

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

CARRERA DE DOCTORADO

Trabajo de Tesis presentado para obtener el título de
Doctor en Ciencias Naturales

**Crecimiento y desarrollo de los componentes musculares y óseos
asociados a la locomoción durante la vida postnatal de *Rhea americana***

(Aves: Palaeognathae)



Doctorando: Lic. Mariana B. J. Picasso

Directora: Dra. Claudia P. Tambussi

2010

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi directora, Claudia Tambussi por haber confiado en mí para desarrollar este tema, por su constante dedicación, apoyo y estímulo como directora y por ser una gran persona más allá de la incumbencia profesional.

A Javier Gelfo por su amor, empuje y apoyo, sin el cual nunca hubiera podido llevar adelante este proyecto.

A Dino (Federico Degrange) por su amistad, entusiasmo y ganas en la dificultosa tarea de ayudarme a diseccionar las aves adultas.

A Clelia por su amistad, su aguante y sus ricos mates.

A mi amiga Cecilia Morgan y a Guillermo Cassini por la ayuda en cuestiones estadísticas.

A mi familia: mi mamá María Marta, mi hermana María Marta y mis tíos María Mercedes y Juan Carlos que siempre se preocuparon y estuvieron presentes.

A mis amigas: Gabriela Spatari, Mariana Blanco, Mariana Tercic, Silvina Figoni y Paula Riccardi, que siempre se preocuparon y estuvieron presentes.

A Rosalía Sánchez y a Mateo y Lucas Gelfo.

También quiero agradecer a Gabriela Gorriti, Mariano Merino, Claudio Barbeito, Juan Castro y Andrés D'Angelo.

A los criadores Daniel Sarasqueta, Luis López, Carlos Aubone y Ernesto Berisso por su predisposición.

A mi Papá y a Lisandro

Índice general

Resumen en español.....	I
Resumen en inglés.....	III
I. INTRODUCCIÓN.....	1
I. A. Generalidades.....	1
I. B. Objetivos e Hipótesis.....	2
II. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES.....	4
II. A. Bipedalismo y cursorialidad.....	4
II. B. Patrón de desarrollo postnatal.....	7
II. C. El concepto de módulos locomotores y su relación con la historia de vida.....	9
II. D. Tamaño corporal y alometría.....	10
II. E. Las Palaeognathae.....	12
II. F. Las Ratitae.....	14
II. G. La Familia Rheidae y <i>Rhea americana</i>	16
II. H. Antecedentes en los estudios miológicos y osteológicos del miembro posterior en Ratites y en <i>Rhea americana</i>	17
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
III. A. Nomenclatura anatómica y abreviaturas institucionales.....	23
III. B. Procedencia del las aves utilizadas.....	23
III. C. Individuos analizados.....	24
III. D. Estudio de la musculatura.....	24
III. E. Estudio de las piezas óseas.....	26
III. F. Masa corporal de cada animal.....	27
III. G. Análisis de datos.....	28
III. H. Listado de abreviaciones utilizadas en el texto.....	30
IV. RESULTADOS.....	37
IV. A. Los músculos del miembro posterior de <i>Rhea americana</i>	37
IV. B. Masa muscular.....	66
IV. C. Alometría ontogenética de la musculatura.....	84

IV. D. La anatomía ontogenética de los huesos.....	88
IV. E. Morfometría ósea.....	110
IV. F. Alometría ontogenética de las piezas óseas.....	123
V. DISCUSIÓN.....	125
V.A. La masa muscular del miembro posterior de <i>Rhea americana</i> y su relación con la masa corporal.....	125
V.B. Los músculos de <i>Rhea americana</i> sus similitudes y diferencias con otras aves y su papel en la locomoción.....	128
V.C. El compartimiento muscular extensor versus el compartimiento muscular flexor.....	138
V.D. Los músculos flexores y extensores en cada articulación.....	139
V.E. Relación entre la anatomía muscular y los requerimientos de la carrera.....	141
V.F. Patrón de crecimiento de los músculos del miembro posterior.....	143
V.G. Patrón de crecimiento del esqueleto del miembro posterior de <i>Rhea americana</i>	145
V.H. Maduración de los huesos del miembro posterior y su importancia en paleornitología.....	148
V.I. Relación entre el desarrollo muscular y las superficies óseas de inserción.....	151
VI. CONCLUSIONES.....	155
VII. PERSPECTIVAS.....	161
VIII. BIBLIOGRAFIA.....	162

Índice de figuras

Figura II.1 Etapas de un ciclo de locomoción en <i>Meleagris</i>	20
Figura II. 2 Ubicación de los módulos locomotores en las aves.....	20
Figura II. 3 Resumen de las diferentes propuestas filogenéticas para las Palaeognathae.....	21
Figura III.1 Medidas tomadas en el Fémur.....	33
Figura III. 2 Medidas tomadas en el Tibiotarso.....	34
Figura III. 3 Medidas tomadas en el Tarsometatarso.....	35
Figura IV. 1 Músculos superficiales laterales.....	51
Figura IV. 2 Músculos superficiales mediales.....	51
Figura IV. 3 Músculo <i>iliofibularis</i>	52
Figura IV. 4 Músculos <i>iliotrochantericus medialis</i> y <i>cranialis</i>	52
Figura IV. 5 Músculos <i>iliofemoralis externus</i> e <i>iliotrochantericus caudalis</i>	53
Figura IV. 6 Músculos <i>iliofemoralis internus</i>	53
Figura IV. 7 Músculos <i>femorotibialis lateralis p. proximalis</i> y <i>p. distalis</i>	53
Figura IV. 8 Músculo <i>femorotibialis intermedius</i>	53
Figura IV. 9 Músculos <i>femorotibialis medialis</i>	53
Figura IV.10 Músculo <i>flexor cruris lateralis p. pelvica</i>	54
Figura IV.11 Músculo <i>flexor cruris lateralis p. accesoria</i>	54
Figura IV.12 Músculo <i>flexor cruris medialis</i>	54
Figura IV.13 Detalle de los tendones del músculo <i>flexor cruris medialis</i>	54
Figura IV.14 Músculo <i>caudofemoralis</i>	55
Figura IV.15 Músculos <i>ischiofemoralis</i> y <i>puboischiofemoralis</i>	55
Figura IV.16 Detalle de la inserción del músculo <i>obturatorius medialis</i>	56
Figura IV.17 Músculo <i>obturatorius lateralis</i>	56
Figura IV.18 Músculos superficiales de las caras craneal y caudal del tibiotarso.....	57
Figura IV.19 Músculos <i>fibularis longus</i> y <i>tibialis cranialis</i>	57
Figura IV.20 Músculo <i>extensor digitorum longus</i>	58
Figura IV.21 Vista general del músculo <i>gastrocnemius</i>	58
Figura IV.22 Músculo <i>gastrocnemius</i> extirpado y músculo <i>plantaris</i>	59
Figura IV.23 Detalle del origen del músculo.....	60
Figura IV.24 Músculos <i>flexor perforans et perforatus digitii II</i> y <i>flexor perforans et perforatus digitii III</i>	60
Figura IV.25 Origen del flexor hallucis longus.....	61
Figura IV.26 Músculos flexores <i>perforatus digitii II</i> , <i>flexores perforatus digitii III</i> y <i>flexores perforatus digitii IV</i> y el origen del <i>flexor digitorum longus</i>	61
Figura IV.27 Posición de los <i>flexores perforatus</i> y relativa con respecto al <i>flexor digitorum longus</i>	61
Figura IV.28 Músculo <i>flexor perforatus digitii II</i>	62
Figura IV.29 Músculo <i>flexor perforatus digitii III</i>	62
Figura IV.30 Músculo <i>flexor perforatus digitii IV</i>	62
Figura IV.31 Músculo <i>popliteus</i>	62
Figura IV.32 Cintura pélvica mostrando los sitios de origen de la musculatura del muslo.....	63
Figura IV.33 Fémur derecho y los sitios de origen e inserción de la musculatura.....	64
Figura IV.34 Región proximal del tibiotarso mostrando los sitios de origen e inserción.....	65
Figura IV.35 Masa promedio de cada músculo en cada edad.....	70
Figura IV.36 Masa muscular promedio y porcentaje que representa la masa muscular total.....	73

Figura IV.37 Porcentaje que representa cada músculo con respecto a la masa muscular total.....	74
Figura IV.38 Masa corporal promedio para cada edad.....	76
Figura IV.39 Porcentaje que representa cada músculo con respecto a la masa corporal en cada edad.....	77
Figura IV.40 Porcentaje que representan los músculos del muslo y la pata.....	79
Figura IV.41 Porcentaje que representan los músculos extensores y flexores con respecto a la masa corporal.....	80
Figura IV.42 Evolución de los porcentajes de flexión y extensión a través del tiempo.....	82
Figura IV.43 Tendencia (líneas) a través del tiempo de las proporciones de los músculos con alometría positiva.....	86
Figura IV.44 Tendencia a través del tiempo de las proporciones de cada músculo.....	87
Figura IV.45 Fémur de un ave adulta.....	95
Figura IV.46 Tibiotarso de un ave adulta.....	96
Figura IV.47 Tarsometatarso de un ave adulta.....	97
Figura IV.48 Morfología del fémur de a través de las edades no adultas.....	99
Figura IV.49 Aumento progresivo del tamaño del fémur a través de las edades.....	99
Figura IV.50 Regiones proximales y distales del fémur a través de las edades no adultas.....	100
Figura IV.51 Morfología del tibiotarso de a través de las edades no adultas.....	101
Figura IV.52 Aumento progresivo del tamaño del tibiotarso a través de las edades.....	102
Figura IV.53 Regiones proximales y distales del tibiotarso a través de las edades no adultas.....	103
Figura IV.54 Morfología del tarsometatarso de a través de las edades no adultas.....	104
Figura IV.55 Aumento progresivo del tamaño del tarsometatarso a través de las edades.....	105
Figura IV.56 Regiones proximales y distales del tarsometatarso a través de las edades no adultas.....	106
Figura IV.57 Miembro posterior del ejemplar MACN 14780.....	107
Figura IV.58 Detalle de las regiones proximales y distales del MACN 14780.....	108
Figura IV.59 Longitud promedio de las medidas tomadas en el fémur.....	114
Figura IV.60 Longitud promedio de las medidas tomadas en el tibiotarso.....	115
Figura IV.61 Longitud promedio de las medidas tomadas en el tarsometatarso.....	116
Figura IV.62 Comparación entre la región distal del fémur con la región proximal del tibiotarso.....	117
Figura IV.63 Comparación entre la región distal del tibiotarso con la región proximal del tarsometatarso.....	118
Figura IV.64 Longitud total promedio del miembro posterior en cada edad.....	119
Figura IV.65 Longitud que cada hueso aporta a la longitud total del miembro.....	120
Figura IV.66 Porcentaje que cada hueso del miembro representó con respecto a la longitud total del miembro.....	121

Índice de tablas

Tabla II. 1 Propuestas taxonómicas para las Palaeognathae vivientes.....	21
Tabla II. 2 Sinopsis de las principales publicaciones descriptivas sobre la miología del miembro posterior en Palaeognathae.....	22
Tabla II. 3 Fórmula miológica.....	22
Tabla III. 1 Cantidad de ejemplares utilizados.....	32
Tabla III. 2 Ejemplares utilizados por edad.....	32
Tabla III. 3 Músculos utilizados para calcular las funciones de extensión y flexión en cada articulación.....	36
Tabla IV. 1 Registros máximos y mínimos de masa corporal.....	76
Tabla IV. 2 Diferencias entre los porcentajes del muslo y la pata a través de las edades.....	80
Tabla IV. 3 Porcentaje de músculos extensores y flexores con respecto a la masa corporal.....	81
Tabla IV. 4 Incrementos sufridos entre las aves de un mes y adultos en cada músculo.....	83
Tabla IV. 5 Alometría de cada músculo del miembro posterior.....	85
Tabla IV. 6 Alometría de la masa muscular total del miembro posterior.....	85
Tabla IV. 7 Longitud de los huesos del espécimen fósil MACN 14780.....	109
Tabla IV. 8 Incremento de los huesos.....	122
Tabla IV. 9 Alometría de las diferentes medidas de los huesos del miembro posterior.....	124
Tabla V. 1 Porcentajes tomado de Hartman (1961).....	153
Tabla V. 2 Masa muscular extensora de las articulaciones en <i>Rhea americana</i> y otras aves adultas.....	154

Índice de apéndices

Apéndice 1. Sinonimia de la musculatura.....	179
Apéndice 2. Principales publicaciones sobre la miología del miembro posterior en Neognathae.....	178
Apéndice 3. Masa corporal y muscular tomada en cada músculo y en cada individuo.....	179
Apéndice 4. Principales acciones de los músculos.....	181
Apéndice 5. Movimientos del miembro durante la locomoción lenta.....	182
Apéndice 6. Medidas tomadas en el fémur de cada individuo.....	184
Apéndice 7. Estadística descriptiva de cada músculo.....	187
Apéndice 8. Estadística descriptiva de las medidas tomadas en los huesos.....	192
Apéndice 9. Estadística descriptiva de la masa corporal.....	197
Apéndice 10. Porcentajes que cada hueso representa con respecto a la longitud total.....	198
Apéndice 11. Porcentaje que cada músculo representa con respecto a la masa muscular.....	199
Apéndice 12. Log ₁₀ obtenidos para las masas de cada músculo.....	201
Apéndice 13. Log ₁₀ obtenidos para las medidas tomadas en el fémur, tibiotarso y tarsometatarso....	202
Apéndice 14. Anatomía del fémur, tibiotarso y tarsometatarso en las edades no adultas.....	205

RESUMEN

El objetivo de esta tesis es conocer cómo se desarrollan los músculos y los huesos de los miembros posteriores durante la vida postnatal de *Rhea americana* y la relación que presentan con respecto a la masa corporal para posteriormente conocer las posibles implicancias que estos rasgos pudieran tener en el estilo cursorial de locomoción. Se estudiaron un total de 22 ejemplares: 15 juveniles (de uno, tres, cinco y ocho meses de edad) y siete adultos de *Rhea americana*. En cada animal se tomó la masa corporal y la masa individual de 21 músculos del miembro posterior. Asimismo se analizó la variación métrica del fémur, tibiotarso y tarsometatarso. Se estudió macroscópicamente la maduración de las piezas óseas así como también la relación entre los accidentes óseos y el grado de desarrollo y extensión de los músculos para evaluar las implicancias que pudieran tener estos resultados en el campo de la paleobiología. La relación entre la masa corporal con la masa muscular (isometría o alometría) y con las diferentes medidas óseas fueron analizadas mediante regresión lineal.

La masa muscular del miembro posterior representa un alto porcentaje de la masa corporal en comparación con aves caminadoras o con aquellas cuya locomoción es predominantemente voladora. La masa de los músculos extensores predominan sobre los flexores y es el músculo *gastrocnemius* -extensor de la articulación tibiotarso-tarsometatarso- el de mayor masa en todas las edades de la vida postnatal de *Rhea americana*, representando entre 16-18% de masa corporal según las edades.

En todas las edades, el fémur es el hueso más corto representando entre 23-25% del largo total del miembro; el tibiotarso es el hueso más largo con un 38-39 % seguido por el tarsometatarso que presenta valores entre 33-36 %.

A través del crecimiento postnatal el m. *obturatorius medialis* es el que exhibe mayor incremento en su masa (unas 127 veces) seguido de los principales músculos extensores de las articulaciones. En general, los huesos del miembro posterior incrementan aproximadamente tres veces sus dimensiones.

La musculatura no presenta diferencias anatómicas en cuanto a los lugares de origen e inserción durante el crecimiento. En cambio, el tarsometatarso presenta rasgos

anatómicos muy diferentes entre las edades no-adultas y adultas. Además cada uno de los huesos presenta diferentes grados de maduración en sus extremos.

Gran parte de los músculos resultaron ser alométricos positivos. Los músculos relacionados con la extensión de los miembros (*iliotibialis lateralis*, *flexor cruris*, *femorotibialis*, *gastrocnemius*, *fibularis longus*), flexión de la articulación fémur-tibiotarso (*iliofibularis*) y la estabilización de la cadera (*obturatorius medialis*, *iliotrochantericus caudalis*) presentaron en generales valores mayores 1, 2 en su coeficiente de alometría. Este rápido crecimiento podría estar reflejando (sumado a la gran masa de estos músculos y los grandes incrementos que sufrieron) los requerimientos de la locomoción cursorial desde los primeros momentos de la vida.

El crecimiento de los huesos en relación a la masa corporal muestra un patrón de alometría que puede estar relacionada con el estilo locomotor cursorial: la alometría positiva del tarsometatarso, y las alometrías negativas del extremo distal del tibiotarso, proximal y distal del tarsometatarso contribuyen a generar un miembro estilizado y delgado, rasgos acordes a los requerimientos de la carrera.

El diferente grado de maduración que cada hueso presenta en sus extremos constituye una importante información a tener en cuenta en paleontología y arqueología. La ausencia de centros de osificación en el fémur y región distal del tarsometatarso, y la maduración más rápida del extremo distal del tibiotarso puede inducir a errores en la asignación de restos fragmentarios, esto es ejemplares juveniles pueden ser interpretados como adultos. Asimismo, la anatomía ósea de los miembros de *Rhea americana* no presenta un correlato preciso con el grado de desarrollo y extensión de la musculatura que se origina o inserta en ella. Utilizar esta información para inferir cómo era la musculatura en taxones extintos relacionados con las aves es una herramienta poco precisa y altamente especulativa.

La anatomía muscular y ósea durante la vida postnatal de *Rhea* parece reflejar desde temprana edad el compromiso con la locomoción cursorial. Hasta el presente no se conocen estudios de desarrollo muscular y óseo en distintos estadios de desarrollo postnatal en otras paleognatas, por lo cual queda por constatar si los rasgos encontrados en *Rhea* son debidos a restricciones filogenéticas o si es el resultado de procesos adaptativos.

ABSTRACT

The goal of this thesis is to describe and analyze the development of the hindlimb muscles and bones during the postnatal life of *Rhea americana* and the relationship between these elements and body mass to then analyze the possible implications of these traits on the cursorial locomotion of this bird. A total of 22 juveniles (one, three, five and eight months old) and adult specimens of *Rhea americana* were studied. Body mass and individual mass of 21 hindlimb muscles were measured in each individual. Metric variation of the femur, tibiotarsus and tarsometatarsus was also analyzed. Maturation of bones was studied macroscopically and the relationship between bone anatomical structures and degree of muscle development was analyzed to assess their possible implications for the field of paleobiology. The relationship of body mass with muscle mass (isometry or allometry) and the various bone measurements were analyzed through linear regression.

The hindlimb muscle mass represents a large percentage of body mass when compared with the values for walking birds or predominantly flying forms. The mass of extensor muscles is greater than that of flexors and the muscle *gastrocnemius* -extensor of the tibiotarsus-tarsometatarsus joint- shows greatest mass in all postnatal ages of *Rhea americana*, representing 16-18% of the body mass depending on the age.

In all ages, the femur is the shortest bone representing 23-25% of the total length of the limb; the tibiotarsus is the longest with 38-39% followed by the tarsometatarsus which represents 33-36% of total limb length.

Throughout postnatal development, *m. obturatorius medialis* exhibits greatest mass increase (about 127 times), followed by the main joint extensor muscles. In general, the dimensions of the hindlimb bones increase approximately three times.

The sites of muscle attachment do not display anatomical differences occur during growth. In contrast, the tarsometatarsus shows important anatomical differences between juveniles and adults. In addition, each of the bones presents different degree of maturation at the epiphyses.

Much of the muscles were found to be positive allometric. The muscles related to limb extension (*iliotibialis lateralis*, *flexor cruris*, *femorotibialis*, *gastrocnemius*, *fibularis longus*), flexion of the femur-tibiotarsus joint (*iliofibularis*) and pelvic stabilization

(*obturatorius medialis*, *iliotrochantericus caudalis*) showed higher values in the coefficient of allometry (greater than 1,2) were positively allometric with it. This fast growth (coupled with the large mass of these muscles and their large increases) could be reflecting requirements of cursorial locomotion that are present from very early life.

The growth of bones with respect to body mass shows an allometric pattern that could be related to the cursorial locomotor mode: the positive allometry of the tarsometatarsus, and the negative allometry of the distal end of the tibiotarsus and both proximal and distal ends of the tarsometatarsus contribute to create a slender limb, in agreement with the requirements of running.

The different degree of maturation of the epiphyses of each bone provides important information that should be considered in paleontological and archaeological works. The absence of ossification centers in the femur and distal tarsometatarsus, and the faster maturation of the distal end of the tibiotarsus, may lead to errors in the assignment of fragmentary remains; in other words, juvenile specimens could be interpreted as adults.

Likewise, the skeletal anatomy of the hindlimbs of *Rhea americana* does not display precise correlation with the degree of development and extension of the muscles attached to the bones. Thus, the use of this information to make inferences about muscular morphology in extinct relatives of birds is a highly imprecise and speculative approach.

During the postnatal life of *Rhea*, its skeletal and muscular anatomy appears to reflect a compromise with cursorial locomotion from an early age. Until the present, no other studies are known about skeletal and muscular development during the postnatal ontogeny of other palaeognathous birds; thus, future works will allow testing whether the features found in *Rhea* are due to phylogenetic restrictions or result from adaptive processes.

I. INTRODUCCIÓN

I. A. Generalidades

La estructura del miembro de los tetrápodos exhibe una gran diversidad, no sólo entre especies sino también entre los miembros anteriores y posteriores. Esta diversidad está correlacionada con el estilo locomotor y la historia de vida (Polly, 2007). No sólo los miembros presentan diferentes arreglos estructurales relacionados al tipo de locomoción (alas, aletas, etc.), sino también su crecimiento durante la vida postnatal puede experimentar diferentes velocidades. Por ejemplo, durante el crecimiento postnatal de *Alligator mississippiensis*, el largo de los miembros experimentan alometría negativa, lo que indica un decrecimiento ontogenético en la importancia de los miembros en la locomoción (Dodson, 1975). También en cetáceos los miembros anteriores experimentan alometría negativa durante su ontogenia postnatal (Dawson, 1994).

Las aves presentan una dualidad locomotora: sus miembros anteriores están modificados en alas, que les permiten la locomoción aérea y, consecuentemente, los miembros posteriores son los responsables obligados de la locomoción en tierra, por lo cual son bípedas. Tanto en la locomoción terrestre como en la aérea, existe una gran diversidad de estilos locomotores. Esto se debe a que la locomoción en las aves está determinada por la presencia de tres módulos locomotores (Gatesy y Dial, 1996): los miembros anteriores, los miembros posteriores y la cola, cada uno de ellos con desarrollo diferencial en concordancia con la diversidad en la modalidad de locomoción (Gatesy y Dial, 1996). Excelentes voladores como los Trochilidae (colibríes), presentan un gran desarrollo de l módulo correspondiente a los miembros anteriores, mientras que en el extremo opuesto, las Ratitae (como el ñandú, ave struz, e mú y casuario) que son aves especializadas en la cursorialidad, es el módulo de los miembros posteriores el que presenta gran desarrollo, en detrimento de los otros. El conocimiento de la biología locomotora tiene gran importancia en la historia evolutiva de las Aves, ya que puede ser vista como un cambio morfológico desde un tipo de locomoción dominada por los miembros posteriores en los grupos más basales (e.g. Palaeognathas, Galliformes), a una locomoción dominada por los miembros anteriores, en aquellos taxones más derivados (e.g. Passeriformes) (Dial, 2003, 2006).

El ñandú, *Rhea americana* junto con el choique, *Pterocnemia pennata*, son los únicos representantes actuales de las Ratitae-Palaeognathae en América del Sur, c lado

considerado basal dentro de las Neornithes (e.g. Cracraft, 1974; Livezey y Zusi, 2007). Esta condición de aves basales hace que las Palaeognathae sean el foco de numerosos estudios tendientes a dilucidar la evolución de las aves modernas. También son estudiadas como modelo en investigaciones relacionadas con la locomoción en dinosaurios bípedos (e.g. Carrano y Hutchinson, 2002). Además, la presencia de una especialización extrema en la locomoción constituye un buen ejemplo para determinar la relación entre estructura y función (Dickinson et al., 2000).

En cuanto a las investigaciones en *Rhea americana*, sólo han sido abordadas en el contexto de estudios filogenéticos (e.g. Bledsoe, 1988; Cracraft, 1974;) y comparativos con otras Palaeognathas (Pycraft, 1900). Asimismo, como aves precociales no existe conocimiento de cómo varía su anatomía durante el período de vida postnatal, por lo cual se desconoce cómo es el patrón de crecimiento de la musculatura y las piezas óseas del miembro posterior y cómo este se vincula con el tamaño corporal y el tipo de locomoción de esta especie.

I. B. Objetivos e Hipótesis

El propósito general de esta tesis es describir la anatomía muscular y ósea, y el patrón de crecimiento del miembro posterior de *Rhea americana* en la vida postnatal.

Los objetivos de esta tesis son:

1. Conocer cómo se relacionan los diversos músculos del miembro posterior y los diferentes segmentos óseos con respecto a la masa corporal durante la vida postnatal de *Rhea americana*.
2. Conocer cómo es el aspecto morfológico de los huesos y de los músculos durante la vida postnatal de esta especie.
3. Encontrar herramientas que disminuyan el nivel inferencial en las interpretaciones y reconstrucciones paleobiológicas.

Las hipótesis de trabajo son:

- H₁: no se producen cambios en el aspecto y morfología de los huesos ni en los músculos del miembro posterior de *Rhea americana* a través del desarrollo postnatal.
- H₂: existe crecimiento isométrico en los diferentes músculos del miembro posterior de *Rhea americana* con respecto a la masa corporal.
- H₃: existe crecimiento isométrico entre las piezas óseas del miembro posterior de *Rhea americana* con respecto a la masa corporal.
- H₄: Los músculos relacionados con el tibiatarso tienen predominio sobre los del conjunto pelvis/fémur.

II. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES DEL TEMA

II. A. Bipedalismo y cursorialidad

El bipedalismo se puede definir como la capacidad de moverse sobre los miembros posteriores. Las aves son exclusivamente bípedas ya que sus miembros anteriores están modificados en alas, debido a lo cual los miembros posteriores son los únicos involucrados en la locomoción terrestre. Las aves y los humanos son los únicos vertebrados exclusivamente bípedos (obligados), otros vertebrados pueden ocasionalmente moverse sobre sus miembros posteriores, es decir son bípedos facultativos como por ejemplo ciertos lepidosaurios y los primates antropoides. Este tipo de locomoción ha sido poco estudiada en las aves (Verstappen et al., 1998) a pesar de la importancia ecológica que posee la locomoción terrestre, especialmente en aquellas aves en las que los miembros posteriores constituyen el principal o el único medio de locomoción, como las Paleognatas y otras aves basales como los Galliformes.

En las aves el movimiento mayor del miembro posterior es el resultado de la desplazamiento del tibiotarso y el tarsometatarso y a que el fémur se caracteriza por mantenerse en posición casi horizontal y presenta muy poco movimiento con respecto a la cintura pélvica (Campbell y Marcus, 1992; Carrano y Biewener, 1999; Gatesy, 1990; 1999a,b; Gatesy y Biewener, 1991).

Las aves en tierra pueden utilizar las tres modalidades de locomoción presentes en el bipedalismo: caminar, correr o saltar (Alexander, 2004; Hutchinson y Gatesy, 2001;). Generalmente, el uso de uno u otro modo de andar se relaciona con los rangos de velocidades: caminar es el andar lento, mientras que correr o saltar es el resultado del aumento de la velocidad en el andar.

En la marcha bípeda, los miembros posteriores experimentan movimientos cíclicos (Fig. I.1), un ciclo completo se denomina zancada. En cada zancada, existe un momento en el cual el miembro contacta con el suelo, denominado fase de apoyo que es seguido por una fase de balanceo en la cual el miembro deja de contactar el suelo y es llevado hacia delante para comenzar una nueva fase de apoyo.

Las diferencias entre caminar, correr y saltar pueden ser explicadas siguiendo dos modelos: según el patrón de pisada (PP), o según el patrón de fluctuación energética (PFE) (Hutchinson y Gatesy, 2001). En PP, al caminar el pie pasa mayor tiempo en fase de apoyo que balanceo, mientras que al correr cada pie pasa menos tiempo en contacto con el suelo y como resultado, ambos pies en un momento dado no contactan con el suelo (fase aérea). Saltar se asemeja a correr, a ambos pies en fase aérea, pero se usan ambos miembros simultáneamente en cada fase del ciclo. En el segundo modelo, PFE, caminar resulta del pasaje de energía gravitacional a cinética, y correr o saltar se asemeja al comportamiento de un resorte, acumulándose energía elástica durante la fase de apoyo para luego ser liberada propulsando el cuerpo.

La especialización en la carrera fue denominada cursorialidad por Gregory (1912), basándose en el estudio anatómico de los mamíferos, aunque este término está fuertemente arraigado y su uso se ha extendido a otros grupos de vertebrados como las aves. Los animales cursoriales son aquellos que corren, o corren a menudo, largas distancias (Gregory, 1912; Stein y Casinos, 1997). La definición o caracterización de este estilo locomotor se ha realizado siguiendo diferentes perspectivas además de la anatómica, como la de la morfología funcional, la de análisis cinemáticos, o la de estudios del metabolismo (Carrano, 1999 y bibliografía allí citada), por lo cual definir el término rigurosamente resulta muy difícil (Coombs, 1978). La locomoción cursorial ha evolucionado tanto en depredadores como en presas, pero también brindan al animal la capacidad de desplazarse a lo largo de grandes distancias para ubicar recursos dispersos, o para movilizarse desde zonas donde los recursos están agotados hacia aquellas donde hay disponibilidad de ellos (Kardong, 1999).

En cuanto a las aves, pocos trabajos se dedican a analizar este estilo locomotor, en ellos los enfoques varían desde aquellos anatómicos hasta los cinemáticos: Engels, (1938) lo hace en *Geococcyx* (Correcaminos); Berger (1952) estudia la musculatura y patrón de locomoción en tres géneros de Cuculidae, incluyendo al cursorial *Geococcyx*; Alexander et al. (1979) y Alexander (1985) estudian específicamente a *Struthio* (Avestruz); mientras Abourachid (2001), y Abourachid y Re nous (2000) estudian a todos los géneros de paleognatas. Existe un amplio acuerdo en que *Rhea*, *Struthio*, *Dromaius* y *Casuaris* son

aves cursoriales, y A bourachid y Re nous (2000) lo confirman realizando un análisis cinemático de la locomoción en las Ratitae. Coombs (1978) incluye a las Ratites dentro de la categoría bípedos cursoriales que tienden a ser más especializados que los cuadrúpedos cursoriales (Coombs, 1978; Hildebrand, 1988). La especialización en este tipo de locomoción involucra cambios anatómicos y en el modo de andar (Wolff, 1991). En las aves, las modificaciones anatómicas implican los siguientes rasgos según Coombs (1978), Engels (1938) y Storer (1971) y:

- Miembros anteriores pequeños
- Miembros posteriores largos en relación al cuerpo
- Mayor alargamiento del tibiotarso y tarsometatarso en relación al fémur
- El tarsometatarso se alarga más que el tibiotarso
- La musculatura del miembro se concentra en los segmentos más proximales
- Reducción en la superficie de apoyo en el suelo
- Reducción de los dedos
- Masa corporal óptima en alrededor de los 50 kg

Las modificaciones que conllevan mayor rapidez son consecuencia del aumento de la longitud de la zancada y del ritmo o frecuencia de la zancada (Kardong, 1999). Una mayor longitud de zancada permite recorrer más terreno y cuanto mayor sea la frecuencia del movimiento de los miembros, más rápido se desplazará el animal.

Los miembros elongados, y especialmente aquellos que poseen los sectores distales como el zeugopodio y el autopodio más largos, favorecen mayores longitudes de zancada. También colabora la reducción de la superficie de apoyo en el suelo, dada por las condiciones digitígradas del autopodio.

Las altas frecuencias de la zancada favorecen que el extremo distal del miembro se aligere por presentar masa reducida y, consecuentemente, se reduce la inercia. Así los miembros de los animales corredores presentan la masa muscular concentrada en el extremo proximal del miembro, mientras que a los segmentos distales llegan largos tendones. De esta manera la extremidad es más liviana y puede moverse con mayor

facilidad y eficacia. También la reducción del número de dedos contribuye a lograr una mayor ligereza del miembro y mayor rapidez de movimiento.

Finalmente, cabe destacar que el hecho de poseer miembros largos y largos tibiotarso y tarsometatarso no siempre son indicadores directos de cursorialidad en las Aves (Gatesy y Middleton, 1997), ejemplo de ello son las aves vadeadoras, como los flamencos, que poseen largos tibiotarsos y tarsometatarsos, pero no son cursoriales.

II. B. Patrón de desarrollo postnatal.

Las aves neonatas presentan rasgos anatómicos y comportamentales muy diferentes a los adultos y que varían en cada taxón. Esta variación queda reflejada en dos grandes tipos de desarrollo postnatal: nidífugo o precocial y nidícola o altricial. La terminología nidífugo y nidícola fue introducida por Oken (1816 citado por Starck y Ricklefs, 1998) y, posteriormente, Sudeval (1836 citado por Starck y Ricklefs, 1998) propone la terminología precocial y altricial y esta última fue la que ganó mayores adeptos entre los científicos de habla inglesa (Starck y Ricklefs, 1998). Si bien ambos pares de vocablos son usados como sinónimos (nidífugo o precocial; nidícola o altricial), existen diferencias en el significado de ambas terminologías: nidífugo y nidícola hacen referencia al tipo de asistencia parental durante el período que el pichón permanece en el nido, en tanto precocial y altricial se refieren al estado de maduración ontogenético del pichón (Starck y Ricklefs, 1998). Si bien ambos términos se solapan, es más común el uso de precocial y altricial, modalidad utilizada en este trabajo.

Los pichones precociales se caracterizan por poseer plumón, ojos abiertos y capacidad de movilizarse a las pocas horas de nacer con sus miembros posteriores; pueden alimentarse y regular la temperatura corporal por sí mismos. Ejemplo de ello son las crías de Palaeognathae, de Galliformes o de Anseriformes, entre otros y presentan además, tasa de crecimiento más lenta que los altriciales (Ricklefs, 1973; 1979). En cambio, éstos últimos no poseen plumón al nacer, sus ojos están cerrados, no tienen movimientos coordinados, no se alimentan por sí mismos (son alimentados sus progenitores) y no

regulan la temperatura corporal. Ejemplo de ello son los pichones de Passeriformes o los de los Psittaciformes, entre otros.

Estas dos categorías son extremos de un gradiente entre una condición precocial y altricial. Dentro de la categoría precocial existen variaciones, como ocurre en los Rallidae y Gruidae, ya que los pichones son alimentados por sus padres durante la primera semana de vida; o el caso de ciertos Phasianidae, donde los padres detectan el alimento y se lo indican a los pichones para que ellos lo ingieran. En la categoría altricial, casos como los pichones de los Accipitridae o Strigidae, que nacen con plumón, poseen movimientos coordinados pero se quedan en el nido por largo tiempo y son alimentados por sus padres, constituyen otra categoría denominada semialtricial. Otra variación dentro del desarrollo altricial puede verse en los Columbidae cuyos pichones nacen con plumón, los ojos cerrados, poseen capacidades locomotoras reducidas, permanecen en el nido y son alimentados por sus padres.

Estas categorías de desarrollo postnatal fueron la base de las clasificaciones taxonómicas de las aves durante gran parte del siglo XIX, pero su uso fue abandonado luego de la publicación de “El Origen de las especies” (Darwin, 1859). A partir de entonces fueron los rasgos morfológicos los que tomaron el protagonismo en la clasificación aviana (Starck y Ricklefs, 1998). Aunque Starck y Ricklefs (1998) plantean un probable origen filogenético múltiple para la precocialidad y altricialidad en las aves, en términos generales se considera que el desarrollo precocial es primitivo ya que se lo encuentra en grupos de aves considerados basales en filogenias previas (i.e. Sibley y Alquist, 1990). Asimismo, este tipo de desarrollo está acompañado por comportamientos también considerados primitivos: construcción de nidos simples y mínimos cuidados parentales (Dial, 2003). La precocialidad y los rasgos reproductivos comportamentales que la acompañan, conforman uno de los ítems a tener en cuenta al estudiar las trayectorias evolutivas en las Aves (ver punto II.D.).

Las aves precociales y semiprecociales poseen los músculos de los miembros posteriores bien desarrollados desde el momento en que nacen. Esto coincide, obviamente, con la habilidad de los pichones de movilizarse inmediatamente, y los pocos estudios existentes indican que la masa muscular del miembro posterior crece al mismo ritmo que la

masa corporal (isometría) (Visser y Riecklefs, 1995). Si bien *Rhea americana* es una especie precocial, no se conoce cómo se relacionan los componentes óseos y musculares de miembro posterior con la masa corporal, aspecto interesante ya que es un ave especializada en la carrera a diferencia de las aves precociales previamente estudiadas que se caracterizan por ser caminadoras o nadadoras. Hasta el momento no se han realizado estudios focalizados en conocer cómo se comportan los diferentes órganos o partes del cuerpo en *Rhea americana* a lo largo del crecimiento postnatal, en tanto solo Navarro et al. (2005) realizaron la curva de crecimiento de la masa corporal de *R. americana* con interés en la cría comercial.

II. C. El concepto de módulos locomotores y su relación con la historia de vida

Gatesy y Dial (1996) introducen el concepto de módulos locomotores para hipotetizar sobre la evolución de la locomoción en el linaje de los Dinosaurios Theropodos y en particular la especialización en el vuelo de las aves. Un módulo locomotor es una subregión anatómica del sistema músculo-esquelético altamente integrados por lo que funciona como una unidad (Gatesy y Dial, 1996). Las aves poseen tres módulos locomotores (Fig. I.2): el módulo pectoral, formado por los miembros anteriores; el módulo caudal formado el pigostilo, las plumas tectrices y la musculatura asociada y el módulo de los miembros posteriores (o pélvicos) formados por los miembros posteriores. El módulo pectoral junto con el caudal interviene en el vuelo, mientras el módulo pélvico es responsable de la locomoción terrestre.

Estos módulos locomotores tuvieron una importancia clave en la radiación adaptativa de las aves (Gatesy y Dial, 1996), ya que el mayor o menor desarrollo de cada uno de ellos es acorde a los diferentes tipos de especializaciones locomotoras, e.g. en aquellas aves especializadas en el vuelo como los Trochilidae o Apodidae, los módulos locomotores pectoral y caudal están muy bien desarrollados, mientras sucede lo contrario en aquellas aves especializadas en la locomoción terrestre como las Ratites, en ellas el módulo locomotor del miembro posterior presenta el desarrollo principal.

Dial (2003) propone que la diversidad locomotora brindada por el desarrollo diferencial de los módulos locomotores está íntimamente relacionada con diferentes aspectos de la historia de vida de las aves: el tamaño corporal, el predominio de uno u otro módulo locomotor, el estilo de vuelo, el grado de maduración del pichón al nacer (precocial-altricial) y el tipo de cuidados parentales. Al examinar en conjunto estos parámetros, el autor concluye que en aquellos clados de aves basales como las Ratites se puede observar la tendencia a poseer mayores masas corporales y la preponderancia del módulo locomotor posterior; esto se traduce en aves especializadas en la locomoción terrestre (corredora o caminadora) con una u otra pobre capacidad de vuelo. Asimismo, son aves que construyen nidos precarios, los cuidados parentales son simples y los pichones son precociales. Dial (2003) concluye que estos parámetros varían conjuntamente tanto dentro como entre los clados avianos y que el estudio de la historia evolutiva de las aves considerando estos cinco parámetros, es una nueva y prometedora perspectiva de investigación.

II. D. Tamaño Corporal y Alometría

La forma, el tamaño corporal, y el tamaño relativo de las partes de un animal son las características más sobresalientes que influyen en la anatomía y funcionamiento de los órganos que lo componen (Liem et al., 2001) y afectando directamente los requerimientos mecánicos y fisiológicos (Wolff, 1991).

Cuando un objeto crece manteniendo sus proporciones se denomina semejanza (o similitud) geométrica o isometría. Si la forma del objeto permanece constante pero cambia el tamaño, las relaciones entre longitud, superficie y volumen cambian. El aumento de la dimensión lineal conlleva a que la superficie aumente al cuadrado de ésta, mientras el volumen aumenta al cubo. En un organismo este crecimiento geométrico no ocurre en todas sus partes, ya que responden a limitaciones que resultan de la interacción entre la geometría, las leyes físicas y la biología del organismo. Consecuentemente las distintas partes y órganos del cuerpo responderán creciendo a diferentes velocidades, generando disímiles proporciones entre longitud, superficie y volumen. La relación entre estos cambios de proporciones con respecto al tamaño corporal se conoce como alometría y es

una expresión de las relaciones funcionales que existen entre las partes del cuerpo (Wolff, 1991 y bibliografía allí citada). Identificar los cambios que puedan ocurrir en el crecimiento entre ciertas partes del cuerpo son importantes para interpretar la estructura de un animal ya que los cambios producidos en el tamaño, la forma o ambos pueden ser considerados adaptativos (Wolff, 1991). La presencia de alometría además ayuda a mantener un buen funcionamiento de los componentes de un animal que no ocurrían si el crecimiento ocurriera geométricamente (Emerson y Bramble, 1993, citado en Cardini y O'Higgins, 2005).

Si bien la noción de alometría fue tratada previamente por otros investigadores como Frederic Cuvier y Eugene Du bois (Gayon, 2000), fueron Huxley (1932) y posteriormente Huxley y Teissier (1936 a,b) quienes acordaron una fórmula algebraica para expresar y conocer la presencia de alometría. La ecuación propuesta por los autores fue la siguiente:

$$y = ax^b$$

En donde x es la magnitud del animal, medida a través de su masa corporal o de su longitud corporal (variable independiente); y es la magnitud (tamaño) del órgano o región corporal (variable dependiente); b corresponde a la pendiente de la recta y representa la tasa de crecimiento diferencial del órgano o región corporal en cuestión; a es una constante que no posee valor biológico ya que corresponde al valor de y cuando $x = 0$.

El valor del parámetro b indica si se está ante la presencia de isometría o alometría. La isometría ocurre cuando la región crece en la misma proporción y a la misma velocidad que la masa corporal, en estos casos $b=1$. Los casos de alometría se dan cuando b es diferente a la unidad: si $b > 1$ se trata de alometría positiva: el órgano o región posee una mayor tasa de crecimiento que el cuerpo (masa corporal o longitud); mientras si $b < 1$, se trata de alometría negativa: el órgano o región posee una menor tasa de crecimiento que el cuerpo (masa corporal o longitud). El valor de b puede ser también negativo, indicando que la región corporal u órgano en cuestión decrece a medida que aumenta la magnitud (masa corporal o longitud) del animal.

Los estudios de alometría pueden centrarse en la variación que exista entre los cambios de diferentes rasgos en un linaje de organismos (alometría evolutiva); estudiar las variaciones de individuos pertenecientes a una misma población y grupo de edad (alometría estática) o estudiar los cambios a través del crecimiento (alometría ontogenética).

En las a ves los estudios de alometría han centrado principalmente en la alometría estática o considerando la alometría entre diferentes especies (e.g. Alexander, 1983, 1985; Bennett, 1996; Cubo y Casinos, 1997; Green et al., 2001; Kirkwood et al., 1989; Maloy et al., 1979; Olmos et al., 1996; Prange et al., 1979;). En lo que se refiere a las Ratites sólo la alometría estática ha sido analizada (Alexander, 1979; Cubo y Casinos, 1997; Gatesy y Middleton, 1997). Bennet (1996) estudió la alometría estática del miembro posterior de aves con diferentes estilos locomotores y encontró que las desviaciones de la isometría pueden estar correlacionadas con los diferentes modos de vida existentes en las aves y las demandas anátomo-funcionales que éstos imponen. Esto no ha sido probado en el ámbito de la alometría ontogenética, y son pocos los estudios de este tipo dedicados a las piezas óseas o de la musculatura del miembro posterior (e.g. Carrier y Leon, 1990; Bennett, 2008). Los estudios de alometría ontogenética en los miembros son importantes porque pueden brindar información sobre cómo la especialización locomotora que posee el adulto afecta al sistema músculo-esquelético de los miembros durante la ontogenia (Lammers y German, 2002).

En cuanto a *Rhea americana*, no hay antecedentes de este tipo de análisis y solo Smith et al. (2010) analizaron, en el marco de un estudio mayor, la alometría ontogenética de los huesos del miembro posterior de otra Ratite: *Struthio camelus*.

II. E. Las Palaeognathae Pycraft, 1900

Las Neornithes tradicionalmente se dividen en dos grandes clados: Palaeognathae y Neognathae. Esta clasificación fue propuesta originalmente por Pycraft (1900) y perdura hasta la actualidad. Las Palaeognathae son aves no voladoras o con una pobre capacidad de vuelo, que actualmente sólo se encuentran distribuidas en el Hemisferio Sur. Dos agrupaciones se reconocen dentro de las Palaeognathae: Tinamiformes y Ratitae. La

primera, agrupa a las vulgárm ente conocidas como tinamúes o perdices americanas, incluidas en una única Familia -Tinamidae-, cuya distribución geográfica abarca América Central y del Sur. Se trata de aves de tamaño semejante a una gallina, poseen una pobre capacidad de vuelo y es el grupo más diverso de Palaeognathae, contabilizándose unas 47 especies (D'Avies, 2002), además de ser considerado el clado más basal dentro de las Palaeognathae (sensu Cracraft, 1974; Livezey y Zusi, 2001, 2007) (ver más adelante). En cambio, las Ratitae son aquellas Palaeognathae incapaces de volar que suman en total cinco familias y diez especies vivientes: los Rheidae con dos especies *Rhea americana* (Ñandú grande) y *Pterocnemia pennata* (Ñandú petiso) ambas en América del Sur; Struthionidae, con una sola especie, *Struthio camelus* (Avestruz) en África; Apterygiidae (Kiwis) con tres especies distribuidas en Nueva Zelanda: *Apteryx australis*, *A. owenii*, *A. haastii*; Casuariidae (Casuarios) con tres especies: *Casuaris casuarius*, *C. benetti*, *C. unappendiculatus* distribuidas en Australia y Nueva Guinea, y la familia Dromaiidae con una sola especie: *Dromaius novaehollandiae* (Emú) en Australia.

Las Palaeognathae se distinguen de las Neognathae además por la presencia de ciertos rasgos anatómicos, especialmente la estructura del paladar (paladar paleognato) que junto con otras peculiaridades de su anatomía y biología, por más de una centuria han sido objeto de numerosos estudios y debates abocados a esclarecer la monofilia o polifilia de las Palaeognathae y su condición de grupo basal, o derivado, dentro de las Neornithes. Actualmente, varios estudios anatómicos (Bledsoe, 1988; Cracraft, 1974; Lee et al., 1997; Livezey y Zusi, 2001, 2007; Mayr y Clarke, 2003) y moleculares (Cooper et al., 2001; Paton et al., 2002; Prager et al., 1976; Sibley y Ahlquist 1990; Slack et al., 2007; van Tuinen et al., 1998), sustentan la monofilia de las Palaeognathae y su condición de clado basal con respecto a las Neognathae. Además, todos concuerdan que dentro de las Palaeognathae, los Tinamiformes tienen una posición basal con respecto a las Ratitae.

Sin embargo, otros resultados han llegado a conclusiones distintas a las mencionadas más arriba. Estudios basados en rasgos anatómicos plantean la posible parafilia o polifilia de las Palaeognathae (e.g. Houde y Olson, 1981), planteando un origen independiente de los Tinamiformes y Ratitae, ya sea a partir de diferentes grupos de aves dentro de la radiación de Palaeognathae o a partir de diferentes grupos de aves Neognathae.

Los análisis basados en rasgos moleculares de Härlid et al. (1997, 1998) y Härlid y Arnason, (1999), si bien consideran a las Palaeognathae un grupo monofilético, cuestionan la posición basal dentro las Neornithes, ya que según estos autores serían los Passeriformes el clado más basal, mientras las Palaeognathae quedan agrupadas con los restantes grupos de Neognathae analizados. Finalmente, cabe mencionar los trabajos de Hackett et al. (2008) y Phillips et al. (2010), en donde presentan a la Familia Tinamidae como un clado anidado dentro de las Ratites, no concordando con los demás trabajos en la divergencia Tinamidae-Ratitae. Más allá de estas posturas, existe un amplio acuerdo en considerar a las Palaeognathae como un clado basal y monofilético, en el cual los Tinamidae son considerados basales con respecto a las Ratitae, visión que es seguida en esta tesis.

II. F. Ratitae Merrem, 1813

Las Ratitae deben su nombre a la particularidad de su esternón: no presenta quilla, por lo que su aspecto es lano, en latín *ratis* significa balza, en contraposición a los Tinamiformes y las Neornithes que sí presentan quilla en el esternón.

Son aves terrestres de gran porte (entre 1m y 2,75 m) que dependen exclusivamente de sus miembros posteriores para movilizarse. Éstos son elongados, permitiéndoles lograr mayor velocidad durante la carrera (Davies, 2002) por lo que son consideradas aves cursoriales (salvo *Apteryx sp.*, Abourachid y Renous, 2000). En lo que respecta a su biología reproductiva, las Ratites construyen nidos precarios, y la incubación de los pichones queda a cargo del macho. Esto no ocurre en *Apteryx haastii* y *Struthio camelus* donde las hembras permanecen junto al macho y colaboran en la incubación. Los períodos de incubación son extensos (más de 30 días) y los pichones al nacer son precociales y permanecen bajo la protección del macho por varios meses (salvo en *Struthio camelus* y *Apteryx haastii*) donde ambos sexos cuidan a los pichones como se mencionó previamente).

En lo que respecta a las relaciones de parentesco entre las diferentes familias de Ratitae no existe consenso y consecuentemente la taxonomía suprafamiliar varía con cada propuesta filogenética (en la tabla II. 1 se pueden ver dos ejemplos de ello). Los estudios basados en rasgos anatómicos como el de Cracraft, (1974), Lee et al. (1997) y Livezey y

Zusi (2001) (Fig. II.3A) presentan a los Apterygiidae como el clado más basal de Ratitae, mientras las restantes especies forman un grupo monofilético, en el cual Rheidae y Struthionidae forman una agrupación monofilética y lo mismo sucede con Casuariidae y Dromaiidae. Bledsoe (1988) (Fig. II.3B), quien utiliza sólo los caracteres postcraneos, muestra una filogenia muy similar a la de Cracraft, (1974), pero se diferencia en que la familia Apterygiidae es el grupo hermano del clado formado por Cassuaridae y Dromaiidae.

Los estudios moleculares como los de Prager et al. (1976), van Tuinen et al. (1998) y Slack et al. (2007) presentan propuestas filogenéticas muy similares (Fig. II.3 C) en donde Struthionidae es el taxón más basal con respecto al clado formado por Rheidae, Apterygiidae, Casuariidae y Dromaiidae. En este último clado, Rheidae es el grupo hermano del clado formado por las Ratitae australianas. Cooper et al. (1992, 2001) (Fig. II.3 F) presenta una filogenia a fin, pero en ella Rheidae es el grupo hermano del clado formado por Struthionidae más las Ratitae australianas. Sibley y Alquist (1990) presentan dos posibles cladogramas para las Ratites (Fig. II.3 D y E): en uno, (Fig. II.3 D) los Struthionidae es el clado más basal y el grupo hermano del clado formado por Rheidae más todas las Ratites australianas, resultado también encontrado por Haddrath y Baker (2001) y Paton et al. (2002); en el otro (Fig. II.3 E) Rheidae y Struthionidae forman un clado el cual a su vez es el grupo hermano del clado formado por las Ratites australianas.

Las propuestas filogenéticas más recientes para las interrelaciones entre las Ratitae son las de Bourdon et al. (2009), que utiliza rasgos anatómicos, y la de Phillips et al. (2010) que utiliza ADN mitocondrial que fue comentada más arriba. Bourdon et al. (2009) (Fig. II.3 G) proponen dos cladogramas: los Apterygiidae por un lado y el resto de las ratites por el otro. En esta última agrupación Struthionidae es el grupo hermano del grupo monofilético formado por Rheidae, Casuariidae y Dromaiidae, siendo hasta la fecha el único estudio basado en datos anatómicos que avalan la relación estrecha entre las Ratitae australianas y sudamericanas y que fue planteada en los trabajos con datos moleculares de Prager et al. (1976), Slack et al. (2007) y van Tuinen et al. (1998).

El tema está lejos aún de alcanzar un acuerdo, aunque en general es común que se siga la sistemática propuesta por Sibley y Alquist (1990).

II. G. La familia Rheidae (Bonaparte, 1853) y *Rhea americana* (Linné, 1758)

La Familia Rheidae está representada en la actualidad por dos especies, *Rhea americana* (ñandú grande) y *Pterocnemia pennata* D'Orbigny 1834 (ñandú petiso). La familia se distribuye en América del Sur, *R. americana* desde la Argentina hasta Brasil en donde ocupa ambientes de tipo pampeano y chaqueño, campos y cerrado, respectivamente. *Pterocnemia pennata* en cambio, se distribuye en estepas altoandinas y patagónicas desde el noroeste y la Patagonia de Argentina hasta el norte de Chile, Bolivia y Perú. El registro fósil de la familia se conoce desde el Paleoceno, tanto de Argentina como Brasil, y hasta el momento se contabilizan cinco especies extintas (Tambussi, 1995).

Rhea americana, conocida vulgarmente como ñandú o ñandú grande es el ave más grande de América del Sur. Puede alcanzar 1,50 m de altura y pesar 25 kg (Folch, 1992). Sus alas es tan poco de sarrolladas siendo nula su capacidad de vuelo por lo cual la locomoción depende exclusivamente de sus miembros posteriores. *Rhea americana* es un ave corredora-caminadora que puede llegar a velocidades de hasta 60 km/h (Folch, 1992), que la hace casi tan buena corredora como el avestruz africano que alcanza hasta 80 km/h (Folch, 1992). Sus miembros posteriores se caracterizan por su gran desarrollo y la reducción de sus dedos a tres debido a la pérdida del dedo I, mientras los dedos II, III y IV se dirigen anteriormente, siendo el dedo III el más desarrollado. Esta condición es denominada tridactilia y es una de las anatomías pedales más comunes ya que se la encuentra en 16 familias, siendo solo superada por la anisodactilia que está presente en 61 familias (Raikow, 1985).

Los ambientes en los que habita *Rhea americana* incluyen sabanas con pastizales altos y arbustos bajos esparcidos, así como también sabanas arboladas y campos cultivados (Davies, 2002; Narosky e Izurieta, 2003; Olrog, 1984). Salvo la cordillera -aunque puede habitar hasta 2000 m de altura (Folch, 1992)- y la provincia de Misiones, en la Argentina su distribución geográfica es amplia, desde el norte del país hasta el norte de la provincia de Río Negro.

El ñandú grande es una ave gregaria y sedentaria, pudiendo llegar a formar grupos de hasta 30 individuos (Davies, 2002). Se alimentan predominantemente de materia vegetal y en menor medida de insectos y pequeños vertebrados.

En la época de reproducción, los machos establecen un territorio y forman harenes. Construyen un nido precario que consiste en una depresión de uno a dos metros de diámetro, en la que coloca vegetales. Las hembras depositan los huevos y el macho es el encargado de incubarlos y también de cuidar a los pichones. La postura suele ser numerosa, entre 13 y 30 huevos (Folch, 1992) y su incubación oscila entre 35 y 40 días (Folch, 1992). Los pichones al nacer pueden valerse por sí mismos y al año de edad, el juvenil alcanza el tamaño del adulto, pero madura sexualmente a los dos o tres años (Folch, 1992).

Actualmente, ambas especies de Rheidae poseen interés económico. De ellas se obtiene principalmente carne y subproductos como las plumas, cuero, hígado y aceite. Son estudiadas intensivamente en aspectos ecológicos, etológicos y poblacionales con objetivos conservacionistas y para lograr un buen manejo de las poblaciones silvestres y en cautiverio (Martella y Navarro, 2006). La cría en cautiverio se lleva a cabo en establecimientos específicos para tal fin y puede ser extensiva, semi-intensiva o intensiva (Maceira, 2003). En cualquiera de los tres sistemas la alimentación de las aves consiste en pasturas plantadas en el predio complementadas con alimento balanceado y/o granos (Maceira, 2003). A pesar de la importancia tanto económica como evolutiva de los Rheidae, numerosos aspectos de su anatomía se desconocen o la información existente es producto de estudios restringidos y realizados a finales del siglo XIX.

II. H. Antecedentes en los estudios miológicos y osteológicos del miembro posterior en Ratites y en *Rhea americana*

La miología del miembro posterior en las Palaeognathae fue estudiada principalmente durante el siglo XIX (tabla II. 2) y unos pocos trabajos datan del último decenio (e.g. Gagniel et al, 2004; Patak y Baldwin, 1998). La mayoría de los trabajos dedicados a la miología del miembro posterior de *Rhea* fueron realizados superficialmente en el marco de estudios comparativos con otras Ratites: Gadow (1880), Firbas y

Zweymüller (1971), Pycraft (1900) y Solo Haugthon (1867a) y Sudilovskaya (1931) se abocaron con detalle a la musculatura de *Rhea americana*.

Los trabajos nombrados utilizaron sólo adultos, un bajo número de ejemplares (uno o dos o no fue aclarada la cantidad de ejemplares analizados) y la terminología utilizada es antigua y disímil en cada uno de ellos. Otros inconvenientes de estas investigaciones radican en la disparidad en el nivel de análisis: la musculatura fue estudiada en todo el miembro posterior sólo en el trabajo de Gadow (1880) y en el de Sudilovskaya (1931), mientras que Firbas y Zweymüller (1971) y Pycraft (1900) estudiaron la musculatura del asociada a la cintura pélvica y el fémur (muslo), e l primero con fines sistemáticos-comparativos y los segundos a bocados especialmente a la articulación cintura pélvica-fémur y sus movimientos. Haugthon (1867b), si bien abarca toda la musculatura del miembro posterior (salvo los músculos del tarsometatarso y los de dos) en su estudio, realiza descripciones someras e incompletas por lo que son difíciles de interpretar.

Cabe mencionar que históricamente los estudios en los músculos del miembro posterior de las aves estuvieron focalizados en su supuesto valor sistemático. Garrod (1873, 1874) notó que la presencia de ciertos músculos del muslo variaba mucho en los diferentes grupos de Aves, y creó la fórmula miológica con el objetivo de poder utilizarla con fines sistemáticos y filogenéticos. La fórmula se realizaba consignando la presencia de los músculos del muslo de su valor sistemático, simbolizándolos con diferentes letras (tabla II. 3). Sin embargo el valor sistemático de esta fórmula es muy limitado debido al desconocimiento de dos aspectos fundamentales: primero, la miología del miembro posterior en numerosas aves queda aún por ser estudiada, y segundo también el patrón de variación miológica, ya que generalmente se usan pocos individuos en los estudios realizados para tal fin (Berger, 1959; George y Berger, 1966; Berman et al., 1990). En forma semejante a Garrod, pero con una aproximación más moderna, McKittrick (1991) realizó un análisis cladístico de la musculatura del miembro posterior en Neognathae y concluye que un único conjunto de rasgos no es útil para tratar de dilucidar la filogenia y sistemática de las aves. Finalmente, cabe mencionar que la miología del miembro posterior en Neognathae es más abundante (Apéndice 2), aunque son numerosos los géneros que

quedan aún por ser estudiados (George y Berger, 1966) y esta situación no ha cambiado hasta el presente.

En cuanto a la osteología de las Ratites los trabajos descriptivos osteológicos se focalizaron específicamente en el paladar debido a su condición de rasgo “clave” en la sistemática de las aves (e.g. Bock, 1963; Gussekloo y Zweers, 1999; Gussekloo y Bout, 2002; Huxley, 1867; McDowell, 1948). Pocos trabajos se han dedicado a la anatomía postcraneana y los estudios específicos en *Rhea* –como ocurre con los de la miología- son escasos, antiguos y suelen formar parte de estudios comparativos con otras Ratites (ver más adelante). Cunningham (1871) se centra en todo el sistema esquelético de las especies de la familia Rheidae con el objetivo de hallar diferencias entre ellas, y Pycraft (1900) estudió e ilustró detalladamente la anatomía ósea de las Ratitae comparando todos los géneros con el objetivo de dilucidar las relaciones de las Ratites con el resto de las aves y el parentesco entre las familias. Posteriormente Cracraft (1974) y Bledsoe (1988) estudian las piezas óseas del miembro posterior con la finalidad de realizar análisis filogenéticos cladísticos. Tsuihiji (2004) estudia las vértebras y el sistema ligamentario del cuello de *Rhea americana* con el objetivo de obtener información actualizada para ser aplicada en estudios anatómicos y morfofuncionales en Dinosaurios. También son muy valiosos los aportes al conocimiento de la anatomía ósea postcraneana de Rheidae realizados por los hallazgos de ejemplares fósiles de esta familia en Argentina (e.g. Ameghino, 1882, 1891; Ameghino y Rucconi, 1932; Moreno y Mercerat, 1891; Tambussi, 1989, 1995; Tonni y Tambussi, 1986). Finalmente, cabe mencionar los aportes de Fowler (1991) y Sales (2006). El primero, ofrece un panorama comparativo de la anatomía general de las Ratites desde un punto de vista clínico-veterinario; el segundo, compendia valiosa información en todos los aspectos biológicos sobre *Rhea americana*.

Por lo expuesto se puede observar que la información anatómica disponible sobre *Rhea* es reducida, fragmentaria, heterogénea, antigua y en muchos casos estas publicaciones resultan difíciles de obtener.

Figura II.1: Etapas de un ciclo de locomoción en *Meleagris* (modificado de Gatesy, 1999a)

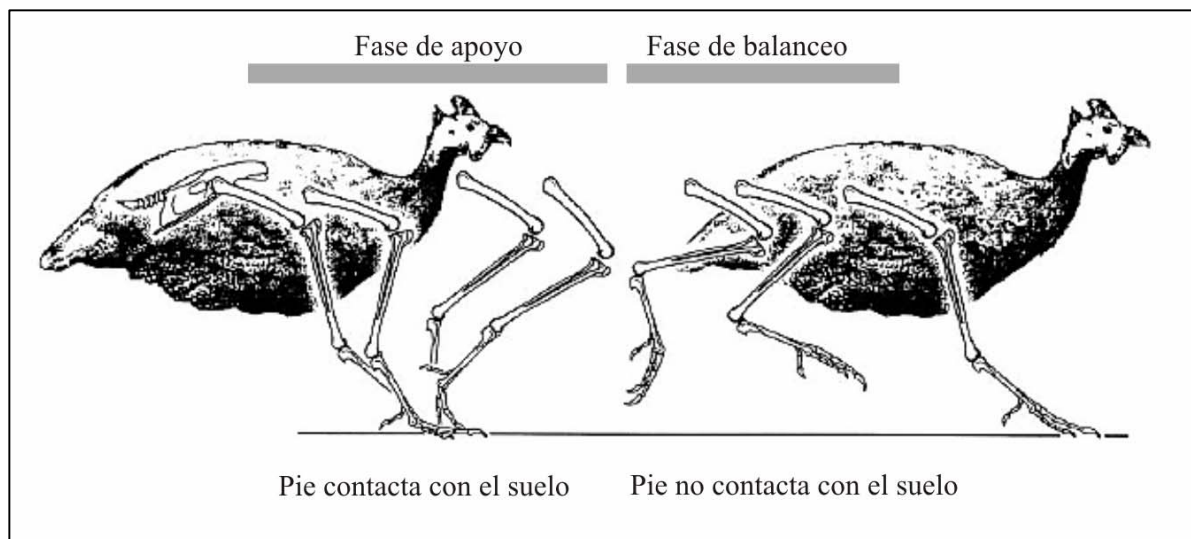


Figura II.2: Ubicación de los módulos locomotores en las aves (modificado de Gatesy y Dial, 1996)

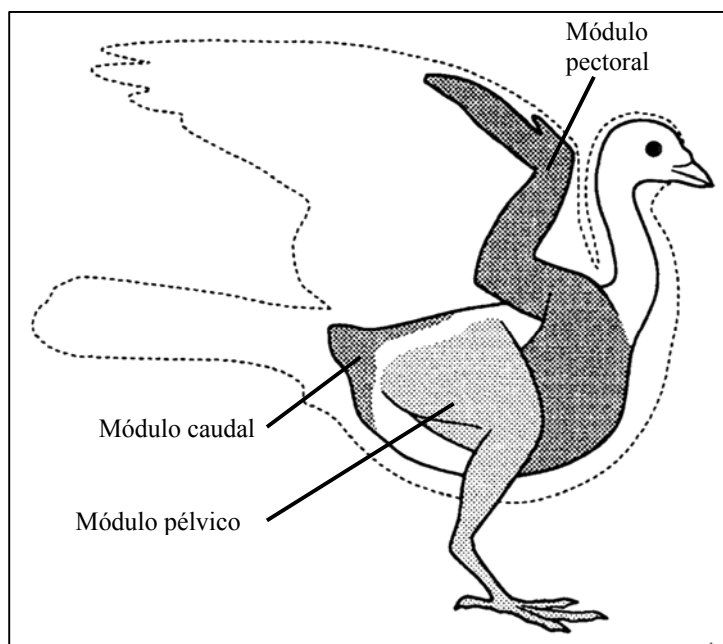


Tabla II. 1: Algunas propuestas taxonómicas para las Palaeognathae vivientes

SIBLEY y ALQUIST (1990), basada en hibridación de ADN	LIVEZEY y ZUSI (2007) basada en caracteres osteológicos
Infraclase Eoaves	Cohorte Palaeognathae
Parvclase Ratitae	Subcohorte Crypturi
Order Struthioniformes	Superorden Dromaeomorphae
Suborden Struthioni	Orden Tinamiformes
Familia Sruthionidae	Familia Tinamidae
Familia Rheidae	Subcohorte Ratitae
Suborden Cassuarii	Superorden Apterygimorphae
Familia Cassuariidae	Orden Apterygiformes
Familia Dromaiidae	Familia Apterygidae
Familia Apterygiidae	Superorden Casuariimorphae
Orden Tinamiformes	Orden Casuariiformes
Familia Tinamidae	Familia Casuariidae
	Familia Dromaiidae
	Superorden Struthionimorphae
	Orden Struthioniformes
	Familia Struthionidae
	Familia Rheidae

Figura II.3: Resumen de las diferentes propuestas filogenéticas para las Palaeognathae.

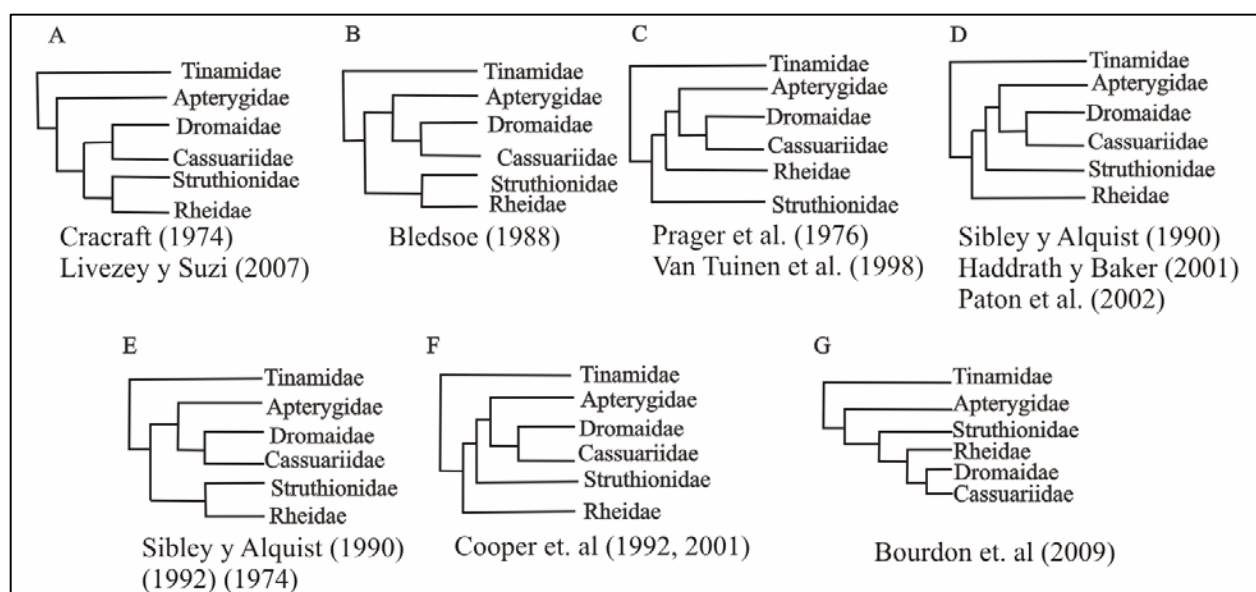


Tabla II. 2. Sinopsis de las principales publicaciones descriptivas sobre la miología del miembro posterior en Palaeognathae.

