenciaron 589 nodos x-y de tres fotografías con grado de solapamiento (figura D.3). La precisión varía aproximadamente 0,05 %.



**Fig. D.1-** Copia de falange ungueal II de *Titanis walleri*.



**Fig. D.2-** Modelo 3D generado a partir de la técnica fotogrametría.



**Fig. D.3. Tres tomas consideradas de la falange ungual para la técnica de fotogrametría. Se observan los puntos considerados y las marcas de referencia.**

Mapeos de tensiones FEA

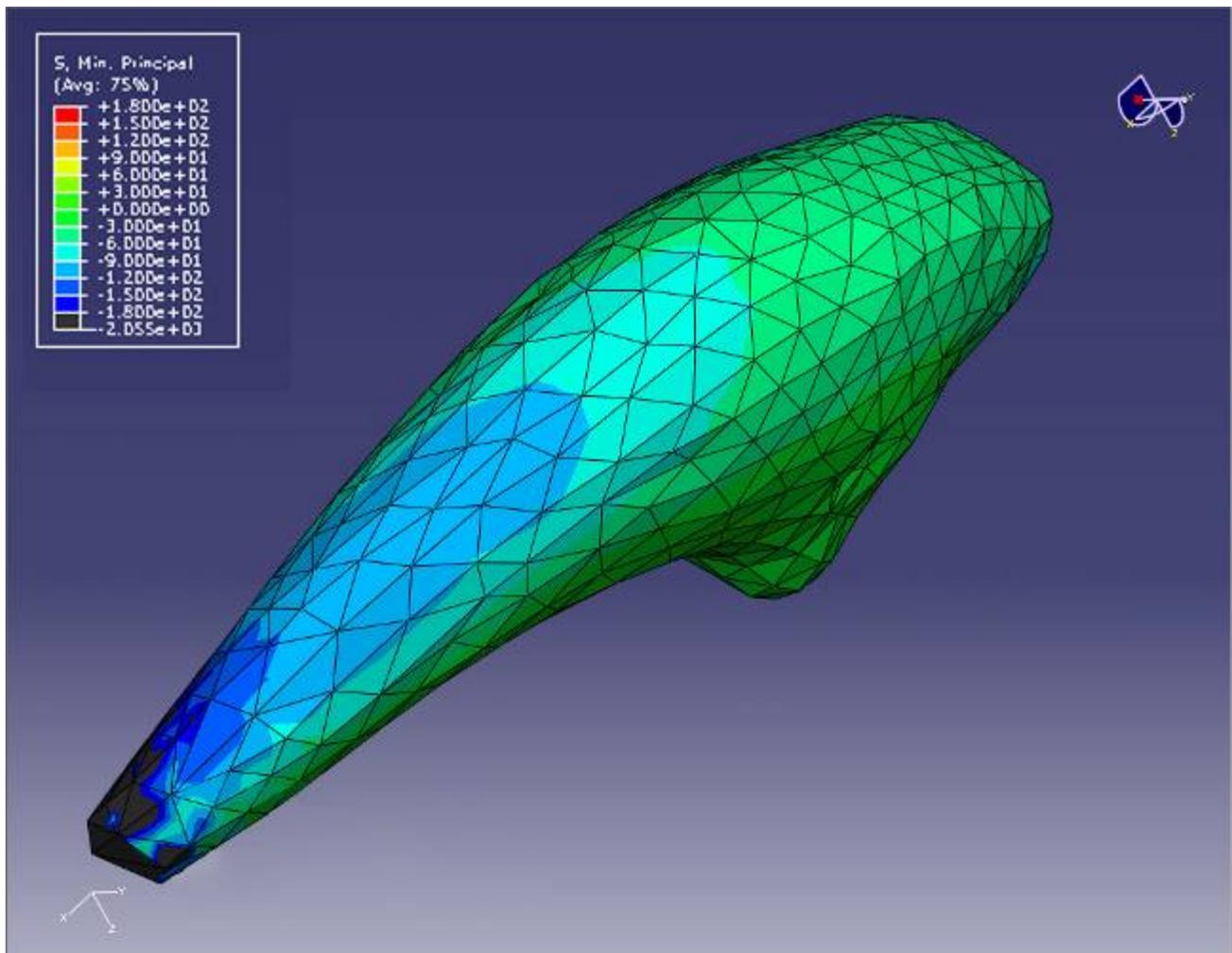


