

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO  
**CARRERA DE DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES**

Estructura y función  
del complejo apendicular posterior  
en rapaces diurnas  
(Falconidae y Accipitridae)

DOCTORANDO: Lic. María Clelia Mosto  
DIRECTORA: Dra. Claudia Patricia Tambussi

Dedicado a **Isabella**,  
Me revolucionaste la vida y cambiaste mis  
paradigmas en menos de 30 días.  
Gracias mi estrellita viajera, porque con tu fugaz viaje  
y tu sorprendente brillo me dejaste  
la suficiente luz para iluminar mi nuevo camino.

Y también a mis incondicionales **amigos**,  
GRACIAS por estar, siempre.

## **Agradecimientos**

Vamos a ver que sale, empecemos por el GRACIAS:

A Mario y Alicia, algunos los conocen como papá y mamá, por brindarme las primeras de las oportunidades, por darme no uno, sino dos hogares y, porque sin ellos (mis padres), los tiempos y la forma de realizar esto no hubieran ocurrido. Gracias por siempre tenerme un plato de comida caliente cuando llegaba de un día completo de cursada teniendo mis ya 18, 19, 20... y todos estos años. Gracias por bancarse el olor a cadáver en la cocina o al abrir el freezer. Gracias por darme la oportunidad de elegir, con mis errores y mis aciertos, hice lo que quise siempre, motivada solamente por las ganas y el interés y no por la necesidad, pero eso no puede ser así a menos que tengas a alguien respaldándote. Sé donde estoy parada y por eso siempre estuve inmensamente agradecida.

PD: admito que solo estoy reluciendo las cosas buenas, este no es espacio para reproches pero todos sabemos lo infumables que suelen ponerse los padres! Así que tampoco se la crean eh!

A Lala, siempre ahí. En todas. Si me pongo a agradecerte por cada cosa que debo, son más hojas que esta misma tesis. Más que una amiga, mi hermana.

A mis compañeros Mariana Picasso, Julieta Carril, Ricardo De Mendoza, Federico Degrange, Juliana Benitez y a mi Directora Claudia Tambussi. Por el espacio de crecimiento profesional y personal, por la enseñanza constante, por la compañía y por la paciencia.

A Ceci Morgan, persona a la que nunca le escuche un 'no' ante el pedido de una explicación, una mano o lo que necesite, siempre me dedicó su tiempo cada vez que lo necesité.

A Guillermo Lopez, por sus consejos y enseñanzas.

En un grupo especial, en mi corazón y en este breve apartado, quiero nombrar a estos amigos a quien les dedico especialmente la tesis. Por su contención durante este último tiempo. Realmente no lo hubiera hecho sin ustedes, y ustedes lo saben: Lala Duran, Mariana Picasso, Julieta Carril, Natalia Perez Foulkes, Mauricio Doyle (Nacha y Maqui), Carla Pesce, Eche “macaco” Sanchez Pais, Mariana Brancoli, Pilar Otero (mi aletita feliz), Beto Rafael, Tony Restelli, Anita Conturbi. GRACIAS GRACIAS GRACIAS.

A aquellos pequeños que solo me sacaron una sonrisa durante estos momentos Agus, Valen, Benja y Santi.

Como no agradecerles a Italo, Chómpiras, Canela y Pichunlaf.

A muchos compañeros del Museo que fui haciendo durante este periodo, me dieron muchas manos y me fueron enseñando a medida que me surgía cada duda. Seguro que me olvido de alguno y pido perdón por eso: Ana Carignano, Nestor Toledo, Yanina Herrera, Pete Soibelzon y el Chino Gasparini, Micho Arnal, Daniel Cabrera, Itati Olivares Adriana Candela, Javier Gelfo.

A Alberto Cione, por el préstamo de equipo de su laboratorio.

A Lia Lunaschi, Fabiana Fabro, Agustín Abba, Luis Pagano, Diego Montalti, Carlos Darrieu por su ayuda en la obtención de materiales para realizar esta tesis

A Susana Seijas y Ana Trejo por el préstamo de material.

A la gente del MACN, quienes me hicieron sentir muy cómoda con tantas horas allí, midiendo material. En especial a Pablo Lavinia por compartir sus mates y música y a Yolanda Davies, por su paciencia y siempre buena predisposición. Al mismo tiempo agradezco a Pablo Tubaro por el acceso a la colección.

A los jurados Laura Biondi, Jorge Noriega y Sergio Vizcaino.

A Diego Sustaita y Federico Becerra quienes, vía email y sin conocerme, me brindaron de sus conocimientos sin esperar nada a cambio.

Una tesis tiene un solo autor pero eso para mí eso no es tan así, al menos en mi caso. Cada una de estas personas que nombré me ayudó de alguna manera, ya sea con una charla, un mate, un consejo, un préstamo, correr conmigo, todo todo todo. Y no sería justo decir que este producto es solamente mío. Así que nuevamente, gracias a todos los aquí nombrados; y de quienes seguramente me he olvidado, dado que hace cinco años que esto viene ocurriendo, desde ya les pido disculpas.

Finalmente, por sobre todo le agradezco a la vida, que me dio la posibilidad, un poco buscada un poco encontrada, de permitirme ejercer esta carrera que me hace sentir libre y como eso no hay sensación igual.

Y esto es un pequeño regalo, para mí y para el que quiera disfrutarlo, una suerte de agradecimiento o enseñanza, aún no lo tengo en claro. Pero, sea como sea, tuve la oportunidad de conocerlo hace muy poco por una situación particular y creo que no podría haber llegado en mejor momento. Por eso me gustaría dejarlo plasmado acá.

### ***Aprendiendo***

*Después de un tiempo uno aprende la sutil diferencia entre sostener una mano y encadenar el alma.*

*Y uno aprende que el amor no significa acostarse y una compañía no significa seguridad y uno empieza a aprender...*

*Que los besos no son contratos y los regalos no son promesas, y uno empieza a aceptar sus derrotas con la cabeza alta y los ojos abiertos.*

*Y uno aprende a construir todos sus caminos en el hoy, porque el terreno de mañana es demasiado inseguro para planes... y los futuros tienen una forma de caerse en la mitad.*

*Y después de un tiempo uno aprende que si es demasiado, hasta el calor del sol quema.*

*Así que uno planta su propio jardín y decora su propia alma, en lugar de esperar a que alguien le traiga flores.*

*Y uno aprende que realmente puede aguantar, que uno realmente es fuerte, que uno realmente vale, y uno aprende y aprende... y con cada día uno aprende.*

*Con el tiempo aprendes que estar con alguien porque te ofrece un buen futuro significa que tarde o temprano querrás volver a tu pasado.*

*Con el tiempo comprendes que sólo quien es capaz de quererte con tus defectos, sin pretender cambiarte, puede brindarte toda la felicidad que deseas.*

*Con el tiempo te das cuenta de que si estás al lado de esa persona sólo por acompañar tu soledad, irremediablemente acabarás deseando no volver a verla.*

*Con el tiempo entiendes que los verdaderos amigos son contados, y que el que no lucha por ellos tarde o temprano se verá rodeado sólo de amistades falsas.*

*Con el tiempo aprendes que las palabras dichas en un momento de ira pueden seguir lastimando a quien heriste, durante toda la vida.*

*Con el tiempo aprendes que disculpar cualquiera lo hace, pero perdonar es sólo de almas grandes.*

*Con el tiempo comprendes que si has herido a un amigo duramente, muy probablemente la amistad jamás volverá a ser igual.*

*Con el tiempo te das cuenta que aunque seas feliz con tus amigos, algún día llorarás por aquellos que dejaste ir.*

*Con el tiempo te das cuenta de que cada experiencia vivida con cada persona es irrepetible.*

*Con el tiempo te das cuenta de que el que humilla o desprecia a un ser humano, tarde o temprano sufrirá las mismas humillaciones o desprecios, multiplicados al cuadrado.*

*Con el tiempo comprendes que apresurar las cosas o forzarlas a que pasen ocasionará que al final no sean como esperabas.*

*Con el tiempo te das cuenta de que en realidad lo mejor no era el futuro, sino el momento que estabas viviendo justo en ese instante.*

*Con el tiempo aprenderás que intentar perdonar o pedir perdón, decir que amas, decir que extrañas, decir que necesitas, decir que quieres ser amigo, ante una tumba, ya no tiene ningún sentido, ya es tarde, nunca dejes que algo te sea demasiado tarde.*

*Pero desafortunadamente, LO APRENDERÁS sólo con el tiempo...*

*Jorge Luis Borges*

**ÍNDICE GENERAL**


---

<b>RESUMEN</b>	VI
<b>ABSTRACT</b>	IX
<b>CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN</b>	1
OBJETIVO GENERAL	4
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	4
HIPÓTESIS	4
<b>CAPITULO II. RAPACES DIURNAS</b>	6
GENERALIDADES DE LAS AVES RAPACES	7
FILOGENIA Y CLASIFICACIÓN	8
PANORAMA SOBRE LOS ESTUDIOS PREVIOS ANATÓMICOS-FUNCIONALES DEL MIEMBRO POSTERIOR DE AVES RAPACES DIURNAS	9
OSTEOLOGÍA Y MIOLOGÍA DEL MIEMBRO POSTERIOR DE LAS FAMILIAS ACCIPITRIDAE Y FALCONIDAE	13
OSTEOLOGÍA	13
Pelvis	13
Fémur	14
Tibiotarso	14
Tarsometatarso	15
Falanges	16
MIOLOGÍA	16
<b>CAPITULO III. MARCO TEÓRICO</b>	18
ESTRUCTURA Y FORMA	19
LA FORMA Y SU RELACIÓN CON LA FUNCIÓN Y CON LA ECOLOGÍA	19
LA MODALIDAD DE CAPTURA DE PRESAS COMO OBJETO DE ESTUDIO MORFOFUNCIONAL Y ECOMORFOLÓGICO	21
<b>CAPITULO IV. MATERIALES</b>	23

ABREVIATURAS INSTITUCIONALES	24
MATERIALES	24
<b>CAPITULO V. METODOLOGÍA</b>	25
ASIGNACIÓN DE HÁBITOS ALIMENTICIOS	26
TERMINOLOGÍA ANATÓMICA	26
MÉTODOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DEL ESQUELETO PÉLVICO	26
FALANGES UNGUEALES	27
MORFOMETRÍA CLÁSICA	27
Medidas obtenidas en el Fémur	28
Medidas obtenidas en el Tibiotarso	28
Medidas obtenidas en el Tarsometatarso	29
Medidas obtenidas en las falanges preungueales	29
Medidas obtenidas en las falanges ungueales	29
Índices	30
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	31
MÉTODOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DE MUSCULATURA	32
Comparación de los músculos flexores versus extensores	33
ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP)	33
ANÁLISIS BIOMECÁNICO	35
Protocolo para la obtención del área de sección fisiológica transversal (ASFT)	35
Análisis biomecánico del tarsometatarso y los dedos	36
MANOVA Y ANÁLISIS DISCRIMINANTE	37
MANOVA en las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso	38
MANOVA en los índices de velocidad del tarsometatarso y dedos	38
CONTRASTES INDEPENDIENTES	39
<b>CAPÍTULO VI. RESULTADOS</b>	41
DESCRIPCIONES DE LOS MÚSCULOS DEL CAP	42
Músculos originados en la pelvis	42
<i>M. iliotibialis cranialis</i>	42
<i>M. iliotibialis lateralis</i>	42

<i>M. iliofibularis</i>	43
<i>M. iliofemoralis externus</i>	43
<i>M. iliofemoralis internus</i>	43
<i>M. ilirotrochantericus caudalis</i>	44
<i>M. ilirotrochantericus cranialis</i> y <i>M. ilirotrochantericus medius</i>	44
<i>M. ambiens</i>	44
<i>M. flexor cruris lateralis</i>	44
<i>M. flexor cruris medialis</i>	45
<i>M. ischiofemoralis</i>	46
<i>M. puboischiofemoralis</i>	46
<i>M. obturatorius lateralis</i>	46
<i>M. obturatorius medialis</i>	47
<i>M. caudofemoralis</i>	47
<i>M. femorotibialis lateralis</i> y <i>m. femorotibialis intermedius</i>	47
<i>M. femorotibialis medialis</i>	48
Músculos originados en la región distal del fémur y proximal del tibiotarso	48
<i>M. fibularis longus</i>	48
<i>M. fibularis brevis</i>	49
<i>M. tibialis cranialis</i>	49
<i>M. extensor digitorum longus</i>	50
<i>M. gastrocnemius</i>	50
<i>M. plantaris</i>	51
<i>M. flexor perforans et perforatus digiti II</i>	51
<i>M. flexor perforans et perforatus digiti III</i>	52
<i>M. flexor perforatus digiti II</i>	52
<i>M. flexor perforatus digiti III</i>	52
<i>M. flexor perforatus digiti IV</i>	53
<i>M. flexor hallucis longus</i>	53
<i>M. flexor digitorum longus</i>	54
<i>M. popliteus</i>	54
Músculos cortos del tarsometatarso	55
<i>M. extensor hallucis longus</i>	55

<i>M. flexor hallucis brevis</i>	55
<i>M. abductor digiti II</i>	55
<i>M. adductor digiti II</i>	56
<i>M. extensor brevis digiti IV</i>	56
<i>M. abductor digiti IV</i>	56
M. adductor digiti IV	57
M. extensor proprius digiti III	57
La masa muscular	57
Comparación de músculos agrupados en flexores y extensores	57
MORFOMETRÍA CLÁSICA	59
Análisis de índices aplicados a las medidas de los huesos	61
Análisis de ACP osteológico y miológico conjunto	62
Análisis de ACP de los flexores y extensores	62
Análisis estadístico de los flexores y extensores (test de Student)	63
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	64
Pelvis en vista lateral	64
Pelvis en vista dorsal	65
ANÁLISIS BIOMECÁNICO	67
Análisis de Área de sección transversal (ASFT)	67
Análisis de Índice de velocidad	67
MANOVA Y ANÁLISIS DISCRIMINANTE	69
MANOVA de las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso	69
MANOVA de los índices de velocidad	70
Análisis discriminante	71
ANÁLISIS DE CONTRASTES INDEPENDIENTES	71
<b>CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN</b>	73
MIOLOGÍA EN LAS RAPACES DIURNAS	74
Discusión del análisis descriptivo de la musculatura	74
El <i>m. flexor cruris lateralis</i>	77
Músculos en relación a su función principal	79
PELVIS	81

FÉMUR, TIBIOTARSO, TARSOMETATARSO Y FALANGES	82
ASPECTOS BIOMECÁNICOS	84
ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y BIOMECÁNICOS EN RELACIÓN AL HÁBITO ALIMENTICIO: identificación de patrones ecomorfológicos	86
LOS RASGOS MORFOLÓGICOS Y LA FILOGENIA	89
<b>CAPÍTULO VII. CONCLUSIONES</b>	90
CONTRASTE DE HIPÓTESIS	91
CONCLUSIONES	92
PERSPECTIVAS	95
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	97
<b>APÉNDICE. FALANGES UNGUEALES</b>	107
MATERIALES Y MÉTODOS	108
Descripción de las falanges ungueales	108
Medidas obtenidas en las falanges ungueales	109
Análisis elíptico de Fourier	109
Test de T	109
RESULTADOS	110
Descripción general de las falanges ungueales (FU)	110
Dedo I	111
Dedo II	112
Dedo III	112
Dedo IV	113
Test de T	113
Análisis de componentes principales	113
DISCUSIÓN	114

## RESUMEN

El objetivo principal de esta tesis fue el de determinar patrones ecomorfológicos y funcionales en el complejo apendicular posterior (CAP) de aves rapaces diurnas (Falconidae y Accipitridae), a partir de información anatómica y biomecánica considerando los hábitos alimenticios predominantes y el contexto filogenético.

Entre las rapaces diurnas los hábitos alimenticios y, por tanto, las estrategias de caza, son variados. Para la obtención del alimento, el miembro posterior, principalmente el tarsometatarso y los dedos, juega un papel preponderante. Se agruparon las especies en relación a su hábito alimenticio principal y se estudió el esqueleto y la musculatura del complejo apendicular posterior con el fin de encontrar semejanzas relacionadas con el hábito alimenticio.

Se estudiaron un total de 36 especies de las cuales 11 son Falconidae y 25 son Accipitridae. Los especímenes estudiados osteológicamente provienen de las colecciones osteológicas de diferentes museos. Mientras que para los estudios miológicos se obtuvieron los ejemplares en diferentes muestreos en el marco de este y otros proyectos de investigación acreditados. Las rapaces fueron clasificadas según su hábito alimenticio en: generalistas, oportunistas, consumidoras de aves, consumidoras de reptiles y anfibios, piscívoras, consumidoras de caracoles, carroñeras y finalmente, consumidoras de insectos y mamíferos. El esqueleto fue analizado con diferentes metodologías. En el caso de la pelvis, se realizó un análisis de morfometría geométrica. En el fémur, tibiotarso, tarsometatarso y dedos, se tomaron diferentes datos métricos (medidas lineares, proporciones, índices, etc). Los músculos fueron estudiados por medio de disecciones, y también tomo la masa muscular y se calcularon las proporciones de músculos flexores y extensores en cada articulación con respecto a la masa corporal. También se realizaron estudios biomecánicos calculando índices de velocidad y estimando la fuerza muscular a partir de área fisiológica transversal muscular. Todos los datos cuantificables fueron analizados utilizando análisis de componentes principales, análisis discriminante y MANOVA. Además para evaluar el carácter adaptativo o filogenético de los rasgos aquí estudiados se realizó un análisis de contrastes independientes.

Las agrupaciones ecomorfológicas pudieron ser identificadas a partir de ciertos rasgos oteológicos y miológicos.

Los grupos identificados se caracterizan por:

**Rapaces que consumen aves:** fémur de longitud próximo-distal intermedia, tibiotarso corto, tarsometatarso largo (Accipitridae) o fémur y tibiotarso largo, tarsometatarso corto (*Falco*). Los dedos son largos y gráciles siendo relativamente más largos en *Accipiter* y presentan, por lo tanto, un índice de velocidad alto.

**Rapaces generalistas:** tamaños variables del fémur y tarsometatarso, tibiotarso relativamente corto, los dedos relativamente cortos y robustos, falange ungueal del dedo III corta y poco curvada, valores altos de masa muscular en sus articulaciones e índices de velocidad bajos.

**Rapaces que consumen insectos-mamíferos:** fémur largo, tibiotarso y tarsometatarso de largos intermedios, alto valor combinado de largo de los dedos, curvatura del hallux moderada, bajo valor de la curvatura de la falange ungueal en dedo III, ventaja mecánica media del tarsometatarso.

**Rapaces que consumen peces:** fémur de largo intermedio, tibiotarso largo, tarsometatarso corto o intermedio, índices de velocidad bajos en todos sus dedos.

**Rapaces que consumen reptiles y anfibios:** fémur de largo intermedio, tibiotarso largo, tarsometatarso corto o intermedio.

**Rapaces que consumen moluscos gasterópodos:** fémur y tarsometatarso corto, tibiotarso largo, musculatura pobremente desarrollada, índice de velocidad de tarsometatarso bajo y de dedos siempre intermedio.

Otros hallazgos interesantes fueron: la musculatura flexora de los dígitos obtuvo un alto valor en todas las especies estudiadas, esto indica la importancia que poseen los movimientos de los dedos durante la caza y obtención del alimento. Asimismo, se detectó la presencia en las tres especies de hábitos terrestres pertenecientes a la Familia Falconidae (Polyborinae), del *m. flexor cruris lateralis* así como también, el gran desarrollo del *m. fibularis longus*. Ambos rasgos están asociados al predominio de la locomoción terrestre.

Se puede concluir que las rapaces diurnas pueden agruparse morfológica y biomecánicamente en patrones ecomorfológicos. Sin embargo cada patrón ecomorfológico no cuenta con la identificación a partir de todos los tipos de rasgos. Por ejemplo las rapaces consumidoras de reptiles y anfibios se discriminan por sus valores de musculatura, mientras que con los rasgos osteológicos se superponen con los consumidores de insectos y mamíferos y con los generalistas. Contrariamente las rapaces piscívoras, se superponen con los generalistas en sus rasgos miológicos, pero se segregan en sus rasgos osteológicos.

Teniendo en cuenta las relaciones de parentesco, los estudios de contrastes independientes pudieron identificar que la totalidad de los rasgos miológicos y algunos rasgos osteológicos se correlacionan más allá de la filogenia del grupo, por lo cual podría acercarse a la presunción de que estos rasgos tendrían un origen adaptativo. Sin embargo, este es un primer paso para tratar de dilucidar si, en efecto, estos rasgos son de origen adaptativo y se necesitan estudios más profundos analizando otros rasgos relacionados con el sexo, la edad, etc.

## ABSTRACT

The main objective of this thesis was to determine functional and ecomorphological patterns of the hindlimb and skull in birds of prey (Falconidae and Accipitridae) based on anatomical and biomechanical information.

Among birds of prey, food habits and, therefore, food strategies are diverse. The hindlimb, the tarsometatarsus and the digits mainly, plays an important role to obtain food. The different species studied here were grouped according to their main food item and the skeletal and muscular system was studied aiming to find differences and similarities in relation to their food habit.

A total of 36 species were studied, 11 Falconidae and 25 Accipitridae. The specimens used for osteology are from collections of museums; the specimens used for myology were obtained in different surveys in within this and other investigation projects.

Birds of prey were classified according to their main food habit: generalists, opportunist, bird consumers, reptile and amphibious consumers, fish consumers, carrion consumers and insects and mammals consumers. The skeleton was analyzed using different methodologies. A geometric morphometry analysis was performed. On the femur, tibiotarsus, tarsometatarsus and digits, different measurements were taken (linear measurements, proportions, ratios, etc.). The muscles were studied with dissections and, also, the muscle mass was taken to study the proportion of flexors and extensors. Biomechanic studies were also performed with velocity ratios and by estimating the muscle force with the physiological cross sectional area. All the quantitative information was analyzed with principal component analysis, discriminant analysis and MANOVA. Also, to evaluate the adaptive or phylogenetic character of the features here studied an independent contrast analysis was performed.

All these data allowed to conclude that the birds of prey can be morphologically and biomechanically characterized, according to their main prey consumed, by:

**Raptors that consume birds:** femur of intermediate proximo-distal length, short tibiotarsus, long tarsometatarsus (*Accipitridae*) or long femur and tibiotarsus and long tarsometatarsus (*Falco*). The digits are long and slender in both genera being relatively longer in *Accipiter*, therefore with a higher speed ratio.

**Generalist raptors:** Femur and tarsometatarsus of varying sizes, relatively short tibiotarsus, relatively short, stout digits, ungual phalanx of the digit III short and poorly curved, high values of muscle mass on the joints and low speed ratios.

**Raptors that consume insects-mammals:** long femur, tibiotarsus and tarsometatarsus of intermediate length, high combined value of digit length, moderate curvature of the hallux, low value of the curvature of the distal phalanx of digit III, medium mechanical advantage of the tarsometatarsus.

**Raptors that consume fish:** intermediate femur, long tibiotarsus, tarsometatarsus short or intermediate, low speed ratios in all the digits.

**Raptors that consume reptiles and amphibians:** intermediate femur, long tibiotarsus, short or intermediate tarsometatarsus.

**Raptors that consume gastropod mollusks:** short femur and tarsometatarsus, long tibiotarsus, poorly developed musculature, low tarsometatarsus speed ratio and intermediate speed ratio in all digits.

Other interesting findings were that the flexors of the digits had the highest values in all the studies species, which indicates the importance of the movements of the digits during hunting and obtaining food. Also, the presence of the *m. flexor cruris lateralis* in three species with terrestrial habits that belong to the family Falconidae (Polyborinae) was found, as well as a great development of the *m. fibularis longus*. Both features are associated with a predominance in terrestrial locomotion.

It can be concluded that diurnal raptors can be morphologically and biomechanically grouped together in ecomorphological patterns. Nevertheless, each pattern found does not have all of the features found in this thesis. For example, reptiles and amphibious consumers can be discriminated with their muscle features, whereas their osteological features overlap with the insects and mammals consumers; or the fish consumers overlap with the generalist on their myological features but they segregate by the osteological features.

Considering the parental relationships, the independent contrast analysis could identify that all the myological features and some of the osteological ones are correlated beyond the phylogeny of the group, thus could approach the assumption

that these traits have an adaptive origin. However, this is a first step in trying to determine whether, in fact, these traits have an adaptive origin and more detailed studies are needed examining other traits related to sex, age, etc.

**CAPÍTULO I.  
INTRODUCCIÓN**

Las familias Falconidae y Accipitridae son clados independiente de aves, (Hackett et al. 2008) que tienen en común el modo de obtención de su alimento y, asociado a esta actividad, una forma característica que es lo que llama la atención de este conjunto. Son aves consideradas depredadores tope de las cadenas tróficas Comúnmente se las denomina rapaces diurnas, y, a grandes rasgos, se caracterizan por presentar unas poderosas patas con garras muy fuertes y curvas, un pico con forma de gancho y una visión muy aguda (ver más detalles de las rapaces en el capítulo II).

Entre las rapaces diurnas se distinguen distintas estrategias de caza para la obtención de la presa. Según Fowler et al. (2009) estas estrategias son:

1. **“Stoop”** en que la rapaz se lanza en picada de manera controlada sobre la presa estando en el aire. Típicamente flexiona los dedos II-IV mientras que el I lo mantiene extendido (Goslow 1971).

2. **Ataque a nivel** (Level attack): la presa es golpeada en el aire

3. **Hostigar** (harrying): ocurre cuando la presa está constantemente acosada por el depredador a baja altura.

4. **Mirar y golpear**: cuando el depredador inspecciona desde una percha, planea una corta distancia y ataca.

5. **Ataque en el suelo**: la presa es perseguida y capturada en tierra.

Estas estrategias descritas pueden ser atribuidas a determinados géneros o tribus. Por ejemplo, la tribu **Falconini** se caracteriza por su vuelo altamente maniobrable y durante la caza, golpean a la presa en vuelo tanto por “stoop” o por Ataque a nivel. A continuación, generalmente dan golpes y recién después, mantienen a la presa entre las garras (Jonhsgard 1990) o en caso de que ésta se encuentre en el suelo, la persigue hasta allí. En cambio, los **Accipítridos** suelen cazar a una distancia más cercana al suelo luego de estar posados sobre una percha o luego de realizar un planeo a altura (Fowler et al. 2009). Finalmente, los **Polyborinae** pueden obtener sus presas realizando el ataque luego de una persecución en tierra mediante la locomoción terrestre (White et al. 1994, Ferguson-lees y Christie 2001).

En particular, las rapaces diurnas de los género *Accipiter* y *Falco* exhiben dos estrategias diferentes para la captura (Ward et al. 2002, Sustaita 2008): los primeros tienden a acechar a su presa con persecuciones explosivas y finalmente extienden sus

patas frente a su cuerpo para aferrarla; los *Falco* vuelan a alta velocidad con sus patas recogidas cerca de su cuerpo e inmovilizan a sus presas golpeándolas con las patas. Mientras los primeros tienden a matar por sofocación, los segundos tienden a hacerlo por mordeduras con ayuda del diente tomial.

También las rapaces diurnas presentan una amplia variación en el tipo de presa que consumen: peces, aves, caracoles dulceacuícolas exclusivamente, carroña, insectos etc. (White et al. 1994) y el porcentaje que se consume de cada uno. Asimismo el consumo de un tipo de presa u otra puede variar dependiendo de su disponibilidad según su localización geográfica, la estación o la abundancia de la misma, entre otros (Fowler 2009). Por ejemplo podemos destacar el caso de *Buteo polyosoma*, que modifica su alimentación durante el período de cría aumentando el porcentaje de insectos que ingiere (GRIN 2014).

El miembro pélvico, con todos sus componentes entre ellos los óseos y miológicos, actúa como un sistema altamente integrado y en tal sentido, puede considerarse como una unidad funcional denominado módulo o complejo apendicular posterior (CAP) (Gatesy y Middleton 1997, Dial 2003). Este tipo de organización permite una gran variación en los diseños del CAP ofreciendo un amplio arreglo de opciones evolutivas (Gatesy y Dial 1996).

Los estudios morfológicos sobre el miembro pélvico en rapaces teniendo en cuenta las estrategias de caza o los hábitos alimenticios, han sido parciales incluyendo solo ciertos huesos (tarsometatarso y garras) y ciertos músculos, en especial aquellos relacionados con el cierre de los dígitos o restringido número de especies distribuidas fundamentalmente en el hemisferio norte. Por el contrario, pocos trabajos incluyen rapaces neotropicales y ninguno a los Polyborinae. El análisis osteomiológico del CAP en un abordaje modular no ha sido llevado a cabo. Esta tesis se propone estudiar los componentes osteológicos y miológicos del CAP tendiente a establecer la relación entre la forma/función de dichos componentes. El diseño de una determinada estructura puede relacionarse con los atributos ecológicos del animal. El estudio de esta relación cae en el campo de la ecomorfología. Esta tesis se propone además un abordaje ecomorfológico del CAP con el objetivo siguiente:

## OBJETIVO GENERAL

Determinar patrones ecomorfológicos y funcionales en el complejo apendicular posterior (CAP) de aves rapaces diurnas (Falconidae y Accipitridae), a partir de información anatómica y biomecánica considerando los hábitos alimenticios predominantes y el contexto filogenético.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar cuantitativamente cada hueso del CAP.
- Estudiar los músculos del CAP y determinar sus posibles variaciones en presencia/ausencia, origen e inserción y número de vientres.
  - Determinar las proporciones de musculatura flexora y extensora en relación a las articulaciones del CAP.
  - Estimar la fuerza que ejercen los principales músculos flexores de los dedos involucrados en la prensión utilizando análisis biomecánicos.
  - Analizar si los patrones morfológicos identificados están asociados con determinados hábitos alimenticios.
  - Interpretar si los patrones morfológicos están explicados por la estructura filogenética.

## HIPÓTESIS

Con este proyecto se pretenden testear las siguientes hipótesis:

**H1.** Las Aves rapaces diurnas exhiben diferentes patrones osteológicos y miológicos en el CAP relacionados a los diferentes hábitos alimenticios.

**H2.** Las rapaces consumidoras de presas de menor masa corporal (e.g. aves) poseen tarsometatarsos y dedos que accionan con predominio de velocidad sobre la fuerza; mientras que las rapaces consumidoras de presas de mayor masa corporal (e.g.

mamíferos) poseen tarsometatarsos y dedos que accionan con predominio de fuerza sobre la velocidad.

**H3.** Los patrones morfológicos identificados están relacionados con el hábito alimenticio independientemente de la filogenia.