PALAEOGNATHAE	
Autores	Taxa
Haughton (1865)	<i>Struthio</i>
Haughton (1867a,b)	<i>Rhea</i> y <i>Dromaius</i>
Owen (1849)	<i>Apteryx australis</i>
Gadow (1880)	Ratites
Sudilovskaya (1931)	Ratites
Hudson et al. (1972)	Tinamidae
McGowan (1979)	<i>Apteryx australis</i>
Mellet (1994)	<i>Struthio</i>
Pavaux y Lignereux (1995)	<i>Struthio</i>
Patak y Baldwin (1998)	<i>Dromaius</i>
Gangl et al. (2004)	<i>Struthio</i>

Tabla II. 3. Fórmula miológica, basado en George y Berger (1966)

Músculo L	etra
Caudofemoralis pars caudalis	A
Caudofemoralis pars pelvica	B
Iliotrochantericus medialis	C
Iliofemoralis externus	D
Iliofemoralis internus	E
Plantaris	F
Popliteus	G
Flexor cruris lateralis pars pelvica	X
Flexor cruris lateralis pars accesoria	Y
Ambiens	Am
V Vinculu	m

III. MATERIALES Y MÉTODOS

III. A. Nomenclatura anatómica y abreviaturas institucionales

La nomenclatura anatómica utilizada, salvo que sea aclarado específicamente, es la sugerida por Vanden Berge y Zweers (1993) para la miología y Baumel y Witmer (1993) para la osteología. En Apéndice 1 se brinda la sinonimia de los nombres de los músculos.

En las descripciones cualitativas de los músculos y las piezas óseas en la sección Resultados, se hace uso de la terminología anatómica en latín, destacada en cursiva. Sin embargo se hace uso de los nombres vernáculos para las piezas óseas más familiares del miembro posterior de las aves: fémur (*femur*), tibiotarso (*tibiotarsus*) y tarsometatarso (*tarsometatarsus*).

III. B. Procedencia de las aves utilizadas

Los individuos de *Rhea americana* estudiados en este trabajo provienen de los siguientes criaderos ubicados en la Provincia de Buenos Aires: Establecimientos López (Propietario: Luis López, Dirección: Calle 1328 y 1371, Florencio Varela); C.E.D.G.Ñ, Los Charitos (Propietario: Daniel Cepeda, Dirección: Ruta 3 Km. 81,5 Cañuelas); Los Talas (Propietario: Carlos Aubone, Dirección: Establecimiento Camarón Chico, Pila); Establecimientos del Sur (Propietarios: Ernesto Berisso, Hugo Gancedo, Gastón Osvaldo, Dirección: Ruta 6, Cañuelas)

También otras Instituciones donaron aquellos ejemplares fallecidos por causas naturales: Jardín Zoológico y Botánico de La Ciudad de La Plata (Dirección: Av. 52 y 118, La Plata); ECAS (Establecimiento de Cría de Animales Salvajes (Dirección: Camino Parque Centenario km 16,2, La Plata). Asimismo el Médico Veterinario Daniel Sarasqueta (INTA Bariloche) donó ejemplares de *Rhea americana* pertenecientes al criadero experimental del que está a cargo en la mencionada institución. Estos últimos animales (un total de 25) de no fueron incluidos en el análisis por haber muerto por enfermedades o causas desconocidas, pero se utilizaron para la familiarización con la musculatura.

III. C. Individuos analizados

Un total de 22 individuos (Tabla III.1) fueron utilizados en el análisis de la musculatura. La edad de los animales fue una información brindada por los criadores. En el caso de juveniles de avanzada edad sólo se pudo acceder a dos ejemplares, una con una edad de ocho meses (MLP 882) y de la otra (MLP 883) la edad no fue conocida con certeza aunque puede estipularse cercana a los ocho meses.

El número y sexo de animales analizados para cada edad puede verse resumido en la Tabla III.3. Sólo se tuvo en cuenta el sexo a partir de los cinco meses ya que el dimorfismo de tamaño comienza a manifestarse a partir de los seis meses de edad aproximadamente (Navarro et al., 2005).

El material óseo de todos los especímenes actualmente forman parte de la colección osteológica de aves actuales de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata.

III. D. Estudio de la Musculatura

D.1 Preparación y método de estudio

La disección fue el procedimiento utilizado para analizar la musculatura de los ejemplares. Todas las aves fueron sacrificadas y estudiadas en fresco inmediatamente a su muerte o luego de haber sido congeladas a -18°C . El sacrificio se realizó antes de que las aves sean alimentadas para no alterar la masa corporal.

En cada animal fueron pesados los músculos y medidos los huesos del miembro posterior izquierdo y fotografiados los del derecho. Las aves fueron evisceradas y el tegumento de la mitad posterior del animal fue removido para dejar expuesta la musculatura. Cada músculo fue extraído con cuidado, cortando meticulosamente en sus sitios de origen e inserción y pesado.

El reconocimiento y descripción de la musculatura se llevó a cabo con ayuda de la siguiente bibliografía: Houghton (1867b), George y Berger (1966), Sudilovskaya (1931), y Vanden Berge (1982). Los sitios de origen e inserción de cada músculo fueron marcados y

luego fotografiados. Estas fotografías fueron luego utilizadas como guía para esquematizar los lugares de origen e inserción de los principales músculos en la cintura pélvica, fémur y tibiotarso. Asimismo se prestó especial atención en las marcas y accidentes óseos que pueden estar directamente relacionados al grado de desarrollo y lugares de origen o inserción de los músculos.

D.2 Selección de Músculos

Se tomó la masa de 21 músculos incluyendo la porción contráctil y los tendones. Aquellos músculos que presentaron tendones muy extensos (como los de la musculatura que posee el tibiotarso), fueron cortados al nivel de la articulación tarsometatarso-dígitos.

Los siguientes músculos no fueron incluidos en el análisis:

- a los mm. *plantaris* y *popliteus* no se les tomó la masa debido al poco conocimiento de sus posibles funciones y el pequeño tamaño que dificulta su extracción precisa en aves de menor edad.
- los músculos del tarsometatarso y los dedos no fueron descritos ni pesados (*m. abductor digitii II*, *m. adductor digitii II*, *m. extensor proprius digitii III*, *m. extensor brevis digitii III*, *m. extensor brevis digitii IV*, *m. abductor digitii IV*, *m. adductor digitii IV*) debido que no intervienen en los principales movimientos del miembro (Gatesy, 1999 a,b; Gatesy y Biewener, 1991; Jones et al., 2000) y además estudios previos en *Struthio* muestran que en conjunto representan un porcentaje muy bajo de la masa muscular del miembro posterior (Smith et al., 2006).

Los siguientes músculos fueron pesados en conjunto debido a su función común:

- *M. flexor hallucis longus*, *flexor perforans et perforatus digitii II*, *flexor perforans et perforatus digitii III*, *flexor perforatus digitii II*, *flexor perforatus digiti III*, *flexor perforatus digitii IV* y *flexor digitorum longus* ya que se trata de músculos íntimamente relacionados entre sí cuyos sitios de origen están muy cercanos unos con otros, lo que dificulta su extracción individual. Esta característica refleja el origen embrionario a partir de una única masa muscular (Kardon, 1998; Wortham, 1948). En el texto se hace referencia a ellos como músculos *flexores digitii*.

- *M. flexor cruris lateralis (p. pelvica y p. accesoria)* y *m. flexor cruris medialis*, en el texto se hace referencia como músculo *flexor cruris*, debido a su íntima relación y difícil extracción por separado.
- *M. femorotibialis lateralis, femorotibialis medialis, femorotibialis intermedius* y *femorotibialis internus* en el texto se hace referencia como músculos *femorotibialis*.

D.3 Regionalización muscular

Para facilitar la descripción, los músculos fueron agrupados en dos sectores:

Muslo: aquellos músculos que poseen su origen asociado a la cintura pélvica y fémur y su inserción ocurre en la región proximal o distal del fémur, la articulación entre el fémur y el tibiotalarso o en la región proximal del tibiotalarso.

Pata: aquellos músculos que poseen su origen en la región distal del fémur y en la región proximal del tibiotalarso. Su inserción ocurre en el tarsometatarso o en las falanges de los dedos.

D.4 Masa muscular

Una vez extraído cada músculo fue pesado en una balanza digital Denver Instrument MXX 601 de 0,01g de precisión y capacidad de 600g (Apéndice 3)

D.5 Función de los músculos durante el ciclo locomotor

La información referente a la función que cumplen los músculos estudiados fueron tomados de los trabajos de Gatesy (1999b) y Jacobson y Hollyday (1982). Los Apéndices 4 y 5 muestran un resumen de la función de cada músculo y una descripción de las características de las etapas de apoyo y balanceo del ciclo locomotor, respectivamente.

III. E. Estudio de las piezas óseas

E.1 Preparación

Luego de la extracción de la musculatura, las piezas óseas fueron preparadas extrayendo los restos de tejidos blandos. Para evaluar macroscópicamente el grado de

maduración de las epífisis de los huesos (presencia de tejido cartilaginoso y de centros de osificación), se procedió a cortarlas longitudinalmente con una sierra. Las piezas fueron fijadas en formol al 10% y luego observadas bajo lupa binocular y fotografiadas.

La morfología de las regiones proximales y distales fueron comparadas con un ejemplar fósil juvenil asignado a *Pterocnemia pennata* (MACN 14780) para evaluar qué rasgos pueden conservarse durante el proceso de fosilización y que puedan servir como posibles indicadores de edad. Los restos fueron exhumados en Salto, Partido de Salto, ubicado al norte de la provincia de Buenos Aires (Argentina). El material procede del Bonaerense (Pleistoceno tardío temprano) y consta de los miembros posteriores completos y algunos fragmentos del miembro anterior, falanges y vértebras. La asignación de este ejemplar a la especie *Pterocnemia pennata* fue corroborada utilizando los caracteres brindados por Tambussi (1989) y Tambussi y Tonni (1985) y a mediante la comparación directa con los materiales de Reheidae de la colección osteológica de referencia de la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (MLP).

E.2 Morfometría

Se tomaron nueve medidas en el fémur, siete en el tibiotarso y seis en el tarsometatarso en 21 ejemplares (en el ejemplar MLP 883 no pudieron ser analizadas las piezas óseas) (Apéndice 6). Las medidas fueron seleccionadas por ser medidas postcraneales usualmente utilizadas. En las figuras III.1, III.2 y III.3 se pueden ver cada una de las medidas, sus abreviaturas y definición. Las medidas fueron tomadas con calibre digital de 300 mm y 0,01 mm de precisión, salvo las longitudes totales del tibiotarso y tarsometatarso de los adultos que fueron medidas con calibre mecánico de 500 mm y precisión de 0,05 mm.

III. F. Masa corporal de cada animal

La masa corporal de los charitos de hasta un mes de edad fue tomada con una balanza digital "Denver Instrument" Mxx 601 de 0,1g de precisión y capacidad de 600g. Los juveniles y adultos fueron pesados con una balanza colgante de 500g de precisión y capacidad máxima de 50 kg. (Apéndice 3).

III. G. Análisis de los datos

Se calcularon los parámetros estadísticos descriptivos básicos: la media, desviación estándar, varianza, el mínimo y el máximo, en cada músculo, piezas óseas y masa corporal en cada uno de los grupos de edades (Apéndices 7, 8 y 9).

G.1 Piezas óseas

Con la suma de longitudes totales de cada hueso se obtuvo la longitud total del miembro (Apéndice 10). Luego cada hueso se obtuvieron los porcentajes que cada hueso representa con respecto a la longitud total. Además en el Apéndice 14 se puede ver cada hueso durante cada edad no-adulta fotografiado en detalle.

G.2 Musculatura

En cuanto a la musculatura, se calcularon diversos parámetros descriptivos:

- Para cada músculo en particular y para cada edad, se calculó su masa promedio y el porcentaje (Apéndice 11) que ésta representa en relación a la masa corporal y la masa muscular total del miembro posterior (ver siguiente ítem)
- La masa muscular total del miembro posterior (mmt), entendida como la suma de los músculos individuales del miembro y el porcentaje que ésta representa en relación a la masa corporal (mc)
- También se calculó también la masa muscular teniendo en cuenta la regionalización del miembro: la masa muscular correspondiente al muslo y pat a. Se obtuvieron los porcentajes con respecto a la masa corporal y la masa muscular total del miembro posterior.
- Se calculó la masa muscular teniendo en cuenta aquellos músculos que funcionan como flexores y extensores de cada articulación. Se consideraron: el total de masa extensora y flexora del miembro posterior y en cada articulación en particular (Tabla III.4). Para ello se seleccionaron aquellos músculos cuya acción (constatada según interpretaciones anatómicas) sea prevalentemente extensora o flexora y que además esta acción esté corroborada en otro tipo de estudios. Para ello fueron consultados los trabajos de Gatesy

(1999b) y Jacobson y Hollyday (1982), donde el patrón de actividad de los músculos es analizado mediante electromiografías. El valor promedio de masa de cada uno de los músculos de cada grupo funcional en cada articulación se sumaron y luego con este valor se calculó su porcentaje en la masa corporal, utilizando la masa corporal promedio de cada edad.

G.3 Análisis alométrico

Las relaciones entre el tamaño de cada músculo (masa) y las dimensiones de las piezas óseas (medidas lineales) con respecto a la masa corporal (tamaño) a través de la ontogenia, fueron analizadas mediante regresiones lineales, aplicando la transformación logarítmica (1) de la ecuación exponencial (2). Todas las medidas (masas y longitudes) fueron transformadas en \log_{10} . (12 y 13)

$$(1) \quad \log y = \log a + b \log x$$

$$(2) \quad y = ax^b$$

Los valores del exponente **b** indican si la relación muestra crecimiento isométrico, alométrico positivo o alométrico negativo. La similitud geométrica postula que cuando se cotejan dos magnitudes iguales, como la masa de cada músculo con la masa corporal, el crecimiento será isométrico (cuando $b=1$); por ende, si $b>1$ o $b<1$ el crecimiento será alométrico positivo o negativo respectivamente. En cambio, al estudiar la relación entre magnitudes diferentes tales como la masa corporal y la longitud de las piezas óseas, la isometría estará dada por $b=0,33$, ya que las medidas lineales crecen en proporción de 1/3 al valor del volumen, y todos aquellos valores de **b** que sean mayores o menores a 0,33 son considerados como indicadores de alometría.

Se utilizó el modelo II de regresión mediante ejes principales (*major axis method* - MA-) implementado en el programa SMATR (v.2.0) (Falster et al., 2006). Este método es adecuado para conocer y describir la relación entre dos variables como una relación lineal utilizando una escala logarítmica (Warton et al., 2006), y su aplicación tiene características ventajosas en este trabajo: por un lado, su uso es particularmente recomendado cuando el objetivo es comprobar si la pendiente de la recta de regresión es igual a un valor específico

(Warton et al., 2006); por el otro, es también el abordaje recomendado cuando se trata de muestras de número bajo como ocurre en este caso. El mismo programa SMATR realiza las pruebas de significancia y calcula los intervalos de confianza para los coeficientes obtenidos. La existencia de alometría se consideró en los casos en los cuales los valores de isometría de **b** (0,33 o 1) no estuvieron incluidos dentro del intervalo de confianza de **b** calculado a partir de los datos.

III. H. Listado de abreviaturas utilizadas en el texto y otras aclaraciones

Se utilizan las siguientes abreviaturas, salvo en las figuras IV.32 a IV.34 donde las abreviaturas utilizadas figuran en la leyenda respectiva.

am.	<i>ambiens</i>
cadera	<i>junctura coxae</i> =articulación fémur-cintura pélvica
caudofem.	<i>caudofemoralis</i>
ext.dig.long.	<i>extensor digitorum longus</i>
F-TBT	<i>junctura genus</i> = articulación fémur-tibioatrso
femtib.	<i>femorotibialis</i>
fibul.long.	<i>fibularis longus</i>
flex.cr.	<i>flexor cruris</i>
flex.dig.	<i>flexor digiti</i>
gastroc.	<i>gastrocnemius</i>
ilfem.ext.	<i>iliofemoralis externus</i>
ilfem.int.	<i>iliofemoralis internus</i>
ilfib.	<i>iliofibularis</i>
iltib.cran.	<i>iliotibialis cranialis</i>
iltib.lat.	<i>iliotibialis lateralis</i>
iltroc.caud.	<i>iliotrocantericus caudalis</i>
iltroc.cran.	<i>iliotrocantericus cranialis</i>
iltroc.med.	<i>iliotrocantericus medialis</i>
isqufem.	<i>ischiofemoralis</i>

m./mm. mú	sculo /músculos
mc. Masa	corporal
obt.lat.	<i>obturatorius lateralis</i>
obt.med.	<i>obturatorius lateralis,</i>
p.	<i>pars</i>
pubisqufem.	<i>puboischiofemoralis</i>
TBT-TMT	<i>juncturae intertarsalis</i> = articulación tibiotarso- tarsometatarso
TMT-D	<i>junturae pedis</i> = articulación tarsometatarso-dedos
tib.cran.	<i>tibialis cranialis</i>
1m, 3m, 5m, 8m	1 mes, 3 meses, 5 meses, 8 meses
Ad adultos	
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia
MLP	Museo de La Plata

Las imágenes de la musculatura correspondientes a las figuras IV.1 a IV.31 pertenecen al miembro derecho de un macho adulto (MLP 888), salvo: las figuras IV.7A y B las que corresponden al miembro izquierdo de un macho adulto (MLP 877); las figuras IV. 8 y IV.9 pertenecen al miembro izquierdo de una hembra de ocho meses (MLP 882).

Las imágenes correspondientes a las piezas óseas de los pichones de uno y tres meses fueron tomadas en fresco, mientras que aquellas correspondientes al resto de las edades fueron tomadas con los huesos parcial o totalmente secos.

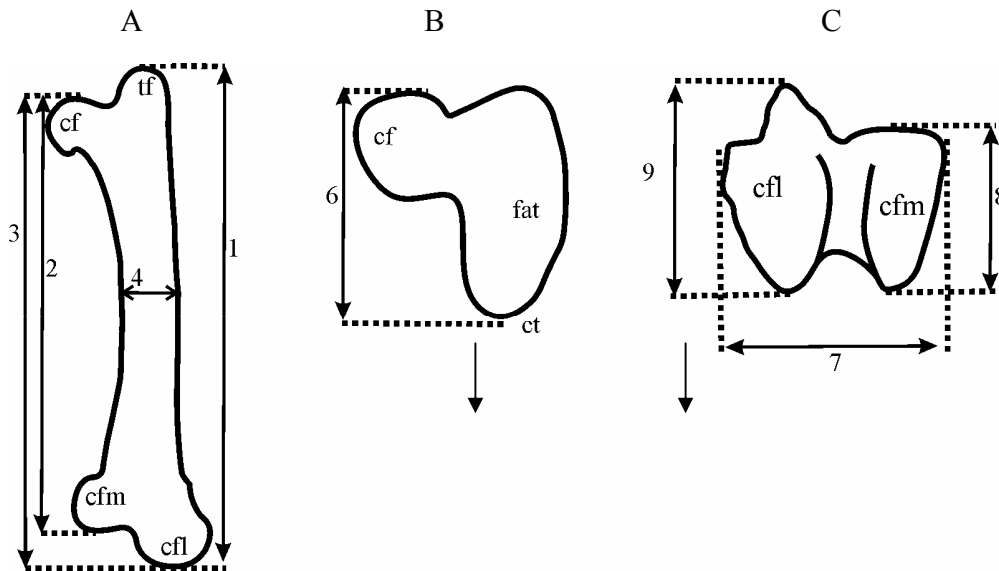
Tabla III.1: Ejemplares utilizados (Est.: Establecimiento).

	Número	Origen	Edad	Sexo
1 MLP	876	Los Talas	adulto	macho
2 MLP	877	Los Talas	adulto	macho
3 MLP	878	Los Charitos	adulto	macho
4 MLP	897	Los Talas	adulto	macho
5 MLP	879	Los Charitos	adulto	hembra
6 MLP	880	Los Talas	adulto	hembra
7 MLP	881	Est. Lopez	adulto	hembra
8 MLP	882	Est. Lopez	8 meses	hembra
9 MLP	883	ECAS 8	meses	macho
10 MLP	884	Los Talas	5 meses	hembra
11 MLP	885	Los Talas	5 meses	macho
12 MLP	886	Los Talas	5 meses	macho
13 MLP	887	Los Talas	5 meses	macho
14 MLP	888	Est. del Sur	3 meses	hembra
15 MLP	889	Est. del Sur	3 meses	hembra
16 MLP	890	Est. del Sur	3 meses	hembra
17 MLP	891	Est. del Sur	3 meses	hembra
18 MLP	892	Est. del Sur	30 días	sin sexar
19 MLP	893	Est. del Sur	30 días	sin sexar
20 MLP	894	Est. del Sur	30 días	sin sexar
21 MLP	895	Est. del Sur	30 días	sin sexar
22 MLP	896	Est. del Sur	30 días	sin sexar

Tabla III.2: Ejemplares utilizados por edad.

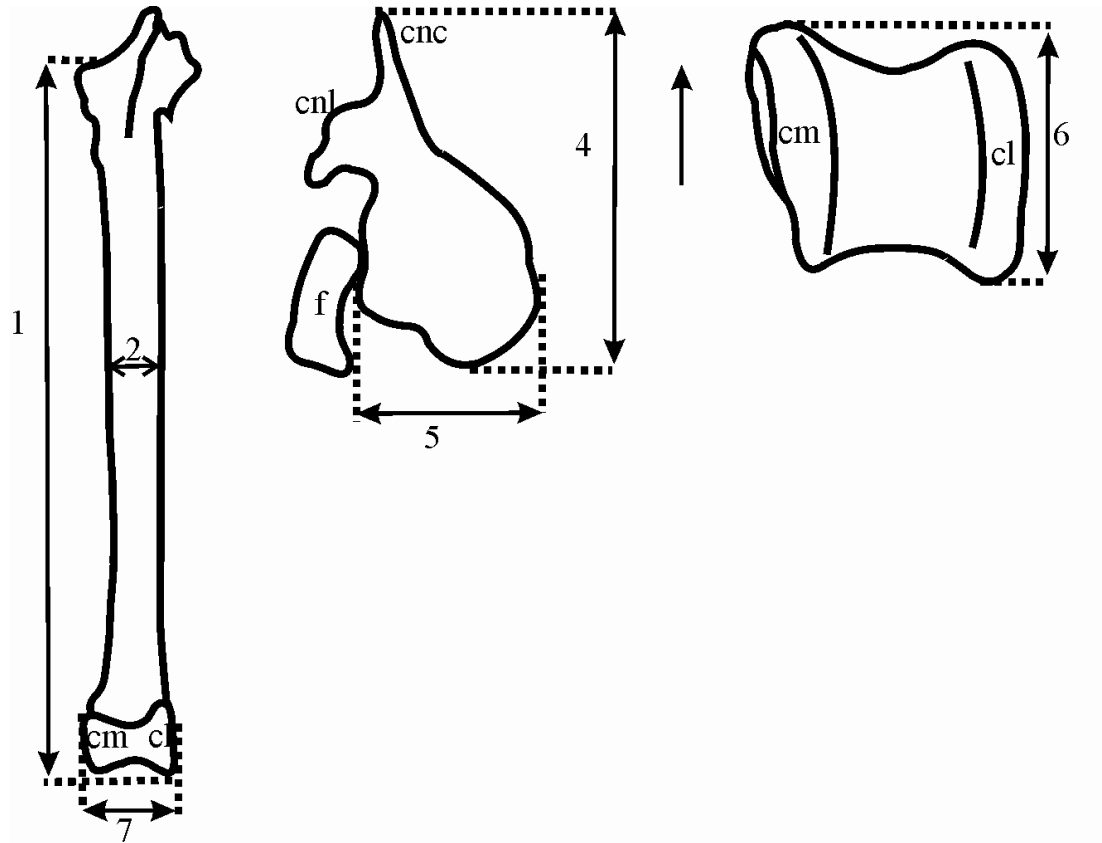
edad	cantidad de ejemplares	sexo
adultos	7	4 machos, 3 hembras
8 meses	2	1 hembra, 1 macho
5 meses	4	3 machos, 1 hembra
3 meses	4 he	mbras
30 días	5 --	-----

Figura III.1: Medidas tomadas en el fémur: A, vista frontal; B, vista detallada de carilla articular proximal; C, vista detallada carilla articular distal. cf: *caput femoris*; ct: *crista trochanterica*; cfm: *condylus femoralis medialis*; cfl: *condylus femoralis lateralis*, fat: *fascies articularis antitrocanterica*; tf: *trochanter femoris*. La flecha indica la cara anterior.



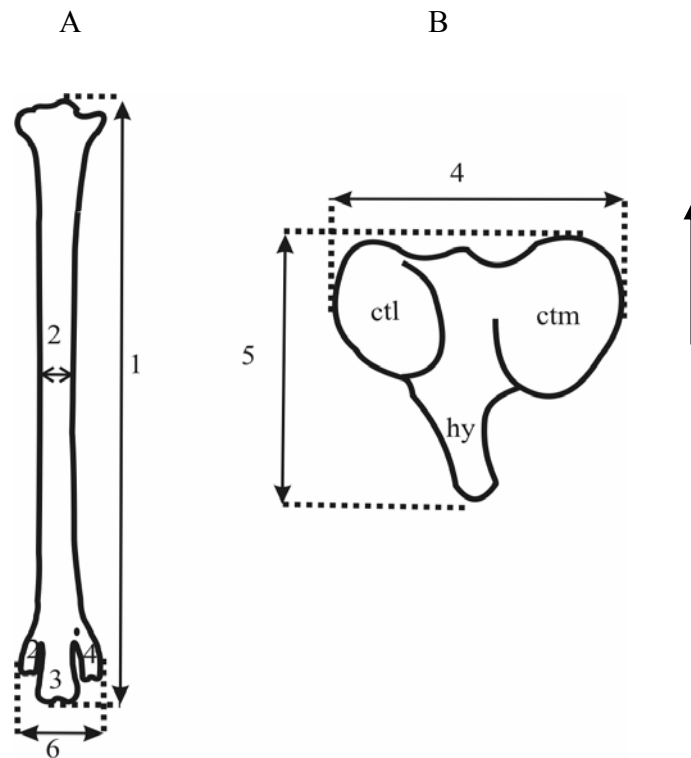
- 1- FLT: longitud total del fémur, tomada entre los puntos extremos de la región proximal y distal
- 2- FLM: longitud medial del fémur, tomada entre el *caput femoris* y el *condylus femoralis medialis*.
- 3- FL: longitud medial tomada desde el *caput femoris* al punto distal más extremo.
- 4- FDLM: diámetro látero-medial del *corpus femoralis*, tomado en la mitad de la longitud total.
- 5- FDAP: diámetro cráneo-caudal del *corpus femoralis*, tomado en la mitad de la longitud total (no esquematizada).
- 6- FPCC: ancho cráneo-caudal del extremo proximal, tomado entre el punto más sobresaliente del *trochanter* y el *caput femoris*.
- 7- FPLM: ancho látero-medial del extremo distal, tomado entre los puntos sobresalientes laterales de ambos cóndilos.
- 8- FCCM: ancho cráneo-caudal del *condylus femoralis medialis*, tomado entre los puntos sobresalientes del cóndilo en vista distal.
- 9- FCCL: ancho cráneo-caudal del *condylus femoralis lateralis*, tomado entre los puntos sobresalientes del cóndilo en vista distal.

Figura III.2: Medidas tomadas en el tibiotarso: A, vista frontal (sin la fíbula); B, vista detallada de la carilla articular proximal; C, vista detallada de la carilla de articulación distal. cm: *condylus medialis*; cl: *condylus lateralis*; f: *caput fibulae*, cnc: *crista cnemialis cranialis*; cnl: *crista cnemialis lateralis*. La flecha indica la cara anterior.



- 1- TLA: longitud total axial, tomado desde la región articular proximal hasta el extremo mas sobresaliente de la región distal.
- 2- TDLM: diámetro látero-medial del *corpus tibialis*, tomado hacia la mitad de la longitud axial.
- 3- TDAP: diámetro cráneo-caudal del *corpus tibialis*, tomado hacia la mitad de la longitud axial (no esquematizada)
- 4- TPCC: ancho cráneo-caudal de la región proximal, tomado desde el punto más extremo de la *crista cnemialis cranialis* hasta el punto mas extremo del borde caudal.
- 5- TPLM: ancho látero-medial de la región proximal, tomado entre los puntos extremos.
- 6- TDCC: ancho cráneo-caudal de la región distal tomado entre puntos extremos.
- 7- TDDLm: ancho látero-medial del extremo distal tomado entre puntos extremos.

Figura III.3: Medidas tomadas en el tarsometatarso: A, vista frontal; B, vista detallada de la región proximal. *ctl*: *cotyla lateralis*; *ctm*: *cotyla medialis*; *hy*: *hypotarsus*; 2, 3 y 4 : *throchlea metatarsi* II, III y IV respectivamente. La flecha indica la cara anterior.



- 1- **TTLT**: longitud total, tomada entre los extremos más salientes de las regiones proximal y distal.
- 2- **TTDLM**: diámetro látero-medial del *corpus tarsometatarsi*, tomado en la mitad de la longitud total.
- 3- **TTDCC**: diámetro cráneo-caudal del *corpus tarsometatarsi*, tomado en la mitad de la longitud total (no esquematizada)
- 4- **TTPLM**: ancho látero-medial de la región proximal, tomado entre los extremos más sobresalientes y en vista proximal.
- 5- **TPCC**: ancho cráneo-caudal de la región proximal, tomado desde el punto más saliente del *hypotarsus* y del borde craneal, en vista proximal.
- 6- **TTALM**: ancho látero-medial del extremo distal, tomado entre los puntos más salientes.

Tabla III. 3: Músculos utilizados para calcular las funciones de extensión y flexión en cada articulación.

Extensión	Flexión
Cadera	Cadera
<i>iliotibialis lateralis</i>	<i>iliotibialis cranialis</i>
<i>flexor cruris</i>	<i>iliotrochantericus cranialis</i>
<i>puboisquifemoralis</i>	
<i>isquiofemoralis</i>	
F-TBT	F-TBT
<i>femorotibialis</i>	<i>iliofibularis</i>
TBT-TMT	TBT-TMT
<i>gastrocnemius</i>	<i>tibialis cranialis</i>
<i>fibularis longus</i>	
Dígitos	Dígitos
<i>extensor digitorum longus</i>	<i>flexores digitii</i>

IV. RESULTADOS

IV. A. Los músculos del miembro posterior de *Rhea americana*

IV. A. 1 Descripción macroanatómica

En términos generales, los músculos del miembro posterior presentaron muy pocos depósitos de tejido adiposo y una coloración rojo intenso en los adultos, mientras en los pichones fue más rosada. La región del muslo posee 19 músculos mientras en la pata la cantidad es menor: 13, sumando un total de 32 músculos. En general los músculos del muslo se caracterizaron por presentar orígenes carnosos y tendones de inserción cortos. En cambio, en los músculos de la pata si bien los orígenes fueron variables, los tendones de inserción se caracterizaron por ser largos y atravesar en muchos casos la articulación TBT-TMT y TMT-D. Los músculos no presentan diferencias anatómicas en cuanto a sus puntos de origen e inserción en las distintas edades.

Dada su condición de ave tridáctila (Raikow, 1985), *Rhea americana* no posee los músculos *extensor hallucis brevis* y *flexor hallucis brevis*. Asimismo, tampoco se encontró el *m. fibularis brevis* descrito por Sudilovskaya (1931) por lo que se considera aquí como un músculo ausente.

A continuación se brinda las descripciones de cada músculo estudiado en *Rhea*. Las descripciones siguen el orden de localización superficial-profundo. En los casos en que varios músculos están aproximadamente al mismo nivel, se brindan detalles de la relación del músculo con aquellos que lo rodean para dar una idea más acabada de su posición.

IV. A. 2 Músculos del Muslo

1. *M. iliotibialis lateralis* (Fig. IV. 1)

Generalidades: es el músculo más superficial del muslo y posee gran desarrollo. Su forma general es triangular y cubre en gran parte al resto de la musculatura.

Origen: posee dos regiones de origen, la *p. postacetabularis*, es carnosa y nace a lo largo de gran parte de la *crista dorsolateralis ilii* (Fig. IV.32). La *p. acetabularis*, tiene menor

extensión que la anterior y surge a través de un corto y aplanado tendón de la superficie del *ilium*. Este tendón queda cubierto por el *m. iliotrochantericus cranialis* e inmediatamente se continúa en la región carnosa. Entre ambas porciones existe un *hiatus acetabularis* y no existe una porción carnosa de origen preacetabular.

Inserción: ambas porciones se unen y dan lugar a una amplia aponeurosis ubicada a la altura de la articulación F-TBT.

2. *M. iliotibialis cranialis* (Figs. IV.1, 2)

General: es un músculo de aspecto acintado, de moderado desarrollo y de ubicación preacetabular y medial (Fig. IV.2), aunque también se puede ver en vista lateral (Fig. IV.1)

Origen: carnoso, surge de la superficie anterior del *ilium* y sobre las últimas costillas (Fig. IV. 32).

Inserción: por un corto tendón en el extremo proximal del tibiotarso sobre su cara medial.

3. *M. iliofibularis* (Figs. IV. 3A,B)

General: es un músculo postacetabular, de aspecto triangular, bien desarrollado y ubicado inmediatamente por debajo del *m. iliotibialis lateralis*.

Origen: carnoso, inmediatamente por debajo de la *crista iliaca dorsalis*, esto es, sobre la *lamina infracristalis ilii* y además posee una pequeña área de origen aponeurótico a la altura del *antitrochanter*.

Inserción: a través de un fuerte tendón que pasa entre las *p. lateralis* y *p. intermedia* del *m. gastrocnemius*, pasa luego por debajo del *ansa m. iliofibularis* (Fig. IV.3B) y se inserta en la región proximal de la *fibula*, en el *tuberculum m. iliofibularis* (Fig. IV.34C).

4. *M. iliotrochantericus caudalis* (Figs. IV.1 y IV.3A)

General: es un músculo preacetabular bien desarrollado que puede observarse luego de extirpar el tegumento.

Origen: carnoso sobre el sector caudal y dorsal de gran parte de la *fossa iliaca dorsalis* (Fig. IV.32).

Inserción: por un fuerte tendón corto y ancho sobre la cara externa del *trochanter femoris* (Fig. IV.33B).

5. **M. iliotrochantericus cranialis (Fig. IV. 4)**

General: es un músculo pequeño y alargado, ubicado por debajo del *m. iliotrochantericus caudalis*.

Origen: es carnoso sobre el sector craneal de la *fossa iliaca dorsalis* (Fig. IV.32)

Inserción: por un tendón que se inserta sobre la región proximal lateral anterior del fémur (Fig. IV.33B).

6. **M. iliotrochantericus medialis (Fig. IV.4)**

General: músculo pequeño y alargado, situado caudalmente a l *m. iliotrochantericus cranialis* y por debajo del *m. iliotrochantericus caudalis*.

Origen: carnoso sobre la *fossa iliaca dorsalis*, caudal al músculo anterior (Fig.IV.32)

Inserción: por un tendón que se inserta en la región proximal lateral del fémur inmediatamente por encima del tendón del *m. iliotrochantericus cranialis* (Fig. IV.33B).

7. **M. iliofemoralis externus (Fig. IV. 5)**

General: músculo pequeño y alargado, ubicado entre los *m. iliotrochantericus caudalis* e *iliofibularis*. Gran parte de su extensión es preacetabular y una pequeña región es postacetabular.

Origen: carnoso, sobre el *ilium* preacetabular, abarca la región inferior del *vertex craniolateral ilii* (sensu Livezey y Zusi, 2007) y una pequeña parte del *ilium* postacetabular (Fig. IV.32).

Inserción: a través de un tendón corto sobre la superficie lateral y proximal del *trochanter femoris* (Fig. IV.33B).

8. *M. iliofemoralis internus* (Fig. IV.6)

General: músculo muy pequeño, localizado en el *ilium preacetabularis* que se puede observar al retirar toda la musculatura del muslo. Se ubica profundamente con respecto al *m. iliopsoas*.

Origen: carnoso, surge sobre una pequeña área de la región ventral del *ilium*, inmediatamente por delante del acetábulo (Fig. IV.32).

Inserción: carnosa, sobre el extremo proximal del *corpus femoris* en su superficie caudomedial, muy cerca del *collum femoris* (Fig. IV.33C).

9. *M. femorotibialis lateralis* (Figs. IV. 3, 7A,B)

General: es un músculo formado por dos porciones: *p. proximalis* y *p. distalis*, juntas cubren la superficie anterior y lateral del *corpus femoris* y son independientes una de la otra en toda su extensión. La *p. proximalis* es la más desarrollada y envuelve a la *p. distalis*.

Pars proximalis (Figs. IV.7A,B)

Origen: a lo largo de las superficies craneal y lateral del *corpus femoris* (Fig. IV.33B,C) inmediatamente por debajo del *trochanter*, y el músculo corre adosado a la superficie ósea hacia el extremo distal del fémur.

Inserción: por un tendón que pasa formar parte del *ligamentum patellae*.

Pars distalis (Fig. IV.7B)

Origen: carnoso, a lo largo de la superficie póstero-lateral *corpus femoris* (Fig. IV.33A).

Inserción: a través de un tendón en la *crista cnemialis lateralis* (Figs. IV. 34A,C).

10. *M. femorotibialis intermedius* (Figs. IV.8,9)

General: es un músculo de forma alargada que se puede visualizar en posición medial en el muslo.

Origen: es carnoso, nace sobre la *fossa trochanteris* (Fig. IV.33C), y sigue su recorrido hacia al extremo distal del fémur adosado a la superficie ósea.

Inserción: por un tendón que se une al *ligamentum patellae*.

11. **M. femorotibialis medialis (Fig. IV.9)**

Es un músculo que está formado por tres porciones de origen, todas carnosas y muy relacionadas entre sí, ubicándose en la cara medial del *corpus femoralis* (Fig. IV.33A,C). La primera de ellas nace sobre la *fossa trochanterica*, sigue su recorrido adosado al cuerpo femoral y hacia la mitad de éste da origen a un tendón que va al *ligamentum patellae*. Las otras dos partes están muy relacionadas entre sí. Una porción nace de la región proximal del cuerpo femoral y un poco antes de llegar al extremo distal del fémur emite un tendón. La otra cubre el extremo distal del fémur y emite un tendón que junto con el anterior se insertan sobre la región proximal craneal del tibiotarso en un tubérculo redondeado (Fig. IV.34B).

12. **M. ambiens (Fig. IV. 2)**

General: es un músculo pequeño ubicado en la cara medial del muslo y próximo al borde posterior del *m. iliotibialis cranialis*.

Origen: por un pequeño vientre carnososo que surge del *tuberculum preacetabulare* del pubis (Fig. IV.32).

Inserción: la región carnososa da lugar a un tendón muy largo y delgado que se dirige hacia la *patella*, la atraviesa y sigue el recorrido por la cara caudal del tibiotarso para relacionarse luego con los *m. flexor perforatus II* y *III* (Haughton, 1867; Sudilovskaya, 1931).

13. **M. flexor cruris lateralis (Figs. IV.1, 3A, 10, 11)**

General: es un músculo bien conspicuo y profundamente ubicado con respecto a el *m. iliofibularis* y puede verse al extirpar la piel del miembro. Posee dos partes: *p. pelvica* y la *p. accessoria*. La *p. pelvica* posee una peculiaridad en su inserción, ya que no se inserta directamente en una superficie ósea sino que lo hace en la *p. accessoria*.

Pars pelvica (Fig. IV. 10)

Origen: carnososo, de forma general triangular, parte del extremo final del *ilium* y del *ischium* y también sobre las primeras vértebras caudales (Fig. IV.32). Además, en parte está fusionado con el *m. caudofemoralis* que yace por debajo.

Inserción: se une a la *p. accessoria* por una membrana aponeurótica.

Pars accessoria (Fig. IV.11)

Origen: es un músculo acintado y amplio. Se origina del *flexor cruris lateralis p. pelvica* por un rafe tendinoso y en parte de su extensión es aponeurótico (Fig. IV.11)

Inserción: sobre la cara caudal del *corpus femoris* (Fig. IV.33A) ocupa más de la mitad de su superficie y alcanza la *fossa poplitea*.

14. M. flexor cruris medialis (Figs. IV.2,12, 13)

General: músculo de forma acintada, ubicado por debajo del *m. flexor cruris lateralis* e íntimamente relacionado a éste y al *m. gastrocnemius* (Fig. IV.13). Se lo puede visualizar en vista medial del muslo (Figs. IV.2,12).

Origen: a través de una fina aponeurosis sobre la región anterior del *ischium* (Fig. IV.32). El músculo luego es carnoso y al llegar a la región en donde la *p. pelvica* y la *p. accesoria* del *m. flexor cruris lateralis* se unen, el *flexor cruris medialis* se les une también.

Inserción: a partir del lugar de unión con el *m. flexor cruris lateralis*, el *m. flexor cruris medialis* emite el tendón que se divide en dos ramas (Fig. IV.13): la primera (Fig. IV.13:1) pasa entre la *p. intermedia* y la cuarta parte del *m. gastrocnemius* y luego se inserta en el extremo anteromedial de la región proximal del tibiotarso. La segunda (Fig. IV.13:2), de mayor longitud, recorre la superficie externa del *m. gastrocnemius* y al llegar aproximadamente a la altura del inicio de su tendón, se fusiona con éste.

15. M. caudofemoralis (Fig. IV.14)

General: es un gran músculo carnoso y bien desarrollado que suele presentar en las aves dos porciones de origen, la *p. pelvica* y la *p. caudalis*. Tanto *Rhea* como el resto de las Palaeognathae sólo poseen la *p. pelvica*, que se describe a continuación.

Origen: carnoso a lo largo de la región ventral del *ilium* postacetabular, sobre la parte más posterior del *ischium* y también sobre las primeras caudales y la región final del pubis (donde se fusiona con el *ischium*) (Fig. IV.32). Este músculo posee otro pequeño origen accesorio, carnoso, denominado “femoro caudal” (sensu George y Berger, 1966) que sólo ha sido descrito en las aves Palaeognathae (George y Berger, 1966). Esta porción nace

sobre el *antitrochanter* y queda separada de la porción anterior por la *arteria ischiadica* y *nervus ischiadicus*.

Inserción: carnosa y tendinosa en la cara posterior de la mitad proximal del cuerpo femoral (Fig. IV. 33A).

16. M. ischiofemoralis (Fig. IV. 15)

General: es un músculo fusiforme, pequeño pero conspicuo, ubicado por debajo del *m. caudofemoralis*.

Origen: carnoso, sobre la mitad anterior del *ischium* (Fig. IV. 32).

Inserción: por medio de un tendón corto, sobre la superficie lateral de la región proximal de fémur (Fig. IV.33B).

17. M. pubo-ischio-femoralis (Fig. IV.15)

General: es el músculo más profundo, de forma laminar, delgado y amplio, está formado a su vez por dos porciones muy finas e íntimamente relacionadas entre sí: una más superficial y pequeña, la *p. lateralis*, y otra más profunda, de mayor tamaño y de forma acintada, la *p. medialis*.

Pars lateralis

Origen: en una aponeurosis sobre la región más anterior del *foramen ischiopubico* (Fig. IV.32).

Inserción: es carnosa, sobre la región más distal de la cara caudal del *corpus femoris*, por encima de la *fossa poplitea* (Fig. IV.33A).

Pars medialis

Origen: en una amplia membrana aponeurótica a lo largo del *ischium*, apoyado sobre la *membranae ischiopubica* (Fig. IV.32). En la región más cercana al *foramen acetabulari* posee una pequeña área de origen carnosa.

Inserción: carnosa, sobre toda la superficie caudal del *corpus femoris* y también por una porción tendinosa sobre el *condylus femoralis medialis*, que pasa previamente entre la *p. intermedia* y la cuarta parte del *m. gastrocnemius*.

Observaciones: Sudilovskaya (1931) no describe las dos porciones que fueron identificadas en este músculo.

18. M. obturatorius medialis (Figs. IV.2,16)

General: es un músculo conspicuo de forma general ovalada, que ocupa toda la superficie interna de la *fenestra ischiopubica*.

Origen: carnoso, sobre toda la membrana interna de la *fenestra isquiopubica*, la superficie medial del *ischium* y *pubis*.

Inserción: por un fuerte tendón (Fig. IV.16) que atraviesa el *foramen obturatum* y se inserta sobre el extremo proximal del fémur, en las denominadas *impresiones obturatoriae* (Fig. IV.33A,B).

19. M. obturatorius lateralis (Fig. IV.17)

General: es un músculo pequeño y carnoso tanto en su origen como inserción, ubicado por debajo del tendón del *obturatorius medialis*.

Origen: en una pequeña área sobre el borde craneal del *foramen obturatum*, por debajo del *foramen acetabulii* (Fig. IV.32).

Inserción: sobre el extremo proximal del fémur en los accidentes denominados *impresiones obturatoriae* (Fig. IV.33A,B) por debajo del tendón del músculo anterior.

IV.A.3 Músculos de la Pata

20. M. fibularis longus (Fig. IV.18, 19A)

General: es el músculo más superficial en la cara anterior del tibiotarso. Al avanzar su recorrido sobre el tibiotarso se adelgaza y se dispone más lateralmente.

Origen: en una región carnosa sobre la cara cráneo-medial del tibiotarso (Fig. IV.34B) y sobre la aponeurosis patelar, también por una región aponeurótica sobre la *crista cnemialis cranealis*. Superficialmente comparte una fuerte aponeurosis con la *p. interna* del *m. gastrocnemius*.

Inserción: a través de un tendón que recorre la mitad distal del tibiotarso sobre su cara ántero-lateral. Al llegar a la TBT-TMT el tendón se bifurca en dos ramas: la primera atraviesa la *juncturae tarsi et pedis* y sigue su recorrido sobre la región lateral del tarsometatarso hasta fusionarse con el tendón del *flexor perforatus III y IV*; la segunda se dirige hacia la cara caudal de la *juncturae tarsi et pedis* y se inserta en el *cartilago tibialis*.

21. *M. tibialis cranialis* (Fig. IV.19A,B,C)

General: ubicado por debajo del *m. fibularis longus* y se localiza en la superficie antero-lateral del tibiotarso (Fig. IV.19A).

Origen: posee dos porciones de origen (Fig. IV.19B): una de posición más lateral, formada por un fuerte tendón (Fig. IV.19B:1), que luego pasa a ser carnosa, de nominada *caput femorale*. Esta porción nace en la superficie del *condylus femoralis lateralis* (Fig. IV.33C). La otra porción de origen, *caput tibiale* (Fig. IV.19B:2), es carnosa y de posición craneomedial, surge entre el *sulcus intercnemialis* del *tibiotarsus* (Fig. IV.34A) y el borde proximal de la fibula. Estas dos partes se fusionan y, luego de una porción carnosa común, dan lugar al tendón de inserción.

Inserción: el tendón a la altura del extremo distal del tibiotarso (a la altura de los cóndilos) pasa por debajo del *retinaculum extensorium tibiotarsi* (Fig. IV.19C). Luego atraviesa la articulación TBT-TMT, sigue un corto trayecto sobre la cara craneal del tarsometatarso, y se inserta en el *corpus tarsometatarsi* sobre la *tuberositas m. tibialis cranialis*.

22. *M. extensor digitorum longus* (Fig. IV.20)

General: es el músculo más profundo de la cara craneal del tibiotarso. Se ubica por debajo del *m. tibialis cranialis*.

Origen: carnoso, sobre la *crista cnemialis lateralis*. El músculo se va adelgazando para dar luego origen al tendón.

Inserción: el tendón pasa por debajo del *retinaculum extensorium tibiotarsi*, atraviesa la articulación TBT-TMT y sigue su recorrido a lo largo del *sulcus extensorius* del tarsometatarso. Al llegar al extremo distal del tarsometatarso se divide en tres ramas, cada una de ellas se dirige a cada uno de los dedos, insertándose en todas las falanges.

23. M. gastrocnemius (Figs. IV.21, 22)

General: es el músculo más superficial de la cara caudal del tibiotarso y el de mayor desarrollo y extensión (Fig. IV.22). En los animales aquí analizados, el *m. gastrocnemius* se distinguió por poseer cuatro porciones de origen, todas ellas generalmente carnosas y de aspecto general fusiformes. Las porciones de origen son la *p. lateralis*, *p. intermedia*, *p. medialis* y una porción accesoria aquí llamada “cuarta parte”.

Pars lateralis (Figs. IV.21,22): ocupa la cara lateral del tibiotarso. Su origen es carnoso sobre el *condylus femoralis lateralis* (Fig. IV.33B) y sobre el *caput fibulae*. También posee conexiones aponeuróticas sobre la aponeurosis de la región patelar.

Pars intermedia (Figs. IV.21,22): se origina en un pequeño tendón que se fija en la cara medial de la *fossa poplitea* (Fig. IV.33A) e inmediatamente del tendón sigue la porción carnosa.

“Cuarta Parte” (Figs. IV.21, 22): origen carnoso y surge por encima del *condylus femoralis internus* (Fig. IV.33A), queda localizada entre la *p. intermedia* y la *p. medialis*. Es fusiforme, y la más pequeña de las cuatro. Luego de un corto recorrido, la porción carnosa da lugar a una fina aponeurosis que se une a la porción carnosa de la *p. medialis* (Fig. IV.22B)

Pars medialis (Figs. IV.3,21,22): es la porción más extensa ya que se extiende medialmente y cranealmente sobre el tibiotarso. En el lado craneal del tibiotarso su origen es aponeurótico compartiendo la aponeurosis con los *m. iliotibialis* y *m. iliofibularis*. Medialmente, su origen es carnoso y surge de la región proximal y medial del tibiotarso, sobre la *facies gastrocnemiales* de la *crista cnemialis cranialis* (Fig. IV.34B).

Inserción: a lo largo del tibiotarso las *partes lateralis*, *intermedia* y *medialis* se van angostando distalmente y, hacia la mitad del tibiotarso, se unen y dan lugar a un tendón común (Fig. IV.22B). Este tendón se une fuertemente del *cartilago tibialis* (Fig. IV.18) y luego continúa a lo largo del tarsometatarso como una fuerte túnica conjuntiva que envuelve a los tendones de los músculos flexores.

24. M. plantaris (Figs. IV.22B,23)

General: es un músculo pequeño, su porción carnosa es reducida y da lugar a un largo tendón que se suma a la aponeurosis del *m. gastrocnemius*. Está ubicado por debajo de la *p. medialis* del *m. gastrocnemius*.

Origen: carnoso, sobre el extremo proximal del tibiotalarso en su cara caudomedial, inmediatamente por debajo del *condylus femoralis internus*.

Inserción: por un delgado tendón que queda incorporado a la aponeurosis de la superficie profunda de la *p. medialis* del *m. gastrocnemius* y luego se fusiona al tendón del *m. gastrocnemius* (Fig. IV.22B).

Los músculos flexores de los dedos conforman la masa muscular que se encuentra por debajo del *m. gastrocnemius*. Estos músculos poseen entre sí una íntima relación por lo que su identificación suele ser difícil. A continuación se describen primero los *mm. flexor perforans et perforatus digitii II* y *III* cuya ubicación es lateral y superficial en el tibiotalarso y se los encuentra por debajo de la *p. lateralis* del *m. gastrocnemius* y limitan con el *m. fibularis longus*. Luego se describen los *mm. flexor perforatus digitii II*, *flexor perforatus digitii III* y *flexor perforatus digitii IV*. Estos tres músculos están íntimamente relacionados en sus regiones de origen. Los flexores se ubican entre medio y por encima de las dos porciones de origen del *m. flexor hallucis longus* (Figs. IV.25,26). El más superficial es el *m. flexor perforatus digitii IV*, le sigue el *m. flexor perforatus digitii III* y por último el *m. flexor perforatus digitii II*. Los *mm. flexor perforatus digitii III* y *IV* poseen un origen común, en un fuerte tendón que nace de la *fossa poplitea* (Fig. IV.27).

25. M. flexor perforans et perforatus digitii II (Fig. IV.24)

General: es un músculo ubicado inmediatamente por debajo de la *p. lateralis* del *m. gastrocnemius*, y lateral al *m. fibularis longus*.

Origen: sobre la *fibula*, por debajo del *caput fibulae* y también sobre la región proximal del tibiotalarso.

Inserción: por el tendón que se fija en el dedo II.

26. *M. flexor perforans et perforatus digitii III* (Fig. IV.24)

General: este músculo se encuentra por debajo del *m. flexor perforans et perforatus digitii II*.

Origen: sobre el *caput fibulae*.

Inserción: por un tendón que se fija en el dedo III.

27. *M. flexor hallucis longus* (Figs. IV.25, 27)

General: posee una amplia porción carnosa y está posicionado en la región medio-caudal del tibiotarso.

Origen: posee dos cabezas de origen, ambas carnosas (Fig. IV.25). Una surge de la *fossa poplitea* y la otra surge por encima del *condylus femoralis externus*. Los vientres que corresponden a estas dos cabezas siguen un trayecto independientemente uno del otro durante el primer tercio del tibiotarso. Luego de lo cual se unen y forman un tendón común. El músculo recuerda a una “Y” en su forma general.

Inserción: el tendón luego de atravesar el *cartilago tibialis* se fusiona al *m. flexor digitorum longus*. El tendón resultante se divide en tres ramas, cada una de las cuales va a los dedos II, III y IV. Este patrón es conocido como de Tipo IV de Gadow y Selenka (1891, citado en George and Berger, 1966), se encuentra en aves tridáctilas y en aquellas cuyo hallux es reducido.

Observaciones: Sudilovskaya (1931) describe una sola porción de origen sobre el *condylus femoralis externus*.

28. *M. flexor perforatus digitii II* (Fig. IV.28)

General: es el más profundo de los *mm. perforatus*.

Origen: en un pequeño vientre carnoso que se fija al tendón del *m. ambiens*.

Inserción: el tendón, luego de recorrer el tibiotarso, se inserta en todas las falanges del dedo II.

29. M. flexor perforatus digitii III (Fig. IV.29)

General: está ubicado por encima del *m. flexor perforatus digitii II* y por debajo del *m. flexor perforatus digitii IV*. Está formado por dos cabezas, una de mayor tamaño y otra muy pequeña y distalmente ubicada.

Origen: es tendinoso, la cabeza de mayor desarrollo surge del tendón que se fija en la *fossa poplitea* y que es compartido con el *m. flexor perforatus digitii IV*. La porción más pequeña nace de la aponeurosis inferior de la porción más grande.

Inserción: cada porción posee un tendón que se fusionan para dar lugar a un tendón común que se inserta en todas las falanges del dedo III.

30. M. flexor perforatus digitii IV (Fig. IV.30)

General: es el más superficial de los *mm. flexores perforatus*.

Origen: surge de la *fossa poplitea* a través de un tendón compartido con el *flexor perforatus digitii III* que luego da lugar a la porción carnosa.

Inserción: el tendón, luego de recorrer el tibiotarso, se inserta en todas las falanges del dedo IV.

31. M. flexor digitorum longus (Fig. IV.26)

General: es el músculo más profundo del tibiotarso y en gran parte de su extensión está adosado a la superficie ósea del *corpus tibiotarsi*.

Origen: posee tres porciones, todas carnosas, que surgen de las *fascies articularis medialis* y *lateralis* del tibiotarso y sobre la región proximal del *corpus fibulae*.

Inserción: el tendón atraviesa el *cartilago tibialis* y sigue su recorrido por el tibiotarso hasta llegar al extremo distal del tarsometatarso, allí se divide en tres ramas que se dirigen a cada uno de los tres dedos, insertándose en la falange ungueal de cada dedo.

32. M. popliteus (Fig. IV.31)

General: es muy pequeño, enteramente carnoso y se lo caliza en el extremo proximal del tibiotarso y la fíbula. Se lo puede ver al remover todos los músculos de la región caudal del tibiotarso.

Origen: sobre la región proximal del *corpus tibiotarsi*.

Inserción: en la región proximal de la fíbula, inmediatamente por debajo del *caput fibulae*.

Figura IV.1

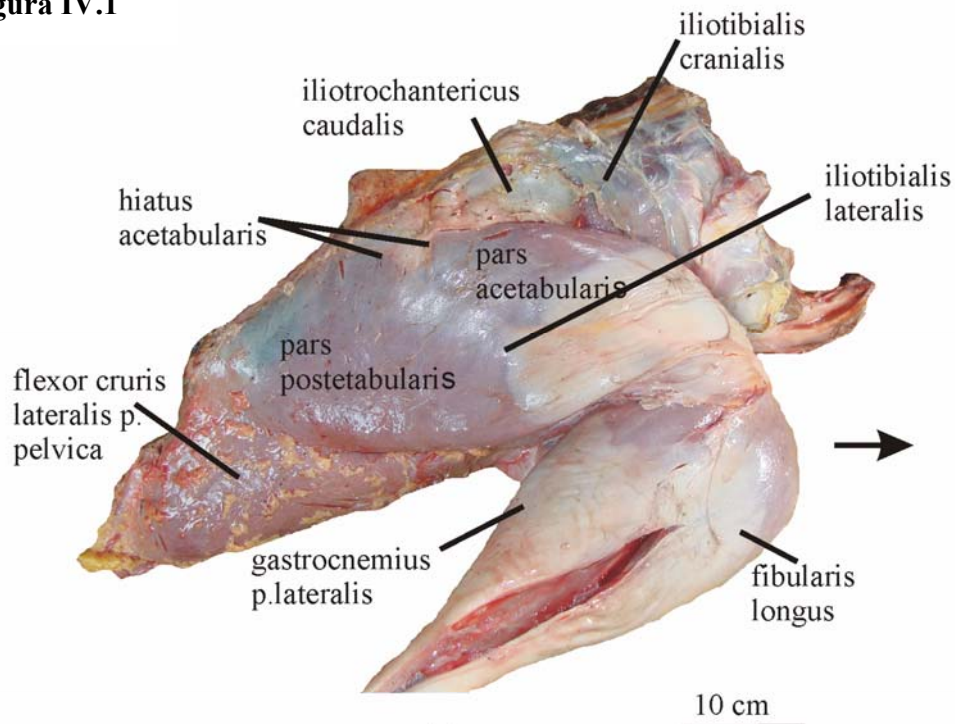


Figura IV.2

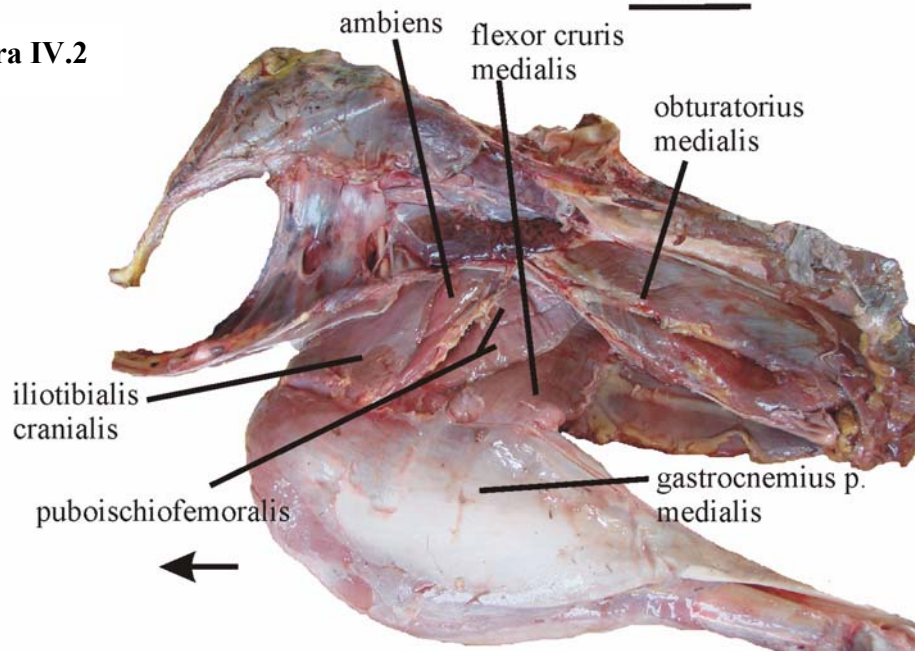


Figura IV.1: Músculos superficiales laterales.

Figura IV.2: Músculos superficiales mediales.

Figura IV.3

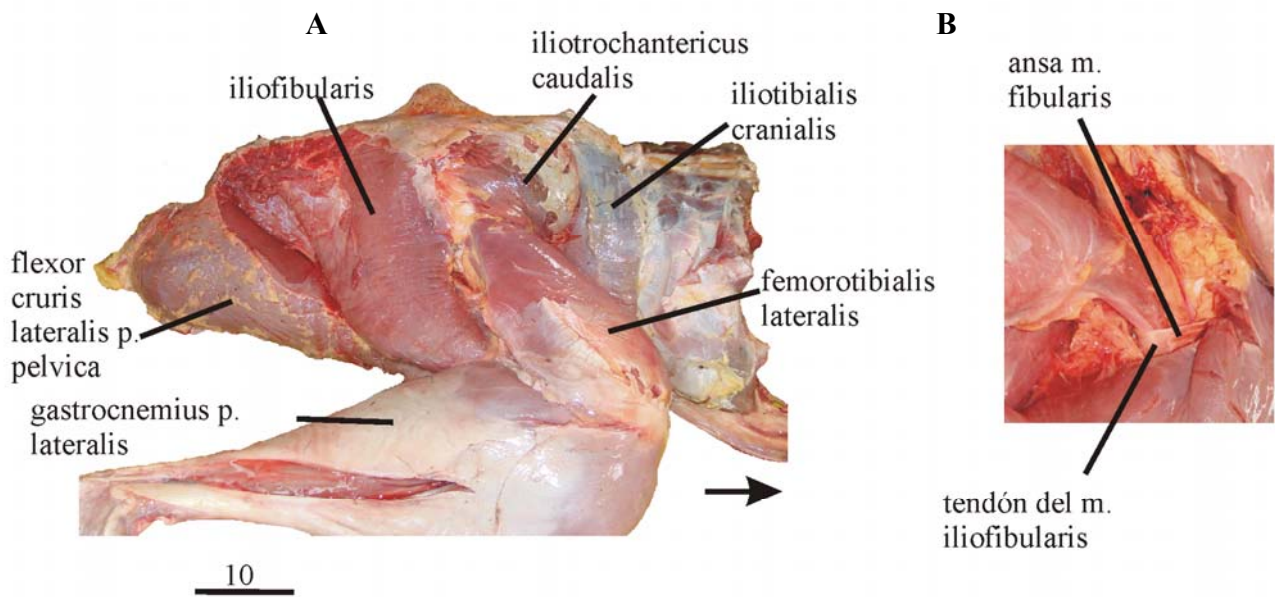


Figura IV.4

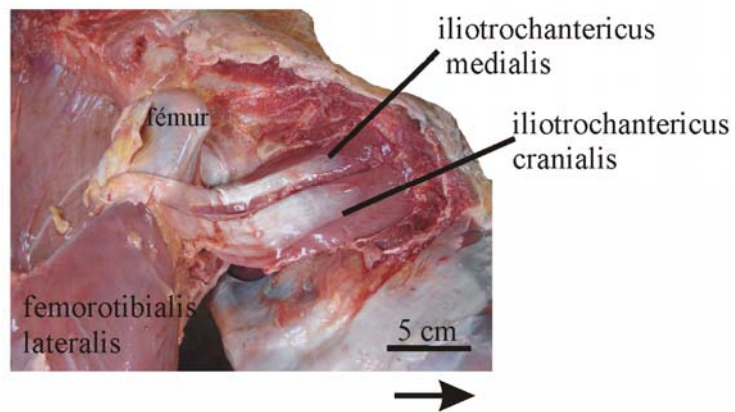


Figura IV.3: A. Vista lateral del miembro posterior sin el *m. ilioprochantericus lateralis*; B. Detalle del *ansa m. iliofibularis*.

Figura IV.4: Detalle de los mm. *ilioprochantericus cranialis* e *ilioprochantericus medialis* (el *m. ilioprochantericus caudalis* ha sido removido).

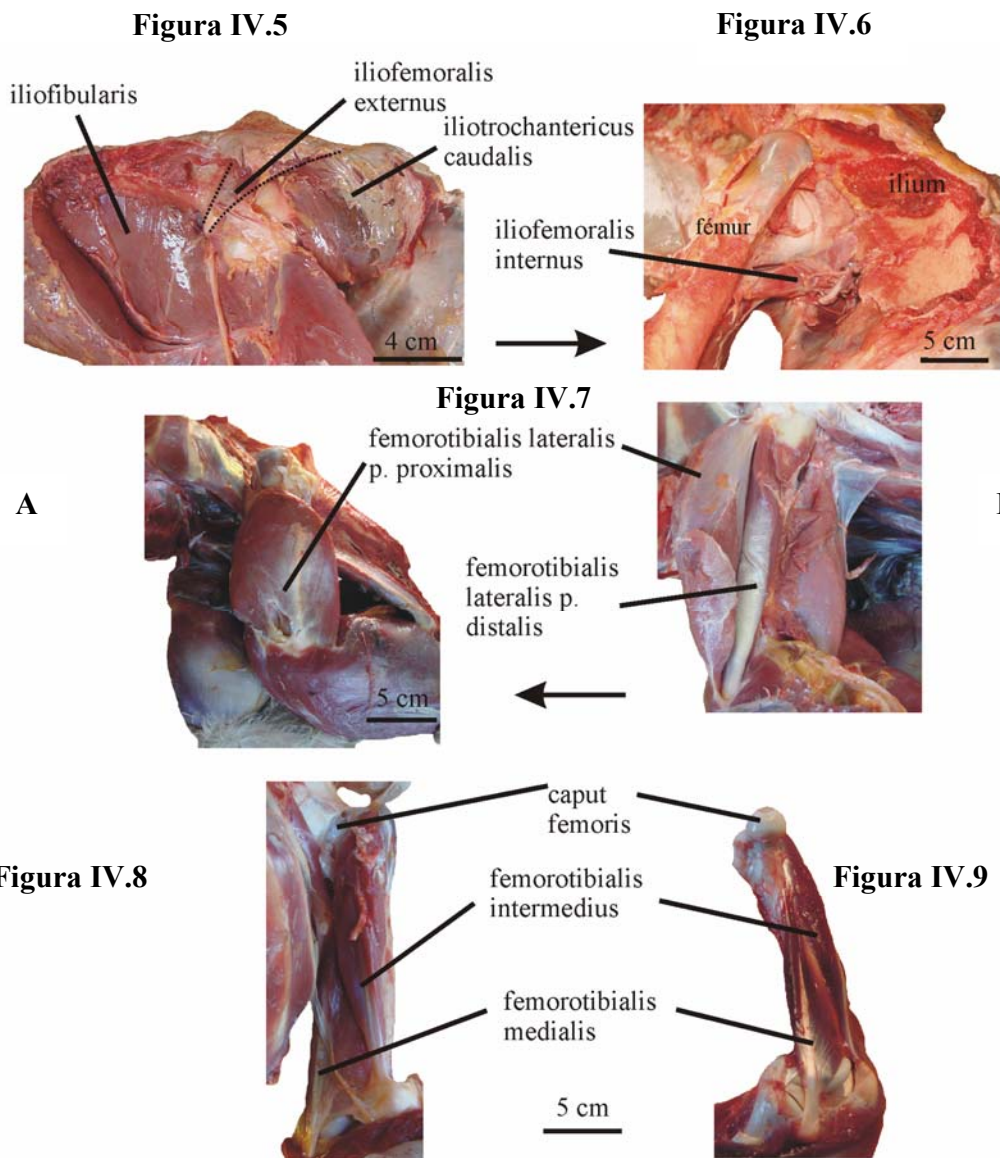


Figura IV .5: Detalle de la región acetabular de la cintura pélvica donde se puede ver el *m. iliofemoralis externus*. Se han retirado los *m. iliotibialis lateralis* y *m. iliofibularis*.