Fig. D.4- Mapeo de tensiones del FEA con falange ungueal II de *Titanis walleri*. Tensiones principales mínimas

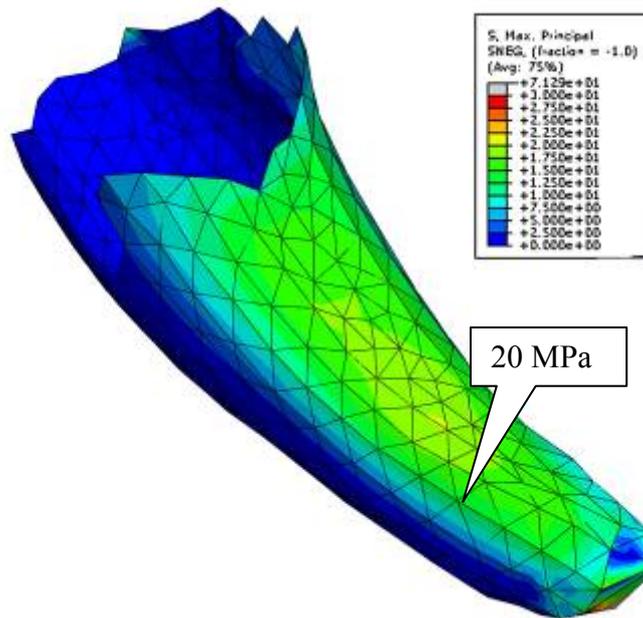


Fig. D.5- Análisis de sensibilidad para estuche córneo con módulo de Poisson= 0,3 (grosor= 1 mm; E= 1,59 y RH%= 60%). Mapeo de tensiones principales máximas y marca del valor máximo.

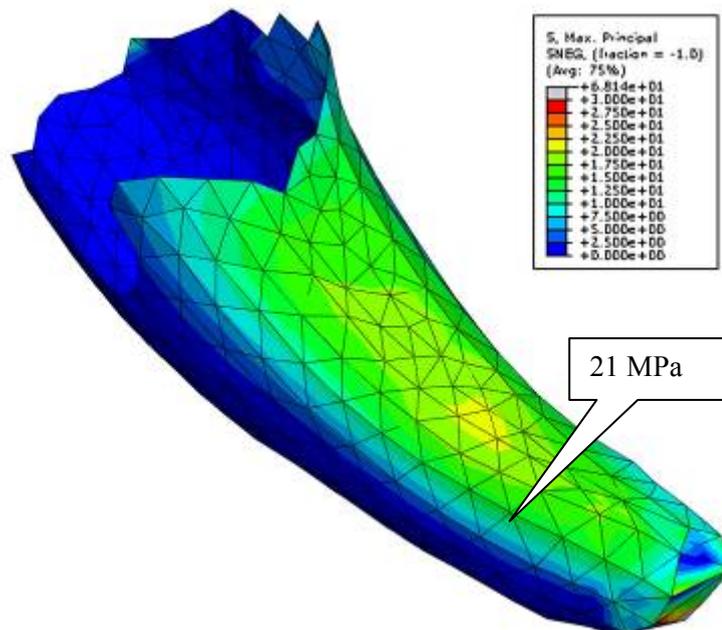


Fig. D.6- Análisis de sensibilidad para estuche córneo con módulo de Poisson= 0,4 (grosor= 1 mm; E= 1,59 y RH%= 60%). Mapeo de tensiones principales máximas y marca del valor máximo.