**CAPITULO II.**  
**RAPACES DIURNAS**

## GENERALIDADES DE LAS AVES RAPACES

El término rapaz se deriva de la palabra latina *rapere*, es decir, "apoderarse" o "tomar por la fuerza" (Brown, 1997). Las rapaces son aves carnívoras de picos muy fuertes, talones (garras) muy desarrollados y excepcionales capacidades de vuelo (Thiollay 1994, White et al. 1994). Depredan sobre otros animales como mamíferos, aves, peces e invertebrados (Thiollay 1994, White et al. 1994). Suelen distinguirse en aquellas que son activas de día (rapaces diurnas, como los Falconidae y Accipitridae) o aquellas que son activas de noche (rapaces nocturnas, los Strigiformes).

Otro rasgo de las rapaces diurnas es la disposición anisodáctila de sus dígitos (el dedo I se ubica posterior al tarsometatarso mientras que los dedos II, III y IV son anteriores), pero se diferencian de otras aves anisodáctilas por presentar sus falanges ungueales conspicuamente curvadas, puntiagudas, con un gran desarrollo de los tubérculos extensores y flexores y un cuerpo robusto, que se va estrechando hacia su extremo distal (Richardson 1942 en Pike y Maitland 2004).

Las Familias de aves tradicionalmente consideradas rapaces son los Falconidae (halcones, chimangos), Accipitridae (águilas, aguiluchos), Pandionidae (águila pescadora), Sagittaridae (secretario), Strigidae (lechuzas, buhos) y Tytonidae (lechuza del campanario).

Las primeras cuatro han sido agrupadas como "rapaces diurnas" y ubicadas taxonómicamente en el orden Falconiformes en base a sus rasgos morfológicos (e.g. Livezey y Suzi 2001). Tradicionalmente varios autores incluyeron también a los Cathartidae (jotes, cóndores) aunque su dieta es estrictamente carroñera y no cuentan con estructuras que les permitan obtener su alimento de manera activa como las rapaces. Las familias Strigidae y Tytonidae se agrupan como "rapaces nocturnas" y se las ubica en el orden Strigiformes.

En la Argentina se registran 57 especies de rapaces diurnas perteneciente a las Familias Accipitridae y Falconidae (GRIN 2014), de las 327 especies conocidas en todo el mundo (Thiollay 1994, White et al. 1994). La Familia **Falconidae** incluye a las aves

conocidas vulgarmente como halcones, chimangos, caranchos y los Accipitridae son aquellas rapaces conocidas como águilas, aguiluchos y gavilanes (Narosky e Izurieta 2010). Los primeros se distinguen por la presencia de un diente tomial en el pico, aberturas nasales redondeadas y los tarsos no emplumados. En el caso de los halcones, poseen vuelos rápidos y poderosos, mientras los chimangos y caranchos son de hábitos más terrestres. En la Argentina hasta el momento se han registrado 14 especies pertenecientes a los géneros, *Caracara*, *Falco*, *Herpetotheres*, *Micrastur*, *Milvago* y *Phalcoboenus* (GRIN 2014) contenidas en tres subfamilias: Herpetotherinae, Falconinae y Polyborinae de las cuales los Herpetotherinae son considerados lo más basales (Fuchs et al. 2012, Fig. II.1.a). Los **Accipitridae** se caracterizan por no poseer diente tomial, sus aberturas nasales son ovaladas y los tarsos suelen estar emplumados. En la Argentina se registran 43 especies pertenecientes a los géneros *Accipiter*, *Buteo*, *Busarellus*, *Buteogallus*, *Condohierax*, *Circus*, *Elanoides*, *Elanus*, *Gampsonix*, *Geranoaetus*, *Geranospiza*, *Harpagus*, *Harpyhaliaetus*, *Ictinia*, *Leptodon*, *Parabuteo*, *Percnohierax* (GRIN 2014). Dentro de las subfamilias Elaninae, Harpiinae, Aquilinae, Circinae, Perninae Accipitrinae, Buteoninae, siendo los Elaninae los más basales y los Buteoninae los más derivados (Lerner y Mindel 2005, Fig. II.1.b).

## FILOGENIA Y CLASIFICACIÓN

Actualmente en las filogenias basadas en rasgos moleculares como la de Hackett et al. (2008, Fig. II.1.c) las familias Falconidae y Accipitridae no forman parte de un mismo clado: Los Falconidae forman un clado con los Psittaciformes y Passeriformes mientras los Accipitridae se agrupan con los Sagittaridae, Pandionidae y Cathartidae. Esta es la propuesta que se sigue en esta tesis. En los últimos años varios autores se han dedicado a resolver las relaciones de parentesco dentro de cada familia. En lo que respecta a los Falconidae, Griffiths (2004, Fig. II.1.d) realizó un análisis filogenético con varios rasgos moleculares (ADN nuclear y ADN mitocondrial) en los cuales se distinguieron tres clados: el más basal formado por los géneros *Herpetotheres* y *Micrastur*, otro formado por el género *Spizapteryx* junto con los Polyborinae (*Milvago*,

*Caracara*, *Daptrius Falcoboenus*, *Ibicter*) y el tercer clado conformado por el género *Falco*, *Polhierax* y *Microhierax*.

Fuchs et al. (2012, Fig. II.1.a) analizaron las relaciones de parentesco dentro de la subfamilia Polyborinae usando rasgos mitocondriales y nucleares. Los autores encontraron dos grandes clados: uno formado por *Spizapteryx* y el otro formado por los restantes géneros de la subfamilia. En este segundo clado se distinguen a su vez dos agrupaciones: un clado formado por el género *Caracara* y el otro formado por los géneros *Ibicter*, *Milvago* y *Phalcoboenus*. Cabe mencionar que el género *Milvago* resultó ser polifilético debido a que *Milvago chimango* forma un clado con *Phalcoboenus* mientras *M. chimachima* se relaciona con *Daptrius*.

Con respecto a los Accipitridae, Lerner y Mindel (2005, Fig. II.1.b) utilizando ADN mitocondrial y nuclear analizan las relaciones filogenéticas a nivel intrafamiliar, encontrando dos grandes clados dentro de la familia: uno formado por el *Elanus* (Elaninae) y el otro formado por los restantes géneros. En este último clado, dos grandes grupos se pueden diferenciar: uno formado por Elanoides (Perninae) y otras especies no presentes en nuestro país. En el otro clado varias agrupaciones pueden distinguirse a su vez, entre ellas los Buteonine, Accipitrinae, Circinae, y otras subfamilias no presentes en nuestra fauna (e.g. *Melieraxinae*), forman un gran clado cuyo grupo hermano son los Aquilinae. En cambio, otras propuestas basadas también en rasgos nucleares, como la de Griffiths et al. (2007), encontraron que las subfamilias reconocidas tradicionalmente resultaron ser polifiléticas. Otros trabajos se focalizan en la filogenia de géneros particulares como el caso de *Buteo* (Riesing et al. 2003).

## **PANORAMA SOBRE LOS ESTUDIOS PREVIOS ANATÓMICOS-FUNCIONALES DEL MIEMBRO POSTERIOR DE AVES RAPACES DIURNAS**

Los primeros trabajos sobre la anatomía del miembro posterior en rapaces se remontan a 1599 de la mano de Aldrovandi y, en 1673, Stenon. En 1781 Merrem realiza la primera ilustración acompañada de una descripción. A partir de entonces varios autores han desarrollado este tópico con diferentes enfoques. La miología del miembro posterior de los Falconidae y Accipitridae y otras rapaces ha sido estudiada

en diversas especies de cada Familia. Los trabajos del siglo XIX y principios del siglo XX se focalizaron básicamente en los aspectos descriptivos y comparativos con otros grupos de aves (Garrod, 1873, 1874; Shufeldt, 1887; Gadow y Selenka, 1891; Hudson, 1937, Berger, 1956). Sólo Hudson (1948) y Berger (1956) se dedican especialmente a estudiar la miología de estas aves. Todos estos estudios se basaron en especies distribuidas en el hemisferio norte tanto de Accipitridae como Falconidae. Con muy pocas excepciones se incluyeron especies de distribución Sudamericana o Neotropical, como Garrod (1873) quien incluyó en sus estudios un espécimen de *Caracara plancus*.

Jollie (1976, 1977a,b,c) estudió especies como *Milvago chimachima*, *Daptrius ater* y *Polyborus cheriway*. Cabe mencionar que el trabajo sobre miología que realizó Jollie (1976, 1977a,b,c) ha sido superficial y poco detallado, además la nomenclatura miológica utilizada por el autor no fue especificada y en consecuencia se vuelve dificultosa de interpretar.

En cuanto a los estudios osteológicos, Pycraft (1902) y Sushkin (1905) realizaron un trabajo detallado sobre la osteología de Falconidae y sus diferencias con la de Accipitridae. Jollie (1976, 1977a,b,c) en su tesis doctoral realizó descripciones tanto osteológicas como miológicas, así como también de otros rasgos como la pterilosis. En todos estos trabajos los estudios osteológicos no contemplaban las descripciones de las falanges salvo en el caso de Jollie (1976, 1977a,b,c). Un trabajo más actual y restringido a los rasgos osteológicos es la tesis de Rocha Britos (2008) aunque el foco de la investigación era el análisis filogenético de los Cathartidae.

Aportes más específicos de algún género o especie en las rapaces diurnas son los que se encuentran en el campo de la paleontología, con la identificación de algún resto fósil (e.g. Noriega et al. 2011); o aquellos trabajos que tratan sobre un rasgo en particular del esqueleto. Por ejemplo, Burton (1978) estudia la articulación intratarsal presente en los *Geranospiza caerulescens* y *Poliboroides typus*; Harcourt-Brown (2001) por medio de estudios radiográficos encuentra diferencias anatómicas en los esqueletos de Accipitridae y Falconidae las cuales asocia a la estrategia de caza. Otros aportes al conocimiento morfológico del miembro posterior son aquellos de Volkov (2004) y Zinoviev (2012), basados en estudios anatómicos clásicos y biomecánicos.

Trabajos más actuales relacionan la forma con la función teniendo en cuenta, por ejemplo, las diferentes estrategias de caza o los hábitos alimenticios. En general estos trabajos se enfocan en algún rasgo anatómico particular o se acotan al testeado de hipótesis. Csermely et al. (e.g. 1989, 1991) han analizado el comportamiento de algunas rapaces en cautiverio, investigando la respuesta de las especies frente a presas. Estudios similares con nuestra fauna de rapaces fue realizado por Biondi (2010) con el chimango (*Milvago chimango*). Ward et al. (2002), Einoder y Richardson (2006, 2007), Sustaita (2008), Sustaita y Hertel (2010) y Biondi (2010) abordan aspectos parciales de la osteología y miología relacionadas con el estilo de caza o el hábito alimenticio. Estos autores analizan sólo tarsometatarso y dígitos y la musculatura asociada. Las metodologías aplicadas en estos trabajos son principalmente la morfometría clásica (Einoder y Richardson 2006, 2007) o la biomecánica (Ward 2002, Sustaita 2008, Biondi 2010). De manera novedosa, en algunas contribuciones se mide la fuerza de prensión de las patas por medio de aparatos especiales (Ward 2002, Sustaita y Hertel 2010).

La morfología de los dígitos en rapaces diurnas y nocturnas fue estudiada por algunos investigadores: Pike y Maitland (2004) analizaron la geometría la falange ungueales del dedo III en varias familias con el objetivo de predecir el modo de vida; Einoder y Richardson (2007) analizaron los cuatro dedos de rapaces australianas con un foco también ecomorfológico mientras que Fowler et al. (2009) estudiaron la variación de curvatura interdigital de las falanges ungueales en todas las familias de rapaces en búsqueda de diferencias taxonómicas. Csermely y Rossi (2006) y Csermely et al. (2012) utilizaron un análisis clásico de morfometría para distinguir falanges ungueales semejantes a las de las rapaces en otros órdenes de aves (e.g. Passeriformes). Las falanges preungueales también han sido objeto de estudio. Uno de los primeros autores que correlacionó largo de los dedos con comportamiento fue Fisher (1946). En su trabajo concluyó que la variación del largo de los dedos se debe mayoritariamente a la variación en las falanges preungueales distales. También notó que hay un surco más pronunciado en las trócleas del tarsometatarso en asociación a las rapaces y las aves de percha y que longitudes relativas de las falanges que componen cualquier dígito

individual, son índices fiables de la modificación de ese dígito. Hopson (2001) demostró un patrón de aumento proporcional del largo de las falanges distales del dedo III en aves que van desde terrestres cursoriales (Ratites) hasta rapaces, pasando por arbóreas percheras (paserinos) y trepadoras (carpinteros) y esto lo reafirmó Kambic (2008) con aspectos adicionales de la forma de la falange como ancho vs. alto (Sustaita et al. 2012). Kambic (2008) estudió las falanges preungueales de varios órdenes de aves y encontró diferencias morfológicas en el dedo III entre las aves que agarran presas (denominadas predatory graspers) y aquellas que perchán (denominadas branch graspers), adicionalmente los primeros muestran unas falanges más robustas (Kambic 2008). Al mismo tiempo, también encontró diferencias en el largo relativo del dedo II entre rapaces diurnas y nocturnas (Kambic 2008).

En todos estos casos, los análisis se efectuaron incluyendo el estuche de queratina, mientras que la anatomía ósea aislada no fue estudiada. Esta última sólo ha sido estudiada en algunos trabajos de carácter paleontológico, en los cuales se analizaron falanges fosilizadas (e.g. Mourer-Chauviré 1983, Mayr 2006, Mosto et al. 2007, Jones 2010).

Las falanges ungueales tanto en los Falconidae como en los Accipitridae desempeñan un importante rol cuando toman, golpean y matan a la presa (Goslow 1971, Thiollay, 1994, White et al 1994), y existe variación en cómo usan sus dígitos durante estas actividades (Harris 1984, Csermely y Gaibani 1998, Csermely et al. 1998, Fowler et al. 2009).

Los trabajos que analizan la anatomía de las rapaces de la Argentina son escasos. Generalmente tratan sobre ecología o morfología externa (e.g. Bó 1999, Alcalde y Rosset 2004, Bechard et al. 2004). Como bien describe Trejo (2007), la mayoría de los estudios de aves rapaces están dedicados a las rapaces nocturnas. El trabajo de tesis efectuado por Laura Biondi (2010) es una de las primeras aproximaciones en el estudio de la anatomía funcional de aves rapaces en especies de Argentina.

Para concluir, los aportes hasta el momento relacionados con la anatomía funcional y la ecomorfología de las aves rapaces se basa principalmente en ciertos aspectos de la osteología y miología del miembro posterior: los estudios se focalizan en el tarsometatarso, los dígitos en conjunto, las falanges ungueales en forma aislada y

los músculos asociados al cierre de los dígitos, dejando de lado otros huesos como el tibiotarso, fémur y pelvis. En consecuencia no se han realizado trabajos en donde se tengan en cuenta simultáneamente varios rasgos miológicos y osteológicos con el objetivo de identificar variaciones asociadas con cuestiones ecológicas.

## **OSTEOLOGÍA Y MIOLOGÍA DEL MIEMBRO POSTERIOR DE LAS FAMILIAS ACCIPITRIDAE Y FALCONIDAE**

### **OSTEOLOGÍA**

Las descripciones osteológicas del miembro pélvico de Accipitridae y Falconidae han sido estudiadas por Pycraft (1902) y Jollie (1976, 1977 a,b,c). A continuación se describen los rasgos cualitativos de la pelvis, fémur, tibiotarso y tarsometatarso en ambas familias, resaltando sus similitudes y diferencias. La siguiente información está basada en los trabajos de estos autores salvo que se mencione lo contrario.

#### **Pelvis (Fig. II.2a, b, II.3-II.5)**

En general la forma de la pelvis es semejante en ambas familias. Se caracteriza por su presentar el *ilium pre-* y *postacetabular* de igual o subigual tamaño (Fig. II.3). La *crista iliaca dorsalis* está marcada y su desarrollo es aún mayor en géneros como *Parabuteo*. En vista dorsal (Fig. II.4) el *ilium preacetabular* es moderadamente ancho mientras el *ilium postacetabular* se expande aun más que el preacetabular. En la región posterior el *ilium* puede no estar fusionado al *synsacrum*. En accipitridos suele distinguirse como una sutura a lo largo de la zona de contacto. La *crista iliaca dorsalis* varía en cuanto a su acercamiento con su opuesta en la línea media de la pelvis. En ambas familias hay géneros en donde se encuentran muy cercanas una de otra (*Harpyhaliaetus*- Accipitridae; *Caracara*-Falconidae) y ejemplos en donde ambas crestas están más lejanas de la línea media (*Circus*- Accipitridae; *Herpetotheres*-Falconidae, Fig. II.3).

El *ischion* surge a partir del acetábulo en forma de una fuerte proyección que luego se ensancha a medida que se extiende caudalmente. Se fusiona al *ilium* por detrás del *foramen ilioischadicum*. Pocas diferencias entre ambas familias se puede observar en

el *ischion*, por ejemplo el borde caudal cual es truncado en los Falconidae y redondeado o agudo entre los Accipitridae (Noriega et al. 2011). Ventralmente al *ischion* yace el pubis, el cual es largo y estilizado y su extremo caudal se curva medialmente acercándose a su opuesto (Fig. II.5). Suele estar muy cercano o fusionado con el *ischion*. En algunos representantes de Falconidae como los géneros *Falco*, *Herpetotheres*, *Elanus* y *Accipiter* la porción media del pubis desaparece, quedando representado por dos porciones óseas, una más craneal en contacto con el *ischion* (muy cerca del foramen obturador) (Fig. II.3), mientras el extremo más caudal queda adosado al extremo caudal del *ischion*.

El rasgo más destacable en *Pandion haliaetus* es su extremada amplitud preacetabular en comparación con el resto de las rapaces diurnas (Fig. II.4, II.5). Presenta a su vez, *ilium preacetabular* de aspecto truncado y un *foramen ilioischiadico* y obturador amplio.

#### **Fémur** (Fig. II.2.c, II.6-II.9)

El fémur de las rapaces diurnas no presenta grandes diferencias entre las distintas especies. Se caracteriza por ser neumático, por presentar una fosa poplítea poco profunda (salvo *Pandion*) y el cuerpo es de sección cilíndrica. Rocha Brito (2008) señala la variación en el desarrollo de la *crista trochanterica* y el foramen adyacente, así como el grado de desarrollo de la línea intermuscular craneal y de la *fossa poplitea*.

#### **Tibiotarso** (Fig. II.2d, II.10-II.13)

En ambas familias el cuerpo es en general achatado craneo-caudalmente, las cristas cnemiales tienen un moderado desarrollo en comparación con otros grupos de aves (e.g. Rheidae). Los Falconidae se caracterizan por presentar por encima del *condylus lateralis* una depresión (*Herpetotheres*, Fig. II.10) o perforación (resto de los géneros descritos); en este último caso esta perforación se comunica con el surco extensor. Los Accipitridae no presentan un rasgo semejante.

La fíbula en ambos grupos se caracteriza por tener un largo considerable llegando hasta el tercio distal del cuerpo. En *P. haliaetus* es casi tan larga como el tibiotarso (Fig. II.10).

La *trochlea cartilaginis tibialis* (vista posterior, Fig. II.11) es un área de forma triangular, limitada por dos crestas moderadas que convergen en dirección proximal. Salvo *Herpetotheres*, en el cual esta área es rectangular y *Pandion*, en donde es un surco ancho y profundo, en las demás especies es similar.

#### **Tarsometatarso** (Fig. II.2e, f, g, II.14-II.17)

Es el hueso que presenta una morfología más variable en el miembro posterior, tanto en el largo como en sus rasgos anatómicos.

En ambas familias la **superficie cotilar** lateral (Fig. II.14) está más elevada que la medial y en Accipitridae es la menos cóncava. La prominencia intercotylar está algo desplazada lateralmente en Accipitridae mientras que en Falconidae esta reducida salvo en los Polyborinae terrestres donde se encuentra bien desarrollada. En *P. haliaetus* ambas cotylas están al mismo nivel y la prominencia es semejante a la de los Accipitridos.

El **hipotarso** en Falconidae es una proyección cuyo extremo libre se expande levemente y posee sus bordes laterales de contorno cóncavo (Fig. II.15). En Accipitridae el hipotarso se caracteriza por estar conformado por dos proyecciones, la *cresta medialis* y la *cresta lateralis*, separadas por un amplio surco; esta separación varía con los géneros, desde encontrar unas crestas muy cercanas entre sí como en *Rostrhamus* hasta estar muy alejadas en *Elanus*. La cresta medial es más sobresaliente que la lateral y su forma y orientación pueden variar. Por ejemplo en *Geranoaetus melanoleucus* es recta, en *Buteogallus* se orienta medialmente y en *Spizaetus ornatus* se orienta lateralmente (Fig. II.16). En *P. haliaetus* el hipotarso se cierra formando un canal por donde pasan los tendones.

En Accipitridae **la forma de la sección transversal** del cuerpo del tarsometatarso es aproximadamente triangular, siendo la cara posterior cóncava y la cara anterior presenta una arista que, próximamente, se encuentra desplazada lateralmente y a medida que recorre el tarsometatarso hacia la región distal se ubica mas medial, resultando en dos caras planas. En los Falconidae la sección transversal es mas variable, por ejemplo, puede ser triangular como en *Herpetotheres* o rectangular como en *Caracara*.

En ambos grupos las **trócleas** no están al mismo nivel en vista anterior (Fig. II.14). En los Accipitridae la tróclea del dedo II sobrepasa a las demás mientras que en Falconidae es la del dedo III la que más sobresale. En las dos familias, la *tróclea metatarsi digiti II* y *digiti IV* se caracterizan por presentar unas proyecciones denominadas alas (sensu Jollie 1977, Fig. II.2g, II.17) con desarrollo y orientación variable. El ala medial es diferente entre ambas familias, en Accipitridae es más robusta y su borde es más recto mientras que en Falconidae tiene una forma sigmoidea mientras que la *trochlea metatarsi digiti IV* es también más uniforme. Dentro de los Falconidae, en *Milvago* y *Caracara* ambas alas están poco desarrolladas y se encuentran orientadas posteriormente, a diferencia de *Falco* y *Herpetotheres* donde el ala de la *trochlea metatarsi digiti II* se encuentra mayormente desarrollada con una orientación posteromedial con respecto al eje corporal. En Accipitridae la forma de la *trochlea metatarsi digiti II* es más uniforme dentro del grupo. En *Pandion haliaetus* las alas de ambas trócleas se orientan medial al tarsometatarso formando, junto con la *trochlea metatarsi I*, un tubo por donde todos los tendones de los músculos flexores de los dedos quedan contenidos.

#### **Falanges (Fig. II.18, II.19)**

Falconidae y Accipitridae poseen varias semejanzas en las falanges, la falange 1 del dedo II es más corta y la falange 1 del dedo IV es distintivamente más corta que la falange terminal (Fig. II.18). En *P. haliaetus* es característico que el dedo IV sea más largo que el dedo III y semirreversible.

Algunas diferencias halladas entre familias es que en Falconidae la falange 1 del dedo II es más corta que la falange 2. En Accipitridae la falange 2 es más corta aún que en Falconidae y suele fusionarse a la falange 1 en algunos géneros. El resto de las falanges experimentan diversos tipos de variantes con respecto a su longitud las que han sido útiles para diferenciar a nivel genérico (Pycraft, 1902).

#### **MIOLOGÍA**

La miología del miembro posterior de Falconidae y Accipitridae responde al patrón general descrito para las aves (Hudson, 1937, 1948, Berger, 1966; Zinoviev 2012).

Algunas peculiaridades se pueden mencionar para ambas familias: como la ausencia del *m. flexor cruris lateralis* (aunque los resultados obtenidos en esta tesis permiten sostener que no es abarcativo para todas las rapaces (Mosto et al. 2013) Resultados y conclusiones en esta tesis), la fusión del *m. iliotrochantericus medialis* con el *m. iliotrochantericus anterior*, la ausencia de la porción postacetabular del *m. iliotibialis lateralis*, la ausencia de la *pars pelvica* del *m. caudofemoralis*. La cabeza medial del *m. gastrocnemius* no se extiende cubriendo la región frontal de la articulación tibiotarso-tarsometatarso, no hay *vinculum* entre los tendones del *m. flexor perforatus digiti III* y el *m. flexor perforans et perforatus digiti III* y la presencia de *vinculum flexorius* es del Tipo III según Gadow y Selenka (1891).

Asimismo, algunas diferencias han sido notadas entre ambas familias por Hudson (1937, 1948) como el *m. flexor cruris medialis* presenta un solo vientre en accipítridos, mientras los falcónidos poseen dos; la presencia de tendones osificados en los *mm. flexor hallucis longus* y *flexor digitorum longus* en Falconidae mientras que en Accipitridae se encuentran sin osificar. El *m. plantaris* está presente en Falconidae y ausente en Accipitridae. Además diferencias específicas y detalladas entre estas familias con respecto, por ejemplo, al número de cabezas de origen y tendones de inserción han sido mencionadas por Hudson (1948).

**CAPÍTULO III.**  
**MARCO TEÓRICO**

## ESTRUCTURA Y FORMA

La diversidad animal se ve reflejada en numerosos rasgos desde la estructura, entendida como el arreglo u organización de las partes que conforman un ente viviente, el tamaño y hasta su comportamiento. La morfología es uno de los atributos que hacen a la estructura<sup>1</sup> de un animal, y se la puede definir como el estudio de la forma de la estructura de un organismo (Koehl 1996) y de los procesos que la han producido (Kardong 2011). La morfología es, entonces, una disciplina biológica con un enfoque holístico que tiene por objetivo principal el conocimiento de las propiedades emergentes de los organismos (Kardong 2011).

El estudio de la forma de los organismos se aborda desde diferentes perspectivas. Por un lado, las descripciones cualitativas han sido una manera tradicional de aplicación en el campo de la morfología. Por el otro, los abordajes cuantitativos, en las cuales el uso de variables medibles tanto lineales (morfometría clásica) como tridimensionales (morfometría geométrica) son las perspectivas actualmente más utilizadas y ambas han sido empleadas en esta tesis.

## LA FORMA Y SU RELACIÓN CON LA FUNCIÓN Y CON LA ECOLOGÍA

Las investigaciones en las cuales se intentan establecer la posible relación entre la forma y la función de una determinada estructura de un organismo son el foco de la **morfología funcional** (Bock 1994, Liem et al. 2001). Bock y von Wahlert (1965) proponen que la palabra “función” sea referida a las propiedades emergentes de la forma de un rasgo y no se confunda con el uso que hace el organismo de las facultades que ofrece un rasgo, es decir con su función biológica. Para averiguar el significado biológico de una facultad es imprescindible observar al organismo en libertad (Bock y von Wahlert 1965). Una disciplina derivada de la morfología funcional es la **biomecánica** (Koehl 1996). En esta disciplina se utiliza la aplicación de técnicas de estudios del campo de la ingeniería para analizar cómo actúan las leyes de la física en la manera en que una estructura biológica se mueve (Koehl 1996). Es entonces que la

---

<sup>1</sup> El término es amplio y puede hacer referencia tanto a un nivel de organización biológico específico así como también a una parte o región en particular. Kardong (2011) enfatiza que al estudiar la estructura de un animal, queda a criterio del observador el nivel de organización en el cual se fijará el objeto de estudio: se puede empezar por la descripción del organismo en general o por alguna de sus partes o regiones.

biomecánica está ligada al estudio de los movimientos de los animales usando la ciencia de la mecánica (Hatze 1974 en Knudson 2007); proveyendo una herramienta conceptual y matemática que es necesaria para entender cómo las formas vivientes se mueven (Knudson 2007).

Los estudios que intentan correlacionar los atributos morfológicos de un organismo con su ecología (e.g. hábitos determinados o su modo de vida) constituyen el foco de la **ecomorfología** (Bock 1994, Motta y Kotrschal 1992). Numerosas investigaciones han documentado la relación entre la forma y los rasgos ecológicos de los organismos (Wainwright 1991 y literatura allí citada) y además la ecomorfología le brinda a la morfología funcional un contexto biológico (Bock 1994).

Asimismo, como una estructura biológica es también el resultado de la historia evolutiva y del legado filogenético (Radinsky 1985, 1987), la inclusión de esta información brinda un marco apropiado que permite conocer o interpretar aquellos procesos que influyeron en la forma de un organismo. Según Norton (1995) los estudios ecomorfológicos poseen dos principales limitaciones: la falta de conocimiento de la relación causa-efecto entre los patrones morfológicos y ecológicos y la necesidad de contar con la filogenia del grupo. Para un adecuado estudio ecomorfológico, se debe tener en cuenta la variación morfológica explicada por la filogenia; es decir, la similitud morfológica debida a un ancestro común entre las especies. Es entonces que las relaciones entre la morfología y la ecología pueden ser analizadas adecuadamente (Losos y Miles 1994, Barbosa y Moreno 1995).

Finalmente, el análisis de la forma de un organismo teniendo en cuenta los factores históricos-filogenéticos, los ecológicos-adaptativos y el constructivo (i.e. arquitectura, Seilacher 1991) constituyen la **morfología constructiva** (Vogel 1991). Esta última entiende que el estudio de un organismo impone el de sus partes integrantes como sistemas y subsistemas coherentes que obedecen estática y dinámicamente (en reposo y en movimiento) a principios y procesos físicos, prestando atención, además, a las potenciales limitaciones que imponen el crecimiento ontogenético y la historia evolutiva (Vogel 1991). En este contexto, los organismos pueden considerarse como resultado de procesos de transformación que pueden ser explicados en términos de ancestralidad pero modelados por la adaptación a los distintos ambientes y sus respectivos hábitos de vida.

## **LA MODALIDAD DE CAPTURA DE PRESAS COMO OBJETO DE ESTUDIO MORFOFUNCIONAL Y ECOMORFOLÓGICO**

En un contexto ecomorfológico, la manera en la cual un animal captura su alimento se vuelve un interesante campo de investigación ya que una o varias regiones corporales pueden estar involucradas en esta actividad. Varios estudios demuestran la significativa relación que existe entre los hábitos alimenticios y/o estrategias de obtención del mismo, y la forma de las partes del cuerpo involucradas en estas actividades (Barbosa y Moreno, 1998 y bibliografía allí citada). Debido al plan corporal de las aves, las regiones del cuerpo involucradas la captura y la alimentación son el pico principalmente y el miembro pélvico. En el caso de los Falconidae y Accipitridae ambas, regiones corporales son utilizadas para la obtención de su alimento, en especial el miembro pélvico tiene gran protagonismo en la captura del alimento (Sustaita 2008, Sustaita y Hertel 2010). Si bien ambas son aves depredadoras de otros animales, cada una presenta diferentes modalidades de captura de sus presas. Además, en ambas familia existe una amplia variación en la preferencia por diferentes presas que abarca desde carroña hasta aves y mamíferos e incluso insectos (Hertel 1995).