Figura IV.6: Detalle de la región acetabular de la cintura pélvica y región proximal del fémur en la que han sido retirados todos los músculos de esta zona para exponer el *m. iliofemoralis internus*.

Figura IV.7: A. *M. femorotibialis lateralis p. proximalis*: vista fronto-lateral del muslo izquierdo. B. *M. femorotibialis lateralis p. distalis*, vista lateral del muslo izquierdo.

Figura IV.8: *M. femorotibialis p. intermedius* y *p. interna*, vista caudo-medial del muslo izquierdo.

Figura IV.9: *M. femorotibialis medialis*, vista medial del fémur desarticulado.

Figura IV.10

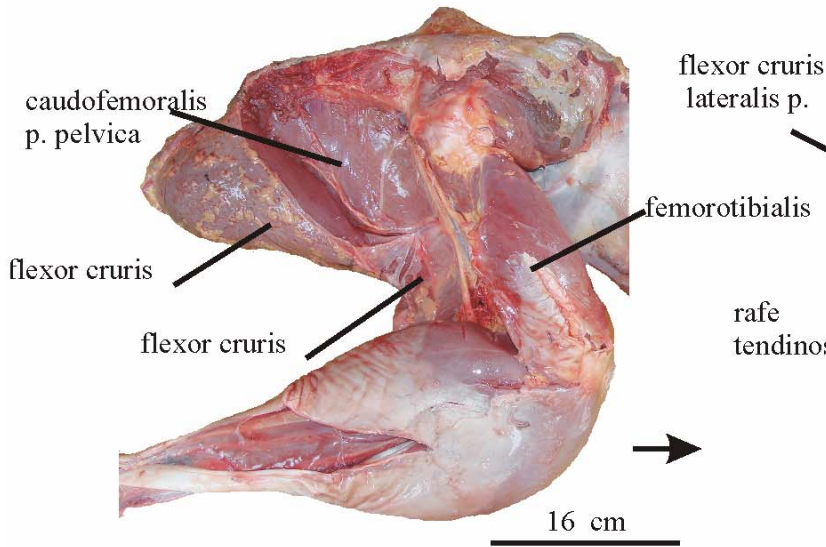


Figura IV.11

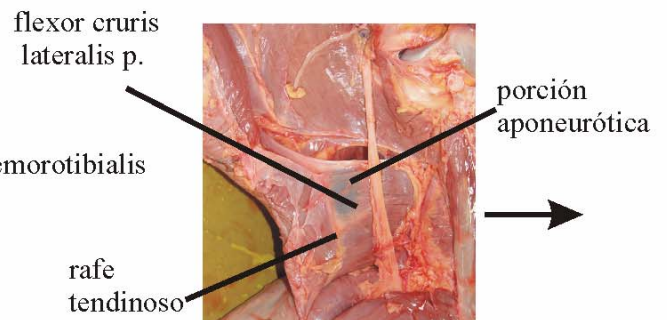


Figura IV.12

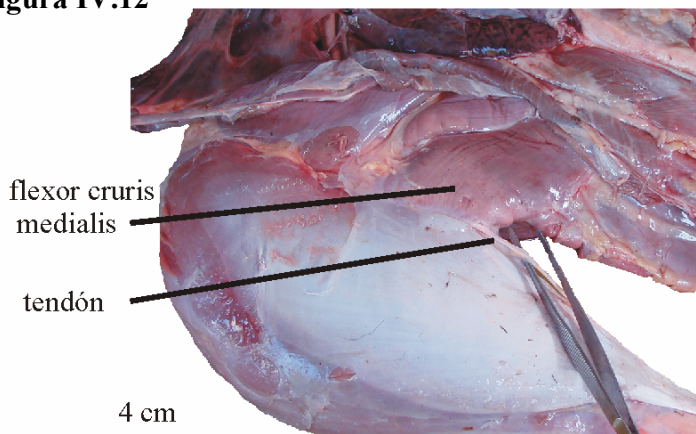


Figura IV.13

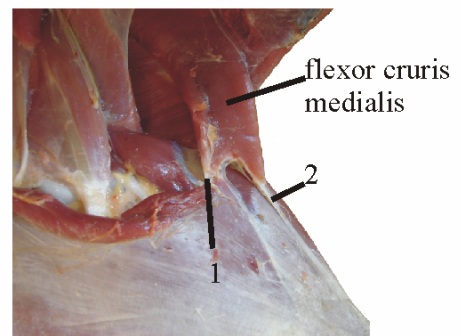


Figura IV.10: vista lateral en donde se extirpó el *m. iliofibularis* para dejar expuesto *m. flexor cruris lateralis p. pelvica*.

Figura IV.11: de talle de la unión del *m. flexor cruris lateralis p. pelvica* con la *p. accesoria*.

Figura IV.12: vista del sector más distal del *m. flexor cruris medialis* donde se puede ver el tendón que se une al *m. gastrocnemius*.

Figura IV. 13: detalle del *m. flexor cruris medialis* mostrando ambos tendones (1 y 2) (ver texto).

Figura IV.14

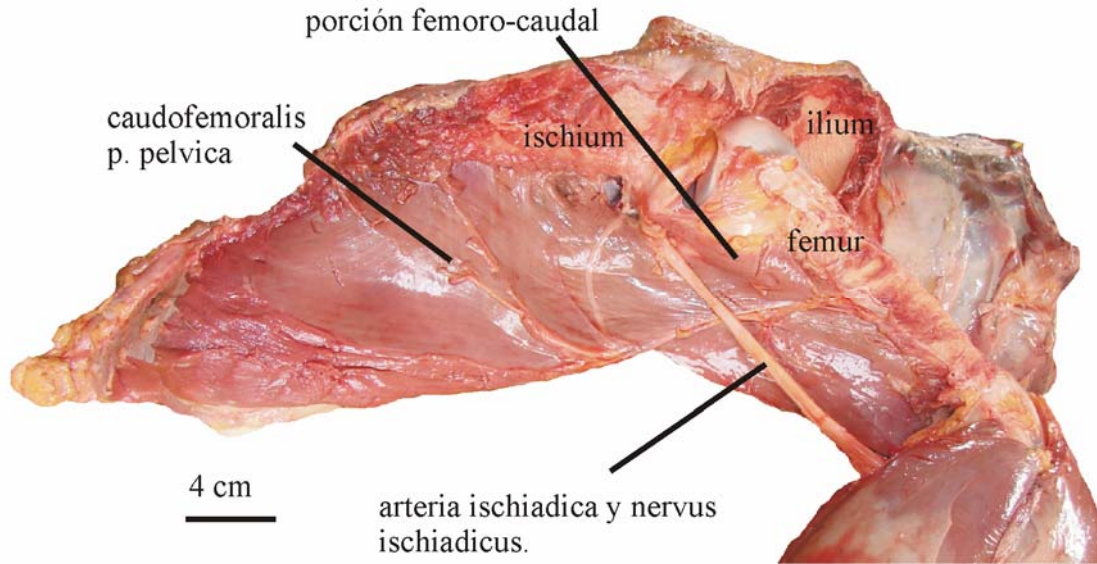


Figura IV.15

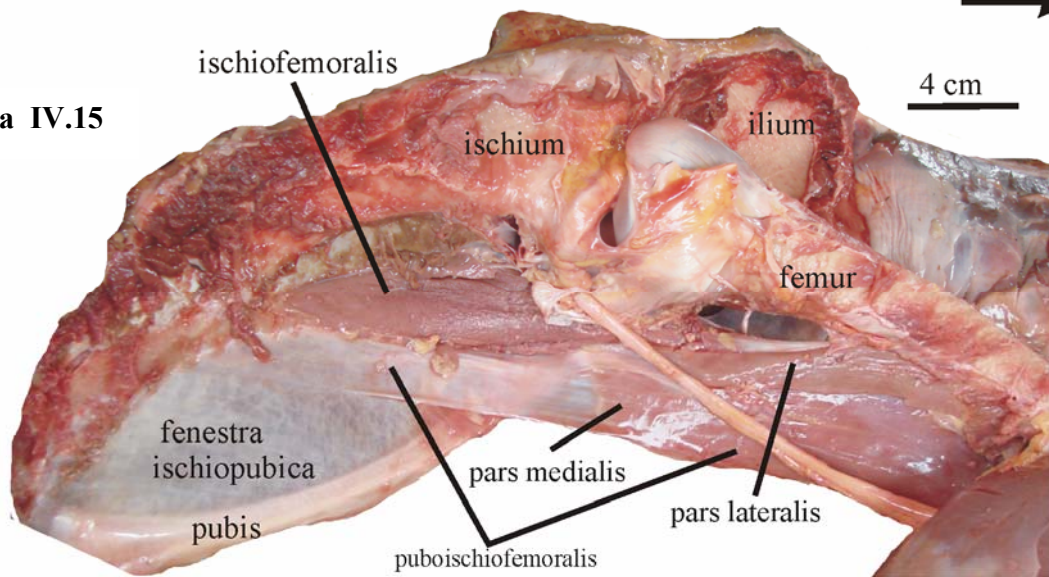


Figura IV.14: *M. caudofemoralis* y parte del *m. puboischiofemoralis*. Se han retirado los músculos *flexor cruris lateralis* y *flexor cruris medialis*.

Figura IV.15: *M. ischiofemoralis* y *m. puboischiofemoralis*, se ha retirado el *m. caudofemoralis*.

Figura IV.16

5 cm

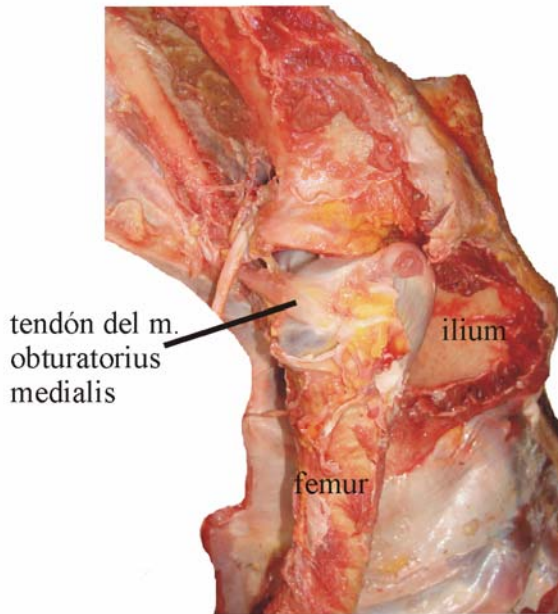


Figura IV.17

5 cm

tendón del m. obturatorius medialis (cortado)

obturatorius lateralis

femur



Figura IV. 16: detalle de la región proximal del fémur mostrando el lugar de inserción del tendón del *m. obturatorius medialis*.

Figura IV. 17: vista caudomedial de la región proximal del fémur, en donde se puede apreciar el *m. obturatorius lateralis*.

Figura IV.18

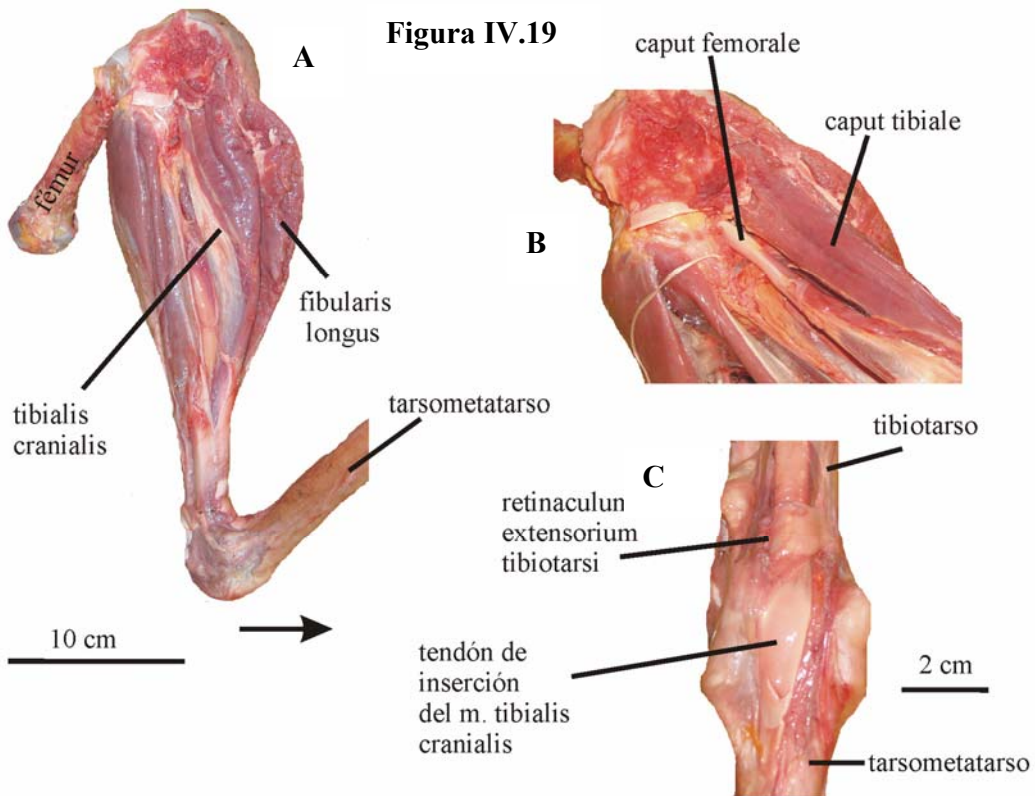
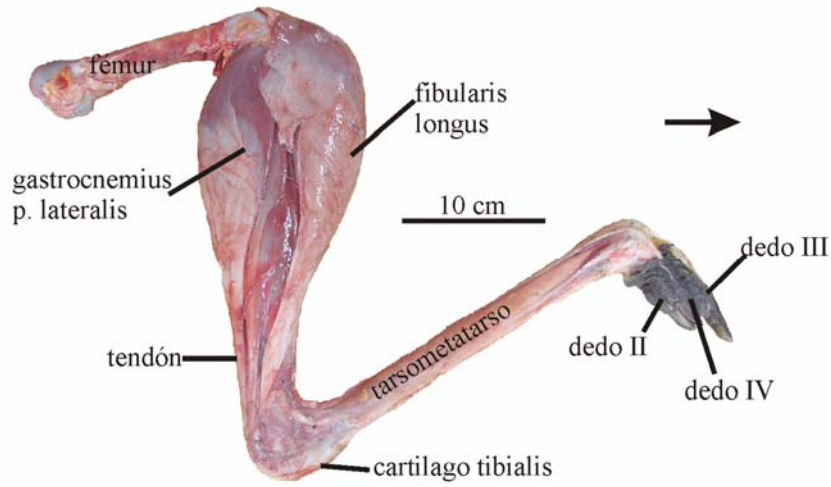


Figura IV.18: Vista lateral del miembro desarticulado de la cintura donde se pueden ver los músculos superficiales de las caras craneal (*m. fibularis longus*) y caudal (*m. gastrocnemius*) del tibiotalarso.

Figura IV.19: A. Vista lateral del tibiotalarso, mostrando los *m. fibularis longus* y *m. tibialis cranialis*, el *m. gastrocnemius* fue removido; B. Detalle de las dos porciones de origen del *m. tibialis cranialis*; C. Detalle de la articulación entre tibiotalarso y tarsometatarso, sin el *m. fibularis longus* para dejar expuesto el *retinaculum extensorium tibiotalarsi*.

Figura IV.20

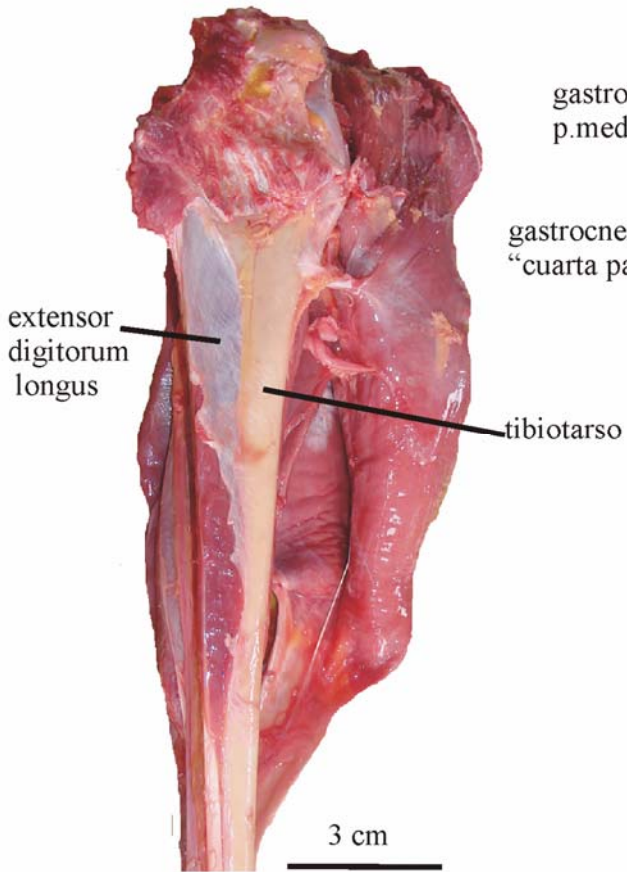


Figura IV.21

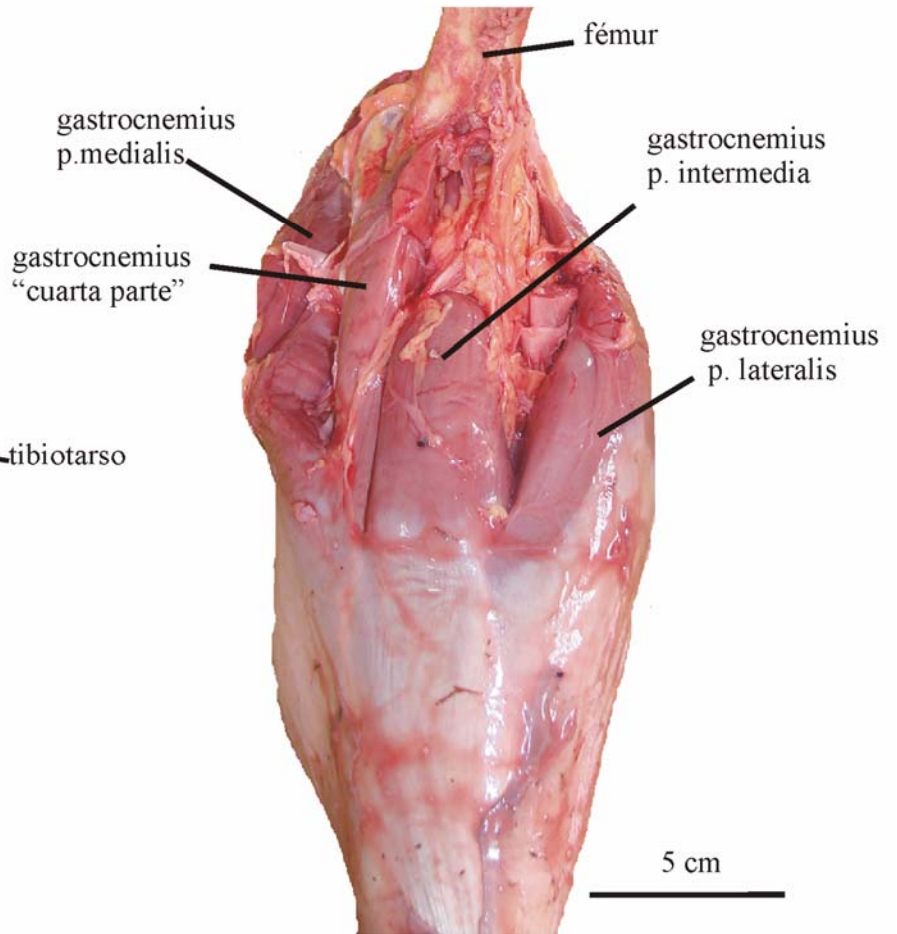


Figura IV.20: *M. extensor digitorum longus*, vista frontal del tibiotalarso, fueron extraídos los músculos *fibularis longus* y *tibialis cranealis*.

Figura IV.21: vista caudal del tibiotalarso donde se puede ver el *m. gastrocnemius*.

Figura IV.22

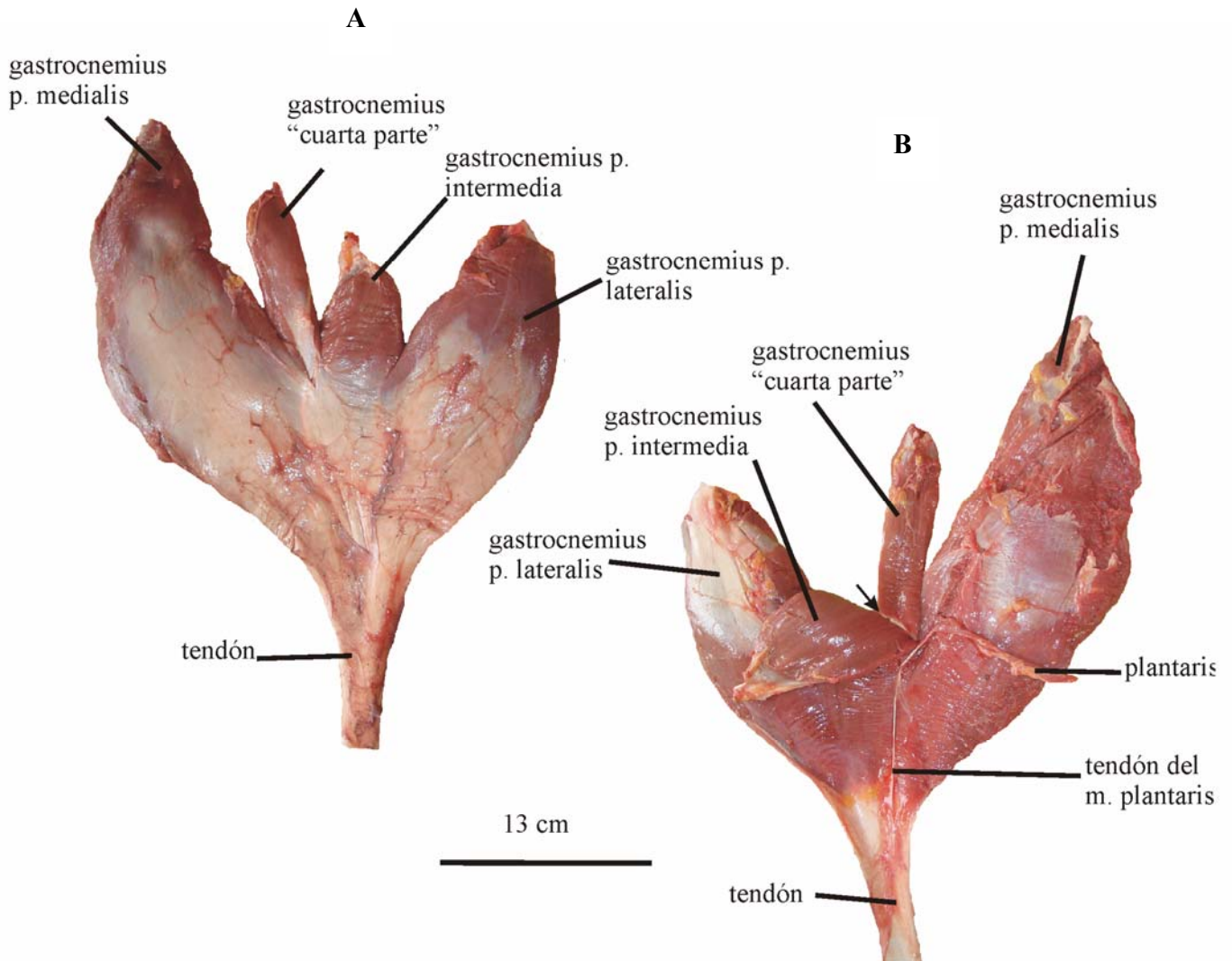


Figura IV.22: A. *M. gastrocnemius* removido del miembro donde se puede ver el gran desarrollo de sus partes de origen y el tendón común; B. Vis ta de la cara interna del m. *gastrocnemius* extirpado del miembro en el que se puede apreciar el *m. plantaris*. También se puede ver la unión aponeurótica (flecha) de la cuarta parte al resto de las porciones del m. *gastrocnemius*.

Figura IV.23

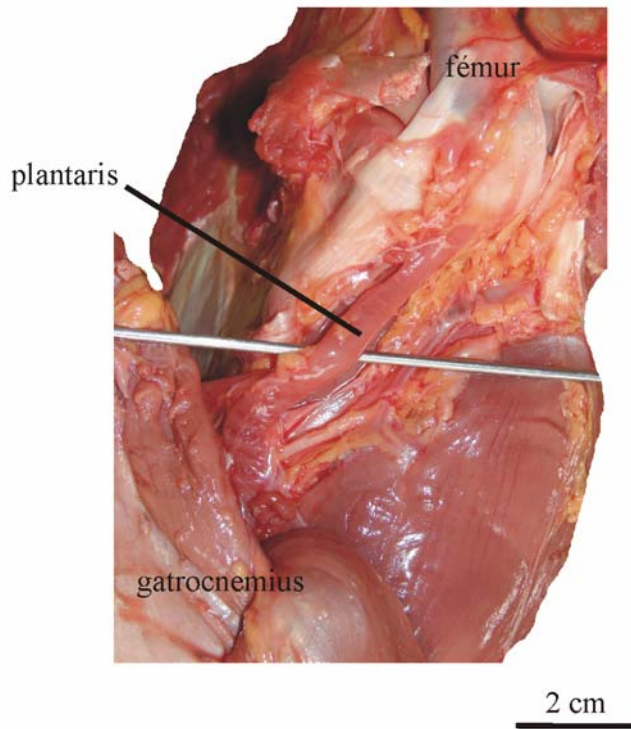


Figura IV.24

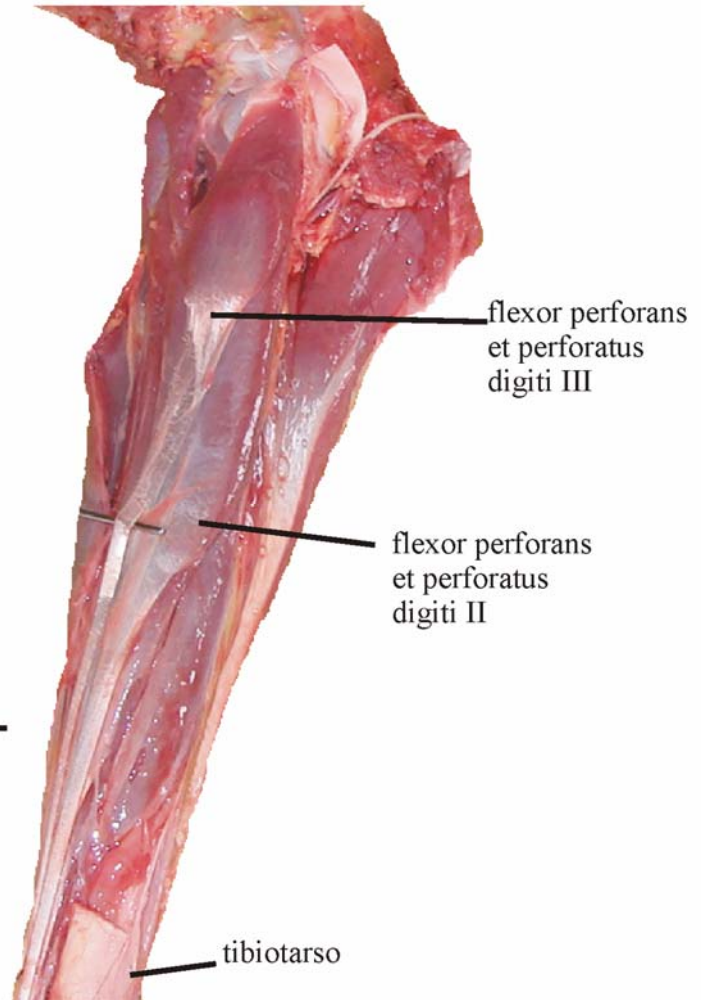


Figura IV.23: detalle del lugar de origen del *m. plantaris*

Figura IV.24: vista lateral del tibiotalar en donde se extirpó el *m. gastrocnemius* para visualizar los músculos *flexor perforans et perforatus digitii II* y *flexor perforans et perforatus digitii III*.

Figura IV.25

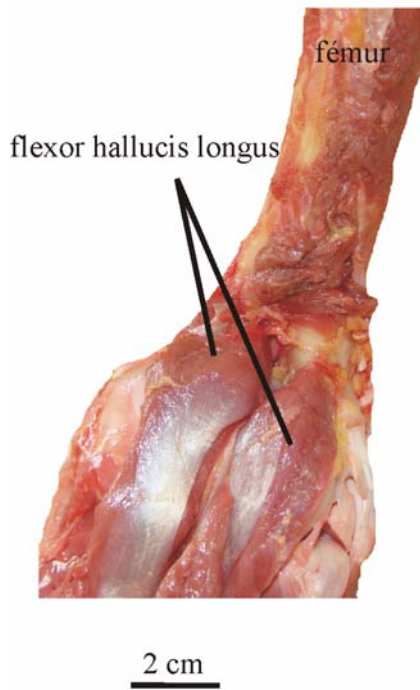


Figura IV.26

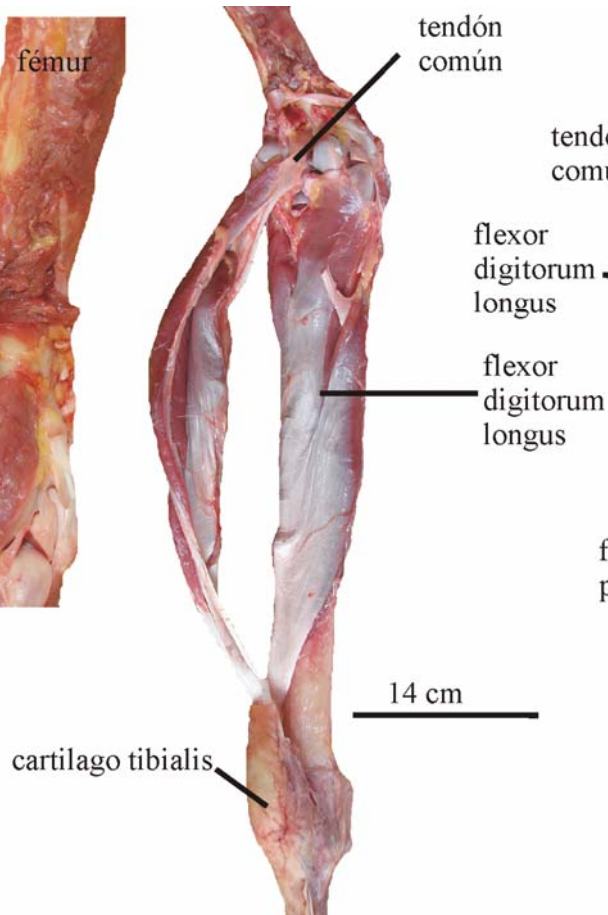


Figura IV.27

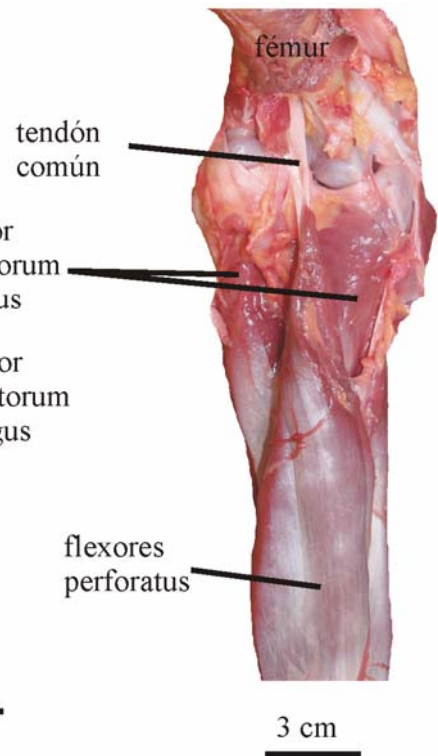


Figura IV.25: detalle de la región distal del fémur en vista caudal donde se puede ver las dos porciones de origen del *m. flexor hallucis longus*.

Figura IV.26: detalle de la región distal del fémur y proximal del tibiotarso en vista caudal en la que se visualiza el tendón común de origen de los músculos *flexor perforatus digitii II*, *flexor perforatus digitii III* y *flexor perforatus digitii IV* y el origen del *m. flexor digitorum longus*.

Figura IV.27: vista general del tibiotarso donde se puede apreciar el conjunto intimamente relacionado de músculos flexores perforatus y su posición relativa con respecto al *m. flexor digitorum longus*.

Figura IV.28

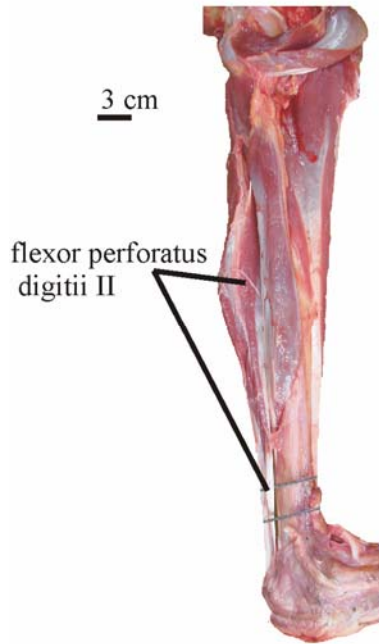


Figura IV.29

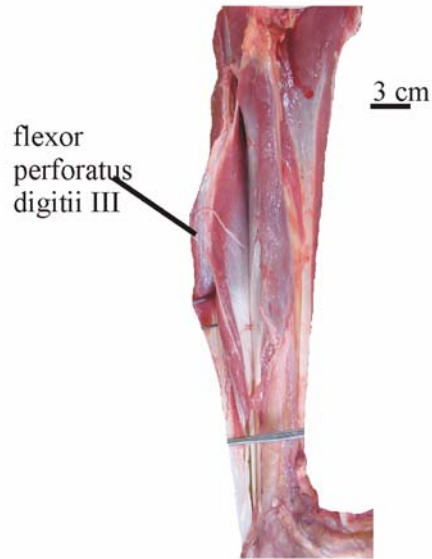


Figura IV.30

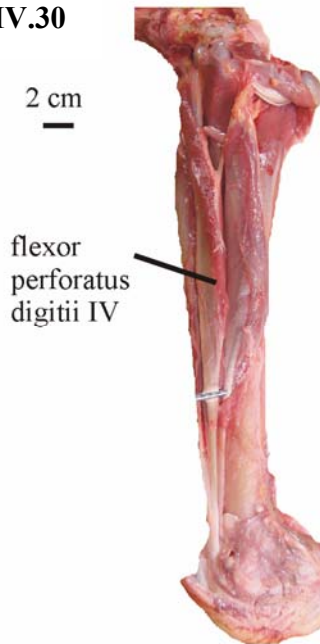


Figura IV.31

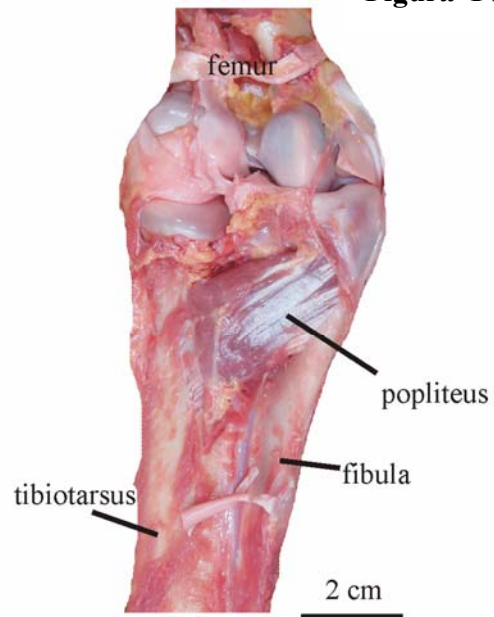


Figura IV.28: vista lateral del tibiotalar mostrando el m. *flexor perforatus digitii II*.

Figura IV.29: vista lateral del tibiotalar mostrando el m. *flexor perforatus digitii III*.

Figura IV.30: vista lateral del tibiotalar mostrando el m. *flexor perforatus digitii IV*.

Figura IV.31: vista caudal de la región proximal del tibiotalar y fibula donde se aprecia el m. *popliteus*. Todos los músculos flexores fueron removidos.

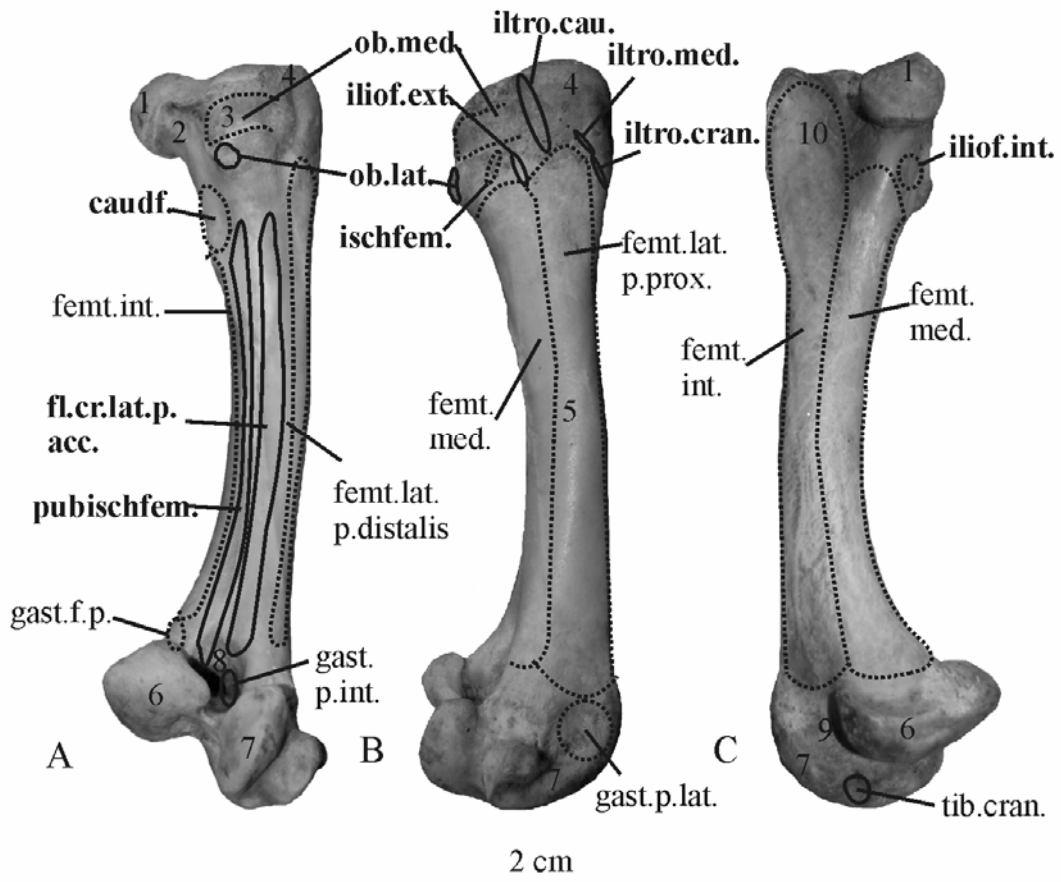


Figura IV.33: Fémur derecho de *Rhea americana* (MLP 903) A. Vista caudal; B. Vista lateral; C. Vista medial. Referencias en negrita indican sitios de inserción. 1: *caput femoris*, 2: *collum femoris*, 3: *impressiones obturatoriae*, 4: *trochanter femoris*, 5: *corpus femoris*, 6: *condylus medialis*, 7: *condylus lateralis*, 8: *fossa poplitea*, 9: *sulcus patellaris*, 10: *fossa trochanteris*. *M. femorotibialis lateralis p. dist.* (femt.lat.p.dist.), *m. femorotibialis lateralis p. proximalis* (femt.lat.p.prox.), *m. femorotibialis intermedius* (femt.int.), *m. femorotibialis medialis* (femt.med.), *m. flexor cruris lateralis p. accessoria* (fl.cr.lat.p.acc.), *m. gastrocnemius* cu arta parte (gast.c.p), *m. gastrocnemius p. intermedia* (gast.p.int.), *m. gastrocnemius p. lateralis* (gast.p.lat.), obturatorius medialis (ob.med.), *m. tibialis cranialis* (tib.cran.). Otras abreviaciones como en la figura 32.

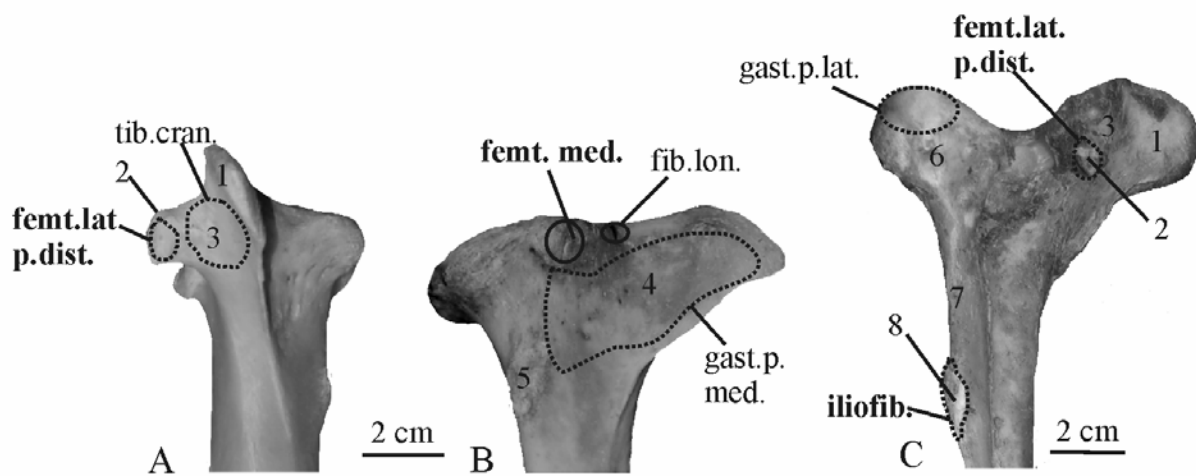


Figura IV.34: Región proximal del tibiotalarso mostrando los sitios de origen e inserción, A. y B. tibiotalarso derecho (MLP 903), C. tibiotalarso y fibula izquierdas (MLP 876). A. vista frontal; B. Vista medial; C. Vista lateral. Referencias en negrita indican sitios de inserción. 1: *crista cnemialis cranialis*, 2: *crista cnemialis lateralis*, 3: *sulcus intercnemialis*, 4: *fascie gastrocnemialis* de la *crista cnemialis cranialis*, 5 : *impressio ligamentum collateralis medialis*, 6: *caput fibulae*, 7: *corpus fibulae*, 8: *tuberculum m. iliofibularis*, *m. fibularis longus* (fib. lon.), *m. gastrocnemius p. medialis* (gast.p.med.). Otras abreviaciones como en las figuras 32 y 33.

IV. B. Masa muscular

IV. B. 1 Masa muscular individual

En todas las edades (Fig. IV.35) el *m. gastrocnemius* fue el que presentó mayor masa, mientras el *m. obturatorius lateralis* fue el de menor. El segundo músculo con mayor masa fue el *femorotibialis* para las edades de uno y tres meses (Figs. IV.35A,B), seguido del *m. iliotibialis lateralis*. A partir de los cinco meses (Fig. IV.35C) esta última relación se invierte y el *m. iliotibialis lateralis* pasa a ser el segundo músculo con más masa, seguido por el grupo *femorotibialis*. El cuarto músculo de mayor masa fue el *iliofibularis*, salvo en los individuos de ocho meses (Fig. IV.35D) en quien es este lugar lo ocupó el grupo *flexor cruris* (en esta edad se contó solamente con dos por lo cual este resultado puede deberse al sesgo de la muestra) seguido por el *m. iliofibularis*. Los siguientes músculos en importancia, fueron los flexores de los dígitos, *fibularis longus*, *iliotibialis cranialis*, *obturatorios medialis*, *caudofemoralis*, *iliotrochantericus caudalis* y *tibialis cranialis*. Finalmente los *mm. ambiens*, *puboisquiofemoralis*, *extensor digitorum longus*, *isquiofemoralis*, *iliotrochantericus cranialis*, *iliotrochantericus medialis*, *iliofemoralis internus*, *iliofemoralis externus* y *obturatorius lateralis* presentaron bajos valores de masa en todas las edades.

Los músculos que alcanzaron mayor masa (e.g. *gastrocnemius*, *iliotibialis lateralis*, *femorotibialis*, *flexor cruris*) son de función extensora, mientras que aquellos dedicados a la función flexora (e.g. *iliotrochantericus cranialis*, *iliotibialis cranialis*, *iliofemoralis externus*) presentaron masas de menor magnitud. Una excepción es el músculo *iliofibularis*, que estuvo entre los primeros cinco músculos de mayor masa en todas las edades.

IV. B. 2 Masa muscular total

La masa muscular total del miembro posterior registró valores desde 44,07 g (en los animales de un mes) hasta alcanzar 2803,33 g en los adultos (Fig. IV.36A). Estos valores representan aproximadamente entre un 8% -16% de la masa corporal según las edades (Fig. IV.36B). Si se tiene en cuenta ambos miembros la representación de la masa muscular del miembro posterior asciende a 16%-32%, según las edades.

IV. B. 3 Porcentaje de cada músculo con respecto a la masa muscular total del miembro

De los 21 músculos de los cuales se obtuvieron la masa, solo entre dos y tres músculos presentaron un porcentaje mayor al 10% (Fig. IV.37A) en todas las edades. Los músculos *gastrocnemius* y el grupo de *femorotibialis* fueron los que mayor porcentaje presentaron. Sus valores fueron cercanos al 18 % y 12% respectivamente. El *m. iliotibialis lateralis* tuvo un comportamiento similar, pero en la edad de un mes presentó un valor cercano al 9% y, a partir de los tres meses, su porcentaje aumentó llegando a alcanzar entre el 12% y 15%.

Los *mm. iliofibularis*, flexores de los dígitos, grupo *flexor cruris*, *iliotibialis cranialis*, *caudofemoralis*, *fibularis longus*, *tibialis cranialis*, *iliotrochantericus caudalis*, *puboischiofemoralis* y *obturatorius medialis* presentaron valores entre el 2% y el 9% (Fig. IV.37A). El *m. puboischiofemoralis* en las aves de un mes presenta el mayor porcentaje (2,55%), y, a partir de los tres meses de edad, este valor disminuye hasta llegar al 1,23% en las aves adultas (Fig. IV.37A).

Los *mm. extensor digitorum longus* (Fig. IV.37A), *ischiofemoralis*, *iliotrochantericus cranialis*, *iliotrochantericus medialis*, *iliotrochantericus medialis*, *iliofemoralis externus*, *iliofemoralis internus*, *ambiens* y *obturatorius lateralis* presentaron valores bajos, entre el 1% y el 0,08 % (Fig. IV.37B), el *m. obturatorius lateralis* fue el músculo con menor porcentaje en todas las edades y su valor decreció con el aumento de la edad (Fig. IV.37B).

IV. B. 4 Porcentaje de cada músculo con respecto a la masa corporal

La masa corporal promedio para cada edad se puede observar en la Figura IV.38 y en la Tabla IV.1 se encuentran los valores máximos y mínimos registrados en cada edad.

En la Figura IV.39A se pueden observar los porcentajes que los músculos representan con respecto a la masa corporal. El *m. gastrocnemius* y el grupo femorotibial representaron más del 1% en todas las edades. Los *mm. iliotibialis lateralis*, *iliofibularis*, *fibularis longus* y el grupo flexor cruris en las edades de un mes y tres meses presentaron valores menores o cercanos al 1% mientras a partir de la edad de cinco meses su porcentaje es mayor al 1%.

Los *mm. tibialis cranialis*, *iliotrochantericus caudalis*, *puboischiofemoralis* y *obturatorius medialis* (Fig. IV.39A) presentaron en todas las edades valores menores al 1%, variando desde 0,18% al 0,73%. Por último, los músculos restantes (Fig. IV.39B) (*extensor digitorum longus*, *ischiofemoralis*, *iliotrochantericus cranialis*, *iliotrochantericus medialis*, *iliofemoralis externus*,

iliofemoralis internus, *flexores de los dígitos*, *ambiens* y *obturatorius lateralis*) presentaron valores entre el 0,10% y el 0,01%.

IV. B. 5 Proporciones de muslo y pata

La masa muscular del muslo predominó en todas las edades, tanto en relación a la masa corporal (Fig. IV.40A) como en relación a la masa muscular total del miembro posterior (Fig. IV.40C). En las Figuras 40B y D se puede apreciar la tasa de crecimiento de estas proporciones. La proporción de la musculatura del muslo y de la pata con respecto a la masa corporal aumenta con la edad (Fig. IV.40B), mientras se mantiene constante cuando la proporción es con respecto a la masa muscular total del miembro (Fig. IV.40D). En la Tabla IV.2 se puede apreciar el porcentaje de muslo y pata (con respecto a la masa corporal) y la diferencia existente entre ellos: en las aves de uno y tres meses esta diferencia es menor que en el resto de las categorías de edades.

IV. B. 6 Flexión y Extensión

Teniendo en cuenta la masa muscular dedicada a las funciones de extensión y de flexión en todas las edades, los músculos dedicados a la extensión del miembro predominaron sobre los de la flexión (Fig. IV.41A). El porcentaje de músculos extensores aumenta considerablemente entre una edad y la otra, mientras en los flexores el aumento del porcentaje de una edad a la otra es menos marcado. Los músculos extensores de las aves de ocho meses superan levemente al porcentaje del adulto (posiblemente como resultado del sesgo de la muestra, ya que solo dos aves se utilizaron en esta edad) (Fig. IV.41A), la tendencia a lo largo del tiempo (Fig. IV.41B) indica un aumento gradual.

Al analizar el porcentaje de músculos extensores y flexores en cada articulación los valores más altos fueron para la extensión del TBT-TMT, seguido por la extensión de la cadera (Tabla IV.3 y Fig. IV.42), y luego la extensión y la flexión de la articulación F-TBT, flexión de los dígitos, flexión de la cadera, flexión del TBT-TMT y extensión de los dígitos. Estos últimos dos grupos musculares mantienen casi constante el porcentaje a lo largo del crecimiento (Fig. IV.42). La diferencia entre estos porcentajes en los grupos extensores TBT-TMT y de la cadera, al acercarse a la edad adulta, se hace menor (Fig. IV.42, comparar ambas líneas de tendencia). En el caso de los dígitos, la flexión supera a la extensión (Tabla IV.3).

IV. B. 7. Incremento de la masa de muscular

La masa muscular total del miembro se incrementó unas 62 veces entre las aves de un mes y los adultos (Tabla IV.4). El m. *obturatorius medialis* fue el de mayor incremento: aumentó su masa unas 127 veces, seguido por el *iliotibialis lateralis*, *fibularis longus*, *flexor cruris*, *iliofibularis*, *gastrocnemius* e *iliotrochantericus caudalis*. Mientras que el músculo de menor incremento (Tabla IV.4) fue el *puboischiofemoralis* que solo alcanzó las 30,89 veces.

Figura IV. 35: Masa (g) promedio de cada músculo en cada edad. A. Aves de un mes (n=5); B. Aves de tres meses (n=4).

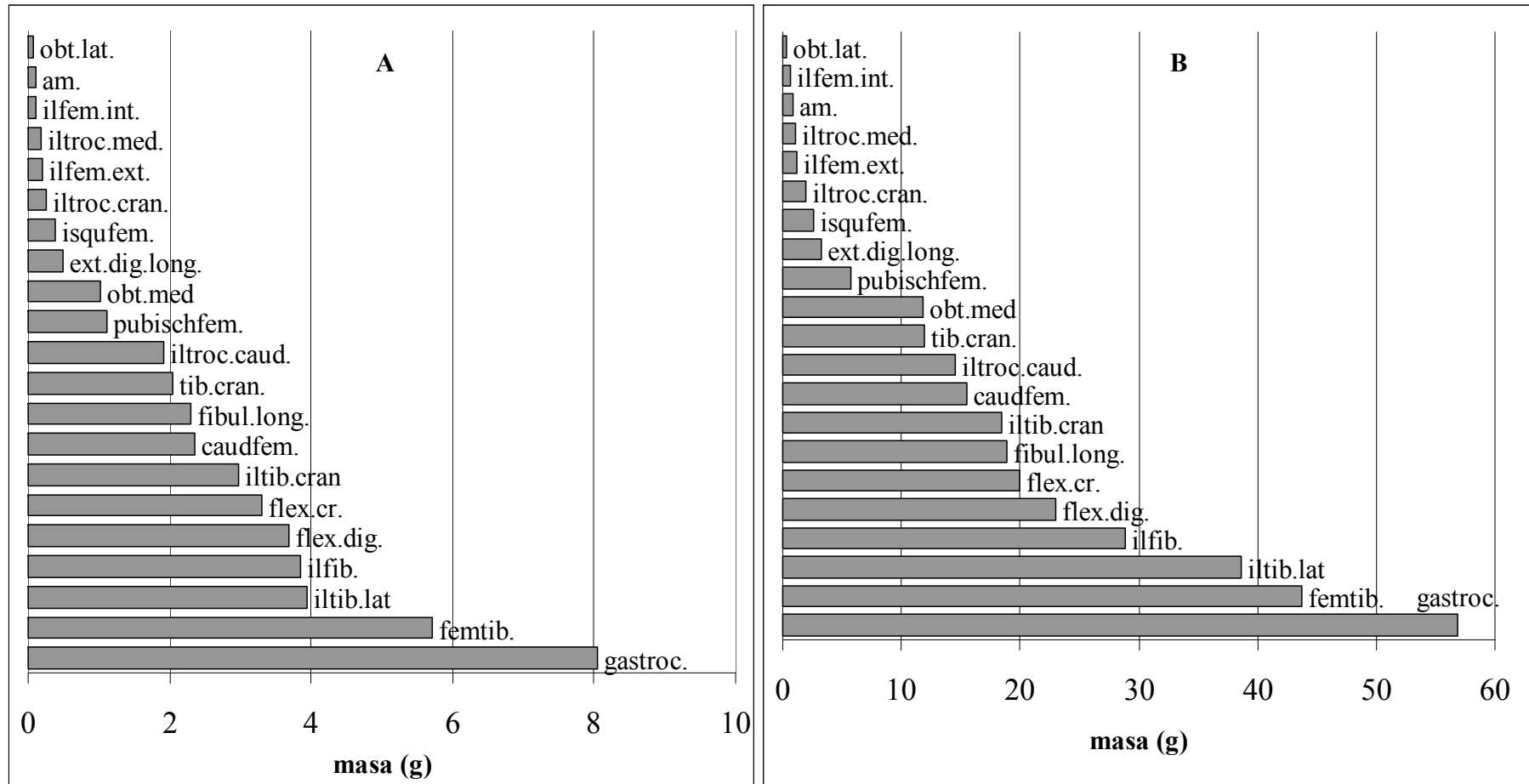


Figura IV. 35 continuación: C. Aves de cinco meses (n=4); D. Aves de ocho meses (n=2).

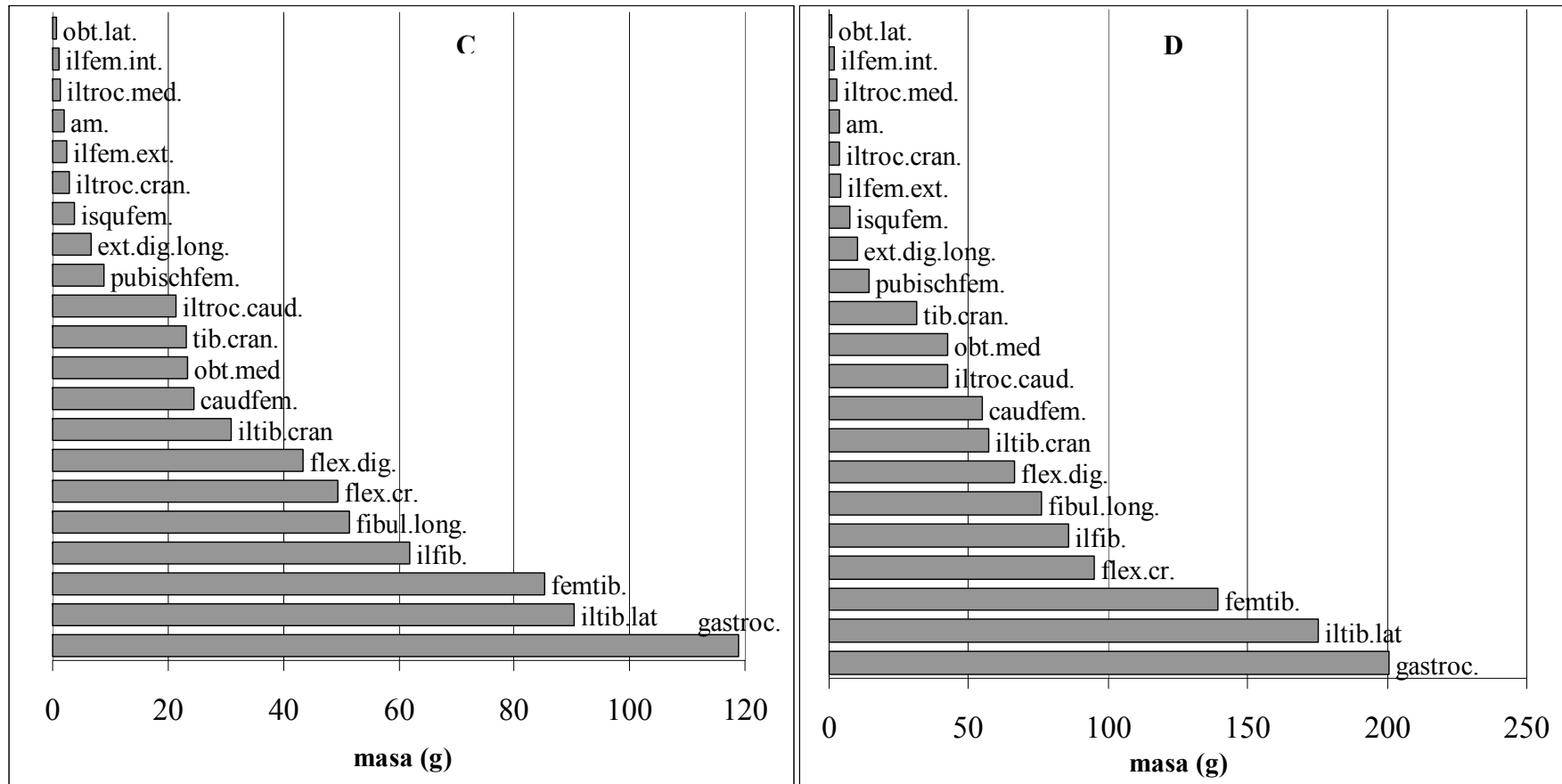


Figura IV. 35 continuación: E. Aves adultas (n=7).

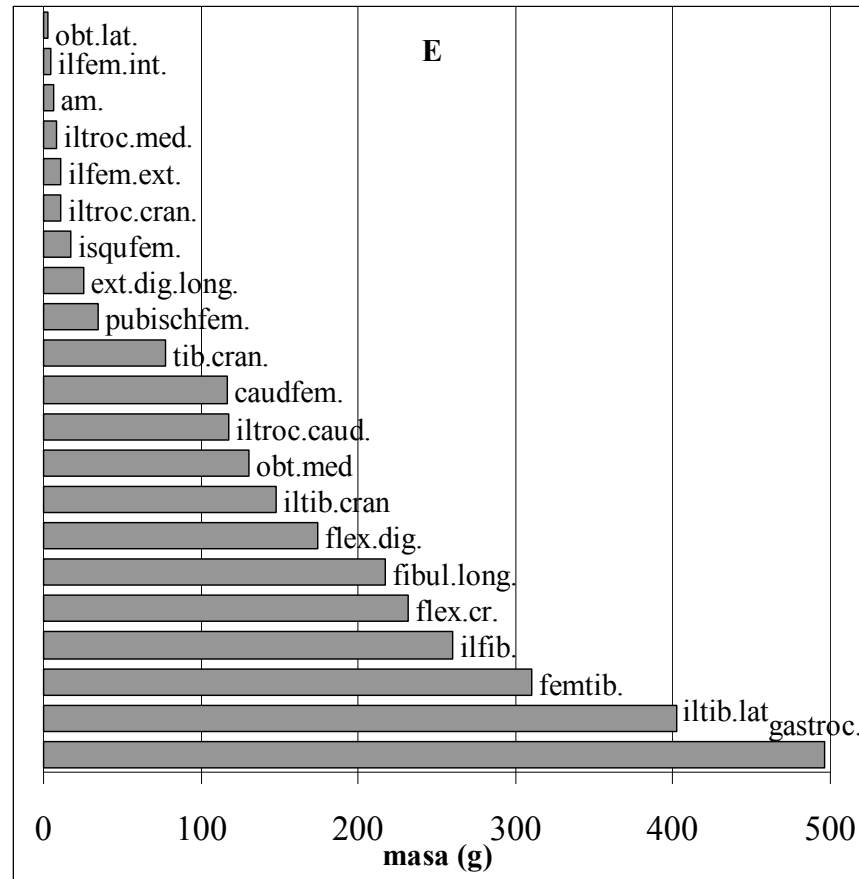


Figura IV. 36: Masa muscular. A. Promedio de la masa muscular total para cada edad, B. Porcentaje (%) que representa la masa muscular total de la masa corporal.

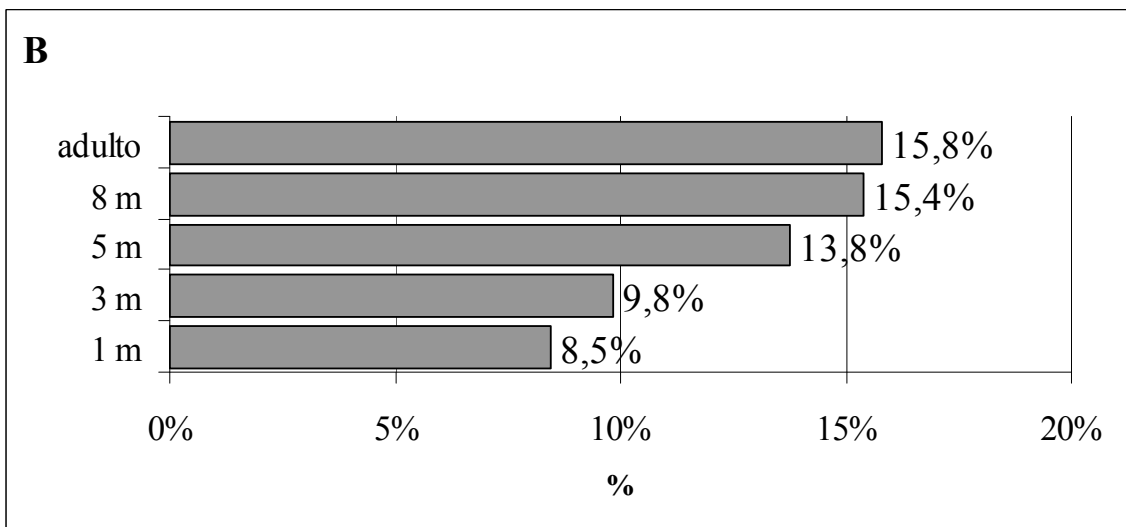
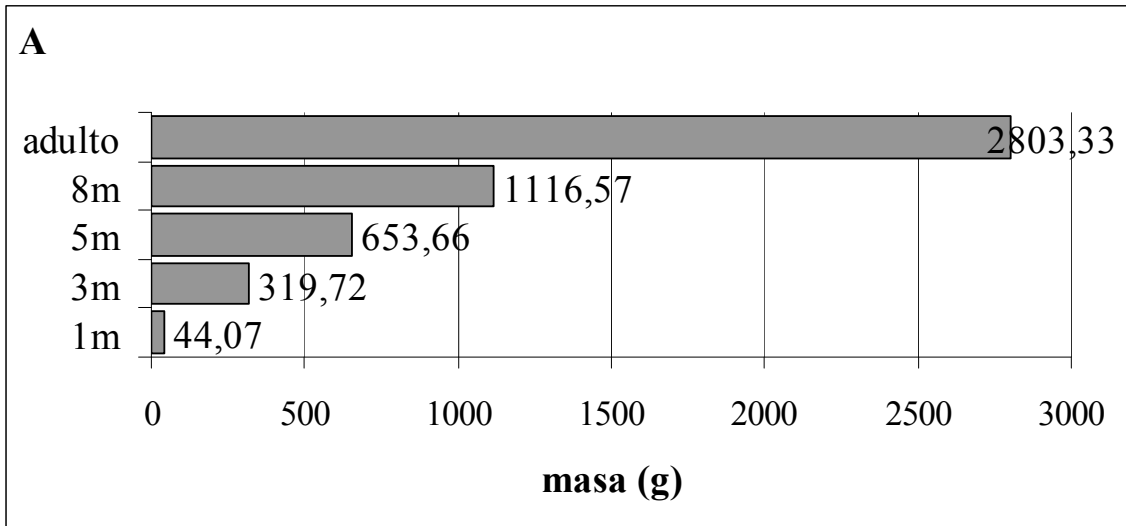


Figura IV. 37: Porcentaje (%) que representa cada músculo con respecto a la masa muscular total en cada edad. A. Músculos cuyo porcentaje estuvo entre 1% y 18% .