## APÉNDICE E

En este apéndice se exponen figuras de materiales de fororrácidos y aves actuales citados en esta tesis. Se exponen fotografías de dos de los 12 moldes de yeso de las pisadas de un individuo adulto de seriema (*Cariama cristata*), también citadas en esta tesis.



Fig. E.1- Vista dorsal de falanges podales del dígito III de *Brontornis burmeisteri*; falange III1: MLP 20-574, falange III2: MLP 20-575, falange III3: MLP 20-580. Escala 1 centímetro.



Fig. E.2- Vistas lateral y proximal de falanges podales del dígito III de *Brontornis burmeisteri*.  
Arriba: MLP 20-580; abajo: MLP 20-575. Escala 1centímetro



Fig. E.3 - Dígito IV izquierdo completo de *Procarium simplex* MACN 8225. Vista lateral



Fig. E.4 - Dígito IV izquierdo completo de *Procariana simplex* MACN 8225. Vista dorsal.

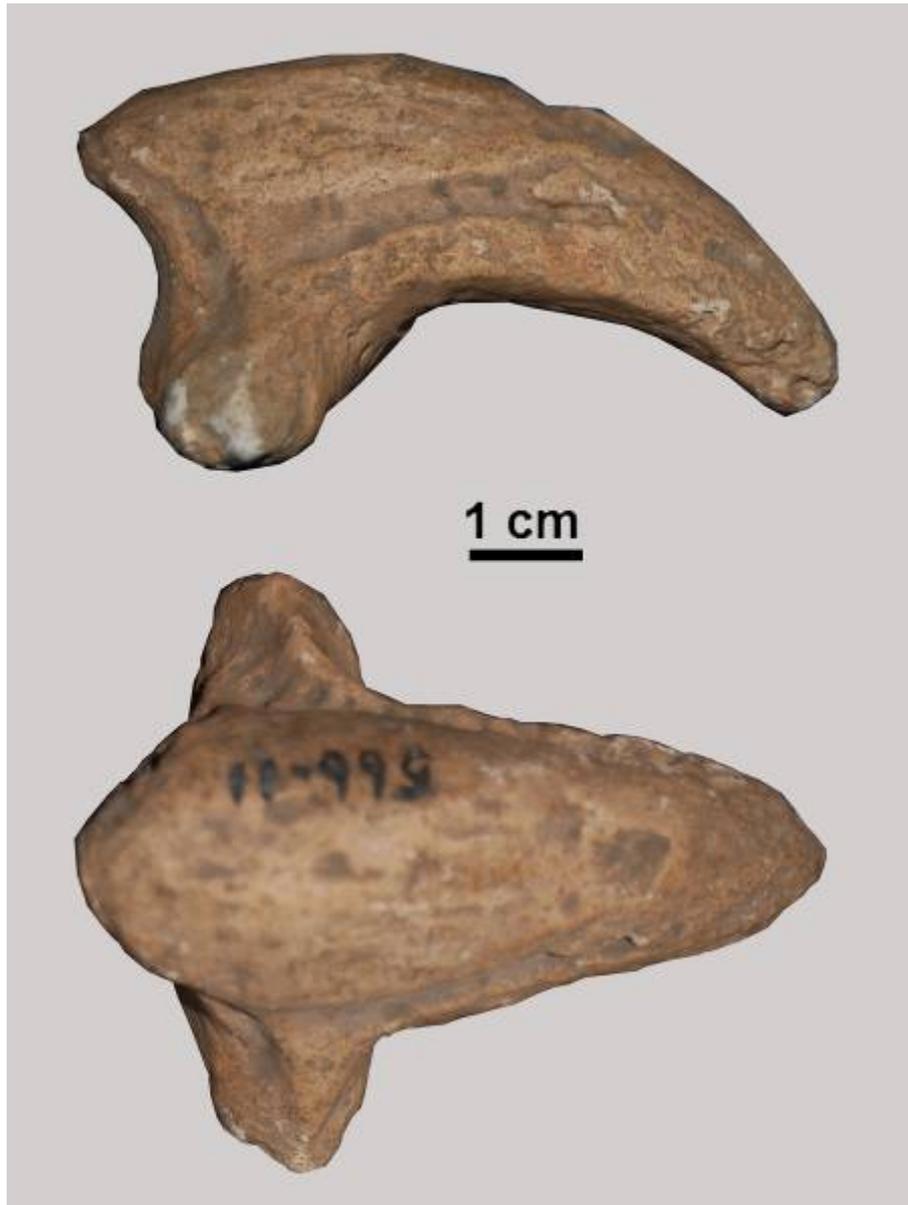


Fig. E.5 - Falanges del dígito IV izquierdo de *Psilopterus colzecus* MLP tipo MLP 76-IV-12- 2. Vista lateral.