El miembro pélvico de las aves junto, con las alas y la cola, son considerados módulos locomotores (Gatesy y Middleton 1997, Dial 2003). Estos módulos poseen estructura, forma, desarrollo relativo y patrones de control neuromuscular independientes, acordes al estilo de locomoción (Gatesy y Middleton 1997, Dial 2003). Los módulos locomotores han exhibido diferentes patrones de evolución a lo largo de la historia de las Aves, generando diferentes modalidades de locomoción aérea, terrestre y acuática (Gatesy y Dial 1996, Dial 2003). Así se puede observar un predominio del módulo locomotor anterior en aves como los Trochilidae (colibríes), mientras en otros grupos como los Galliformes o Palaeognathae, es el módulo locomotor posterior es que presenta mayor desarrollo (Dial 2003). En este contexto, los Accipitridae y Falconidae se caracterizan por tener un desarrollo relativamente balanceado de los tres módulos locomotores (Dial 2003). Además, el módulo locomotor anterior se caracteriza por dar lugar a una gran variedad de estilos de vuelo

(Dial 2003), mientras el módulo locomotor posterior cumple la función raptora y/o de locomoción terrestre según las especies.

La relevancia del miembro pélvico durante las actividades depredadoras da sentido al desarrollo de un trabajo de tesis doctoral como éste. De esta manera, el objeto de estudio es el miembro pélvico y las posibles variaciones en su forma y funcionamiento (biomecánica) y cómo estos rasgos pueden relacionarse con el tipo de presa que capturan con el fin de establecer posibles patrones ecomorfológicos en las rapaces diurnas de la Argentina.

**CAPITULO IV.  
MATERIALES**

**ABREVIATURAS INSTITUCIONALES**

- **MACN** - Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
- **MLP** - Museo de La Plata, La Plata, Argentina.
- **OR**- División Vertebrados, Sección Ornitología, Museo de La Plata.
- Materiales sin número de colección institucional
  - MC** – Colección privada, Marcos Cenizo.
  - Bar** – Bariloche, materiales de intercambio

**Campañas (C) (materiales aún no ingresados a la colección de la Sección Ornitología, Museo de La Plata)**

- BA** Pcia. de Buenos Aires.
- FO** Pcia. de Formosa.

**MATERIALES**

Se estudiaron el esqueleto del miembro pélvico de 37 especies de rapaces diurnas pertenecientes a las colecciones del MLP, MACN, MC y Bar. De estas 37 especies, 25 pertenecen a la familia Accipitridae y 11 a la familia Falconidae. Asimismo la mayoría de las especies estudiadas (33) son nativas de nuestro país, mientras que las cinco especies restantes son rapaces de otras regiones geográficas. Se incluyeron también materiales óseos de dos ejemplares de la Familia Pandionidae, una rapaz diurna piscívora. Los ejemplares sobre los cuales se efectuaron las disecciones musculares fueron obtenidos mediante capturas en las provincias de Buenos Aires y Formosa bajos los permisos correspondientes. La musculatura pudo ser estudiada en un total de 15 especies pertenecientes a ambas familias. Algunos especímenes proceden del intercambio con el Centro Regional Universitario Bariloche (Universidad Nacional del Comahue). Una vez finalizadas las disecciones, los esqueletos fueron incorporados a la colección anexa de la Sección de Ornitología del Museo de La Plata (OR). La totalidad de los materiales estudiados en esta tesis se listan en la Tabla IV.1.

**CAPÍTULO V.  
METODOLOGÍA**

## **ASIGNACIÓN DE HÁBITOS ALIMENTICIOS**

Los hábitos alimenticios de las especies estudiadas fueron obtenidos de diferentes fuentes bibliográficas, e.g. Hertel 1995 y GRIN 2014. Esta última es una página web con actualizaciones constantes de bibliografía científica de cada especie de rapaz diurna. Según el predominio del tipo de presa en la dieta se categorizaron diez grupos: generalistas, oportunistas, carroñeros, insectívoros, consumidores de anfibios y reptiles, consumidores de aves, consumidores de insectos y mamíferos, consumidores de mamíferos, consumidores de gasterópodos dulceacuícolas y consumidores de peces. En los casos en los que los datos de preferencia por un tipo u otro de presa diferían (especies a las que algunos autores consideran como mamalívoras o generalistas) se consideró aquella información obtenida a partir de estudios realizados en nuestro territorio. Las Tablas V.1 y V.2 muestran respectivamente un resumen de los ítems que consumen algunas de las especies estudiadas y los diferentes hábitos alimenticios en que se han agrupado las especies.

## **TERMINOLOGÍA ANATÓMICA**

Se siguió a Baumel et al. (1993). En cuanto a la orientación anatómica, craneal indica hacia la cabeza, caudal hacia la cola, proximal indica posición más cerca del centro del cuerpo, distal indica más lejos del centro del cuerpo, medial indica más cerca de la línea media del cuerpo, lateral indica lejos de la línea media del cuerpo.

## **MÉTODOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DEL ESQUELETO PÉLVICO**

Las metodologías utilizadas para el estudio y análisis la pelvis, el fémur, el tibiotarso, el tarsometatarso y las falanges fueron cuantitativas. Para ello, se utilizaron las descripciones cualitativas realizadas por Pycraft (1902) y Jollie (1976, 1977a,b,c) como base para el estudio cuantitativo del la pelvis, fémur, tibiotarso y tarsometatarso. En cuanto a las falanges se siguieron los estudios descriptivos Moure-Chauvirer (1983), y los propios tal como están indicados en Mosto y Tambussi (2014) (ver siguiente apartado en este mismo capítulo).

Dos metodologías fueron utilizadas: morfometría clásica para los huesos largos y dedos y morfometría geométrica para el estudio de la pelvis.

### **FALANGES UNGUEALES**

Las falanges ungueales fueron el foco de un análisis previo a esta tesis en el cual se realizó un análisis cualitativo-descriptivo y también cuantitativo, utilizando morfometría geométrica, análisis de Fourier. Estos resultados pueden verse en Mosto y Tambussi (2014) y no forman parte integral de esta tesis debido a que los análisis cuantitativos no arrojaron resultados positivos en relación al hábito alimenticio. Asimismo, estos resultados se pueden consultar en el apéndice 1.

### **MORFOMETRÍA CLÁSICA**

La morfometría comprende el estudio cuantitativo de la variación morfológica y su covariación con otras variables (Bookstein 1991). La forma, incluyendo el componente tamaño, es capturada a partir de medidas (longitudes, anchos, alturas y ángulos, etc.) a las que se aplican análisis estadísticos multivariantes con el fin de “resumir” el cambio que se produce en el espacio multidimensional y transformarlo en unos pocos parámetros que explican la variación (Bookstein 1991). Algunos de los problemas de esta metodología están relacionados con el alto grado de correlación entre las medidas lineales y el tamaño, dificultando por lo tanto la interpretación de los patrones de variación morfológica (Bookstein et al. 1985). Además no es posible generar representaciones gráficas de los cambios morfológicos después de las transformaciones estadísticas porque las relaciones geométricas entre las variables no se conservan, de manera que algunos aspectos concernientes a la forma del objeto de estudio se pierden. Así, la homología de las medidas lineales es difícil de establecer.

Se tomaron un total de siete medidas en el fémur (Fig. V.1), ocho en el tibiotarso (Fig. V.2), diez en el tarsometatarso (Fig. V.3.a-e), tres en las falanges preungueales (Fig. V.3.e.f) y doce en las falanges ungueales (Fig. V.4) en 181 ejemplares (Tabla IV.1).

Las medidas fueron seleccionadas porque representan medidas poscraneales estándar o tienen significado funcional.

Para la toma de medidas se utilizó un calibre digital de 200 mm. y 0,01 mm. de precisión.

#### **Medidas obtenidas en el Fémur (Fig. V.1)**

**FA.** Distancia próximo- distal: desde la *facies articularis antitrochanterica* hasta el punto medio entre los *condyli*

**FLP.** Largo proximal / distancia látero-medial proximal: desde el *caput femoris* al *trochanter femoris*.

**FAP.** Ancho proximal / distancia cráneo-caudal proximal: Desde el punto más craneal de la *crista trochanterica* hasta el límite más caudal.

**FD L-M.** Diámetro látero-medial del *corpus femoris* tomado a la mitad del hueso.

**FD C-C.** Diámetro cráneo-caudal del *corpus femoris* tomado a la mitad del hueso.

**FLD.** Largo distal / distancia latero-medial distal tomado entre los *condyli*.

**FAD cm.** Ancho distal del *condylus medialis* / distancia cráneo-caudal distal cóndilo medial.

#### **Medidas obtenidas en el Tibiotarso (Fig. V.2)**

**BA.** Distancia próximo-distal, desde el área interarticularis hasta el espacio entre los *condyli*.

**BLP.** Largo proximal / distancia látero-medial proximal tomado entre las *facies articularis*.

**BAP.** Ancho proximal / distancia cráneo-caudal proximal tomado entre la *facies articularis medialis* y *crista cnemialis lateralis*.

**BD L-M.** Diámetro látero-medial del *corpus tibiotarsi* tomado a la mitad del hueso.

**BD C-C.** Diámetro cráneo-caudal del *corpus tibiotarsi* tomado a la mitad del hueso.

**BL cf.** Largo de la *crista fibularis*.

**BLD.** Largo distal / distancia látero-medial distal entre los *epicondyli*.

**BAD cm.** Ancho distal del condylus medialis / distancia cráneo-caudal distal del cóndilo medial.

#### **Medidas obtenidas en el Tarsometatarso (Fig. V.3.a-e)**

**MA.** Distancia próximo-distal, desde la *eminentia intercotylaris* hasta la *trochlea metatarsi III*.

**MLP.** Largo proximal / distancia látero-medial proximal tomada entre las *cotylae*.

**MAPL.** Ancho proximal lateral / distancia cráneo-caudal proximal lateral tomada entre el *sulcus hypotarsi* y el borde craneal del tarsometatarso.

**MAPM.** Ancho proximal medial/ distancia cráneo-caudal proximal medial tomada entre el *hypotarsus* y el borde craneal del tarsometatarso.

**MD L-M.** Diámetro látero-medial del *corpus* tarsometatarso tomado a la mitad del hueso.

**MD C-C.** Diámetro cráneo-caudal del *corpus* tarsometatarsi a la mitad del hueso.

**MLD.** Largo distal / distancia látero-medial distal entre las *trochlea metatarsi II* y *IV*.

**MLD trIII.** Largo de la *trochlea metatarsi III* / distancia cráneo-caudal distal de la *trochlea metatarsi III*.

**ML trI.** Largo *trochlea metatarsi I*.

**MA trI.** Ancho *trochlea metatarsi I*.

#### **Medidas obtenidas en las falanges preungueales (Fig. V.3.e.f)**

**DA.** Largo / distancia próximo-distal

**DD I-m.** Diámetro látero-medial a la mitad del hueso.

**DD d-v.** Diámetro dorso-ventral a la mitad del hueso.

#### **Medidas obtenidas en las falanges ungueales (Fig. V.4)**

1. Largo de la falange, desde el tubérculo extensor hasta el extremo distal de la falange.

2. Largo del tubérculo flexor, desde la mitad del margen ventral de la carilla de articulación hasta el extremo más distal del tubérculo flexor.
3. Ancho de la carilla de articulación, en su porción media.
4. Alto máximo de la carilla de articulación.
5. Radio de la curvatura de la falange.
6. Ángulo de la curvatura de la falange.

Las medidas (5) y (6) del ángulo de curvatura fueron tomadas siguiendo la metodología de Pike y Maitland (2004) con algunas modificaciones. Dado que en esta tesis la falange no se estudió con el estuche córneo, la curva externa se trazó desde el extremo del tubérculo extensor hasta la punta de la falange y no en el punto de contacto de la podoteca con el estuche como originalmente emplean Pike y Maitland (2004). Los ángulos fueron tomados en grados y luego convertidos a radianes.

### **Índices**

Con la finalidad de estudiar su variación conjunta y facilitar la comparación en la muestra, se calcularon 12 índices con las medidas directas descritas en los apartados anteriores. Estos índices se calcularon con la finalidad de estandarizar.

#### **FÉMUR**

- a- FD C-C / FA
- b- FLP / FAP
- c- FDL / FAD cm

#### **TIBIOTARSO**

- a- BD C-C / BA
- b- BLP / BAP
- c- BAD cm / BLD

#### **TARSOMETATARSO**

- a- MD C-C / MA
- b- MLP / MAPL
- c- MLD / MLD trIII

**TROCLEA METATARSI I**

a- ML trl / MA trl

**FALANGES UNGUEALES**

a- DD l-m / DA

**FALANGES UNGUEALES**

a- Ancho carilla de articulación / Largo próximo-distal de la falange (medida 3/1, ver arriba)

**MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA**

Esta técnica combina las ventajas del análisis multivariado de la forma junto con la preservación de la información geométrica y su visualización gráfica. Las variables de forma son obtenidas a partir de coordenadas cartesianas y analizadas mediante el empleo de técnicas estadísticas multivariadas.

Las técnicas de morfometría geométrica se basan en puntos homólogos (landmarks) siendo muy efectivas al momento de obtener la información sobre la forma bajo estudio. Muestra tanto información acerca de las distancias entre los puntos como de la ubicación relativa de cada punto; a su vez analiza la dirección de cambios de forma.

Se conserva las diferencias de forma y el tamaño es descartado (Rohlf y Slice 1990). El tamaño se elimina con los métodos de superposición de acuerdo a algún criterio de optimización (e.g., Generalized Procrustes Analysis o GPA).

El conjunto de programas empleados pertenece al paquete de libre acceso TPS desarrollado por Rohlf y su equipo. De este paquete se utilizaron las subrutinas del (1) tpsUtil para crear archivos tps; (2) TpsDig 1.4 (Rohlf 2005) con el cual se colocan los landmarks (puntos anatómicos de referencia) en las imágenes, se obtienen coordenadas de cada uno, se aplican escalas y se salvan los datos en archivos tps y (3) tpsRelw que permite alinear las muestras y calcular las deformaciones parciales y relativas. Se aplicó un análisis de procrustes (Generalized Procrustes Analysis) sobre las coordenadas resultantes de cada landmark para eliminar toda la información no

relacionada con la forma (Rohlf y Slice 1990, Zelditch et al. 2004). Los cambios localizados de forma fueron estimados por los partial warp scores (Bookstein 1991); sobre los valores obtenidos se aplicó un análisis de componentes principales (relative warps analysis, RWA, Rohlf 1993) para examinar los cambios de forma utilizando los programas TpsRelw 1.35 (Rohlf 2003). Los relative warps obtenidos fueron utilizados para analizar si los grupos morfológicos son consistentes los hábitos alimenticios de los ejemplares.

Un total de 82 especímenes pertenecientes a 29 especies de rapaces diurnas fueron fotografiadas en vista dorsal y lateral. Se seleccionaron nueve landmarks y diez semi-landmarks para la vista lateral (Fig. V.5.a) y trece landmarks para ser estudiados en vista dorsal (Fig. V.5.b). La lista completa de landmarks y su descripción se explicita en la Tabla V.3.

### **MÉTODOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DE MUSCULATURA**

Para la descripción miológica se tomó como modelo al chimango *Milvago chimango* (18 especímenes diseccionados) y, posteriormente, se lo comparó con las restantes 14 especies aquí estudiadas. Fueron descritos un total de 37 músculos de los cuales 17 pertenecen a la pelvis y fémur, 14 corresponden al tibiotarso y seis al tarsometatarso. La Tabla V.4 muestra la lista de los músculos.

Los músculos fueron fijados en una solución de formaldehído al 4% de 2 a 5 días según el tamaño del animal; luego se los preservó en alcohol al 70%. Cada músculo fue identificado y removido de sus orígenes e inserciones y dibujado sobre esquemas de los huesos. La descripción siguió el orden de aparición, de superficiales a profundos en pelvis, fémur, tibiotarso, tarsometatarso y dedos.

La masa de cada músculo fue obtenida con una balanza digital de 0.01 g de precisión. Los músculos más pequeños fueron desestimados: *iliofemoralis externus*, *iliofemoralis internus*, *obturatorius lateralis* en las especies pequeñas (*Falco sparverius*, *Milvago chimango*, *Milvago chimachima*).

### **Comparación de los músculos flexores versus extensores**

Se agruparon los diferentes músculos en flexores y extensores de las diferentes articulaciones: pelvis-fémur, fémur-tibiotarso, tibiotarso-tarsometatarso y dedos. Se tomó la función principal flexora y/o extensora siguiendo los trabajos de Goslow (1967), Jacobson y Hollyday (1982) y Gatesy (1996) (Tabla V.4).

Estos grupos de músculos se compararon entre sí en todas las especies diseccionadas; en los casos en que se contó con más de un individuo por especie, se obtuvo el promedio. Se estandarizaron los valores dividiendo cada músculo por la masa corporal de la especie a fin de facilitar las comparaciones. Los valores de masa se obtuvieron de los individuos diseccionados o de la bibliografía (Dunning 1993). Los valores de los flexores y extensores por articulación de cada familia, Falconidae (n=5) y Accipitridae (n=10), fueron a su vez, analizados con un test de T para evaluar si existían diferencias significativas entre sus medias.

### **ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP)**

El análisis de componentes principales (ACP) es un análisis exploratorio que pretende condensar la información contenida en una variable cuantitativa p-dimensional de respuesta en un número reducido de nuevas variables no correlacionadas entre sí. Es una combinación lineal de las variables primitivas y explican el máximo de la inercia o variabilidad total (componentes principales). Como resultado se simplifica el análisis de la dispersión de las observaciones, poniéndose en evidencia posibles agrupamientos. También permite detectar las principales variables responsables de dicha dispersión y analizar las relaciones existentes entre ellas. Se utiliza generalmente para estudiar matrices de datos en que las observaciones están caracterizadas por variables cuantitativas y hace empleo de la distancia euclídeas entre individuos. Este método no trabaja con agrupaciones *a priori* y maximiza la varianza explicada colectivamente entre especímenes cuando se analiza la contribución de cada variable.

En esta tesis, se realizaron diferentes ACP de las medidas e índices obtenidas de los huesos del miembro posterior y de masa de los músculos, evaluando diferentes combinaciones de los mismos. Se utilizó varianza-covarianza en todos los casos excepto cuando se evaluaron los huesos junto con los músculos donde se utilizó correlación dada la diferente naturaleza de las variables (medida de masa en gramos y de longitud en centímetros). En muchos casos también se evaluaron las variables logaritmizadas en base diez a los efectos de facilitar la ponderación. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software PAST (Hammer et al. 2001).

Las diferentes ACP evaluados son los siguientes:

↻ **Valores crudos de**

- Fémur.
- Tibiotarso.
- Tarsometatarso.
- Tarsometatarso + tróclea I.
- Falanges.
- Los tres huesos largos juntos.
- Todas las medidas.
- Solo la medida de los huesos largos.
  - Fémur, tibiotarso, tarsometatarso, dedos.
- Músculos del miembro pélvico.
- Solo los músculos aplicados para estimar ASFT (ver mas abajo).
  - Proporción del fémur, tibiotarso, tarsometatarso (para esto se sumó el largo de los tres huesos y por ese valor se dividió cada elemento en las diferentes especies).

↻ **Promedio de**

- Todos los huesos del miembro pélvico.
- Músculos aplicados para estimar ASFT.
- Largo próximo-distal de los huesos del miembro posterior y los músculos con relativamente mayor masa.

↻ **Índice de**

- Los huesos de miembro pélvico.

Para el ACP en que las falanges fueron analizadas en conjunto con los demás huesos del miembro posterior, solo se tuvieron en cuenta las medidas (1) y (3).

## **ANÁLISIS BIOMECÁNICO**

Partiendo de los principios de la física, los estudios biomecánicos permiten explorar la interrelación entre la forma y la función. En este tipo de abordaje es conveniente estudiar todos los componentes del sistema músculo-esquelético en tanto permite un resultado más abarcativo y robusto.

Dado que la arquitectura muscular es un determinante primario de la función del músculo, es vital para entender la relación entre estructura y fuerza de un músculo dado. Las diferencias arquitectónicas entre los músculos son los mejores predictores de generación de fuerza (Lieber y Fridén 2000) y los dos parámetros de la arquitectura muscular más importantes son: (1) el área de sección fisiológica transversal (ASFT) que es directamente proporcional a la máxima fuerza del músculo producida durante la contracción (Schmidt-Nielsen 1990), dependiente a su vez del (2) largo de la fibra muscular que es proporcional a la contracción máxima del músculo.

### **Protocolo para la obtención del área de sección fisiológica transversal (ASFT)**

El ASFT se obtuvo en base al largo y orientación de las fibras musculares, siguiendo el protocolo propuesto por Sustaita (2008) tal como se describe a continuación. Se tomaron fotos secuenciales ( $n=3.425$ ) a lo largo del músculo con una cámara digital (Canon PowerShotG10), conectada a un estereomicroscopio Zeiss Stemi 2000-C. En base a las fotografías obtenidas se midió el ángulo de pinación (i.e., el ángulo de las fibras con respecto al tendón central, o al eje mayor de sus vientres,  $n=18.725$ ), con el programa CorelDraw X5. Las fibras musculares individuales fueron separadas embebiendo los músculos en una dilución de  $\text{HNO}_3$  al 15% por 24 horas. Esta dilución permitió el fácil aislamiento de las fibras que luego se fotografiaron y se midió el largo ( $n=33.675$ ) con el TpsDig 1.41 (Rohlf 2005). Los valores angulares y los largos de las fibras musculares se promediaron y utilizaron en la ecuación de Lieber y Fridén (2000):

$$\text{ASFT (cm}^2\text{)} = (m * \text{coseno } \Theta) / (\rho * l)$$

Donde  $m$  es la masa muscular (en gramos),  $\Theta$  es el ángulo de pinación promedio,  $\rho$  es la densidad del tejido muscular (cuyo valor es 1.06 g/cm<sup>3</sup> según Pennycuik 1996) y  $l$  es el largo promedio de la fibra (en cm). La unidad de ASFT es en cm<sup>2</sup>.

El ASFT del músculo se ajustó a un estrés isométrico contráctil de 250 KPa (0.25 N/mm<sup>2</sup>) para obtener las unidades apropiadas de la fuerza en Newtons. La fuerza resultante fue calculada para cada uno de los dedos.

Este análisis permite inferir de manera confiable la fuerza de un músculo pero requiere de una alta cantidad de especímenes por especie para obtener una media y un desvío estándar que permitan la correcta interpretación de los datos. La calidad de fijación y conservación de los músculos debe ser homogénea y óptima para efectuar estos análisis. Esto no es siempre posible fundamentalmente por las diferencias en el acceso, obtención y fijación dispar de los cadáveres que se incorporan en estos estudios. Estas en conjunto son las principales dificultades que debieron ser superadas en la presente tesis y que redujeron el número de taxones posibles de analizar.

El ASFT se obtuvo para los músculos principales involucrados en el cierre de la garra: *mm. flexor digitorum, flexor hallucis longus y hallucis brevis, flexores perforans digiti II et III, perforans et perforati digiti II, III et IV*. El análisis se realizó en los taxones *Accipiter bicolor, Buteogallus urubitinga, Caracara plancus y Falco peregrinus*, que representan a cuatro subfamilias dentro de las dos familias de rapaces diurnas (Accipitridae y Falconidae) y a dos tipos de hábitos alimenticios diferentes: avívoros (*A. bicolor* y *F. peregrinus*) y generalista/oportunista (*B. urubitinga* y *C. plancus*).

### **Análisis biomecánico del tarsometatarso y los dedos**

Se realizó un modelo biomecánico para estimar la fuerza de los dedos de la pata de cuatro especies de rapaces, *Accipiter bicolor, Buteogallus urubitinga, Caracara plancus* y *Falco peregrinus* (Fig. V.6)

El modelo biomecánico se basó en Sustaita (2008). Se asumió que las presas ejercen fuerzas opuestas e iguales a los segmentos con que toman contacto a lo largo

de las articulaciones interfalangeales. Los dígitos se modelaron como palancas de 3° grado, donde el fulcro se encuentra ubicado en un extremo y la fuerza ejercida por el músculo (**fuerza de entrada**) se encuentra entre este fulcro y la fuerza que se aplica sobre las presas (**fuerza de salida**). La distancia perpendicular desde la articulación a la línea de acción del músculo corresponde al **brazo de momento de entrada (BMe)** mientras que la distancia perpendicular de la articulación a la fuerza externa (o fuerza de reacción) - que deriva de los puntos donde se aplica la fuerza - representa el **brazo de momento de salida (BMs)**. Para el modelado, las falanges fueron consideradas como cuerpos rígidos en equilibrio, separados por articulaciones carentes de fricción con centros de rotaciones fijos, descartando la acción de los ligamentos entre articulaciones. Todas las fuerzas de los dígitos, resultantes del movimiento de cualquier articulación interfalangeal, fueron modeladas en la punta las falanges que, hipotéticamente, constituyen los puntos de inicio de contacto con la presa. El centro de rotación considerado fue el punto medio de contacto entre dos huesos. La presencia/ausencia de sesamoideos en las articulaciones no fue considerada. Se tomó como línea de acción muscular a la línea media del tendón o músculo o a la línea contigua al punto medio de origen o de inserción. Estas medidas fueron tomadas con ángulos de articulación de 45° entre cada falange en los dedos. La dirección de movimiento de los dedos junto con los puntos iniciales del contacto con la presa, se determinó para medir la distancia perpendicular con las articulaciones sobre las cuales actúan. Los brazos de entrada y salida (BMe y BMs) fueron medidos sobre el plano sagital de flexión-extensión de los dígitos. Estas medidas fueron tomadas para cada músculo.

A su vez, a fin de establecer el compromiso del miembro posterior con la técnica de captura de las presas, se calcularon los **índices de velocidad** para los talones de 26 taxones. La relación entre fuerza y velocidad puede ser expresada mediante este índice de velocidad calculado como  $BMs/BMe$ . De esta forma, queda expresado si el modelo presenta un diseño que favorece la fuerza en detrimento de la velocidad (o viceversa) durante la contracción muscular. Como es sabido, la ventaja mecánica se refiere a la capacidad de una estructura para poder aumentar una fuerza. En otras palabras, se requeriría menor fuerza para superar una resistencia dada cuando la ventaja mecánica es alta.

## **MANOVA Y ANÁLISIS DISCRIMINANTE**

Se realizaron estos dos tipos de análisis con el objetivo de establecer la posible relación entre los rasgos morfológicos aquí estudiados con el hábito alimenticio: MANOVA y discriminante.

El **MANOVA** es, como indica su nombre, un análisis de la varianza pero que, a diferencia del ANOVA, incluye más de una variable dependiente (multivariado). Este análisis busca identificar si los cambios en las variables independientes tienen efectos significativos en las variables dependientes y las interacciones entre las variables independientes y su grado de asociación con las dependientes.

### **MANOVA en las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso**

De las diferentes medidas de los huesos, se eligió la de las proporciones para realizar un análisis estadístico multivariado (MANOVA). Las medidas se logaritizaron y testearon por medio de la prueba de Kormoronov-Smirnof para evaluar normalidad y la prueba de Levene para evaluar homogeneidad. A su vez, se realizó un test donde se evaluaron los hábitos alimenticios en relación a las proporciones.

### **MANOVA en los índices de velocidad del tarsometatarso y dedos**

Los valores de índice de velocidad del tarsometatarso y dedos se estandarizaron con el logaritmo en base 10 y se analizaron estadísticamente a través de un **MANOVA** tanto los dígitos entre sí (variables dependientes) como las especies a nivel taxonómico (de género y familia) y hábito trófico (Factores). Para ésta técnica estadística se utilizó el software IBM SPSS Statistics.

El **análisis discriminante** es una técnica multivariada diseñada para descubrir una combinación aditiva de los valores ponderados de un conjunto de variables continuas medidas que mejor clasifica a los individuos en una categoría (Sokal y Rohlf 2001,

Manly 2004). Se utiliza como evidencia de la presencia de vínculos funcionales entre variables morfométricas y categorías ecológicas (Barr y Scott 2013).

Se realizó un análisis discriminante utilizando aquellas variables que mostraron en los análisis previos (ACP) algún tipo de segregación relacionada con los hábitos alimenticios. Se seleccionaron las proporciones de fémur, tibiotarso y tarsometatarso, los índices de las falanges y los valores de índice de velocidad del tarsometatarso y dedos. Para la miología, la información utilizada fue aquella obtenida por la agrupación de las masas según su función flexora y extensora para cada articulación (Tabla V.2). El hábito alimenticio fue la variable categórica, las variables cuantitativas fueron transformadas con el logaritmo en base 10. Se realizaron dos análisis discriminantes separados, por un lado las variables óseas y biomecánicas y por el otro las variables miológicas. Para ésta técnica se utilizó el software Statistica.

### **CONTRASTES INDEPENDIENTES**

Los métodos comparativos filogenéticos son una herramienta útil para análisis comparativos. Aunque presentan una cierta cantidad de restricciones en su aplicación que ponen en tela de juicio su efectividad (Zeffery y Norberg 2003), es usual su empleo en trabajos comparativos recientes. La finalidad de este tipo de análisis es incorporar el componente histórico a los estudios ecológicos y morfológicos, asumiendo *a priori* que el parecido entre los taxones podría tener un componente dado por la ancestralidad común (Mahler y Tubaro 2002). De esta forma se busca saber cuánto de esa asociación de caracteres es producto de las relaciones filogenéticas (“constrain”). En otras palabras, la variación morfológica puede ser el resultado de procesos adaptativos o de restricciones filogenéticas (Felsenstein 1985, Radinsky 1985, 1987).

Se utilizó el método de contrastes independientes (Felsenstein 1985) para evaluar el efecto de distancia taxonómica. Para esto se construyó una filogenia a partir de propuestas de parentesco de otros autores en base a caracteres moleculares y morfológicos. Para la categoría de Orden se siguió a Hackett et al. (2008), para las relaciones intrafamiliares se siguió a Griffiths (2004) y Fuchs (2012) para los Falconidae

y a Riesing (2003), Griffiths (2007) y Lerner et al. (2008) para los Accipitridae (Fig. V.7). Para computar los contrastes independientes se utilizó el programa PDAP\_PDTREE (Garland et al. 1993. PDAP:PDTREE package for Mesquite, Version 1.00. [http://mesquiteproject.org/pdap\\_mesquite/index.html](http://mesquiteproject.org/pdap_mesquite/index.html)) implementado en Mesquite Modular System for Evolutionary Analysis (Maddison, W.P., Maddison, D.R., 2004. Mesquite: a Modular System for Evolutionary Analysis. Version 1.02. <http://mesquiteproject.org>).