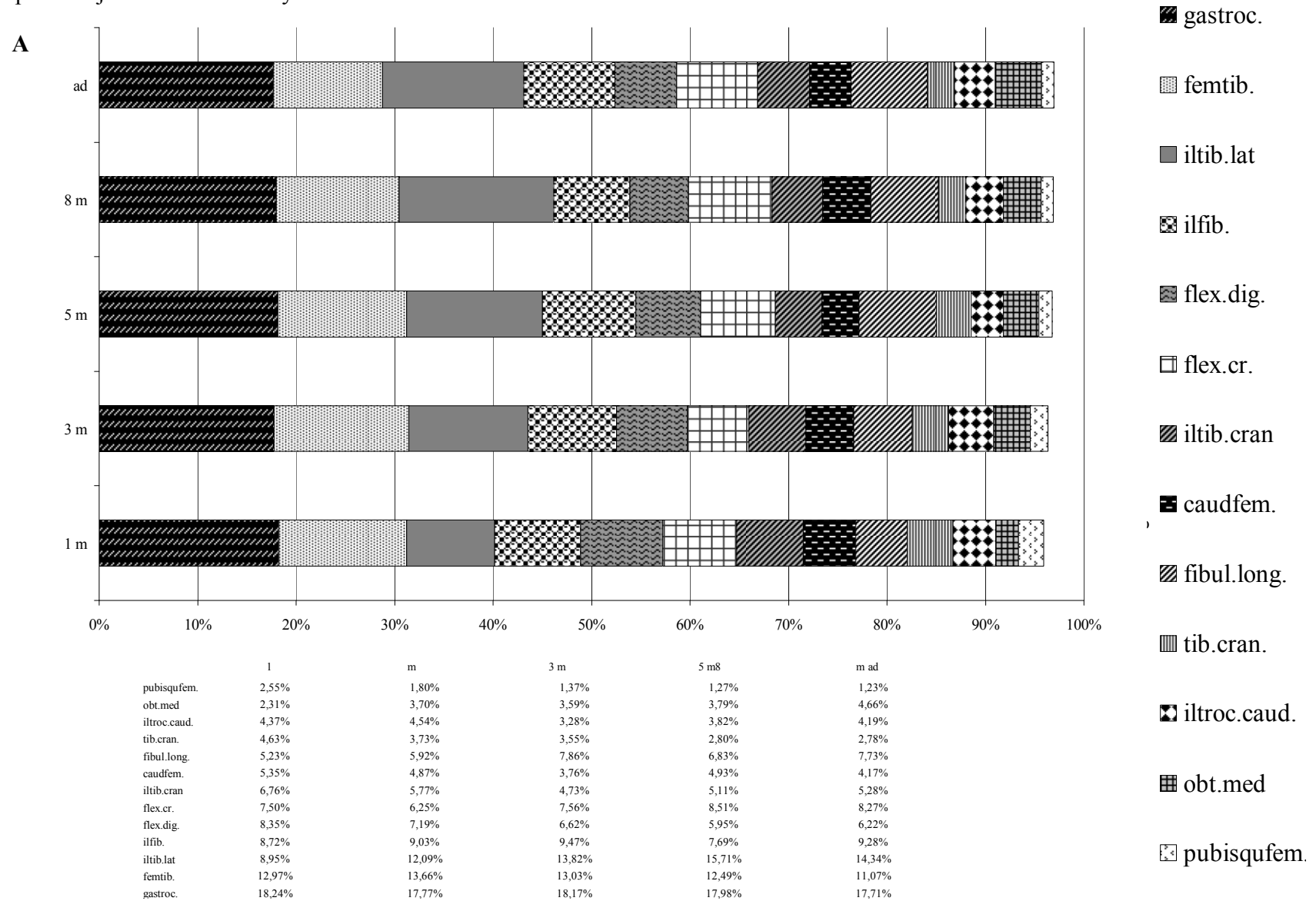
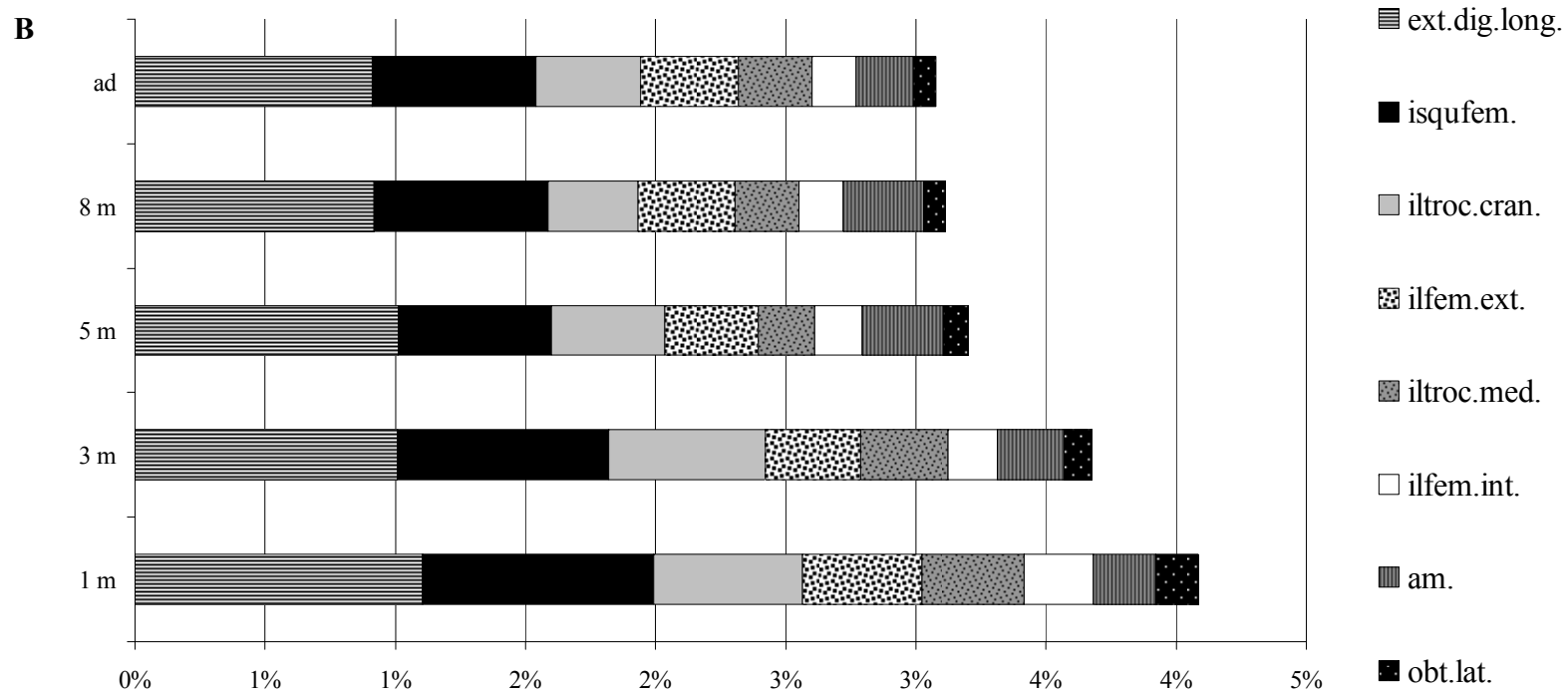


Figura IV. 37 continuación: B. Músculos cuyo porcentaje fue menor al 1%.



	1 m	3 m	5 m	8 m	ad
obt.lat.	0,16%	0,10%	0,09%	0,08%	0,09%
am.	0,24%	0,26%	0,31%	0,31%	0,22%
ilfem.int.	0,26%	0,19%	0,18%	0,17%	0,17%
iltroc.med.	0,39%	0,34%	0,22%	0,25%	0,28%
ilfem.ext.	0,46%	0,36%	0,36%	0,37%	0,38%
iltroc.cran.	0,57%	0,60%	0,43%	0,35%	0,40%
isqufem.	0,89%	0,81%	0,59%	0,67%	0,63%
ext.dig.long.	1,10%	1,01%	1,01%	0,92%	0,91%

Figura IV. 38: Masa corporal promedio para cada edad.

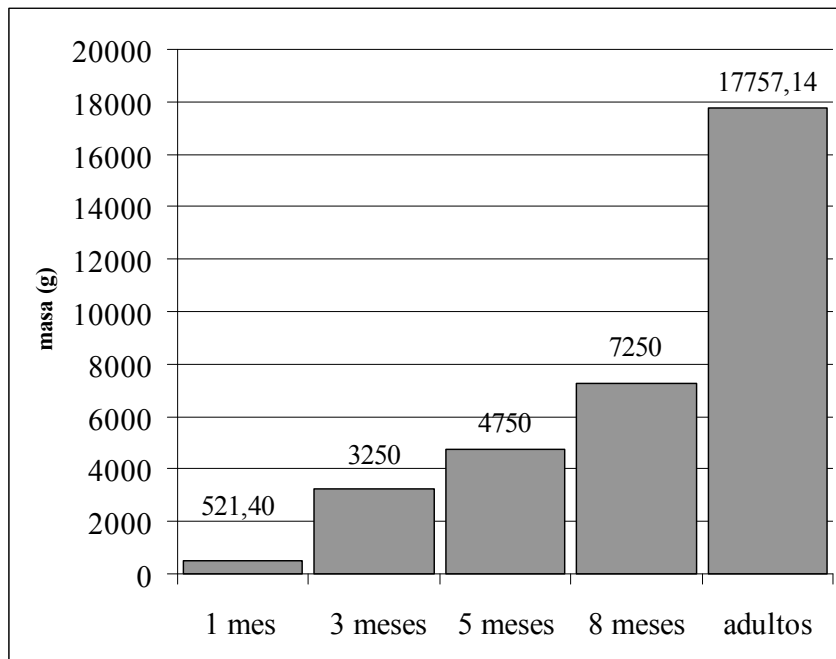


Tabla IV.1: Registros máximos y mínimos de masa corporal en cada edad

Mí	nimo	Máximo
1 mes (n=5)	467	619
3 meses (n=4)	3000	4000
5 meses (n=4)	4000	5000
8 meses (n=2)	4900	9600
Adultos (n=7)	10500	22000

Figura IV.39: Porcentaje (%) que representa cada músculo con respecto a la masa corporal en cada edad. A. Músculos cuyo porcentaje estuvo entre 0,2 % y 2,8 % .

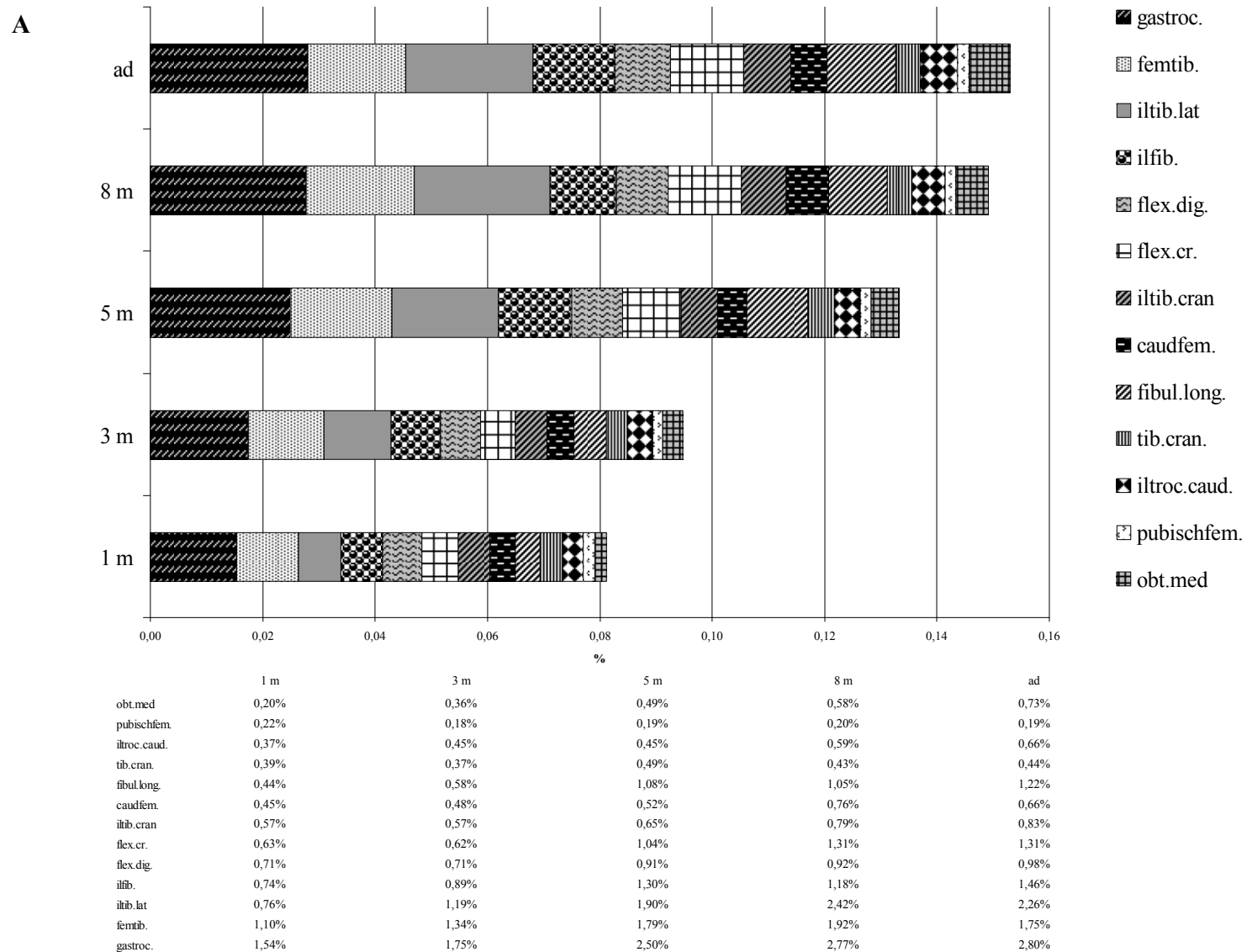
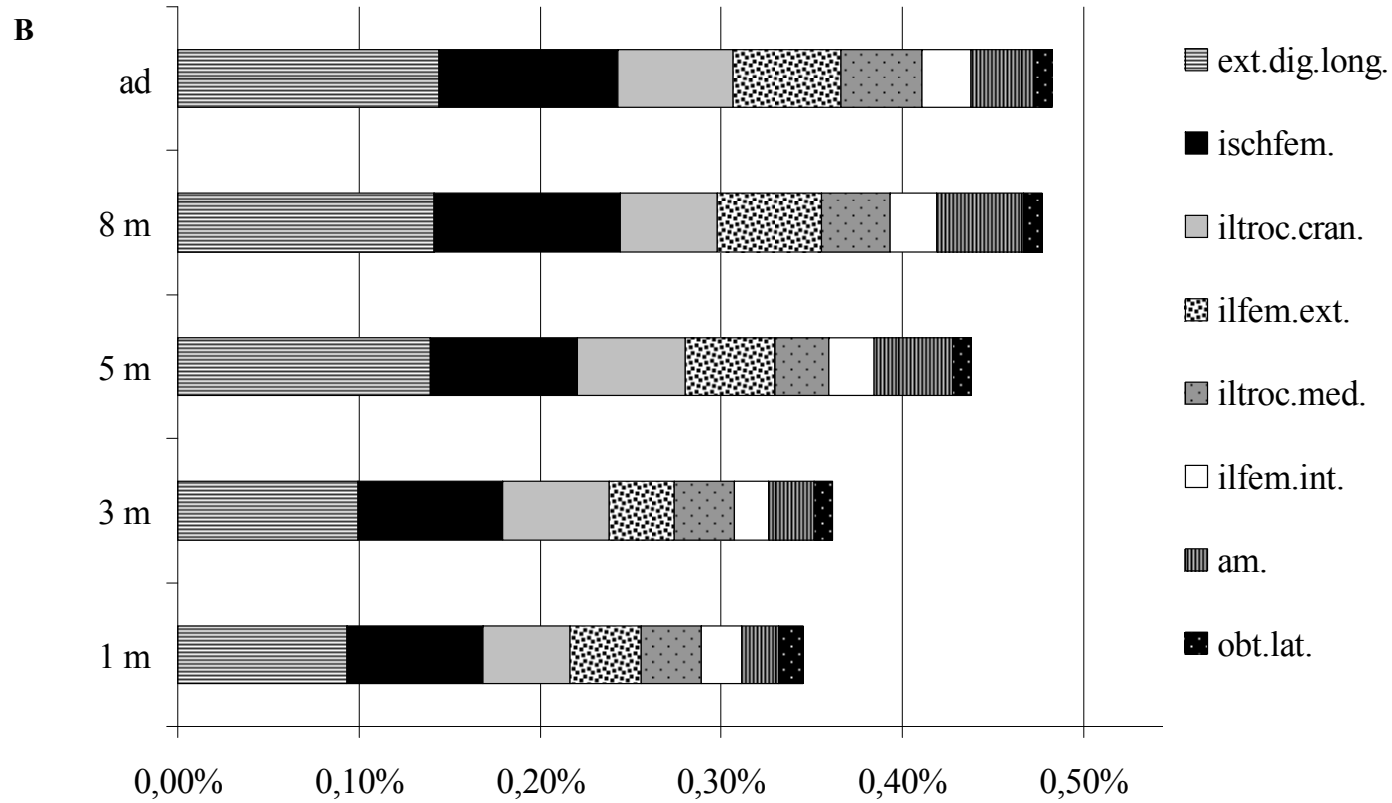


Figura IV. 39 continuación: B. Músculos cuyo porcentaje fue menor al 0,1%.



	1	m m	3 5	m	8 m ad
obt.lat.	0,01%	0,01%	0,01%	0,01%	0,01%
am.	0,02%	0,03%	0,04%	0,05%	0,03%
ilfem.int.	0,02%	0,02%	0,03%	0,03%	0,03%
iltroc.med.	0,03%	0,03%	0,03%	0,04%	0,04%
ilfem.ext.	0,04%	0,04%	0,05%	0,06%	0,06%
iltroc.cran.	0,05%	0,06%	0,06%	0,05%	0,06%
ischfem.	0,08%	0,08%	0,08%	0,10%	0,10%
ext.dig.long.	0,09%	0,10%	0,14%	0,14%	0,14%

Figura IV. 40 : Porcentaje (%) que representan los músculos del muslo y la pata. A y B, Porcentaje con respecto a la masa corporal; C y D, Porcentaje con respecto a la masa muscular total del miembro posterior; A y C, Comparación entre las proporciones del muslo y pata; B y D, tasa de crecimiento (línea entera) de las proporciones de muslo y pata y su tendencia (línea punteada).

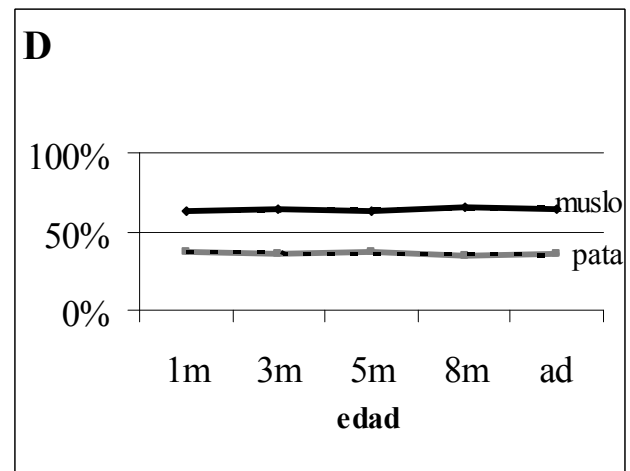
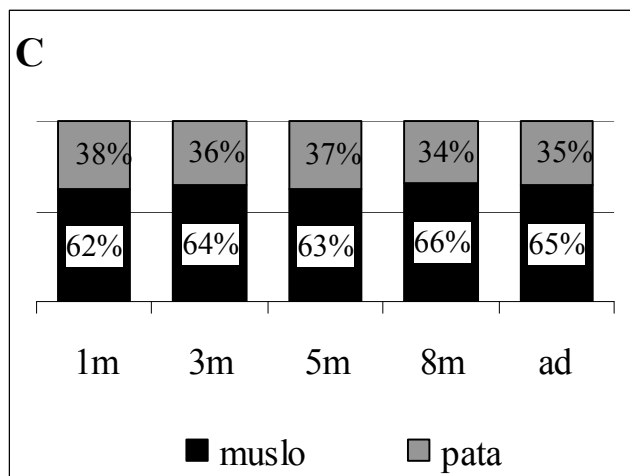
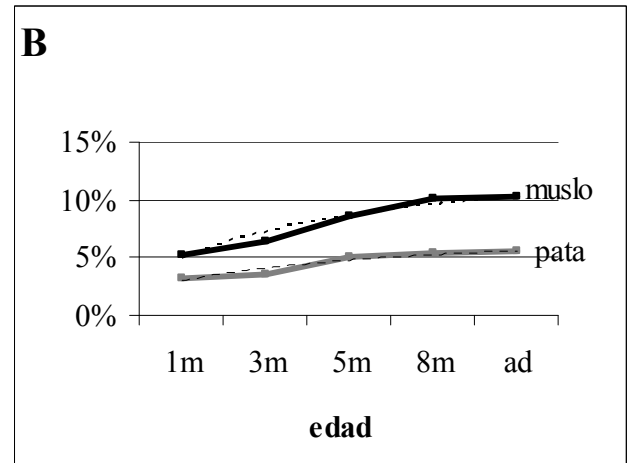
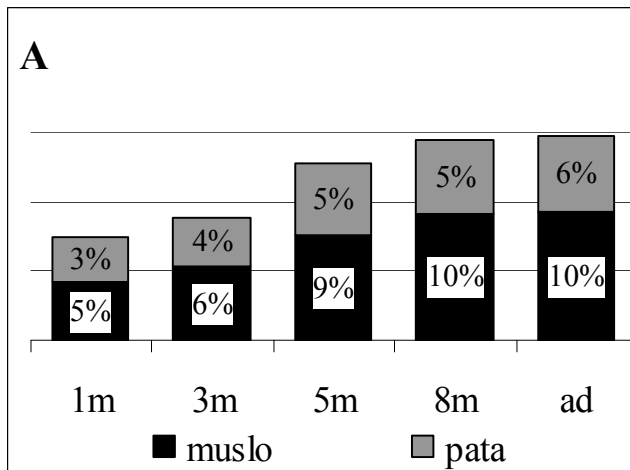


Tabla IV.2: Diferencias entre los porcentajes del muslo y la pata a través de las edades

Edad	%Muslo	%Pata	%Diferencia
1m 5		3	2
3m 6		4	3
5m 9		5	4
8m 1	0	5	5
ad 1	0	6	5

Figura IV.41: A. Porcentaje que en conjunto representan los músculos extensores y flexores con respecto a la masa corporal en cada edad, B. Tendencia de los porcentajes a través del tiempo.

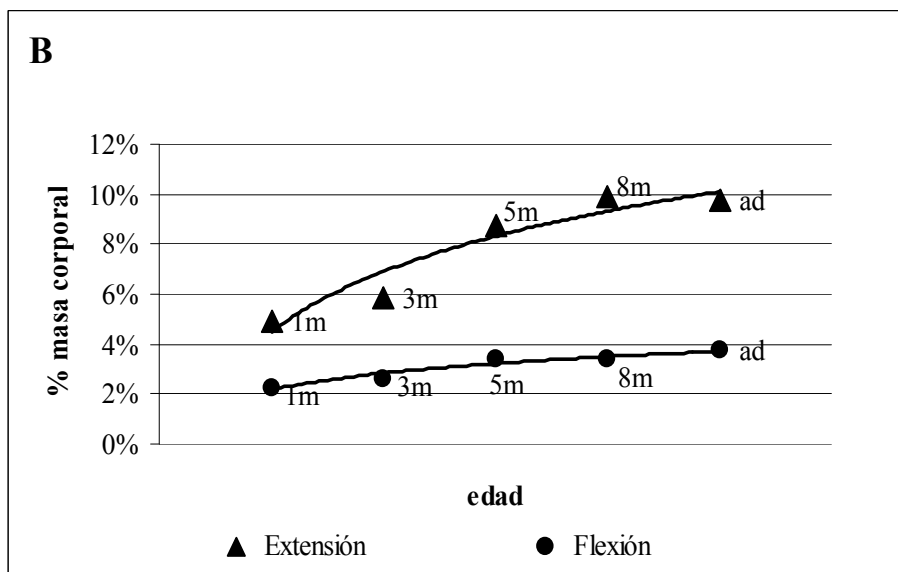
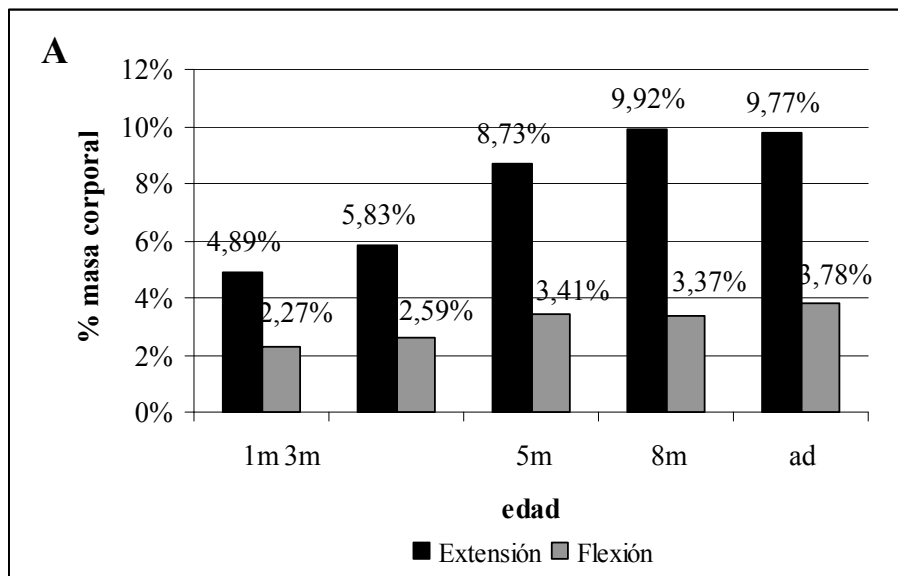


Tabla IV.3: Porcentaje de músculos extensores y flexores con respecto a la masa corporal en cada articulación durante cada edad.

Articulación	Movimiento	1m	3m	5m	8 m	ad
Cadera	Extensión	1,68%	2,06%	3,21%	4,03%	3,86%
	Flexión	0,44%	0,63%	0,71% 0	,84% 0,	90%
F-TBT	Extensión	1,10%	1,34%	1,79%	1,92%	1,75%
	Flexión	0,74%	0,89%	1,30% 1	,18% 1,	46%
TBT-TMT	Extensión	1,98%	2,33%	3,58%	3,82%	4,02%
	Flexión	0,39%	0,37%	0,49% 0	,43% 0,	44%
Dígitos	Extensión	0,09%	0,10%	0,14% 0	,14% 0,	14%
	Flexión	0,71%	0,71%	0,91%	0,92%	0,98%

Figura IV.42: Evolución de los porcentajes de flexión y extensión a través del tiempo y sus tendencias

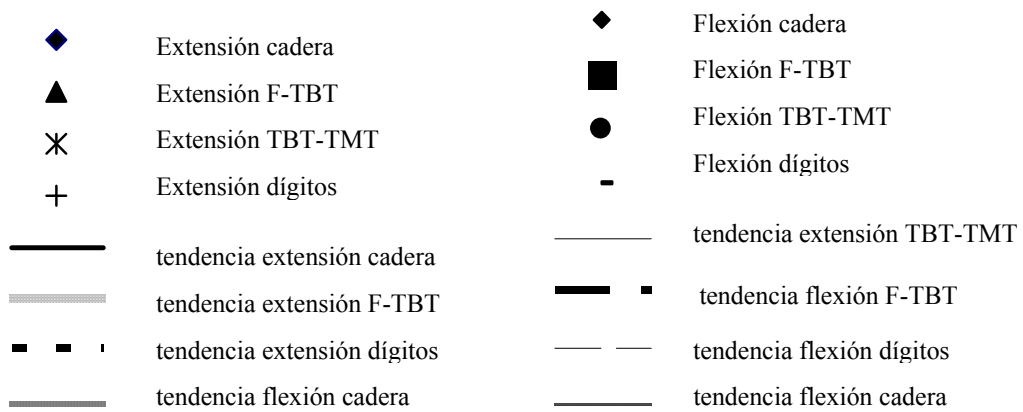
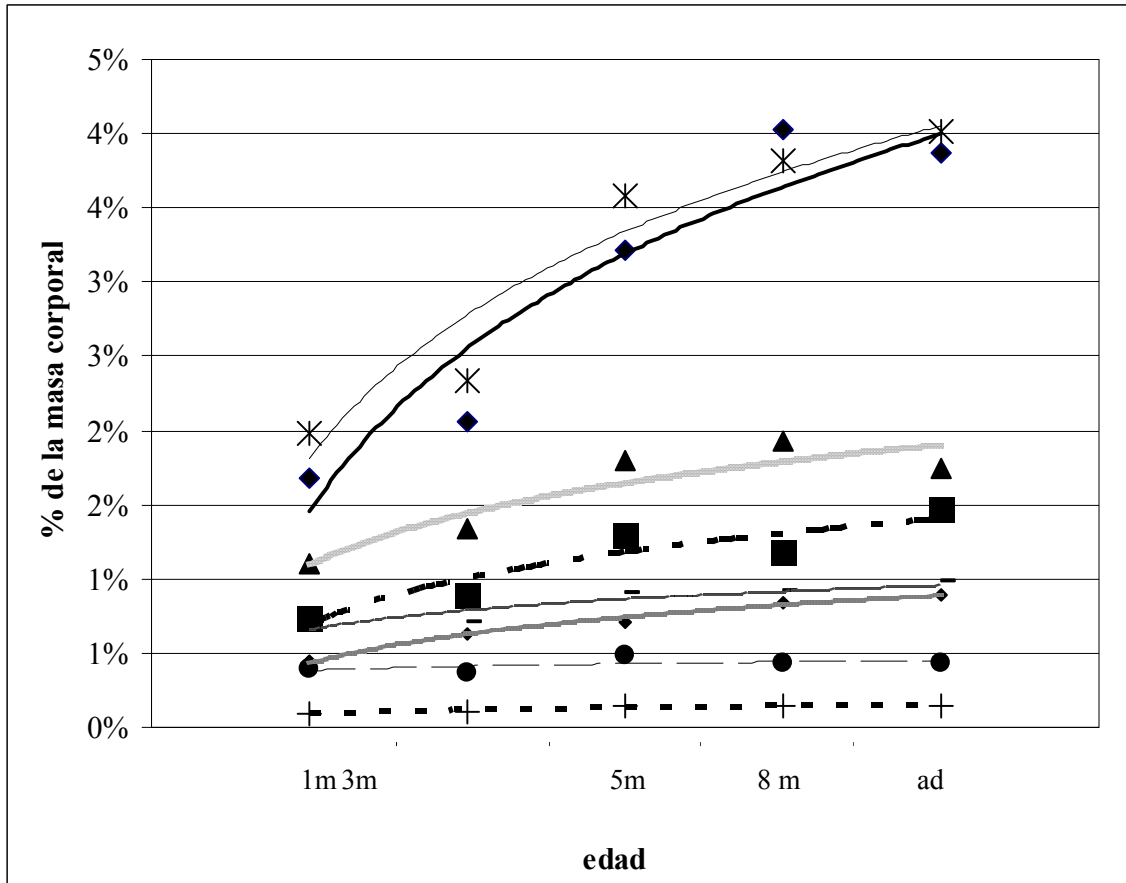


Tabla IV.4: Incrementos apreciados entre las aves de un mes y los adultos en cada músculo y en la masa muscular total.

Músculos individuales	
<i>obturatorius medialis</i>	127,94
<i>iliotibialis lateralis</i>	101,76
<i>fibularis longus</i>	94,22
<i>flexor cruris</i>	70,08
<i>iliofibularis</i>	67,72
<i>gastrocnemius</i>	61,74
<i>iltrochantericus caudalis</i>	61,21
<i>ambiens</i>	55,73
<i>femorotibialis</i>	54,26
<i>iliofemoralis externus</i>	53,10
<i>extensor digitorum longus</i>	52,18
<i>iliotibialis cranialis</i>	49,67
<i>caudofemoralis</i>	49,49
<i>flexores digitii</i>	47,38
<i>iltrochantericus medialis</i>	46,18
<i>ischiofemoralis</i>	45,13
<i>iltrochantericus cranialis</i>	44,96
<i>iliofemoralis internus</i>	40,00
<i>tibialis cranialis</i>	38,18
<i>obturatorius lateralis</i>	34,71
<i>pubischiofemoralis</i>	30,89
Masa muscular total	62,63

IV. C. Alometría ontogenética de la musculatura

En la Tabla IV.5 se pueden observar los resultados del análisis de regresión entre el valor de cada uno de los músculos y la masa corporal a través de las edades. Salvo los *mm. tibialis cranialis, obturatorius lateralis* y *puboischiofemoralis* que resultaron crecer isométricamente con la masa corporal, los músculos restantes fueron alométricos positivos. Los valores del coeficiente de alometría variaron desde valores de 1,07 hasta 1,43. En especial los músculos *iliotrochantericus caudalis, obturatorius medialis, iliotibialis lateralis, iliofibularis, femorotibialis, flexor cruris, fibularis longus, ambiens, gastrocnemius* y *extensor digitorum longus* mostraron coeficientes de alometría cuyo valor estuvo ubicado entre 1,14 y 1,43. Cuatro de estos músculos, *obturatorius medialis, iliotibialis lateralis, flexor cruris* y *fibularis longus*, presentaron una fuerte alometría positiva, considerada así aquí por sus coeficientes con valores altos (entre 1,3 y 1,4) mientras en los demás, *iliotrochantericus caudalis, iliofibularis, femorotibialis, extensor digitorum longus* y *gastrocnemius*, la alometría fue más moderada siendo el coeficiente cercano a 1,2. El ajuste en todos los casos fue muy bueno. Asimismo, al considerar la relación de la masa muscular total del miembro posterior con la masa corporal, resultó a alométrica positiva (Tabla IV.6).

Al tener en cuenta los coeficientes de alometría de cada músculo y compararlos con las proporciones que cada músculo presentó con respecto a la masa muscular del miembro a lo largo del tiempo (figura IV.43), se puede observar que los músculos que mostraron alometría positiva muy marcada (i.e. *iliotibialis lateralis, obturador medialis, flexor cruris* y *fibularis longus*) incrementaron su proporción al aumentar la edad (este incremento muy marcado en el *iliotibialis lateralis*). Aquellos con una alometría positiva más moderada (*gastrocnemius, iliofibularis, femorotibialis, extensor digitorum longus* e *iliotrochantericus caudalis*) mantuvieron su proporción constante con el aumento de la edad. Los músculos restantes mostraron diferentes comportamientos: mantuvieron su proporción constante a lo largo de las edades como en los *mm. ischiofemoralis, iliotrochantericus cranialis, iliotrochantericus medialis* (Fig. 44A) o disminuyeron su proporción a medida que la edad aumentó como en el resto de los músculos (Fig. 44A y B), salvo el *m. ambiens* cuya proporción tendió a aumentar (Fig. 44B).

Tabla IV.5: Regresión entre \log_{10} de cada músculo con \log_{10} de la masa corporal con 95% intervalo de confianza (IC). IC inf/sup: intervalo de confianza superior e inferior respectivamente.

Músculo	R2	p	pendiente	IC inf.	IC sup.	Interc	IC inf.	IC sup.	Ecuación
iltroc.caud.	1,00	0,000	1,17	1,13	1,21	-2,91	-3,05	-2,77	$Y= 1,17*x - 2,908$
iltroc.cran.	0,99	0,000	1,08	1,03	1,13	-3,53	-3,73	-3,34	$Y= 1,08*x - 3,533$
iltroc.med.	0,98	0,000	1,08	1,02	1,15	-3,74	-3,98	-3,50	$Y= 1,08*x - 3,740$
ilfem.int.	0,98	0,000	1,07	1,01	1,13	-3,88	-4,11	-3,65	$Y= 1,07*x - 3,877$
ilfem.ext.	0,98	0,000	1,14	1,07	1,21	-3,82	-4,07	-3,58	$Y= 1,14*x - 3,824$
obt.lat.	0,93	0,000	1,04	0,92	1,18	-4,07	-4,55	-3,58	$Y= 1,04*x - 4,065$
obt.med	0,99	0,000	1,37	1,30	1,45	-3,73	-4,00	-3,47	$Y= 1,37*x - 3,732$
caudfem.	0,98	0,000	1,12	1,05	1,20	-2,70	-2,97	-2,43	$Y= 1,12*x - 2,704$
isqufem.	0,99	0,000	1,09	1,03	1,15	-3,39	-3,59	-3,18	$Y= 1,09*x - 3,387$
iltib.cran	0,98	0,000	1,12	1,05	1,19	-2,61	-2,85	-2,36	$Y= 1,12*x - 2,605$
iltib.lat	0,95	0,000	1,43	1,28	1,58	-3,39	-3,94	-2,83	$Y= 1,43*x - 3,387$
ilfib.	0,99	0,000	1,21	1,15	1,27	-2,71	-2,93	-2,50	$Y= 1,21*x - 2,714$
femtib.	0,99	0,000	1,14	1,10	1,19	-2,33	-2,50	-2,16	$Y= 1,14*x - 2,334$
flex.cr.	0,89	0,000	1,30	1,12	1,51	-3,16	-3,89	-2,43	$Y= 1,30*x - 3,158$
pubischfem.	0,99	0,000	0,97	0,92	1,02	-2,61	-2,81	-2,42	$Y= 0,97*x - 2,613$
am.	0,97	0,000	1,18	1,09	1,29	-4,19	-4,55	-3,83	$Y= 1,18*x - 4,192$
fibul.long.	0,99	0,000	1,31	1,24	1,38	-3,22	-3,49	-2,95	$Y= 1,31*x - 3,219$
tib.cran.	0,99	0,000	1,04	1,00	1,08	-2,52	-2,66	-2,38	$Y= 1,04*x - 2,520$
ext.dig.long.	0,99	0,000	1,14	1,10	1,18	-3,42	-3,57	-3,27	$Y= 1,14*x - 3,418$
gastroc.	0,99	0,000	1,18	1,13	1,23	-2,32	-2,50	-2,14	$Y= 1,18*x - 2,318$
flex.dig.	1,00	0,000	1,10	1,06	1,13	-2,43	-2,56	-2,30	$Y= 1,10*x - 2,428$

Tabla IV.6: Alometría de la masa muscular total del miembro posterior (regresión entre \log_{10} de masa muscular total con \log_{10} de la masa corporal) con 95% intervalo de confianza (IC) IC inf/sup: intervalo de confianza superior e inferior respectivamente.

R ²	p	pendiente	IC inf.	IC sup.	Intercepto	IC inf.	IC sup.	Ecuación
0,99	0,000	1,18	1,14	1,23	-1,58	-1,74	-1,43	$Y= 1,18*x - 1,58$

Figura IV.43: Tendencia (líneas) a través del tiempo de las proporciones de los músculos con alometría positiva (proporción con respecto a la masa muscular del miembro).

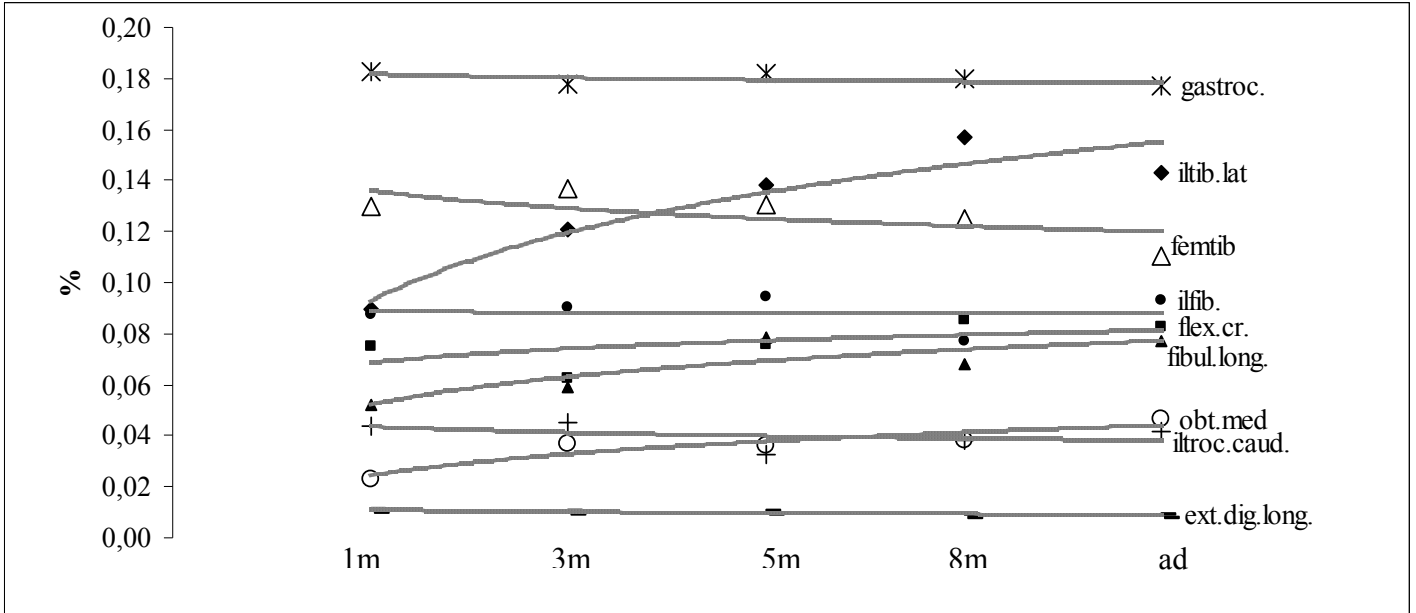
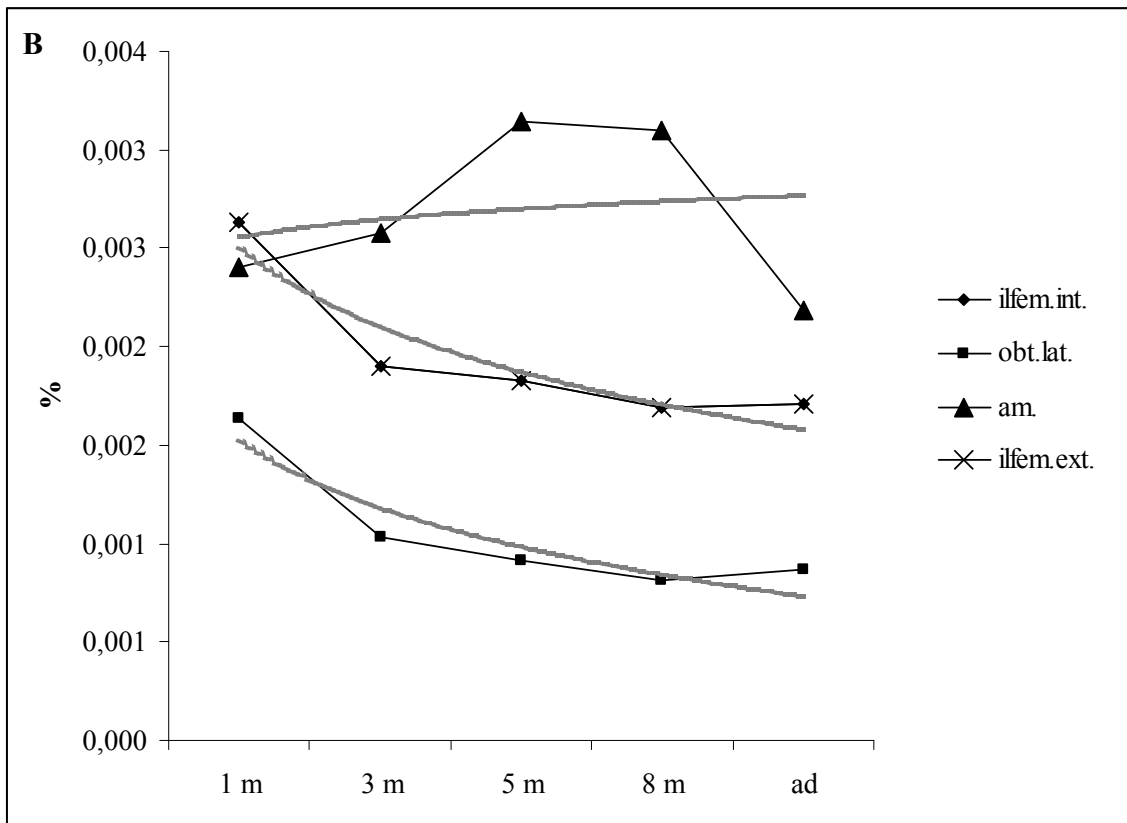
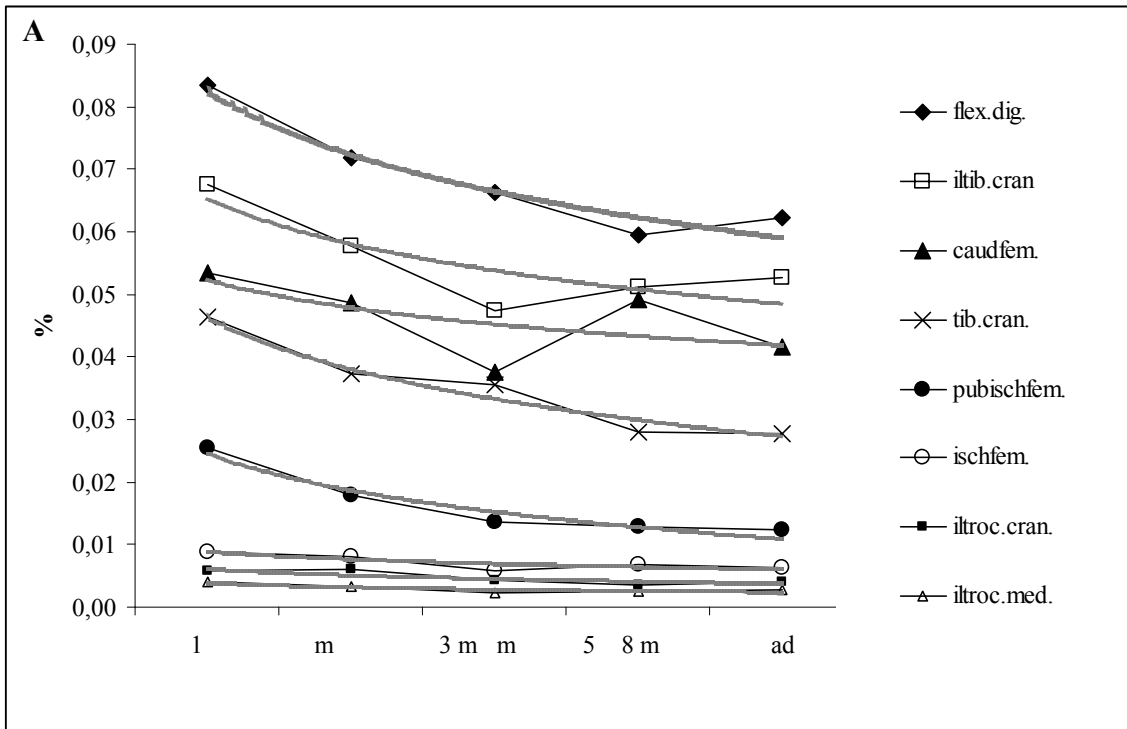


Figura IV.44: Tendencia a través del tiempo de las proporciones de cada músculo (proporción con respecto a la masa muscular del miembro). A. Músculos alto valor en su masa; B. Músculos con bajo valor en su masa.



IV. D. La anatomía ontogenética de los huesos

IV. D. 1 Descripción anatómica de los huesos del miembro posterior

La siguiente descripción está basada en la morfología ósea del fémur, tibiotarso y tarsometatarso del adulto:

Fémur

El fémur (Fig. IV.45) de los Rheidae se distingue del de otras Palaeognathae por poseer una profunda *fossa poplitea* (Pycraft, 1900) (Fig. IV.45B). En la *extremitas proximalis* se puede distinguir en el *caput femoris* (Fig. IV.45B), de forma esférica, una amplia *facies articularis acetabularis* y la *fovea ligamentum capitis*. El *collum femoris* (Fig. IV.45B) es corto y ancho. Lateralmente se distingue el *trochanter femoris*, (Figs. IV.45A,C) robusto y cuya *fossa trochanterica* es levemente cóncava. En vista proximal se puede ver la *facies articularis antitrochanterica* (Fig. IV.45E), de forma curvada, con su extremo craneal más ancho y su extremo caudal más agudo.

El *corpus femoris* se caracteriza por ser levemente convexo cranealmente y por presentar muy bien marcadas las *lineas intermuscularis*, tanto en la *facies cranialis* como la *caudalis* (Figs. IV.45A,B). En la región proximal de la *facies caudalis*, se destaca una protuberancia fuerte y roma, la *impressiones obturatoriae* (Figs. IV.45B,C). En esta misma *facies* hacia la *extremitas distalis* se observa la *fossa poplitea* (Fig. IV.45B).

En la *extremitas distalis*, en vista frontal, se pueden ver los cóndilos de articulación con el tibiotarso (*condylus lateralis* y *condylus medialis*) (Figs. IV.45A,B,D,F) y el *sulcus patellaris*, ancho y de dirección oblicua lateral proximal-medio distal. El *condylus lateralis* (Fig. IV.45E) se proyecta distalmente sobrepasando al *condylus medialis*. Su superficie se caracteriza por un borde proximalmente agudo que se ensancha distalmente. El *condylus medialis* (Fig. IV.45F) se proyecta medialmente y su borde más proximal está elevado con respecto al *corpus femoris*. En vista caudal el *condylus medialis* posee una superficie amplia con su borde medial más sobresalido. El *condylus lateralis* posee una superficie más angosta y aguda con respecto al *medialis*. Su cara lateral posee la *trochlea fibularis* que se caracteriza por ser un canal ancho y profundo que limita con una fuerte prominencia: *impressio ligamentum collateral lateral*. En vista distal, se puede apreciar el *sulcus intercondylaris* ancho y profundo. Sobre el *condylus lateralis* se puede ver una profunda

marca que corresponde al lugar de origen del *m. tibialis cranialis: fovea tendinis m. tibialis cranialis* (Fig. IV.45E,F).

Tibiotarso

El tibiotarso (Fig. IV.46) posee un *corpus tibiotarsi* de recorrido recto y sección subcircular. En vista proximal, la superficie articular de la *extremitas proximalis tibiotarsi* posee una amplia y plana *facies articularis medialis* (Fig. IV.46D); mientras la *facies articularis lateralis* es más pequeña, de forma elíptica y se orienta formando un ángulo con respecto al eje mayor del hueso. Cerca de esta estructura en dirección craneal se encuentra la *fascie fibularis articularis* (Figs. IV.46C,D). La *crista cnemialis lateralis* (Figs. IV.46A,E) está poco desarrollada y posee aspecto romo, mientras la *crista cnemialis medialis* (Figs. IV.46A,E) está bien desarrollada, y posee una amplia *facies gastrocnemialis* (unos de los lugares donde se inserta la *pars medialis* de l músculo *gastrocnemius*) (Fig. IV.46D); ambas *cristae* están separadas por el *sulcus intercnemialis*. Ubicado entre la *facies gastrocnemialis* y *facies articularis medialis* (Fig. IV.46E) se encuentra un tubérculo en el cual se inserta el tendón del músculo *femorotibialis medialis*. Ubicado en el *corpus tibiotarsi*, en vista medial, se puede apreciar un fuerte tubérculo, la *impressio ligamentum collaterale medium* (Fig. IV.46C). En vista lateral (Fig. IV.46C) la *crista fibularis* se localiza sobre el *corpus tibiotarsi*.

En la *extremitas distalis tibiotarsi*, el *condylus lateralis* en vista frontal (Fig. IV.46A) es más elevado en su borde proximal que el *condylus medialis*, ambos cóndilos se proyectan cranealmente y están separados uno de otro por una amplia y poco profunda *incisura intercondylaris* (Fig. IV.46A). En vista lateral ambos cóndilos presentan excavaciones muy marcadas, las *depressio epicondylaris (lateralis y medialis)* (Figs. IV.46C,D). En vista caudal los cóndilos se continúan con la *trochlea cartilaginis tibialis*, de forma general subrectangular y cuyas *cristae* sobresalen, la lateral más que la medial. (Fig. IV.46B). No hay presencia de *pons supratendineus* óseo como ocurre en las demás Palaeognathae. Esta estructura es ligamentosa y deja sus impresiones en la región distal del tibiotarso (Fig. IV.46A).

Fíbula

Se trata de una pieza ósea (Fig. IV.46G) que posee el *caput fibulae* expandido en sentido cráneo-caudal, su borde caudal es amplio y curvado, mientras el borde craneal

es más pequeño y redondeado y en él se encuentra la superficie de articulación con el tibiotarso.

El *corpus fibulae* se adelgaza progresivamente hacia su extremo distal hasta formar la *spina fibulae*. El borde del *corpus fibulae* que contacta con el tibio tarso forma una sindesmosis, mientras en el borde lateral posee una proyección roma y abultada, el *tuberculum m. iliofibularis*.

Tarsometatarso

El tarsometatarso presenta un *corpus tarsometatarsi* rectilíneo en toda su longitud (Figs. IV.47A,B). Su *facies dorsalis* está surcada por un ancho *sulcus extensorius* que al acercarse hacia la mitad del *corpus*, sus bordes se hacen más agudos. En esta misma vista, en la región proximal del *corpus*, inmediatamente por debajo de la *extremitas proximalis* se puede ver una excavación redondeada y profunda con un pequeño foramen en su interior: el *foramen vasculare proximale* (Figs. IV.47A,F); inmediatamente por debajo de esta excavación se encuentra un área de superficie cóncava y de aspecto rugoso: la *tuberositas m. tibialis cranialis* (Figs. IV.47A,F); aquí se fija el tendón del m. *tibialis cranialis*.

En la *facies plantaris* (Fig. IV.47B) del *corpus* existe una muy fuerte *cristae lateralis* y una débil *cristae medialis*, que se van atenuando al acercarse a la extremidad distal del hueso. Entre ambas queda delimitada una superficie plana e inclinada hacia el borde medial. Esta superficie es surcada por otra débil cresta que corre paralela a las *cristae lateralis* y *medialis*. La región distal del *corpus* se ensancha levemente y presenta una *fossa supratrochlearis plantaris* de contorno levemente triangular. Finalmente, la amplia superficie lateral del *corpus tarsometatarsi* (Fig. IV.47C), denominada *fascies subcutanea lateralis*, queda limitada entonces, entre la *cristae lateralis* y el borde lateral del *sulcus flexorius*; mientras la superficie medial del *corpus tarsometatarsi* - la *fascies subcutanea medialis*- (Fig. IV.47C), queda limitada entre la *cristae medialis* y el borde medial del *sulcus flexorius* y su extensión es menor que la anterior.

En la superficie articular de la *extremitas proximalis* (Fig. IV.47E), se puede ver la *cotyla lateralis* de forma subcircular y la *cotyla medialis* ovalada cuyo eje mayor tiene orientación cráneo-caudal. Ambas *cotylae* presentan una superficie ligeramente cóncava y están separados uno del otro por una ancha *area intercotylaris*. La superficie

de ambas *cotylae* es cóncava. En el borde craneal entre ambas *cotylae* se puede ver la *eminencia intercotylaris*.

En vista caudal se encuentra el *hypotarsus*, que se proyecta caudo-lateralmente y se caracteriza por ser una eminencia en forma de cresta. A cada lado del *hypotarsus* se encuentran dos excavaciones: una menos profunda, la *fossa parahypotarsalis lateralis* y otra más profunda, la *fossa parahypotarsalis medialis*.

La *extremitas distalis* en su *fascie dorsalis* (Figs. IV.47A,G), se puede ver el foramen *vasculare distale*, y las *trochleae metatarsi* II, III y IV. Cada una de ellas presenta diferente grado de desarrollo: la del dedo II es la más pequeña de las tres, mientras la del dedo III es la más desarrollada y la del dedo IV posee un tamaño intermedio entre ambas. Asimismo las *trochleae* II y IV se proyectan caudalmente sobrepasando la *trochlea* IV. La tróclea del dedo III presenta sus bordes trocleares (sensu Tambussi, 1989) bien conspicuos, mientras son menos evidentes en las *trochleas* II y IV. Las *incisuras intertrochlearis* son angostas y excavadas en sentido craneal y por encima de la *incisura intertrochlearis lateralis* se puede ver el *foramen vasculare distale*.

IV. D. 2 Descripción de los huesos en las diferentes edades

Fémur

La forma general y apariencia del fémur no presentaron grandes diferencias entre las edades estudiadas (Fig. IV.48 y Apéndice 13). Sin embargo en las aves de menor edad (como las de un mes) los accidentes anatómicos fueron menos notorios. También la cabeza femoral resultó más grande en relación al resto del hueso y el cuello femoral se fue alargando progresivamente conforme aumentó la edad (Figs. IV.48,49). La región articular distal se hizo más robusta a medida que la edad aumentó (Figs. IV.48,49). En todos los ejemplares de edades sub-adultas estudiados, la región proximal y distal no presentaron centros de osificación secundarios (Fig. IV.50). En ambos extremos el cartílago articular fue relativamente más grueso en las aves de un mes y el grosor fue disminuyendo con la edad. Además, la región distal se caracterizó por presentar la zona intercondilar (*sulcus intercondylaris*) y la periferia de la *fossa poplitea* cartilaginosa hasta avanzada edad (al menos hasta los ejemplares de ocho meses aquí estudiados) (Fig. IV.50). El hueso esponjoso predominó en las aves de menor edad

estudiadas aquí, mientras que al menos, a partir de la edad de ocho meses, se puede ver hueso compacto en mayor proporción en la región cortical (Fig. IV.50)

Tibiotarso

El tibiotarso, a lo largo del crecimiento, se caracterizó por el progresivo aumento de ambas *crista cnemialis*, en especial la *crista cnemialis cranialis* (Figs. IV.51,52 y Apéndice 13). Además, la diáfisis del hueso se fue haciendo más rectilínea a medida que la edad avanzó llegando a ser un hueso con una forma general más estilizada.

En las aves de un mes aquí estudiadas, los extremos proximal y distal de este hueso presentaron centros de osificación secundarios* quedando separados de la diáfisis por un disco epifisiario o disco de crecimiento (Figs. IV.51, IV.53). Este disco queda evidenciado como un surco en la superficie exterior del hueso (Fig. IV.51). El crecimiento del centro de osificación de la epífisis proximal de todas las edades subadultas contribuyó al alargamiento de la *crista cnemialis cranialis*. El centro de osificación del extremo distal en las aves de un mes presentó mayor desarrollo y expansión que en el extremo proximal (Fig. IV.53). Hacia los ocho meses, el centro de osificación de este extremo presentó una fusión muy avanzada con la diáfisis, siendo el disco de crecimiento casi imperceptible. Esto no sucede en el extremo proximal donde el disco de crecimiento está bien desarrollado y hay abundante tejido cartilaginoso rodeando al centro de osificación (Fig. IV.53). Al igual que en el fémur, en las aves de menor edad predominó el hueso esponjoso mientras que al menos en la edad de ocho meses, se puede ver hueso compacto en la región cortical (Fig. IV.53).

Tarsometatarso

El aspecto general del tarsometatarso de las edades sub-adultas fue muy distinto al del adulto (Figs. IV.54,55 y Apéndice 13). La región proximal del cuerpo del tarsometatarso se caracterizó por presentar el *foramen vasculare proximale* más grande y con sus límites menos marcados (Fig. IV.55). Las superficies laterales de la región proximal ubicadas a los lados del *foramen vasculare* son más abultadas, haciendo que el tarsometatarso en esa zona parezca más ensanchado (Figs. IV.54,55). Al igual que en el

* Según Hogg (1980) a los centros de osificación del tibiotarso distal y tarsometatarso proximal no sería correcto llamarlos centros de osificación secundarios ya que son los elementos tarsales proximales y tarsales distales que se incorporan a cada hueso respectivamente. Por ser un término muy usado y con fines prácticos aquí se utiliza el término centros de osificación secundarios.

tibiotarso, al avanzar la edad la diáfisis fue adquiriendo una forma más rectilínea y estilizada (Fig. IV.55).

El extremo proximal se caracterizó por presentar un centro de osificación secundario y estar separado de la diáfisis por un disco de crecimiento (Fig. IV.56) evidente externamente como un surco (Fig. IV.55). Este centro es pequeño en las aves de un mes y luego se extendió a medida que creció el individuo (Fig. IV.56). Conectado al disco de crecimiento existe un cono cartilaginoso que se proyecta hacia la diáfisis y que está presente en todas las edades subadultas analizadas (Fig. IV.56). El disco de crecimiento, si bien disminuye su grosor a medida que la edad avanza, sigue aún visible en la edad de ocho meses (Fig. IV.56.DI). En cambio, en el extremo distal no se observaron centros de osificación independientes de la diáfisis (Fig. IV. 53.AII-DII). En este extremo, en las aves de un mes se puede ver un predominio de hueso esponjoso, asimismo en las trócleas II y IV se puede observar cavidad medular (Fig. IV. 56). Al avanzar la edad comienza el hueso compacto, no hay cavidad medular y el cartílago articular disminuye su grosor (Fig. IV.56).

IV. D. 3 Descripción del juvenil fósil de *Pterocnemia pennata* (MACN 14780)

Este ejemplar fue colectado en 1943 en sedimentos correspondientes al Bonaerense (Pleistoceno tardío temprano) en la localidad de Salto ubicada al norte de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Consiste en ambos miembros posteriores (salvo la fíbula) en un buen estado de conservación si bien existen zonas desgastadas o rotas, como el extremo proximal del fémur derecho y el extremo distal del tarsometatarso derecho (Fig. IV.57). La longitud de los huesos es similar a la de un adulto del actual *Pterocnemia pennata* (Tabla IV.7), sin embargo en los tres huesos existen evidencias anatómicas de su inmadurez: e.g. la región distal del fémur y la ausencia de las epífisis en las regiones proximales del tibiotarso y tarsometatarso (Fig. IV.57).

En el fémur, la región distal se caracteriza por estar muy excavada en la zona intercondilar debido a la ausencia del *sulcus intercondylaris* y la *fossa poplitea* (Fig. IV.57A, Fig. IV.58 B,C). En la región proximal del tibiotarso y del tarsometatarso faltan las epífisis (Figs. IV.57C,D; Figs. IV.58K,L) y en las Figuras IV.58K,L se puede observar con detalle la ausencia de las zonas de articulación generando una morfología distinta en donde se puede apreciar la superficie más porosa de los huesos. La región distal del tibiotarso y del tarsometatarso (Figs. IV.58E-G,J), a diferencia de la proximal, presentan la anatomía típica de un ejemplar adulto.

El tarsometatarso, además de no presentar la epífisis proximal, se caracterizó por presentar una forma distinta a la de l adulto: la región proxim al de la diáfisis está más expandida (Figs. IV.57.E,F), y presenta se paración entre los m etatarsianos debido a la falta de fusión (Figs. IV.58.H,I,L) y no se distingue el *foramen vasculare proximale*.

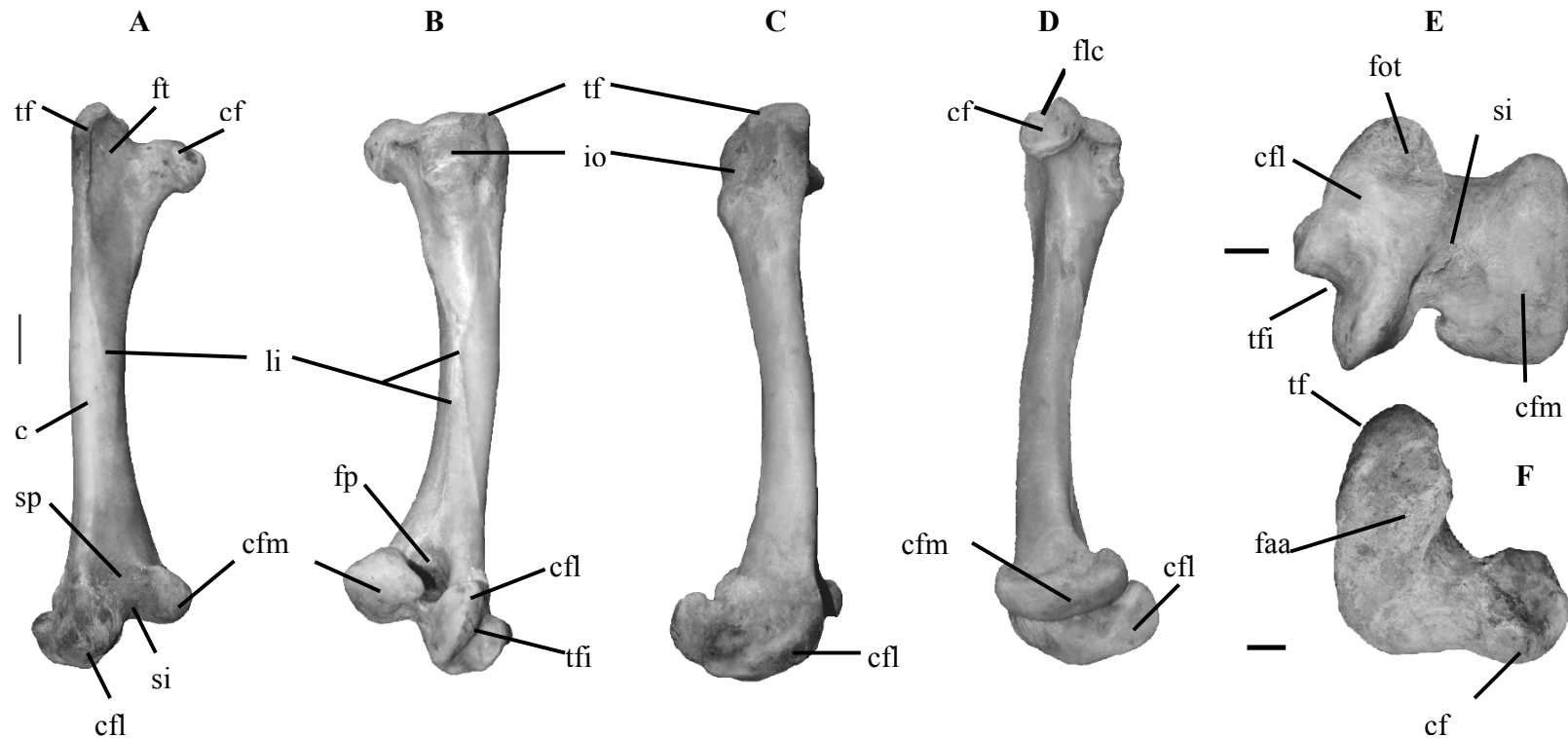


Figura IV.45: Fémur derecho (MLP 903) perteneciente a un ave adulta. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Vista detallada de la región distal, F. Vista detallada de la región proximal. *c*: *corpus femoris*; *cf*: *caput femoris*; *cfm*: *condylus femoralis medialis*; *cfl*: *condylus femoralis lateralis*; *faa*: *facies articularis antitrochanterica*; *flc*: *fovea liamentum capitis*; *fot*: *fovea tendinis m. tibialis cranialis*; *fp*: *fossa poplitea*; *ft*: *fossa trochanterica*; *io*: *impressions obturatoria*; *li*: *linea intermuscularis*; *si*: *sulcus intercondylaris*; *sp*: *sulcus patellaris*; *tf*: *trochanter femoris*; *tfi*: *trochlea fibularis*. Escala 1 cm.