**Fig. E.6-** Vista lateral de falanges ungueales de *Paraphysornis brasiliensis* MNHN s/n. Desde arriba: falange II, III y IV.

**Fig. E.7-** Vista dorsal de falanges ungueales de *Paraphysornis brasiliensis* MNHN s/n. Desde arriba: falange II, III y IV.



**Fig. E.8-** Vista lateral (arriba) y dorsal (abajo) de falange ungueal III de *Brontornis burmeisteri* MLP 566-II.



**Fig. E.9- Vista lateral (arriba) y dorsal (abajo) de falange ungual de *Phorusrhacidae* MUSM 351, asignada al dígito III.**

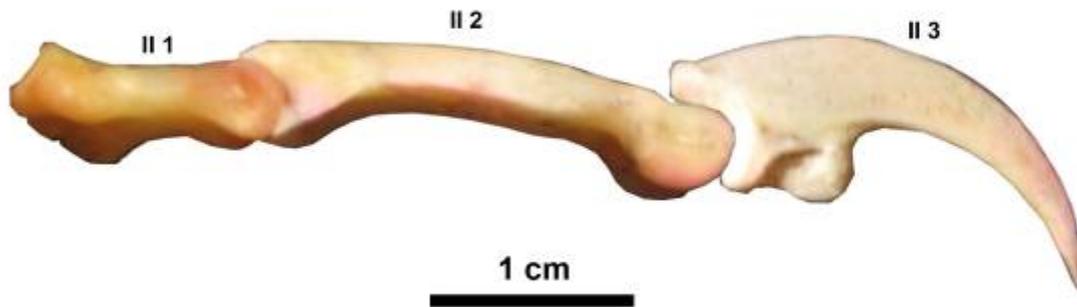


Fig. E.10- Falanges del dígito interno (II) de *Falco peregrinus* MLP 638.



Fig.E.11- Vista lateral (arriba) y vista dorsal (abajo) de la falange ungueal II de *Struthio camelus* MNHT 1868.



Fig. E.12- Vista lateral (arriba) y vista dorsal (abajo) de la falange ungual II de *Dromaius novahollandiae* MNHT 1870.



Fig. E.13- Vista lateral (arriba) y vista dorsal (abajo) de la falange ungual III de *Dromaius novahollandiae* MNHT 1870.