Como las distancias filogenéticas se desconocían, se aplicó un valor de 1 a todos los largos de rama.

Los caracteres evaluados en el análisis discriminante fueron ploteados en esta filogenia, a saber, proporciones de los largos de los huesos, los índices de las falanges ungueales que aportaron a la segregación taxonómica, los índices de velocidad del tarsometatarso y dedos, y los músculos diseccionados, agrupados por su función principal y articulación. A estos caracteres se les realizó una correlación de los caracteres previo al contraste filogenético con el software Statistica (StatSoft 2005).

**CAPÍTULO VI.  
RESULTADOS**

## DESCRIPCIONES DE LOS MÚSCULOS DEL CAP

### Músculos originados en la pelvis

#### ***M. iliotibialis cranialis (IC)*** (Fig. VI.1, VI.4.a-j; VI.6.a-e,g,i,j,l,m)

Músculo carnoso con forma de cinta. Origen preacetabular, sobre el tercio anterior de la *crista iliaca dorsalis*, cubriendo la porción anterior del *m. iliotrochantericus caudalis* y del *m. iliotibialis lateralis*. Con inserción carnosa en el *ligamentum patellaris* y por medio de un pequeño tendón en la carilla de articulación del tibiotarso sobre el borde en la *crista cnemialis cranialis*.

En *Buteo albicaudatus* se encontró una aponeurosis sobre la porción distal cubriendo la porción anterior del *m. iliotibialis lateralis*. En *Geranoospiza caerulescens*, *Milvago chimachima* y *Geranoaetus melanoleucus* este músculo se apreció mejor en vista medial que lateral. En *Caracara plancus* el origen del IC presentó una pequeña aponeurosis y la porción más caudal cubierta por el *m. iliotibialis lateralis*. *Busarellus nigricollis* presentó un origen aponeurótico mientras que *Geranoaetus melanoleucus* presentó su origen estrechamente ligado al del *m. iliotibialis lateralis*.

#### ***M. iliotibialis lateralis (IL)*** (Fig. VI.1; VI.2.h; VI.4.a-j)

Músculo principalmente aponeurótico, con su porción carnosa restringida a la zona media. Origen preacetabular y acetabular sobre la *crista iliaca dorsalis* limitando con el *m. iliotibialis cranialis*. Se insertó por una aponeurosis en la patela y por un tendón en el borde proximal del tibiotarso que se originó del borde externo del músculo.

En *Caracara plancus* el origen del IL presentó una porción carnosa, posterior al IC. Esta disposición enmascara los límites de ambos músculos. La inserción del IL presentó dos tendones que se insertaron en la patela. Tanto en *Falco peregrinus* como en *Caracara plancus*, el origen en su porción más craneal fue más carnoso que en las demás especies comparadas.

***M. iliofibularis (IF)*** (VI.1; VI.2.e,g; VI.4.a-j)

Músculo bien desarrollado con una amplia porción triangular carnosa. Origen acetabular y postacetabular a lo largo de la *crista dorsolateralis ilii*; se insertó por medio de un tendón en el *tuberculum m. iliofibularis* de la fíbula. Este tendón se encontró distanciado del tendón de inserción del *m. ambiens*. En su recorrido, el tendón del IF atravesó el *ansa iliofibularis* ubicándose entre la *pars lateralis* y *medialis* del *m. gastrocnemius*.

En *Caracara plancus* este músculo presentó un origen similar al del *Milvago chimango* aunque se extendió postacetabularmente, ventralmente a la *crista dorsolateralis ilii*, con la porción anterior carnosa y la porción posterior aponeurótica. En todas las especies se evidenció un tendón que se origina de la porción más craneal del músculo, atraviesa el IL a la altura de transición entre la aponeurosis y el vientre carnoso, para insertarse en el *ala preacetabularis ilii*. En *Geranoaetus melanoleucus* este tendón fue notoriamente más ancho que en *Milvago chimango*.

Como en *Milvago chimango*, el tendón de inserción del IF y el tendón de inserción del *m. ambiens* (A) se encontraron distanciados entre sí en *Caracara plancus*, mientras que en *Rupornis magnirostris*, *Geranoaetus melanoleucus*, *Rostrhamus sociabilis* y *Buteogallus urubitinga*, el tendón del IF fue lateral al del *m. ambiens* y en *Milvago chimachima* por el contrario el tendón fue lateral al del IF.

***M. iliofemoralis externus (IFE)*** (Fig. VI.1; VI.2.c; VI.3; VI.5.b,f-h,n q,o)

Músculo pequeño en relación a los demás músculos de la pelvis. Con un origen acetabular carnoso en el *sulcus antitrochantericus*, se insertó por un tendón ancho y corto en la superficie lateral del *trochanter femoris*.

***M. iliofemoralis internus (IFI)*** (Fig. VI.1; VI.2.d; VI.13.c)

Músculo pequeño en comparación con los restantes músculos de la pelvis. Se dispuso en la región preacetabular, con origen carnoso sobre el borde ventral del

isquion, anterior al *tuberculum preacetabulare*. Se insertó por un pequeño tendón en el primer tercio proximal del fémur localizado anteromedialmente.

***M. iliotrochantericus caudalis* (ITC)** (Fig. VI.1; VI.2.c; VI.5.b,f-h,j,m-p,q)

Músculo grande, carnoso, que cubre dos tercios del *m. iliotrochantericus cranialis* y *m. iliotrochantericus medius*. Su origen fue carnoso en toda la *crista iliaca dorsalis*. La inserción fue por un corto tendón en el *trochanter femoris* dejando las *impressiones iliotrochanterici* sobre la región lateral del fémur proximal.

Este tendón fue particularmente conspicuo en *Busarellus nigricollis*. El patrón general es el mismo en todas las especies comparadas.

***M. iliotrochantericus cranialis* (ITCr) y *M. iliotrochantericus medius* (ITM)** (Fig. VI.1; VI.2.c; VI.5.b,f-h,j,l,m,ñ-p,q)

Estos dos músculos se encontraron fusionados, con un origen carnoso en el borde ventral de la *fossa iliaca dorsalis*; se insertó por un corto tendón en la región proximal del *corpus peregrinus* debajo del *trochanter femoris*.

Esta fusión fue menos evidente en *Rostrhamus sociabilis* de manera que ambos músculos se diferenciaron entre sí. En *Geranoaetus melanoleucus* y *Busarellus nigricollis* los vientres y el origen estaban diferenciados mientras que en la inserción se encontraron fusionados.

***M. ambiens* (A)** (Fig. VI.1; VI.6.a-c,f-h,k,l)

Músculo con un corto tendón de origen sobre el *tuberculum preacetabulare*, un vientre fusiforme en la cara medial del fémur y un tendón que cruzó la patela hacia la superficie lateral del tibiotarso, insertándose en el *m. flexor perforatus digiti IV*.

***M. flexor cruris lateralis* (FCL)** (VI.1; VI.2.f; VI.4; VI.5.c-e; VI.6.a,c; VI.10.c; VI.11.a)

Es un músculo con forma de cinta con fibras paralelas al eje de acción del músculo. El origen fue carnoso en el extremo caudal del *ala ischii*. Su recorrido fue paralelo a la cara lateral del fémur y se insertó por un tendón en la cara medial del tibiotarso entre la *pars medialis* del *m. gastrocnemius*, junto al tendón del *m. flexor cruris medialis* (FCM).

El FCL estuvo presente solo en las tres especies de Polyborinae (géneros *Caracara* y *Milvago*) y ausente en los dos Falconinae (*Falco* spp.) y Accipitridae. Tuvo un origen carnoso postacetabular y se insertó por un pequeño tendón en la cara próximo-medial del tibiotarso, caudal a la *impressio ligamentum collaterale medialis*. La inserción de este músculo fue más proximal que la del *m. flexor cruris medialis*. En las dos especies de *Milvago* el vientre fue único mientras que en *Caracara plancus* el vientre fue doble (Fig. VI.15). El resultado de los ASTF (Tabla VI.1) muestra que los valores de las especies de *Milvago* son similares entre sí mientras que *Caracara plancus* es levemente mayor (ver más abajo).

***M. flexor cruris medialis* (FCM)** (Fig. VI.1; V.2.f; VI.4.a,b,e-j; VI.5.c,d,f-o,q; VI.6.a-m; VI.7.a,b; VI.8.c; VI.10.b,c,e-i,k)

Músculo alargado, carnoso, con pequeño tendón de inserción. Hacia la mitad del vientre se insinuaron dos porciones aunque no hubo una neta división en dos porciones. El origen fue carnoso, postacetabular, en el extremo posterior del isquion y el pubis, cubriendo parcialmente el *m. flexor cruris lateralis*.

En cambio, en las demás especies comparadas el origen del FCM se restringió al isquion. En *Rupornis magnirostris*, el origen fue carnoso con una porción aponeurótica dispuesta sobre el isquion. En *Busarellus nigricollis* fue conspicuo, con un solo origen e inserción y un vientre dividido en toda su extensión.

El origen fue carnoso en *Geranoaetus melanoleucus* solo sobre la pelvis, sin contactar con el pubis; la inserción ocurrió por un ancho tendón. Este músculo presentó dos porciones de diferente desarrollo en *Falco peregrinus* e igual desarrollo en *Falco sparverius*; ambas porciones poseyeron un mismo origen e inserción en ambas especies.

***M. ischiofemoralis (ISF)*** (Fig. VI.1; VI.2.c; VI.5.b,e-g,i,l,m,ñ,o,q)

Músculo con origen carnoso sobre el borde posterior del isquion, en el *ala ischii*, cubriendo el *foramen ilioschiadicum*, ventral a la *crista dorsolateralis ilii*. La inserción fue tendinosa en la porción proximal lateral del fémur, en el *trochanter femoris* próxima a la inserción del *m. iliotrochantericus caudalis*.

Con una sola porción en *Rostrhamus sociabilis* pero en muchas especies (e.g. *Rupornis magnirostris*, *Buteogallus urubitinga*, *Caracara plancus*, *Geranoaetus melanoleucus*) se encontró otra porción más dorsal sobre el vientre, en la porción media, contactando con la *crista dorsolateralis ilii* (Fig. V.13.a).

***M. puboischiofemoralis (PIF)*** (Fig. VI.1; VI.2.b,d; VI.5.a,c-i,k,m-o; VI.6.a-m; VI.7.a,b; VI.8.d,e; VI.10.b,c,e,h,i)

Este músculo típicamente presenta dos *pars*, *lateralis* y *medialis* y ambas están presentes en *Milvago chimango*. Con un origen postacetabular carnoso a lo largo del *ala ischii* ventral a la mitad posterior del *foramen ilioschiadicum*. Con una inserción carnosa, común para ambas partes a lo largo de la cara caudal del *corpus femoris*.

*Rostrhamus sociabilis* presentó dos porciones fácilmente diferenciables; en *Rupornis magnirostris*, *Caracara plancus* y *Accipiter bicolor*, el origen fue carnoso en vista lateral pero en vista medial se apreció que la unión del músculo con el hueso presenta una aponeurosis fuerte. Por su parte, *Buteogallus urubitinga* presentó una fuerte porción de inserción tendinosa en la *pars medialis* del *m. gastrocnemius* también presente en *Busarellus nigricollis*, *Falco peregrinus* y *Milvago chimachima* aunque no tan conspicua.

***M. obturatorius lateralis (OL)*** (Fig. VI.1; VI.2.c; VI.13.e,f)

Músculo pequeño, carnoso con origen postacetabular bordeando la mitad posterior del *foramen obturatum*. Con inserción por medio de un tendón en la región próximo lateral del fémur, en las *impressio obturatoria*.

***M. obturatorius medialis (OM)*** (Fig. VI.1; VI.2.c; VI.5.a; VI.6.a,c-e,g-j,l,m)

Músculo poco voluminoso y el único ubicado en la región medial de la pelvis, a la altura del *ala ischii* y la mitad anterior del pubis. La inserción fue mediante un tendón, usualmente dividido que atraviesa el *foramen obturatum*. En su recorrido se dispuso entre el vientre del OL y se insertó en el *trochanter femoris*.

***M. caudofemoralis (CF)*** (Fig. VI.2.d; VI.5.d-i,k-p,q; VI.4.b,d,e,j)

La única porción presente del CF en todas las aves diseccionadas fue la *pars caudalis*.

Presentó un origen tendinoso sobre la aponeurosis cruciata del *m. depressor caudalis* ubicado en la base del pigostilo. Tiene forma de cinta y cubre con su vientre la primera mitad del *m. ischiofemoralis* y *m. puboischiofemoralis*. El tendón de inserción fue corto y ancho, en el tercio proximal de la cara posterior del fémur. Este tendón de inserción varió en las diferentes especies: en *Rupornis magnirostris* y *Caracara plancus* fue ancho y corto mientras que en *Buteogallus urubitinga* fue largo y el vientre fue más ancho; en *Milvago chimachima*, *Rostrhamus sociabilis* y *Falco sparverius* el origen fue carnoso y muy ancho. Además se verificó variación intraespecífica en *Caracara plancus* (n=4): en algunos ejemplares el tendón de inserción en el fémur fue largo y angosto y en otros fue ancho y corto.

***M. femorotibialis lateralis* y *m. femorotibialis intermedius (FTL y FTI)***

(Fig. VI.2.a; VI.5. c-q; VI.6.c,d,g,i,k-m; VI.7.a,b; VI.13.b)

Estos dos músculos se encontraron fusionados en toda su extensión excepto proximalmente en donde pudieron diferenciarse. En este sector proximal se ubicó un pequeño tendón sobre el cuerpo femoral, inmediatamente ventral a la región del trocánter mientras que el *femorotibialis intermedius* tuvo un origen carnoso. Ambos músculos ocuparon la cara craneal y lateral del fémur y la inserción se efectuó por una amplia aponeurosis.

Ambos músculos (**FTL y FTI**) se distinguieron en todo su recorrido en la especie *Rupornis magnirostris*. En la inserción de estos músculos en *Accipiter bicolor*, *Rostrhamus sociabilis*, *Buteogallus meridionalis*, *Caracara plancus* y *Geranoaetus melanoleucus* se encontró un pequeño tendón en la carilla de articulación sobre la *cresta cnemialis cranialis*.

**M. femorotibialis medialis (FTM)** (Fig. VI.2.b,h; VI.6.a,c-h,j-m; VI.7.a,b; VI.10.e,i,k; VI.13.b)

Es un músculo con origen carnoso en los dos tercios medio distales del cuerpo femoral y con una inserción por un pequeño tendón en el tibiotarso, en el límite entre la carilla de articulación y la *cresta cnemialis cranialis*.

*Buteogallus meridionalis* y *Geranoaetus melanoleucus* presentaron dos porciones diferenciables mientras que en *Busarellus nigricollis*, una de estas dos porciones poseía un tendón de inserción en el borde de la carilla de articulación de la *cresta cnemialis cranialis*. *Falco peregrinus* presentó una sola porción pero el tendón estaba unido también a la *cresta*. Este tendón estaba también presente en *G. caerulescens*. En *Caracara plancus* el tendón de inserción se encontraba bifurcado; una porción se ubicaba por debajo del *m. flexor digitorum longus* mientras que la otra se fusionaba al *m. flexor perforans digiti III*. *Rostrhamus sociabilis* mostró el tendón de inserción bien marcado a lo largo de todo el vientre y su posición fue más proximal que en otras especies.

### Músculos originados en la región distal del fémur y proximal del tibiotarso

**M. fibularis longus (FL)** (Fig. VI.2.h; VI.3.b; VI.4.a; VI.9.c)

Es el músculo más superficial de la cara craneal del tibiotarso; se originó a lo largo de la diáfisis del tibiotarso por una amplia aponeurosis entre la *crestae cnemialis cranialis* y *lateralis*. En el extremo distal del tibiotarso, el músculo se dirigió hacia la cara lateral del hueso donde se bifurcó en dos tendones. Uno de ellos se insertó en el cartílago tibial mientras que el otro, lo hizo lateralmente y se conectó con el tendón

del *m. flexor perforatus digiti III*. Presentó un origen aponeurótico y luego carnoso sobre el *m. tibialis cranialis* (TC).

Esta última condición era similar en *Milvago chimachima*. En *Rostrhamus sociabilis* este músculo (FL) se limitó a la porción posterior de la fíbula. Fue llamativo su desarrollo en *Caracara plancus* a comparación de las demás especies (Tabla VI.1); poseía un origen carnoso y el vientre era muy ancho cubriendo toda la mitad distal del MTC. *Buteogallus urubitinga*, por su parte, tenía un vientre muy desarrollado, alargado y fino adherido a la fíbula, sin extenderse sobre el TC. El resto de las especies presentaban un FL alargado, sin aponeurosis, variando solamente en el lugar proximal en el cual se produjo el origen.

#### ***M. fibularis brevis* (FB)** (Fig. VI.2.h, VI.3,b)

Este músculo fue pequeño, carnoso, acintado y recorrió la fíbula a todo lo largo. El origen fue carnoso desde la *crista fibularis* a lo largo de la fíbula y parte del tibiotarso. La inserción fue por medio de un tendón sobre el *tuberculum m. fibularis brevis* del tarsometatarso; dicho tendón se ensancha en la porción en que contactó con el hueso. En el caso de *Caracara plancus*, este músculo recorrió la fíbula acompañado en su recorrido por el *m. extensor digitorum longus*.

#### ***M. tibialis cranialis* (TC)** (Fig. VI.2.a,h; VI.3.a; VI.4.d; VI.6.a,c-f,h; VI.8.c-f; VI.9.c-e,h; VI.10.a-h,j,k; VI.11.a-c,e)

Músculo grande con las dos porciones bien diferenciadas: el *caput tibiale* fue el más grande y superficial y el *caput femorale*, fue más pequeño y estaba cubierto por el primero. El origen de este último fue carnoso y se ubicó entre las *cristae cnemialis cranialis* y *lateralis* mientras que el origen del *caput tibiale* fue tendinoso sobre el *condylus lateralis* del fémur justamente en la *fovea tendineus m. tibialis cranialis*. Ambos *caput* se fusionaron en un tendón que se insertó en la región proximal del tarsometatarso, sobre la *tuberositas m. tibialis cranialis* luego de pasar por debajo del *retinaculum extensorium tibiotarsi*.

***M. extensor digitorum longus (EDL)*** (Fig. VI.2.h; VI.3.a; VI.11.b,d; V14.b,c)

Fue el músculo más profundo de la cara craneal del tibiotarso, con un origen carnoso en el borde próximo craneal del tibiotarso extendiéndose en el sector proximal de la fíbula; corrió a lo largo de la superficie craneal del *corpus tibiotarsi* al cual estaba unido hasta la mitad proximal del hueso. A partir de allí se encontraba el tendón de inserción que atravesó el *pons supratendineus* y recorrió la superficie anterior del tarsometatarso. A la altura de las trócleas, se dividió en dos ramas, una lateral y otra medial. La rama lateral se subdividió nuevamente en dos tendones más pequeños que se extendieron hacia los dedos III y IV. La rama medial también se dividió y envió un tendón al dedo II y III. El tendón del dedo II fue el más ancho y ambos tendones se fusionaron en el lugar de inserción en el dedo III. Estos tendones finalmente se insertaron en el tubérculo extensor de la falange ungueal de cada dedo.

***M. gastrocnemius*** (Fig. VI.2.c,d,f; VI.4.a-h,j; VI.5.g; VI.6.a-f,h,k; VI.7.a,b; VI.8.a,c-f; VI.9.c; VI.10.c-g,i-k; VI.11.a)

Fue un músculo grande, bien desarrollado y el más superficial de la superficie caudal del tibiotarso. Sus tres porciones fueron fusiformes, la *pars lateralis* se originó por un tendón muy corto ubicado en una pequeña fosa en el cóndilo lateral del fémur; la *pars intermedia* (GI) fue la más pequeña y presentó un origen carnoso sobre el *epicondylus medialis*. La *pars medialis* (GM) fue la más desarrollada, con un origen carnoso a lo largo de la cara medial de la *crista cnemialis cranialis*. A nivel de la inserción, las tres *pars* del *gastrocnemius* convergieron en un tendón común que se insertó en el cartílago tibial.

El tipo de origen varió marcadamente entre las especies y entre las distintas *pars*. La situación más constante la presentó la *pars medialis* cuyo origen fue carnoso en la mayoría de las especies diseccionadas, con excepción de *Caracara plancus* en que fue tendinoso. La *pars lateralis* solo tuvo origen carnoso en *Spizaetus ornatus*, tendinoso en *Rupornis magnirostris*, *Accipiter bicolor* y *Caracara plancus*; fue mixto (carnoso y tendinoso) en *Buteogallus urubitinga*, *Busarellus nigricollis* y *Buteogallus meridionalis*. Por su parte, la *pars intermedia* solo presentó un origen carnoso en *Caracara plancus* y

tendinoso en *Accipiter bicolor* mientras que fue tendinoso y carnoso en *Spizaetus ornatus*, *Rupornis magnirostris*, *Buteogallus urubitinga*, *Geranoaetus melanoleucus* y *Busarellus nigricollis*.

***M. plantaris (PI)*** (Fig. VI.2.e; VI.3.b; VI.11.a)

Fue un músculo elongado, bien desarrollado, con un origen carnoso en el borde proximal de la *facies articularis medialis* del tibiotarso y cuyo recorrido se extendió por toda la diáfisis de este hueso con la cual estuvo en estrecho contacto. La inserción fue por un tendón en el extremo proximal del *hypotarsus* del tarsometatarso, luego de atravesar el cartílago tibial.

La presencia de este músculo es dispar, encontrándose en *Caracara plancus*, *Milvago chimachima*, *Falco peregrinus* y *F. spaverius* mientras que estuvo ausente en *Rupornis magnirostris*, *Busarellus nigricollis*, *Spizaetus ornatus*, *Buteogallus meridionalis*, *Rostrhamus sociabilis*, *Buteo albicaudatus*, *Accipiter bicolor*, *Geranoaetus melanoleucus*, *Geranoaetus caerulecens* y *Buteogallus urubitinga*.

***M. flexor perforans et perforatus digiti II (FPPDII)*** (Fig. VI.2.g; VI.3.d; VI.4.a,d,f,h; VI.9.a)

Fue el músculo más superficial de los flexores de los dígitos; su origen fue parcialmente aponeurótico a la altura de la *crista cnemialis lateralis* donde se unió fuertemente al *m. flexor perforans et perforatus digiti III* y en parte carnoso en la región próximo posterior de la fíbula. La inserción fue por un tendón que cruza el cartílago tibial extendiéndose por la superficie posterior del tarsometatarso e insertándose en la superficie lateral de la segunda falange del dedo II.

En *Buteogallus urubitinga* y *Accipiter bicolor* se observó un tendón de origen en la *crista cnemialis cranialis*, mientras que en *Caracara plancus* había un fuerte tendón sobre la epífisis lateral del fémur. En *Caracara plancus* el tendón de inserción ocupó todo el ancho del tibiotarso cubriendo el FPPDIII. En el origen, en vista medial, este músculo exhibió un tendón que se unió al fémur.

***M. flexor perforans et perforatus digiti III (FPPDIII)*** (Fig. VI.2.g; VI.3.c,d; VI.4.h; VI.9.a,c,e)

Este músculo tuvo un origen carnoso ubicado entre el *caput fibulae* y la *crista cnemialis lateralis* del tibiotarso. La inserción fue por medio de un tendón en el extremo distal de la tercera falange del dedo III.

En *Spizaetus ornatus* el origen fue tendinoso y carnoso; en *Buteogallus meridionalis* el origen se encontró unido también al tendón del *m. fibularis brevis*; en *Caracara plancus* el origen también presentó un pequeño tendón unido al fémur y, de forma carnosa, sobre la fíbula. En *Milvago chimachima* se observó un origen también a lo largo de la fíbula.

***M. flexor perforatus digiti II (FPDII)*** (Fig. VI.2.d; VI.3.d)

Fue el más pequeño de los músculos *perforatus*. Con un origen carnoso en la región intercondilar del fémur. El vientre se continuó con el tendón de inserción hacia la mitad del tibiotarso, atravesando la articulación tibiotarso-tarsometatarso y se insertó en la primera falange del dedo II sobre el margen próximo-lateral. *Spizaetus ornatus* presentó un origen mixto, tendinoso y carnoso; en *Caracara plancus* el origen también fue mixto y se unió, a su vez, con el tendón del *m. ambiens*. Esta última disposición también estuvo presente en *Rostrhamus sociabilis* y *Accipiter bicolor*. Solamente en *Busarellus nigricollis* y *Buteogallus urubitinga* se observaron dos vientres del MFPDII.

***M. flexor perforatus digiti III (FPDIII)*** (Fig. VI.2.d; VI.3.c,d; VI.9.f,i)

Fue el músculo más grande de los *perforatus*. Poseía dos vientres de distinto tamaño. El origen del vientre mayor ocurrió por un corto tendón en la *fossa poplitea* mientras que el menor se originó por un largo tendón en el *condylus peregrinus lateralis*. Cada vientre poseía un tendón y luego se fusionaron entre sí corriendo por la cara posterior del tarsometatarso, dividiéndose nuevamente a la altura de la primera falange del dedo III. Cada tendón más pequeño se insertó en la segunda falange.

*Rostrhamus sociabilis* y *Rupornis magnirostris* tenían un solo vientre en lugar de dos. *Accipiter bicolor* presentó dos vientres pequeños y *Buteo albicaudatus* presentó los dos vientres del mismo tamaño, largos y finos. *Caracara plancus* presentó también los dos vientres, siendo el menor un tercio más pequeño que el mayor. En *Falco peregrinus* el *m. ambiens* se encontró unido a uno de estos vientres.

***M. flexor perforatus digiti IV (FPDIV)*** (Fig. VI.2.c,e; VI.3.c,d; VI.9.a)

Es un músculo fino, acintado, con origen carnoso en la región intercondilar del fémur y *fossa poplitea*. En el tercio distal del tibiotarso, el vientre fue inconspicuo y se continuó con el tendón que continuó su recorrido insertándose en el dedo IV. A partir de allí, se subdividió en tres ramas en la primera falange y cada tendón pequeño se insertó en la primera, segunda y tercera falange respectivamente.

*Spizaetus ornatus* presentó un origen tendinoso; *Buteogallus urubitinga* presentó los dos tipos de origen, carnoso y tendinoso; la parte carnosa se originó junto con tendón del MFPDIII, el tendón también se originó en el fémur. El origen en *Milvago chimachima* estaba unido al MFPDII y al tendón del *m. ambiens*. En *Geranoaetus melanoleucus* y *Rostrhamus sociabilis* este músculo presentó dos cabezas de origen. En esta última especie, una cabeza se ubicó en la *fossa poplitea* del fémur, y la otra en el tibiotarso.

***M. flexor hallucis longus (FHL)*** (Fig. VI.2.d; VI.3.c; VI.8.e; VI.9.b,e,f,h,i; VI.10.a,b,h; VI.11.b-e)

Fue un músculo muy grande, fusiforme. Se originó en la *fossa poplitea* del fémur, con porción superficial tendinosa muy fuerte y otra más profunda carnosa. El tendón de inserción estaba osificado a lo largo de la diáfisis del tarsometatarso y se insertaba en el tubérculo flexor de la falange ungueal del dedo 1. Este tendón se encontraba conectado con el del *m. flexor digitorum longus* por el *vinculum*.

En *Buteo albicaudatus*, *Milvago chimachima* y *Buteogallus meridionalis* este músculo presentó dos cabezas de origen, una similar a la de *Milvago chimango* y otra tendinosa. En *Buteogallus urubitinga*, *Geranoaetus melanoleucus* y *Caracara plancus* el

FHL presentó tres cabezas de origen, dos grandes carnosas y una más pequeña, con origen tendinoso y carnoso. Este músculo se extendió hasta cubrir también la fíbula en su cara posterior.

***M. flexor digitorum longus (FDL)*** (Fig. VI.2.e; VI.3.c; VI.11.c,d; VI.14.d-f)

Este músculo tuvo un origen doble, con una cabeza lateral y otra medial. La primera se ubicaba en el *caput fibulae* cubriendo parte del *m. popliteus* y la segunda se dispuso ventralmente al borde de la *facies articularis medialis*, medial a la *tuberositas popliteus*. Estas dos cabezas se unieron en el primer cuarto del tarsometatarso. La inserción fue por un tendón que se encontraba osificado en la porción de la superficie posterior del tarsometatarso; a la altura de las trócleas se dividió en tres ramas hacia los dedos II, III y IV insertándose en el tubérculo flexor de la falange ungueal respectiva. Este músculo se unió con el del FHL por medio del *vinculum*.

En aquellas especies donde no hubo un *m. plantaris* (todos los Accipitridae), el MFDL ocupó su lugar, cubriendo toda la superficie posterior del tibiotarso. En algunas especies como *Caracara plancus*, el tendón de inserción se unió con el del MFHL. A su vez este último emitió un fino tendón que se dirigió hacia el dedo II uniéndose al del MEDL e insertándose en la falange ungueal. En *Geranoaetus melanoleucus* este músculo se extendió por toda la cara posterior del tibiotarso y sobre la fíbula, limitando en su recorrido con el MEDL. La osificación del tendón en el TMT ocurrió además en *Milvago chimachima*, *Caracara plancus*, *Falco sparverius* y *Falco peregrinus*.

***M. popliteus (Po)*** (Fig. VI.2.e; VI.14.g)

Fue un músculo pequeño ubicado en la superficie posterior del tibiotarso, con origen e inserción carnosa en el extremo proximal del tibiotarso y la *tuberositas popliteus* de la fíbula respectivamente. La extensión distal hacia el *corpus fibulae* fue muy breve.

### Músculos cortos del tarsometatarso

#### ***M. extensor hallucis longus (EHL)*** (Fig. VI.3.a,c; VI.12.b,d)

Este músculo presentó dos vientres de origen carnosos, uno en la *fossa infracotyloidea dorsalis*, ventral al borde de la carilla de articulación, lateral a las *tuberositas m. tibialis cranialis*. El segundo vientre, más pequeño, se originó medial a esta tuberosidad. Estos vientres fueron independientes pero se unieron hacia la mitad del tarsometatarso en un único tendón que corrió dorsalmente al dedo I para insertarse en el tubérculo extensor de la falange ungueal del hallux. En *Rupornis magnirostris*, *Rostrhamus sociabilis*, *Buteo albicaudatus*, *Geranoaetus melanoleucus* y *Spizaetus ornatus* los vientres fueron tres.