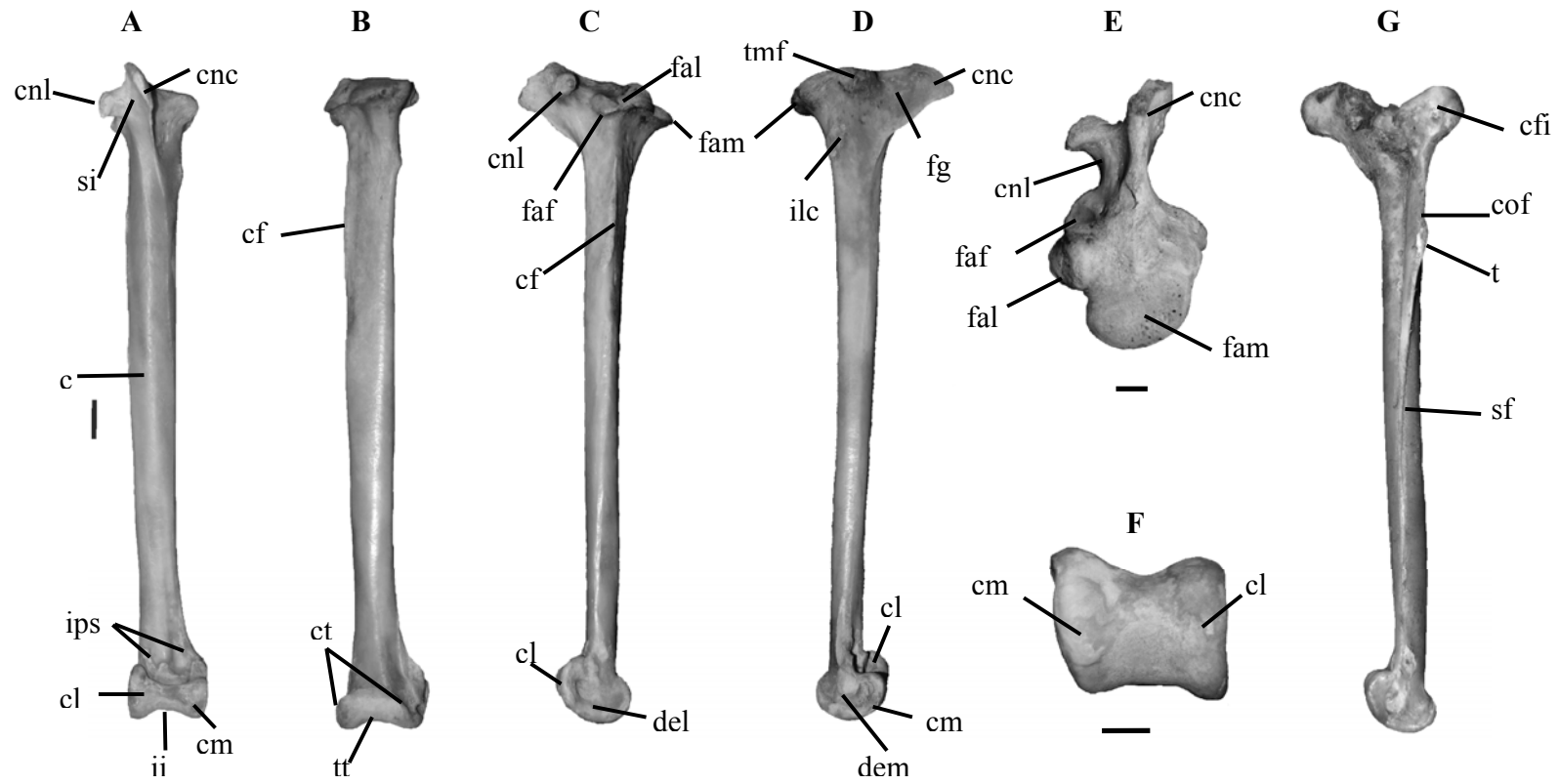


Figura IV.46: Tibiotarso izquierdo (MLP 903) perteneciente a un ave adulta. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Detalle de la región proximal, F. Detalle de la región distal, G. Fibula articulada al tibiotarso, vista lateral; c: *corpus tibiotarsi*; cfi: *caput fibulae*; cf: *crista fibularis*; cl: *condylus lateralis*; cm: *condylus medialis*; cnc: *crista cnemialis cranialis*; cnl: *crista cnemialis lateralis*; cof: *corpus fibulae*; ct: *cristae trochlea*; del: *depressio epicondylaris lateralis*; dem: *depressio epicondylaris medialis*; faf: *fascie articularis fibularis*; fal: *fascie articularis medialis*; fam: *fascie articularis medialis*, fg: *fascie gastrocnemialis* de la *crista cnemialis cranialis*; ii: *incisura intercondylaris*; ilc: *impressio ligamentum collateralis*; ips: *impresiones del pons supratendineus*; si: *sulcus internemialis*; sf: *spina fibulae*; t: *tuberculum m.iliofibularis*; tmf: *tubérculo para la inserción de músculo femorotibialis medialis*; tt: *trochlea cartilaginis tibialis*. Escala 1 cm.

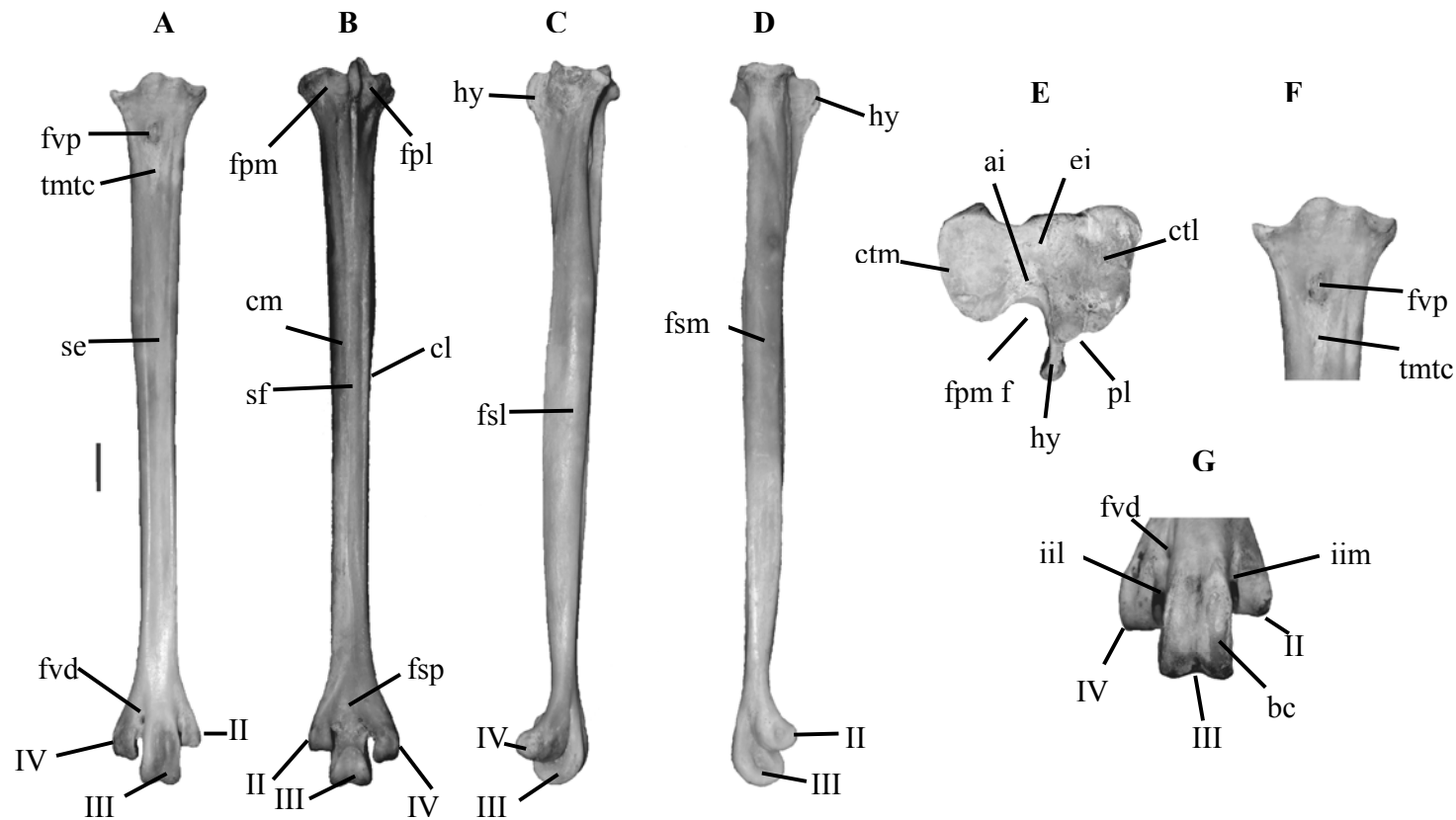


Figura IV.47: Tarsometatarso derecho (MLP 903) perteneciente a un ave adulta. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Detalle de la superficie articular proximal, F. Detalle del aspecto frontal de la región proximal, G. Detalle del aspecto frontal de la región distal. ai: *area intercondylaris*; bc: borde troclear; cl: *cristae lateralis*; cm: *cristae medialis*; ctl: *cotyla lateralis*; ctm: *cotyla medialis*; ei: *eminencia intercotylaris*; fpl: *fossa parahypotarsalis lateralis*; fpm: *fossa parahypotarsalis medialis*; fsl: *fascie subcutanea lateralis*; fsm: *fascie subcutanea medialis*; fsp: *fossa supratrochlearis plantaris*; fvd: *foramen vasculare distale*; fvp: *foramen vasculare distale*; hy: *hypotarsus*; II, III, IV: *trochlea metatarsi II, III y IV* respectivamente; iil: *incisura intertrochlearis lateralis*; iim: *incisura intertrochlearis medialis*; se: *sulcus extensorius*; sf: *sulcus flexorius*; tmtc: *tuberositas m. tibialis cranialis*. Escala 1 cm.

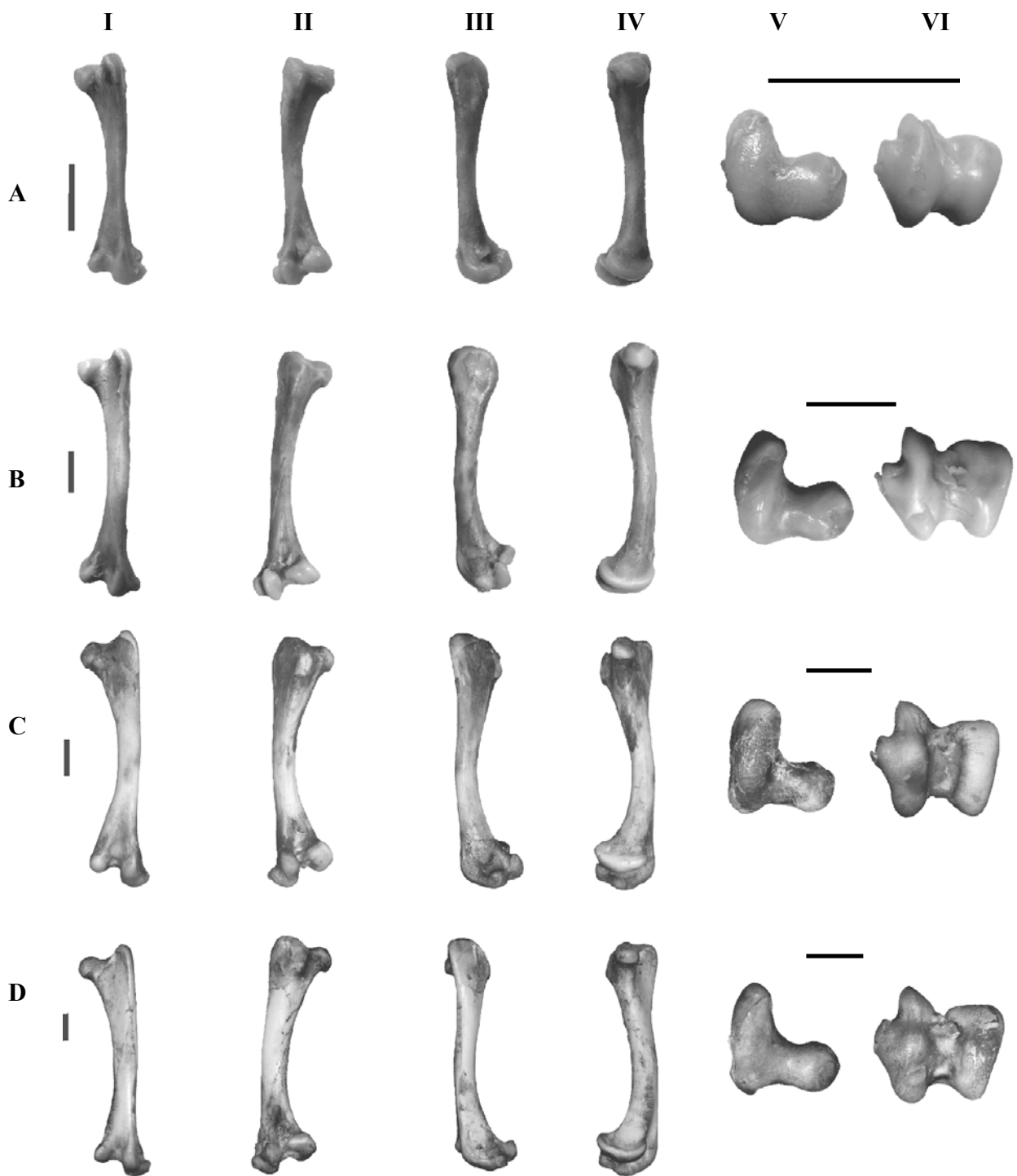


Figura IV.48: Morfología del fémur en las edades no adultas. A. Un mes; B. Tres meses; C. Cinco meses; D. ocho meses; I. Vista craneal; II. Vista caudal; III. Vista lateral; IV. Vista medial; V. Detalle de la región articular proximal; VI. Detalle de la región articular distal. Escala 2 cm.



Figura IV.49: Aumento progresivo del tamaño del fémur en las diferentes edades. A. Un mes; B. Tres meses; C. Cinco meses; D. ocho meses; E. Adulto; I. Vista craneal; II. Vista de la región articular proximal; III. Vista de la región articular distal. Escala 2 cm.

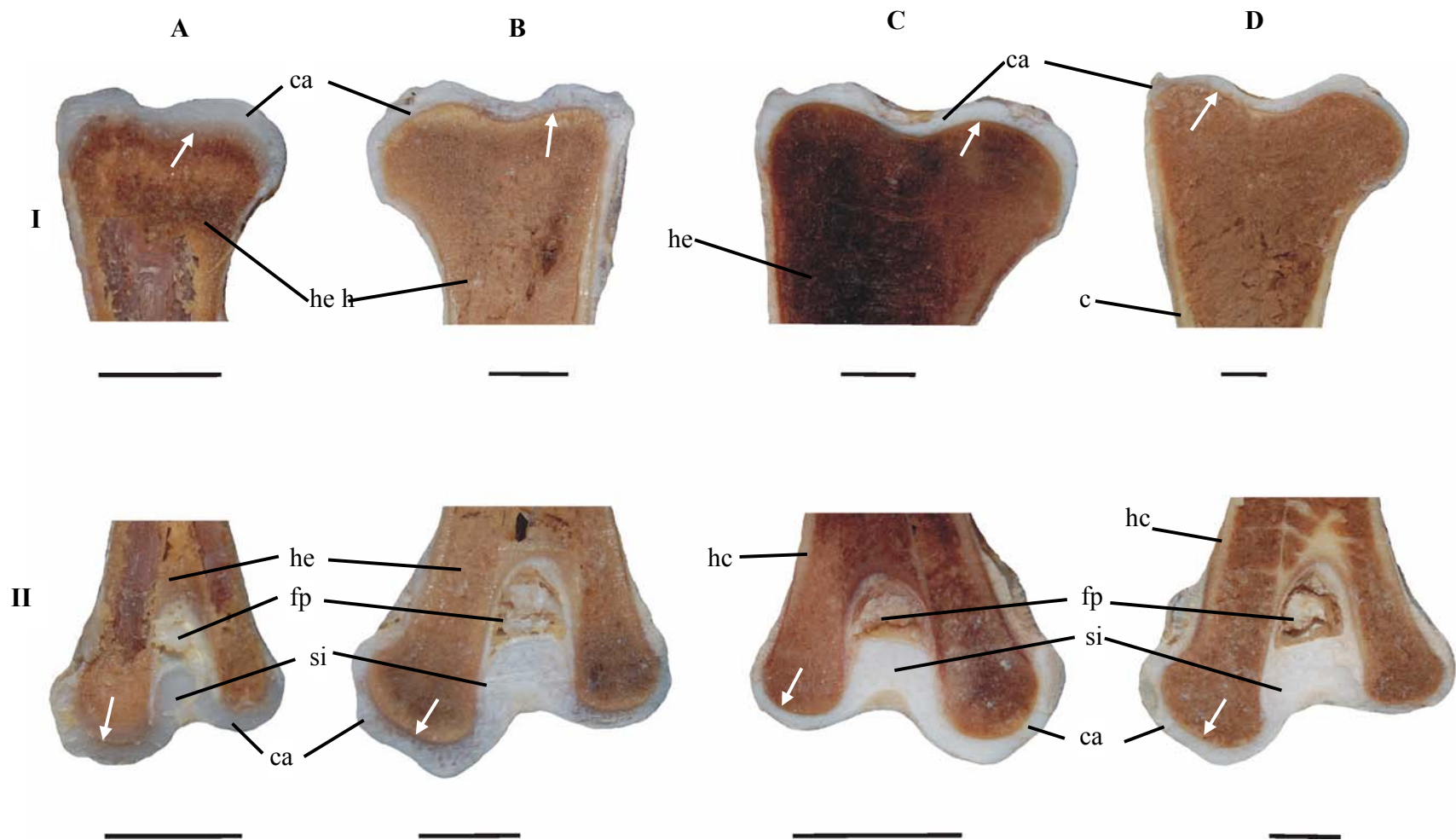


Figura IV.50: Regiones proximales (I) y distales (II) del fémur en las edades no-adultas A. Un mes; B. Tres meses; C. Cinco meses; D. Ocho meses. Las flechas señalan el disco de crecimiento; ca: cartílago articular; fp: *fossa poplitea*; he: hueso esponjoso; hc: hueso compacto; si: zona del *sulcus intercondylaris*. Escala 1 cm.

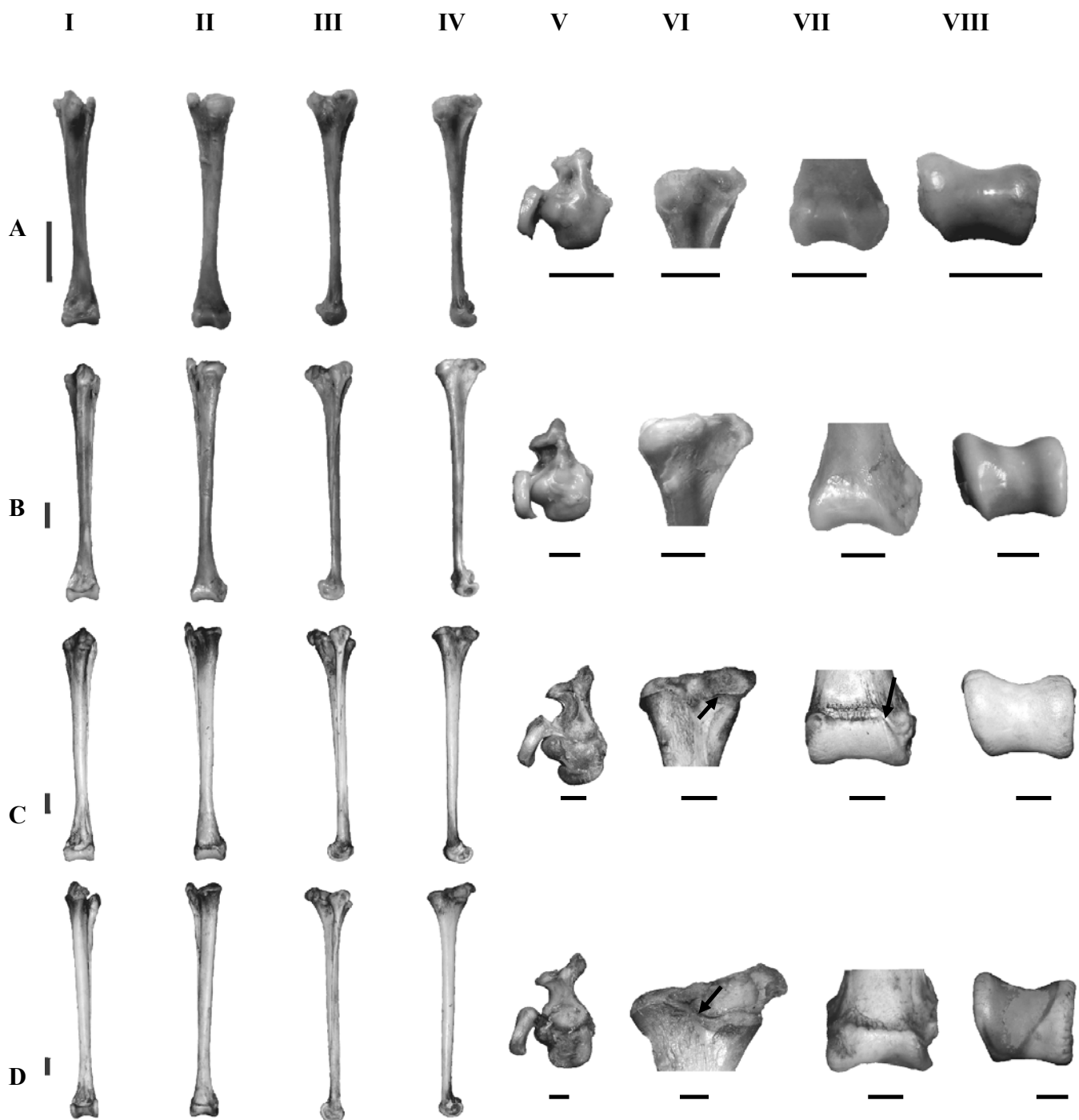


Figura IV.51: Morfología del tibiotarso en las edades no adultas. A. Un mes; B. Tres meses; C. Cinco meses; D. ocho meses; I. Vista craneal; II. Vista caudal; III. Vista lateral; IV. Vista medial; V. Detalle de la región articular proximal; VI. Detalle en vista lateral de la región proximal; VII. De talle en vista craneal de la región distal; VIII. Detalle de la región articular distal. Las flechas señalan la zona del disco de crecimiento que separa la epífisis de la diáfisis. Escala 2 cm en I, II, III y IV; Escala 1 cm en V, VI, VII y VIII.

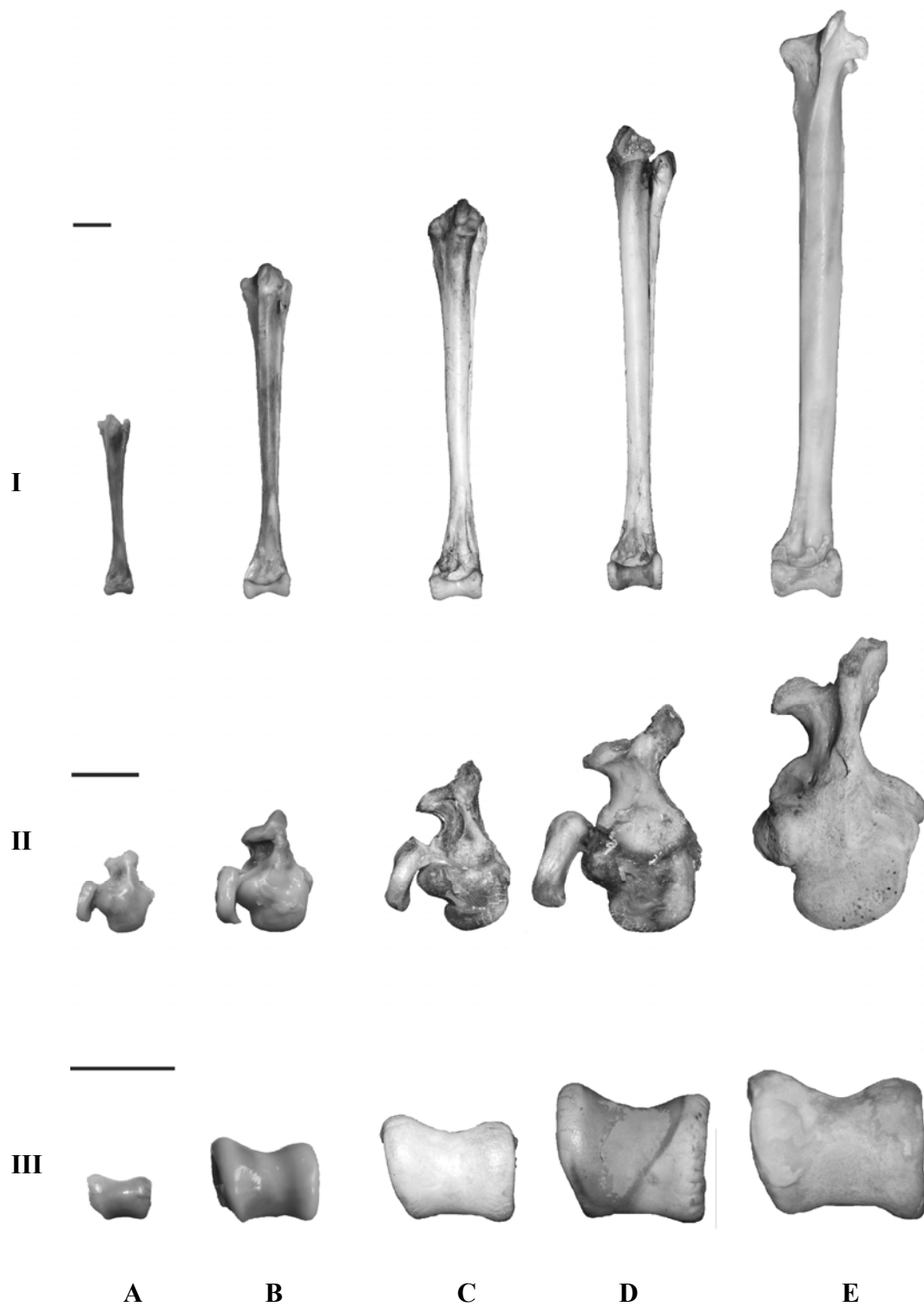


Figura IV.52: Aumento progresivo del tamaño del tibiotarso en las diferentes edades. A. Un mes; B. T res meses; C. C inco meses; D. ocho meses; E. Adulto; I. Vista craneal; II. Vista de la región articular proximal; III. Vista de la región articular distal. Escala 2 cm.

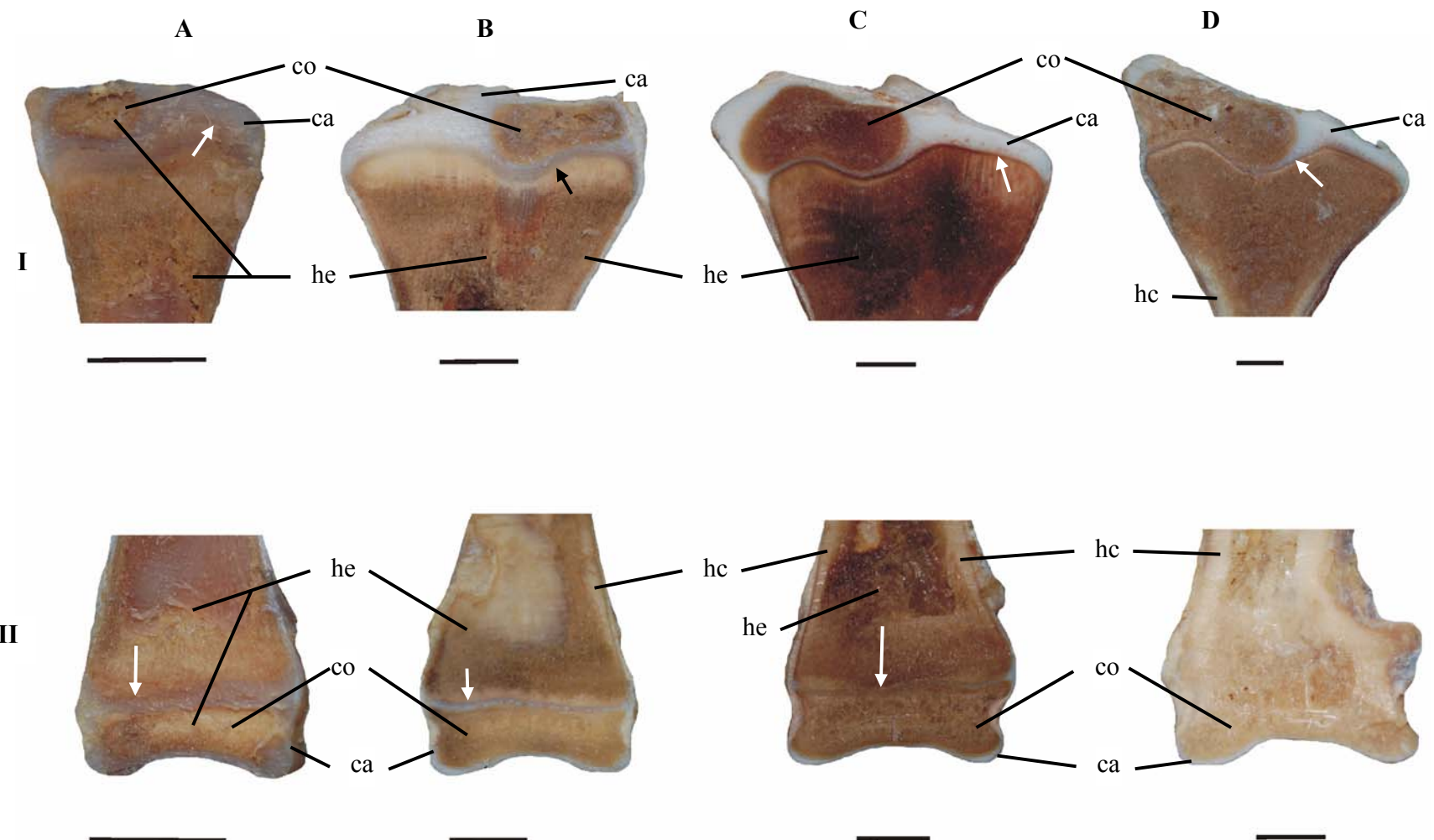


Figura IV.53: Regiones proximales (I) y distales (II) del tibiotarso en las edades no-adultas A. Un mes; B. Tres meses; C. Cinco meses; D. Ocho meses. Las flechas señalan el disco de crecimiento. ca: cartilago articular; co: centro de osificación; he: hueso esponjoso; hc: hueso compacto. Escala 1 cm.

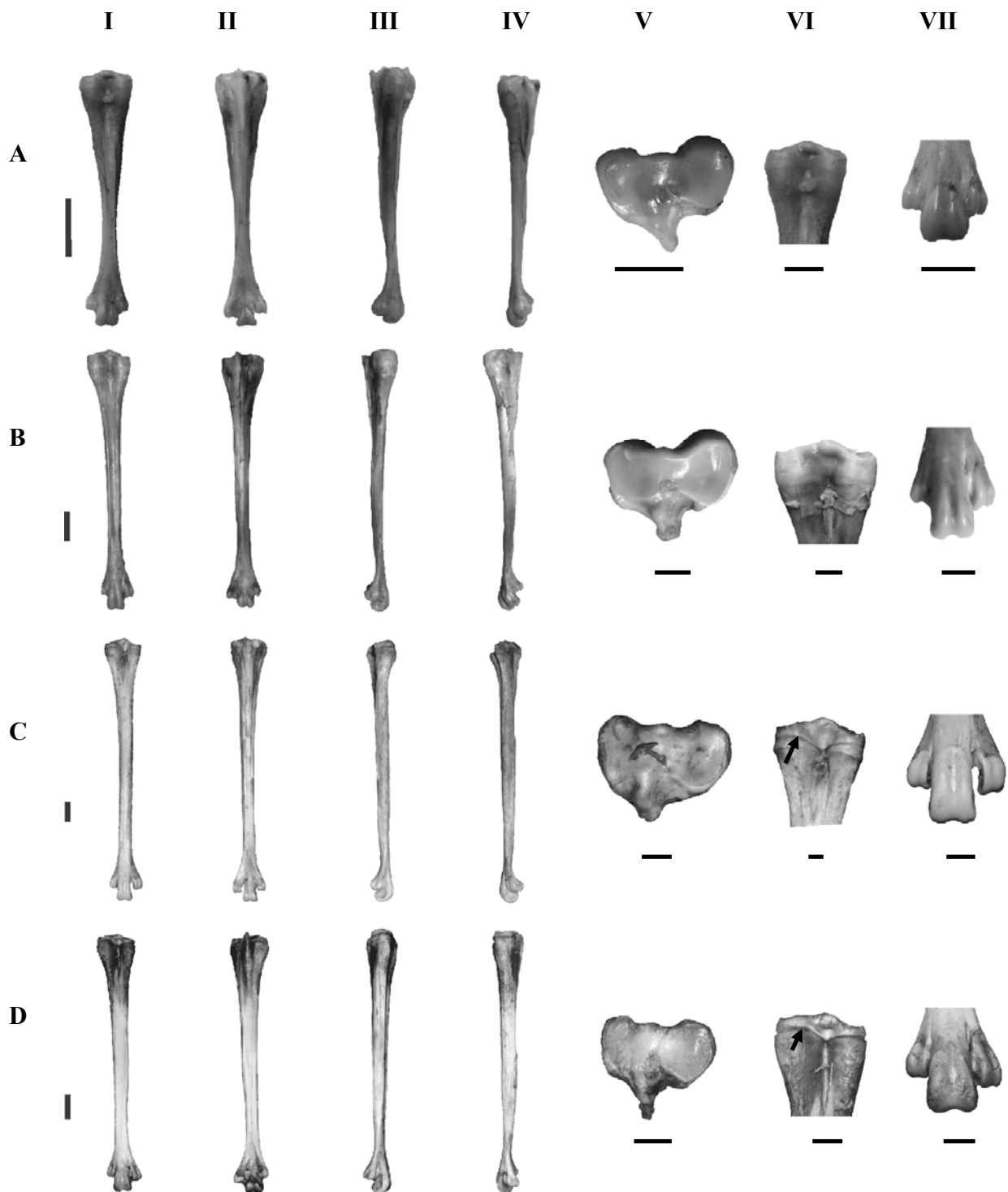


Figura IV.54: Morfología del tarsometatarso en de las edades no adultas. A. Un mes; B. Tres meses; C. Cinco meses; D. Ocho meses; I. Vista craneal; II. Vista caudal; III. Vista lateral; IV. Vista medial; V. Detalle de la región articular proximal; VI. Detalle de la región articular distal; VII. Detalle de las trócleas. Las flechas señalan la zona del disco de crecimiento que separa la epífisis de la diáfisis. Escala 2 cm en I,II y III; Escala 1 cm en V, VI y VII.



Figura IV.55: Aumento progresivo del tamaño del tarsometatarso a través las edades. A. Un mes; B. Tres meses; C. Cinco meses; D. Ocho meses; E. Adulto; I. Vista craneal; II. Vista detallada de la región proximal (no a escala); III. Vista de la región articular proximal. I y III Escala 2 cm; II no escaladas

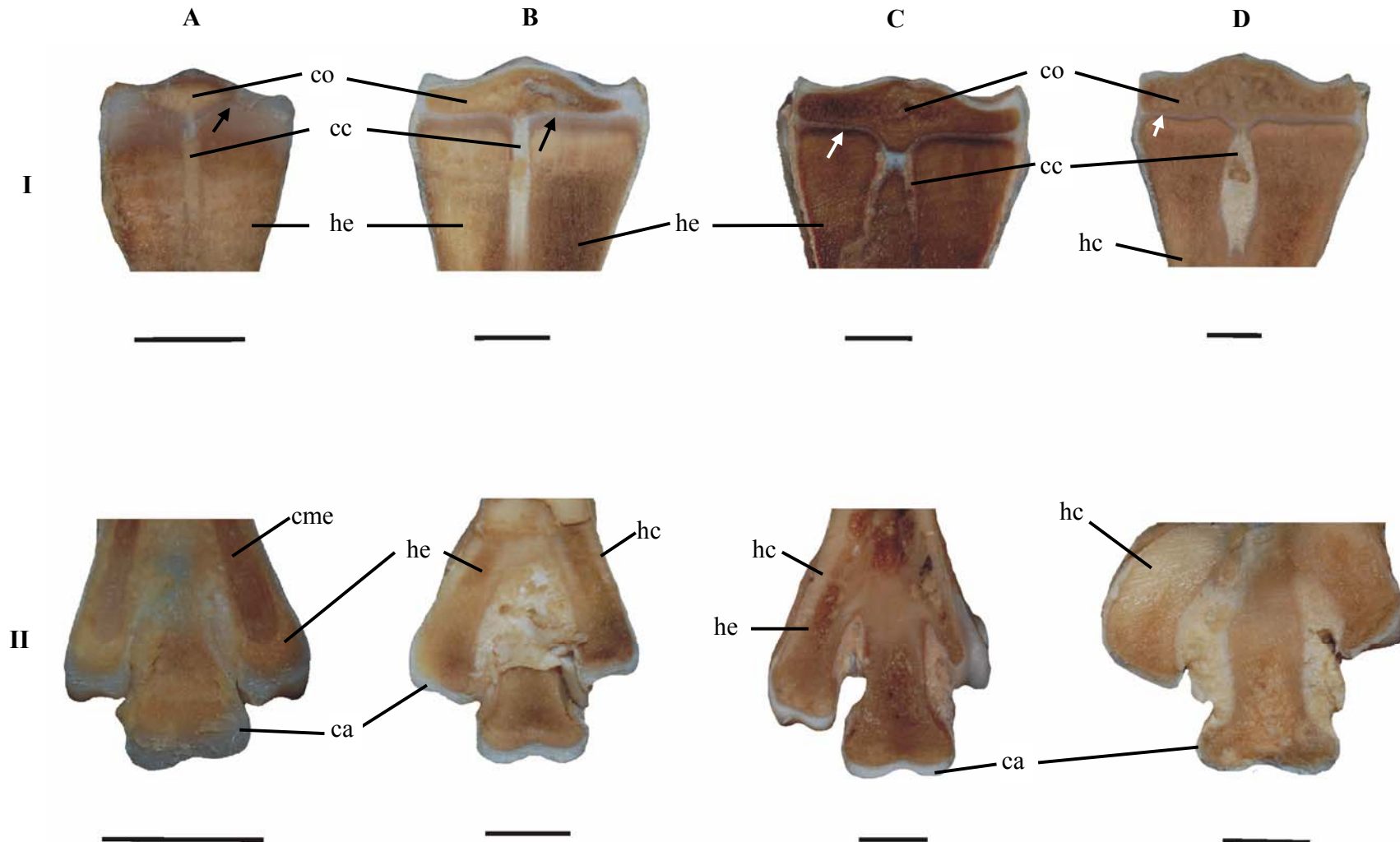


Figura IV.56: Regiones proximales (I) y distales (II) del tarsometatarso en las edades no-adultas A. Un mes; B. Tres meses; C. Cinco meses; D. Ocho meses; cc: cono cartilaginoso. Las flechas señalan el disco de crecimiento. ca: cartilago articular; cme: cavidad medular; co: centro de osificación; he: hueso esponjoso; hc: hueso compacto. Escala 1 cm.



Figura IV. 57: Vista general y craneal de los huesos del miembro posterior del ejemplar MACN 14780. A y B: fémur derecho e izquierdo respectivamente; C y D: tibia izquierda y derecha respectivamente; E y F: tarsometatarso izquierdo y derecho respectivamente. Escala 5 cm.

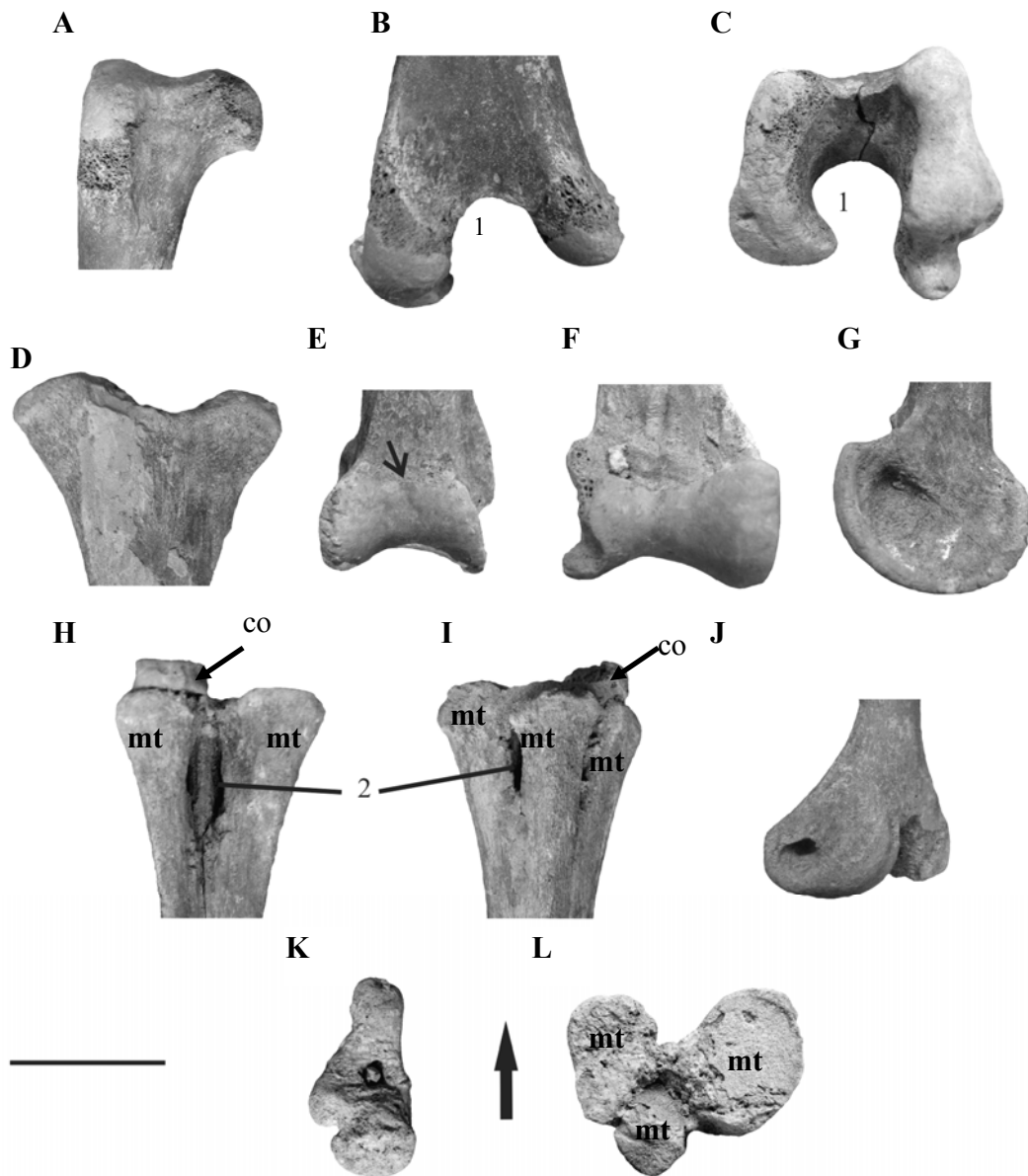


Figura IV. 58: Detalles de las regiones proximales y distales del MACN 14780; A. vista anterior de la región proximal del fémur; B. Vista craneal de la región distal del fémur; C. Vista caudal de la región distal del fémur; D. Vista lateral de la región proximal del tibiotarso; E. Vista posterior de la región distal del tibiotarso; la flecha señala el reborde óseo que caracteriza a *Pterocnemia*; F. Vista anterior de la región distal del tibiotarso; G. Vista lateral del extremo distal del tibiotarso; H. Vista anterior del extremo proximal del tarsometatarso; I. Vista posterior del extremo proximal del tarsometatarso; J. Vista lateral del tarsometatarso; K. Vista de la región proximal del tibiotarso; L. Vista de la región proximal del tarsometatarso. En K y L la flecha señala la dirección anterior; 1: excavación en el fémur; 2: surcos que evidencian la falta de fusión de los metatarsales; co: centro de osificación; mt: metatarsianos. Escala 5 cm.

Tabla IV.7: Longitud (cm) total de los huesos del espécimen fósil MACN 14780 y ejemplares actuales de *Pterocnemia*

F	émur	Tibiotarso	Tarsometatarso
MACN 14780	18,9	30,2	29,9
MLP 411(adulto)	19,6	31,30	----
MLP 802 (adulto)	----	----	29,4
MLP 494 (juvenil)	19,7	----	28,5

IV. E. Morfometría ósea

IV. E. 1 Análisis de la morfometría de cada pieza ósea

Fémur

En la Figura 59.IV se puede analizar el comportamiento de cada medida tomada en el fémur en las distintas edades. La medida FLT (longitud total del fémur) predominó en todas las edades con respecto a las otras dos medidas (FLM y FL) y se incrementó unas 3,19 veces a lo largo del crecimiento. Las medidas FLM (longitud medial del fémur) y FL (longitud medial) presentaron comportamiento diferentes según las edades: en las edades de un mes y tres meses FL superó a FLM, mientras a partir de los cinco meses esta relación se invirtió y es FLM que predominó sobre FL.

Las medidas tomadas en el *corpus femoris* FDLM (diámetro latero-medial del *corpus femoralis*) y FDAP (diámetro cráneo-caudal de l *corpus femoralis*) fueron semejantes entre las a ves de uno a cinco meses de edad. En el individuo de ocho meses FDLM superó a FDAP (este comportamiento puede deberse al sesgo de la muestra ya que sólo un ejemplar pudo ser medido), mientras en los adultos FDAP superó levemente a FDLM. En cuanto a las medidas relacionadas con los extremos proximal y distal del fémur, la dimensión FPLM (ancho latero-medial del extremo distal) superó en todas las edades a FPCC (ancho cráneo-caudal del extremo proximal). Las dimensiones del *condylus femoralis lateralis* FCCL (ancho cráneo-caudal del *condylus femoralis lateralis*) superaron en todas las edades a la del *condylus femoralis medialis* FCCM (ancho cráneo-caudal del *condylus femoralis medialis*).

Tibiotarso

En las Figuras IV.60.A y B se puede observar el comportamiento de cada medida tomada en el tibiotarso en diferentes edades. El largo total (Fig. IV.60A) predominó sobre las medidas restantes (Fig. IV.60B) y se incrementó unas 2,22 veces a lo largo del crecimiento. Las medidas relacionadas con el ancho de la diáfisis -TDLM (diámetro latero-medial del *corpus tibialis*) y TDAP (diámetro cráneo-caudal del *corpus tibialis*)- presentaron un comportamiento semejante a lo largo de las distintas edades: el ancho latero-medial (TDLM) fue en todas las edades de dimensiones levemente mayores a l

antero-posterior (TDAP) y esta diferencia se acentúa hacia la edad adulta. En cuanto a las medidas relacionadas con las dimensiones de la región proximal, TPCC (ancho cráneo-caudal de la región proximal) superó ampliamente a TPLM (ancho latero-medial de la región proximal). En región distal en cambio, ambas medidas fueron muy semejantes a lo largo de las edades, el TDLM (ancho latero-medial del extremo distal) superó levemente a TDCC (ancho cráneo-caudal de la región distal) en las edades de uno, tres y cinco meses. A partir de los ocho meses ambas medidas se igualaron.

Tarsometatarso

El largo del tarsometatarso predominó sobre las demás medidas y aumentó unas 2,5 veces a lo largo del crecimiento. En la Figura IV.61 se puede analizar el comportamiento de cada medida tomada en el tarsometatarso a través de las edades. Las medidas relacionadas con el ancho de la diáfisis tuvieron diferentes comportamientos: TTDLM (diámetro latero-medial del *corpus tarsometatarsi*) superó a TTDCC (diámetro cráneo-caudal del *corpus tarsometatarsi*) durante las edades de uno, tres y cinco meses, mientras que a partir de los ocho meses, ambas medidas se igualan.

En cuanto a las medidas relacionadas con las dimensiones de la región proximal, TTPLM (ancho latero-medial de la región proximal) superó en todas las edades a TTPCC (ancho cráneo-caudal de la región proximal). Esta última medida mostró en la edad de ocho meses una disminución en su valor que luego aumentó al llegar a la adultez, es probable que se deba a sesgo de la muestra (n=1).

La medida TTALM (ancho latero-medial del extremo distal) fue aumentando progresivamente llegando a dimensiones semejantes a la región proximal (TTPLM).

IV. E. 2 Morfometría de las articulaciones

Articulación Fémur-Tibiotarso

Al comparar la dimensión latero-medial de la región distal del fémur (FPLM) con esta misma dimensión en la región proximal del tibiotarso (TPLM) (Fig. IV.62.A), el fémur superó al tibiotarso en todas las edades. En cambio al comparar las dimensiones cráneo-

caudales de ambos huesos (FCCL)* vs. (TPCC) (Fig. IV.62.B) es el tibiotarso el que superó al fémur en todas las edades.

Articulación Tibiotarso-Tarsometatarso

En esta articulación, al comparar las dimensiones latero-mediales (Fig. IV.63.A), el tarsometatarso (TTPLM) superó al tibiotarso (TDLM) en todas las edades. En cuanto a las dimensiones cráneo-caudales, el tibiotarso (TDCC) (Fig. IV.63.B) superó al tarsometatarso entre las edades de uno a cinco meses, mientras que a partir de los ocho meses ambas medidas quedaron casi iguales. Para la edad de ocho meses se puede observar un comportamiento inverso al descrito (TDCC levemente menor a TPCC), esto podría ser resultado del sesgo de la muestra ya que solo un único ejemplar fue analizado para esta edad.

IV. E. 3. Longitud total de cada pieza ósea y la longitud total del miembro

La longitud total promedio del miembro varió entre 249,32 mm en los pichones de un mes hasta un 834,09 mm en los adultos (Fig. IV.64), sufriendo un incremento de 3,34 veces entre los animales de un mes y el adulto.

En cuanto a la longitud promedio de cada hueso (Fig. IV.65A), el fémur resultó ser el hueso más corto, mientras que el tibiotarso y el tarsometatarso superaron al fémur en todas las edades. Asimismo, el tibiotarso fue levemente más largo que el tarsometatarso. En la Figura IV. 65B se pueden apreciar los valores que cada hueso aportó a la longitud total.

De los porcentajes que cada hueso representó con respecto a la longitud total (Fig. IV. 66), se destacó el tibiotarso que presentó la mayor proporción con respecto a la longitud total en todas las edades: entre un 38% y un 39 %, seguido por el tarsometatarso con un 33% y 36%, mientras que el fémur mostró los valores más bajos: entre un 23% y 25% de la longitud total del miembro. Promediando todos los porcentajes para cada hueso, el fémur representó a lo largo del crecimiento un 25% de la longitud total del miembro; el tibiotarso un 39% y el tarsometatarso un 36 %.

*Se toma esta dimensión como referente de la dimensión cráneo-caudal de la región distal del fémur.

IV. E. 4. Incrementos de las dimensiones en el tiempo

Se pudo observar que todas las medidas tomadas en el fémur se incrementaron de manera muy similar, aumentando sus dimensiones alrededor de unas tres veces entre la edad de un mes y el adulto (Tabla IV.7). El mayor incremento lo sufrió el FD AP con un valor 3,81; mientras la dimensión que menos incremento tuvo fue FL con 2,96.

En el tibiotarso las diferentes magnitudes aumentaron unas tres veces entre el pichón de un mes y el adulto, mientras que en el tarsometatarso, sólo las medidas TT DCC (diámetro cráneo-caudal del *corpus tarsometatarsi*) y TTLT (largo total) se incrementaron unas tres veces, las demás sufrieron un incremento menor (Tabla IV.7).

Figura IV.59: Longitud promedio de las medidas to madas e n el fémur en cada edad (abreviaturas en el texto).

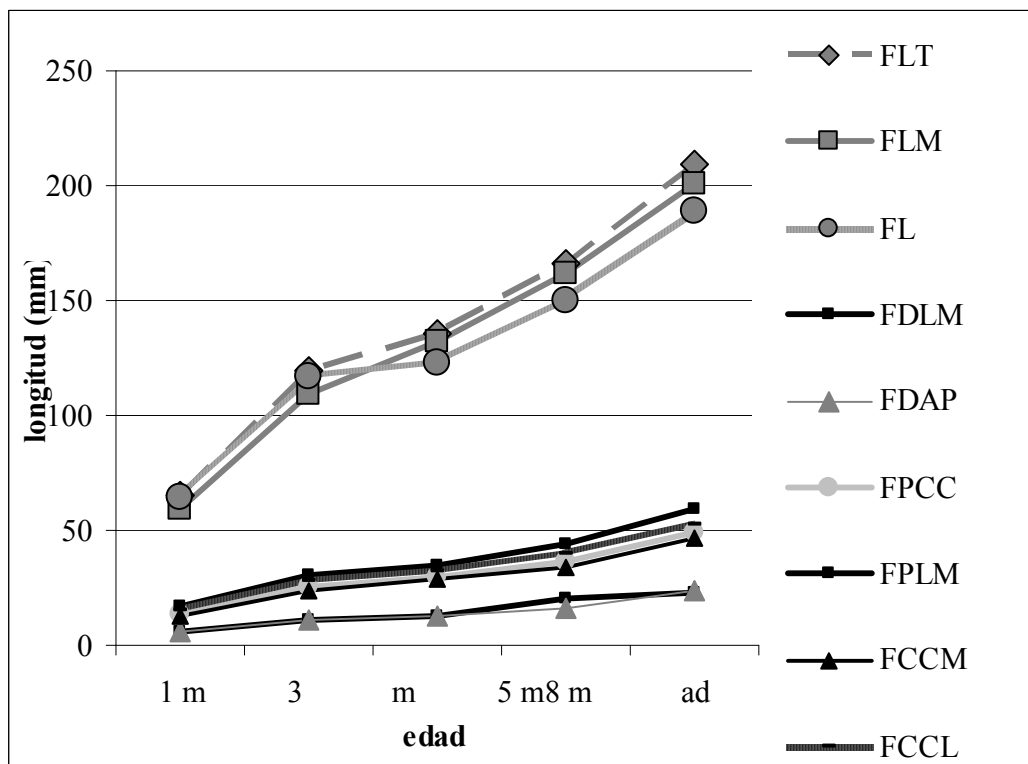


Figura IV.60: Longitud promedio de las medidas tomadas en el tibiotarso en cada edad (abreviaturas en el texto). A. Largo total, B. Medidas restantes.

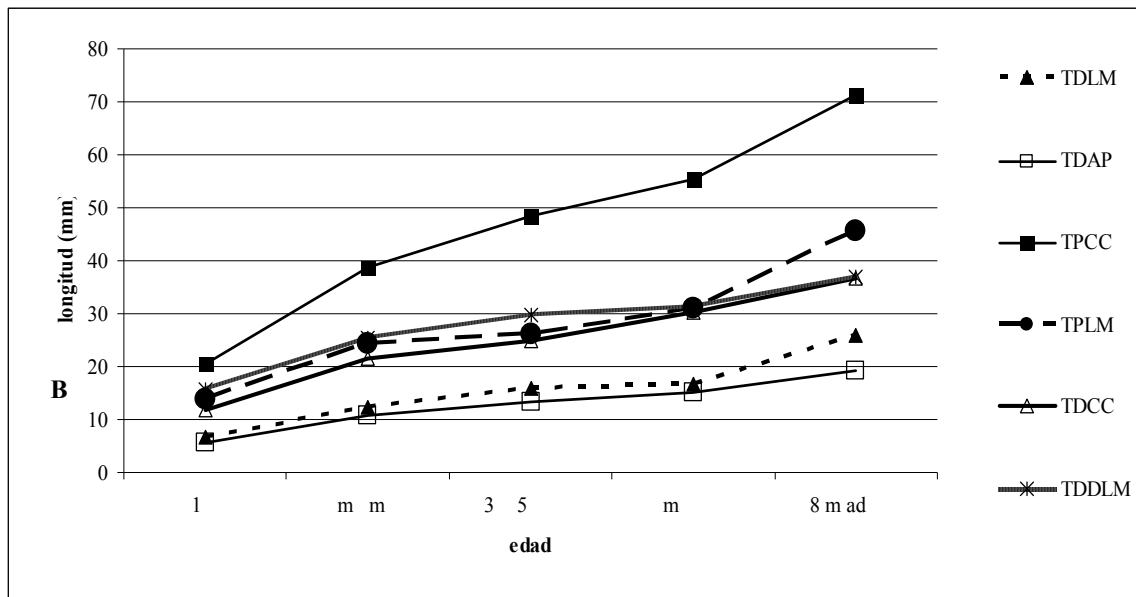
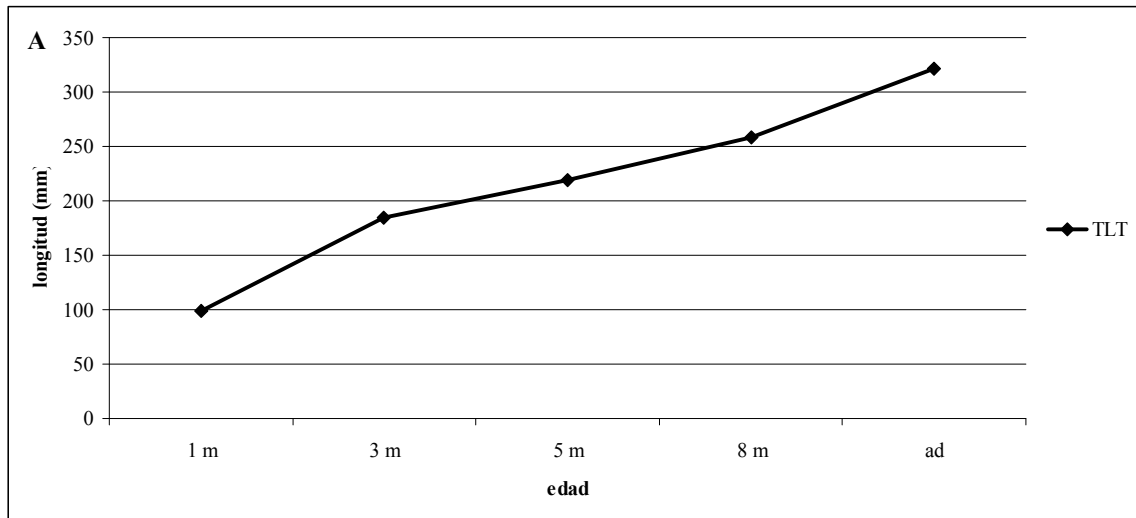


Figura IV.61: Longitud promedio de las medidas tomadas en el tarsometatarso en cada edad (abreviaturas en el texto).

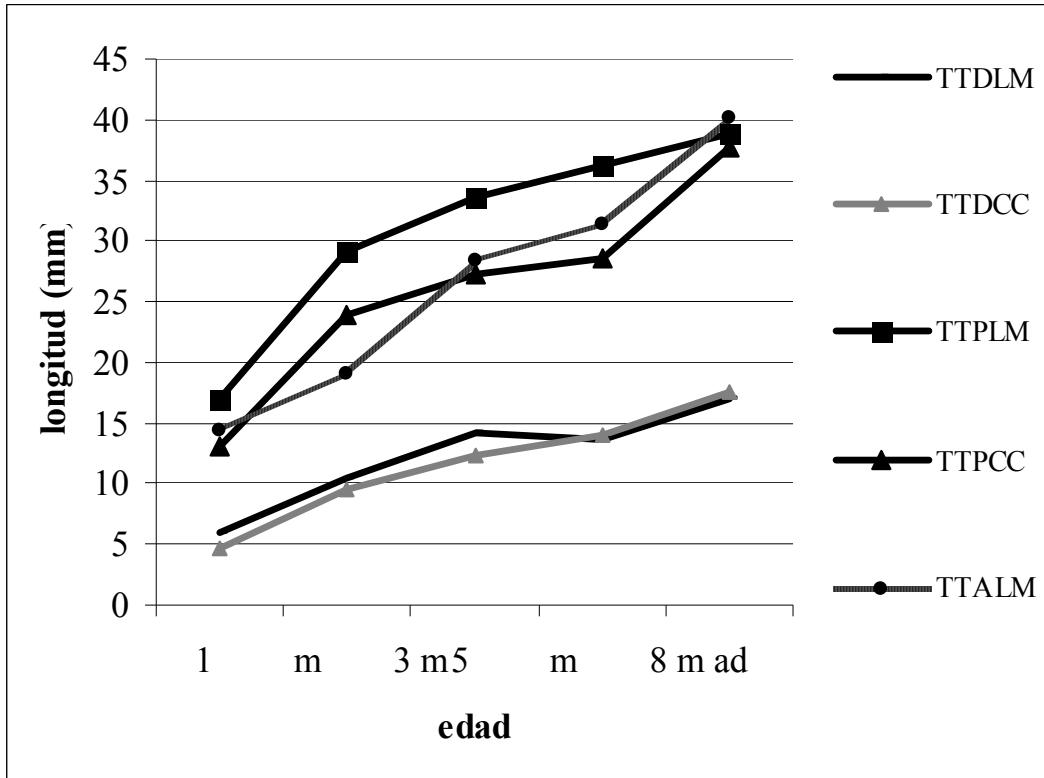


Figura IV.62: Comparación entre la región distal del fémur y la región proximal del tibiotarso. A. Longitudes latero-mediales: FPLM (ancho latero-medial del extremo distal del fémur), TPLM (ancho latero-medial de la región proximal del tibiotarso); B. Longitudes cráneo-caudales: TPCC (ancho cráneo-caudal de la región proximal del tibiotarso) y FCCL (ancho cráneo-caudal del *condylus femoralis lateralis*).

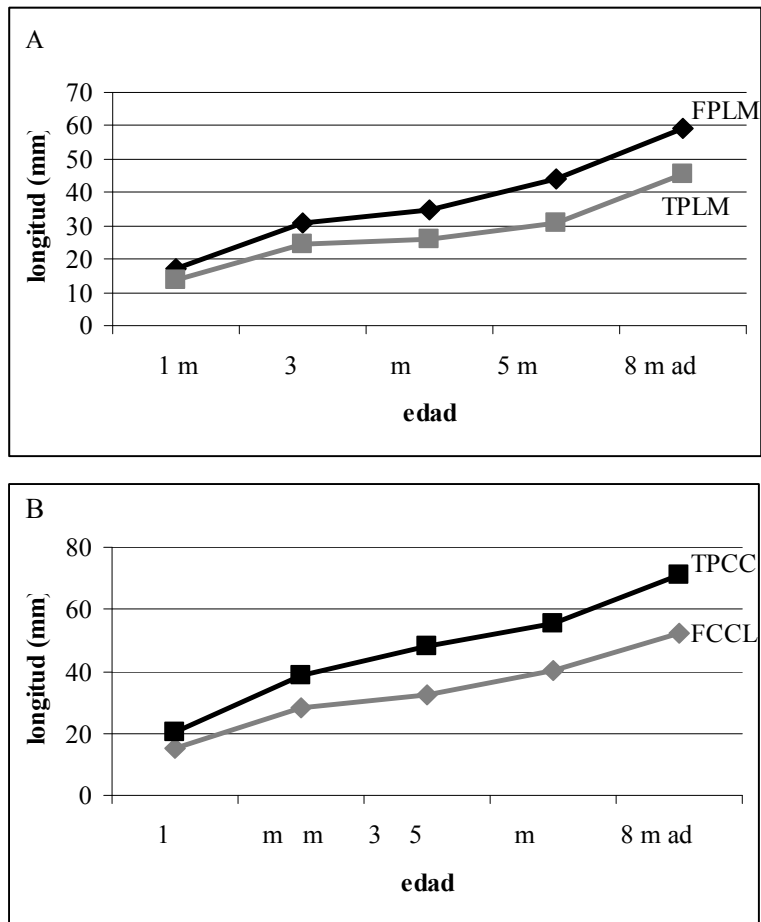


Figura IV.63: Comparación entre la región distal del tibiotarso y la región proximal del tarsometatarso. A. Longitudes látero-mediales (TDLM: ancho látero-medial del extremo distal del tibiotarso, TT PLM: ancho látero-medial de la región proximal del tarsometatarso); B. Longitudes cráneo-caudales (TDCC: ancho cráneo-caudal de la región distal del tibiotarso, TTPCC: ancho cráneo-caudal de la región proximal del tarsometatarso).

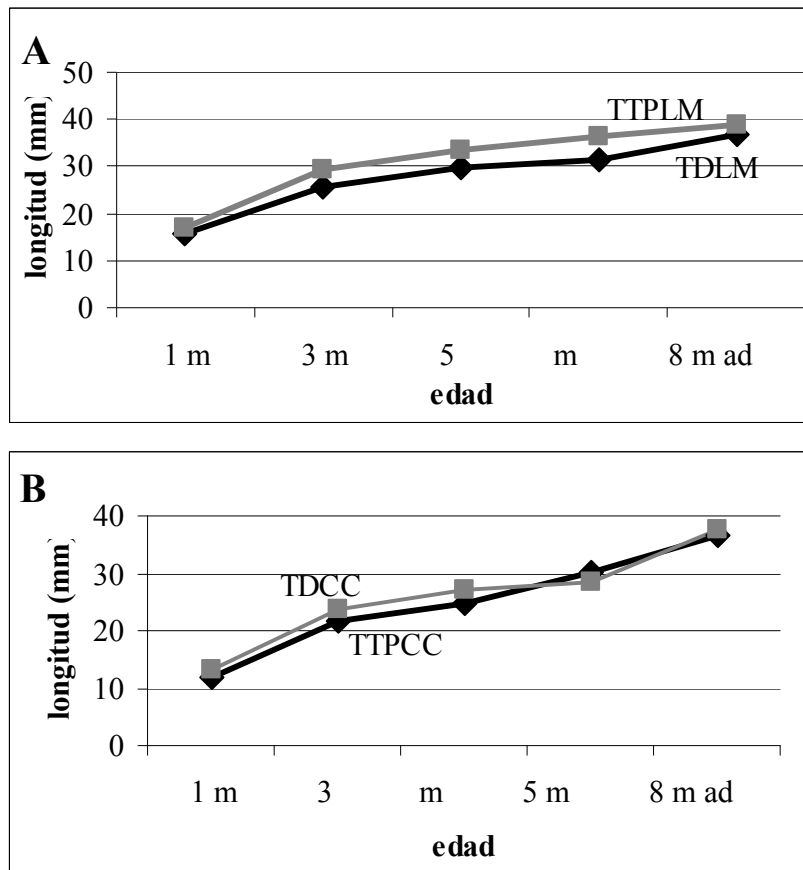


Figura IV. 64: Longitud total promedio (mm) del miembro posterior en cada edad.

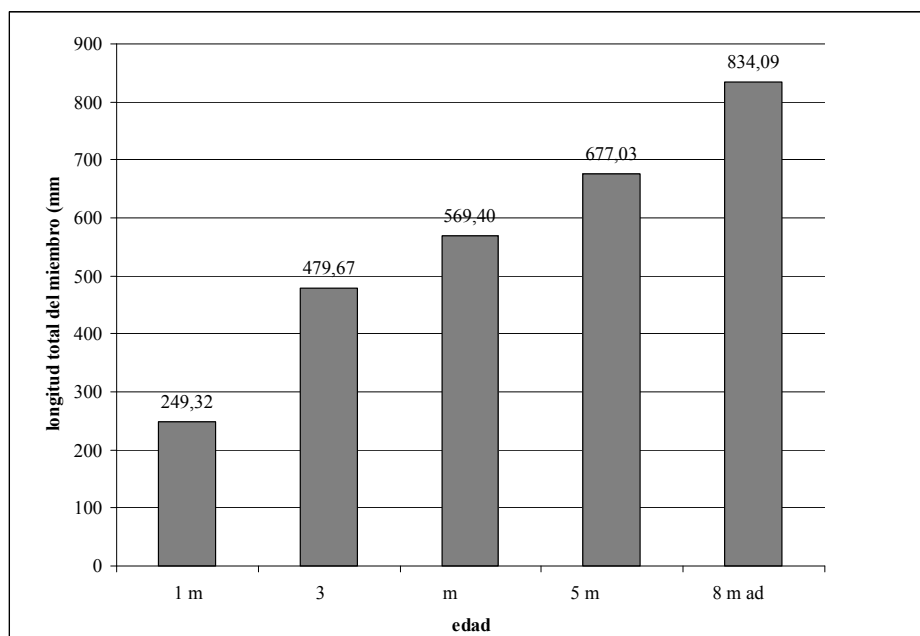


Figura IV.65: A. Diagrama de barras donde se representa la longitud (mm) que cada hueso aporta a la longitud total del miembro; B. Diagrama de barras que compara la longitudes promedio del fémur, tibiotarso y tarsometatarso en cada edad con la longitud total, ambas ordenadas representan valores de longitud (mm) promedio. En el eje de las y longitud en mm.