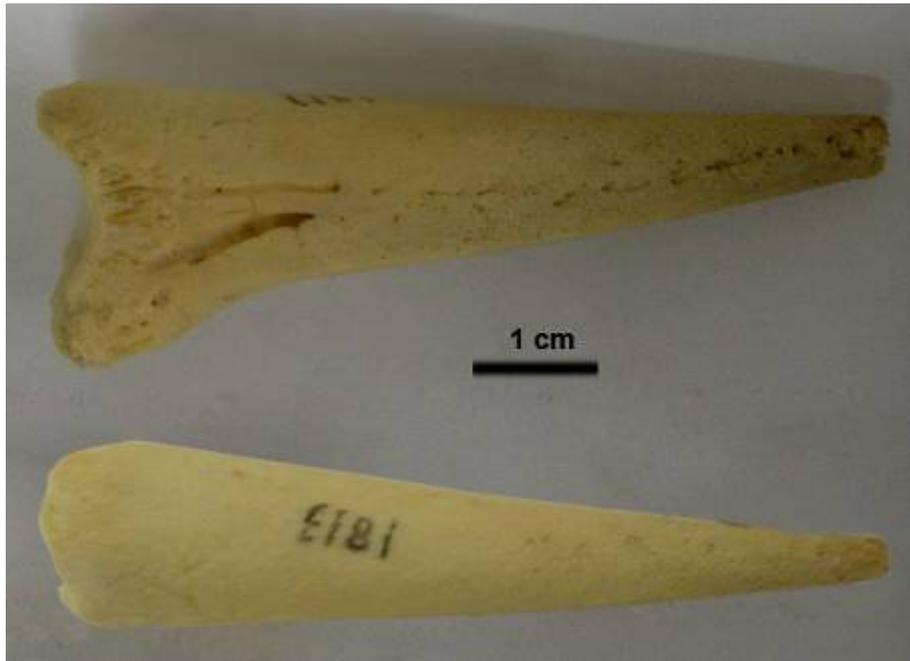
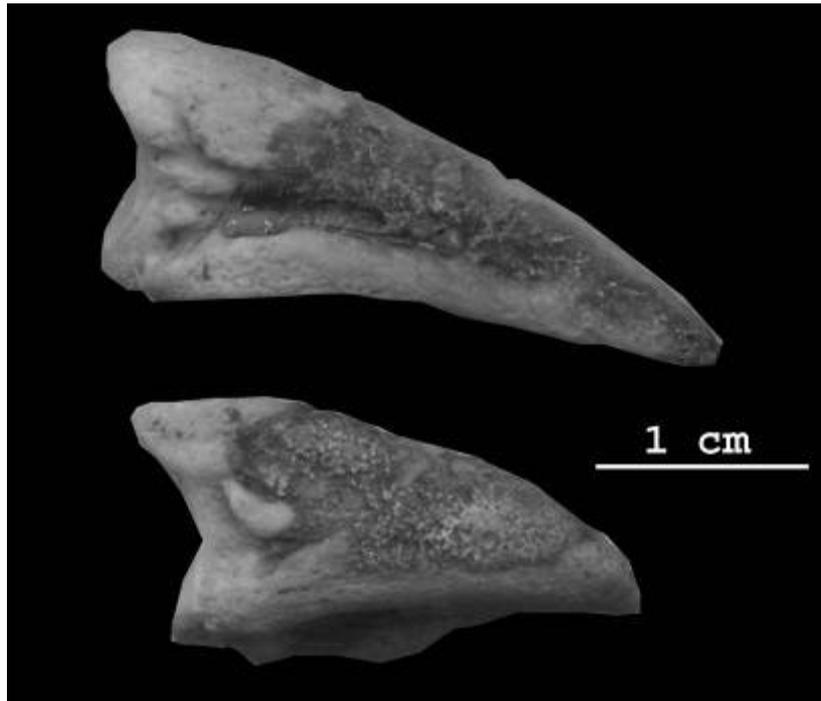