#### ***M. flexor hallucis brevis (FHB)*** (Fig. VI.3.b,c; VI.11.c)

El origen de este músculo fue carnosos en la *fossa parahypotarsalis medialis*, el vientre fue corto con un tendón en el *hypotarsus*, que corrió por la superficie lateral del tarsometatarso y se insertó en la porción proximal de la falange 1 del hallux.

En *Rupornis magnirostris* y *Rostrhamus sociabilis* había dos tendones de inserción que corrían paralelos al eje longitudinal del tarsometatarso y se fusionaron en la falange en la cual se insertaron. En *Caracara plancus*, el FHB solo presentó un tendón de inserción.

#### ***M. abductor digiti II (AbDII)*** (Fig. VI.3.b,c; VI.12.a-c)

Este músculo tuvo un origen carnosos en la porción proximal de la *trochlea metatarsi I* con una inserción por un corto tendón en la cara medial de la falange 1 del dígito II.

En *Spizaetus ornatus* y *B. nigricolis*, el músculo se originó en la *tuberositas m. tibialis cranialis*; poseía un corto vientre y un largo tendón que en la zona de la tróclea presenta fibras musculares. En *Rupornis magnirostris* y *Buteo albicaudatus* el tendón también fue largo y las fibras musculares se encontraban distribuidas en todo el tendón. En *Rostrhamus sociabilis* este músculo se encontró muy desarrollado. En *Falco*

*peregrinus* este músculo se originó sobre la tróclea I y se insertó en la cara lateral de la falange 1 del dedo II.

***M. adductor digiti II (AdDII)*** (Fig. VI.3.b,d; VI.12.d)

Es un músculo muy pequeño con un vientre corto y un tendón que fue dos veces más largo que el vientre. El origen se produjo carnoso en la superficie próximo posterior del tarsometatarso, medial al hipotarso. La inserción fue por medio de un tendón en la superficie medial de la primera falange del dígito II.

***M. extensor brevis digiti IV (EBDIV)*** (Fig. V.3.a,c)

Este músculo tuvo un origen carnoso que se ubicó en el *sulcus extensorius*. Fue carnoso en su primer cuarto y tendinoso distalmente en su recorrido por el tarsometatarso, atravesó el *foramen vasculare distale* y se insertó en la primera falange del dedo IV en su cara próximo medial. En *Busarellus nigricollis* el músculo fue carnoso hasta la mitad del tarsometatarso.

***M. abductor digiti IV (AbDIV)*** (Fig. VI.3.b,d; VI.12.a)

Este músculo poseía un origen carnoso en el borde lateral de la *fossa*, lateral al hipotarso. La inserción fue por un tendón en la cara lateral de la primera falange del dedo IV.

En *Rostrhamus sociabilis* este músculo tuvo dos porciones de origen, en la porción proximal y distal del hueso. *Geranoaetus melanoleucus* presentó dos cabezas de origen; en *Busarellus nigricollis* este músculo fue carnoso en toda su extensión desde la mitad del tarsometatarso.

Los músculos *m. adductor digiti IV (AdDIV)* y *m. extensor proprius digitii III (MEBDIII)* estaban ausentes en *Milvago chimango*.

### ***M. adductor digiti IV (AdDIV)***

Se encontraba en *B. meridionalis* con el tendón sobre el borde cráneo-lateral del tarsometatarso con un origen carnoso y un vientre pequeño e inserción sobre la cara medial de la primera falange del dígito IV. Estaba también presente y muy desarrollado en *Rostrhamus sociabilis*, *Buteo albicaudatus* y *Milvago chimachima*. En *Buteogallus urubitinga* este músculo poseía un largo tendón con fibras musculares a lo largo de todo el recorrido hasta su porción final.

### ***M. extensor proprius digiti III (EPDIII)*** (Fig. VI.12.a,b,c; VI.13.g)

Presente en todos los Accipitridae con un origen cráneo-distal sobre el tarsometatarso, con origen carnoso y, en la primera falange del dedo III, se insertaba sobre el tubérculo extensor por medio de un tendón. En los Falconidae es muy reducido, solo en un caso pudo pesarse, en un *Caracara plancus*.

Los músculos *m. extensor brevis digiti III* y *m. lumbricalis* no fueron hallados en ninguna de las especies estudiadas.

## **La masa muscular**

Los resultados de las masas de cada músculo de las especies se encuentran en la Tabla VI.2.

## **Comparación de músculos agrupados en flexores y extensores**

Se evaluó el **porcentaje de musculatura del miembro pélvico con respecto a todo el cuerpo**. Estos valores se compararon posteriormente con los resultados obtenidos por Hartman (1961) en otras rapaces diurnas (Tabla VI.3). Nueve especies son comunes a ambos trabajos, mientras que otras seis que fueron diseccionadas aquí no fueron incluidas por Hartman (1961). De las nueve especies, cinco presentaron un

valor similar mientras que las restantes cuatro difirieron significativamente: para *Falco peregrinus* se obtuvo un valor (6.62%) que difirió casi en un 100 por ciento con respecto al valor obtenido por Hartman (1961). Especies como *Rupornis magnirostris*, *Spizaetus ornatus*, *Geranospiza caerulecens* mostraron un porcentaje más alto. De todas maneras, la media para las rapaces diurnas en ambos trabajos fue similar (13,46% en esta tesis y 14,78% según Hartman 1961).

Con los valores más bajos se ubicó *Falco peregrinus*, *Rostrhamus sociabilis*, *Falco sparverius* y *Milvago chimango* en las cuales la musculatura del miembro no alcanza el 10% de la masa corporal. En los valores intermedios se encontraron dos subgrupos (en orden creciente): *Milvago chimachima*, *Buteo albicaudatus*, *Accipiter bicolor*, *Caracara plancus* por un lado y *Buteogallus meridionalis*, *Buteogallus urubitinga*, *Geranoaetus melanoleucus* y *Busarellus nigricollis*. Finalmente, las tres especies que presentaron el mayor porcentaje relativo fueron *Spizaetus ornatus*, *Geranospiza caerulecens* y *Rupornis magnirostris*.

Primero se analizaron los flexores versus extensores en todo el miembro (Tabla VI.4; Fig. VI.16). En todos los casos predominaron los flexores frente a los extensores, excepto en el caso de *Milvago chimango* que el predominio fue inverso aunque la diferencia solo fue de un 2%. Las otras dos especies que presentaron una diferencia baja fueron los otros dos Polyborinae (*Caracara plancus* y *Milvago chimachima*) y a continuación en orden creciente se ubicó *Falco sparverius*, con una diferencia un poco mayor. Siguiendo en este orden creciente de diferencia entre masas de flexores y extensores, se encontraron todas las especies de la familia Accipitridae. Las primeras cuatro especies de Accipitridae, fueron *Buteogallus meridionalis*, *Rupornis magnirostris*, *Rostrhamus sociabilis* y *Geranospiza caerulecens*. *Buteo albicaudatus* presentó un valor similar a *R. sociabilis* y *G. caerulecens*. Siguiendo con la mayor diferencia relativa se observó a las especies *Accipiter bicolor*, *Busarellus nigricollis*, *Geranoaetus melanoleucus* y *Buteogallus urubitinga*. Finalmente *Spizaetus ornatus* y *Falco peregrinus*, un Falconidae de peso relativo bajo, son las dos especies que presentan la mayor diferencia entre flexores y extensores en la pata.

Cuando se comparó el porcentaje de **músculos por articulación** (Tabla V.5; Fig. V.17) se encontró que la articulación fémur-tibiotarso siempre tuvo el menor porcentaje de masa muscular. La articulación tibiotarso-tarsometatarso tuvo un porcentaje menor que la articulación de los dedos, excepto en *Milvago chimango*.

Finalmente cuando se comparó **flexores y extensores por cada articulación** (Tabla V.6; Fig. V.18) se encontró que en todos los casos los flexores de los dedos presentaron el mayor porcentaje entre flexores, seguidos por los músculos de la articulación pelvis-fémur, tibiotarso-tarsometatarso y finalmente la de fémur- tibiotarso.

El extensor de los dedos frecuentemente presenta el menor porcentaje, excepto en *Falco peregrinus* donde el extensor del fémur-tibiotarso es levemente menor. Se destaca el valor relativamente bajo de *Buteo albicaudatus*, el alto valor de *Rupornis magnirostris* en el extensor de los dedos y el porcentaje llamativamente diferente de *Spizaetus ornatus* en los músculos flexores de la articulación tibiotarso-tarsometatarso (Tabla V.7).

## MORFOMETRÍA CLÁSICA

El promedio para cada especie de las mediciones obtenidas se encuentran en la Tabla VI.7.

En términos generales se apreció que la masa corporal es responsable de la segregación observada en las diferentes combinaciones evaluadas. A lo largo del CP1 las especies se ordenaron en un gradiente de masa en los tres huesos largos, esto es fémur (Fig. VI.19,35), tibiotarso (Fig. VI.20) y tarsometatarso (Fig. VI.21,22). En el caso de *Pandion haliaetus* se separa a lo largo del CP2.

El análisis de las falanges preungueales separó las dos familias, ya sea cuando se aplicó o no logaritmo en base 10 (Fig. VI.23); particularmente las medidas de las falanges fueron responsables de esta segregación que, a su vez, manifestó agrupamientos dentro de ambas familias. Esta segregación se evidenció cuando se

analizaron los índices (Fig. VI.30,36). No hubo diferencia entre utilizar los índices crudos o con logaritmos (e.g. Fig. VI.19,35). Cuando se evaluaron los valores crudos de los dedos, sin estandarización ni índices, se observó a las especies dispuestas de menor a mayor según su masa corporal a lo largo del CP1.

En el caso de los huesos largos, fémur, tibiotarso y tarsometatarso, evaluando todas las medidas crudas (Fig. VI.24), los dos primeros componentes presentaron casi el 100 por ciento de la variabilidad; evaluando solo los largos de estos huesos también se encontró un alto valor de los primeros componentes que fueron los que más aportaron a la variabilidad (Fig. VI.25). Los índices presentaron un valor relativamente más bajo de variabilidad en los primeros dos componentes pero, de todas maneras, con un porcentaje muy alto (91.54%, Tabla VI.8). La evaluación de los valores logaritmizados dieron agrupaciones similares, el valor total de los componentes fueron similares pero el CP1 tuvo un valor relativamente más bajo y el CP2 uno más alto (Tabla VI.8. Como se mencionó anteriormente, la disposición de las especies en el ACP estaban dadas por la masa corporal de las especies.

El análisis de las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso mostró especies aisladas, grupos conformados por pocas especies o agrupaciones de hasta ocho especies (Fig. VI.26,27).

Con un fémur (Fe) corto, tibiotarso (TBT) largo y tarsometatarso (TMT) corto se encuentra *Neophron percnopterus*, un buitre del Viejo Mundo. *Pandion haliaetus*, el águila pescadora, se caracterizó por tener el Fe y TMT cortos y el TBT largo. Con similares características pero con un TBT relativamente más corto se encontraron agrupados a *Rostrhamus sociabilis* y *Herpetotheres cachinnans*. *Ictinia plumbea* y *Polihierax semitorquatus* presentaron un Fe y un TMT aún más corto. *Elanus leucurus*, *Falco peregrinus* y *F. femoralis* presentaron Fe muy largo, TBT y TMT corto. *Geranoaetus melanoleucus*, *F. sparverius*, *Spizaeteryx circumcinctus*, *Circus cinereus* y las especies de los géneros *Buteo* y *Accipiter* mostraron un Fe largo, TBT corto y TMT largo. Un Fe corto, TBT y TMT largo caracterizó a *C. bufonni*, *Milvago chimachima*, *Rupornis magnirostris*, *Spizaetus ornatus*, *Geranoospiza caerulecens*, *Busarellus*

*nigricollis* y *Harpyhaliaetus coronatus*. Finalmente, los dos Polyborinos, *M. chimango* y *Caracara plancus*, *Buteogallus meridionalis* y *B. urubitinga* presentaron el Fe corto, TBT largo y el TMT más largo.

### **Análisis de índices aplicados a las medidas de los huesos**

El análisis de los índices de los huesos segregó a los accipítridos de los falcónidos principalmente por la relación entre algunas de sus falanges (Fig. VI.30,36; Tabla VI.8).

Los accipítridos, *Accipiter*, *Rostrhamus sociabilis* y *Geranospiza caerulecens* se encontraron bien periféricos respecto a los restantes integrantes de la familia en el ACP, aunque agrupados junto con éstos en el CP1. De los Falconidae, solo *Herpetotheres cachinnans* se encontró cercano a *Rostrhamus sociabilis* y *Geranospiza caerulecens*, tres especies que, dado sus hábitos alimenticios, se caracterizan por utilizar sus patas con un mayor grado de maniobrabilidad.

Se realizó un ACP (Fig. IV.30) solamente con aquellas tres variables que más aportaron en el ACP de los índices del fémur, tibiotarso, tarsometatarso y falanges. Estos fueron tres índices:

- MAD/MTrIII; esto es el ancho distal del TMT / ancho de la tróclea III
- Alm/L D-II, f-1; El alto medial, sobre el largo total de la falange 1 del dedo II.
- Alm/L D-IV, f-3; Alto medial sobre el largo de la falange IV.

Estos índices también se estandarizaron aplicando sobre ellos logaritmo en base 10 y se exploró con el ACP (Fig. VI.36). La discriminación en familias y especies fue similar aunque con una participación diferente de las variables estudiadas en tanto en este último caso el tarsometatarso no tuvo la misma influencia que en la Figura VI.30. Las variables que en este análisis tuvieron mayor influencia fueron únicamente pertenecientes a las falanges: el Alm/L de la falange 1 (dedo II), falange 2 (dedo III) y falanges 1 y 3 (dedo IV).

El CP 1 separó ambas familias y el CP 2 además, segregó las especies de *Accipiter* de los restantes integrantes de su familia. A su vez, y seguramente relacionado con la masa corporal, se segregaron los Falconinae y luego los Polyborinae dentro de los falcónidos. *Spizaapteryx circumcinctus* y *Polihierax semitorquatus* se ubicaron entre ambas subfamilias.

#### **Análisis de ACP osteológico y miológico conjunto (Fig. VI.29, 31, 32, 34, 37-39)**

El análisis de los valores logaritmizados de los músculos estudiados aquí resultó en la separación de los Falconidae y Accipitridae excepto *Rostrhamus sociabilis* que se alejó de los Accipitridae y se encontró más cercano a los Falconidae.

El ACP que evaluó los músculos del ASTF, dividido su masa corporal y a la vez logaritmizados, separó las dos familias Accipitridae y Falconidae y a su vez las dos subfamilias dentro de los Falconidae. Cabe aclarar que este análisis se basó en un número escaso de especies de Accipitridae, pero igualmente no hubo solapamiento. Cuando se analizaron los músculos sin la estandarización con el logaritmo en base 10, los resultados no evidenciaron esta segregación. El ACP de huesos y músculos en su conjunto no mostró una segregación de las especies.

#### **Análisis de ACP de los flexores y extensores**

Los valores de los dos componentes principales mostraron un porcentaje de varianza del 95.587, CP1 =90.579 y CP2 =5.008. Con el ACP (Fig. VI.40) de los **músculos agrupados por su principal acción** de flexión o extensión en relación a las especies y su hábito alimenticio principal (Tabla IV.2) se pueden hacer algunas generalizaciones. A nivel taxonómico de familia, los Falconidae mostraron tener siempre menor porcentaje de musculatura en cada articulación y Accipitridae mayor, excepto *Rosthramus socialibis*, consumidor de caracoles dulceacuícolas, donde su porcentaje era aún menor que el de los Falconidae. En relación a los hábitos alimenticios de estas rapaces analizadas, los consumidores de aves no presentaron semejanza en el porcentaje de **músculos por articulación**. Los tres avívoros estudiados mostraron valores siempre bajos (*Falco peregrinus*), valores siempre altos (*Spizaetus ornatus*) o valores

intermedios (*Accipiter bicolor*). Lo mismo ocurrió con los consumidores de insectos-mamíferos (*Falco sparverius* y *Rupornis magnirostris*); esta última especie mostró en algunos casos valores muy altos en casi todas las articulaciones. Los oportunistas pertenecientes al género *Milvago* mostraron valores semejantes en todas las articulaciones y *Caracara plancus* siempre estuvo relacionado aunque con un porcentaje un poco mayor. Los generalistas también se asociaron por la mayoría de las articulaciones, *Buteogallus meridionalis* y *Geranoaetus melanoleucus* siempre tuvieron valores similares, *Buteogallus urubitinga* presentó en la articulación TBT-TMT valores relativamente más altos y *Buteo albicaudatus* en muchos casos mostró un porcentaje de músculos muy bajos (por ejemplo en los extensores del TBT-TMT y TMT-dedos). La muestra limitada en diversidad de especies que se alimentan de caracoles (*Rostrhamus sociabilis*), peces (*Busarellus nigricollis*) y reptiles-anfibios (*Geranoospiza caerulecens*) no permite construir un patrón generalizado en cuanto al porcentaje de músculos en relación a su función y la articulación donde se encuentran. En cambio, puede concluirse que el consumidor de caracoles no presenta valores relativamente altos, el consumidor de peces mostró valores que van de intermedio a altos y el consumidor de reptiles-anfibios en todas las articulaciones tuvo un valor alto.

#### **Análisis estadístico de los flexores y extensores (test de Student)**

Comparando la media de las dos familias (Accipitridae y Falconidae) se observó que tanto flexores como extensores son significativamente diferentes (Tabla VI.9). Evaluando todos los músculos por cada articulación, es decir la suma de flexores y extensores, existió diferencia significativa en todas las articulaciones excepto en la del tibiotarso – tarsometatarso. Al analizar los flexores separadamente de los extensores en cada articulación se encontró que todas las articulaciones son significativamente diferentes excepto en el extensor de la articulación pelvis-fémur y en el flexor del fémur-tibiotarso y tibiotarso-tarsometatarso. En estos tres casos, no existe suficiente evidencia para sostener que las diferencias pudieran ser intraespecíficas.

## MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

### Pelvis en vista lateral

Se analizaron 87 individuos mediante 9 landmarks y 10 semilandmarks. Los tres primeros componentes explican el 67.33% (CP1= 40.69, CP2=18, CP3=8.65). La figura VI.41 muestra el individuo consenso.

El **Componente Principal 1** muestra en los valores **positivos** un *ala postacetabularis ilii* relativamente más elongada, con un contorno más recto del borde posterior del *ala ischii* y el *ala postacetabularis ilii* (Fig. VI.42).

Los valores **negativos** corresponden a pelvis con el *ala postacetabularis ilii* levemente más acortada y un contorno más circular del borde posterior del *ala ischii* y el *ala postacetabularis ilii* (Fig. VI.42).

El **Componente Principal 2** muestra una pelvis en los valores **positivos** con la porción de la *extremitas cranialis synsacri* más anterior que la *cresta iliaca lateralis y dorsalis*, un ángulo relativamente pequeño (67,39° el valor más extremo) entre la porción más posterior que contacta con el pubis del *foramen obturatorium*, el *antitrochanter* y el *tuberculum preacetabulare* y un borde posterior del *ala ischii* y el *ala postacetabularis ilii* levemente convexo (Fig. VI.42).

Los valores **negativos** muestran una pelvis con la porción de la *extremitas cranialis synsacri* mas posterior que la *cresta iliaca lateralis y dorsalis*, un ángulo relativamente grande (87,36° el valor más extremo) entre los puntos anteriormente descritos y un borde posterior con una hendidura entre el límite de las alas *ischii* y *postacetabularis ilii* (Fig. V.42).

Aunque parcialmente, se evidencia una segregación de las familias de manera tal que en el cuadrante I y IV se ubican los representantes de los Falconidae y en los cuadrantes II y III de los Accipitridae (Figura VI.43). Dentro de Falconidae hay un predominio de especies del género *Milvago* en el componente I y de *Falco* en el IV. En

el caso de los Accipitridae, las especies de *Buteo* se ubican principalmente en el cuadrante II y *Accipiter* y *Rupornis* en el III.

En el cuadrante I (+,+) encontramos a los géneros *Milvago*, *Herpetotheres*, *Ictinia plumbea*, *Elanus leucurus* y el águila pescadora, *Pandion haliaetus*.

En el cuadrante II (-,+) encontramos a los género *Buteo*, *Buteogallus*, *Busarellus*, *Geranoaetus*, *Harpyhaliaetus* y *Parabuteo*.

En el cuadrante III (-,-) se agrupan el género *Accipiter* y especies como *Circus cinereus*, *Geranoaetus melanoleucus*, *Falco sparverius* y *Rupornis magnirostris*.

Finalmente, en el cuadrante IV (+,-) encontramos a los Falconidae como *Falco* (*F. sparverius*, *F. femoralis*, *F. peregrinus*, *F. columbarius*), *Herpetotheres*, *Polihierax semitorquatus*, *Spizapteryx circumcinctus*, *Caracara plancus*, un individuo de *Milvago chimachima* y algunos Accipitridae como *Buteo polyosoma*, *Circus buffoni* e *Ictinia plumbea*.

### **Pelvis en vista dorsal**

En este caso los individuos analizados fueron 82, con 13 landmarks. El porcentaje de varianza explicada por los tres primeros componentes fue de 65.54%, un valor también bajo (CP1=37.62, CP2=15.77 y CP3=12.15). La figura IV.44 muestra el individuo consenso.

El **CP1** en sus valores **positivos** mostró que las dos *cristas iliacas dorsalis* se encontraron bien cercanas entre sí en el punto de máxima curvatura. El extremo más anterior y lateral de la *crista iliaca dorsalis* estuvo más anterior que el punto más anterior del *synsacrum*. El extremo más lateral del *ala ischii* se encontró más lateral que el *antitrochanter* (Fig. VI.46).

En los valores **negativos** muestra una pelvis con las dos *cristas iliacas dorsalis* alejadas entre sí en el punto de máxima curvatura. El extremo más anterior y lateral de la *crista iliaca dorsalis* se encuentra aproximadamente a la misma línea que el punto medio y anterior del *synsacrum* y el extremo más lateral del *ala ischii* se encuentra casi a la misma línea que el *antitrochanter* (Fig. VI.46).

El **Componente Principal 2** nuclea en sus valores **positivos** una pelvis con las *cristas iliacas dorsalis* bien alejadas entre sí en el punto de máxima curvatura que se manifiesta bien anteriormente. El punto más lateral del *ala ischii* se ubica más lateral que el *antitrochanter* y el punto más posterior de la *spina dorsolateralis ilii* está ubicado en la misma línea que el punto medio y más posterior del *synsacrum*. Los dos landmarks anteriores (el 1 y 11), ubicados en el *ala preacetabularis ilii*, están muy alejados entre sí (Fig. VI.46).

En sus valores **negativos** la pelvis muestra las dos *cristas iliacas dorsalis* bien cercanas entre sí en el punto de máxima curvatura y esta máxima curvatura ocurre muy caudalmente. El punto más lateral del *ala ischii* se ubica en la misma línea que el *antitrochanter*. El punto más posterior de la *spina dorsolateralis ilii* está ubicado más posterior que el punto medio y más posterior del *synsacrum*. Los dos landmarks anteriores, ubicados en el *ala preacetabularis ilii* están muy cercanos entre sí (Fig. VI.46).

Nuevamente se encontró una segregación entre las dos familias y además una separación entre distintos géneros. Los Falconidae se encuentran principalmente en el cuadrante III, con especies como *Spizapteryx circumcinctus*, *Herpetotheres cachinnans* y *Caracara plancus* sobre el cuadrante IV. Dentro de los Falconidae, *Falco* se separa de *Milvago* y las especies con pocos individuos como *C. plancus*, *Herpetotheres cachinnans* y *Spizapteryx circumcinctus* son los más alejados de la familia. *Polihierax semitorquatus* se encuentra junto con los *Falco*.

Los Accipitridae se encuentran en su mayoría sobre el CP1 en los valores positivos, tanto en el cuadrante I como IV. Sobre el III encontramos a *Elanus leucurus*, *Ictinia plumbea*, este último bien separado del resto de Accipitridae; en una posición entre medio de este género y el resto de los Accipitridae se ubican los *Accipiter*. Dentro de esa familia no se evidencia ninguna otra segregación (Fig. VI.45).

Finalmente, *Pandion haliaetus* se encuentra sobre el cuadrante III, más cercano a los Falconidae (Fig. VI.45).

## ANÁLISIS BIOMECÁNICO

### Análisis de Área de sección transversal (ASFT)

En las cuatro especies analizadas, el dedo I siempre presentó el mayor valor de ASFT y el dedo IV el menor (Fig. VI.48, Tabla. VI.11). Si bien la diferencia es baja, el dedo II presenta menor valor que el III, excepto en *Accipiter bicolor* (Fig. VI.48, Tabla. VI.11). En la Figura VI.48 también se puede observar que los Accipitridae presentan un valor relativamente mayor que los Falconidae en todos los dedos, con excepción del dedo I en *Caracara plancus*.

### Análisis de Índice de velocidad

Con respecto al tarsometatarso, los Accipitrinae y *Herpetotheres cachinnans* presentan los valores más altos de índice de velocidad entre las rapaces estudiadas, mientras que *Caracara plancus* y *Milvago chimango* muestran valores altos entre los Falconidae, reflejando un compromiso del tarsometatarso con la velocidad (evidenciada por la longitud de este hueso). *Pandion haliaetus* y *Falco peregrinus* tienen tarsometatarsos cortos y comprometidos con la fuerza. En los dos últimos casos, esta configuración podría reflejar el compromiso de este diseño en la cacería: tanto *Pandion* como *Falco* abaten a sus presas mediante fuertes golpes con los talones. Los dedos I y III presentan los índices de velocidad más altos, indicando un mayor compromiso con la velocidad; salvo en dos casos, *Polihierax semitorquatus*, con un valor del dedo I semejante al del dedo II y *Buteo polyosoma*, con el dedo II con un índice apenas mayor que el I (Tabla VI.12). Por el contrario, los dedos II y IV muestran índices más bajos, indicando un mayor compromiso con la fuerza. En otras palabras, los dedos I y III serían más rápidos, mientras que los dedos II y IV serían más fuertes. Este modelo biomecánico teórico estaría indicando que el dedo I y III actúan primero sobre la presa, mientras que posteriormente los dedos II y IV accionan con más fuerza garantizando la sujeción de la presa. En cambio, los Polyborinae (*Caracara* y *Spizapteryx*) y algunos Buteoninae (e.g., *Buteo polyosoma*, *Buteogallus* y *Geranoaetus*) tienen los valores más bajos de índice de velocidad para el dedo I (Tabla VI.12). Esto

indica que el dedo I está más comprometido con la fuerza que con la velocidad. Sin embargo, la mayoría de los Buteoninae muestran valores altos para el dedo IV. Por su parte, los Accipitrinae presentan los dedos I más comprometidos con la velocidad (Iv altos).

*Geranospiza* y Falconidae (Falconinae y Polyborinae) muestran los índices más altos para el dedo II, mientras que los Buteoninae en general muestran índices más bajos (Tabla VI.12), indicando mayor compromiso con la fuerza. Esta configuración estaría reflejando el compromiso con la sujeción de presas mayores (especialmente cuando se comparan las masas corporales de estos depredadores).

El dedo III presenta la variabilidad menor en cuanto al valor del índice de velocidad entre las especies. Prácticamente todos los índices son superiores a 4 y menores a 6 (ca. 5,5). Esto podría indicar que en todas las rapaces el dedo III tiene un compromiso con el rápido involucramiento de las presas. Solo *Pandion* y *Busarellus* presentan índices bajos, lo cual puede estar relacionado al tipo de presa que consumen, peces.

Con respecto al dedo IV, en general, obtiene los índices más bajos (Tabla VI.12). Los Buteoninae presentan valores bajos de índice de velocidad para el dedo IV, reflejando un compromiso con la fuerza. Lo mismo sucede en *Herpetotheres* y *Pandion*. Falconidae (Falconinae y Polyborinae) muestran valores levemente más altos de índice de velocidad para este dedo.

En relación a los hábitos y el índice de velocidad se observó que aquellas rapaces **consumidoras de peces** (*Pandion haliaetus* y *Busarellus nigricollis*) reflejan un compromiso con la fuerza; aquellas **consumidoras de aves** mostraron dos patrones, uno dado por el género *Falco* y otro por *Accipiter*. Ambos reflejan un compromiso con la velocidad pero *Accipiter* presentó valores que muestran un índice aún mayor que *Falco*. Las **consumidoras de insectos-mamíferos** mostraron un índice de velocidad alto en el dedo I que fue decreciendo en los dedos II y III y el dedo IV mostrar un compromiso con la fuerza. La rapaz **consumidora de caracoles** (*Rosthramus sociabilis*) presentó valores en sus dedos y TMT que siempre fueron intermedios, sin mostrar un compromiso marcado con la velocidad o la fuerza, lo mismo ocurrió con **las oportunistas** (Polyborinae). Las **generalistas** abarcaron todo el rango de índices, no hubo un mayor predominio de fuerza o velocidad (Fig. VI.12).

## MANOVA Y ANALISIS DISCIMINANTE

### MANOVA de las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso

La Tabla VI.16 de análisis de contrastes multivariados compara las variables (proporciones de fémur, tibiotarso y tarsometatarso) según su hábito alimenticio y sistemática, con el fin de saber si existen diferencias entre ellas y cuál de los factores influye en mayor o menor grado. Pudo observarse que los dos factores y la interacción entre ambos influyen en las variables, aunque el hábito fue el factor más influyente.

Se encontraron diferencias en cuanto a los tres huesos largos tanto en familia como en el hábito, lo mismo ocurrió con la interacción; excepto el fémur que no mostró diferencias en la interacción familia/hábito (Tabla VI.17).

Finalmente se comparó qué variables diferían entre sí en los distintos hábitos, siempre comparando con el hábito generalista (Tabla VI.18). Los resultados se resumieron en la Tabla VI.19. Las proporciones de los huesos cuando se comparan los hábitos entre sí mostraron que las rapaces con hábitos generalistas no muestran diferencias con aquellos que se alimentan de aves, peces y reptiles-anfibios en ninguno de sus huesos. Con respecto al Fe, se manifestaron diferencias entre aquellos que comen caracoles y mamíferos, siendo más corto que en los generalistas. Las mayores diferencias se encontraron con el largo del TBT, difiriendo con los que se alimentan de insectos-mamíferos, los oportunistas, los carroñeros y los insectívoros, mostrando un TBT más largo en todos mientras que el de los generalistas es más corto. Finalmente, el TMT solo difirió significativamente en taxones que se alimentan de mamíferos, donde fue más largo que en los generalistas.

Por último, la Tabla VI.20 muestra que no existieron diferencias significativas entre las variables dependientes en Falconidae vs. Accipitridae y lo mismo ocurrió con el Fémur de Accipitridae vs. Pandionidae. En cambio, se identificaron diferencias entre el TBT y TMT de estas dos últimas familias.