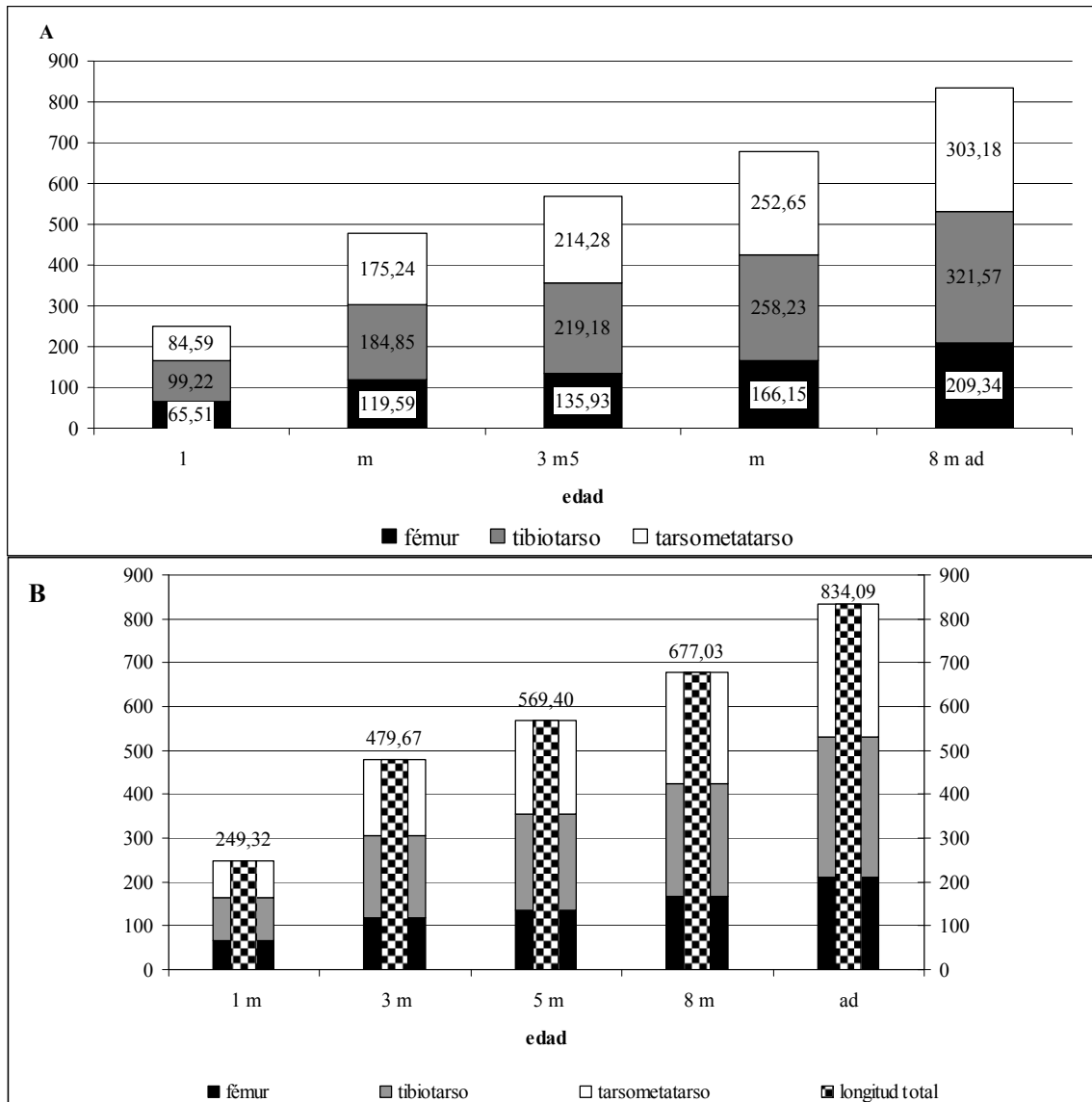


Figura IV.66: Porcentaje que cada hueso de miembro representó con respecto a la longitud total del miembro; A. Aves de un mes de edad; B. Aves de tres meses de edad; C. Aves de cinco meses de edad; D. Aves de ocho meses de edad; E. Adultos.

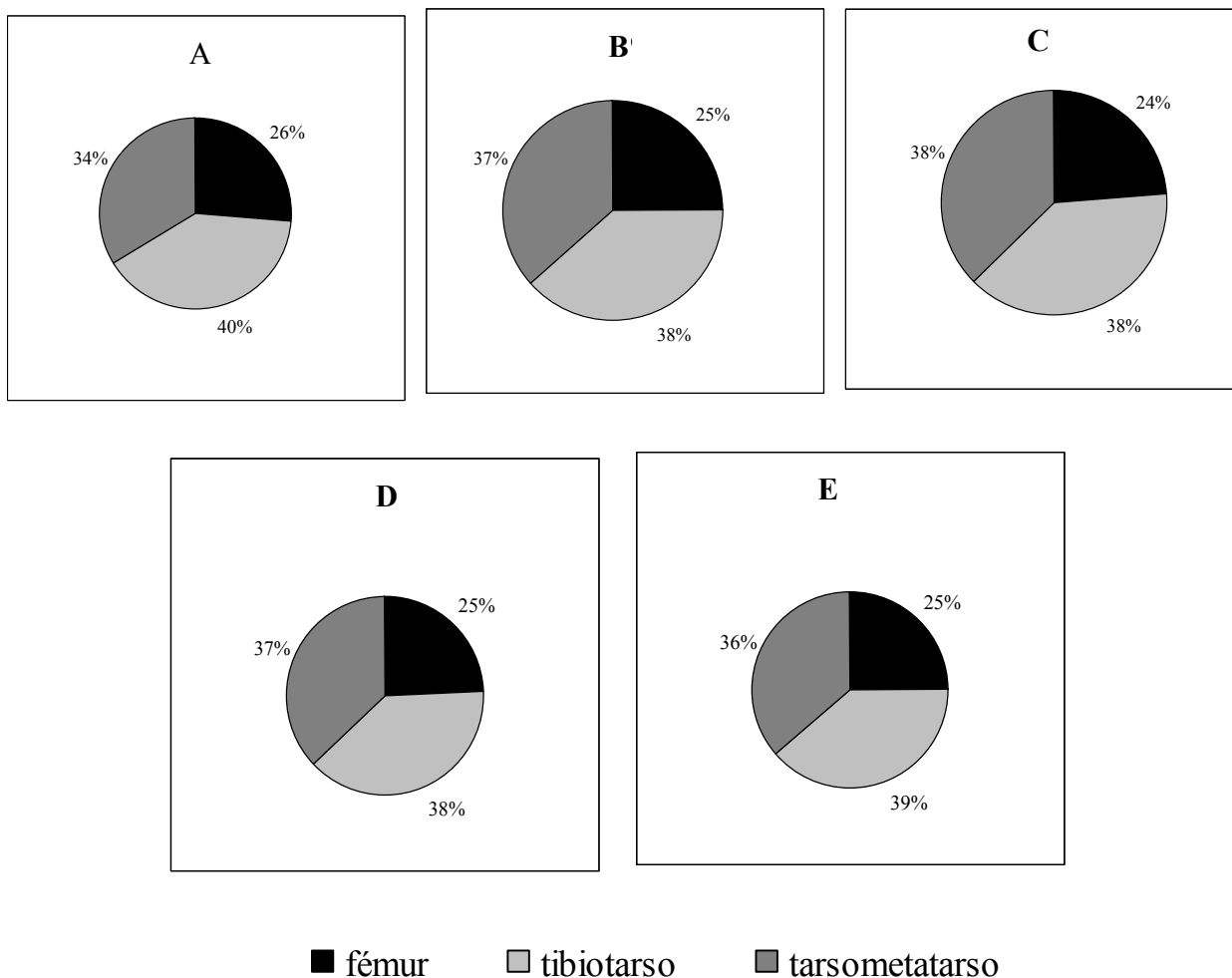


Tabla IV. 8: Incrementos observados en las dimensiones de los huesos desde el mes de edad a los adultos de *Rhea americana*.

Me	dida	Incremento
FDAP		3,81
FCC	M	3,68
FDLM		3,66
FPCC		3,57
Fémur F	CCL	3,51
FP	LM	3,47
FLM		3,37
FLT		3,20
FL		2,96
TDL	M	3,87
TPCC		3,49
T	DAP	3,43
Tibiotarso TL	A	3,33
TPL	M	3,30
T	DCC	3,10
TTDCC		3,73
TT	LT	3,58
TT	PCC	2,88
Tarsometatarso	TTDLM	2,83
TT	ALM	2,80
TDDL	M	2,35
TTPL	M	2,29

IV. F. Alometría ontogenética de las piezas óseas

Fémur

Las medidas que resultaron significativamente diferentes de la isometría (Tabla IV. 8) fueron aquellas relacionadas con el diámetro cráneo-caudal de la diáfisis (FDAP) y dos medidas relacionadas con los extremos del hueso: el ancho craneo-caudal del extremo proximal (FPCC) y el ancho craneo-caudal del *condylus femoralis medialis* (FCCM). Todas ellas presentaron valores fuertemente alométricos positivos (0,37-0,39). El resto de las medidas fueron isométricas y el ajuste en todos los casos fue muy bueno (valor de R^2 cercano a 1).

Tibiotarso

Las medidas que resultaron significativamente diferentes de la isometría fueron (Tabla IV. 8) el diámetro látero-medial de la diáfisis (TDLM), el ancho craneo-caudal de la región proximal (TPCC) y el ancho latero-medial de la región distal (TDDL). Las dos primeras resultaron ser alometrías positivas, mientras la última fue alométrica negativa. El resto de las medidas fueron isométricas y el ajuste en todos los casos fue muy bueno. El ajuste de estas regresiones fue muy bueno (valor de R^2 cercano a 1) salvo para la medida TPCC cuyo R^2 tuvo un valor bajo (0,32).

Tarsometatarso

Tres medidas resultaron ser significativamente alométricas (Tabla IV.8): la longitud total del tibiotarso (TTLT) y el diámetro craneo-caudal de la diáfisis (TTDCC) que fueron alométricas positivas, mientras el ancho latero-medial de la región proximal (TTPLM) fue alométrico negativo. El resto de las medidas fueron isométricas y el ajuste en todos los casos fue muy bueno (valor de R^2 cercano a 1).

Tabla IV.9 Alometría de las diferentes medidas de los huesos del miembro posterior (regresión entre \log_{10} de las medidas con \log_{10} de la masa corporal) con 95% intervalo de confianza (IC) y $p < 0,05$. IC inf/sup: intervalo de confianza superior e inferior respectivamente. El (*) señala aquellas medidas que difirieron del valor de isometría.

Fémur									
	R ²	p	pendiente	IC inf.	IC sup.	Intercepto	IC inf.	IC sup.	Ecuación
FLT 0	,97	0,000	0,33	0,31	0,36	0,91	0,81	1,01	Y=0,33*x-0,91
FLM 0	,97	0,000	0,35	0,32	0,38	0,82	0,71	0,94	Y=0,35*x-0,38
FL 0	,97	0,000	0,31	0,29	0,34	0,97	0,87	1,06	Y=0,31*x-0,34
FDLM 0	,91	0,000	0,38	0,33	0,44	-0,28	-0,47	-0,08	Y=0,38*x-0,28
FDAP 0	,96	0,000	0,39*	0,35	0,43	-0,29	-0,43	-0,15	Y=0,39*x-0,29
FPCC 0	,97	0,000	0,37*	0,34	0,40	0,13	0,03	0,24	Y=0,37*x-0,40
FPLM 0	,98	0,000	0,36	0,33	0,38	0,26	0,16	0,35	Y=0,36*x-0,38
FCCM 0	,98	0,000	0,37*	0,35	0,40	0,09	-0,01	0,18	Y=0,37*x-0,40
FCCL 0	,97	0,000	0,36	0,33	0,39	0,19	0,08	0,31	Y=0,36*x-0,39
Tibiotarso									
	R ²	p	pendiente	IC inf.	IC sup.	Intercepto	IC inf.	IC sup.	
TLA 0	,98	0,000	0,35	0,32	0,37	1,06	0,97	1,15	Y=0,35*x-0,37
TDLM 0	,97	0,000	0,39*	0,36	0,42	-0,24	-0,36	-0,12	Y=0,39*x-0,24
TDAP 0	,96	0,000	0,36	0,33	0,40	-0,23	-0,35	-0,10	Y=0,36*x-0,23
TPCC 0	,32	0,007	0,51*	0,34	0,74	-0,22	-0,95	0,51	Y=0,51*x-0,22
TPLM 0	,97	0,000	0,34	0,32	0,37	0,20	0,11	0,30	Y=0,34*x-0,20
TDCC 0	,98	0,000	0,33	0,30	0,35	0,19	0,11	0,28	Y=0,33*x-0,19
TDDL 0	,96	0,000	0,25*	0,23	0,27	0,53	0,45	0,62	Y=0,25*x-0,53
Tarsometatarso									
	R ²	p	pendiente	IC inf.	IC sup.	Intercepto	IC inf.	IC sup.	
TTLT 0	,97	0,000	0,37*	0,34	0,40	0,94	0,84	1,05	Y=0,37*x-0,94
TTDLM 0	,92	0,000	0,31	0,27	0,35	-0,05	-0,21	0,10	Y=0,31*x-0,05
TTDCC 0	,96	0,000	0,38*	0,35	0,42	-0,36	-0,50	-0,23	Y=0,38*x-0,36
TTPLM 0	,92	0,000	0,25*	0,22	0,28	0,58	0,46	0,70	Y=0,25*x-0,58
TTPCC 0	,97	0,000	0,30	0,28	0,33	0,30	0,21	0,39	Y=0,30*x-0,33
TTALM 0	,54	0,000	0,39	0,29	0,54	-0,04	-0,51	0,44	Y=0,39*x-0,04

V. DISCUSIÓN

V. A. La masa muscular del miembro posterior de *Rhea americana* y su relación con la masa corporal

Según Hartman (1961) en las aves la simple relación entre la masa muscular de los miembros y la masa corporal, brinda información sobre el desarrollo y la actividad que la musculatura realiza durante la locomoción. En este sentido, la masa muscular del miembro posterior en la s edades analizadas de *Rhea americana* presentó valores comprendidos entre el 16% y el 32% de la masa corporal (considerando ambos miembros, Fig. IV.36). Estos valores altos también fueron encontrados por Smith et al. (2006) en ejemplares de 22 a 38 semanas de edad de *Struthio camelus*, donde la masa muscular del miembro posterior representó 33% de la masa corporal, mientras valores similares (aunque más bajos) fueron encontrados en *Dromaius* sp. (25% de la masa corporal, Pa tak y Baldwin, 1993). Estos valores son altos al compararlos con aves* que presentan estilos locomotores distintos al de *Rhea americana* como las estudiadas por Hartman (1961) en donde el porcentaje de la masa muscular del miembro posterior osciló entre el 1% y el 23%. Este autor estudió una gran cantidad de aves con diferentes estilos locomotores y las que presentaron los valores más altos de porcentaje del miembro posterior fueron las familias Tinamidae, Cracidae, Phasianidae, Rallidae, Podicipedidae y Cathartidae. Las primeras tres familias incluye aves terrestres de hábitos caminadores que vuelan muy poco. La masa muscular del miembro posterior en Tinamidae posee valores de entre un 13% a 17%♦ de la masa corporal, en los Cracidae entre 15% a 19%♦ y en los Phasianidae representa entre un 12% a 16%♦ de la masa corporal (Hartman, 1961). Los Podicipedidae son aves que nadan impulsándose con las patas y pasan la mayor parte del tiempo en agua, siendo tanto el vuelo como la locomoción en tierra, un hábito menos frecuente. Los Rallidae son también aves nadadoras o caminadoras y la locomoción aérea es mínima. En estos grupos de aves la musculatura del miembro posterior representó entre un 11% y un 26%♦ en los Podicipedidae y entre un

* Todos los ejemplos nombrados son valores obtenidos para ejemplares adultos.

♦ Los rangos corresponden a los valores mínimos y máximos entre las especies estudiadas por Hartman (1961).

9% y 10%[♦] de la masa corporal en el caso de los Rallidae. Por otra parte la musculatura en los miembros de los Catarthidae representa entre un 9% y un 15%[♦] de la masa corporal total. Estas aves poseen fuertes miembros posteriores y, si bien son planeadoras por excelencia, en tierra sostienen con fuerza y desgarran con sus miembros posteriores los tejidos de los cadáveres de los que se alimentan (Houston, 1994).

En el extremo opuesto, aquellas aves que poseen una locomoción dominada por los miembros anteriores como los Trochilidae e Hirundinidae, el porcentaje de participación de la masa muscular del miembro posterior en la masa corporal total es muy pequeño, y se circunscribe a valores comprendidos entre el 1% y el 3% (Hartman, 1961). Contrariamente el porcentaje que representan los músculos de los miembros anteriores es mucho mayor, y se encuentra entre valores de 126% y el 36% en Trochilidae y entre 19 y 25% en Hirundinidae (Hartman, 1961).

La alta proporción de la musculatura del miembro posterior de *Rhea americana* que contribuye al valor de la masa corporal total, es indicativo del amplio grado de desarrollo y la posible actividad que el miembro desempeña durante la locomoción. Esta importancia queda de manifiesto desde las etapas más tempranas de la vida postnatal.

Al analizar la distribución de la masa muscular por sectores, i.e. muslo y pata, los músculos del miembro posterior en todas las edades presentaron un patrón de reducción en sentido proximal-distal. El muslo prevaleció sobre la pata en cantidad de músculos (19 vs. 13) y también en masa muscular (Fig. IV.40). Este es un rasgo característico de animales cursoriales que le proporciona al miembro ligereza permitiendo una reducción de la inercia y haciendo que la zancada pueda realizarse con altas frecuencias (Hildebrand, 1988). Si bien los músculos de la pata estuvieron presentes en menor número, presentaron largos tendones de inserción, un rasgo que optimiza el gasto energético durante la carrera (Alexander, 1991; Alexander et al., 1979). La mayor cantidad de músculos en el muslo y la menor cantidad en la pata es una tendencia general para las aves. Así lo señala Hartman (1961) quien también analizó el porcentaje que los músculos del muslo y de la pata representan con respecto a la masa corporal en especímenes adultos de distintas familias de aves[♦] (Tabla V.1). El autor concluye que no hay diferencias substanciales entre ambas

[♦] El autor no aclaró la cantidad de ejemplares utilizados y solo usó especies que consideró representativas de las familias

regiones del miembro poseyendo muslo y pata proporciones muy similares (Hartman, 1961). Además, el autor encontró que de haber diferencia, en general las proporciones del muslo prevalecieron sobre las de la pata, e.g. *Tinamus major* (Tinamidae), *Ortalis garrula*, *Coturnix coturnix japonica*, (Cracidae y Phasianidae), *Laterallus albigularis* (Rallidae), *Crotophaga sulcirostris* (Cuculidae). Las diferencias en estas a veces alcanzan un rango de aproximadamente entre el 1,5% y el 2,5% (Tabla V.1). Todas estas aves son caminadoras y en el caso de *Crotophaga sulcirostris*, es un ave voladora que busca su alimento en el suelo. En los ejemplares adultos de *Rhea americana* muslo y pata representaron un 10% y 6% de la masa corporal respectivamente, existiendo una diferencia entre ambas regiones del 5% (Tabla IV.1). Estos valores son muy semejantes a los hallados por Hartman (1961) para especies como *Ortalis* (Cracidae) y *Laterallus* (Rallidae) (Tabla V.1). Por lo tanto, la tendencia a poseer un mayor porcentaje de masa muscular en el muslo es acorde con aves de locomoción terrestre y no reflejaría posibles especializaciones dentro de este tipo de locomoción.

Este tipo de análisis que contempla las proporciones de la masa muscular de todo el miembro o de sus regiones con respecto a la masa corporal son solo orientativos. Aparentemente un menor porcentaje de masa muscular no necesariamente está relacionado con menor actividad locomotora: la musculatura del miembro anterior presenta altos valores en Tinamidae (37-40% de la masa corporal), Cracidae (23-26%) y Phasianidae (25-34%) (Hartman, 1961), todas estas a veces realizan vuelos cortos con una pobre maniobrabilidad como consecuencia de las características fisiológicas de sus músculos entre otras características. Los músculos poseen fibras musculares que rápidamente se fatigan debido a la poca cantidad de mioglobina, mitocondrias e irrigación sanguínea (Dial, 2003 y bibliografía allí citada). Asimismo, al considerar los altos porcentajes que el muslo y la pata representan en aves caminadoras y no especializadas en la locomoción cursorial como *Ortalis* (Cracidae) y *Laterallus* (Rallidae), permite suponer que las demandas morfofuncionales en la musculatura del muslo de una locomoción terrestre son notorias. Esto podría deberse al mayor desarrollo de los músculos extensores de la cadera que actúan en la fase de apoyo que la que demanda mayores exigencias durante el ciclo locomotor (Apéndice 4).

Finalmente, el aumento del porcentaje de masa muscular (tanto la masa muscular total de miembro, como las del muslo y la pata) y el gran incremento de la masa de algunos músculos (por mencionar alguno el *m. obturatorius medialis* que incrementó su masa unas 127 veces, Tabla IV.4), como experimentan los juveniles de *Rhea americana* a medida que aumenta la edad, es acorde con una progresiva maduración y desarrollo de las actividades locomotoras. Los juveniles de entre uno y tres meses de edad poseen un porcentaje de la musculatura del miembro que es menor al de las aves de cinco meses (Fig. IV.36A y B). Esto podría reflejar una inmadurez en el modo de locomoción como ocurre en los juveniles de otras aves precociales como *Gallus* sp. (Muir, 2000; Muir et al., 1996). Estos autores, analizaron la cinemática del modo de andar de los pichones de *Gallus*, y hallaron que los pichones de menos de cinco días de edad caminan de manera menos eficiente: presentan largos de zancadas más cortos y no extienden la articulación entre el F-TBT ni la articulación TBT-TMT. Muir (2000) propone que esta inmadurez podría estar relacionada con el patrón postnatal de desarrollo de los músculos extensores de los miembros basándose en estudios en ratas que indican la existencia de correlación entre la madurez funcional de éstos músculos y la adquisición de una forma de locomoción madura (Wasterga y Gramsbergen, 1990, 1993 citado por Muir, 2000). Una futura perspectiva de estudio en este ámbito sería analizar la cinemática de la locomoción durante la vida postnatal de *Rhea americana* para poder compararla con los parámetros aquí estudiados. Lamentablemente, no hay datos de esta naturaleza estudiados durante la vida postnatal de otras aves para poder contrastar con las edades no adultas de *Rhea americana* aquí obtenidos.

V. B. Los músculos de *Rhea americana* sus similitudes y diferencias con otras aves y su papel en la locomoción

A partir de lo analizado en este trabajo y de la información editada disponible, la anatomía muscular de los miembros posteriores de *Rhea americana* responde al patrón general descrito para el resto de las Palaeognathae y para las Neognathae. Como previamente notó McGowan (1979), la musculatura entre Palaeognathae y Neognathae no presenta grandes diferencias. A continuación se detalla para cada músculo de *Rhea*

americana su intervención durante la locomoción y las semejanzas o diferencias con el resto de las aves para las cuales hay información equivalente.

M. iliotibialis lateralis

El *m. iliotibialis lateralis*, si bien está descrito en todos los grupos de aves de los cuales se conoce la miología del miembro posterior, presenta grandes variaciones en su conformación (Hudson, 1937). La principal variación tiene que ver con la presencia y grado de desarrollo de la *pars postacetabularis*. En *Rhea* y las demás Palaeognathae, i.e. Tinamidae (Hudson et al., 1972), *Dromaius* (Patak y Baldwin, 1998), *Struthio* (Gangl et al., 2004) este músculo presenta la *pars postacetabularis* muy desarrollada, y el músculo en general es descrito como masivo, excepto en *Apteryx* que es un músculo extenso pero delgado (McGowan, 1979).

Otros grupos de aves que presentan un importante desarrollo de la *pars postacetabularis* son los Galliformes, Ciconiiformes, Gruiformes, Caprimulgidae (McKittrick, 1991), Cuculiformes, Cathartidae, Podicipedidae y Gaviidae (Hudson, 1937). También está presente en aves que nadan propulsándose principalmente con las patas (foot-propellers) como los Podicipedidae y Gaviidae (Hudson, 1937). En cambio, en aquellas aves donde la locomoción terrestre no es predominante, la *pars postacetabularis* tiende a estar reducida o ausente (Ellerby et al., 2005). Ejemplos de ello son los Accipitridae, Falconidae, Strigidae, Tyrannidae e Hirundinidae (Hudson, 1937), *Amazona* sp. (Psittacidae) (Berman, 1984), la mayoría de los Procellariiformes (Klemm, 1969) y Coraciiformes (McKittrick, 1991), en los Trochilidae (Zusi y Bentz, 1984), Apodidae (Gaunt, 1969), Anatidae y Piciformes (Carr, 2008) y en los Sphenisciformes el músculo está débilmente desarrollado (Schwreis, 1982).

En líneas generales se puede observar que la *p. postacetabularis* está presente y bien desarrollada en aves que poseen locomoción terrestre (Carr, 2008). Estudios electromiográficos (Gatesy, 1999b; Jacobson y Hollyday, 1982) indican que esta parte es activa durante la fase de apoyo y funciona extendiendo la cadera (Gatesy, 1999b; Jacobson y Hollyday, 1982) y estabilizando la articulación F-TBT para evitar la flexión (Jacobson y Hollyday, 1982). Su importancia en la locomoción terrestre es clave ya que además de extender la cadera actúa soportando la masa corporal (Ellerby et al., 2005).

M. flexor cruris lateralis y medialis

El *m. flexor cruris lateralis* en *Rhea* se caracteriza por gran desarrollo y por presentar dos porciones, la *p. pelvica* y la *p. accesoria* como en el resto de las Palaeognathae conocidas. Además se distingue por estar íntimamente relacionado al *m. flexor cruris medialis* y por presentar fusión parcial con el *m. caudofemoralis* (Picasso, 2010). Muchos otros grupos de aves como por ejemplo Cathartidae, Galliformes, Columbidae, Psittacidae, Cuculidae (George y Berger, 1966) y la mayoría de los Ciconiiformes (McKittrick, 1991) presentan estas dos porciones en el músculo. También varias familias de aves se caracterizan por no presentar la *p. accesoria*, (e.g. Spheniscidae, Procellariidae, Anatidae, Trogonidae) (George y Berger, 1966). La presencia de *p. accesoria* ocurre principalmente en aves de hábitos terrestres cumpliendo una posible función postural para contrarrestar los efectos de la gravedad (Raikow, 1985).

El *m. flexor cruris medialis* de *Rhea americana* se destaca por su estrecha relación con otros dos músculos: el *m. flexor cruris lateralis* y el *m. gastrocnemius*. En otras aves como *Struthio camelus* (Gangl et al., 2004), *Dromaius* sp. (Patak y Badwin, 1998), *Apteryx* sp. (McGowan, 1979), *Numida meleagris* (Numididae, Galliformes) (Gatesy, 1999) esta relación también ha sido descrita. Dicha relación encadena músculos proximales y distales representando una conexión funcional (Ellerby y Marsh, 2010). En *Numida meleagris* el sistema de músculos relacionados está formado por los *mm. flexor cruris lateralis p. pelvica*, *flexor cruris lateralis p. accesoria* y *gastrocnemius p. intermedia* (Ellerby y Marsh, 2010). En los primeros momentos de la fase de apoyo los *mm. flexor cruris lateralis p. pelvica* y el *gastrocnemius* están activos brindando control y resistencia para evitar la flexión de la articulación TBT-TMT. Durante el tiempo restante que dura la fase de apoyo, la función del *m. gastrocnemius* decrece y se activa el *flexor cruris lateralis p. accesoria* (Ellerby y Marsh, 2010). La actividad en conjunto de estos músculos brinda la fuerza necesaria para extender la cadera. Aunque el *m. flexor cruris medialis* no fue incluido en el estudio de Ellerby y Marsh (2010) y Gatesy (1999b) registró que el *m. flexor cruris medialis* y el *flexor cruris lateralis p. pelvica* son activos durante la fase de apoyo y en los últimos momentos de la fase de balanceo. De acuerdo a las observaciones realizadas en el presente trabajo, el *m. flexor cruris medialis* en *Rhea americana* podría estar también involucrado en este sistema de músculos, dada su estrecha relación con ellos y por su

activación conjunta con el *flexor cruris lateralis p. pelvica*. En *Dromaius* el *m. flexor cruris medialis* también presenta una estrecha relación con el *m. gastrocnemius* ya que se inserta entre las *p. medialis* e *intermedia* del *m. gastrocnemius* efectivizando los movimientos en el plano cráneo-caudal (Patak y Baldwin, 1998). En el resto de sus características el *m. flexor cruris medialis* es un músculo que no presenta grandes variaciones en los diferentes taxones avianos y está presente en todos los grupos hasta ahora estudiados. Ambos músculos - *m. flexor cruris medialis* y *lateralis*- funcionan como extensores de la cadera durante la fase de apoyo principalmente (Jacobson y Hollyday, 1982; Gatesy, 1999b).

M. iliofibularis

El *m. iliofibularis* no presenta grandes diferencias anatómicas entre las aves. En general las variaciones solo se circunscriben a la extensión de su región de origen y al número en sus porciones de origen que en algunas aves pueden ser dos (George y Berger, 1966). Los rasgos hallados en *Rhea americana* son semejantes a los descritos para otras Palaeognathae y Neognathae y en todas las aves estudiadas es un músculo que siempre está presente. Actúa flexionando la articulación F-TBT durante la fase de balanceo.

Grupo femorotibialis

El grupo de músculos *femorotibialis* está presente y bien desarrollado en todas las aves. En cuanto al *m. femorotibialis lateralis* la principal variación radica en la presencia o ausencia de la *pars distalis*. En *Rhea americana* este músculo presentó ambas partes en coincidencia con lo observado en *Dromaius* sp. (Patak y Baldwin, 1998) y *Apteryx* sp. (McGowan, 1979). En *Struthio camelus* en cambio, está formado por una sola porción (Gangl et al., 2004). En cuanto a los Tinamidae, Hudson et al. (1972) no mencionan la presencia de una *p. distalis* por lo cual podría considerarse ausente. La ausencia de esta porción está también documentada para Cathartidae, Cuculidae, Trochilidae, Anhingidae y Phalacrocoracidae (McKittrick, 1991).

Los músculos *femorotibialis medialis* y *femorotibialis internus* no presentan grandes variaciones anatómicas en los distintos grupos de aves y lo observado en *Rhea* no presenta ningún rasgo sobresaliente. El grupo *femorotibialis* actúa extendiendo rápidamente

la articulación F-TBT hacia el final de la fase de balanceo cuando el pie se prepara para iniciar una nueva fase de apoyo.

M. iliotibialis cranialis

En *Rhea americana* y las demás Ratitae este músculo es muy semejante, solo *Struthio* se diferencia por poseer dos porciones de origen (Gangl et al., 2004). Asimismo de la comparación con la información disponible en la literatura, este músculo está presente en todas las aves y no presenta marcadas variaciones en su conformación (Hudson, 1937). Este músculo es activo durante la fase de balanceo y en los últimos momentos de la fase de apoyo (Gatesy, 1999b) actuando como flexor de la cadera.

M. caudofemoralis

El *m. caudofemoralis* en varios grupos de aves presenta dos porciones de origen (George y Berger, 1966) denominadas *p. caudofemoralis* y *p. pelvica*. *Rhea americana* y *Dromaius* sp. (Patak y Baldwin, 1998) solo presentan la *p. pelvica* mientras el resto de las Palaeognathae presentan ambas partes. Sin embargo, en *Apteryx* sp. la *p. caudofemoralis* es delgada y de un tamaño moderado en comparación con la bien desarrollada *p. pelvica* (McGowan, 1979). En Tinamidae Hudson et al. (1972) describen la *p. pelvica* como bien desarrollada y con amplia inserción sobre el fémur, mientras la *p. caudofemoralis* presenta un desarrollo variable según los géneros. En *Struthio camelus* ambas porciones están bien desarrolladas (Gangl et al., 2004). Además, la *p. caudalis* de todas las Palaeognathae se distingue por poseer una pequeña porción accesoria denominada femorocaudal (George y Berger, 1966). George y Berger (1966) reportaron también que en géneros como *Podiceps*, *Vultur*, *Sagittarius*, *Meleagris*, *Cariama* y *Chunga* entre otros, poseen solo la *p. caudalis*. Asimismo la *p. caudofemoralis* está ausente en todos los Passeriformes, Falconiformes (salvo *Sagittarius*) y Picidae (más detalles en George y Berger, 1966).

Queda en evidencia que el *m. caudofemoralis* es un músculo con gran variación anatómica en aves con diferentes estilos locomotores. La actividad de este músculo ocurre al promediar la fase de apoyo y actúa como extensor de la cadera (Gatesy, 1999b) y su importancia en el movimiento del miembro es pequeña según Gatesy y Dial (1993).

M. ischiofemoralis

Según se desprende del análisis bibliográfico (Hudson, 1937; George y Berger, 1966), este músculo está presente en todas las aves estudiadas y además no presenta variaciones anatómicas notables. Es un músculo que también actúa durante la fase de apoyo como rotador lateral del muslo y posiblemente como extensor de la cadera (Jacobson y Hollyday, 1982)

M. puboischiofemoralis

Según se desprende del análisis bibliográfico (Hudson, 1937; George y Berger, 1966), este músculo está presente en todas las aves estudiadas y además no muestra grandes variaciones anatómicas. Es un músculo que actúa durante la segunda mitad de la fase de apoyo hasta la primera mitad de la fase de balanceo (Jacobson y Hollyday, 1982). Está involucrado en la extensión de la cadera así como también en su estabilización (Gatesy, 1999b).

M. obturatorius medialis

El *m. obturatorius medialis* es un músculo presente en todas las aves estudiadas hasta el momento. Su principal variación está relacionada con la presencia de una o dos porciones y con el número de tendones. La posición de este músculo (cubriendo el lado interno del *foramen ilioischadicum*) hace difícil la realización de estudios electromiográficos y por ende entender con más precisión su función. Gatesy (1999b) y Hutchinson y Gatesy (2000) proponen que podría actuar como aductor de todo el miembro durante la fase de balanceo. En *Rhea americana* es un músculo de tamaño y masa moderada que se caracteriza por presentar un incremento alométrico positivo durante la ontogenia postnatal (ver más adelante).

Mm. obturatorius lateralis e iliofemoralis internus

Estos músculos son muy pequeños y de localización profunda, de manera que el registro de su actividad es difícil y no se conocen estudios sobre su funcionalidad.

Gatesy (1999b) sin embargo, sugiere que podrían actuar como sensores de la posición de la cadera más que como productores de fuerza. En cuanto a sus variaciones anatómicas, el *m. obturatorius lateralis* puede estar formado por una o dos porciones de origen (George y Berger, 1966). El *m. iliofemoralis internus* está presente en la mayoría de los grupos estudiados (Hudson, 1937) y si bien suele ser muy pequeño en géneros como *Podiceps*, su tamaño es considerable (George y Berger, 1966). Estos músculos en *Rhea* fueron similares a lo descrito en otras Palaeognatae.

M. iliofemoralis externus

En *Rhea americana* es un músculo pequeño íntimamente relacionado a *iliotrochantericus caudalis* y al *iliofibularis*. En otras aves este músculo puede estar ausente, ser rudimentario o estar parcialmente fusionado a músculos cercanos como el *iliotrochantericus caudalis* (George y Berger, 1966; Hudson, 1937). Su actividad ocurre durante la fase de balanceo y en los últimos momentos de la fase de apoyo y su rol no está claro aún (Gatesy, 1999b), aunque autores como Smith et al. (2006) proponen que podría funcionar como flexor de la cadera.

Mm. iliotrochantericus caudalis, cranialis y medialis

Estos tres músculos están topográficamente muy cercanos entre sí. El *iliotrochantericus caudalis* es un músculo relativamente bien desarrollado y presente en todas las Palaeognathae, salvo en *Struthio* que posee un menor desarrollo y se fusiona en parte con los otros *iliotrochantericus* (Gangl et al., 2004). En las Neognathae es un músculo que está presente y su grado de desarrollo está en relación a la extensión y forma del *ilium* preacetabular (Hudson, 1937). Durante la locomoción terrestre este músculo actúa durante la fase de apoyo, controlando la aducción y el balanceo pélvico en el plano caudal (roll) del miembro, especialmente cuando un miembro soporta la masa corporal (Gatesy, 1999b; Hutchinson y Gatesy, 2000).

Los *mm. iliotrochantericus cranialis* y *medialis* se caracterizan por su menor tamaño y poca variación en su anatomía en la mayoría de las aves estudiadas. El primero, estaría presente en todas las aves salvo pocas excepciones (Hudson, 1937; McKittrick, 1991). Durante la locomoción terrestre este músculo actúa durante la fase de balanceo

contribuyendo en la flexión de la cadera. El segundo, está presente en diferentes grupos taxonómicos de aves así como también en aves con distintos estilos locomotores, entre otros: todas las Palaeognathae, Procellariiformes, Ciconiiformes, Galliformes, y dentro de los Psittaciformes, en el género *Amazona* (McKitric, 1991). Asimismo parece estar ausente en un amplio número de especies, aunque en la propia literatura hay contradicciones sobre la presencia y ausencia en un mismo grupo taxonómico (McKitric, 1991). Durante la locomoción este músculo es activo durante la fase de apoyo y hasta promediar la fase de balanceo, actuando junto con el *iliotrochantericus caudalis* en el control de la aducción.

M. ambiens

El *m. ambiens* presenta considerable variación en los diferentes grupos de aves en cuanto su presencia o ausencia. Asimismo, en aquellas aves en las cuales están presentes existen considerables variaciones en cuanto a su grado de desarrollo, lugar y extensión de origen y la inserción de su tendón (ver más detalles en George y Berger, 1966 y McKitric, 1991). En términos generales, el tendón de inserción puede unirse al ligamento patelar o asociarse con los músculos flexores de los dedos. En *Rhea americana*, se ha observado durante este trabajo que el tendón de este músculo parece estar asociado a los flexores de los dedos, su pequeño tamaño y su delgado tendón hacen difícil seguir con precisión su recorrido. Esta condición parece ser variable dentro de la especie ya que George y Berger (1966) establecen que también el tendón puede finalizar en el ligamento patelar. En las otras Palaeognathae el tendón del *m. ambiens* se une a los *m.* flexores de los dedos como en *Struthio camelus*, *Apteryx sp.* y Tinamidae (Gagniel et al., 2004; McGowan, 1979; Hudson et al., 1972), mientras que en *Dromaius sp.* parece finalizar en el ligamento patelar (Patak y Baldwin, 1998).

Es un músculo que presenta actividad durante la fase de balanceo y al promediar la fase de apoyo (Gatesy, 1999b), pero su acción es incierta. Raikow (1985) sugiere podría asistir a los músculos flexores de los dedos y también participar en la aducción del fémur.

Mm. tibialis cranialis, fibularis longus y extensor digitorum longus

Los *mm. tibialis cranialis* y *extensor digitorum longus* presentan muy poca variación entre los diferentes grupos de aves (George y Berger, 1966). La estructura de

ambos músculos observada en *Rhea americana* es semejante a lo descrito para otras Palaeognathae.

En cambio, el *m. fibularis longus* presenta cierta variación en los diferentes taxones avianos (George y Berger, 1966). Está presente en la mayoría de las aves (McKittrick, 1991) pero está ausente en ciertas aves, entre otras en Strigidae y Apodiformes. En Ciconiiformes, en Columbiformes como *Columba* y en Psittaciformes como *Amazonasternus* el músculo está poco desarrollado (McKittrick, 1991). Es interesante destacar que en ciertos Cuculidae el músculo está bien desarrollado, por ejemplo en aquellas formas con una locomoción predominantemente terrestre, mientras su desarrollo es mucho menor en las especies de hábitos arborícolas (Berger, 1952). En *Rhea americana* y el resto de las Palaeognathae es un músculo que está presente y bien desarrollado. En cuanto a las funciones de estos músculos durante la locomoción, el *m. tibialis cranialis* actúa durante la fase de balanceo flexionando la articulación TBT-TMT. El *m. fibularis longus* actúa extendiendo la articulación TBT-TMT, mientras el *m. extensor digitorum longus* extiende los dígitos. En cuanto a su actividad electromiográfica muestran patrones de actividad más complicados que podrían estar relacionados con su acción sobre la articulación TBT-TMT y los dígitos (Jacobson y Hollyday, 1982).

M. gastrocnemius

El *m. gastrocnemius* de *Rhea americana* se caracterizó por ser el músculo de mayor masa en todas las edades (aproximadamente 18% de la masa corporal, ver Fig. IV.35) característica también hallada en *Dromaius* (Patak y Badwin, 1993) y en *Struthio camelus* (Smith et al., 2006). Presentó cuatro partes de origen (Picasso, 2010) como previamente fue reconocido por Gadow (1880), pero no fue reconocido ni por Huxley (1867) ni Sudilovskaya (1931). En otras Ratitae, solo *Dromaius novaehollandiae* presenta una porción accesoria semejante a la descrita para *Rhea americana*. El *m. gastrocnemius* es un músculo bien desarrollado en todos los grupos de aves para los cuales hay información disponible. En la mayoría, presenta tres porciones de origen (*p. lateralis*, *p. medialis* y *p. intermedia*) (George y Berger, 1966), pero existen variaciones, especialmente referidas al número de porciones de origen, ya que las tres porciones principales de origen de este músculo pueden a su vez presentar subdivisiones que generan cabezas accesorias. Por

ejemplo, la *p. lateralis* es doble en Cuculiformes (George y Berger, 1966). La *p. medialis* posee dos porciones de origen en la tribu Oxyurini, algunos Passeriformes (Acanthisittidae) y en ciertos Gaviidae, Podicipedidae, Laridae y Alcidae (McKittrick, 1991). La *p. intermedia* también puede presentar subdivisiones como ocurre en *Grus canadensis* y *Aceros* (George y Berger, 1966). Asimismo, diversos autores han considerado la existencia de una porción de origen sin relación con las preexistentes, como en Phoenicopteridae, Threskiornitidae y Ciconiidae (Vander Berg, 1970). Raikow (1987) consideró la cabeza accesoria encontrada en representantes de Eurylaimidae como una porción distinta que denominó *p. supramedialis*.

Si bien el posible significado funcional de esta amplia variación en número de porciones de origen de este músculo no ha sido explorada, podría estar relacionada a una mayor habilidad para ejercer fuerzas a lo largo de diferentes posiciones de la articulación a las cuales el músculo afecta (Payne et al., 2005; Picasso y Tambussi, 2008). La presencia de partes accesorias en el *m. gastrocnemius* de aves que no poseen relaciones filogenéticas cercanas, y en las que además sus estilos locomotores son distintos, es un interesante ejemplo para testear posibles restricciones filogenéticas o caracteres adaptativos.

Mm. flexores de los dedos (*mm. flexor perforans et perforatus digiti II y III, flexor perforatus digiti II, III y IV*)

Todos estos músculos funcionan flexionando los dedos y en *Rhea americana*, al igual que en *Apteryx sp.* (McGowan, 1979), se caracterizaron por sus largos tendones, y regiones carnosas de origen pequeñas e íntimamente relacionadas entre sí, especialmente en los *mm. flexor perforatus digiti II, III y IV*. En términos generales la anatomía de estos músculos en *Rhea* es semejante a la descrita para otras Palaeognathae y Neognathae, las principales variaciones se dan en la cantidad de porciones de origen.

El sistema muscular de los dedos es muy complejo (Raikow, 1985) y hasta el momento, no hay estudios electromiográficos que analicen el patrón de actividad de estos músculos.

V. C. El compartimiento muscular extensor versus el compartimiento muscular flexor

Los músculos que presentan altos valores en su masa fueron el *gastrocnemius*, *iliotibialis lateralis*, *femorotibialis*, *flexor cruris (lateralis y medialis* estudiados en conjunto en este trabajo) e *iliofibularis* (Fig. IV.35). Estos altos valores se ven reflejados también en el alto porcentaje que representan con respecto a la masa corporal y la masa muscular del miembro posterior. Considerados en conjunto los músculos extensores y flexores, los primeros presentan un amplio predominio sobre los segundos. Los movimientos de extensión son los que ocurren principalmente durante la fase de apoyo (Gatesy, 1999b; Jacobson y Hollyday, 1982). Esta fase es la más crítica de la locomoción terrestre (Gatesy, 1999a) ya que los miembros al contactar con el sustrato deben soportar la masa corporal, la aceleración y desaceleración del cuerpo del ave generando mayor stress muscular y esquelético que en la fase de balanceo (Gatesy, 1999a; Roberts et al., 1997).

El gran desarrollo de la musculatura extensora es característica de otros animales corredores como el caballo (Payne et al., 2005) y aves como el avestruz (*Struthio camelus*) (Smith et al., 2006) y el emú (*Dromaius novaehollandiae*) (Hutchinson, 2004). Existen muy pocos trabajos en donde se cuantifique la masa de músculos individuales o grupales. Solo Roberts et al. (1998) tomaron la masa extensora en cada articulación en tres ejemplares adultos de *Meleagris gallopavo* (Phasianidae, Galliformes) y Hutchinson (2004) registró la masa muscular en adultos de *Eudromia sp.* (Tinamidae, Tinamiformes) y en *Struthio camelus* y *Dromaius novaehollandiae* (analizó un único ejemplar por taxón) (Tabla V.2). *Meleagris*, *Gallus* y *Eudromia sp.* son aves caminadoras que puede correr pero no se especializan en la carrera como *Rhea americana*, *Struthio camelus* y *Dromaius novaehollandiae*. En la Tabla (Tabla V.2) se puede observar que el porcentaje total de músculos extensores de *Rhea americana*, *Struthio camelus* y *Dromaius novaehollandiae* supera al de las aves caminadoras constituyendo una especialización en la cursorialidad (Hutchinson, 2004).

En la vida postnatal de *Rhea americana* el predominio de la masa extensora se evidenció durante todas las edades estudiadas. Si bien no hay estudios similares en otras aves, se pueden comparar los juveniles de *Rhea americana* de cinco meses de edad con los adultos de *Meleagris*, ya que los primeros poseen una masa corporal promedio de 4700 g

(ver figura IV.38) y los adultos de *Meleagris* poseen una masa corporal promedio de aproximadamente 5300 g (Roberts et al., 1998). En *Meleagris* la masa extensora de l miembro posterior representó el 5,4% de la masa corporal (Tabla V.2.), mientras en los juveniles de *Rhea americana* el porcentaje fue mayor, alcanzado el 8,5%. Esta diferencia muestra que los juveniles precociales de *Rhea americana* poseen la musculatura del miembro posterior altamente especializada a diferencia de otras aves precociales como *Meleagris gallopavo*.

Los movimientos de flexión actúan principalmente durante la fase de balanceo. En las aves que han sido estudiadas los músculos que actúan son el *iliotibialis cranialis*, *iliofibularis*, y *tibialis cranialis* en las articulaciones de la cadera, F-TBT y TBT-TMT respectivamente (Gatesy, 1999b; Jacobson y Hollyday, 1982). Durante este movimiento el miembro es elevado del suelo y llevado hacia delante para iniciar una nueva fase de apoyo. Consecuentemente, y a diferencia de la fase de apoyo, los músculos que flexionan las articulaciones no están comprometidos en soportar la masa corporal. Esto se ve reflejado en el hecho que durante la fase de balanceo los músculos presentan menor actividad y ejercen menor fuerza (Piazza y Delp, 1996; Roberts et al., 1997) y en *Rhea americana* los músculos presentaron menor masa y proporción con respecto a la masa corporal (Fig. IV.41). Una excepción es el *m. iliofibularis* que fue entre el tercero y cuarto músculo de mayor masa según las edades (Fig. IV.35). Este músculo cumple un importante rol durante la fase de balanceo: produce la flexión del F-TBT, el único movimiento que hace que el miembro sea levantado del suelo para ser llevado hacia adelante (Cracraft, 1971; Gatesy y Biewener, 1991; Jacobson y Hollyday, 1982). Además, también actúa secundariamente extendiendo la cadera (Gatesy, 1999b; Jacobson y Hollyday 1982) (ver más detalles en V.D.)

V. D. Los músculos flexores y extensores en cada articulación

Si bien los músculos extensores predominan sobre los flexores, en cada articulación la proporción de músculos extensores es diferente. En *Rhea americana* a través de todas las edades, los músculos extensores del TBT-TMT (i.e. *m. gastrocnemius* y *m. fibularis longus*) predominan sobre los demás (Tabla IV.3). La gran masa muscular disponible para

mover una articulación está en relación con la cantidad de trabajo que el músculo puede generar (Roberts y Scales, 2004). Consecuentemente el gran desarrollo de los músculos extensores del TBT-TMT de *Rhea americana* (y otras Ratites como *Struthio camelus*) genera grandes cantidades de fuerza que podrían ser claves durante la carrera, ya que la rápida extensión del TBT-TMT alarga el miembro y permite alcanzar mayor velocidad y aceleración (Smith et al., 2006).

Si bien no hay estudios comparables al realizado aquí en el resto de Paleognatas o en otras aves con otro tipo de locomoción, al observar los datos obtenidos por Hutchinson (2004) y Roberts et al. (1998) (Tabla V.2) se puede ver que la masa muscular dedicada a la extensión del TBT-TMT es mucho mayor en *Rhea americana* y las demás Ratites cursoriales que en *Meleagris gallopavo* o *Eudromia sp.*. Estas observaciones apoyan la hipótesis que el gran desarrollo del *m. gastrocnemius* es una especialización en la locomoción cursorial (ver la siguiente sección).

El segundo grupo en importancia lo conforman los músculos extensores de la cadera (Tabla IV.3). El papel de estos músculos en la locomoción terrestre y en especial en aves corredoras es muy importante pues brindan la fuerza suficiente para soportar la masa corporal y evitar el desbalanceo del cuerpo durante la carrera cuando cada miembro alternadamente debe soportar la masa corporal (Berger, 1952; Sasaki y Neptune, 2006). Estos músculos minimizan los movimientos de inclinación, rotación o balanceo de la cadera (Berger, 1952) que ocurrirían en el momento de la carrera en que la masa corporal está sostenida por un solo miembro.

El tercer grupo en importancia es el de los extensores de la articulación F-TBT. En la Tabla V.2 se puede ver que el valor que poseen los músculos de esta articulación en *Rhea americana* son semejantes a aquellos de *Eudromia sp.* Los movimientos de esta articulación son muy importantes en las Neornithes debido a que los movimientos del fémur son restringidos. De esta manera la extensión de esta articulación junto con los movimientos de la articulación TBT-TMT son los que llevan a delante el movimiento general del miembro (Campbell y Marcus, 1992; Carrano y Biewener, 1999; Gatesy, 1990, 1999a,b; Gatesy y Biewener, 1991; Hutchinson, 2001, 2002). Tanto en aves caminadoras como en aquellas especializadas en la carrera, la masa de extensores de esta articulación

está muy bien desarrolla, por lo cual este rasgo no estaría asociado a la cursorialidad sino al bipedalismo aviano (ver también punto V.F.).

Los porcentajes de la masa muscular de la articulación F-TBT encontrados para *Rhea americana* alcanzan el 1,75 % a base de siete ejemplares. Este valor es muy distinto al 0,30% hallado para *Struthio camelus* (Smith et al. 2006) para 10 ejemplares. Contrariamente, Hutchinson (2004) calcula los porcentajes de la masa muscular de la articulación F-TBT para dos especies cursoriales (adultos) *Dromaius novaehollandiae* y *Struthio camelus* (Tabla V. 2) y sus valores son poco más del doble (4,2 y 3,6 % respectivamente) en comparación con los obtenidos aquí para *Rhea americana*. Cabe mencionar que Hutchinson (2004) utilizó un único animal para cada género, que brinda solamente el porcentaje pero no el valor de masa individual de los músculos pesados a partir de la cual obtuvo dicho porcentaje ni tampoco especifica cuáles fueron los músculos extensores pesados.

Solo en los dígitos los músculos flexores predominan sobre los extensores (Tabla IV.3), este es un rasgo aparentemente presente en todas las aves y posiblemente se relaciona con la mayor fuerza necesaria para flexionar los dedos que para estirarlos (Raikow, 1985). Consecuentemente los músculos que flexionan los dedos son más numerosos y presentan mayor desarrollo que los extensores (Raikow, 1985).

En cuanto a la flexión, la articulación F-TBT fue la que mayor valor de masa muscular presenta en todas las edades con respecto a las demás articulaciones. El *m. iliofibularis* es el que realiza esta acción y como se explicó más arriba con respecto a la extensión de esta articulación, este rasgo probablemente esté asociado al bipedalismo de las aves y no a la cursorialidad. Le siguieron en importancia la articulación de la cadera y la del TBT-TMT.

V. E. Relación entre la anatomía muscular y los requerimientos de la carrera

La carrera se caracteriza por ser un desplazamiento terrestre rápido en la cual cada miembro contacta alternadamente con el sustrato (fase de apoyo) y además en determinados momentos ambos miembros no lo contactan (fase aérea). Con el aumento de la velocidad la fase de apoyo dura menos tiempo mientras la fase de balanceo permanece sin cambios en

su duración (Gatesy y Biewenwer, 1991). En aves de mayor tamaño como *Rhea* y *Struthio* el aumento de la velocidad se debe principalmente al aumento del largo del paso, mientras que en las aves pequeñas la velocidad se logra por el aumento de la frecuencia de la zancada (Abourachid y Renous, 2000; Gatesy y Biewenwer, 1991). El aumento del largo de paso se logra mediante la mayor extensión de la articulación F-TBT y TBT-TMT, como lo comprueban estudios realizados en varias aves (Gatesy, 1999a; Gatesy y Biewener, 1991; Reilly, 2000). De esta manera, es razonable esperar que los músculos que extienden ambas articulaciones presenten altos valores en su masa y proporciones en aves que se especializan en la carrera. En especial, la extensión de la articulación TBT-TMT es muy importante en un ave cursorial como *Struthio camelus* (Smith et al., 2006) y lo mismo sucede con *Rhea americana*. En tanto, la musculatura que extiende la articulación TBT-TMT presenta rasgos sobresalientes como su gran masa, cuatro porciones de origen y un gran incremento a lo largo del desarrollo postnatal. El *m. gastrocnemius* es el principal extensor de esta articulación y su gran masa y la presencia de varias cabezas de origen, pueden ser interpretados como una especialización a la cursorialidad.

Durante la carrera, la masa corporal debe ser sostenida por un solo miembro cada vez, mientras al caminar la masa corporal es sostenida por ambos miembros que contactan el suelo en un momento del ciclo locomotor. Esta acción unilateral de los músculos durante la carrera hace necesario que las aves minimicen los movimientos de balanceo de la cadera en el plano sagital, aquellos de rotación interna y externa y los movimientos laterales. Estudios cinemáticos realizados en las articulaciones de *Struthio camelus* (Rubenson et al., 2007) encontraron que los movimientos de inclinación en el plano sagital de la cadera, de rotación y latero-mediales son mínimos (Rubenson et al., 2007). En otras aves con diferente locomoción, estos movimientos son mayores, por ejemplo en *Numida meleagris* (Gatesy, 1999a), *Coturnix japonica* (Reilly, 2000) y *Pica pica* (Verstappen et al., 1998), aves de locomoción terrestre pero no considerada cursorial. Esta diferencia, en especial la restricción de movimientos en el plano sagital, lleva a concluir que la restricción en este movimiento está asociada con la cursorialidad (Rubenson et al., 2007). En cuanto a los movimientos de rotación y latero-mediales, son mínimos en aves tanto corredoras –*Struthio camelus* (Rubenson et al., 2007)- como caminadoras- *Numida meleagris* (Gatesy, 1999a)- mientras que en aves acuáticas estos movimientos son muy pronunciados (Miller, 1937

citado por Berger, 1952 y Gatesy, 1999a). Según Berger (1952)[■], los músculos que podrían estar implicados en minimizar estos movimientos son los principales extensores de la cadera: *m. caudofemoralis p.pelvica*, *m. flexor cruris lateralis*, el *m. iliotibialis lateralis* y el *iliotrochantericus caudalis*, todos estos músculos están presentes en *Rhea* y presentan un gran desarrollo. La modificación en extensión de sus porciones de origen y grado de desarrollo de estos músculos probablemente contribuyan a dar estabilidad a la cadera durante la carrera (Berger, 1952).

V. F. Patrón de crecimiento de los músculos del miembro posterior

La masa muscular del miembro posterior de *Rhea americana* creció significativamente más rápido que la masa corporal durante el desarrollo postnatal. Este patrón de crecimiento distinto del isométrico podría poseer varias implicancias: por un lado contribuye a mantener la masa muscular que garantiza el sostén del cuerpo a través del crecimiento (Stewart y German, 1999), y por otro lado, esta desviación de la isometría puede atribuirse a las demandas funcionales de la locomoción cursorial. Por ejemplo, durante la ontogenia postnatal de un ave precocial y nadadora como *Anas sp.* (Anatidae, Anseriformes) la masa muscular del miembro posterior se relaciona isométricamente con la masa corporal (Maruyana et al., 1999). Visser y Ricklefs (1995) estudiaron la relación entre el conjunto de la masa muscular del miembro posterior y la masa corporal en pichones de pocos días de edad de otras aves precociales (Anatidae, Charadriidae, Scolopacidae) y semiprecociales (Laridae y Sternidae) y encontraron que la masa muscular del miembro posterior se relacionó isométricamente con la masa corporal[♦]. Estudios de crecimiento muscular en mamíferos marinos como *Mirounga* (elefante marino) o *Phocoena* (marsopa) (Bryden, 1973; McLellan et al., 2002) cuya locomoción está altamente especializada en la

■ El autor estudió tres géneros de Cuculidae con diferentes modos de locomoción: arborícola (*Coccyzus*), cursorial (*Geococcyx*) y un comportamiento mixto: locomoción en tierra (no cursorial) y también en árboles (*Crotophaga*).

♦ Ricklefs (1967, 1975) estudió el patrón de desarrollo en dos especies de Passeriformes, pero la musculatura y los huesos del miembro posterior fueron analizados en conjunto, registrando la masa total del miembro. La alometría resultó ser positiva, este coeficiente quizás está sobredimensionado por el hecho de que ambos tejidos se tomaron en conjunto y también por la alta velocidad de crecimiento que presentan las aves altriciales con respecto a las precociales (Ricklefs, 1973; 1979).

natación, muestran que existe un patrón de crecimiento alométrico positivo en el conjunto de músculos implicados en dicho tipo de locomoción (Bryden, 1973; McLellan et al., 2002).

Teniendo en cuenta el crecimiento de los músculos individuales, la mayoría de los músculos resultaron poseer un patrón de crecimiento alométrico positivo. Gran parte de ellos (*iliotrochantericus caudalis*, *obturatorius medialis*, *iliotibialis lateralis*, *flexor cruris*, *iliofibularis*, *femorotibialis*, *fibularis longus*, *extensor digitorum longus* y *gastrocnemius*) son músculos que presentaron en general masas considerables o grandes incrementos de ésta a lo largo del crecimiento. Además estos músculos son los principales extensores de las articulaciones o intervienen en su estabilización. El crecimiento alométrico positivo que presentan estos músculos probablemente esté reflejando el compromiso desde temprana edad con una locomoción especializada. Por ejemplo, durante la vida postnatal de aves precociales y semiprecociales estudiadas por Bennett (2008) y Carrier y Leon (1990) la masa del *m. gastrocnemius* presentó crecimiento isométrico con respecto a la masa corporal. En este contexto la alometría positiva que presenta el *m. gastrocnemius* de *Rhea americana* parece estar relacionada con un compromiso desde temprana edad con un estilo locomotor corredor. Sin embargo, la alometría positiva del *m. iliofibularis* que presentó *Rhea* también ocurre durante la vida postnatal de *Gallus* (Helmi y Cracraft, 1977), ave precocial y, a diferencia de *Rhea americana*, caminadora. Este músculo flexiona la articulación F-TBT; teniendo en cuenta que en las aves la extensión y flexión de esta articulación es un componente elemental del movimiento del miembro posterior a viano (Hutchinson, 2002) probablemente la alometría positiva de este músculo (y la de los *mm. femorotibialis*) no sea un rasgo asociado a la cursorialidad sino al bipedalismo. Es necesario estudiar el patrón de crecimiento de estos dos músculos (*iliofibularis* y *femorotibialis*) en aves con otros estilos locomotores para contrastar esta hipótesis.

Smith et al. (2010) encontraron que los parámetros cinemáticos (e.g. largo de la zancada) de la locomoción durante el crecimiento postnatal en *Struthio* presentaron alometría positiva. Dada la similitud de los parámetros cinemáticos de la locomoción entre las especies de Ratites (Abourachid y Renous, 2000), es de esperar que en un ave como *Rhea americana*, la alometría positiva de los músculos esté relacionada con el aumento de

parámetros cinemáticos a medida que el animal crece, y a su vez con una creciente maduración y perfeccionamiento del modo de andar.

Hasta el presente el patrón de crecimiento de la musculatura del miembro posterior en otras Pa laeognathae no ha sido estudiado, por lo cual no es posible realizar una comparación que permita contrastar completamente las posibles implicancias adaptativas, o restricciones filogenéticas (ver conclusiones), del crecimiento de los músculos hallado aquí para *Rhea americana*.

V. G. Patrón de crecimiento del esqueleto del miembro posterior de *Rhea americana*

El desarrollo postnatal del esqueleto del miembro posterior se caracterizó por un patrón de crecimiento isométrico de la longitud del fémur y tibiotarso mientras que el tarsometatarso creció con una fuerte alometría positiva.

El desarrollo postnatal en otras aves muestra que el patrón de crecimiento en longitud de los huesos del miembro posterior es variable. Recientemente Smith et al. (2010) estudiaron el crecimiento de los huesos largos de otra Ratite cursorial, *Struthio camelus* (avestruz) y a diferencia de *Rhea americana*, los tres huesos mostraron alometría positiva con el incremento de la masa corporal, aunque el tarsometatarso presentó el coeficiente de alometría más alto. Carrier y Leon (1990) hallaron que en *Larus californicus* el fémur presentó un crecimiento isométrico mientras el tibiotarso resultó ser alométrico positivo y el tarsometatarso fue levemente alométrico positivo. Bennett (2008) encontró que en *Anous minutus* el fémur y el tarsometatarso tuvieron un crecimiento alométrico negativo con la masa corporal, mientras el tibiotarso resultó ser alométrico positivo.

En el marco de la alometría interespecífica, es un rasgo característico de las aves que los coeficientes de alometría varíen entre los diferentes taxones y no estén claros aún qué factores afectan la alometría de los huesos de los miembros (García y Da Silva, 2006). Sin embargo, teniendo en cuenta que el fémur y el tibiotarso están involucrados principalmente en el sostén de la masa corporal, mientras el tarsometatarso está más relacionado con el movimiento del miembro (Campbell y Marcus, 1992), una explicación probable para la diferencia en el crecimiento del tarsometatarso esté relacionada con el hábito locomotor de las aves. Una locomoción especializada como la de *Rhea americana* o

Struthio camelus puede influenciar el crecimiento y la morfología de los huesos durante la ontogenia postnatal (Lammers y German, 2002). Kirkwood et al. (1989) estudiaron la tasa de crecimiento del tarsometatarso de aves con diferentes hábitos y hábitats y encontraron que el largo de este hueso está asociado con el tipo de hábito: en aves terrestres y arborícolas el tarsometatarso es relativamente más largo que en aquellas de hábitos acuáticos y aéreos. La alometría positiva del tarsometatarso de *Rhea americana* podría reflejar las demandas de la locomoción cursorial y sus requerimientos biomecánicos como se propone para *Struthio camelus* (Smith et al., 2010).

Las regiones proximales y distales de cada hueso presentaron diferentes comportamientos durante el crecimiento. La región proximal del fémur mostró un patrón alométrico positivo. En esta región se encuentra el *trochanter* y la *crista trochanterica* cuyas superficies son el lugar de inserción de varios músculos, entre ellos el *obturatorius medialis* e *iliotrochantericus caudalis*. De esta manera esta región del fémur funciona como una polea para la inserción del músculo *obturatorius medialis* incrementando su brazo de momento (Hutchinson, 2001). El crecimiento alométrico positivo de esta zona es acorde con el crecimiento alométrico positivo que presentan los *mm. obturatorius medialis* e *iliotrochantericus caudalis* evidenciando una fuerte relación estructural durante el desarrollo de las dos estructuras. La región distal del fémur, en especial la dimensión cráneo-caudal (FCCM) creció también más rápido dando lugar a una superficie articular más amplia. Callison y Quimby (1984) encontraron que la región distal del fémur de aves de gran tamaño como las ratites es proporcionalmente más grande que en aves de menor tamaño (e.g. *Gallus*). Esta diferencia podría estar relacionada con la adquisición de una mayor masa corporal que requiere un incremento en las dimensiones de la región distal del fémur brindando una mayor estabilidad en la articulación F-TBT (Callison y Quimby, 1984).

La región proximal del tibiotarso mostró un patrón alométrico positivo de crecimiento en la dimensión cráneo-caudal coincidiendo como se mencionó más arriba con el del fémur. Este crecimiento está probablemente influenciado por la presencia de la *crista cnemialis*, un accidente óseo que sobresale notablemente. Allí se encuentra parte del origen del *m. gastrocnemius*, el principal extensor de la articulación TBT-TMT y el músculo de mayor masa y proporción que también muestra un crecimiento alométrico positivo.

Además, el desarrollo de las crestas cerniales, que es un rasgo característico de las Neornithes, le brinda un gran brazo de momento a los músculos que extienden la articulación F-TBT (Hutchinson, 2002). Sería interesante conocer cómo es el patrón de crecimiento de esta región en otras aves para probar si en *Rhea americana* se trata de una restricción filogenética o de un rasgo adaptativo. En cambio, la región distal creció en forma alométrica negativa en la dimensión latero-medial. Con este patrón de crecimiento el tibiotarso resulta en un hueso con una morfología general estilizada, con una región distal relativamente más reducida que la proximal. Este rasgo sumado a la menor masa muscular (por la presencia de menor cantidad de músculos con menor masa y los tendones), contribuye a que la región distal del miembro sea más liviana y pueda moverse con mayor facilidad dada su menor inercia.

La región proximal del tarsometatarso muestra un patrón de crecimiento alométrico negativo en su dimensión látero-medial. Con el crecimiento, esta región se hace proporcionalmente más pequeña, coincidiendo también con la región distal reducida del tibiotarso. Ambas regiones forman la articulación TBT-TMT, cuyo movimiento es crucial en aves cursoriales ya que, como se mencionó previamente, es la responsable de alargar la zancada. El hecho de que esta región sea más estilizada podría optimizar la ligereza del miembro y consecuentemente el logro de velocidad.

Con respecto a los diámetros cráneo-caudal y látero-medial de la diáfisis, en los tres huesos alguna de estas dos medidas presentaron un patrón de crecimiento alométrico positivo: en el fémur el diámetro cráneo-caudal; en el tibiotarso, el diámetro látero-medial y en el tarsometatarso, el diámetro cráneo-caudal. Los cambios en la carga y el stress mecánico que los huesos van sufriendo a lo largo de su crecimiento influyen en el desarrollo del tejido óseo especialmente evidente en la sección transversal (van der Meulen y Cartera, 1995 y bibliografía allí citada). De esta manera es posible que la alometría positiva encontrada en las dimensiones látero-mediales o cráneo-caudales de la diáfisis estén reflejando las respuestas a los incrementos de fuerza sufridos por los huesos durante la ontogenia como está comprobado para *Dromaius novaehollandiae*. Estudios en el patrón de fuerza que afectan al fémur y al tibiotarso durante la ontogenia de esta especie afectan isométricamente o con una leve alometría positiva, la sección transversal de estos huesos (Main y Biewener, 2007).