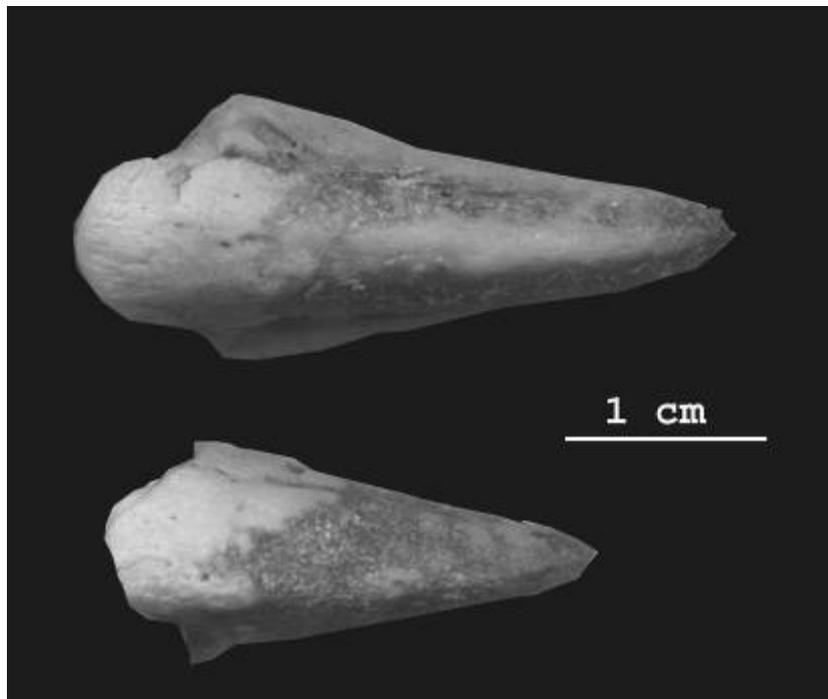
Fig. E.14- Vista lateral (arriba) y vista dorsal (abajo) de la falange ungueal II de *Casuarius casuarius* MNHT 1813.



Fig. E. 15- Vista lateral (arriba) y vista dorsal (abajo) de la falange ungueal III de *Casuarius casuarius* MNHT 1813.



**Fig. E.16-** Vista lateral de falange ungueal III (arriba) y falange ungueal II (abajo) de *Rhea americana* CAR s/n.



**Fig. E.17-** Vista dorsal de falange ungueal III (arriba) y falange ungueal II (abajo) de *Rhea americana* CAR s/n.



Fig. E.18- Vistas lateral y dorsal de falange ungueal II (izquierda), y vistas lateral y dorsal de falange ungueal III (derecha) de *Apteryx haasti* CMC- Av23661 .



Fig. E.19- Vista lateral (arriba) y dorsal (abajo) de falange ungueal II de *Harpia harpyja* MNHT 1862.



Fig.E.20- Vista lateral (arriba) y dorsal (abajo) de falange ungueal I de *Harpia harpyja* MNHT 1862.



Fig. E.21- Vista lateral (arriba) y dorsal (abajo) de falange ungueal II de *Spizaetus ornatus* MNHT 6178.



Fig. E.22- Vista lateral (arriba) y dorsal (abajo) de falange ungual I de *Spizaetus ornatus* MNHT 6178.



Fig. E.23- Vista lateral (arriba) y dorsal (abajo) de falange ungual III de *Spizaetus ornatus* MNHT 6178.