### **MANOVA de los índices de velocidad**

Se realizaron los análisis de los supuestos de normalidad por medio de la Prueba de Kolmogorof-Smirnov (Tabla VI.21) y homogeneidad, prueba de Levene (Tabla VI.23) entre las variables dependientes, los índices de velocidad del TMT y dedos. Todos los valores muestran normalidad y homogeneidad de varianzas, excepto en el caso del TMT que mostró una distribución normal pero no homogeneidad de varianza. El test de Box mostró que había homogeneidad entre todas las variables (Tabla VI.22).

El resultado del MANOVA sugiere que tanto el Hábito como la Familia son significativos en los valores de índice de velocidad de las distintas especies.

El tipo de hábito tiene un efecto importante sobre las variables analizadas tal como lo indican los test de Traza de Pillai, Lambda de Wilks y Hotelling, mientras que el test Raíz Mayor de Roy muestra que el factor más importante es el taxonómico (Tabla VI.24). Comparados ambos factores, el tipo de hábito fue el que arrojó índices mayores. La interacción de estos dos factores también tuvo un efecto significativo.

La Tabla de MANOVA (Tabla VI.25) muestra que todas las variables dependientes (índice de velocidad del TMT y de los dedos) son significativamente diferentes en relación al factor Hábito. Con respecto al factor Familia, solo el TMT y el dedo II son significativamente diferentes. Con respecto a la interacción Familia y Hábito, las variables que son distintas son el dedo II, III y, nuevamente, el tarsometatarso.

Finalmente se contrastaron los distintos hábitos contra el hábito trófico generalista. En líneas generales, los índices de velocidad de aquellos que se alimentan de insectos-mamíferos y reptiles-anfibios no mostraron diferencias en ningún caso (TMT y dedos I-IV, Tabla VI.26,27). El índice de velocidad de las rapaces oportunistas y de aquellas que se alimentan de caracoles mostró diferencias significativas solo en el TMT (Tabla VI.26,27). Los avívoros y piscívoros mostraron diferencias significativas con los generalistas en todas sus variables excepto en una variable cada uno, el TMT y el dedo I respectivamente (Tabla VI.26,27).

### **Análisis discriminante**

En relación al análisis discriminante con los caracteres osteológicos, las categorías de hábito alimenticio asignadas se mantuvieron en el gráfico (Fig. VI.50), con excepción de los consumidores de reptiles y anfibios. Todos los grupos se mantuvieron separados entre sí excepto en el caso de los generalistas, consumidores de insectos-mamíferos y consumidores de reptiles y anfibios los cuales se superponen.

Las proporciones de los huesos largos fueron las que más aportaron a la segregación en las dos variables (Tabla VI.28,29).

En el caso del análisis de la musculatura, las agrupaciones previas también se mantuvieron y hubo una discriminación clara entre todos los grupos, a diferencia de lo que ocurrió en el caso de los caracteres óseos, excepto en los consumidores de peces (Fig. VI.51,).

En la raíz 1 y 2 las variables que aportaron más en la segregación fueron la musculatura extensora del fémur-TBT, la flexora del TBT-TMT y la extensora del TBT-TMT (Tabla VI.30,31).

### **ANÁLISIS DE CONTRASTES INDEPENDIENTES**

Se analizaron los 21 caracteres pertenecientes a las proporciones de los huesos largos (tres caracteres), los índices de aquellas falanges que permitieron la segregación de grupos (cinco caracteres), los índices de velocidad del tarsometatarso y los dedos (cinco caracteres) y los músculos agrupados en su acción principal por articulación (ocho caracteres).

Se realizó primero una matriz de correlación de estas variables. Se hallaron 87 correlaciones estadísticamente significativas (Tabla VI.32.33). La mayoría de las correlaciones se vieron en los caracteres de misma naturaleza (los músculos entre sí, las proporciones entre sí, los índices de velocidad entre sí y algunos índices de falanges entre sí). Luego hubo correlación entre caracteres relacionados al hueso (proporciones

con índice de velocidad por ejemplo) pero hubo muy pocas correlaciones entre los huesos y los músculos, con excepción principalmente en los índices de las falanges. Por ejemplo el índice DIV- Fg 3 mostró una correlación con todos los caracteres musculares excepto con Pelvis-fémur - ex- y Tibiotarso-tarsometatarso – fx.

Luego de remover la influencia filogenética a través de los análisis de contrastes independientes, solo 41 pares de caracteres (Tabla VI.32,33) presentaron un valor de R alto y un valor de  $p < 0.05$ . Pero estas correlaciones estaban muy asociadas entre sí. Por ejemplo las mayores correlaciones que persistieron estaban dadas entre los caracteres miológicos. En caso que la naturaleza de la variable fuera diferente (e.g. índice de velocidad de un dedo e índice de una falange) compartían el hueso.

**CAPÍTULO VII.  
DISCUSIÓN**

## MIOLOGÍA EN LAS RAPACES DIURNAS

### Análisis descriptivo de la musculatura

En líneas generales la anatomía muscular de las especies aquí estudiadas fue similar a la descrita previamente por otros autores (Hudson 1937, 1948, Jollie 1976, 1977a,b,c, Berger 1956). Dentro de las rapaces diurnas, existen numerosas diferencias miológicas que permiten distinguir taxonómicamente a ambas familias, Accipitridae y Falconidae (Hudson 1937, George y Berger 1956) que pudieron ser corroboradas en los especímenes aquí analizados excepto en el caso de los Polyborinae, (ver más adelante). Estas diferencias están asociadas a la presencia o ausencia de ciertos músculos o algunas de sus porciones, a la cantidad de vientres de origen, el mayor o menor desarrollo del músculo en cuanto a la extensión y masa muscular. En cambio, no se encontró ninguna asociación de determinados caracteres miológicos con el hábito alimenticio y su técnica de caza. Esto podría asociarse al carácter más conservativo de los rasgos miológicos como puntualiza Borden (1999).

Según Zinoviev (2012), las rapaces, a diferencia de otros grupos comparten un debilitamiento y pérdida de algunos músculos. Por ejemplo, la desaparición de la porción postacetabular del *m. iliotibialis lateralis* (IL), del *m. flexor cruris lateralis cum pars accesoria*, del *m. iliofemoralis*, del *vinculum tendineum flexorum* o el debilitamiento del *m. gastrocnemius*, esto se puede observar en muchos órdenes y familias de aves arbóreas muestran tendencias hacia la reducción y debilitamiento de los retractores femorales (Zinoviev 2012). Como se verá más adelante, esto se ve reflejado en las especies aquí diseccionadas. La pérdida de la porción postacetabular de IL está confinada a aves arbóreas posiblemente relacionado al declinamiento en su locomoción terrestre. En este tipo de locomoción se necesita de una retracción poderosa de la pata. En las especies terrestres extremas y cursoriales (Ratites) esta *pars* está presente (Volkov 2003). Otra característica en las rapaces es el **fortalecimiento de músculos** flexores profundos, es decir los *mm. flexor hallucis longus* y *flexor digitorum longus* (Sustaita 2008), o el incremento de la masa del *m. tibialis cranialis* (TC), que permite activar el sistema dual que permite la flexión de los dedos como un modo alternativo por la flexión de este músculo (Ward et al. 2002)

correlacionado con las actividades de sostener a las presas cercanas al cuerpo (Goslow 1967). En las especies aquí diseccionadas estos músculos presentaron un gran desarrollo, evidenciado por los altos valores relativos de la masa, en comparación con otros músculos (Tabla VI.2). El tendón del *m. flexor perforatus digiti II* (FPDII) no está perforado por los flexores profundos (Hudson, 1937, 1948). El *m. flexor perforatus digiti III* (FPDIII) presenta dos cabezas tanto en el género *Falco* como en los Accipitridae (Hudson 1937, 1948). Los FPDII, FPDIII FPDIV se insertan en la cara plantar de la base de la falange proximal mientras que los FPPDII y FPPDIII no se encuentran insertos sobre la falange sino que terminan formando la *vagina fibrosa*, cubriendo a los músculos flexores profundos e insertándose a lo largo de toda la falange (Zinoviev 2012). El tendón del *m. flexor hallucis brevis* no está perforado por los flexores profundos (Hudson 1937, 1948).

Las características que diferencian a ambas familias son, entre otras, la **ausencia** de tendones osificados en los *mm. flexor hallucis longus* (FHL) y *digitorum longus* (FDL) en Accipitridae, presentes en los Falconidae (Hudson 1937, 1948, George y Berger 1966, Harcourt-Brown 2001). Estas diferencias fueron corroboradas en todas las especies estudiadas en esta tesis. Este rasgo estaría relacionado con la diferencia en el modo de obtener las presas en las dos familias. La manera de matar la presa en las águilas es por perforación o estrangulamiento a la víctima mientras que *Falco* tiene que soportar cargas repentinas cuando toman a la presa en el aire (Zinoviev 2012). En *Falco*, la cabeza medial del FHL está osificada (Berger 1956, Harcourt-Brown 2001). Hudson destaca la **topografía del tendón** de inserción del *m. ambiens* (A) describiéndolo como medial (en *Polihierax semitorquatus*, Berger 1956) o lateral (*Falco*, Hudson 1937, 1948) al tendón de inserción del *m. iliofibularis* (IF). En las especies diseccionadas en esta tesis se halló una tercera posibilidad; que los tendones se encuentren distanciados entre sí, como se encontró en los Polyborinos, *Milvago chimango* y *Caracara plancus* (Fig. VI.14.E). Algunas especies de Accipitridae como *Rupornis magnirostris*, *Geranoaetus melanoleucus*, *Rostrhamus sociabilis* y *Buteogallus urubitinga*, mostraron una disposición semejante a la del Falconidae *Polihierax semitorquatus*, mientras que en *Milvago chimachima* la disposición de estos dos tendones coincidió con la del género *Falco*. El *m. flexor cruris medialis* (FCM) está compuesto por dos vientres, compartiendo el origen y la inserción en *Falco* (Hudson 1937, 1948) mientras que en

*Milvago chimango* el vientre es uno, con una hendidura a modo de bolsillo, al igual que en los Accipitridae. El ***m. caudofemoralis*** (CF) mostró diferencias a nivel del origen y ancho del músculo en las diferentes especies. Hudson (1937, 1948) describe para el ***m. tibialis cranialis*** (TC) de *Falco* y Accipitridae la presencia de tendones de inserción accesorios, pero esto no fue hallado en ninguna de las especies diseccionadas en esta tesis. Con respecto al ***m. fibularis longus*** (FL) estudios previos han señalado su menor desarrollo tanto en Falconidae como Accipitridae (Hudson 1948, Berlin 1963). Sin embargo en esta tesis se encontró que en *Caracara plancus*, (especie que frecuentemente camina en tierra a diferencia de la mayoría de los Falconidae y los Accipitridae) tiene este músculo muy desarrollado (Tabla VI.2) a diferencia de las demás rapaces diurnas. Esta condición está relacionada con la locomoción terrestre, como se puede observar en otras aves: en los Psittaciformes la especie (*Strigops habroptilus*, kakapo) es no voladora y presenta este músculo bien desarrollado (Mitchell 1913) mientras en otros representantes del orden (voladores y de pobre locomoción en tierra) el músculo está menos desarrollado (Berman 1984, Carril et al. 2014). Este patrón de desarrollo diferencial asociado a la presencia o no de locomoción en tierra también se encontró entre especies de Cuculidae (Berger 1960). El ***m. gastrocnemius*** (G) presentó una *pars medialis* constante en su modo de origen mientras que el origen de las otras dos *pars* fue variable. El ***m. fibularis brevis*** usualmente está más desarrollado en aves arbóreas que necesitan una articulación intertarsal bastante móvil capaz de resistir fuerzas de desarticulación (Zinoviev 2012). Ese mayor desarrollo está asociado a una cabeza tibial extra. Existe una relación entre el fortalecimiento de este músculo y el debilitamiento del ***m. fibularis longus*** (Mitchell 1913) pero este no fue el caso de las rapaces, donde la relación de masa entre estos dos músculos fue similar en todas las especies, con solo algunas excepciones como *Caracara plancus* que mostró una masa mayor en el ***m. fibularis longus*** y una muy baja en el ***m. fibularis brevis***. El ***m. plantaris*** (PI) solo se encontró presente en Falconiformes y está bien desarrollado, a diferencia de otras especies no rapaces donde es rudimentario (Hudson 1937, 1948). Goslow (1967) afirma que la función del músculo es la de extender el tarsometatarso mientras que muchos autores consideran que su función es incierta (Zinoviev 2012). El **FDL** se observa extensivamente desde la vista posterior del tibiotarso en los Accipitridae, pero no en los Falconidae, donde el

músculo es más angosto y comparte la superficie posterior del tibiotarso con el *m. plantaris* (Hudson 1937, 1948). El *m. flexor perforatus digiti IV* (FPDIV) presenta una sola cabeza en *Falco*, y dos en Accipitridae (Hudson 1937, 1948). El origen del *m. flexor perforans et perforatus digiti III* (FPPDIII) no está conectado con la fíbula en Accipitridae como en *Falco* (Hudson 1937, 1948). El *m. extensor propius digiti III* (EPDIII) es vestigial en el género *Falco* mientras que está bien desarrollado en Accipitridae (Hudson 1937, 1948). El *m. abductor digiti II* (AbDII) es muy largo en Accipitridae en casi toda la extensión del tarsometatarso, mientras que en *Falco* es más corto.

### **El *m. flexor cruris lateralis***

Autores como Hudson (1948) establecieron que el *m. flexor cruris lateralis* tanto en Accipitridae como Falconidae estaba ausente. Sin embargo, este músculo estuvo presente en tres especies de la subfamilia Polyborinae: *Caracara plancus*, *Milvago chimango* y *Milvago chimachima*. Estas especies se caracterizan por presentar un hábito más **terrestre** que el resto de las rapaces, pasando mucho tiempo en el suelo, demostrado por el sinnúmero de actividades descritas en la bibliografía. *Caracara plancus* que camina como una gallina (GRIN 2014), moviendo ramas y heces de vaca y hasta arañando el suelo (Ferguson-Lees y Christie 2001); *Milvago chimachima* a veces camina en el suelo (White et al. 2004) y *Milvago chimango* salta y corre tras la presa, usa sus garras para extraer invertebrados del sustrato (Ferguson-Lees y Christie 2001). Por lo tanto y en general, pueden ser considerados como terrestres mientras que los Falconinae pasan la mayor parte del tiempo en el aire y perchando a cierta altura del suelo (Ferguson-Lees y Christie 2001).

El *m. flexor cruris lateralis* es un músculo que se encuentra frecuentemente en las aves (e.g., *Cathartes*, *Colaptes*, *Larus*, etc.). Puede presentar una *pars accesoria*, además de la *pars pelvica*, que se inserta en el fémur (Hudson 1937). Esta *pars* o vientre accesorio se encuentra principalmente en especies terrestres mientras que está ausente en formas nadadores, sugiriendo que este músculo también pueda tener un rol importante en la postura en tierra (Cracraft 1971). Junto con el *m. pubo-ischio-femoralis*, es el principal responsable en retraer el fémur (Raikow 1985), también

extender la cintura pélvica y flexionar la articulación fémur-tibiotarso (Verstappen et al. 1998) durante la fase de apoyo (cuando el miembro contacta el suelo) durante la locomoción terrestre; también previene la hiperextensión (Gatesy, 1999).

Hudson (1937, 1948), quien diseccionó varios ejemplares de los géneros de la subfamilia Falconinae pero no de Polyborinae, concluyó que ambas *pars* del MFCL están bien desarrolladas en *Sagittarius* y Cathartidae pero ausentes en Falconidae, Accipitridae y Pandionidae. George y Berger (1966) y Jollie (1976 1977a,b,c), estudiando una variedad más amplia de especies, llegaron a las mismas conclusiones. Garrod (1873) diseccionó especímenes de *Caracara plancus* y no hizo mención de este músculo. Berger (1956) describió la musculatura de *Polihierax semitorquatus* y concluyó que el FCL se encontraba ausente mientras que el FCM estaba presente y compuesto de dos partes independientes con áreas adyacentes de origen. Este diseño es coincidente con el de otras especies (George y Berger 1966, Jollie 1976 1977a,b,c).

En el amplio abanico de las aves esta situación, es decir, la variación intrafamiliar en el desarrollo del MFCL, también se da en los Passeriformes Tyrannidae. Mckitric (1986) mostró que en los tiránidos, este músculo variaba desde robusto con una gran *pars accesoria* hasta altamente reducido, solo con la *pars pelvica* presente. Si bien dos familias muy distantes entre sí, Falconidae y Tyrannidae, la forma y composición del músculo en ambos taxones indica su correlación con hábitos que se desarrollan tanto en tierra como en el aire. Mckitric (1986) argumenta en favor a la relación entre forma y comportamiento sustentado en la disección de especies adicionales que también tienen comportamientos extremos (e.g., *Agriornis livida*, *Attila spadiceus*, *Muscisaxicola flavinucha*, *Hirundinea ferruginea*, *Contopus virens*). Esta variación la verificamos en las actualmente polifiléticas “aves de presa”. El músculo está presente en Sagittaridae y Cathartidae, dos grupos con estrecha relación con el suelo pero está ausente en Pandionidae, Strigiformes y Falconinae, todas aves de presa que sólo tienen contacto con el suelo para obtener sus presas. La presencia del MFCL en *Milvago* y *Caracara* puede estar relacionada a la locomoción predominante terrestre que caracteriza a estas aves. Este músculo también se encuentra bien desarrollado en aves basales como las paleognatas y galliformes (George y Berger 1966), caracterizadas por tener una locomoción exclusiva o predominante terrestre. Esta tendencia también fue encontrada por Zinoviev (2012) en aves de hábitos arborícolas, quien además

concluye que otros músculos pueden estar ausentes como el *m. iliotibialis lateralis* y el *m. iliofemoralis*.

Las diferencias en la arquitectura de los músculos son excelentes predictoras sobre la generación de fuerzas y el área de sección fisiológica transversal es el único parámetro arquitectónico que es directamente proporcional a la tensión tetánica máxima que un músculo genera (Lieber y Fridén 2000). El resultado del ASFT obtenido en el MFCL muestra que todas las especies de los Polyborinae diseccionados tienen la capacidad de ejercer la misma fuerza. Smith et al. (2006), a su vez, evaluaron el índice arquitectónico (IA=largo del fascículo/largo del músculo) en el avestruz, encontrando los valores más altos en los músculos con fibras paralelas al eje mayor del músculo, como sucede en el FCL. Estos autores encontraron bajas capacidades de fuerza de producción para el FCL, esta situación debería ser similar en estas especies de rapaces ya que las fibras también son paralelas. Cracraft (1971) describió un arreglo similar de fibras para este músculo en la paloma *Columba livia*.

### **Músculos en relación a su función principal**

Con respecto a la masa muscular agrupada según su **función y articulación**, se concluyó que, en líneas generales, los Falconidae tuvieron una menor masa muscular en todas las articulaciones que los Accipitridae (Tabla. VI.4-6, Fig. VI.16-18). Entre los Falconidae, *Caracara plancus* fue el que tuvo una mayor masa en total en cada articulación y en cada función (flexión y extensión). De los Accipitridae, *Rostrhamus sociabilis* tuvo la menor cantidad de masa muscular, incluso más baja que los Falconidae. El escaso desarrollo de la masa muscular de sus miembros posteriores podría estar asociado a su hábito alimenticio basado en moluscos gasterópodos (malacófago, Thriollay 1994) los cuales son presas que no se oponen ante el depredador ni requieren ser perseguidas.

Casi no hay trabajos en los que se analicen la masa muscular considerando la función principal y la articulación a la que pertenecen, por lo cual no es posible realizar comparaciones exhaustivas. Hutchinson (2004) encontró que las ratites corredoras (avestruz, emú) la masa de músculos extensores del miembro pélvico predominaba respecto a la masa extensora de otras aves terrestres, como los inambúes y

Galliformes como *Gallus* y *Meleagris*. En ambos casos la masa flexora tuvo menor representación con respecto a la extensora. Dentro de las paleognathas (tinámidos + ratites), la especialización en un hábito locomotor como la carrera parece estar relacionado con un aumento de la proporción de la masa extensora del miembro pélvico. Con respecto a las Neognathas hay poca información disponible, una de ellas es la recién nombrada para *Gallus* y *Meleagris*, Hutchinson (2004) y recientemente el trabajo en *Myopssita monachus* (Carril et al. 2014). En *Gallus* y *Meleagris* la masa extensora de todas las articulaciones predominó sobre la flexora (Hutchinson 2004), la proporción de músculos extensores con respecto a la masa corporal variaron entre un 1,6% y un 3,7% según la articulación (Hutchinson 2004). Carril et al. (2014) encontraron los músculos flexores predominaron en las articulaciones de la rodilla (F-TBT) y los dedos de la cotorra común *Myopssita monachus*. *Gallus* y *Meleagris*, aunque no corredoras como las Paleognathas, tienen una predominante locomoción en la tierra y esta mayor proporción de extensores puede ser reflejo de este estilo de locomoción. En los miembros pélvicos de *M. monachus*, donde la prensión ya sea para perchar o para manipular alimento es una actividad predominante, se manifestó un gran desarrollo de los flexores estaría asociado con estas actividades (Carril et al. 2014).

En el caso de las rapaces aquí estudiadas se apreció que los extensores predominaron en todas las articulaciones salvo la de los dedos. Este predominio de flexores estaría relacionado con el papel que cumple el movimiento de los dedos para la obtención del animal.

Este tipo de información (porcentaje de flexores vs. extensores) parece brindar una información apropiada en cuanto al tipo de actividad que desarrolla el miembro pélvico. Sin embargo se necesitan analizar mayor cantidad de especies con diferentes comportamientos y usos del miembro pélvico para efectuar generalizaciones más robustas.

## PELVIS

Los estudios morfológicos de la pelvis han sido útiles para distinguir este hueso taxonómicamente, mientras que no se realizaron agrupaciones en relación al hábito alimenticio. Hasta el momento ninguna investigación permitió asociar determinado hábito trófico con alguna morfología de la pelvis (e.g. Jollie 1976, 1977a,b,c; Rocha Brito 2008). Los rasgos de la vista dorsal de la pelvis separaron ambas familias con más efectividad que los de la vista lateral. Asimismo, los rasgos de la vista dorsal fueron efectivos para distinguir los géneros.

Algunas diferencias notorias entre ambas familias fueron, por ejemplo, en la porción postacetabular, en el sector más lateral del *ala postacetabularis illi* (Fig. IV.1 landmarks 7) que se encuentra más medial o en la misma línea que el *antitrochanter* (Fig. IV.1 landmarks 6) en los Falconidae, mientras que se ubica más lateral en los Accipitridae. La región postacetabular en general puede ser relativamente corta en Accipitridae o larga en Falconidae. Estos rasgos morfométricos coinciden con aquellas descripciones cualitativas (Jollie 1976, 1977a,b,c) en las cuales las pelvis de Accipitridae y Falconidae se distinguen por su borde caudal: en Falconidae éste es más recto, mientras en Accipitridae es más curvo y puntiagudo en su extremo. Este rasgo no ha sido descrito en estudios previos como los de Pycraft (1902) o Jollie (1976, 1977a,b,c).

En cuanto a la distinción de los géneros, en vista dorsal, la posición de las *cristas iliacas dorsalis* fue uno de los caracteres más discriminante. *Polihierax semitorquatus* y *Pandion haliaetus* se segregaron cercanos al género *Falco* mientras que *Spizapteryx circumcinctus* estaba relativamente más alejado (Fig. IV.27). En el análisis en vista lateral ocurrió lo inverso y *S. circumcinctus* mostró mayores semejanzas con los *Falco* que con *P. semitorquatus* (Fig. IV.29).

Jollie (1976 1977a,b,c) concluye que la forma de la pelvis estaría correlacionada en algunos casos con modificaciones adaptativas, asociadas a la locomoción. Aquellas formas que son más terrestres tendrían una pelvis relativamente más angosta de contorno rectilíneo, careciendo de curvas fuertes. Esto se condice con nuestro análisis de la pelvis en vista dorsal (Fig. IV.7) si se compara, por ejemplo, a los *Milvago* con *Geranoaetus melanoleucus* o con *Buteogallus urubitinga*.

## FÉMUR, TIBIOTARSO, TARSOMETATARSO Y FALANGES

En el análisis de componentes principales, el único rasgo que produjo agrupamientos fue la masa corporal más allá de que se introdujeran todas las medidas lineales posibles del fémur, tibiotarso (TBT), tarsometatarso (TMT) y falanges.

El cálculo de índices (Fig. VI.36) y de **proporciones** de huesos largos (Fig. VI.26,27), en cambio, arrojó resultados interesantes en cuanto a la discriminación de ecomorfos. Entre todas las medidas analizadas, el largo próximo-distal de los huesos largos fue la medida que tuvo mayor poder de segregación.

Los Accipitridae que se alimentan de **aves** se caracterizaron por tener un fémur de tamaño intermedio con respecto los tres huesos largos, mientras que las rapaces del género *Falco*, que se alimentan de aves, mostraron un fémur largo. En general, aquellos con hábitos **generalistas** mostraron un fémur relativamente largo, con excepción de *Buteogallus*. Esta última especie se destacó por presentar los valores más extremos en los segmentos proximal y distal del miembro posterior: el fémur más corto, el tibiotarso (TBT) de largo intermedio y el tarsometatarso (TMT) más largo.

Las especies **oportunistas** *Milvago chimango* y *Caracara plancus* mostraron proporciones similares en los tres huesos: un fémur relativamente corto, un TMT relativamente largo y un TBT muy largo. Asimismo, estas dos especies comparten una robustez similar en el TMT, una conclusión a la cual también arriba Biondi (2010).

El tamaño del tibiotarso fue un rasgo que varió acorde a cierto tipo de hábitos alimenticios. Es relativamente más corto en las especies **generalistas** (con excepción de *P. semitorquatus* y *Elanus leucurus* donde es largo) mientras que fue relativamente largo en especies con dietas especializadas como aquellos que consumen **carroña, moluscos gasterópodos, peces, reptiles y anfibios** y corto o intermedio en las especies que se alimentan de aves. En las especies oportunistas, el TBT se caracterizó por presentar un valor intermedio a alto de TBT. En los Falconidae, el TBT se caracterizó por presentar proporciones relativamente mayores que los demás huesos (excepto en *S. circumcinctus*)

Goslow (1967) afirma que un TMT corto se correlaciona con un fortalecimiento del hueso, un factor ventajoso para especies que golpean fuerte, este tipo de TMT lo encontramos en *Elanus leucurus*, en los consumidores de aves del género *Falco* o en *Pandion*, especie piscívora. De manera contraria, el aumento en el largo favorecería el aumento de velocidad al momento de la extensión del miembro (Goslow 1967), como es el caso de las rapaces del género *Accipiter* aquí estudiadas.

Jollie (1976 1977a,b,c) y posteriormente Becker (1987) y Rocha Brito (2008) señalan que el tarsometatarso de los Falconidae estaría menos especializado que el de los Accipitridae, asociado a una musculatura fuertemente desarrollada relacionada con la fuerza necesaria para asir a sus presas mientras que dicha musculatura tendría menor desarrollo en los Falconidae. *Milvago* tipificaría el estilo poliborino, caracterizado por un TMT largo adecuado para el desplazamiento en tierra. Esta tendencia común en especies caminadoras en general (Zeffer y Norberg 2003), configuración que también se puede apreciar en *Caracara plancus*. Por otro lado, las variaciones en la morfología de este elemento estarían vinculadas a distintas maneras de emplear el miembro posterior. Kirkwood et al. (1989) y Campbell y Marcus (1992) destacan que el largo y forma general del TMT es el elemento del miembro posterior que más influenciado está en relación a los hábitos y hábitats del ave.

En el análisis de componentes principales de los **índices** de los huesos (Fig. VI.36), la relación entre el largo y ancho de la *trochlea metatarsi I* del TMT separó a las dos familias por valores altos en Accipitridae y bajos en Falconidae.

El índice largo/alto de ciertas falanges preungueales como el índice de la *trochlea metatarsi I* han sido útiles para discriminar Accipitridae de Falconidae. El índice de la falange 1 del dedo II segregó además los distintos géneros de las rapaces (Fig. VI.30,36). Se puede observar un gradiente que va desde valores bajos, como en *Falco*; valores intermedios en las especies del género *Milvago* y en *C. plancus* y finalmente valores más altos en todos los Accipitridae estudiados.

La falange 3 del dedo IV permitió también una segregación de las especies en cada familia acorde a la mayor o menor longitud de esta falange, en especial el índice Largo-alto (Fig. VI.31,36). Tanto en Accipitridae como Falconidae, los índices más bajos

(falanges más largas) corresponden a aquellas especies que se alimentan de **aves**: *Accipiter* y *Falco*. Las falanges más alargadas (ver Fig II.18) propician rápidos movimientos de los dedos útiles para cazar este tipo de presas. Asimismo en los Accipitridae más **generalistas** se pueden observar los índices más altos (falanges más cortas). Estas aves además incorporan frecuentemente mamíferos en su dieta, que constituyen ítems alimenticios de mayor tamaño para lo cual las falanges cortas propician el logro de mayor fuerza en los movimientos de caza.

Con referencia a los Falconidae en conjunto, mostraron valores intermedios con respecto a los Accipitridae, a excepción de *Falco*. Al observar los restantes géneros de Falconidae (ver Fig. II.18) que representan a la subfamilia Polyborinae, se agrupan representando los valores intermedios (falanges ni muy largas ni muy cortas) mencionados anteriormente. Estas aves se caracterizan por sus hábitos **oportunistas** y este tipo de falanges concuerda con movimientos no especializados de los dedos.

También el índice largo-alto de las falanges 1 y 2 del dedo IV y la falange 2 del dedo II (Fig. IV.48) aportó en la segregación taxonómica. Las águilas pescadoras (*Pandion haliaetus*) se segregaron claramente del resto de las familias pero se encontraron más cercanas a los Accipitridae, a diferencia de lo ocurrido en el análisis de la pelvis donde se disponían cercanas a los Falconidae.

Goslow (1967) notó que en individuos grandes de *Falco*, los dígitos y falanges ungueales de la hembra son relativamente más largos que los del macho (e.g. *F. mexicanus* y *F. peregrinus*) aunque no pudo identificar si estas marcadas variaciones eran al azar o adaptativas dentro de poblaciones particulares.