V. H. Maduración de los huesos del miembro posterior y su importancia en paleornitología

El patrón de maduración de las regiones proximales y distales en los huesos del miembro posterior de *Rhea americana* es similar a los descriptos para otras aves (Church y Johnson, 1964; Naldo et al., 1998 y bibliografía allí citada; Bregeulmans et al., 2007): el fémur no presenta centros de osificación secundarios mientras sí lo presentan ambos extremos del tibiotarso y el extremo proximal del tarsometatarso. La presencia de cono cartilaginoso en los huesos largos en juveniles de *Rhea americana* y otras ratites fue documentado previamente por Reece y Butler (1984). El cono cartilaginoso presente en los huesos largos es un remanente del cartílago embrionario donde comienza la osificación endocondral (Reece y Butler, 1984). Estos autores estudiaron aves cuya edad varió entre un día de vida hasta tres semanas, momento a partir del cual no se observó la presencia de cono cartilaginoso, mientras que en *Rhea americana* la presencia de cono cartilaginoso en el tarsometatarso fue verificada en las aves de cinco y ocho meses aquí estudiadas. Cabe destacar que esos autores si bien incluyeron en su estudio ejemplares de *Rhea americana*, *Struthio camelus* y *Dromaius novaehollandiae*, no explicitaron diferencias entre cada una de ellas.

En el fémur de *Rhea americana*, si bien no presenta centros de osificación secundarios la conformación de cada extremo es distinta: en la región proximal el predominio de cartílago es mucho mayor que en la región distal, en donde la región intercondilar y la zona que limita la *fossa poplitea* presentan amplias superficies cartilagosas (Fig. IV.50) que perduran hasta los ocho meses de edad.

El tibiotarso de los juveniles de *Rhea americana* presentó en sus dos extremos diferentes grados de maduración. Mientras que la epífisis proximal muestra cartílago alrededor del centro de osificación y el disco de crecimiento perceptible a simple vista hasta una edad avanzada (ocho meses) (Fig. IV. 53.I), en la epífisis distal hay menos tejido cartilaginoso y el centro de osificación está más extendido (Fig. IV. 53.II). En la edad de ocho meses el disco de crecimiento es muy delgado haciendo que el área de fusión entre esta epífisis y la diáfisis tenga un gran desarrollo y se a la sutura entre ambas casi

imperceptible macroscópicamente (Fig. IV. 51. DVII, IV. 43.DII). Esta diferencia también ocurre en otras aves precociales como *Ardeotis* y *Eupodotis* (Otididae, Gruiformes) (Naldo et al., 1998) y *Gallus* (Phasianidae, Galliformes) (Bregeulmans et al., 2007).

En el tarsometatarso ocurre algo semejante al tibiotarso: mientras la región proximal presenta un notorio disco de crecimiento entre la epífisis y la diáfisis que perdura hasta a avanzada edad (Fig. IV.56.D I), el extremo distal solo varía en el grosor del recubrimiento cartilaginoso (Fig. IV.56.D II). Además de presentar el disco de crecimiento, la región más proximal de la diáfisis del tarsometatarso presenta rasgos que lo distinguen del adulto: se caracteriza por su forma expandida, su superficie más abultada, un amplio *foramen vasculare proximalis* y la falta de fusión completa entre los metatarsales (Figs. IV. 54, 55).

La maduración esquelética en aves altriciales como en los Passeriformes ocurre más rápido acorde con las altas tasas de crecimiento que caracterizan este tipo de desarrollo postnatal (Ricklefs, 1973, 1975, 1979; Starck y Ricklefs, 1998). Si bien existen pocos estudios que detallen macroscópicamente la maduración de los huesos del miembro posterior en Passeriformes, Huggins et al. (1942) estudiaron el patrón de osificación del esqueleto en *Troglodytes aedon* (Passeriformes, Troglodytidae) y hallaron que en el miembro posterior (y en el resto del esqueleto) la osificación y fusión de los huesos casi es completa para el momento en que las aves están listas para volar.

Generalmente la distinción entre un ave adulta y no adulta está basada en el grado de fusión entre las epífisis y la diáfisis. En restos óseos de aves inmaduras es común la ausencia de las epífisis, o también se puede observar en la superficie del hueso un surco que separa la epífisis de la diáfisis, el cual se corresponde con el disco de crecimiento. Sin embargo, la avanzada fusión de la epífisis distal del tibiotarso y la falta de centros de osificación secundarios en el tarsometatarso distal hacen que ante un resto fragmentario que incluya estas regiones, un individuo subadulto pueda ser erróneamente considerado adulto. Este aspecto es particularmente importante en paleornitología, dada la naturaleza fragmentaria del registro fósil, en donde los especímenes están frecuentemente incompleto. Basándose en estas diferencias anatómicas de los miembros posteriores, la clase ontogenética postnatal general (i.e., juvenil, subadulto y adulto) de un ave solo podría inferirse si están presentes los extremos proximales del tibiotarso y tarsometatarso. Un

ejemplo de la relación entre la disímil maduración esquelética de los huesos del miembro posterior, así como también del cambio ontogénico en la forma general de los huesos en restos fósiles, puede observarse en el ejemplar asignado a *Pterocnemia pennata* (MACN 14780) (Figs. IV. 57 y 58). En el fémur la región distal se caracteriza por estar muy excavada en la zona intercondilar. Esta morfología es consecuencia de la pérdida de la extensa área cartilaginosa que conformaba el extremo del hueso y no a daños mecánicos. En cambio, la región proximal fue menos susceptible de dañarse o perderse debido al menor predominio de cartílago en comparación con la región distal. En el tibiotarso y tarsometatarso la situación es diferente: mientras la falta de las epífisis son una evidencia clara de inmadurez, las regiones distales no presentan señales o signos que puedan ser atribuidos a una edad no adulta. La maduración y crecimiento más rápido de la región distal del tibiotarso y la falta de centros de osificación secundario en el tarsometatarso distal hacen que sean menos susceptibles de dañarse durante el proceso tafonómico. En el tarsometatarso, otro signo de inmadurez es la distinta morfología de la región proximal con un poco distinguible foramen vascular distal, la forma abultada y la falta de fusión entre los metatarsales, rasgos también descritos en el género extinto *Dinornis* (Dinornithiformes), aves de gran porte que habitaron Nueva Zelanda (Turvey y Holdaway, 2005).

Es interesante notar que si estos restos hubieran sido fragmentarios y solo se conservaran la región proximal del fémur, la región distal del tibiotarso y/o tarsometatarso que no presentan rasgos de inmadurez externos, probablemente hubieran sido interpretados como pertenecientes a un animal adulto. Esto evidencia las restricciones que existen a la hora de realizar inferencias paleontológicas, las cuales no siempre son tenidas en cuenta.

El conocimiento de la edad o etapa ontogenética a la cual un resto esquelético aviano puede pertenecer tiene gran importancia en paleontología y en arqueozoología (Tumarkin-Deratzian et al., 2006). Este tipo de información tiene interés ecológico y taxonómico y en arqueozoología es una herramienta útil para comprender el uso económico del espécimen y las características de los asentamientos en que se los encuentra (Tumarkin-Deratzian et al., 2006). Consecuentemente, hay que obrar con cautela al momento de asignar un posible estatus ontogénico a piezas fosilizadas del miembro posterior de aves como los Rheiformes, en particular en restos fragmentarios.

V. I. Relación entre el desarrollo muscular y las superficies óseas de inserción

Varios autores notaron que en vertebrados como las aves y los mamíferos el desarrollo de un accidente óseo no es indicativo del grado de desarrollo y extensión de los músculos con los cuales está relacionado (Bryant y Seymour, 1990; Hieronymus, 2006; McGowan, 1979, 1982, 1986). El estudio de la relación entre la miología y sus correspondientes sitios óseos de origen o inserción de *Rhea americana* aquí realizado concuerda con estudios previos en otras aves y en mamíferos (Bryant y Seymour, 1990; MacGowan, 1979, 1982, 1986). Por ejemplo, en la cintura pélvica de *Rhea americana* se encuentra el origen de numerosos músculos, muchos de ellos con una importante masa y orígenes extensos, como el *m. iliotibialis lateralis* e *iliofibularis*. El primero presenta un origen carnoso a lo largo de la *crista dorsolateralis ilii* (Fig. IV.32) pero, en este accidente o en las superficies inmediatas a él no existen marcas distintivas. El segundo músculo, posee una zona masiva de origen, en general de aspecto ovalado, sobre la superficie lateral del *ilium* postacetabular (*lamina infracristalis ilii*) (Fig. IV.32) y en la superficie ósea no existen marcas que indiquen las dimensiones de su origen. Con el *m. flexor cruris lateralis* sucede lo mismo, parte de su origen ocurre sobre la región más posterior del *ilium*, así como también sobre las vértebras caudales. En el *ilium* preacetabular existe una depresión en la cual se originan los *mm. iliotrochanterici*, de ellos el *m. iliotrochantericus caudalis* es el de mayor tamaño y ocupa gran parte de la fosa y llega hasta el borde dorsal del *ilium* (Fig.32). Precisar los límites de estos tres músculos es muy difícil. La situación es semejante para la mayoría de los músculos que se encuentran asociados al fémur o al tibiotarso. El gran desarrollo de los *mm. femorotibialis* (Fig. IV. 7-9) no tiene ningún correlato sobre su superficie de origen en el fémur. En cambio, en la región proximal del fémur, existe una fuerte depresión (Fig. IV. 33A,C) que es la marca que deja el tendón del *m. obturatorius internus* y muy cerca de este punto, una prominencia marca la inserción carnosa del *m. obturatorius lateralis* (Fig. IV. 33C). En cuanto a la musculatura que tiene su origen en la región distal del fémur y la región proximal del tibiotarso, solo la *p. medialis* del *m. gastrocnemius* está asociada a la superficie medial de la *crista cnemialis cranialis* (Fig. IV. 34B). Pero esta porción del músculo es mucho más extensa, solo una parte toma su origen en una superficie ósea y el resto se origina en la aponeurosis

compartida con otros músculos en la región patelar. El *m. tibialis cranialis caput femorale* se origina a partir de un tendón fuerte y masivo (Fig. IV. 19 B) que deja una profunda depresión en el *condylus femoralis lateralis* (Fig. IV. 33 C).

Las aves son reconocidas actualmente por la mayor parte de los autores como un grupo originado filogenéticamente a partir de Dinosaurios Terópodos (e.g. Gauthier, 1986; Hutchinson, 2006 y bibliografía allí citada; Padian y Chiappe, 1998). Esta estrecha relación promueve el estudio de la anatomía de los tejidos blandos avianos para reconstruir e interpretar los restos fósiles de Terópodos no-avianos en el marco del Extant Phylogenetic Bracket (EPB) propuesto por Bryant y Russell (1995) y Witmer (1995, 1997). El EPB propone que para reconstruir la anatomía blanda de determinado taxón fósil se debe estudiar el grupo viviente más cercano filogenéticamente. Las aves son por lo tanto utilizadas frecuentemente como modelo para realizar reconstrucciones morfológicas de los miembros posteriores en dinosaurios bípedos (e.g. Carrano y Hutchinson, 2002; Hutchinson, 2002). Lo expuesto aquí sumado a los aportes de Bryant y Seymour (1990), Hieronymus (2006) y McGowan (1979, 1982, 1986), permiten aseverar que utilizar la anatomía muscular de las aves para reconstruir ese tipo de tejidos en Terópodos extintos constituye una herramienta actualística que requiere un refinamiento mayor a la hora de permitir realizar reconstrucciones morfológicas. En particular debe considerarse que músculos con una alta masa respecto de la masa total del cuerpo (e.g. *gastrocnemius*, *iliotibialis cranialis*), no dejan marcas en la estructura ósea, y además se debe tener en cuenta que un mismo músculo puede tener distinto desarrollo en distintas aves.

Tabla V.1. Muslo y pata: porcentaje con respecto a la masa corporal del miembro posterior (Modificado de Hartman, 1961: pág.90, tabla 4 salvo primera y última columna).

Familia	Especie	% total	% muslo	% pata	%Diferencia muslo-pata
Tinamidae	<i>Tinamus major</i> ◆	13,14 7	,36	5,78	1,58
Pelecanidae	<i>Pelecanus occidentalis</i>	5,71 3	,37	2,42	0,95
Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax olivaceus</i> •	11,30 3	,95	5,93	-1,98
Anhingidae	<i>Anhinga anhinga</i>	8,72 4	,36	4,36	0,00
Ardeidae	<i>Ardea herodias</i>	12,00 5	,79	6,28	-0,49
Ardeidae	<i>Heterocnus mexicanus</i>	12,20 6	,31	5,88	0,43
Ardeidae	<i>Ixobrychus exilis</i>	12,21 6	,13	6,08	0,05
Ciconiidae	<i>Mycteria americana</i>	10,30 4	,70	5,63	-0,93
Threskiornithidae	<i>Eudocimus albus</i> ◆	8,48 4	,65	2,72	1,93
Anatidae	<i>Aythya affinis</i>	5,20 2	,78	2,42	0,36
Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i> ◆	14,40 7	,75	6,62	1,13
Accipitridae	<i>Chondrohierax uncinatus</i> ◆	7,50 4	,36	3,14	1,22
Falconidae	<i>Caracara cherhway</i>	13,60 6	,68	6,90	-0,22
Cracidae	<i>Ortalis garrula</i> ◆	20,10 10	,60	9,40	1,20
Phasianidae	<i>Coturnix coturnix japonica</i> ◆	10,78 6	,38	4,40	1,98
Phasianidae	<i>Colinus virginianus</i> ◆	13,20 7	,43	5,77	1,66
Odontophoridae	<i>Odontophorus guttatus</i> ◆	14,10 8	,22	5,90	2,32
Phasianidae	<i>Gallus gallus</i> ◆	15,38 7	,02	5,36	1,66
Rallidae	<i>Laterallus albigularis</i> ◆	18,15 10	,30	7,82	2,48
Charadriidae	<i>Squatarola squatarola</i>	5,35 2	,81	2,61	0,20
Scolopacidae	<i>Ereunetes mauri</i>	4,76 2	,79	1,98	0,81
Sternidae	<i>Sterna hirundo</i>	2,63 1	,52	1,11	0,41
Laridae	<i>Thalasseus sandvicensis</i>	2,28 1	,36	0,91	0,45
Rhynchopidae	<i>Rynchops nigra</i>	2,46 1	,41	1,04	0,37
Columbidae	<i>Columba livia</i>	6,38 3	,39	2,55	0,84
Columbidae	<i>Columba speciosa</i>	4,78 2	,73	1,97	0,76
Cuculidae	<i>Crotophaga sulcirostris</i> ◆	12,35 7	,44	4,92	2,52
Strigidae	<i>Otus choliba</i> •	8,83 3	,34	5,49	-2,15
Alcedinidae	<i>Megaceryle torquata</i>	2,95 2	,10	0,86	1,24
Alcedinidae	<i>Chloroceryle aenea</i>	2,50 1	,59	0,91	0,68
Picidae	<i>Colaptes auratus</i> ◆	7,25 4	,60	2,66	1,94
Picidae	<i>Melanerpes erythrocephalus</i>	6,04 3	,11	2,93	0,18
Furnariidae	<i>Synallaxis albescens</i>	10,20 5	,01	5,15	-0,14
Tyrannidae	<i>Muscivora tyrannus</i>	2,73 1	,47	1,26	0,21
Hirundinidae	<i>Iridoprocne bicolor</i>	2,68 --	-	----	-----
Corvidae	<i>Aphelocoma coerulescens</i>	14,50 6	,87	7,57	-0,70

Tabla V.1 . Continuación

Familia	Especie	% total	% muslo	% pata	diferencia muslo-pata
Mimidae	<i>Mimus polyglottos</i>	10,80 5,	29	5,50	-0,21
Parulidae	<i>Mniotilta varia</i>	6,58 -	---	----	-----
Parulidae	<i>Parula americana</i>	6,95 2,	97	3,48	-0,51
Icteridae	<i>Agelaius phoeniceus</i>	8,86 4,	00	4,86	-0,86
Fringillidae	<i>Richmondia cardinalis</i>	7,14 3,	67	3,47	0,20
Emberizidae	<i>Spizella passerina</i>	6,14 3,	15	2,99	0,16

◆ La proporción del muslo es mayor que la pata.

• La proporción de la pata es mayor que la del muslo.

Tabla V.2. Comparación de la masa muscular extensora (expresada en % de la masa corporal) de las articulaciones del miembro posterior en *Rhea americana* y otras aves adultas.

	<i>Rhea americana</i>	<i>Dromaius</i> ▲	<i>Struthio</i> ▲	<i>Eudromia</i> ▲	<i>Meleagris</i> ⌘
% Cadera	3,86	4,9	4,6	1,4	2,23
% F-TBT	1,75	4,2	3,6	1,4	0,69
% TBT-TMT	4,02	6,4	4	1,8	2,46
% Total	9,63	15,5	11,8	4,6	5,4

▲ Tomado de Hutchinson (2004) (utilizó un ejemplar de cada especie)

⌘ Tomado de Roberts et al. (1998) (utilizó tres ejemplares de cada especie)

VI. CONCLUSIONES

VI. A. Las hipótesis planteadas y los resultados obtenidos.

- H₁: no se producen cambios en el aspecto y morfología de los huesos ni en los músculos del miembro posterior de *Rhea americana* a través del desarrollo postnatal.

La forma y macroanatomía (i.e. extensión y lugares de origen e inserción) de la musculatura de *Rhea americana* no presentó cambios durante la vida postnatal. En consecuencia los aspectos anatómicos del crecimiento de la musculatura coincidirían con el postulado de la H₁. En cambio, la forma y anatomía del tarsometatarso evidenció profundas diferencias anatómicas durante las edades no-adultas, por lo cual este hueso no cumpliría con el postulado de la H₁. En contraste, el fémur y tibiotarso no presentan grandes diferencias anatómicas por lo cual el desarrollo de ambos coincidiría con el postulado de esta hipótesis.

- H₂: existe crecimiento isométrico en los diferentes músculos del miembro posterior de *Rhea americana* con respecto a la masa corporal.

Tres músculos crecieron isométricamente con la masa corporal coincidiendo con lo postulado en la H₂. El resto de la musculatura del miembro posterior resultó ser alométrica positiva y consecuentemente se refutarían esta hipótesis. El comportamiento alométrico de los músculos podría asociarse a la especialización en la locomoción cursorial (ver VI.B).

- H₃: existe crecimiento isométrico entre las piezas óseas del miembro posterior de *Rhea americana* con respecto a la masa corporal.

El crecimiento isométrico o alométrico varió según las medidas tomadas en los huesos. La hipótesis coincidiría con el crecimiento en longitud del fémur y del tibiotarso; con las dimensiones fémur FDLM (diámetro látero-medial del *corpus femoralis*), FPLM (ancho

látero-medial del extremo distal), FCCL (ancho craneo-caudal del *condylus femoralis lateralis*); las dimensiones del tibiotarso TLA (longitud total axial), TDAP (diámetro craneo-caudal del *corpus tibialis*), TDCC (ancho craneo-caudal de la región distal), TPLM (ancho látero-medial de la región proximal) y las siguientes medidas del tarsometatarso: TTDLM (diámetro látero-medial del *corpus tarsometatarsi*), TTPCC (ancho craneo-caudal de la región proximal), TTALM (ancho látero-medial del extremo distal).

Las siguientes dimensiones de los huesos resultaron ser alométricas: en el fémur FDAP (diámetro craneo-caudal del *corpus femoralis*), FCCM (ancho craneo-caudal del *condylus femoralis medialis*), FPC (ancho craneo-caudal del extremo proximal); en el tibiotarso TDLM (diámetro látero-medial del *corpus tibialis*), TPCC (ancho craneo-caudal de la región proximal), TDDL (ancho latero-medial del extremo distal); en el tarsometatarso TTLT (longitud total), TTPLM (ancho latero-medial de la región proximal), TTDC (diámetro craneo-caudal del *corpus tarsometatarsi*). Este crecimiento diferencial

- H₄: Los músculos relacionados con el tibiotarso tienen predominio sobre los del conjunto pelvis/fémur.

Tomada en conjunto, la musculatura del muslo supera a la del tibiotarso durante toda la vida postnatal de *Rhea americana*, por lo cual no coincidiría con la hipótesis planteada. Considerados individualmente, el músculo que mayor proporción obtuvo fue el músculo *gastrocnemius*, perteneciente también al tibiotarso.

VI. B. A modo de síntesis

- 1) Este trabajo constituye el primer análisis ontogenético-descriptivo de la miología y osteología del miembro posterior de *Rhea americana*. La ausencia de estudios similares en otros grupos de aves plantea la necesidad de ampliar estas líneas de investigación que podrían ser de importancia, no solo en aves de interés comercial sino también en otras aves actuales que servirán como base actualística de interés en paleornitología.

- 2) La masa muscular del miembro posterior representó un gran porcentaje de la masa corporal en todas las edades estudiadas de *Rhea americana*. Este porcentaje sobresale notablemente al ser comparado con los de aves con otros hábitos locomotores (voladoras, nadadoras, buceadoras y caminadoras). De la misma manera, la gran importancia en la locomoción y sostén del cuerpo se ve reflejada en la gran masa de los músculos *gastrocnemius*, *iliotibialis cranialis*, *flexor cruris*, *iliofibularis*, *femorotibialis*. Asimismo se ve reflejada en el incremento de masa de los *mm. obturatorius medialis*, *iliotibialis lateralis*, *fibularis longus*, *flexor cruris*, *iliofibularis*, *gastrocnemius* e *iliotrochantericus caudalis*.

- 3) En todas las edades postnatales analizadas, los músculos extensores predominaron sobre los flexores; en comparación con aves de locomoción terrestre no cursoriales ello permite proponer que se trataría de un rasgo asociado a la cursorialidad. Los músculos extensores de la articulación TBT-TMT (i.e. *gastrocnemius*) fueron los que mayores proporciones presentaron, seguidos por los de la articulación de la cadera. El predominio de los primeros probablemente esté relacionado con la maximización de la extensión de esta articulación, movimiento que es el responsable del alargamiento del miembro y que además contribuye a generar la fuerza necesaria para la propulsión durante la carrera. La gran masa muscular extensora de la cadera (e.g. *iliotibialis lateralis*, *flexor cruris*) se especializa en brindar fuerza y minimizar aquellos movimientos de la cadera (junto con los *mm. obturatorius medialis* e *iliotrochantericus caudalis*) que no sean los de flexión-extensión.

- 4) La especialización en un estilo locomotor parece afectar el crecimiento de los huesos y la musculatura durante la ontogenia postnatal de *Rhea americana*. Así, el crecimiento alométrico en gran parte de los músculos y regiones de los huesos del miembro posterior tiene un papel importante durante la vida postnatal:

4.1) Las alometría positivas en los principales músculos extensores (*iliotibialis cranialis*, *flexor cruris*, *femorotibialis*, *gastrocnemius*, *extensor digitorum longus*,

fibularis longus) y en aquellos músculos con participación preponderante en la estabilización (*iliotrochantericus caudalis, obturatorius medialis*). El crecimiento más rápido en aquellos músculos ubicados en el muslo (*iliotibialis cranialis, flexor cruris, iliotrochantericus caudalis, obturatorius medialis*) puede estar relacionado principalmente con el sostén y estabilización que requiere la cadera durante la carrera. El rápido crecimiento de los músculos asociados con la extensión de la articulación TBT-TMT (*gastrocnemius, fibularis longus*) puede ser atribuido a las demandas asociadas con el alargamiento de la zancada y la rápida extensión del miembro: la mayor extensión del tarsometatarso alarga el paso, y además genera la fuerza necesaria para que una vez apoyado los dedos en el suelo, empuje el cuerpo hacia delante lejos del punto de apoyo. La alometría positiva del m. *iliofibularis* – flexor de la articulación F-TBT probablemente no sea un rasgo asociado a la cursorialidad sino al bipedalismo, y esto también podría ser cierto para los músculos que extienden esta articulación (*mm. femorotibialis*).

4.2) En los huesos del miembro posterior, alometrías positivas y negativas caracterizaron la ontogenia postnatal. El rápido crecimiento de la longitud del tarsometatarso puede estar asociado con la locomoción cursorial. La alometría positiva de la longitud de este hueso contribuye a generar un miembro más largo concordante con la habilidad locomotora de generar pasos más largos, un rasgo esperable en un animal corredor. El crecimiento alométrico positivo de las regiones proximal y distal del fémur parece estar asociado al gran tamaño corporal que presentan estas aves. El crecimiento alométrico positivo en la región proximal del tibiotarso (dimensión cráneo-caudal) estaría relacionado al desarrollo de las crestas cnemiales. Hasta el momento no puede afirmarse que esta particularidad sea exclusiva de *Rhea americana*. En las aves, las crestas cnemiales brindan un mayor brazo de momento a los músculos que extienden la articulación F-TBT cuyos movimientos, junto con los de la articulación TBT-TMT, son los que llevan adelante el movimiento general del miembro posterior. Las alometrías negativas que experimentan los extremos distales del tibiotarso y proximales del tarsometatarso (las únicas alometrías negativas en todo el miembro) parecen estar asociadas a la cursorialidad: el menor crecimiento de estas regiones contribuye a generar

una región articular delgada y estilizada que podría optimizar la ligereza del miembro (por su menor inercia) y consecuentemente el logro de velocidad.

- 5) El patrón de maduración postnatal de los huesos del miembro posterior de *Rhea americana* constituye una información muy útil para ser considerada en estudios paleontológicos y zooarqueológicos, especialmente en este último campo debido a la abundancia de Reidos en el registro posiblemente relacionada con su importante valor como recurso para los pobladores pre-hispánicos.
- 6) El grado de desarrollo y extensión de la musculatura de los miembros posteriores de *Rhea americana* no presenta un correlato con las superficies óseas en las cuales la musculatura tiene su origen e inserción. En el marco del EPB, este aspecto es importante a tener en cuenta, ya que la utilización de la anatomía aviana como modelo para reconstruir los tejidos blandos en grupos extinguidos relacionados puede generar datos y conclusiones erróneos.
- 7) Hasta el presente no se conocen estudios de desarrollo muscular u óseo como este en distintos estadios de desarrollo postnatal en otras paleognatas o neognatas. Esta carencia no permite realizar comparaciones directas con la información obtenida en este trabajo sobre *Rhea americana*. En este sentido, las discusiones sobre el origen de las variaciones del desarrollo postnatal en el sistema músculo-esquelético en el marco de la filogenia de este grupo se ven dificultadas (e.g. Bourdon et al., 2009) y consecuentemente también, las hipótesis adaptativas o de restricción filogenética. En efecto, poder contrastar el crecimiento, más rápido o más lento, del sistema músculo-esquelético de *R. americana* con el de otras Palaeognathae permitiría poder detectar posibles heterocronías como un mecanismo de cambio con un alto valor adaptativo dentro del linaje de *Rhea*. También podría ocurrir que los rasgos musculares y óseos aquí analizados con respecto a la masa corporal constituyan simplemente un carácter más antiguo en el linaje de las Palaeognathae y refutarse su carácter adaptativo, al menos en *Rhea americana*. Estas especulaciones constituyen

sin lugar a dudas objetivos que superan el marco de este trabajo y conforman objetivos e hipótesis a investigar en el futuro.

VII. PERSPECTIVAS

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

- 1) Estudios de crecimiento de los huesos y la musculatura del miembro posterior de otras Palaeognatas y su relación con la masa corporal que permitan contrastar hipótesis en relación al valor adaptativo o la presencia de restricciones filogenéticas del desarrollo de la musculatura y elementos óseos.
- 2) Análisis de la forma (morfometría geométrica y análisis elíptico de Fourier) de los huesos, en especial de la se pífisis, ya que la presencia de alometrías en ciertas dimensiones podrían estar indicando modificaciones en la forma durante el desarrollo postnatal.
- 3) Estudios de arquitectura muscular que permitirán conocer las propiedades estructurales de los músculos.
- 4) Estudios bioquímicos que revelen el tipo de fibra muscular que poseen los músculos, ya que esto ofrece información sobre su fisiología.
- 5) Investigaciones de los parámetros cinemáticos durante la ontogenia de la locomoción de *Rhea americana* que provean información sobre cómo se van desarrollando las habilidades locomotoras.
- 6) Estudios en el patrón de las fuerzas que se ejercen sobre los huesos del miembro posterior de *Rhea americana* a través de la ontogenia teniendo en cuenta el incremento de la masa corporal y los posibles cambios en el patrón de locomoción.

VIII. BIBLIOGRAFÍA

1. Abourachid, A. 2001. Kinematic parameters of terrestrial locomotion in cursorial (ratites), swimming (ducks), and striding birds (quail and guinea fowl). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 131: 113-119
2. Abourachid, A., Renous, S. 2000. Bipedal locomotion in ratites (Paleognathiformes): examples of cursorial birds. *Ibis* 142: 538-549.
3. Alexander, R. M. 1979. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *Journal of Zoology* 189: 305-314.
4. Alexander, R. M. 1983. Allometry of the legs bones of Moas (*Dinornithes* and others birds). *Journal of Zoology of London* 200: 215-231
5. Alexander, R. M. 1985. The legs of Ostriches (*Struthio*) and Moas (*Pachyornis*). *Acta Biotheoretica* 34:165-174.
6. Alexander, R. 1991. Energy-saving mechanisms in walking and running. *Journal of Experimental Biology* 160: 55-69.
7. Alexander, R. M. 2004. Bipedal animals, and their differences from humans. *Journal of Anatomy* 204: 321-330.
8. Alexander, R. M., Maloy, M.O., Njau, R., Jayes, A.S. 1979. Mechanics of running of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Zoology of London* 187: 169-178.
9. Ameghino, F. 1882. Catálogo explicativo de las colecciones de antropología y de paleontología de Florentino Ameghino. Exposición Continental Sudamericana, Anexo A: 35-42.
10. Ameghino, F. 1891. Enumeración de las aves fósiles de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 441-453.
11. Ameghino, C., Rusconi, C. 1932. Nueva subespecie de avestruz fósil del pampeano inferior, *Rhea americana anchorenense*. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 114:38-42.
12. Baumel, J.J., Witmer, L.M. 1993. Osteología. En: Baumel, J.J., King, S. A., Breazile, J.E., Evans, H.E., Vanden Berge, J.C. (eds) *Handbook of Avian anatomy y; Nomina Anatomica Avium*. Publication of the Nuttall Ornithological Club 23. Cambridge, Massachusetts, pp 45-132.
13. Bennett, M.B. 1996. Allometry of the leg muscles of birds. *Journal of Zoology of London* 238: 435-443.
14. Bennett, M.B. 2008. Post-hatching growth and development of the pectoral and pelvic limbs in the black noddy, *Anous minutus*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology* 150: 159-168.
15. Berger, A.J. 1952. The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae. *American Midland Naturalist* 47: 513-605.
16. Berger, A.J. 1953. On the locomotor anatomy of the Blue Coua, *Coua caerulea*. *Auk* 70: 49-83.

17. Berger, A.J. 1956a. The Appendicular Myology of the Pygmy Falcon (*Polihierax semitorquatus*). American Midland Naturalist 55: 326-333.
18. Berger, A.J. 1956b. The Appendicular Myology of the Sandhill Crane, with comparative remarks on the Whooping crane. Wilson Bulletin 68: 282-304.
19. Berger, A.J. 1959. Leg-muscle formulae and systematics. Wilson Bulletin 71: 93-94.
20. Berman, S. L. 1984. The hindlimb musculature of the white-fronted amazon (*Amazona albifrons*, Psittaciformes). Auk 101: 74-92.
21. Berman, S. L., Raikow, K. J. 1982. The hindlimb musculature of the mousebirds (Coliiformes). Auk 99: 41-57.
22. Berman, S., Cibischino, M., Dellaripa, P., Montren, L. 1990. Intraspecific variation in the hindlimb musculature of the house sparrow. Condor 92:199-204.
23. Bledsoe, A.H. 1988. A phylogenetic analysis of postcranial skeletal characters of the Ratite birds. Annals of Carnegie Museum 57: 73-90.
24. Bock, W. J. 1963. The cranial evidence for ratite affinities. Proceedings XIII International Ornithological Congress 1: 39-54.
25. Bonaparte C. L. 1853. Classification ornithologique par Séries: Comptes Rendus de l'Académie des sciences 37: 646.
26. Bourdon, E., de Ricqcles, A., Cubo, J. 2009. A new Transantarctic relationship: morphological evidence for a Rheidae–Dromaiidae–Casuariidae clade (Aves, Palaeognathae, Ratitae). Zoological Journal of the Linnean Society 156: 641-663.
27. Breugelmans, S., Muylle, S., Cornillie, P., Saunders, J., Simoons, P. 2007. Age determination of poultry: a challenge for customs. Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift 76: 423-430.1
28. Bryant, H.N., Seymour, K.L. 1990. Observations and comments on the reliability of muscle reconstruction in fossil vertebrates. Journal of Morphology 206: 109-117.
29. Bryant, H.N., Russell, A.P. 1995. The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 337: 405-418.
30. Bryden, M. M. 1973. Growth patterns of individual muscles of the elephant seal, *Mirounga leonina*. Journal of Anatomy 116: 121-133.
31. Callison, G., Quimby, E. 1984. Tiny dinosaurs: are they fully grown?. Journal of Vertebrate Paleontology 3: 200-209.
32. Campbell, K. E., Marcus, L. 1992. The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in birds. In: Campbell, K. E. (ed.) Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles pp. 395-412.

33. Cardini, A., O'Higgins, P. 2005. Post-natal ontogeny of the mandible and ventral cranium in *Marmota* species (Rodentia, Sciuridae): allometry and phylogeny. *Zoomorphology* 124: 189–203.
34. Carr, J. A. 2008. Muscle function during swimming and running in aquatic, semi-aquatic and cursorial birds. PhD Dissertation, Northeastern University, Boston, Massachusetts http://iris.lib.neu.edu/biology_diss/4/ consultada enero 2010.
35. Carrano, M.T. 1999. What, if anything, is a cursor? Categories versus continua for determining locomotor habit in mammals and dinosaurs. *Journal of Zoology of London* 247: 29-42.
36. Carrano M.T., Biewener A.A. 1999. Experimental alteration of limb posture in the chicken (*Gallus gallus*) and its bearing on the use of birds as analogs for dinosaur locomotion. *Journal of Morphology* 240: 237–249.
37. Carrano, M.T, Hutchinson, J.R. 2002. Pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology* 253: 207–228
38. Carrier, D. R., Leon, L. R.. 1990. Skeletal growth and function in the California Gull. *Journal of Zoology of London* 222: 375-389.
39. Church, L. E., Johnson, L. C. 1964. Growth of long bones in the chicken. Rate of growth in length and diameter of the humerus, tibia, and metatarsus. *American Journal of Anatomy* 114: 521-538.
40. Cooper, A., Lalueza-Fox C., Anderson, S., Rambaut, A., Austin, J., Ward, R. 2001. Complete mitochondrial genome sequences of two extinct moas clarify ratite evolution. *Nature* 409: 704-707.
41. Cooper, A., Mourer-Chauvire, C., Chambers, G.K., von Haeseler, A., Wilson, A. C., Paabo, S. 1992. Independent origins of the New Zealand moas and kiwis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 89: 8741-8744.
42. Coombs, W.P. 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptations in Dinosaurs. *The Quarterly Review of Biology* 53: 393-418.
43. 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.
44. Cracraft, J. 1974. Phylogeny and evolution of the Ratite birds. *Ibis* 116: 494-521.
45. Cubos, J., Casinos, A. 1997. Flightlessness and Long Bone Allometry in Palaeognathiformes and Sphenisciformes. *Netherlands Journal of Zoology* 47: 209-226.
46. Cunningham, R.O. 1871. Notes on some points in the osteology of *Rhea americana* and *Rhea darwinii*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 105-110.
47. Darwin, C. 1859. *El origen de las especies por medio de la selección natural*. Edaf, Madrid.

48. Davies, S.J. 2002. Bird Families of the World, Volume 8: Ratites and Tinamous. Oxford University Press, United Kingdom.
49. Dawson, S.D. 1994. Allometry of cetacean forelimb bones. *Journal of Morphology* 222: 215-221.
50. Dial, K.P. 2003. Evolution of Avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight. *Auk* 120: 941-952.
51. Dial, K.P. 2006. Patterns among avian flight style, nesting biology, development, body size and locomotor modularity. *Acta Zoologica Sinica Supplement* 52: 502-504.
52. Dickinson, M.H., Farley, C.T., Full, R.J., Koehl, M.A., Kram, R., Lehman, S. 2000. How animals move: an integrative view. *Science* 288: 100-106.
53. Dodson, P. 1975. Functional and ecological significance of relative growth in *Alligator*. *Journal of Zoology* 175: 315-355
54. Ellerby, D. J., Henry, H. T., Carr, J. A., Buchanan, C. I. and Marsh, R.L. 2005. Blood flow in guinea fowl *Numida meleagris* as an indicator of energy expenditure by individual muscles during walking and running. *Journal of Physiology* 564: 631-648.
55. Ellerby, D.J., Marsh, R.L. 2010. The mechanical function of linked muscles in the guinea fowl hind limb. *Journal of Experimental Biology* 213: 2201-2208.
56. Engels, W.L. 1938. Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of *Geococcyx*. *Journal of Morphology* 63: 207-217.
57. Falster, D.S., Warton, D.I., Wright, I.J. 2006. SMATR: Standardised major axis test and routines, v 2.0. www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/
58. Firbas, W., Zweymüller, K., 1971. Über das Hüftgelenk der Ratiten. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch, Leipzig* 116: 91-103.
59. Fisher, H. I. 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of new world vultures. *American Midland Naturalist* 35: 545-727.
60. Fisher, H. I., Goodman, D. C. 1955. The myology of the whooping crane, *Grus americana*. *Illinois Biological Monography* 24: 1-27.
61. Folch, A. 1992. Order Struthioniformes. En: Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargata, J. (eds) *Handbook of Birds of the world, Volume 1: Ostrich to Duck, Lynx, Barcelona*, pp. 75-110.
62. Fowler, M. E. 1991. Comparative clinical anatomy of Ratites. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 22: 204-22.
63. Gadow, H. 1880. Zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Beckens und der hinteren Gliedmasse der Ratiten. Jena, Fischer.
64. Gangl, D., Wiessengruber, G. E., Egerbacher, M., Firstenpointner, G. 2004. Anatomical description of the muscles of pelvis limb in the Ostrich (*Struthio camelus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 33: 100-114.

65. Garcia, G.J.M., da Silva, J.K. 2006. Interspecific allometry of bone dimensions: A review of the theoretical models. *Physics of Life Reviews* 3: 188-209.
66. Garrod, A.H. 1873. On certain muscles of the thigh of birds and on their value in classification, part I. *Proceeding of the Zoological Society of London 1873*: 622-644.
67. Garrod, A.H. 1874. On certain muscles of the thigh of birds and on their value in classification, part I. *Proceeding of the Zoological Society of London 1873*: 111-123.
68. Gatesy, S.M. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology* 16: 170-186.
69. Gatesy, S.M. 1999a. Guineafowl hind limb function. I. Cineradiographic analysis and speed effects. *Journal of Morphology* 240: 115–125.
70. Gatesy, S.M. 1999b. Guineafowl hind limb function. II. Electromyographic analysis and motor pattern evolution. *Journal of Morphology* 240: 127–142.
71. Gatesy, S. M.; Biewener, A. A. 1991. Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *Journal of Zoology of London* 224:127–147.
72. Gatesy, S.M, Dial, K.P. 1993. Tail muscle activity patterns in walking and flying pigeons (*Columba livia*). *Journal of Experimental Biology* 176: 55–76.
73. Gatesy, S.M., Dial, K.P. 1996. Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution* 50: 331-340.
74. Gatesy, S.M., Middleton, K.M. 1997. Bipedalism, and the evolution of theropod diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 308-329.
75. Gaunt, A.S. 1969. Myology of the leg in swallows. *Auk* 85: 41-53.
76. Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. En: *The Origin of Birds and the Evolution of Flight* (K. Padian ed.). *Memiors of the California Academy of Sciences* 8: 1-55.
77. Gayon, J. 2000. History of the concept of allometry. *American Zoologist* 40: 748-758.
78. George, J.C., Berger, A.J. 1966. *Avian Myology*. Academic Press, New York.
79. Green, A.J., Figueola, J. y King, R. 2001. Comparing interpecific and intraspecific allometry in the Anatidae. *Journal of Ornithology* 142: 321-334.
80. Gregory, W.K. 1912. Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. *Annals of the New York Academy of Sciences* 22: 267-294.
81. Gussekloo, S. W. S., Zweers, G. A. 1999. The paleognathous pterygoid-palatinum complex. A true character? *Netherlands Journal of Zoology* 49: 29-43.
82. Gussekloo, S.W., Bout, R.G. 2002. Non-neotenuous origin of the palaeognathous (Aves) pterygoid–palate complex. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1491–1497.

83. Hackett, S.J., Kimball, R.T., Reddy, S., Bowie, R., Braun, E.L., Chojnowski, J.L., et al. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763-1768.
84. Haddrath, O., Baker, A. 2001. Complete mitochondrial DNA genome sequences of extinct birds: ratite phylogenetics and the vicariance biogeography hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 268: 939-945.
85. Härlid, A., Arnason, U. 1999. Analyses of mitochondrial DNA nest ratite birds within the Neognathae: supporting a neotenuous origin of ratite morphological characters. *Proceedingd of the Royal Society of London B* 266: 305-309.
86. Härlid, A., Janke, A., Arnason, U. 1997. The mtDNA sequence of the Ostrich and the divergence between Paleognathous and Neognathous birds. *Journal of Molecular Evolution* 14: 754-761.
87. Härlid, A., Janke, A., Arnason, U. 1998. The complete mitochondrial genome of *Rhea americana* and early avian divergences. *Journal of Molecular Evolution* 46: 669-679.
88. Hartman, F.A. 1961. Locomotor mechanisms of birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143: 1-91.
89. Haughton, S. 1865. On the muscular mechanism of the leg of the ostrich. *Annals and Magazine of Natural History of London* 3: 262-272.
90. Haughton, S. 1867a. Notes on animal mechanics. No. X. muscular anatomy of the emu (*Dromaeus Novaehollandiae*). *Proceeding of the Royal Irish Academy Science* 9: 487-497.
91. Haughton, S. 1867b. Notes on animal mechanics N° XI. Muscular anatomy of the rhea (*Struthio Rhea*). *Proceeding of the Royal Irish Academy Science* 9: 497-504.
92. Hieronymus, T. L. 2006. Quantitative microanatomy of jaw muscle attachment in extant diapsids. *Journal of Morphology* 267: 954-967.
93. Helmi, C., Cracraft, J. 1977. The growth pattern of three hindlimb muscles in chicken. *Journal of Anatomy* 123: 615-635.
94. Hildebrand, M. 1988. Analysis of vertebrate structure. John Wiley & Sons, Inc., New York.
95. Hogg, D.A. 1980. A re-investigation of the centres of ossification in the avian skeleton at and after hatching. *Journal of Anatomy* 130: 725-743.
96. Houde, P., Olson, S.L 1981. Paleognathous Cari nate Birds from the Early Tertiary of North America. *Science* 214: 1236-1237.
97. Houston, D.C. 1994. Family Cathartidae. En: Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargata, J. (eds) *Handbook of Birds of the world, Volume 2: New World Vultures to Guineafowl*. Lynnx, Barcelona, pp. 24-41.
98. Hudson, G.E. 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. *American Midland Naturalist* 18: 1-108.

99. Hudson, G.E. 1948. Studies on the Muscles of the Pelvic Appendage in Birds II: The Heterogeneous Order Falconiformes. *American Midland Naturalist* 39: 102-127.
100. Hudson G.E., Lanzilotti P.J., Edwards G.D. 1959. Muscles of the pelvic limb in galliform birds. *American Midland Naturalist* 61: 1-67.
101. Hudson, G. E., Hoff, K. M., Berge, J. V., Trivette, E. C. 1969. A numerical study of the wing and leg muscles of Lari and Alcae. *Ibis* 111: 459-524.
102. Hudson G.E., Schreiweis D. O., Wang S.Y.C., Lancaster, D.A. 1972. A numerical study of the wing and leg muscles of tinamous (Tinamidae). *Northwest Science* 46: 207-255.
103. Huggins, R.A., Huggins, S.E., Hellwig, I.H., Deutschlander, G. Ossification in the Nestling House Wren. *Auk* 59: 532-543.
104. Hutchinson, J.R. 2001. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131: 169-197.
105. Hutchinson, J.R. 2002. The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 133: 1051-1086.
106. Hutchinson, J.R. 2004. Biomechanical modeling and sensitivity analysis of bipedal running ability. I. Extant Taxa. *Journal of Morphology* 262: 421-440.
107. Hutchinson, J.R. 2006. The evolution of locomotion in archosaurs. *Comptes Rendus Paleoevolution* 5: 519-530.
108. Hutchinson, J.R., Gatesy, S.M. 2000. Adductors, aductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology* 26: 734-751.
109. Hutchinson, J.R., Gatesy, S.M. 2001. Bipedalism. *Encyclopedia of Life Sciences*. Macmillan, London.
110. Huxley, T.H. 1867. On the classification of birds and on the taxonomic value of certain bones observable in that class. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1867: 415-472.
111. Huxley, J. S. 1932. *Problems of relative growth*. Methuen & Co., London.
112. Huxley, J. S., Teissier, G. 1936a. Terminology of relative growth. *Nature* 137: 780-781.
113. Huxley, J. S., Teissier, G. 1936b. Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *Comptes rendus des seances de la societe de biologie et de ses filiales*. 121: 934-937.
114. Jones, T.D., Farlow, J.O., Ruben, J.A., Henderson, D.M., Hillenius, W.J. 2000. Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature* 406: 716-718.
115. Jacobson, R.D.; Hollyday, M. 1982. A Behavioral and electromyographic study of locomotion in the chick. *Journal of Neurophysiology* 48: 238-256.

116. Kardou, G. 1998. Muscle and tendon morphogenesis in the avian hind limb. *Development* 125: 4019-4032.
117. Kardong, K.V. 1999. Vertebrados, anatomía comparada, función, evolución. McGraw Hill-Interamericana, España.
118. Kirkwood, J.K., Duignan, P.J., Keember N.F., Bennett P.M., Price D.J. 1989. The growth rate of the tarsometatarsus bone in birds. *Journal of Zoology of London* 217: 403-416.
119. Klemm, R. D. 1969. Comparative myology of the hindlimb of procellariiform birds. Southern Illinois University. Monographs in the sciences, social studies, and humanities: sciences series N° 2: 1-269.
120. Lammers A.R., German R. Z. 2002. Ontogenetic allometry in the locomotor skeleton of specialized half-bounding mammals. *Journal of Zoology* 258: 485-495.
121. Lee, K., Feinstein, J., Cracraft, J. 1997. The phylogeny of ratite birds: resolving conflicts between molecular and morphological data sets. En: Mindell, D.P. (ed) *Avian molecular evolution and systematics*. Academic Press, New York, pp. 173-208.
122. Liem, K.F., Bemis, W.E., Walker, W.F., Grande, L. 2001. *Functional Anatomy of the Vertebrates*. Harcourt College Publisher, Orlando.
123. Linné, C. V. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae*. 10th edition, Vol. I: Regnum Animale. L. Salvii, Holmiae, Sweden.
124. Livezey, B.C., Zusi, R.L. 2001. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. *Netherlands Journal of Zoology* 51: 179-205.
125. Livezey B.C., Zusi, R.L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 1-95.
126. Maceira, N. 2003. Cría y comercialización del ñandú. *Revista IDIA XXI*, INTA. Año III n° 5, <http://www.inta.gov.ar/balcarce/info/documentos/ganaderia/otras/aves/nandu.htm> consultada en mayo 2007.
127. Maloy, G.M.O., Alexander, R.McN., Njau, R., Jayes, A.S. 1979. Allometry of the legs of running birds. *Journal of Zoology of London* 187: 161-167.
128. Martella, M.B. y Navarro, J.L. 2006. Proyecto Ñandú, Manejo de *Rhea americana* y *R. pennata* en la Argentina. En: Bolkovic, M. L. y Ramadori, D. (eds.) *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina Programas de uso sustentable*. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires.
129. Main, R.P., Biewener. A.A. 2007. Skeletal strain patterns and growth in the emu hindlimb during ontogeny. *Journal of Experimental Biology* 210: 2676-2690.
130. Maruyama K., Akbar, M.K., Turk, C. M. 1999. Growth pattern and carcass development in male ducks selected for growth rate. *British Poultry Science* 40: 233-239.

131. Mayr, G., Clarck, J. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics* 19: 527–553.
132. McDowell, S. 1948. The bony palate of birds. Part I. The Palaeognathae. *Auk* 65: 520–549.
133. McGowan. 1979. The hind limb musculature of the Brown kiwi, *Apteryx australis rnanelli*. *Journal of Morphology* 160: 33-74.
134. McGowan, C. 1982. The wing musculature of the Brown kiwi *Apteryx australis rnanelli* and its bearing on ratite affinities. *Journal of Zoology of London* 197: 173-219.
135. McGowan, C. 1986. The wing musculature of the Weka (*Gallirallus australis*), a flightless rail endemic to New Zealand. *Journal of Zoology of London A* 210: 305-346.
136. McKittrick, M.C., 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* 179: 1–85.
137. Mary C. McKittrick, M.C. 1985. Monophyly of the Tyrannidae (Aves): Comparison of Morphology and DNA. *Systematic Zoology* 34: 35-45.
138. McLellan, W. A., Koopman, H. N., Rommel, S. A., Read, A. J., Potter, C. W., Nicolas, J. R., Westgate, A. J., Pabst, D. A. 2002. Ontogenetic allometry and body composition of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*, L.) from the western North Atlantic. *Journal of Zoology* 257: 457-471.
139. Mellet, F.D. 1994. A note on the musculature of the proximal part of the pelvic limb of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of the South African Veterinary Association* 65: 5–9.
140. Merrem, B. 1813. Tentamen systematis naturalis avium. *Königlich Preussichen Akademie der Wissenschaft*, 13: 237-259.
141. Moreno, F., Mercerat, A. 1891. Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina conservados en el Museo de La Plata. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina*, 1: 7-71.
142. Muir, G.D. 2000. Early ontogeny of locomotor behaviour: a comparison between altricial and precocial animals. *Brain Research Bulletin* 53: 719-726.
143. Muir, G. D., Gosline, J. M., Steeves, J. D. 1996. Ontogeny of bipedal locomotion: walking and running in the chick. *Journal of Physiology of London* 493: 589–601.
144. Naldo, J. L., Samour, J. H., Bailey, T. A. 1998. Radiographic monitoring of the ossification of long bones in kori (*Ardeotis kori*) and white-bellied (*Eupodotis senegalensis*) bustards. *Research in Veterinary Sciences* 65: 161-163.
145. Narosky, T. Izurieta, D. 2003. Guía para la Identificación de las Aves de Argentina y Uruguay. Edición de Oro. Vázquez Mazzini Editores. Buenos Aires.

146. Navarro, J.L., Vignolo, P.E. De maría, M. R., Maceira, N. O., Martella, M.B. 2005. Growth curves of farmed greater rheas (*Rhea americana albescens*) from central Argentina. *Archiv fur Geflugelkunde* 69: 90-93.
147. Olmos M., Casinos A., Cubo J. 1996. Limb allometry in birds. *Annales des sciences naturelles, Zoologie Série 17*: 39-49.
148. Olrog, C. C. 1984. Las Aves Argentinas. Una Nueva Guía De Campo. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina.
149. Owen, R. 1849. On the anatomy of the *Apteryx australis*, Shaw. Part II. (Myology). *Transaction of the Zoological Society of London* 3: 277-301.
150. Padian, K., Chiappe, L.M. 1998. The origin and early evolution of birds. *Biological Review* 73: 1-42.
151. Pavaux C, Lignereux Y. 1995. A myologic dissection of the leg and foot of the ostrich (*Struthio camelus*). *Anatomia, Histologia, Embryology* 24:127-31.
152. Patak, A.E., Baldwin, J. 1993. Structural and metabolic characterization of the muscles used to power running in the emu (*Dromaius novaehollandiae*), a giant flightless bird. *Journal of Experimental Biology* 175: 233–249.
153. Patak, A.E., Baldwin, J. 1998. Pelvic limb musculature in the emu *Dromaius novaehollandiae* (Aves: Struthioniformes: Dromaiidae): adaptations to high-speed running. *Journal of Morphology* 238: 23–37.
154. Paton, T., Haddrat, O., Baker, A. J. 2002. Complete mitochondrial DNA genome sequences show that modern birds are not descended from transitional shorebirds. *Proceeding of the Royal Society of London B* 269: 839–846.
155. Payne, R. C., Hutchinson, J. R., Robillia rd, J. J., Smith, N. C., Wilson, A.M. 2005. Functional specialization of pelvic limb anatomy in horses (*Equus caballus*). *Journal of Anatomy* 206: 557–574.
156. Phillips, M.J., Gibb, G.C., Crichton, E.A., Penny, D. 2010. Tinamous and Moa Flock Together: Mitochondrial Genome Sequence Analysis Reveals Independent Losses of Flight among Ratites. *Systematic Biology* 59: 90-107.
157. Piazza, S. J., Delp, S. L. 1996. The influence of muscles on knee flexion during the swing phase of gait. *Journal of Biomechanics* 29: 723-733.
158. Picasso, M.B.J. 2010. The hindlimb muscles of *Rhea americana* (Aves, Palaeognathae, Rheidae). *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 39:462-472.
159. Picasso, M.B.J, Tambussi, C.P. 2008. Aspectos de la arquitectura muscular del Gastrocnemius de *Rhea americana*. Reunión Argentina de Ornitología, San Martín de Los Andes, Libro de resúmenes pág. 52.
160. Polly, P.D. 2007. Limbs in mammalian evolution. En: *Fins into Limbs: Evolution, Development and Transformation* Hall, B.K. (ed) University of Chicago Press, Chicago.

161. Prager, E.M, Wilson, A.C., Osuga, D.T., Feeney, R.,E. 1976. Evolution of flightless land birds on Southern continents: transferrin comparison shows monophyletic origin of Ratites. *Journal of Molecular Evolution* 8: 283-294.
162. Prange, H. D., Anderson, J.F., Rahn, H. 1979. Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals. *American Naturalist* 113: 103-122.
163. Pycraft, W. P. 1900. The morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and the Neognathae (Carinatae). *Transaction of the Zoological Society of London* 15: 149–290.
164. Raikow, R.J. 1978 Appendicular myology and relationships of the New World, nine-primaried oscines (Aves: Passeriformes). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 7: 1–43.
165. Raikow, R.J. 1985. Locomotor system. En: King, A.S. and McLelland, J. (eds) *Form and Function in birds*, Vol. 3, Academic Press, London, pp. 57-147.
166. Raikow, R.J. 1987. Hindlimb myology and evolution of the Old World suboscine passerine birds (Acanthi sittidae, Pittidae, Phile pittidae, Eurylaimidae). *Ornithological Monographs* 41: 1-81.
167. Reece, R.L., Butler, R. 1984. Some observations on the development of the long bones of ratite birds. *Australian Veterinary Journal* 61: 403-405.
168. Reilly, S.M. 2000. Locomotion in the Quail (*Coturnix japonica*): The kinematics of walking and increasing speed. *Journal of Morphology* 243: 173–185.
169. Ricklefs, R. E. 1967. Relative growth, body constituents and energy content of nestling barn swallows and red-winged blackbirds. *Auk* 84: 560-570.
170. Ricklefs, R. E. 1973. Patterns of growth in birds II. Growth rate and mode of development. *Ibis* 115: 177-201.
171. Ricklefs, R. E. 1975. Patterns of growth in birds. III. Growth and development of the cactus wren. *Condor* 77: 34-45.
172. Ricklefs, R.E. 1979. Adaptation, constraint and compromise in avian postnatal development. *Biological Reviews* 54: 269-290.
173. Roberts, T.J., Marsh, R.L., Weiland, P. G., Taylor, C.R. 1997. Muscular force in running turkeys: the economy of minimizing work. *Science* 275: 1113-1115.
174. Roberts, T.J., Chen, M.S., Taylor, C.R. 1998. Energetics of bipedal running II. Limb design and running mechanics. *The Journal of Experimental Biology* 201: 2753–2762.
175. Roberts, T.J, Scales, J.A. 2004. Adjusting muscle function to demand: joint work during acceleration in wild turkeys. *The Journal of Experimental Biology* 207: 4165-4174.
176. Rosser, B. W. C., Secoy, D. M., Riegert, P. W. 1982. The leg muscles of the American coot (*Fulica americana* Gmelin). *Canadian Journal of Zoology* 60: 1236-1256.

177. Rubenson, J., Lloyd, D.G., Besier, T.F., Heliam s, D.B., Fournier, P.A. 2007. Running in ostriches (*Struthio camelus*): three-dimensional joint axes alignment and joint kinematics. *Journal of Experimental Biology* 210: 2548–2562.
178. Sales, J. 2006. The Rhea a Ratite native to South America. *Poultry Biology Reviews* 17: 105-124.
179. Sasaki, K., Neptune, R.R. 2006. Differences in muscle function during walking and running at the same speed. *Journal of Biomechanics* 39: 2005–2013.
180. Schreiweis, D.O. 1982. A comparative study of the appendicular musculature of penguins (Aves: Sphenisciformes). *Smithsonian Contribution in Zoology* 341: 1–46.
181. Sibley, C.G., Ahlquist, J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. Yale University Press, New Haven, USA.
182. Shufeld, R.W. 1890. *The myology of the raven (Corvus corax)*. The Macmillan Company.
183. Slack, K.E., Delsuc, F., Mclenachan, P. A., Arnason, U., Penny D. 2007. Resolving the root of the avian mitochondrial tree by breaking up long branches. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 1–13.
184. Smith, N. C., Wilson A.M., Jespers K.J., Payne R.C. 2006. Muscle architecture and functional anatomy of the pelvic limb of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Anatomy* 209: 765–779.
185. Smith, N. C., Jespers, K.J., Wilson, A.M. 2010. Ontogenetic scaling of locomotor kinetics and kinematics of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Experimental Biology* 213: 1347-1355.
186. Starck, J.M., Ricklefs, R. 1998: Patterns of development: the altricial-precocial spectrum. En: Starck, J.M., Ricklefs, R. (eds.) *Avian growth and development, evolution between the altricial-precocial spectrum* Oxford University Press, New York, pp. 3-30.
187. Stein, B. R., Casinos, A. 1997. What is a cursorial mammal?. *Journal of Zoology of London* 242: 185-192.
188. Stewart, S.A., German, R.Z. 1999. Sexual dimorphism and ontogenetic allometry of soft tissues in *Rattus norvegicus*. *Journal of Morphology* 242: 57-66.
189. Storer, R.W. 1971. Adaptive radiation of birds. En: Farner, D.S and King, J.R. (eds) *Avian Biology*, Academic Press, New York, pp. 149-188.
190. Sudilovskaya, A.M. 1931. Study of the comparative anatomy of the musculature and innervation of the pelvic region and hind appendages of the Ratite (*Struthio*, *Rhea*, *Dromaeus*). Leningrad, Academy of Science of USSR 8: 1–84.
191. Tambussi, C.P. 1989. Las aves del Plioceno tardío-Pleistoceno temprano de la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral n° 0539. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

192. Tambussi, C.P. 1995. The fossil Rheiformes from Argentina. 3^o Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, 5th Internationale Senckenberg-konferenz (Frankfurt am Main, Germany, 1992), Courier Forschungsinstitut Senckenberg 181: 121-129.
193. Tambussi, C.P., Tonni E.P. 1985. Aves del sitio arqueológico Los Toldos, Cañadón de Las Cuevas, provincia de Santa Cruz (República Argentina). *Ameghiniana* 22: 69-74.
194. Tonni, E.P., Tambussi, C.P. 1986. Las aves del Cenozoico de la República Argentina. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, Simposio Evolución de los Vertebrados Cenozoicos, Actas 2: 131-142
195. Tsuihiji, T. 2004. The ligament system in the neck of *Rhea americana* and its implication for the bifurcated neural spines of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 165–172.
196. Tumarkin-Deratzian, A. R., Vann, D. R., Dodson, P. 2006. Bone surface texture as an ontogenetic indicator in long bones of the Canada goose *Branta canadensis*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 133-168.
197. Turvey, S.T., Holdaway, R.N. 2005. Postnatal ontogeny, population structure, and extinction of the giant moa *Dinornis*. *Journal of Morphology* 265: 70-86.
198. Vanden Berge, J.C. 1970. A comparative study of the appendicular musculature of the order Ciconiiformes. *American Midland Naturalist* 84: 289–364.
199. Vanden Berge, J.C., Zweers, G.A. 1993. Myology. En: Baumel, J.J., King, S.A., Breazile, J. E., Evans, H.E., Vanden Berge, J.C. (eds) *Handbook of Avian anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Publication of the Nuttall Ornithological Club 23. Cambridge, Massachusetts, pp.189-247.
200. van der Meulen M.C., Carter, D.N. 1995. Developmental mechanics determine long bone allometry. *Journal of Theoretical Biology* 172: 323-327.
201. van Tuinen, M., Sibley, C.G., Blair Hedges, S. 1998. Phylogeny and biogeography of Ratite birds inferred from DNA sequences of the mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology and Evolution*. 15: 370–376.
202. 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.
203. Visser, G.H., Rikclefs, R.E. 1995. Relationship between body composition and homeothermy in neonates of precocial and semiprecocial birds. *Auk* 112: 192-200.
204. Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D. S., Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81: 259–291.
205. Wilcox, H.H. 1952. The Pelvic Musculature of the Loon, *Gavia immer*. *American Midland Naturalist* 48: 513-573.

206. Witmer, L.M. 1995. The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. In: Thomason J. J (ed.) Functional morphology in vertebrate paleontology. Cambridge University Press, United Kingdom, pp. 19–33.
207. Witmer, L.M. 1997. The evolution of the antorbital cavity in archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrates Paleontology Memoirs* 3: 1–73.
208. Wortham, R.A. 1948. The development of the muscles and tendons in the lower leg and foot of chick embryos. *Journal of Morphology* 83: 105-148.
209. Wolff, R.G. 1991. *Functional Chordate Anatomy*. D.C Heath and Company, Massachusetts.
210. Zusi, R. L., Bentz, D. 1984. Myology of the purple-throated carib (*Eulampis jugularis*) and other hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Smithsonian Contributions in Zoology* 385: 1-70.

Apéndice 1: Listado de los músculos del miembro posterior presentes en la aves y los sinónimos utilizados por otros autores (1) Sudilovskaya (1931); (2) Houghton (1867), aquellos sinónimos sin notación fueron tomados de Vanden Berge y Zweers (1993).

Vanden Berge y Zweers (1993)

Sinónimos

m. iliotibialis cranialis

sartorius, iliotibialis internus (1)

m. iliotibialis lateralis

iliotibialis externus (1)

m. iliofibularis

biceps femoris

iliotrocanterico externus

m. iliofemoralis externus

gluteus medius et minimus,

glutaeus maximus (2)

m. iliofemoralis internus

iliaco, psoas, psoas magnus (2)

m. iliotrocantericus caudalis

gluteus medius

m. iliotrocantericus cranialis

gluteus minimus, gluteus quartus (2) iliocapsularis (2)

m. iliotrocantericus medius

gluteus minimus (2)

m. ambiens

gracilis (2)

m. flexor cruris lateralis

semitendinosus, caudoilioflexorius (1)

pars pelvica

pars accesoria

accesorios

m. flexor cruris medialis

semimembranosus, isquioflexorius (1)

m. ischiofemoralis

isquiofemoralis

obturator externus (2)

adductor sup et profundus

m. pubo-ischio-femoralis

adductor longus et brevis

adductor femoris

obturator externus

m. obturatorius lateralis

gemellus

gemelus anterioris

m. obturatorius medialis

obturator internus

m. caudofemoralis

caudoiliofemoralis

pars caudofemoralis

pars caudalis

pars iliofemoralis, adductor magnus (2)

pars pelvica

externus, vastus externus, vastus lateralis

m. femorotibialis lateralis

medius, vastus internus 1(2)

m. femorotibialis intermedius

internus, vastus internus 2(2)

m. femorotibialis medialis

Apéndice 1 (Continuación)

Vanden Berge y Zweers (1993)	Sinónimos
<i>m. fibularis longus</i>	peronaeus longus, peronaeus superficialis, soleus (2)
<i>m. fibularis brevis</i>	peronaeus brevis peronaeus profundus
<i>m. tibialis cranialis</i>	tibialis anticus
<i>m. extensor digitorum longus</i>	extensor digitorum communis
<i>m. popliteus</i>	-----
<i>m. gastrocnemius</i>	
<i>pars lateralis</i>	externa
<i>pars intermedia</i>	media
<i>pars medialis</i>	interna
<i>m. plantaris</i>	soleus
<i>m. flexor perforans et perforatus digiti ii</i>	fl. perf. indicis secundus pedis, fl perf. digitii externi (2)
<i>m. flexor perforans et perforatus digiti iii</i>	fl. perf. medius secundus pedis, fl. perf. scundus digiti medii (2)
<i>m. flexor perforatus digiti ii</i>	fl. perf. indicis primus pedis, fl. hallucis longus (2)
<i>m. flexor perforatus digiti iii</i>	fl. perf. medius rimus pedis, fl. perf. primus digitii medii (2)
<i>m. flexor perforatus digiti iv</i>	fl. perf. annularis primus pedis, fl. perf. digitii externii (2)
<i>m. flexor hallucis longus</i>	fl. communis perforans
<i>m. flexor digitorum longus</i>	fl. perforans digitorum profundus fl. prof. perforans
<i>m. extensor hallucis longus</i>	extensión del dedo i
<i>m. flexor hallucis brevis</i>	flexión del dedo i

Los siguientes músculos no poseen sinónimos: *m. abductor digitii ii*, *m. adductor digitii ii*, *m. extensor proprius digitii iii*, *m. extensor brevis digitii iii*, *m. extensor brevis digitii iv*, *m. abductor digiti iv*, *m. adductor digitii iv*, *m. lumbricalis*.

Apéndice 2. Sinopsis de las principales publicaciones descriptivas sobre la miología del miembro posterior en Neognathae. (Se citan aquellos trabajos que tratan por completo la miología apendicular o la musculatura del miembro posterior.)