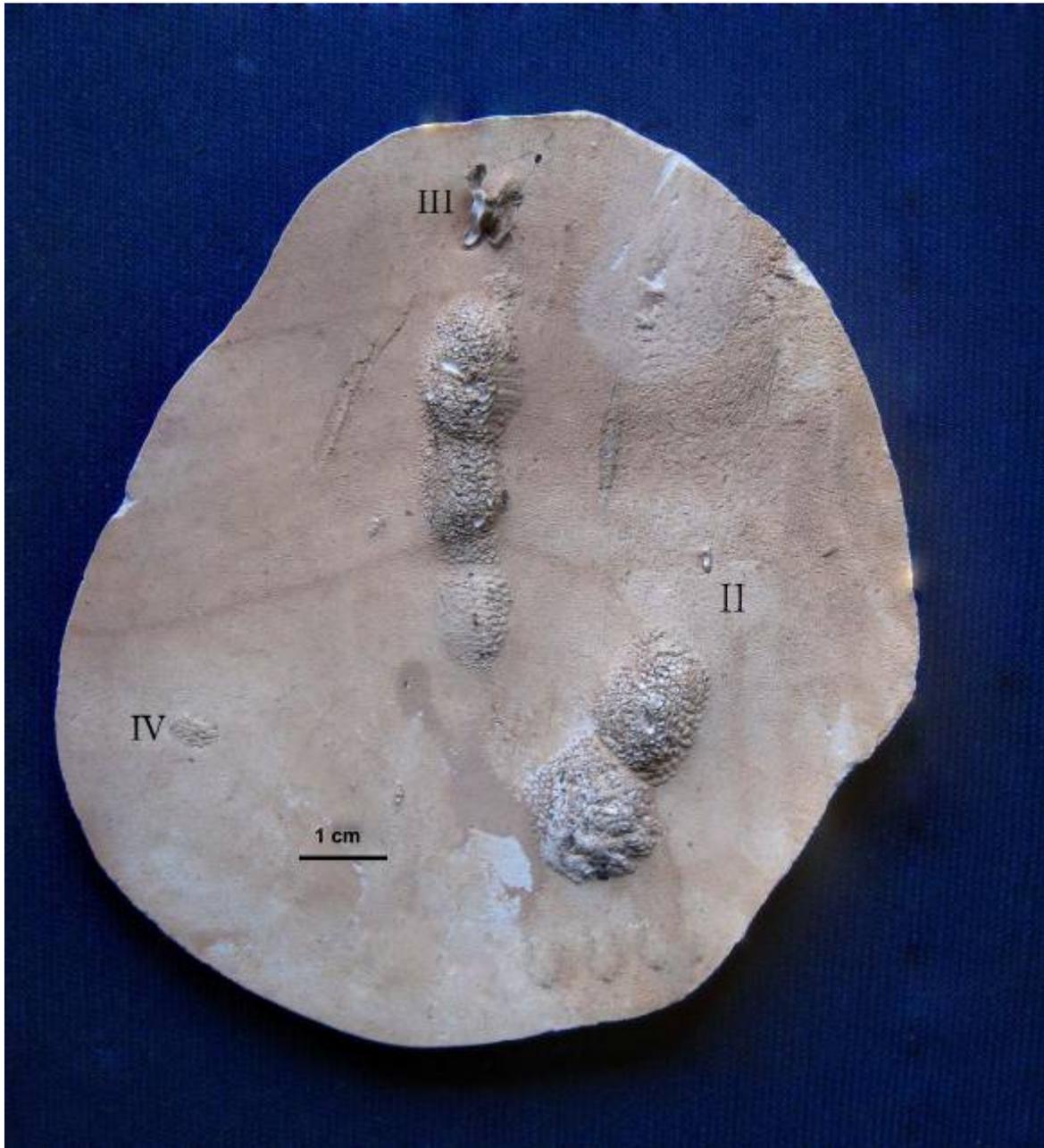


Fig. E.24- Contramolde de yeso de pisada de la pata izquierda de un ejemplar de *Cariama cristata*, tomada en la Reserva de fauna autóctona del Cerro Pan de Azúcar. Se aprecian las almohadillas podales y ungueales de los dígitos frontales (II, III y IV).