Los datos obtenidos en esta tesis son semejantes a los resultados de Jollie (1976 1977a,b,c) quien afirma que son proporcionalmente más largos y finos los dedos de los Falcónidos que los de los Accipítridos, excepto en especies del género *Accipiter* que muestran modificaciones para capturar otras aves (Goslow 1967, Jollie 1976 1977a,b,c, Newton 1986, Olsen 1995, Sustaita 2008). El dedo II es corto y estilizado en los avívoros, el dedo III es largo y las falanges ungueales son cortas, excepto en el dedo IV (Einoder y Richardson 2006).

## ASPECTOS BIOMECÁNICOS

Con respecto al índice de velocidad de los dedos, los mayores valores los presentaron los dedos II, III y IV en Falconidae mientras que en los Accipitridae, los índices fueron más bajos de manera tal que la fuerza predomina sobre la velocidad en esos mismos dedos. Estos resultados se condicen con la presencia de mayor masa muscular en Accipitridae respecto de Falconidae.

El **dedo I** no mostró muchas diferencias en el rango de valores (Tabla VI.13). Según Biondi (2010) el diseño del dedo I y de su falange ungueal sería conservadora entre los diferentes gremios analizados y en este sentido coincide con los resultados obtenidos aquí. De hecho, no mostró diferencias según el hábito alimenticio en ninguna de las especies analizadas con un MANOVA (Tabla VI.21-27). La diferencia hallada entre Accipitridae y Falconidae con respecto al **dedo II** se relaciona con la hipertrofia del mismo en los Accipitridae (Fowler et al. 2009, Biondi 2010). El **dedo III**, al igual que el dedo I, no mostró mucha variabilidad de valores entre ambas familias o hábitos pero en contraste, estaba más relacionado a una mayor velocidad que fuerza (Tabla VI.12).

Biondi (2010) concluye que las rapaces que consumen aves, mamíferos y las generalistas se discriminan en cuanto a la forma del miembro. Dígitos relativamente largos y garras de gran curvatura parece ser adaptaciones a los requerimientos funcionales asociados a la captura de aves (Biondi 2010). Ella observó también que los generalistas se destacaron por presentar valores extremos contra una hipótesis de solapamiento dado el hábito trófico. El mismo resultado se obtuvo aquí cuando se analizaron métricamente los elementos óseos y especialmente las proporciones entre los mismos (Fig. VI.26). Las dos especies que se alimentan principalmente de **peces** (*P. haliaetus* y *B. nigricollis*) mostraron valores muy semejantes en los índices de velocidad (Iv), en el TMT y los dedos II, III y IV el índice fue bajo; de hecho, fueron las especies que mostraron los más bajos valores en el dedo III y IV; mientras que el dedo I presentó un valor intermedio (Tabla VI.12).

El **caracolero**, *Rosthramus sociabilis*, no presentó una preponderancia con respecto a la velocidad ni a la fuerza. Esto, sumado a la baja masa muscular de sus patas determinan un patrón no especializado como ocurre en de los cazadores activos, los cuales exhiben diseños morfológicos con un compromiso para la velocidad (e.g. *Accipiter*) o la fuerza (*Geranoaetus melanoleucus*). Los consumidores de **aves**, como se ha mencionado anteriormente, mostraron dos morfologías posibles, la de *Accipiter* con

altos índices de velocidad, TMT y dedos largos y la de *Falco* con una morfología con una mayor fuerza relativa expresada en su TMT más corto, capaz de absorber los golpes (Einoider y Richardson 2007), dedos largos, aunque más cortos que los de *Accipiter* e índices de velocidad relativamente más bajos.

Ya fue señalado que para una evaluación apropiada de un sistema dinámico se necesita conocer la fuerza de la musculatura además del índice de velocidad del hueso. Pero estas variables no siempre pueden ser calculadas. Con respecto a la estimación de fuerza a partir del análisis de área de sección fisiológica transversal (ASFT) en dos especies de Accipitridae (*Accipiter bicolor* y *Buteogallus urubitinga*) y para los músculos que se accionan durante el cierre de la garra, se obtuvieron valores que indican una mayor fuerza relativa de cierre de la pata en comparación con los valores obtenidos para los Falconidae. Los índices de velocidad estimados arrojaron las mismas diferencias entre ambas familias.

Esto coincidiría con la hipótesis planteada por Sustaita (2008): Accipítridos de gran tamaño presentarán una mayor fuerza de cierre (grip) de la pata con respecto a los Falconidae. Esta hipótesis surge por los resultados obtenidos en su trabajo en el cual Falcónidos pequeños presentan una mayor fuerza que los Accipitridae y a mayores tamaños en las aves, los valores de fuerza convergen (Sustaita 2008). Además en ese trabajo se encontró una alometría positiva en relación a la fuerza estimada de cierre (grip), en los valores de ventaja mecánica de los dedos y en el total del ASFT de los flexores de los dígitos (Sustaita 2008).

### **ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y BIOMECÁNICOS EN RELACIÓN AL HÁBITO ALIMENTICIO: identificación de patrones ecomorfológicos**

Los patrones ecomorfológicos pudieron ser caracterizados a nivel osteológico a partir de las proporciones de los huesos largos, del índice de algunas de las falanges preungueales y del índice de velocidad de los dedos y TMT. En cuanto a la miología, los patrones morfológicos se identificaron a partir de la masa muscular en relación a su función principal y la articulación en la que se encontraban.

En esta tesis se encontró que las rapaces **generalistas** presentan un patrón morfológico (e.g. género *Buteo*, *S. circumcinctus*, *P. semitorquatus*) dado por la presencia de un TBT relativamente corto y tamaños variables del Fémur y TMT. Biondi (2010) también encontró que este gremio se diferencia de otros por presentar una ventaja mecánica baja en sus dedos y tarsometatarso, la falange ungueal del dedo III es corta y poco curvada. Einoder y Richardson (2007) encontraron que los rasgos morfológicos se solapan con las de los restantes gremios. Cabe destacar que estos autores midieron el TMT, los dedos y el largo de la falange ungueal sólo removiendo la piel de los especímenes de estudio. Este grupo se caracterizó, por presentar valores altos de masa muscular en sus articulaciones e índices de velocidad bajos, mostrando un compromiso con la fuerza. Sumado a esto, los dedos de este gremio son relativamente cortos y más robustos.

Con respecto a las rapaces que se alimentan de **aves** (*Accipiter*, *Falco*, *Spizaetus*) se evidencian dos patrones, los Accipitridae mostraron un fémur intermedio, un TBT corto y TMT largo mientras que en los *Falco* el fémur y TBT fue largo y el TMT corto (Tabla VII.2). En relación a los dedos, en ambos (*Accipiter* y *Falco*) vemos dedos largos y gráciles, siendo relativamente más largos en *Accipiter* y presentan, por lo tanto, un índice de velocidad alto. Además, Biondi (2010) concluye que presentan una reducida relación de brazo de palanca y un alto valor de ventaja mecánica del TMT. Estos resultados son similares a los obtenidos por Einoder y Richardson (2006) quienes describen también dos morfologías para este tipo de hábito: por un lado, *Falco peregrinus* que presentó un TMT corto y robusto con fuerte musculatura, caza golpeando a la presa en el aire ("stoop"); por el otro lado, *Accipiter cirrhocephalus* que mostró un TMT más grácil, relativamente más largo y dedos largos (véase más abajo), ataca de modo sorpresivo con una menor fuerza de impacto (Einoder y Richardson 2006) desplegando gran velocidad.

Aquellas rapaces que se alimentan de **insectos-mamíferos** (e.g. *Falco sparverius*, *Rupornis magnirostris*) mostraron un fémur largo y un TBT y TMT de largos intermedios (Tabla VI.52). Asimismo, Biondi (2010) caracterizó a este grupo por la presencia de un alto valor combinado de largo de los dedos, curvatura del hallux moderada, TMT relativamente robustos, ventaja mecánica media del TMT, bajo valor

de la curvatura de la falange ungueal perteneciente al dedo III y un valor bajo de ventaja mecánica en la flexión.

Las rapaces que se alimentan de **peces** o de **reptiles y anfibios** presentan un patrón morfológico caracterizado por un fémur de largo a intermedio, un TBT largo y un TMT corto o intermedio.

Los **piscívoros** (*Busarellus nigricollis* y *Pandion haliaetus*) además mostraron índices de velocidad bajos en todos sus dedos, mostrando un mayor compromiso con la fuerza; características potencialmente útiles para asir presas muy móviles cuando se las captura.

Respecto a las rapaces que se alimentan únicamente de **mamíferos**, presentan una reducida longitud combinada de largo de dedos, grandes índices de ventaja mecánica en un TMT robusto y un dedo I largo y curvado (Biondi 2010). Con respecto a este hábito, algunos autores consideran a *Elanus leucurus* como consumidor de mamíferos exclusivamente, en esta tesis se vio que esta ave presenta un fémur muy largo y un TBT y TMT corto.

Asimismo, TMT corto y robusto, dígitos cortos, falanges ungueales largas son las características con las que Einoder y Richardson (2007) describen a estas rapaces. Especies grandes como *Haliaetus* o *Aquila* que cazan presas pesadas como mamíferos o peces también presentan las características mencionadas (Brown 1976, Einoder y Richardson 2007).

Finalmente, el consumidor de **moluscos gasterópodos** (*Rostrhamus sociabilis*, caracolero, (Thriollay 1994) presentó un patrón de Fe y TMT corto y TBT largo, una musculatura pobremente desarrollada (los valores de masa más bajos de todas las especies diseccionadas) y un índice de velocidad de TMT bajo y, en los dedos, con valores siempre intermedios en comparación con las demás especies. No se la pudo caracterizar con una función (fuerza o velocidad) preponderante, es decir, si tiene dedos relativamente fuertes o rápidos.

Para el **carroñero** estudiado, *Neophron percnopterus*, un buitre del Viejo Mundo, solo se contó con los datos de proporción de huesos largos, este mostró un fémur y TMT corto y un TBT largo.

## LOS RASGOS MORFOLÓGICOS Y LA FILOGENIA

En cuanto al carácter adaptativo o filogenéticos de los rasgos morfológicos estudiados aquí, se puede observar que sólo ciertos rasgos osteológicos están asociados más allá del componente filogenético del grupo, mientras la mayoría de las correlaciones no fueron significativas. Es interesante destacar que los rasgos miológicos tuvieron una correlación significativa pero solo con algunos rasgos osteológicos mantuvieron las correlaciones. Además, no se encontró ninguna correlación significativa entre rasgos óseos y miológicos. En este contexto podría inferirse que la musculatura está menos influenciada por la historia filogenética que los rasgos óseos. Esta es una primera aproximación a estas cuestiones y quedan por realizar más análisis utilizando otras variables (sexo, edad, etc.) para poder aseverar que la asociación de rasgos aquí encontrada se debe a procesos adaptativos.

**CAPÍTULO VIII.  
CONCLUSIONES**

El objetivo general de esta tesis fue determinar patrones ecomorfológicos y funcionales en el complejo apendicular posterior (CAP) de aves rapaces diurnas (Falconidae y Accipitridae), a partir de información anatómica y biomecánica considerando los hábitos alimenticios predominantes y el contexto filogenético. Para ello se efectuaron análisis de morfometría clásica y geométrica y un análisis miológico exhaustivo del CAP.

### **CONTRASTE DE HIPÓTESIS**

Bajo el Objetivo propuesto se pretendieron testear las siguientes hipótesis:

**H1.** Los Aves rapaces diurnas exhiben diferentes patrones osteológicos y miológicos en el CAP relacionados a los diferentes hábitos alimenticios.

Se acepta esta hipótesis parcialmente.

En esta tesis se pudo comprobar que algunas variables permitieron identificar ciertos patrones ecomorfológicos.

En cuanto a la osteología, los patrones pudieron ser identificados a partir de los huesos largos y, en especial, los siguientes datos: proporciones de los huesos largos, índices de algunas falanges preungueales e índice de velocidad del TMT y dedos.

En cuanto a la miología, el análisis de los aspectos descriptivos no arrojó diferencias sustanciales que pudieran identificar grupos en cuanto al hábito alimenticio. En cambio, los porcentajes de la masa muscular flexora y extensora por articulación permitió identificar grupos ecomorfológicos.

**H2.** Las rapaces consumidoras de presas de menor masa corporal (e.g. aves) poseen tarsometatarsos y dedos que accionan con predominio de velocidad sobre la fuerza; mientras que las rapaces consumidoras de presas de mayor masa corporal (e.g. mamíferos) poseen tarsometatarsos y dedos que accionan con predominio de fuerza sobre la velocidad.

Se acepta esta hipótesis. Los valores de índice de velocidad en los dedos y el tarsometatarso mostraron que géneros como *Accipiter* presentan una forma que favorece la velocidad (dedos estilizados) a diferencia de aquellos consumidores de mamíferos (e.g. *Geranoaetus melanoleucus* o *Buteo meridionalis*).

**H3.** Los patrones morfológicos identificados están relacionados con el hábito alimenticio independientemente de la filogenia.

Esta hipótesis se acepta parcialmente. En forma preliminar, podría explicarse que todos los rasgos miológicos y solo ciertos rasgos esqueléticos serían de origen adaptativos. Sería necesario realizar estudios más profundos para conocer más acabadamente el origen de la correlación de estos rasgos.

## CONCLUSIONES

Bajo este objetivo e hipótesis se concluyó que:

1- Las diferencias morfológicas halladas en la pelvis permiten solo discriminar taxonómicamente a los representantes de Falconidae y Accipitridae. Las principales diferencias se encontraron en la separación entre las *cristae iliaca dorsalis*; la posición más anterior al punto medio y anterior de la pelvis del *ala preacetabularis ilii*; la curvatura del extremo lateral del ala *preacetabularis ilii*. En la porción postacetabular, las diferencias se distinguen en el sector más lateral del *ala postacetabularis ilii*, el borde de la *crista dorsolateralis ilii* y del *ala ischii* que puede encontrarse recto a curvado y la región postacetabular que puede ser relativamente corta o larga.

2- De las diferentes medidas de los huesos largos (fémur, tibiotarso y tarsometatarso) la que más información aportó fue el largo próximo-distal. La segregación, en estos casos, estuvo dada mayormente por la masa corporal de las rapaces. El estudio de las proporciones de los huesos largos fue el más

efectivo para determinar grupos de rapaces asociados a los hábitos alimenticios.

3- El análisis de los índices (largo/alto) de las falanges también permitió la segregación taxonómica (a nivel de familia y de género) en base a la falange 1 del dedo II, falange 2 del dedo III y falanges 1, 2 y 3 del dedo IV. La *trochlea metatarsi I* también fue útil para esta segregación. Aparte de segregar taxonómicamente, se encontró una relación entre el largo de los dedos y el hábito alimenticio.

4- Las disecciones musculares mostraron la presencia de un patrón miológico semejante al de otras rapaces estudiadas previamente, aunque con algunas novedades:

a. Se encontró por primera vez la presencia del *m. flexor cruris lateralis* en los Polyborinae y un mayor desarrollo del *m. fibularis longus*, ambos relacionados al hábito locomotor terrestre de esta subfamilia.

b. Se encontró una nueva variación en cuanto a la relación entre los tendones de inserción de los *mm. ambiens* e *iliofibularis*, i.e.: los tendones de estos músculos no están cercanos uno del otro.

c. La descripción miológica de las aves estudiadas no difiere significativamente según su hábito alimentación, por ende, no es un rasgo que permita realizar agrupaciones ecomorfológicas.

5- La agrupación de los músculos por su acción principal (flexión y extensión) y en relación a su articulación mostró que:

a. En general, hubo predominio de extensores sobre flexores en todas las articulaciones, excepto en la articulación de los dedos.

b. La articulación de los dedos presentó el mayor porcentaje de los flexores.

c. Los Accipitridae siempre tuvieron mayor masa muscular que los Falconidae, excepto *Rosthamus sociabilis* que tuvo menor porcentaje de musculatura, incluso menor que en que los Falconidae.

d. Son útiles para identificar las agrupaciones en torno al hábito alimenticio.

6- Los índices de velocidad obtenidos para los dedos indican que, tanto para Falconidae como Accipitridae, el dedo I y III actúan primero sobre la presa, mientras que posteriormente los dedos II y IV accionan con más fuerza garantizando la sujeción de la misma.

7- Los altos valores obtenidos de ASFT para *Accipiter bicolor* y *Buteogallus urubitinga* muestran que poseen mayor fuerza relativa en sus dedos con respecto a los Falconidae.

8- Según el ítem que consuman, las rapaces pueden caracterizarse ecomorfológicamente de la siguiente manera:

**Rapaces consumidoras de aves:** presentan fémur de longitud próximo-distal intermedia, TBT corto, TMT largo (Accipitridae) o fémur y TBT largo, TMT corto (*Falco*). Los dedos son largos y gráciles siendo relativamente más largos en *Accipiter* y presentan, por lo tanto, un índice de velocidad alto.

**Generalistas:** presentan tamaños variables del fémur y TMT, TBT relativamente corto, los dedos relativamente cortos y robustos, falange ungueal del dedo III corta y poco curvada, valores altos de masa muscular en sus articulaciones e índices de velocidad bajos.

**Rapaces consumidoras de insectos-mamíferos:** presentan fémur largo, TBT y TMT de largos intermedios, alto valor combinado de largo de los dedos, curvatura del hallux moderada, bajo valor de la curvatura de la falange ungueal en dedo III, ventaja mecánica media del TMT.

**Rapaces consumidoras de peces:** presentan fémur de largo intermedio, TBT largo, TMT corto o intermedio, índices de velocidad bajos en todos sus dedos.

**Rapaces consumidoras de reptiles y anfibios:** presentan fémur de largo intermedio, TBT largo, TMT corto o intermedio.

**Rapaces consumidoras de moluscos gasterópodos:** presentan fémur y TMT corto, TBT largo, musculatura pobremente desarrollada, índice de velocidad de TMT bajo y de dedos siempre intermedio.

10- Los patrones ecomorfológicos hallados presentaron algunas diferencias según se analicen los rasgos osteológicos o miológicos: Las consumidoras de anfibios y reptiles fueron un grupo bien identificado en cuanto a la miología pero no en la osteología, esto mismo sucedió con los consumidores de insectos y mamíferos. Mientras que los consumidores de peces se segregaron osteológicamente pero no miológicamente. Los restantes grupos se segregaron en ambos tipos de análisis.

## PERSPECTIVAS

Diferentes estudios en el futuro complementarán y ampliarán los resultados de este trabajo:

a) Estudios de otros rasgos anatómicos cuya acción pueda producir mayor fuerza o velocidad al momento en que un depredador obtiene su alimento, entre ellos la **osificación** de parte del cartílago tibial y del ligamento medial del cartílago tibial (Jollie 1976 1977a,b,c, Harcourt-Brown 2001) en los *Falco*, ausentes en otros falcónidos y accipítridos; la presencia de **sesamoideos** en la unión metatarsofalangeal que restringe los flexores del dígito II en el género *Falco* y en el *ansa iliofibularis* en los Accipitridae (Harcourt-Brown 2009); la presencia de los **tendones osificados** de los *mm. flexor hallucis longus* y *flexor digitorum longus* de los Falconidae; el **sistema de cierre de los tendones** (Tendon locking mechanism, TLM) (Quinn y Baumel 1990); el **sistema flexible dual** (dual soft, Ward et al. 2002); los **ligamentos** que unen los elementos metatarsales y los dedos que se encuentran más desarrollados en las aves rapaces que en no rapaces (Goslow 1967).

b) Profundizar en los estudios de **ASFT** en las especies en las que se analizó el índice de velocidad y consideración del largo del tendón en el análisis del mismo (Smith et al. 2006).

c) Estudios en especies arborícolas (e.g. *Daptrius sp.*) dentro de los Polyborinae para contrastar con la forma que presentan las especies con fuerte hábitos terrestres de esta subfamilia (e.g. *Milvago*, *Caracara*).

d) La inclusión de las **rapaces nocturnas** (Strigiformes) y de **aves no rapaces** que comparten hábitos alimenticios semejantes (e.g. Passeriformes insectívoros).

Alcalde L, Rosset SD. 2004. Observation of the Chimango Caracara (*Milvago chimango*) feeding on common lesser toads (*Bufo fernandesi*). *Journal of Raptor Research* 38:190–191.

Aldrovandi U. 1599. De musculis aquile. *Ornithologiae hoc est de avibus historiae*. Bononiae 1: 117-121.

Ash JS, Miskell JE. 1989. Eastern Red-footed Falcons *Falco amurensis* and Red-footed Falcon *F. vespertinus* in Somalia and Ethiopia. *Scopus* 12:61-64.

Baumel JJ, King SA, Breazile JE, Evans HE, Berge JC. 1993. *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Cambridge, MA: Publication N 23 of Nuttall Ornithological Club, 779 p.

Barbosa A, Moreno E. 1995. Convergence in aerially feeding insectivorous birds. *Neth. J. Zool.* 45:291-304.

Bartumeus F, Da Luz MG, Viswanathan GM, Catalan J. 2005. Animal search strategies: a quantitative random-walk analysis. *Ecology*, 86(11) pp. 3078–3087.

Barr WA, Scott RS. 2013. Phylogenetic comparative methods complement discriminant function analysis in ecomorphology. *American Journal of Physical Anthropology*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1096-8644

Bechard MJ, Sarasola JH, Helbig AJ. 2004. Morphometric measures of male and female Spot-winged Falconets *Spiziapteyx circumcinctus* sexed using PCR amplification methods. Pp. 451–458 en: Chancellor RD, Meyburg BU (eds) *Raptors worldwide*. WWGBP/ MME, Berlín and Budapest.

Becker JJ. 1987. Neogen avian localities of North America. Washington D.C. Smithsonian Institution Press pp 171.

Beltzer AH. 1990. Feeding biology of the Roadside Hawk *Buteo magnirostris saturatus* (Aves: Accipitridae) in the alluvial valley of the Río Paraná Medio, Argentina]. *Ornitología Neotropical* 1:3-8.

Berger AJ. 1956. The appendicular myology of the Pygmy Falcon (*Polihierax semitorquatus*). *American Midland Naturalist* 55:326- 333.

Berger AJ. 1960. Some anatomical characters of the Cuculidae and the Musophagidae. *Wilson Bull.* 72:60-103.

Berman SL. 1984. The hindlimb musculature of the white-fronted amazon (*Amazona albifrons*, Psittaciformes). *Auk* 101:74-92.

Berlin OGW. 1963. A comparative study of the hindlimb musculature and the toes of four local representatives of Falconiformes. *Journal of Animal Morphology & Physiology* 9:1-17.

Biondi ML. 2010. Morfología funcional y comportamiento de innovación del chimango, *Milvago chimango* (Aves: Falconiformes): Implicancias para su éxito ecológico. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 148 p.

Bó MS. 1999. Dieta del Halcón Plomizo (*Falco femoralis*) en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 10:95–99.

Bock WJ. 1994. Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences* 19(4): 403-413.

Bock WJ, Von Wahlert YG. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19:269-299.

Bookstein EL. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, New York, 456 pp.

Bookstein FL, Chernoff B, Elder RL, Humphries Jr. JM, Smith GR, Strauss RE. 1985. Morphometrics in Evolutionary Biology: The geometry of size and shape change, with examples from fishes. Academy of Natural Sciences of Philadelphia Special Publication 15.

Borden EC. 1999. Comparative myology of the unicornfishes, *Naso* (Acanthuridae, Percomorpha), with implications for phylogenetic analysis. J. Morph. 239:191-224.

Brown L. 1976. Eagles of the World. Vancouver: Douglas, David and Charles Publishers.

Brown L. 1997. *Birds of Prey*. Chancellor Press. London 256p.

Burton PJK. 1978. The intertarsal joint of the Harrier-hawks *Polyboroides* sp. and the Crane hawk *Geranospiza caerulescens*. Ibis, 120: 171-177.

Cade TJ. 1982. The falcons of the world. Ithaca, New York: Cornell University Press.

Campbell KE, Marcus L. 1992. The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in birds. In Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb: 395–412. Campbell KE. (Ed.). Los Angeles: Natural History Museum of Los Angeles County.

Carril J, Mosto MC, Picasso MJB, Tambussi CP. 2014. Hindlimb myology of the monk parakeet (Aves, Psittaciformes) and its arboreal mode of life. Journal of Zoology.

Cracraft J. 1971. The functional morphology of the hind limb of the Domestic Pigeon, *Columba livia*. Bulletin of American Museum of Natural History 144:171-268.

Costa C, Aguzzi J, Menesatti P, Antonucci F, Rimatori V, Mattoccia M. 2008. Shape analysis of different populations of clams in relation to their geographical structure. J. Zool. 276, 71–80.

Costa C, Menesatti P, Aguzzi J, D'Andrea S, Antonucci F, Rimatori V, Pallotino F, Mattoccia M. 2010. External shape differences between sympatric populations of commercial clams *Tapes decussatus* and *T. philippinarum*. Food Biopr. Technol. 3, 43–48.

Crampton JS. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. Lethaia 28:179-186.

Csermely D, Gaibani G. 1998. Is food squeezing pressure by two raptor species sufficient to subdue their prey? Condor 100:757-763.

Csermely D, Berte L, Camoni R. 1998. Prey killing by Eurasian Kestrels: the role of the foot and the significance of bill and talons. Journal of Avian Biology 29:10-16.

Csermely D, Mainardi D, Agostini D. 1989. The predatory behaviour of captive wild kestrel, *Falco tinnunculus* L. Bollettino di Zoologia 56:317-320.

Csermely D, Mainardi D, Agostini N. 1991. Predatory behaviour in captive wild buzzards (*Buteo buteo*). Birds of Prey Bulletin 4:133-142.

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

Csermely D, Rossi O, Nasi F. 2012. Comparison of claw geometrical characteristics among birds of prey and non-raptorial birds. *Italian Journal of Zoology* 79:410–433. DOI:10.1080/11250003.2012.663003.

Dial KP. 2003. Evolution of avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight. *The Auk* 120(4):941-952.

Di Giacomo AG. 2000. Nesting of some little known raptors in the eastern Chaco of Argentina. *Hornero* 15:135-139.

Di Giacomo AG. 2005. Birds of the El Bagual Reserve. Pp. 201-465 in AG Di Giacomo and SF Krapovickas (eds.), *Natural history and landscape of El Bagual, Reserve: inventory of the vertebrate fauna and vascular plants of a protected area of the humid Chaco*. *Temas de Naturaleza y Conservación* 4:1-592. Aves Argentinas/Asociación del Plata, Buenos Aires, Argentina.

Dunning JB. 1993. *CRC handbook of avian body masses*. London: CRC Press.

Einoder LD, Richardson A. 2006. An ecomorphological study of the raptorial digital tendon locking mechanism. *Ibis* 148:515–525. doi:10.1111/j.1474-919X.2006.00541.x

Einoder L, Richardson A. 2007. Aspects of the hindlimb morphology of some Australian birds of prey: a comparative and quantitative study. *The Auk* 14:773-788.

Felsestein M. 1985. Phylogenies and the comparative methods. *Am Nat* 125, 1-15.

Ferguson-Lees J, Christie DA. 2001. *Raptors of the World*. Houghton Mifflin Company, Boston, New York.

French R. 1991. *A guide to the birds of Trinidad and Tobago*, 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca, NY.

Figuroa Rojas RA, Corales Stappung ES, Alvarado O. 2003. Diet of the Red-backed Hawk (*Buteo polyosoma*) in a forested area of the Chilean Patagonia and its relation to the abundance of rodent prey. *Hornero* 18:43-52.

Figuroa R, Jiménez JE, Bravo CE, Corales ES. 2000. The diet of the Rufous-tailed Hawk (*Buteo ventralis*) during the breeding season in southern Chile. *Ornitología Neotropical* 11:349-352.

Fisher HI. 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures. *Am Midl Nat* 35:545-727.

Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB. 2009. Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilization technique. *PLoS ONE* 4(11):e7999. doi:10.1371/journal.pone.0007999.

Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB, Kambic RE. 2011. The predatory ecology of *Deinonychus* and the origin of flapping in birds. *PLoS ONE* 6(12):e28964. doi:10.1371/journal.pone.0028964.

Friedmann H. 1927. Notes on some Argentina birds. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 68:139-286.

Fuchs J, Johnson JA, Mindell DP. 2012. Molecular systematics of the caracaras and allies (Falconidae: Polyborinae) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Ibis* 154:520-532.

Gadow HF, Selenka E. 1891. Vögel. I. Anatomischer Theil. Leipzig: CF Winter'sche Verlagshandlung. Bd. 7. Abt. 4. Dr. H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. 1008 S.

Garland Jr. T, Dickerman AWC, Janis M, Jones JA. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Syst.Biol.* 42, 265–292.

Garrod AH. 1873. On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London* 41(1):626-644.

Garrod AH. 1874. On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part II. *Proceedings of the Zoological Society of London* 42(1):111-123.

Gatesy SM. 1996. Guineafowl hind limb function. II. Electromyographic analysis and motor pattern evolution. *Journal of Morphology* 240:127-142.

Gatesy SM, Middleton K. 1997. Bipedalism, flight, and the evolution of theropod locomotor diversity. *Journal of Vertebral Paleontology* 17(2):308-329.

George JC, Berger AJ. 1966. *Avian Myology*. New York: Academic Press. 500 p.

Glen CL, Bennett MB. 2007. Foraging modes of Mesozoic birds and non-avian theropods. *Current Biology* 17:R911-R912.

Goslow GE. 1967. The functional analysis of the striking mechanisms of raptorial birds. Ph.D. dissertation, Davis, CA: University of California.

Goslow GE. 1971. The attack and strike of some North American raptors. *The Auk* 88:815-87.

GRIN Global Raptor Information Network. 2014. Species account: Spot-winged Falconet *Spiziapteryx circumcincta*. Downloaded from <http://www.globalraptors.org> on 20 Jan. 2014

Griffiths CS, Barrowclough GF, Groth JG, Mertz L. 2004. Phylogeny of the Falconidae (Aves): a comparison of the efficacy of morphological, mitochondrial, and nuclear data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32:101-109.

Hackett SJ, Kimball RT, Reddy S, Bowie RCK, Braun EL, Braun MJ, Chojnowski JL, Cox WA, Han KL, Harshman J, Huddleston CJ, Marks BD, Miglia KJ, Moore WA, Sheldon FH, Steadman DW, Witt CC, Yuri T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320(5884):1763-1768.

Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontología Electrónica* 4(1):9pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)

Hartman FA. 1961. Locomotor mechanisms of birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143:1-91.

Harcourt-Brown N. 2001. Radiographic morphology of the pelvic limb of Falconiformes and its taxonomic implications. *Netherlands Journal of Zoology* 51:155-178.

Harris T. 1984. Prey immobilisation by the Black-shouldered Kite *Elanus caeruleus*. En: Mendelson JM, Sapford CW (eds). *Proceedings of the Second Symposium on African Predatory Birds*. Durban, Australia: Natal Bird Club. pp 195-207.