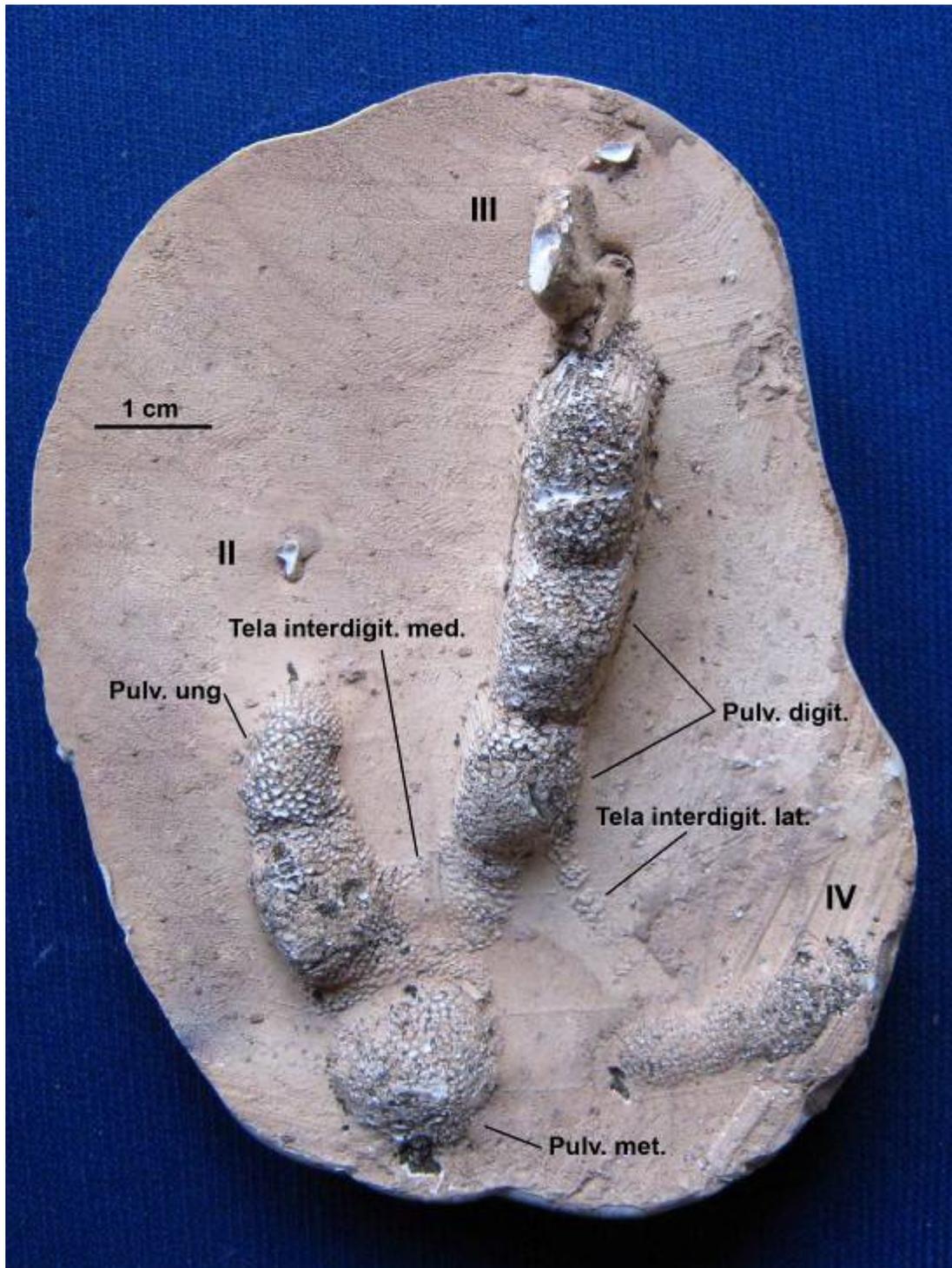


Fig. E.25- Contramolde de yeso de pisada de la pata derecha de un ejemplar de *Cariama cristata*, tomada en la Reserva de fauna autóctona del Cerro Pan de Azúcar. Se aprecian las membranas interdigitales, la almohadilla metatarsal y las almohadillas podales y ungueales de los dígitos frontales (II, III y IV) Pulv. ung.: *pulvinus ungualis*; pulv.digit.: *pulvinus digitalis*; pulv. met.: *pulvinus metatarsalis*; tela interdigit. med.: *tela interdigitalis medialis*; tela interdigit. lat.: *tela interdigitalis lateral*.