Haverschmidt F. 1962. Notes on the feeding habits and food of some hawks in Surinam. *Condor* 64:154-158.

Hertel F. 1995. Ecomorphological indicators of feeding behavior in recent and fossil raptors. *The Auk*, 890-903.

Hopson JA. 2001. Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight. In *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom* (eds J. Gauthier and L. F. Gall), pp. 211–235. Yale University, New Haven.

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

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

Huey RB, Pianka ER. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62: 991-999.

Hutchinson JR. 2004. Biomechanical modeling and sensitivity analysis of bipedal running ability. I. Extant taxa. *Journal of Morphology*, 262(1), 421-440.

IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.

Iwata H, Ukai Y. 2002. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity* 93:384-385. <http://wheat.ab.a-u-tokyo.ac.jp/~iwata/shape>.

Jacobson RD, Hollyday M. 1982. A behavioral and electromyographic study of locomotion in the chick. *Journal of Neurophysiology* 48: 238-256.

Johnsgard PA. 1990. *Hawks, eagles and falcons of North America*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. 403 p.

Jollie M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. I. *Evolutionary Theory* 1:285-298.

Jollie M. 1977a. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. II. *Evolutionary Theory* 2:115-208.

Jollie M. 1977b. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. III. *Evolutionary Theory* 2:209-300.

Jollie M. 1977c. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. IV. *Evolutionary Theory* 3:1-142.

Jones WW. 2010. Nuevos aportes sobre la paleobiología de los fororrácidos (Aves: Phorusrhacidae) basados en el análisis de estructuras biológicas. Tesis Doctoral. Universidad de Ciencias, Uruguay, 213pp. Inédita.

Kambic RE. 2008. Multivariate analysis of avian and non-avian theropod pedal phalanges. MS Thesis: Montana State University.

Kardong KV. 2011. *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. McGraw-Hill.

Kirkwood JK, Duignan PJ, Kembern F, Bennett PM, Price DJ. 1989. The growth rate of the tarsometatarsus bone in birds. *Journal of Zoology of London* 217, 403- 416.

Knudson D. 2007. *Fundamentals of biomechanics*. Springer. Ed: California State University, USA. 353p.

Koehl M. 1996. When does morphology matter? *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 27:501-542.

Kuhl FP, Giardina CR. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics Image Processing* 18:236-258.

Lerner HRL, Mindell DP. 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37:327-346.

Lerner HRL, Klaver M, Mindell DP. 2008. Molecular phylogenetics of the buteonine birds of prey (Aves: Accipitridae). *The Auk* 125:304-315.

Lieber RL, Fridén J. 2000. Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture. *Muscle Nerve* 23(11):1647-1666.

Liem KF, Bemis WE, Walker WF, Grande L. 2001. *Functional Anatomy of the Vertebrates: an Evolutionary Perspective* [3rd ed.]. Harcourt College, 703pp.

Livezey BC, Zusi RL. 2001. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. *Netherlands Journal of Zoology* 51: 179-205.

Losos JB, Miles DB. 1994. Adaptation, constrain, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. Pp. 60-98 en P.C.Wainwright y S.M.Reilly, eds. *Ecological Morphology*. Univ. of Chicago Press, Chicago.

Mahler B, Tubaro PL. 2002. Los Métodos Comparativos Filogenéticos en el estudio de las aves. *Hornero* 17(01):1-8. [www.digital.bl.fcen.uba.ar](http://www.digital.bl.fcen.uba.ar).

Manly BFJ. 2004. *Multivariate statistical methods: a primer*, 3rd ed. Boca Raton: Chapman & Hall.

Mayr G. 2006. An osprey (Aves: Accipitridae: Pandioninae) from the early Oligocene of Germany. *Senckenberg Lethaea* 86, 93–96.

Mayr G, Clarke J. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics* 19:527-553.

Mckitrick MC. 1986. Individual variation in the flexor cruris lateralis muscle of the Tyrannidae (Aves: Passeriformes) and its possible significance. *Journal of Zoology* 209(2):251-270.

Merrem B. 1781. Beinmuskeln (des weißköpfigen Adlers). *Vermischte Abhandlungen aus der Thiergeschichte*. Göttingen: Victorinus Bossiegel. S.:158-161.

Mitchell PC. 1913. The peroneal muscles in birds. *Proc. Zool. Soc. London* 83:1039–1072.

Mosto MC, Carril J, Picasso MBJ. 2013. *Milvago chimango* muscles: description and comparison of the morphology of its hindlimb. *J. of Morphology*. JMOR-12-0163.

Mosto MC, Degrange FJ, Tambussi CP, Urrutia J. 2007. Falanges ungueales de Accipitridae (Aves Falconiformes) de Arroyo Chasicó (Mioceno Tardío), Argentina. XXIII Jornadas Argentinas de

Paleontología Vertebrados. Trelew, Provincia de Chubut, 21 a 24 de Mayo de 2007. Publicado en Ameghiniana 44 (4) Suplemento 2007- Resúmenes (30R).

Mosto MC, Tambussi CP. 2014. Qualitative and quantitative analysis of talons of diurnal bird of prey Anatomia, Histologia, Embryologia. 43:6–15.

Motta PJ, Kotschal KM. 1992. Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Netherlands Journal of Zoology*, 42(2), 400-415.

Mourer-Chauvire C. 1983: *Minerva antiqua* (Aves, Strigiformes), an owl mistaken for an edentate mammal. *American Museum Novitates* 2773:1-11.

Narosky T, Yzurieta D. 2010. Aves de Argentina y Uruguay – Birds of Argentina & Uruguay: guía de identificación edición total – a field guide total. - 16a ed. - Vázquez Mazzini Editores. Buenos Aires.

Newton I. 1986. The Sparrowhawk. Calton: T. & A.D. Poyser.

Noriega, J. I., Areta, J. I., Vizcaíno, S. F., & Bargo, M. S. (2011). Phylogeny and taxonomy of the patagonian Miocene falcon *Thegornis musculosus* Ameghino, 1895 (Aves: Falconidae). *Journal of Paleontology*, 85(6), 1089-1104.

Norton, S. F. 1995. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Enviro. Biol. Fish.* 44:61-78.

O'Brien WJ, Browman HI, Evans BI. 1990. Search strategies of foraging animals. *Am. Sci.* 78:152–160.

Olsen PD. 1995. *Australian Birds of Prey: the Biology and Ecology of Raptors*. Sydney: UNSW Press.

Olsen P, Marples TG. 1993. Geographic variation in egg size, clutch size and date of laying of Australian raptors (Falconiformes and Strigiformes). *Emu* 93: 167-179.

Olson SL. 1982. The distribution of fused phalanges of the inner toe in the Accipitridae. *Bull. Brit. Orn. Cl.* 102 (1): 8-12.

Parker M. 1997. Ecology of nesting Laughing Falcons and Bat Falcons in Tikal National Park, Guatemala: foraging and niche breadth. M.Sc. thesis, Boise State University, Boise, Idaho.

Pike AV, Maitland DP. 2004. Scaling of bird claws. *J. Zool. Soc. London* 6, 73–81.

Pycraft WP. 1902. Contributions to the osteology of birds. Part V. Falconiformes. In *Proceedings of the Zoological Society of London*, Vol. 1902, pp. 277-319.

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

Radinsky LB. 1985. Approaches in evolutionary morphology: A Search for Patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1985. 16:1 14

Radinsky LB. 1987. *The evolution of vertebrate design*. University of Chicago Press, Chicago, 188 pp.

Raikow RJ. 1985. Locomotor system. En: King AS, McLelland J (eds). *Form and Function in birds*, Vol. 3, Academic Press, London, pp. 57–147.

Riesing MJ, Kruckenhauser L, Gamauf A, Haring E. 2003. Molecular phylogeny of the genus *Buteo* (Aves: Accipitridae) based on mitochondrial marker sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27(2): 328-342. doi:10.1016/S1055-7903(02)00450-5

Rocha Brito GR. 2008. Análise filogenética de Cathartidae (Aves) com base em caracteres osteológicos. (Phylogenetic analysis of Cathartidae based on osteological characters). Tesis de doctorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento Zoologia 331p.

Rohlf FJ. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. Pp 131-158 en L.F. Marcus, E. Bello y A. Garcia-Valdecasas (eds.) Contributions to Morphometrics. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.

Rohlf FJ. 2003. TpsRelw, version 1.35. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York.

Rohlf FJ. 2005. TpsDig, version 2.04. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York.

Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Systematic Zoology 39:40-59.

Seilacher A. 1991. Self-Organizing Mechanisms in Morphogenesis and evolution. En Constructiona Morphology and Evolution, ed: Schimidt-Kittler N y Vogel K, 251-271. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.

Shufeldt RW. 1887. A review of the muscles used in the classification of birds. J. Comp. Med. Surg. 8:321-344.

Schmidt-Nielsen K. 1990. Animal Physiology: Adaptation and Environment, 4th ed. Cambridge: Cambridge University Press.

Smith NC, Wilson AM, Jespers KJ, Payne RC. 2006. Muscle architecture and functional anatomy of the pelvic limb of the Ostrich (*Struthio camelus*). Journal of Anatomy 209(6):765-79. doi:10.1111/j.1469-7580.2006.00658.x

Sokal RR, Rohlf FJ. 2001. Biometry. New York: Freeman.

StatSoft Inc. 2005. STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.

Skutch AF. 1960. The laughing reptile hunter of tropical America. Animal Kingdom 63:115-119.

Skutch AF. 1971. A naturalist in Costa Rica. University of Florida Press, Gainesville, FL.

Snow, DW. 1978. An atlas of speciation in African non-passerine birds. Trustees of the British Museum (Natural History), London.

Stenon N. 1673. Historia musculorum aquilae. Acta Medica & Philosophica Hafniensia Ann 1671/1672 2:320-345.

Sushkin P. 1905. Zur Morphologie des Vogelskelets: vergleichende Osteologie der normalen Tagraubvögel (Accipitres) und die Fragen der Classification. Teil I. Grundeinteilung der Accipitres. Teil II. Falken und ihre nächsten Verwandten. Nouv. Mem. Sco. Imp. Natural. Moscou 16:iv-247.

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.

Sustaita D, Hertel F. 2010. In-vivo bite and grip forces, morphology, and prey-killing behavior of North American accipiters (Accipitridae) and falcons (Falconidae). *Journal of Experimental Biology* 213:2617-2628.

Sustaita D, Pouydebat E, Manzano A, Abdala V, Hertel F, Herrel A. 2012. Getting a grip on tetrapod grasping: form, function, and evolution. *Biol. Rev.* 26p. doi: 10.1111/brv.12010

Sytch VF. 1999. Morphology of locomotor apparatus of birds. St.P.-Uljanovsk, 520 p. (in Russian).

Thiollay JM. 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles). En: del Hoyo J, Elliott A, Saragatal J. (eds) *Handbook of the birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea fowl.* Lynx Edicions, Barcelona, pp 52-205.

Trejo A, Figueroa RA, Alvarado SO. 2006. Forest-specialist raptors of the temperate forests of southern South America: a review. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14:317-330.

Trejo A. 2007. Bibliografía comentada sobre aves rapaces de Argentina. *Hornero* 22:185-217.

Verstappen M, Aerts P, De Vree F. 1998. Functional morphology of the hindlimb musculature of the black-billed magpie, *Pica pica* (Aves, Corvidae). *Zoomorphology* 118:207-223.

Vizcaíno SF, de Iuliis G, Bargo MS. 1998. Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae). When anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution*, 5, 291-322.

Vogel K. 1991. Concepts of Constructional Morphology. 55-68. In Schmidt-Kittler, N. and Vogel, K. (eds). *Constructional Morphology and Evolution.* Springer, Heidelberg.

Volkov SV. 2003. The hindlimb musculature of the true owls (Strigidae, Strigiformes): morphological peculiarities and general adaptations. *Орнитология. Вып. 31:154-174.*

Thiollay JM. 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles). En: del Hoyo J, Elliott A, Saragatal J. (eds) *Handbook of the birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea fowl.* Lynx Edicions, Barcelona, pp 52-205.

Wainwright PC. 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *American Zoologist*, 31(4), 680-693.

Ward A, Weigl A, Conroy P. 2002 Functional morphology of raptor hindlimbs: Implications for resource partitioning. *The Auk* 119:1052-1052.

White CM, Olsen PD, Kiff LE. 1994. Family Falconidae (Falcons and Caracaras). En: del Hoyo J, Elliott A, Saragatal J. (eds) *Handbook of the birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea fowl.* Lynx Edicions, Barcelona, pp. 216-277.

Woods RW, Woods A. 2006. *Birds and mammals of the Falkland Islands.* WILDGuides, Hampshire, UK.

Zeffer A, Norberg LUM. 2003. Leg morphology and locomotion in birds: requirements for force and speed during ankle flexion. *Journal of Experimental Biology* 206:1087-1097.

Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer.* Elsevier Academic Press, San Diego, 416 pp.

Zinoviev AV. 2012. Apparatus of bipedal locomotion of hawks (Accipitridae, Falconiformes): History of study and morpho-functional peculiarities. Proceedings of the meeting commemorating the 150<sup>th</sup> anniversary of the birth of Nikolay N. Somov (1861-1923), Kharkov, Ukraine.

Zorzin G, Carvalho CEA, Carvalho Filho EPM. 2007. Breeding biology, diet, and distribution of the Black-chested Buzzard-eagle (*Geranoaetus melanoleucus*) in Minas Gerais, southeastern Brazil. Pp. 40-46 en Bildstein KL, Barber DR, Zimmerman A (eds.), Neotropical raptors. Hawk Mountain Sanctuary, Orwigsburg, PA.

**APÉNDICE**  
**FALANGES UNGUEALES**

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Descripción de las falanges ungueales

Se realizaron descripciones anatómicas por medio de observaciones directas y con lupa binocular. Para facilitar su descripción, el dígito I (D-I) fue descrito como si estuviera orientado anteriormente y no posterior como se ubica en posición natural.

Las falanges ungueales (FU) de cada dedo (I-IV) de ambos miembros fueron estudiados en 56 especímenes pertenecientes a nueve especies de la familia Falconidae y diez de Accipitridae (Tabla IV.1). Siguiendo a Fowler et al. (2009) se acepta que no hay variación en la morfología general de las FU debido al género (hembra o macho) o al estadio ontogenético.

### Medidas obtenidas en las falanges ungueales (Fig. V.4)

1. Largo de la falange, desde el tubérculo extensor hasta el extremo distal de la falange.
2. Largo del tubérculo flexor, desde la mitad del margen ventral de la carilla de articulación hasta el extremo más distal del tubérculo flexor.
3. Ancho de la carilla de articulación, en su porción media.
4. Alto máximo de la carilla de articulación.
5. Radio de la curvatura de la falange.
6. Ángulo de la curvatura de la falange.

### Índices

1. Alto/ancho de la carilla de articulación
2. Largo de la falange/largo del tubérculo flexor
3. Largo de la falange/radio de curvatura
4. Largo de la falange/ángulo de curvatura

### **Análisis elíptico de Fourier**

Otra manera de estudiar la forma utilizando morfometría geométrica es a través del análisis de contorno o **Análisis elíptico de Fourier**.

Se analizó el contorno de las falanges ungueales con el análisis elíptico de Fourier (software: SHAPE 1.2, Iwata y Ukai 2002). Este método descompone el contorno de una estructura determinada en elipses relacionados armónicamente (Kuhl y Giardina 1982). De cada elipse (también denominado armónico) se obtuvieron cuatro coeficientes:  $A_n$  y  $B_n$ , para el eje X y  $C_n$  y  $D_n$  para el eje Y. Finalmente se analizan los cambios que se van incrementando para las coordenadas de X e Y. Se utilizó el lado medial de las cuatro falanges ungueales de la pata derecha y, en caso de ausencia de algún dedo, se reemplazó con la imagen especular de la falange correspondiente de la pata izquierda. Se analizó la variación interespecífica y se examinó además la variación intraespecífica para dos especies en particular: *Geranoaetus melanoleucus* (Accipitridae) ( $n = 10$ ) y *Caracara plancus* (Falconidae) ( $n = 7$ ). Se eligieron 20 armónicos para evaluarlos por ACP, excepto por los tres primeros coeficientes del primer armónico, siguiendo las sugerencias de Crampton (1995). Estos tres armónicos se utilizan para estandarizar la translación, el tamaño y el primer punto digitalizado, por lo cual representa el mismo valor para todos los individuos.

### **Test de T**

Se realizaron test de T (software Statistica 7.1; Statsoft 2005) para comparar las medidas absolutas y los índices. Este test se eligió para identificar cual es la medida que mejor diferenciaba a los dígitos entre sí (Fowler et al. 2009). Para estos análisis los datos fueron transformados a logaritmos en base 10 y fue asignado un nivel de alfa de 0.05. Se le aplicaron, a su vez, correcciones de Bonferroni para ajustar el riesgo aumentado de error tipo I.

Las medidas originales e índices de los cuatro dedos de la pata derecha también fueron evaluados con un ACP, con correlación de la matriz de Pearson; software PAST (Hammer et al. 2001) con el fin de encontrar agrupaciones entre los dedos o especies.

## RESULTADOS

### Descripción general de las falanges ungueales (FU)

Comúnmente las FU de las aves rapaces diurnas muestran asimetría. Las FU se caracterizan por ser marcadamente curvas y tener un tubérculo extensor y flexor bien desarrollado que se orienta distalmente. El tamaño relativo de las falanges disminuye desde el dígito I al IV (Fig. II.18,19, AP.1), más notablemente en el dedo II al III mientras que los pares I-II y III-IV son más similares entre sí. La sección transversal del cuerpo (*corpus*) exhibe una región dorsal marcadamente convexa, los laterales son planos al igual que la base y una arista marcada divide estas dos caras. Esta arista es más evidente en Accipitridae que en Falconidae siendo esta característica la única diferencia existente entre estas dos familias a nivel macroanatómico. Un caso particular es el de *Elanoides forficatus* cuyas FU no tienen la cara ventral tan delimitada como el resto de los Accipitridae.

La carilla de articulación es cóncava, profunda, con una cresta dorsoventral que delimita las cótilas. Esta cresta puede o no estar desarrollada entre los dígitos, puede encontrarse ausente (*e.g. Falco sparverius*) o solo suavemente desarrollada (*e.g. Caracara plancus*). En otros casos, como *Accipiter striatus*, ambas cótilas están bien delimitadas solo en los dedos I y II pero no en los III y IV. Donde la cresta contacta con el borde ventral de la carilla, se delimita una prominencia –referida aquí como PM– (Fig. AP.2) y la carilla de articulación está lateralmente rotada con respecto al cuerpo en algunos dedos. El contorno de la carilla de articulación puede ser dorsoventralmente rectangular, circular o con forma de pera por lo cual es un carácter variable entre las rapaces diurnas analizadas.

En ambos lados del tubérculo flexor se ubica un par de forámenes ventrales para el pasaje de nervios y vasos (Fig. AP.2.c). En algunos especímenes, dos forámenes adicionales más pequeños se ubican en el medio del margen lateral de la carilla de articulación. Estos forámenes más pequeños se encuentran en algunos individuos de diferentes especies, aunque no en todos, pero cuando presentes, están en todos los

dedos. Un par de rebordes dorsales a los forámenes ventrales se extienden desde el margen lateral de la carilla de articulación hasta el tubérculo flexor; se corresponde con la porción ventro-proximal del estuche de queratina.

Una característica de pocas especies, como de *Geranoaetus melanoleucus* o *Buteo jamaicensis*, es la presencia de unas pequeñas marcas redondeadas en la porción ventral de cada cótila, localizadas a diferente altura entre sí (Fig. AP.2). Estas marcas corresponden al contacto con la falange preungueal. Las FU de *Rostrhamus sociabilis* son diferentes a las del resto de las rapaces en tanto son relativamente más largas y delgadas, con el tubérculo flexor menos desarrollado. *Ictinia plumbea* también muestra unas FU relativamente largas en los dedos I y II.

Varios caracteres resaltan la asimetría bilateral de la FU: (a) las cótilas de la carilla de articulación pueden diferir en tamaño y posición relativa, (b) una cótila puede estar más proximal que la otra o (c) puede estar más desplazada dorsoventralmente con respecto a la *facies plantaris*. En vista ventral, la prominencia media puede encontrarse desplazada medial o lateralmente y la orientación del tubérculo flexor puede ser medial o lateral. Además, los forámenes ventrales del tubérculo flexor están localizados en posiciones diferentes entre sí tanto con respecto al margen ventral de la carilla de articulación como con respecto al corpus de la falange. Estos caracteres serán considerados especialmente en la descripción comparada que sigue.

### **Dedo I**

La cótila medial es más distal y ventral que la lateral. En Falconidae, la cótila medial es mayor en la pata derecha. La prominencia media está más desplazada lateralmente. El foramen medial se encuentra más distal y ventral que el lateral y el tubérculo flexor se orienta medialmente (Fig. AP.1).

En *Caracara plancus*, la cótila derecha es mayor a la izquierda, indistintamente si corresponde a la pata derecha o izquierda; también la cótila medial tiene el margen dorsolateral recto. Este último carácter es importante en tanto permitió la asignación

de dedo y lado de pata para esta especie. Una prominencia medial debajo del foramen ventral también es característico de *C. plancus*.

La carilla de articulación difiere del dedo II en que este suele ser más ancha a la altura de la base.

### **Dedo II**

La carilla de articulación es simétrica excepto porque la cótila lateral es más distal. La prominencia media se encuentra medial y el foramen medial está más distal y dorsal que el lateral, aunque en los Accipitridae estos forámenes se encuentran a la misma altura. El tubérculo flexor se orienta lateralmente. En vista dorsal, la FU de *C. plancus* muestra una protrusión lateral distintiva de este tubérculo que permite la discriminación tanto de dedo como de lado de pata (Fig. AP.1,2).

### **Dedo III**

La presencia de una arista a lo largo de la cara medial del cuerpo distingue el D-III, permitiendo la identificación inequívoca tanto de lado como de número de dedo. Esta arista se encuentra en el medio del margen medial de la carilla de articulación, en vista proximal. Esto ocurre en todas las especies con alguna excepción como *Falco peregrinus*. Como consecuencia, se amplía la carilla de articulación derivando en un contorno más circular a diferencia de los otros dígitos en los cuales la carilla es más alta que ancha. La cótila medial es también la más distal y ventral que la lateral. La prominencia media usualmente no está desplazada y cuando esto ocurre, es lateral como ocurre en la mayoría de los accipítridos estudiados. El foramen medial es más distal y más dorsal que el lateral. En la mayoría de los casos, aunque no siempre, el tubérculo flexor puede estar orientado lateralmente (Fig. AP.1,2).

## Dedo IV

No es posible una generalización morfológica de las falanges del dedo IV porque la variabilidad de algunos rasgos es grande, en otros casos las diferencias no son conspicuas e incluso en algunos individuos no hay diferencia alguna. Como resultado se dificultó la asignación tanto de número como de lado al cual perteneciera el elemento analizado. En líneas generales, la falange del dedo IV es la más simétrica de los dedos. Cuando observamos una FU asimétrica en este dedo, la prominencia media es lateral, la cótila medial está localizada más ventralmente con respecto a la lateral y solo en la pata derecha, es más distal. El foramen medial en la pata izquierda puede encontrarse más dorsal que el lateral. La orientación del tubérculo flexor es lateral aunque solo para la pata izquierda (Fig. AP.1,2).

La Tabla AP.1 concentra los caracteres comparados de las FU de los cuatro dígitos.

## Test de T

El resultado de los test de T puede verse en las Tablas AP.2,3,4. A grandes rasgos, el ancho de la carilla de articulación, el largo del tubérculo, el radio de curvatura y el índice largo de falange / largo de curvatura no mostró diferencias significativas entre dedos. El dedo I no mostró ninguna diferencia significativa con el dedo II mientras que la mayor cantidad de variables con diferencia significativa fue con el dígito IV: el alto de la carilla de articulación, el largo de la falange, el ángulo de curvatura y el índice largo de la falange / radio de curvatura difirieron entre estos dos dedos.

## Análisis de componentes principales

El ACP de las diferentes medidas e índices de los cuatro dedos de la pata derecha mostró que no hubo segregación alguna, tanto todos los ACP de dedos juntos como evaluados por separado. Las FU de *Rostrhamus sociabilis* fueron la única excepción en el ACP de los índices en cada uno de los dedos.

El análisis de componentes principales para los armónicos obtenidos de los contornos de las falanges ungueales en vista lateral con el análisis de Fourier no vislumbró ninguna segregación ya sea sistemática o ecomorfológica cuando se evaluaban todas las especies entre sí. En cambio, analizando solo una especie con un número alto de individuos el resultado fue diferente. En este trabajo se analizó la variación para *Geranoaetus melanoleucus* y *Caracara plancus*. En *G. melanoleucus* el DIII se segrega del DI, DII y DIV (Fig. IV.53.a), los primeros dos CP explicaron el 76,62%. En *C. plancus* hubo una buena agrupación de los dedos I y II por un lado y III y IV por otro (Fig. AP.3) con un 70,19% de varianza explicada por los primeros dos componentes.

## DISCUSIÓN

Las características óseas cuantitativas permitieron la diferenciación de las falanges ungueales para cada dígito, con excepción del D-IV. Las FU del D-I y D-II son similares entre sí aunque tomadas en conjunto permiten efectuar una discriminación. El D-III y D-IV tienen características particulares que permiten fácilmente su distinción. El D-III presenta la arista medial mientras que el D-IV tiene marcada simetría bilateral.

El análisis cuantitativo tiene una utilidad limitada para discriminar falanges, especialmente analizándolo con componentes principales; los test de T, tanto con medidas e índices no mostraron diferencias significativas entre el D-I y II, concordando con la anatomía homogénea descrita cualitativamente.

El análisis de Fourier fue útil solo para discriminar a nivel intraespecífico entre falanges, en aquellas especies donde la cantidad de individuos lo permitió. El análisis de Fourier ha probado ser una poderosa herramienta para detectar diferencias complejas que no son posibles de observar a simple vista, cuando el estudio consiste en un gran número de individuos pero pertenecientes a pocas especies (e.g. Costa et al. 2008, 2010). En cambio, cuando se aplica el análisis de Fourier con muchas especies y baja cantidad de individuos por especies como el practicado en esta tesis, la herramienta pierde efectividad.

Otros estudios han mostrado diferencias de variables métricas de los dedos dentro de las aves rapaces diurnas y también, entre otros grupos de aves (Csermely y Rossi 2006, Csermely et al. 2012). Las FU de Accipitridae y Falconidae son superficialmente similares a aquellas de los Strigiformes: son fuertemente curvas, con un cuerpo robusto que se agudiza hacia el extremo distal para terminar en punta, con un tubérculo flexor y extensor desarrollado. Estos tubérculos ofrecen los sitios de inserción del *m. flexor digitorum longus*, *m. flexor hallucis longus*, *m. extensor digitorum longus* y *m. extensor hallucis longus* cuyo accionar posibilita el movimiento de los dedos. También comparten la presencia de los forámenes ventrales, una autapomorfía de estos tres grupos, tal como lo denotan Mayr y Clarke (2003). Todas estas características permiten la diferenciación de las FU de las aves rapaces. Sin embargo, las FU de Accipitridae y Falconidae muestran las dos aristas bien marcadas que delimitan la superficie ventral de la FU, un rasgo ausente en los Strigiformes (Mourer-Chauviré 1983) o en el águila pescadora (*Pandion haliaetus*) otorgándoles a estas FU una forma más esférica de su cuerpo. Con la excepción de *Elanoides forficatus* en donde están ausentes, estas aristas se encuentran más marcadas en Accipitridae que en Falconidae.

En este trabajo no encontramos ninguna característica, cualitativa o cuantitativa, que con certeza contribuya lograr determinaciones taxonómicas tanto a nivel genérico como específico. Solo en *Rostrhamus sociabilis*, las FU se distinguen inequívocamente tanto en el análisis con ACP de los índices como en la descripción cualitativa. El caracolero es un especialista extremo en su dieta, basando su alimentación en caracoles de agua dulce, del género *Pomacea* (Thiollay 1994). No es sorprendente que la morfología de sus FU difieran notoriamente de la de otras rapaces: falanges largas y estrechas, relativamente menos robustas que en las restantes rapaces dan cuenta de un hábito diferente de obtención de su alimento. Sin embargo, Fowler et al. (2009) afirman que cada familia de ave rapaz presenta alguna característica que las diferencia (e.g.: hipertrofia del dedo II en los Accipitridae, falanges grandes y fuertes en Pandionidae). Fowler et al. (2009) trabajaron con características métricas tomadas sobre especímenes taxidermizados y con el estuche córneo presente, y no sobre material óseo. Jollie (1976 1977a,b,c) también ha concluido que existen características

distintivas pero en un contexto comparativo donde los Accipitridae (salvo los buitres del Viejo Mundo como *Neophron*, por ejemplo) y Falconidae estaban agrupados según el autor por sus semejanzas las que a su vez eran contrastadas con la familia Cathartidae y los Accipitridae carroñeros del Viejo Mundo.

Como Fowler et al. (2011) determinaron, la morfología de la superficie de articulación interfalangeal es indicativa del stress que ocurre en el uso de la pata. Si las diferencias aquí están relacionadas con el soporte de la masa del animal, con la manera de obtener el alimento o un compromiso entre ambos, es objeto de estudios futuros. Cuando se observa un ave rapaz perchando, el dedo III se encuentra medialmente rotado con respecto a la pata. Dado que ese dedo soporta el mayor peso corporal durante la locomoción terrestre (Hopson 2001 en Glen y Bennett 2007) y también cuando percha, es posible que esta forma particular de los dígitos (*e.g.* borde medial característico de este dedo, y las demás características descritas) estén relacionadas a este aspecto.

En conclusión, con diferentes técnicas en esta tesis se buscó determinar la identidad de la falange en el número de dedo y miembro al que pertenecen. Los métodos cualitativos permitieron la discriminación de ambos con excepción del dígito IV. Con los métodos cuantitativos, por otro lado, las diferenciaciones fueron parciales ya que solo fue factible discriminar algunos dedos entre sí con algunas medidas (Test de T) o el número de dedo pero a nivel intraespecífico (análisis de Fourier). Desde el punto de vista cuantitativo no fue posible diferenciar FU aisladas. Desde el punto de vista cualitativo, algunos atributos permiten esta discriminación. Por ejemplo, el desplazamiento relativo de la cótila, la prominencia media en la carilla de articulación y la orientación del tubérculo flexor (Tabla AP.1).

Los resultados aquí descritos son parte de Mosto y Tambussi (2013).