NEOGNATHAE	
Autores	Taxa
Shufeld (1890)	<i>Corvus corax</i>
Hudson (1937)	Gaviidae, Colymbidae, Sulidae, Fregatidae, Ardeidae, Anatidae, Cathartidae, Accipitridae, Falconidae, Tetraonidae, Gruidae, Rallidae, Scolopacidae, Laridae, Alcidae Columbidae, Cuculidae, Strigidae, Caprimulgidae, Micropodidae, Picidae, Tyrannidae, Corvidae
Fisher (1946)	Cathartidae
Hudson (1948)	Falconiformes
Wilcox (1952)	<i>Gavia immer</i>
Berger (1952)	Cuculidae
Berger (1953)	<i>Coua caerulea</i>
Fisher y Goodman (1955)	<i>Grus americana</i>
Berger (1956a)	<i>Polihierax semitorquatus</i>
Berger (1956b)	<i>Grus canadensis tabida</i>
Hudson et al. (1959)	Galliformes
George y Berger (1966)	Compendio de toda la miología conocida hasta el momento
Gaunt (1969)	Hirundinidae
Hudson et al. (1969)	Lari y Alcae
Klemm (1969)	Procellariiformes
Vanden Berge (1970)	Ciconiiformes
Raikow (1978)	New World Oscines
Rosser et al. (1982)	<i>Fulica americana</i>
Schreiweis (1982)	Sphenisciformes
Berman y Raikow (1982)	Coliiformes
Zusi y Bentz (1984)	Trochilidae
Berman (1984)	<i>Amazona albifrons</i>
McKittrick (1985)	Tyrannidae
Raikow (1987)	Suboscines passerines

Apéndice 3. Masa (g) corporal y muscular tomada en cada músculo y en cada individuo. Abreviaturas: iltroc.caud.: ilioprochantericus caudalis; iltroc.cran.: ilioprochantericus cranialis; iltroc.med.: ilioprochantericus medialis; ilfem.int.: iliofemoralis internus; ilfem.ext.: iliofemoralis externus; obt.lat.: obturatorius lateralis; obt.med.: obturatorius medialis; caudfem.: caudofemoralis; isqufem.: ischiofemoralis; iltib.cran.: iliotibialis cranialis, iltib.lat.: iliotibialis lateralis, ilfib.: iliofibularis; femtib.: grupo femorotibialis; flex.cr.: grupo flexor cruris; pubisqufem.: puboischiofemoralis; am.: ambiens; fibul.long.: fibularis longus; tib.cran.: tibialis cranialis; ext.dig.long.: extensor digitorum longus; gastroc.: gastrocnemius; flex.dig.: flexores de los dígitos.

ejemplar	edad	sexo	masa corporal	iltroc.caud.	iltroc.cran.	iltroc.med.	ilfem.int.	ilfem.ext.	obt.lat.	obt.med.	caudfem.	isqufem.	iltib.cran
MLP 876	adulto	macho	22000	163,92	13,95	10,64	6,45	11,55	1,69	164,53	162,8	19,06	217,23
MLP 877	adulto	macho	20000	141,4	15,25	10,64	6,14	15,42	3,21	190,84	152,3	20,87	174,91
MLP 897	adulto	macho	18000	109,2	11,7	7,13	3,9	8,88	1,84	103,8	103,48	14,11	141,9
MLP 878	adulto	macho	19000	115,85	9,42	7,5	5,31	9,96	2,89	122,03	104,48	18,66	118,03
MLP 879	adulto	hembra	10500	48,08	5,15	5,05	2,68	7,6	3,3	30,62	32,63	9,12	50,43
MLP 880	adulto	hembra	15500	105,26	8,24	5,01	4,12	10,28	2,06	109,68	110,82	18,36	133,74
MLP 881	adulto	hembra	19300	139	15	9	5	---	2	192	151	23	200
MLP 882	8 meses	hembra	4900	26,03	2,7	2,46	1,26	2,46	0,71	25,84	25,11	5,76	28,96
MLP 883	8-10 meses*	macho	9600	59,19	5,05	3,03	2,51	5,87	1,11	58,76	84,9	9,16	85,2
MLP 884	5 meses	hembra	5000	23,18	3,16	1,52	1,1	2,1	0,49	27,11	29,53	4,41	33,46
MLP 885	5 meses	macho	4000	15,82	1,61	1,41	1,03	1,96	0,51	16,69	15,66	3,31	20,67
MLP 886	5 meses	macho	5000	25,09	3,62	1,29	1,17	2,53	0,83	24,23	27,05	4,54	35,48
MLP 887	5 meses	macho	5000	21,77	2,96	1,42	1,48	2,79	0,56	25,79	26,07	3,17	34,06
MLP 888	3 meses	hembra	3000	13,14	1,63	0,92	0,61	1,23	0,39	10,11	12,99	2,48	15,04
MLP 889	3 meses	hembra	4000	17,53	2,61	1,25	0,74	1,29	0,42	15,11	18,03	2,81	21,94
MLP 890	3 meses	hembra	3000	15,03	1,84	1,13	0,53	0,94	0,18	12,86	16,8	2,97	22,69
MLP 891	3 meses	hembra	3000	12,39	1,61	1,01	0,55	1,2	0,33	9,18	14,42	2,12	14,16
MLP 892	30 días		491,1	1,85	0,26	0,18	0,11	0,16	0,08	0,9	2,02	0,32	2,43
MLP 893	30 días		466,9	1,83	0,2	0,14	0,16	0,19	0,09	0,91	2,26	0,28	3,2
MLP 894	30 días		544,98	1,98	0,23	0,15	0,11	0,19	0,03	0,99	2,63	0,43	3,03
MLP 895	30 días		618,85	2,27	0,33	0,24	0,1	0,22	0,1	1,32	2,77	0,51	3,63
MLP 896	30 días		484,72	1,69	0,24	0,16	0,1	0,25	0,06	0,97	2,11	0,42	2,6

Apéndice 3 (continuación)

	edad	sexo	masa corporal	iltib.lat	ilfib.	femtib.	flex.cr.	pubisqfem.	am.	fibul.long.	tib.cran.	ext.dig.long.	gastroc.	flex.dig.
MLP 876	adulto	macho	22000	588,56	374	393,62	329,97	48,09	8,34	299,1	102,38	32,72	636,32	240,2
MLP 877	adulto	macho	20000	488,06	311,03	418,09	304,58	39,66	8,05	273,45	91,63	29,07	583,02	189,8
MLP 897	adulto	macho	18000	409,74	242,03	319,07	228,64	30,22	5,54	251,33	70,52	22,47	476,01	146,23
MLP 878	adulto	macho	19000	417,71	235,3	276,38	210,71	24,73	6,63	247,4	96,79	27,63	580,84	219,97
MLP 879	adulto	hembra	10500	118,89	164,49	151,93	56,62	27,56	1,85	86,89	41,54	13,69	205,25	91,15
MLP 880	adulto	hembra	15500	344,82	195,54	254,32	238,10	32,93	4,47	178,81	66,38	25,4	417,05	158,88
MLP 881	adulto	hembra	19300	446	298	359	255,00	39	8	180	76	28	576	----
MLP 882	8 meses	hembra	4900	104,7	37,07	96,42	45,44	12,76	1,67	26,51	20,71	5,73	88,13	40,53
MLP 883	8-10 meses*	macho	9600	246,18	134,7	182,4	144,60	15,69	5,25	126,11	41,89	14,77	313,44	92,36
MLP 884	5 meses	hembra	5000	99,57	63,85	90,1	56,91	9,13	2	54,26	23,6	7,76	120,83	46,34
MLP 885	5 meses	macho	4000	69,76	47,25	69,01	36,37	8,26	1,46	38,47	19,46	4,6	94,1	35,51
MLP 886	5 meses	macho	5000	99,17	71,65	98,98	51,80	8,4	2,29	59,53	28,95	7,08	145,03	44,92
MLP 887	5 meses	macho	5000	92,8	64,73	82,59	52,57	9,94	2,47	53,2	20,73	6,99	115,15	46,44
MLP 888	3 meses	hembra	3000	32,91	25,3	43,21	19,56	5,68	0,97	16,75	10,87	3,01	53,71	22,51
MLP 889	3 meses	hembra	4000	45,49	34,78	48,29	30,47	6,35	0,84	23,72	15,1	3,97	67,29	26,6
MLP 890	3 meses	hembra	3000	41,81	32,25	44,62	27,75	5,63	0,72	18,29	10,79	3,18	55,17	21,65
MLP 891	3 meses	hembra	3000	34,36	23,18	38,63	2,19	5,39	0,76	16,93	10,97	2,74	51,04	21,24
MLP 892	30 días	---	491,1	4,17	3,05	4,93	3,03	1,02	0,1	1,97	1,85	0,41	7,54	3,59
MLP 893	30 días	---	466,9	0,56	3,96	5,29	2,74	1,01	0,07	1,98	1,94	0,42	7,59	3,45
MLP 894	30 días	---	544,98	5,11	3,86	6	3,65	1,1	0,1	2,35	2,09	0,54	7,83	3,84
MLP 895	30 días	----	618,85	5,62	4,91	7,12	4,06	1,42	0,13	3,09	2,41	0,61	9,51	4,02
MLP 896	30 días	---	484,72	4,27	3,43	5,25	3,05	1,06	0,13	2,13	1,91	0,45	7,73	3,49

*edad aproximada

Apéndice 4. Principales acciones de los músculos

Acción Mús	culo
Extensión Cadera	<i>flexor cruris medialis y lateralis, iliotibialis lateralis, ischiofemoralis, puboischiofemoralis, caudofemoralis, iliofibularis</i>
Flexión Cadera	<i>iliotrocantericus caudalis, iliotrocantericus cranialis, iliotibialis cranialis, iliofemoralis externus</i>
Extensión F-TBT	<i>femorotibialis lateralis, femorotibialis medialis, femorotibialis internus</i>
Flexión F-TBT	<i>iliofibularis</i>
Extensión TBT-TMT	<i>gastrocnemius</i>
Flexión TBT-TMT	<i>fibularis longus, tibialis cranialis</i>
Extensión TMT-D	<i>extensor digitorum longus</i>
Flexión TMT-D	<i>flexor perforans et perforatus digiti II, flexor perforans et perforatus digiti III, flexor perforatus digiti II, flexor perforatus digiti III, flexor perforatus digiti IV, flexor hallucis longus, flexor digitorum longus</i>

Apéndice 5. Movimientos del miembro durante la locomoción lenta (caminar)

Fase de apoyo

El período durante el cual el miembro contacta con el suelo y los miembros deben soportar la masa corporal y evitar que las articulaciones se hiperflexionen (Jacobson y Hollyday, 1982; Gatesy, 1999a,b). Además de soportar el cuerpo, en esta fase el miembro debe generar la propulsión necesaria para avanzar, el miembro se mueve caudalmente con respecto al cuerpo, esto ocurre primariamente por el movimiento del tibirotarso y la flexión de la rodilla. En términos generales los movimientos que predominan son los de extensión de las articulaciones

Apenas el pie apoya en el suelo la cadera sufre una leve flexión (Gatesy, 1999a) para luego extenderse durante toda la fase de apoyo, actúan en la extensión los mm. *iliotibialis lateralis*, *puboisquiofemoralis*, *flexor cruris (medialis y lateralis)*. Los mm. *iliotrochantericus caudalis* y *medialis e iliofemoralis externus* también son activos y su acción probablemente es la cintura pélvica controlando la aducción del miembro (Jacobson y Hollyday, 1982; Gatesy, 1999b). También actúa el m. *ischiofemoralis* que además de extender la cadera podría estar involucrado en la estabilización de ésta junto con el m. *puboischiofemoralis*. El m. *iliofibularis* también contribuye en menor grado a la extensión de la cadera (Jacobson y Hollyday, 1982; Gatesy, 1999b). Al promediar la fase de apoyo se activa el músculo *caudofemoralis* (Gatesy, 1999b).

Los movimientos de la articulación F-TBT son más complejos (Gatesy, 1999b). Apenas comienza la fase de apoyo la articulación F-TBT sufre una leve flexión en la que actuarían los mm. *flexor cruris* e *iliofibularis*, y también podría contribuir el *gastrocnemius* (Gatesy, 1999b). Luego al promediar la fase de apoyo esta articulación se extiende siendo el grupo *femorotibialis* los que producen esta acción. La articulación TBT-TMT es extendida durante este período por la actividad del m. *gastrocnemius* principalmente. Esta región distal del miembro es la que genera la fuerza necesaria para empujar el cuerpo lejos del punto de contacto con el suelo (Jacobson y Hollyday, 1982). La extensión del TBT-TMT es acompañado por la movilización en dirección caudal del tarso metatarso lo que contribuiría a que se produzca la propulsión hacia adelante (Jacobson y Hollyday, 1982).

Fase de balanceo

El período durante el cual el miembro no contacta con el suelo. Durante este período el miembro es levantado del suelo, para lo cual se flexionan las articulaciones (Jacobson y Hollyday, 1982; Piazza et al., 2006) y es llevado hacia delante y comienza a extenderse para ser alargado y acercarlo nuevamente al suelo e iniciar una nueva fase de apoyo.

Al comienzo de la fase se produce una simultánea flexión de la cadera, F-TBT y TBT-TMT, los músculos que actúan son los mm. *iliotibialis cranialis*, *iliofibularis* y *tibialis cranialis*, produciendo la flexión en la cadera, articulación F-TBT y TBT-TMT respectivamente.

La flexión de la articulación F-TBT en las aves es siempre importante ya que la rápida flexión de esta articulación permite que el miembro sea levantado del suelo y además es el principal movimiento a partir del cual el miembro es llevado hacia delante (Jacobson y Hollyday, 1982; Cracraft, 1971; Gatesy y Biewener, 1991).

Al avanzar la fase de balanceo se produce la rápida extensión de la articulación F-TBT se extiende rápidamente produciendo el balanceo hacia adelante del miembro y son los mm. *femorotibialis* los que producen principalmente este movimiento (Jacobson y Hollyday, 1982). Mientras esto sucede la cadera se mantiene flexionada ayudando a mantener elevado el miembro, la articulación TBT-TMT también está flexionada.

El siguiente movimiento es la extensión de la cadera y del TBT-TMT para llegar finalmente al contacto con el suelo. En este momento se activan los mm. *puboischiofemorales*, *iliotibialis lateralis*, *flexor cruris*, *iliofibularis*. En la extensión del TBT-TMT actúa principalmente el m. *gastrocnemius* y contribuyen también el m. *fibularis longus* y los flexores de los dígitos (Jacobson y Hollyday, 1982). La activación de estos músculos ocurre previamente a que el miembro contacte con el suelo y esto es observado en numerosos vertebrados (Jacobson y Hollyday, 1982). Esto se interpreta como una manera de preparar y fortalecer el miembro para el inmediato contacto con el suelo que conlleva a sostener el cuerpo del animal sobre un pie (Jacobson y Hollyday, 1982 y bibliografía allí citada).

Apéndice 6. Medidas (mm) tomadas en el Fémur de cada individuo

	Fémur								
	FLT	FLM	FL	FDLM	FDAP	FPCC	FPLM	FCCM	FCCL
MLP 876	215,46	196,46	191,33	25,8	24,93	51,23	58,98	55,85	44,87
MLP 877	221,63	218,01	197,61	22,13	25,37	52,92	63,44	49,73	58,39
MLP 897	199,29	180,68	196,5	21,12	22,49	45,32	55,82	41,86	51,98
MLP 878	224,15	217,18	194,87	27,9	28,21	61,38	68,2	50,57	62,79
MLP 879	199,75	195,32	179,39	24,65	22,7	43,39	56,09	42,5	49,45
MLP 880	202,41	200,17	182,82	17,39	21,14	43,91	54,48	39,81	48,47
MLP 881	202,69	198,19	183,3	20,29	24,14	47,41	56,02	44,87	50,93
MLP 882	166,15	161,82	149,85	19,94	16,06	36,36	43,98	34,26	40,02
MLP 884	143,87	139,9	130,09	11,38	12,62	30,77	34,73	30,02	31,58
MLP 885	139,37	135,8	126,53	12,67	13,41	30,02	34,99	27,87	32,37
MLP 886	146,78	142,35	133,88	12,23	13,68	27,9	34,37	28,26	33,17
MLP 887	113,71	112,25	101,62	13,84	11,65	30,02	35,6	28,67	32,89
MLP 888	115,78	105,37	113,8	9,73	10,73	23,07	31,16	23,42	26,66
MLP 889	124,22	114,68	121,8	12,2	11,74	26,9	31,59	24,23	29
MLP 890	116,23	106,11	113,89	9,6	10,44	26,02	30,1	23,78	28,05
MLP 891	122,12	111,57	118,47	11,84	10,5	25,55	30,14	24,37	28,46
MLP 892	62,7	57,19	61,64	5,59	5,84	13,04	16,79	12,66	14,31
MLP 893	63,07	57,58	62,16	6,03	5,74	13,66	16,5	12,18	14,1
MLP 894	67,28	61,94	66,04	6,53	6,06	12,76	17,97	12,25	15,62
MLP 895	69,74	63	67,69	6,99	7,71	14,69	17,39	13,45	16
MLP 896	64,78	58,56	62,86	5,97	6,32	14,88	16,37	12,68	14,66

Abreviaturas: **FLT**: longitud total del fémur, tomada entre los puntos extremos de la región proximal y distal, **FLM**: longitud medial del fémur, tomada entre el *caput femoris* y el *condylus femoralis medialis*, **FL**: longitud medial tomada desde el *caput femoris* al punto distal más extremo, **FDLM**: diámetro latero-medial del *corpus femoralis*, tomado en la mitad de la longitud total, **FDAP**: diámetro cráneo-caudal del *corpus femoralis*, tomado en la mitad de la longitud total, **FPCC**: ancho cráneo-caudal del extremo proximal, tomado entre el punto más sobresaliente del *trochanter* y el *caput femoris*, **FPLM**: ancho latero-medial del extremo distal, tomado entre los puntos sobresalientes laterales de ambos condilos, **FCCM**: ancho cráneo-caudal del *condylus femoralis medialis*, tomado entre los puntos sobresalientes del cóndilo en vista distal, **FCCL**: ancho cráneo-caudal del *condylus femoralis lateralis*, tomado entre los puntos sobresalientes del cóndilo en vista distal.

Apéndice 6 (continuación). Medidas tomadas en el Tibiotarso de cada individuo

		Tibiotarso					
TLT		TDLM	TDAP	TPCC	TPLM	TDCC	TDDLm
MLP 876	322,9	28,32	20,65	86,49	45,7	38,85	38,51
MLP 877	334	27,85	19,63	83,82	50,77	35,7	39,99
MLP 897	315,3	24,09	17,9	5,79	43,26	34,76	33,82
MLP 878	360	31,63	22,84	95,52	52,33	42,45	39,44
MLP 879	297,5	25,12	18,41	75,72	42,77	34,05	36,32
MLP 880	308,7	23,37	16,45	76,94	41,84	34,13	34,44
MLP 881	312,6	20,74	20,34	74,24	42,98	36,25	35,85
MLP 882	258,23	16,73	15,03	55,45	31,06	30,14	31,38
MLP 884	219,62	15,81	13,31	45,67	24,59	25,01	29,38
MLP 885	216,3	14,91	11,97	47,62	25,78	23,91	29,31
MLP 886	222,13	16,31	16,67	49,57	26,71	24,95	31,87
MLP 887	218,68	16,11	11,8	50,57	27,14	25,45	28,71
MLP 888	180,69	11,88	9,83	37,8	23,87	20,78	25,17
MLP 889	193,98	12,43	12,33	39,73	25,4	21,9	26,46
MLP 890	175,65	12,3	9,65	38,74	23,4	21,26	24,91
MLP 891	189,08	12,94	10,95	38,53	24,8	22,22	25,46
MLP 892	96,27	6,63	5,88	20,15	13,81	11,68	15,46
MLP 893	95,52	6,26	5,09	19,52	13,48	11,17	14,93
MLP 894	101,65	6,98	5,7	19,77	14,34	11,25	16,25
MLP 895	104,14	7,1	6,32	22,04	14,43	13,29	16,97
MLP 896	98,5	6,44	5,39	20,67	13,18	11,73	15

Abreviaturas: **TLA**: longitud total axial, tomado desde la región articular proximal hasta el extremo mas sobresaliente de la región distal, **TDLM**: diámetro latero-medial del *corpus tibialis*, tomado hacia la mitad de la longitud axial, **TDAP**: diámetro cráneo-caudal del *corpus tibialis*, tomado hacia la mitad de la longitud axial (no esquematizada), **TPCC**: ancho cráneo-caudal de la región proximal, tomado desde el punto más extremo de la *crista cnemialis cranialis* hasta el punto más extremo del borde caudal, **TPLM**: ancho latero-medial de la región proximal, tomado entre los puntos extremos, **TDCC**: ancho cráneo-caudal de la región distal tomado entre puntos extremos, **TDDLm**: ancho latero-medial del extremo distal tomado entre puntos extremos.

Apéndice 6 (continuación). Medidas tomadas en el Tarsometatarso de cada individuo.

	Ta		rsometatarso					
	TTLT	TTDLM	TTDCC	TTPL	M	TTPCC	TTAL	M
MLP 876	308,65	16,64 1	8,98	38,35 38,	35 3	9,74		
MLP 877	312	17,77 1	8,66	37,97 37,	97 3	8,74		
MLP 897	304,9 1	4,46 1	5,25	43,05 34,	73	36,1		
MLP 878	319,55	17,65 2	1,26	43,84 43,	84	41,4		
MLP 879	281,35	16,23 1	5,64	32,86 32,	86 3	5,98		
MLP 880	295,45	19,7 17	,28 38	,2	38,2 53	,54		
MLP 881	300,35	16,21	16,12	37,36 37	,6 35	,82		
MLP 882	252,65	13,72	13,93	36,31 28	,6 31	,46		
MLP 884	207,88	16	13,57	34,67	27,5	28,6		
MLP 885	211,23	12,84	10,99	32,07 28	,6 28	,81		
MLP 886	220,06	13,93 1	2,67	34,92 26,	17 2	6,91		
MLP 887	217,96	14,34 1	1,81	32,78 26,	69 2	8,86		
MLP 888	168,89 9,	72	8,38	27,52 22,	49 2	2,16		
MLP 889	188,67	11,34 1	0,72	29,79 24,	96	5,25		
MLP 890	164,05	9,7	8,87	28,95 23,	27 2	3,87		
MLP 891	179,33	11,15	10,32 30	,4	24,52 24	,6		
MLP 892	81,02	5,7	4,14	16,92 12,	53 1	4,39		
MLP 893	84,51 5,	54	4,78 1	5,74	13,92	13,99		
MLP 894	84,3 6,	46	4,7 1	6,96	12,02	14,68		
MLP 895	89,37 6,	13	5,16 1	8,24	13,87	14,51		
MLP 896	83,74 6,	17	4,81 1	7,04	12,95	14,23		

Abreviaturas: **TTLT**: longitud total, tomada entre los extremos más salientes de las regiones proximal y distal, **TTDLM**: diámetro latero-medial del *corpus tarsometatarsi*, tomado en la mitad de la longitud total, **TTDCC**: diámetro craneo-caudal del *corpus tarsometatarsi*, tomado en la mitad de la longitud total, **TTPLM**: ancho latero-medial de la región proximal, tomado entre los extremos mesosarriales y en vista proximal, **TTPCC**: ancho craneo-caudal de la región proximal, tomado desde el punto más saliente del *hypotarsus* y del borde craneal, en vista proximal, **TTALM**: ancho latero-medial del extremo distal, tomado entre los puntos más salientes.

Apéndice 7. Estadística descriptiva de cada músculo en las aves de un mes de edad.

	mc	iltroc.caud.	iltroc.cran.	iltroc.med.	ilfem.int.	ilfem.ext.	obt.lat.	obt.med	caudfem.	isqufem.	iltib.cran
Media 52	1,40	1,92	0,25	0,17	0,12	0,20 0,0	7	1,02	2,36	0,39	2,98
Error típico	27,65	0,10	0,02	0,02	0,01	0,02 0,0	1	0,08	0,15	0,04	0,21
Mediana 49	1,00	1,85	0,24	0,16	0,11	0,19 0,0	8	0,97	2,26	0,42	3,03
Desviación estándar	61,83 0	,22	0,05	0,04	0,03	0,03 0,0	3	0,17	0,33	0,09	0,48
Varianza de la muestra	3822,80	0,05	0,002	0,002	0,001	0,001 0,001	0,030	0,107	0,008	0,230	
Rango 15	2,00	0,58	0,13	0,10	0,06	0,09 0,0	7	0,42	0,75	0,23	1,20
Mínimo 4	67,00	1,69	0,20	0,14	0,10	0,16 0,0	3	0,90	2,02	0,28	2,43
Máximo 61	9,00	2,27	0,33	0,24	0,16	0,25 0,1	0	1,32	2,77	0,51	3,63
Suma 2	607,00	9,62	1,26	0,87	0,58	1,01 0,36	5,09	11,79	1,96	14,89	
n 5		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5

	iltib.lat ilf	ib.	femtib. f	lex.cr.	pubisqufem.	am.	fibul.long.	tib.cran.	ext.dig.long.	gastroc.	flex.dig.
Media 3	,95	3,84	5,72	3,31	1,12	0,11 2,3	0	2,04	0,49	8,04	3,68
Error típico	0,89	0,31	0,39	0,24	0,08	0,01 0,2	1	0,10	0,04	0,37	0,11
Mediana 4	,27	3,86	5,29	3,05	1,06	0,10 2,1	3	1,94	0,45	7,73	3,59
Desviación estándar	1,99 0	,70	0,88	0,54	0,17	0,03 0,4	7	0,22	0,09	0,83	0,24
Varianza de la muestra	3,944	0,488	0,767	0,287	0,029	0,001 0,217	0,051	0,007	0,688	0,060	
Rango 5	,06	1,86	2,19	1,32	0,41	0,06 1,1	2	0,56	0,20	1,97	0,57
Mínimo 0,5	6	3,05	4,93	2,74	1,01	0,07 1,9	7	1,85	0,41	7,54	3,45
Máximo 5	,62	4,91	7,12	4,06	1,42	0,13 3,0	9	2,41	0,61	9,51	4,02
Suma 19,7	3	19,21	28,59	16,53	5,61	0,53 11,52	10,20	2,43	40,20	18,39	
n 5		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5

Apéndice 7 (continuación). Estadística descriptiva de cada músculo en las aves de tres meses de edad.

m	c	iltroc.caud.	iltroc.cran.	iltroc.med.	ilfem.int.	ilfem.ext.	obt.lat.	obt.med	caudfem.	isqufem.	iltib.cran
Media 32	50,00	14,52	1,92	1,08	0,61	1,17	0,33	11,82	15,56	2,60	18,46
Error típico	250,00	1,15	0,23	0,07	0,05	0,08	0,05	1,35	1,14	0,19	2,24
Mediana 30	00,00	14,09	1,74	1,07	0,58	1,22	0,36	11,49	15,61	2,65	18,49
Desviación estándar	500,00	2,29	0,47	0,14	0,09	0,15	0,11	2,70	2,28	0,38	4,48
Varianza de la muestra	250000,00	5,25	0,22	0,02	0,01	0,02	0,01	7,27	5,18	0,14	20,06
Rango 10	00,00	5,14	1,00	0,33	0,21	0,35	0,24	5,93	5,04	0,85	8,53
Mínimo 30	00,00	12,39	1,61	0,92	0,53	0,94	0,18	9,18	12,99	2,12	14,16
Máximo 40	00,00	17,53	2,61	1,25	0,74	1,29	0,42	15,11	18,03	2,97	22,69
Suma 130	00,00	58,09	7,69	4,31	2,43	4,66	1,32	47,26	62,24	10,38	73,83
n 4		4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
iltib.lat		ilfib.	femtib.	flex.cr.	pubisqufem.	am.	fibul.long.	tib.cran.	ext.dig.long.	gastroc.	flex.dig.
Media 38,6	4	28,88	43,69	19,99	5,76	0,82	18,92	11,93	3,23	56,80	23,00
Error típico	3,00	2,76	2,00	6,37	0,21	0,06	1,64	1,06	0,26	3,60	1,23
Mediana 38,0	9	28,78	43,92	23,66	5,66	0,80	17,61	10,92	3,10	54,44	22,08
Desviación estándar	6,00	5,52	3,99	12,74	0,41	0,11	3,27	2,11	0,53	7,20	2,46
Varianza de la muestra	36,04	30,49	15,95	162,36	0,17	0,01	10,70	4,46	0,28	51,81	6,04
Rango 12,5	8	11,60	9,66	28,28	0,96	0,25	6,97	4,31	1,23	16,25	5,36
Mínimo 32,9	1	23,18	38,63	2,19	5,39	0,72	16,75	10,79	2,74	51,04	21,24
Máximo 45,4	9	34,78	48,29	30,47	6,35	0,97	23,72	15,10	3,97	67,29	26,60
Suma 1	54,57	115,51	174,75	79,97	23,05	3,29	75,69	47,73	12,90	227,21	92,00
n 4		4	4	4	4	4	4	4	4	4	4

Apéndice 7 (continuación). Estadística descriptiva de cada músculo en las aves de cinco meses de edad.

m	c	iltroc.caud.	iltroc.cran.	iltroc.med.	ilfem.int.	ilfem.ext.	obt.lat.	obt.med	caudfem.	isqufem.	iltib.cran	
Media 4	750,00	21,47	2,84	1,41	1,20	2,35	0,60	23,46	24,58	3,86	30,92	
Error típico	250,00	2,00	0,43	0,05	0,10	0,19	0,08	2,33	3,06	0,36	3,44	
Mediana 5	000,00	22,48	3,06	1,42	1,14	2,32	0,54	25,01	26,56	3,86	33,76	
Desviación estándar	500,00	4,0	0	0,86	0,09	0,20	0,38	0,16	4,66	6,12	0,72	6,88
Varianza de la muestra	250000,00	16,01	0,75	0,01	0,04	0,15	0,02	21,73	37,46	0,51	47,39	
Rango 1	000,00	9,27	2,01	0,23	0,45	0,83	0,34	10,42	13,87	1,37	14,81	
Mínimo 4	000,00	15,82	1,61	1,29	1,03	1,96	0,49	16,69	15,66	3,17	20,67	
Máximo 5	000,00	25,09	3,62	1,52	1,48	2,79	0,83	27,11	29,53	4,54	35,48	
Suma 19	000,00	85,86	11,35	5,64	4,78	9,38	2,39	93,82	98,31	15,43	123,67	
n 4		4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	
ilt	ib.lat	ilfib.	femtib.	flex.cr.	pubisqufem.	am.	fibul.long.	tib.cran.	ext.dig.long.	gastroc.	flex.dig.	
Media 90,33		61,87	85,17	49,41	8,93	2,06	51,37	23,19	6,61	118,78	43,30	
Error típico	7,03	5,18	6,34	4,49	0,39	0,22	4,52	2,11	0,69	10,47	2,62	
Mediana 95,99		64,29	86,35	52,19	8,77	2,15	53,73	22,17	7,04	117,99	45,63	
Desviación estándar 14,06		10,35	12,69	8,98	0,77	0,44	9,03	4,22	1,38	20,94	5,24	
Varianza de la muestra	197,58	107,16	160,94	80,66	0,60	0,19	81,57	17,77	1,91	438,51	27,47	
Rango 29,81		24,40	29,97	20,54	1,68	1,01	21,06	9,49	3,16	50,93	10,93	
Mínimo 69,76		47,25	69,01	36,37	8,26	1,46	38,47	19,46	4,60	94,10	35,51	
Máximo 99,57		71,65	98,98	56,91	9,94	2,47	59,53	28,95	7,76	145,03	46,44	
Suma 361	,30	247,48	340,68	197,65	35,73	8,22	205,46	92,74	26,43	475,11	173,21	
n 4		4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	

Apéndice 7 (continuación). Estadística descriptiva de cada músculo en las aves de ocho meses de edad.

	mc	iltroc.caud.	iltroc.cran.	iltroc.med.	ilfem.int.	ilfem.ext.	obt.lat.	obt.med	caudfem.	isqufem.	iltib.cran
Media 7	250,00	42,61	3,88	2,75	1,89	4,17	0,91	42,30	55,01	7,46	57,08
Error típico	2350,00	16,58	1,18	0,28	0,63	1,71	0,20	16,46	29,90	1,70	28,12
Mediana 7	250,00	42,61	3,88	2,75	1,89	4,17	0,91	42,30	55,01	7,46	57,08
Desviación estándar	3323,40	23,45	1,66	0,40	0,88	2,41	0,28	23,28	42,28	2,40	39,77
Varianza de la muestra	11045000,00	549,79	2,76	0,16	0,78	5,81	0,08	541,86	1787,42	5,78	1581,47
Rango 4	700,00	33,16	2,35	0,57	1,25	3,41	0,40	32,92	59,79	3,40	56,24
Mínimo 4	900,00	26,03	2,70	2,46	1,26	2,46	0,71	25,84	25,11	5,76	28,96
Máximo 9	600,00	59,19	5,05	3,03	2,51	5,87	1,11	58,76	84,90	9,16	85,20
Suma 14	500,00	85,22	7,75	5,49	3,77	8,33	1,82	84,60	110,01	14,92	114,16
n	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	iltib.lat	ilfib.	femtib.	flex.cr.	pubisqufem.	am.	fibul.long.	tib.cran.	ext.dig.long.	gastroc.	flex.dig.
Media 175	,44	85,89	139,41	95,02	14,23	3,46	76,31	31,30	10,25	200,79	66,45
Error típico	70,74	48,82	42,99	49,58	1,47	1,79	49,80	10,59	4,52	112,66	25,92
Mediana 175	,44	85,89	139,41	95,02	14,23	3,46	76,31	31,30	10,25	200,79	66,45
Desviación estándar 100	,04	69,03	60,80	70,12	2,07	2,53	70,43	14,98	6,39	159,32	36,65
Varianza de la muestra	10008,30	4765,81	3696,28	4916,35	4,29	6,41	4960,08	224,30	40,86	25382,30	1343,17
Rango 141	,48	97,63	85,98	99,16	2,93	3,58	99,60	21,18	9,04	225,31	51,83
Mínimo 104	,70	37,07	96,42	45,44	12,76	1,67	26,51	20,71	5,73	88,13	40,53
Máximo 246	,18	134,70	182,40	144,60	15,69	5,25	126,11	41,89	14,77	313,44	92,36
Suma 350	,88	171,77	278,82	190,04	28,45	6,92	152,62	62,60	20,50	401,57	132,89
n	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

Apéndice 7 (continuación). Estadística descriptiva de cada músculo en las aves adultas.

	mc	iltroc.caud.	iltroc.cran.	iltroc.med.	ilfem.int.	ilfem.ext.	obt.lat.	obt.med	caudfem.	isqufem.	iltib.cran
Media 17	757,14	117,53	11,24	7,85	4,80	10,62	2,43	130,50	116,79	17,60	148,03
Error típico	1420,74	14,00	1,44	0,89	0,50	1,10	0,26	21,70	16,90	1,74	21,20
Mediana 19	000,00	115,85	11,70	7,50	5,00	10,12	2,06	122,03	110,82	18,66	141,90
Desviación estándar	3758,93	37,0	3	3,81	2,36	1,33	2,71	0,68	57,41	4,61	56,09
Varianza de la muestra	14129523,81	1371,47	14,53	5,57	1,76	7,32	0,47	3295,89	1999,24	21,30	3146,60
Rango 11	500,00	115,84	10,10	5,63	3,77	7,82	1,61	161,38	130,17	13,88	166,80
Mínimo 10	500,00	48,08	5,15	5,01	2,68	7,60	1,69	30,62	32,63	9,12	50,43
Máximo 22	000,00	163,92	15,25	10,64	6,45	15,42	3,30	192,00	162,80	23,00	217,23
Suma 124	300,00	822,71	78,71	54,97	33,60	63,69	16,99	913,50	817,51	123,18	1036,24
n 7		7	7	7	7	6	7	7	7	7	7
	iltib.lat	ilfib.	femtib.	flex.cr.	pubisqufem.	am.	fibul.long.	tib.cran.	ext.dig.long.	gastroc.	flex.dig.
Media 401,97		260,06	310,34	231,95	34,60	6,13	216,71	77,89	25,57	496,36	174,37
Error típico	55,18	27,28	34,63	33,33	3,07	0,90	27,51	7,95	2,31	56,07	22,07
Mediana 417,71		242,03	319,07	238,10	32,93	6,63	247,40	76,00	27,63	576,00	174,34
Desviación estándar	145,99	72,1	7	91,63	88,18	8,12	72,78	21,05	6,11	148,34	54,05
Varianza de la muestra	21312,41	5209,05	8395,81	7775,81	65,98	5,62	5297,54	442,91	37,38	22004,56	2921,68
Rango 469,67		209,51	266,16	273,35	23,36	6,49	212,21	60,84	19,03	431,07	149,05
Mínimo 118,89		164,49	151,93	56,62	24,73	1,85	86,89	41,54	13,69	205,25	91,15
Máximo 588,56		374,00	418,09	329,97	48,09	8,34	299,10	102,38	32,72	636,32	240,20
Suma 2	813,78	1820,39	2172,41	1623,62	242,19	42,88	1516,98	545,24	178,98	3474,49	1046,23
n 7		7	7	7	7	7	7	7	7	7	6

Apéndice 8. Estadística descriptiva de las medidas tomadas (mm) en los huesos del miembro posterior en cada edad (excepto aves de ocho meses cuyo n=1 impide realizar estos análisis).

a. Aves de un mes de edad (n=5)

Fémur									
	FLT F	LM	FL	FDLM	FDAP	FPCC	FPLM	FCCM	FCCL
Media	65,51 59	,65	64,08	6,22	6,33	13,81	17,00	12,64	14,94
Error típico	1,33 1	,18	1,18	0,24	0,36	0,43	0,30	0,23	0,37
Mediana	64,78 58	,56	62,86	6,03	6,06	13,66	16,79	12,66	14,66
Desviación estándar	2,98 2	,65	2,65	0,54	0,80	0,95	0,67	0,51	0,83
Varianza de la muestra	8,85 7	,00	7,00	0,30	0,64	0,91	0,45	0,26	0,69
Rango	7,04 5	,81	6,05	1,40	1,97	2,12	1,60	1,27	1,90
Mínimo	62,70 57	,19	61,64	5,59	5,74	12,76	16,37	12,18	14,10
Máximo	69,74 63	,00	67,69	6,99	7,71	14,88	17,97	13,45	16,00
Suma	327,57 29	8,27	320,39	31,11	31,67	69,03	85,02	63,22	74,69

Tibiotarso								
	TLA	TDLM	TDAP	TPCC	TPLM	TDCC	TDDL	TDDL
Media	98,50 6	,68	5,68	20,43	13,85	11,82	15,72	
Error típico	1	,29	0,16	0,21	0,45	0,24	0,38	0,39
Mediana	9	7,04	6,63	5,70	20,15	13,81	11,68	15,46
Desviación estándar	2	,87	0,35	0,47	1,00	0,54	0,86	0,87
Varianza de la muestra	8	,26	0,13	0,22	1,00	0,29	0,73	0,76
Rango	6	,60	0,84	1,23	2,52	1,25	2,12	2,04
Mínimo	9	6,06	6,26	5,09	19,52	13,18	11,17	14,93
Máximo	10	2,66	7,10	6,32	22,04	14,43	13,29	16,97
Suma	49	2,52	33,41	28,38	102,15	69,24	59,12	78,61

Tarsometatarso							
	TTLT	TTDLM	TTDCC	TTPLM	TTGCC	TTALM	
Media	84,59	6,00	4,72	16,98	13,06	14,36	
Error típico	1,35	0,17	0,16	0,40	0,37	0,12	
Mediana	84,30	6,13	4,78	16,96	12,95	14,39	
Desviación estándar	3,02	0,37	0,37	0,88	0,83	0,26	
Varianza de la muestra	9,10	0,14	0,14	0,78	0,69	0,07	
Rango	8,35	0,92	1,02	2,50	1,90	0,69	
Mínimo	81,02	5,54	4,14	15,74	12,02	13,99	
Máximo	89,37	6,46	5,16	18,24	13,92	14,68	
Suma	422,94	30,00	23,59	84,90	65,29	71,80	

Apéndice 8 (continuación).

b. Aves de tres meses de edad (n=4)

Femur									
F	LT	FLM	FL	FDLM	FDAP	FPC	FPLM	FCCM	FCCL
Media 119	,59	109,43	116,99	10,84	10,85	25,39	30,75	23,95	28,04
Error típico	2,11	2,23	1,94	0,68	0,3	0	0,82	0,37	0,50
Mediana 119	,18	108,84	116,18	10,79	10,62	25,79	30,65	24,01	28,26
Desviación estándar	4,23	4,46	3,88	1,37	0,60	1,64	0,75	0,43	1,00
Varianza de la muestra	17,88	19,88	15,04	1,87	0,37	2,69	0,56	0,19	1,00
Rango 8,4	4	9,31	8,00	2,60	1,30	3,8	3	1,49	0,95
Mínimo 115	,78	105,37	113,80	9,60	10,44	23,07	30,10	23,42	26,66
Máximo 124	,22	114,68	121,80	12,20	11,74	26,90	31,59	24,37	29,00
Suma 478	,35	437,73	467,96	43,37	43,41	101,54	122,99	95,80	112,17

Tibiotarso									
		TLA	TDLM	TDAP	TPCC	TPLM	TDCC	TDLM	
Media	1	83,56	12,39	10,6	9	38,70	24,37	21,54	25,50
Error típico		4,57	0,22		0,62	0,40	0,45	0,32	0,34
Mediana	1	83,88	12,37	10,3	9	38,64	24,34	21,58	25,32
Desviación estándar		9,14	0,44		1,24	0,8	0	0,90	0,68
Varianza de la muestra		83,48	0,19		1,53	0,63	0,81	0,42	0,46
Rango		20,58	1,06		2,68	1,93	2,00	1,44	1,55
Mínimo		172,95	11,88		9,65	37,80	23,40	20,78	24,91
Máximo	1	93,53	12,94	12,3	3	39,73	25,40	22,22	26,46
Suma	7	34,23	49,55	42,7	6	154,80	97,47	86,16	102,00

Tarsometatarso							
		TTLT	TTDLM	TTDCC	TTPLM	TTPC	TTALM
Media		175,24	10,48	9,57	29,17	23,81	18,97
Error típico		5,50	0,44	0,56	0,62	0,57	4,60
Mediana		174,11	10,44	9,60	29,37	23,90	23,02
Desviación estándar		10,99	0,89	1,12	1,25	1,13	9,20
Varianza de la muestra		120,88	0,79	1,26	1,56	1,29	84,71
Rango		24,62	1,64	2,34	2,88	2,47	19,35
Mínimo		164,05	9,70	8,38	27,52	22,49	5,25
Máximo	1	88,67	11,34	10,7	2	30,40	24,96
Suma	7	00,94	41,91	38,2	9	116,66	95,24

Apéndice 8 (continuación).

c. Aves de cinco meses de edad (n=4)

Fémur											
	FLT	FLM	FL	FDLM	FDAP	FPCC	FPLM	FCCM	FCCL		
Media 1	35,93	132,58	123,03	12,53	12,84	29,68	34,92	28,71	32,50		
Error típico	7,56	6,91	7,29	0,51	0,46	0,62	0,2	6	0,47	0,35	
Mediana 1	41,62	137,85	128,31	12,45	13,02	30,02	34,86	28,47	32,63		
Desviación estándar	15,13	13,82	14,59	1,02	0,91	1,24	0,52	0,94	0,70		
Varianza de la muestra	228,78	190,90	212,73	1,05	0,83	1,53	0,27	0,88	0,49		
Rango 33,0	7	30,10	32,26	2,46	2,03	2,87	1,23	2,15	1,59		
Mínimo 1	13,71	112,25	101,62	11,38	11,65	27,90	34,37	27,87	31,58		
Máximo 1	46,78	142,35	133,88	13,84	13,68	30,77	35,60	30,02	33,17		
Suma	543,73	530,30	49	2,12	50,12	51,36	118,71	1	39,69	114,82	130,01

T ibiotarso								
	TLA	TDLM	TDAP	TPCC	T PLM	TDCC	TDLM	
Media	224,10	15,79	13,44	48,36	26,06	24,83	29,82	
Error típico	1,29	0,31	1,13	1,09	0,56	0,3	3	0,70
Mediana	224,43	15,96	12,64	48,60	26,25	24,98	29,35	
Desviación estándar	2,58	0,62	2,26	2,17	1,13	0,6	5	1,40
Varianza de la muestra	6,65	0,38	5,10	4,71	1,28	0,43	1,96	
Rango	6,24	1,40	4,87	4,90	2,55	1,5	4	3,16
Mínimo	220,66	14,91	11,80	45,67	24,59	23,91	28,71	
Máximo	226,90	16,31	16,67	50,57	27,14	25,45	31,87	
Suma	896,41	63,14	53,75	193,43	104,22	99,32	119,27	

Tarsometatarso							
	TTLT	TTDLM	TTDCC	TTPLM	TTPCC	TTALM	
Media	214,28	14,28	12,26	33,61	27,24	28,30	
Error típico	2,85	0,66	0,56	0,70	0,53	0,4	7
Mediana	214,60	14,14	12,24	33,73	27,10	28,71	
Desviación estándar	5,69	1,31	1,11	1,40	1,06	0,9	3
Varianza de la muestra	32,40	1,72	1,23	1,97	1,12	0,87	
Rango	12,18	3,16	2,58	2,85	2,43	1,9	5
Mínimo	207,88	12,84	10,99	32,07	26,17	26,91	
Máximo	220,06	16,00	13,57	34,92	28,60	28,86	
Suma	857,13	57,11	49,04	134,44	108,96	113,18	

Apéndice 8 (continuación).

d. Aves de ocho meses (n=1)

Fémur								
FLT	FLM	FL	FDLM	FDAP	FPCC	FPLM	FCCM	FCCL
166,15	161,82	149,85	19,94	16,06	36,36	43,98	34,26	40,02

Tibiotarso								
T	LA	TDLM	TDAP	TPCC	TPLM	TDCC	TDLM	
	267,85	16,73	15,03	55,45	31,06	3	0,14	31,38

Tarsometatarso						
TTLT	TTDLM	TTDCC	TTPLM	TTPCC	TTALM	
252,65	13,72	13,93	36,31	28,6	31,46	

Apéndice 8 (continuación).
c. Aves adultas (n=7)

Fémur									
	FLT	FLM	FL	FDLM	FDAP	FPCC	FPLM	FCCM	FCCL
Media 20	9,34	200,86	189,40	22,75	24,14	49,37	59,00	46,46	52,41
Error típico	4,06	4,94	2,81	1,36	0,88	2,42	1,90	2,18	2,32
Mediana 20	2,69	198,19	191,33	22,13	24,14	47,41	56,09	44,87	50,93
Desviación estándar	10,75	13,07	7,44	3,59	2,33	6,40	5,04	5,76	6,15
Varianza de la muestra	115,51	170,89	55,36	12,88	5,42	41,02	25,37	33,22	37,84
Rango 2	4,86	37,33	18,22	10,51	7,07	17,99	13,72	16,04	17,92
Mínimo 19	9,29	180,68	179,39	17,39	21,14	43,39	54,48	39,81	44,87
Máximo 22	4,15	218,01	197,61	27,90	28,21	61,38	68,20	55,85	62,79
Suma 146	5,38	1406,01	1325,82	159,28	168,98	345,56	413,03	325,19	366,88

Tibiotarso							
	TLA	TDLM	TDAP	TPCC T	PLM TDCC	TDLM	
Media	328,09	25,87	19,46	71,22	45,66	36,60	36,91
Error típico	6,99	1,37	0,79	11,26	1,59	1,16	0,92
Mediana	324,40	25,12	19,63	76,94	43,26	35,70	36,32
Desviación estándar	18,49	3,64	2,09	29,79	4,21	3,06	2,43
Varianza de la muestra	341,85	13,23	4,37	887,60	17,75	9,37	5,93
Coefficiente de asimetría	0,61	0,27	0,22	-2,29	0,99	1,41	0,06
Rango	50,70	10,89	6,39	89,73	10,49	8,40	6,17
Mínimo	307,60	20,74	16,45	5,79	41,84	34,05	33,82
Máximo	358,30	31,63	22,84	95,52	52,33	42,45	39,99
Suma	2296,65	181,12	136,22	498,52	319,65	256,19	258,37

Tarsometatarso						
	TTLT	TTDLM	TTDCC	TTPLM	TTPCC	TTALM
Media	303,18	16,95	17,60	38,80	37,65	40,19
Error típico	4,69	0,62	0,82	1,40	1,30	2,37
Mediana	304,90	16,64	17,28	38,20	37,97	38,74
Desviación estándar	12,40	1,64	2,16	3,70	3,43	6,27
Varianza de la muestra	153,83	2,68	4,68	13,68	11,78	39,26
Rango	38,20	5,24	6,01	10,98	10,98	17,72
Mínimo	281,35	14,46	15,25	32,86	32,86	35,82
Máximo	319,55	19,70	21,26	43,84	43,84	53,54
Suma	2122,25	118,66	123,19	271,63	263,55	281,32

Apéndice 9. Masa corporal. (a) Masa corporal medida en cada individuo; (b) Media, Desvío y varianza de la masa corporal en cada edad.

A.

Edad Ej	emplar	Masa (g)
M	LP 876	22000
M	LP 877	20000
	MLP 897	18000
adulto M	LP 878	19000
M	LP 879	10500
M	LP 880	15500
M	LP 881	19300
8 meses	MLP 882	4900
8 meses*	MLP 883	9600
M	LP 884	5000
5 meses	MLP 885	4000
M	LP 886	5000
M	LP 887	5000
M	LP 888	3000
3 meses	MLP 889	4000
M	LP 890	3000
M	LP 891	3000
M	LP 892	491
M	LP 893	467
30 días	MLP 894	545
M	LP 895	619
M	LP 896	485

B.

	1 mes	3 meses	5 meses	8 meses	adultos
Media 52	1,40	3250,00	4750,00	7250,00	17757,14
Error típico	27,65	250,00	250,00	2350,00	1420,74
Mediana 49	1,00	3000,00	5000,00	7250,00	19000,00
Desviación estándar	61,83	500,00	500,00	3323,40	3758,93
Varianza de la muestra	3822,80	250000,00	250000,00	11045000,00	14129523,81
Rango 15	2,00	1000,00	1000,00	4700,00	11500,00
Mínimo 46	7,00	3000,00	4000,00	4900,00	10500,00
Máximo 61	9,00	4000,00	5000,00	9600,00	22000,00
Suma 26	07,00	13000,00	19000,00	14500,00	124300,00

Apéndice 10. Largos totales de cada hueso, longitud total del miembro, promedio y porcentajes que cada hueso representa con respecto a la longitud total en todas las edades.

edad	ejemplar	FLT	TLT	TTLT	LM	% Fem	% Tbt	% Tmt
	MLP 876	215,46	322,9	308,65	847,01	25%	38%	36%
	ML P 877	221,63	334	312	867,63	26%	38%	36%
	MLP 897	199,29	315,3	304,9	819,49	24%	38%	37%
adultos	MLP 878	224,15	360	319,55	903,7	25%	40%	35%
	MLP 879	199,75	297,5	281,35	778,6	26%	38%	36%
	MLP 880	202,41	308,7	295,45	806,56	25%	38%	37%
	MLP 881	202,69	312,6	300,35	815,64	25%	38%	37%
	Promedio	209,34	321,57	303,18	834,09	25%	39%	36%
ocho meses	MLP 882	166,15	258,23	252,65	677,03	25%	38%	37%
	MLP 884	143,87	219,62	207,88	571,37	25%	38%	36%
cinco meses	MLP 885	139,37	216,3	211,23	566,9	25%	38%	37%
	MLP 886	146,78	222,13	220,06	588,97	25%	38%	37%
	MLP 887	113,71	218,68	217,96	550,35	21%	40%	40%
	Promedio	135,93	219,18	214,28	569,40	24%	39%	38%
	MLP 888	115,78	180,69	168,89	465,36	25%	39%	36%
tres meses	MLP 889	124,22	193,98	188,67	506,87	25%	38%	37%
	MLP 890	116,23	175,65	164,05	455,93	25%	39%	36%
	MLP 891	122,12	189,08	179,33	490,53	25%	39%	37%
	Promedio	128,67	203,92	196,93	529,52	25%	39%	37%
	MLP 892	62,7	96,27	81,02	239,99	26%	40%	34%
	MLP 893	63,07 95	,52	84,51 2	43,1	26%	39%	35%
un mes	MLP 894	67,28	101,65	84,3	253,23	27%	40%	33%
	MLP 895	69,74	104,14	89,37	263,25	26%	40%	34%
	ML P 896	64,78	98,5	83,74	247,02	26%	40%	34%
	Promedio	107,62	169,02	159,48	436,12	26%	40%	34%
						25%	39%	36%

FLT (longitud total del fémur, tomado entre los puntos extremos de la región proximal y distal); TLT (longitud total, tomado entre la crista cnemialis cranialis y el extremo distal); TTLT (longitud total, tomada entre los extremos más salientes de las regiones proximal y distal); LM (longitud total miembro = FLT+TLT+TTLT); Fem (fémur); Tbt (tibiotalar); tmt (tarsometatarsus).

Apéndice 11. Porcentaje que cada músculo representa con respecto a la masa muscular total del miembro posterior.

	1 m	3 m	5 m	8 m	ad
gastroc. 18,24%		17,77%	18,17%	17,98%	17,71%
femtib. 12,97%		13,66%	13,03%	12,49%	11,07%
iltib.lat 8,95%		12,09%	13,82%	15,71%	14,34%
ilfib. 8,72%		9,03%	9,47%	7,69%	9,28%
flex.dig. 8,35%		7,19%	6,62%	5,95%	6,22%
flex.cr. 7,50%		6,25%	7,56%	8,51%	8,27%
iltib.cran 6,76%		5,77%	4,73%	5,11%	5,28%
caudfem. 5,35%		4,87%	3,76%	4,93%	4,17%
fíbul.long. 5,23%		5,92%	7,86%	6,83%	7,73%
tib.cran. 4,63%		3,73%	3,55%	2,80%	2,78%
iltroc.caud. 4,37%		4,54%	3,28%	3,82%	4,19%
pubischfem. 2,55%		1,80%	1,37%	1,27%	1,23%
obt.med 2,31%		3,70%	3,59%	3,79%	4,66%
ext.dig.long. 1,10%		1,01%	1,01%	0,92%	0,91%
isqchfem. 0,89%		0,81%	0,59%	0,67%	0,63%
iltroc.cran. 0,57%		0,60%	0,43%	0,35%	0,40%
ilfem.ext. 0,46%	0,46%	0,36%	0,36%	0,37%	0,38%
iltroc.med. 0,39%		0,34%	0,22%	0,25%	0,28%
ilfem.int. 0,26%	0,26%	0,19%	0,18%	0,17%	0,17%
am. 0,24%		0,26%	0,31%	0,31%	0,22%
obt.lat. 0,16%		0,10%	0,09%	0,08%	0,09%

Apéndice 11 (continuación) Porcentaje que cada músculo representa con respecto a la masa corporal

	1 m	3 m	5 m	8 m	ad
gastroc. 1,5	4%	1,75%	2,50%	2,77%	2,80%
femtib. 1,1	0%	1,34%	1,79%	1,92%	1,75%
iltib.lat 0,7	6%	1,2%	1,90%	2,42%	2,26%
ilfib. 0,7	4%	0,89%	1,30%	1,18%	1,46%
flex.dig. 0,7	1%	0,71%	0,91%	0,92%	0,98%
flex.cr. 0,6	3%	0,62%	1,04%	1,31%	1,31%
iltib.cran 0,5	7%	0,57%	0,65%	0,79%	0,83%
caudfem. 0,4	5%	0,48%	0,52%	0,76%	0,66%
fibul.long. 0,4	4%	0,58%	1,08%	1,05%	1,22%
tib.cran. 0,3	9%	0,37%	0,49%	0,43%	0,44%
iltroc.caud. 0,3	7%	0,45%	0,45%	0,59%	0,66%
pubischfem. 0,2	2%	0,18%	0,19%	0,20%	0,19%
obt.med 0,2	0%	0,36%	0,49%	0,58%	0,73%
ext.dig.long. 0,0	9%	0,10%	0,14%	0,14%	0,14%
ischfem. 0,0	8%	0,08%	0,08%	0,10%	0,10%
iltroc.cran. 0,0	5%	0,06%	0,06%	0,05%	0,06%
ilfem.ext.	0,04%	0,04%	0,05%	0,06%	0,06%
iltroc.med. 0,0	3%	0,03%	0,03%	0,04%	0,04%
ilfem.int.	0,02%	0,02%	0,03%	0,03%	0,03%
am. 0,0	2%	0,03%	0,04%	0,05%	0,03%
obt.lat. 0,0	1%	0,01%	0,01%	0,01%	0,01%

Apéndice 12. Log₁₀ obtenidos para las masas de cada músculo y masa corporal

	mc	iltroc.caud.	iltroc .cran.	iltroc.med.	ilf em.int.	ilfem.ext.	obt.l at.	obt.med	caudfem.	isqufem.	iltib.cran	iltib.lat
MLP 876	4,34	2,21	1,14	1,03	0,81	1,06	0,23	2,22	2,21	1,28	2,34	2,77
MLP 877	4,30	2,15	1,18	1,03	0,79	1,19	0,51	2,28	2,18	1,32	2,24	2,69
MLP 897	4,26	2,04	1,07	0,85	0,59	0,95	0,26	2,02	2,01	1,15	2,15	2,61
MLP 878	4,28	2,06	0,97	0,88	0,73	1,00	0,46	2,09	2,02	1,27	2,07	2,62
MLP 879	4,02	1,68	0,71	0,70	0,43	0,88	0,52	1,49	1,51	0,96	1,70	2,08
MLP 880	4,19	2,02	0,92	0,70	0,61	1,01	0,31	2,04	2,04	1,26	2,13	2,54
MLP 881	4,29	2,14	1,18	0,95	0,70	1,03	0,30	2,28	2,18	1,36	2,30	2,65
MLP 882	3,69	1,42	0,43	0,39	0,10	0,39	-0,15	1,41	1,40	0,76	1,46	2,02
MLP 883	3,98	1,77	0,70	0,48	0,40	0,77	0,05	1,77	1,93	0,96	1,93	2,39
MLP 884	3,70	1,37	0,50	0,18	0,04	0,32	-0,31	1,43	1,47	0,64	1,52	2,00
MLP 885	3,60	1,20	0,21	0,15	0,01	0,29	-0,29	1,22	1,19	0,52	1,32	1,84
MLP 886	3,70	1,40	0,56	0,11	0,07	0,40	-0,08	1,38	1,43	0,66	1,55	2,00
MLP 887	3,70	1,34	0,47	0,15	0,17	0,45	-0,25	1,41	1,42	0,50	1,53	1,97
MLP 888	3,48	1,12	0,21	-0,04	-0,21	0,09	-0,41	1,00	1,11	0,39	1,18	1,52
MLP 889	3,60	1,24	0,42	0,10	-0,13	0,11	-0,38	1,18	1,26	0,45	1,34	1,66
MLP 890	3,48	1,18	0,26	0,05	-0,28	-0,03	-0,74	1,11	1,23	0,47	1,36	1,62
MLP 891	3,48	1,09	0,21	0,00	-0,26	0,08	-0,48	0,96	1,16	0,33	1,15	1,54
MLP 892	2,69	0,27	-0,59	-0,74	-0,96	-0,80	-1,10	-0,05	0,31	-0,49	0,39	0,62
MLP 893	2,67	0,26	-0,70	-0,85	-0,80	-0,72	-1,05	-0,04	0,35	-0,55	0,51	-0,25
MLP 894	2,74	0,30	-0,64	-0,82	-0,96	-0,72	-1,52	0,00	0,42	-0,37	0,48	0,71
MLP 895	2,79	0,36	-0,48	-0,62	-1,00	-0,66	-1,00	0,12	0,44	-0,29	0,56	0,75
MLP 896	2,69	0,23	-0,62	-0,80	-1,00	5,00	-1,22	-0,01	0,32	-0,38	0,41	0,63

Apéndice 12. (continuación)

	femtib.	flex.cr.	pubisqufem.	a m.	fibul.long.	tib.cran.	ext.dig.long.	gastroc.	flex.dig.
MLP 876	2,60	2,52	1,68	0,92	2,48	2,01	1,51	2,80	2,38
MLP 877	2,62	2,48	1,60	0,91	2,44	1,96	1,46	2,77	2,28
MLP 897	2,50	2,36	1,48	0,74	2,40	1,85	1,35	2,68	2,17
MLP 878	2,44	2,32	1,39	0,82	2,39	1,99	1,44	2,76	2,34
MLP 879	2,18	1,75	1,44	0,27	1,94	1,62	1,14	2,31	1,96
MLP 880	2,41	2,38	1,52	0,65	2,25	1,82	1,40	2,62	2,20
MLP 881	2,56	2,41	1,59	0,90	2,26	1,88	1,45	2,76	2,24
MLP 882	1,98	1,66	1,11	0,22	1,42	1,32	0,76	1,95	1,61
MLP 883	2,26	2,16	1,20	0,72	2,10	1,62	1,17	2,50	1,97
MLP 884	1,95	1,76	0,96	0,30	1,73	1,37	0,89	2,08	1,67
MLP 885	1,84	1,56	0,92	0,16	1,59	1,29	0,66	1,97	1,55
MLP 886	2,00	1,71	0,92	0,36	1,77	1,46	0,85	2,16	1,65
MLP 887	1,92	1,72	1,00	0,39	1,73	1,32	0,84	2,06	1,67
MLP 888	1,64	1,29	0,75	-0,01	1,22	1,04	0,48	1,73	1,35
MLP 889	1,68	1,48	0,80	-0,08	1,38	1,18	0,60	1,83	1,42
MLP 890	1,65	1,44	0,75	-0,14	1,26	1,03	0,50	1,74	1,34
MLP 891	1,59	0,34	0,73	-0,12	1,23	1,04	0,44	1,71	1,33
MLP 892	0,69	0,48	0,01	-1,00	0,29	0,27	-0,39	0,88	0,56
MLP 893	0,72	0,44	0,00	-1,15	0,30	0,29	-0,38	0,88	0,54
MLP 894	0,78	0,56	0,04	-1,00	0,37	0,32	-0,27	0,89	0,58
MLP 895	0,85	0,61	0,15	-0,89	0,49	0,38	-0,21	0,98	0,60
MLP 896	0,72	0,48	0,03	-0,89	0,33	0,28	-0,35	0,89	0,54

Apéndice 13. Log₁₀ obtenidos para cada medida tomada en el fémur, tibiotarso y tarsometatarso.

A. Fémur

		Fémurr							
	FLT	FLM	FL	FDLM	FDAP	FPCC	FPLM	FCCM	FCCL
MLP 876	2,33	2,29 2	,28	1,41	1,40 1,71		1,77 1	,75	1,65
MLP 877	2,35	2,34 2	,30	1,34	1,40 1,72		1,80 1	,70	1,77
MLP 897	2,30	2,26 2	,29	1,32	1,35 1,66		1,75 1	,62	1,72
MLP 878	2,35	2,34 2	,29	1,45	1,45 1,79		1,83 1	,70	1,80
MLP 879	2,30	2,29 2	,25	1,39	1,36 1,64		1,75 1	,63	1,69
MLP 880	2,31	2,30 2	,26	1,24	1,33 1,64		1,74 1	,60	1,69
MLP 881	2,31	2,30 2	,26	1,31	1,38 1,68		1,75 1	,65	1,71
MLP 882	2,22	2,21 2	,18	1,30	1,21 1,56		1,64 1	,53	1,60
MLP 884	2,16	2,15 2	,11	1,06	1,10 1,49		1,54 1	,48	1,50
MLP 885	2,14	2,13 2	,10	1,10	1,13 1,48		1,54 1	,45	1,51
MLP 886	2,17	2,15 2	,13	1,09	1,14 1,45		1,54 1	,45	1,52
MLP 887	2,06	2,05 2	,01	1,14	1,07 1,48		1,55 1	,46	1,52
MLP 888	2,06	2,02 2	,06	0,99	1,03 1,36		1,49 1	,37	1,43
MLP 889	2,09	2,06 2	,09	1,09	1,07 1,43		1,50 1	,38	1,46
MLP 890	2,07	2,03 2	,06	0,98	1,02 1,42		1,48 1	,38	1,45
MLP 891	2,09	2,05 2	,07	1,07	1,02 1,41		1,48 1	,39	1,45
MLP 892	1,80	1,76 1	,79	0,75	0,77 1,12		1,23 1	,10	1,16
MLP 893	1,80	1,76 1	,79	0,78	0,76 1,14		1,22 1	,09	1,15
MLP 894	1,83	1,79 1	,82	0,81	0,78 1,11		1,25 1	,09	1,19
MLP 895	1,84	1,80 1	,83	0,84	0,89 1,17		1,24 1	,13	1,20
MLP 896	1,81	1,77 1	,80	0,78	0,80 1,17		1,21 1	,10	1,17

B. Tibiotarso

Tibiotarso								
T	LT	TLA	TDLM	TDAP	TPCC	TPLM	TDCC	TDDLML
MLP 876	2,51 2,52		1,45	1,31 1	,94	1,66	1,59	1,59
MLP 877	2,52 2,54		1,44	1,29 1	,92	1,71	1,55	1,60
MLP 897	2,50	2,49	1,38	1,25	0,76	1,64	1,54	1,53
MLP 878	2,56 2,55		1,50	1,36 1	,98	1,72	1,63	1,60
MLP 879	2,47 2,49		1,40	1,27 1	,88	1,63	1,53	1,56
MLP 880	2,49 2,50		1,37	1,22 1	,89	1,62	1,53	1,54
MLP 881	2,49 2,51		1,32	1,31 1	,87	1,63	1,56	1,55
MLP 882	2,41 2,43		1,22	1,18 1	,74	1,49	1,48	1,50
MLP 884	2,34 2,35		1,20	1,12 1	,66	1,39	1,40	1,47
MLP 885	2,34 2,34		1,17	1,08 1	,68	1,41	1,38	1,47
MLP 886	2,35 2,36		1,21	1,22 1	,70	1,43	1,40	1,50
MLP 887	2,34 2,35		1,21	1,07 1	,70	1,43	1,41	1,46
MLP 888	2,26 2,25		1,07	0,99 1	,58	1,38	1,32	1,40
MLP 889	2,29 2,29		1,09	1,09 1	,60	1,40	1,34	1,42
MLP 890	2,24 2,24		1,09	0,98 1	,59	1,37	1,33	1,40
MLP 891	2,28 2,27		1,11	1,04 1	,59	1,39	1,35	1,41
MLP 892	1,98 1,98		0,82	0,77 1	,30	1,14	1,07	1,19
MLP 893	1,98 1,98		0,80	0,71 1	,29	1,13	1,05	1,17
MLP 894	2,01 2,00		0,84	0,76 1	,30	1,16	1,05	1,21
MLP 895	2,02 2,01		0,85	0,80 1	,34	1,16	1,12	1,23
MLP 896	1,99 1,99		0,81	0,73 1	,32	1,12	1,07	1,18

C. Tarsometatarso

TTL	T	Tarsometatarso				
		TTDLM	TTDCC	TTPLM	TTPCC	TTALM
MLP 876	2,49	1,22	1,28	1,58	1,58	1,60
MLP 877	2,49	1,25	1,27	1,58	1,58	1,59
MLP 897	2,48	1,16	1,18	1,63	1,54	1,56
MLP 878	2,50	1,25	1,33	1,64	1,64	1,62
MLP 879	2,45	1,21	1,19	1,52	1,52	1,56
MLP 880	2,47	1,29	1,24	1,58	1,58	1,73
MLP 881	2,48	1,21	1,21	1,57	1,58	1,55
MLP 882	2,40	1,14	1,14	1,56	1,46	1,50
MLP 884	2,32	1,20	1,13	1,54	1,44	1,46
MLP 885	2,32	1,11	1,04	1,51	1,46	1,46
MLP 886	2,34	1,14	1,10	1,54	1,42	1,43
MLP 887	2,34	1,16	1,07	1,52	1,43	1,46
MLP 888	2,23	0,99	0,92	1,44	1,35	1,35
MLP 889	2,28	1,05	1,03	1,47	1,40	0,72
MLP 890	2,21	0,99	0,95	1,46	1,37	1,38
MLP 891	2,25	1,05	1,01	1,48	1,39	1,39
MLP 892	1,91	0,76	0,62	1,23	1,10	1,16
MLP 893	1,93	0,74	0,68	1,20	1,14	1,15
MLP 894	1,93	0,81	0,67	1,23	1,08	1,17
MLP 895	1,95	0,79	0,71	1,26	1,14	1,16
MLP 896	1,92	0,79	0,68	1,23	1,11	1,15

Apéndice 14. Anatomía del fémur, tibiotarso y tarsometatarso en las edades no adultas

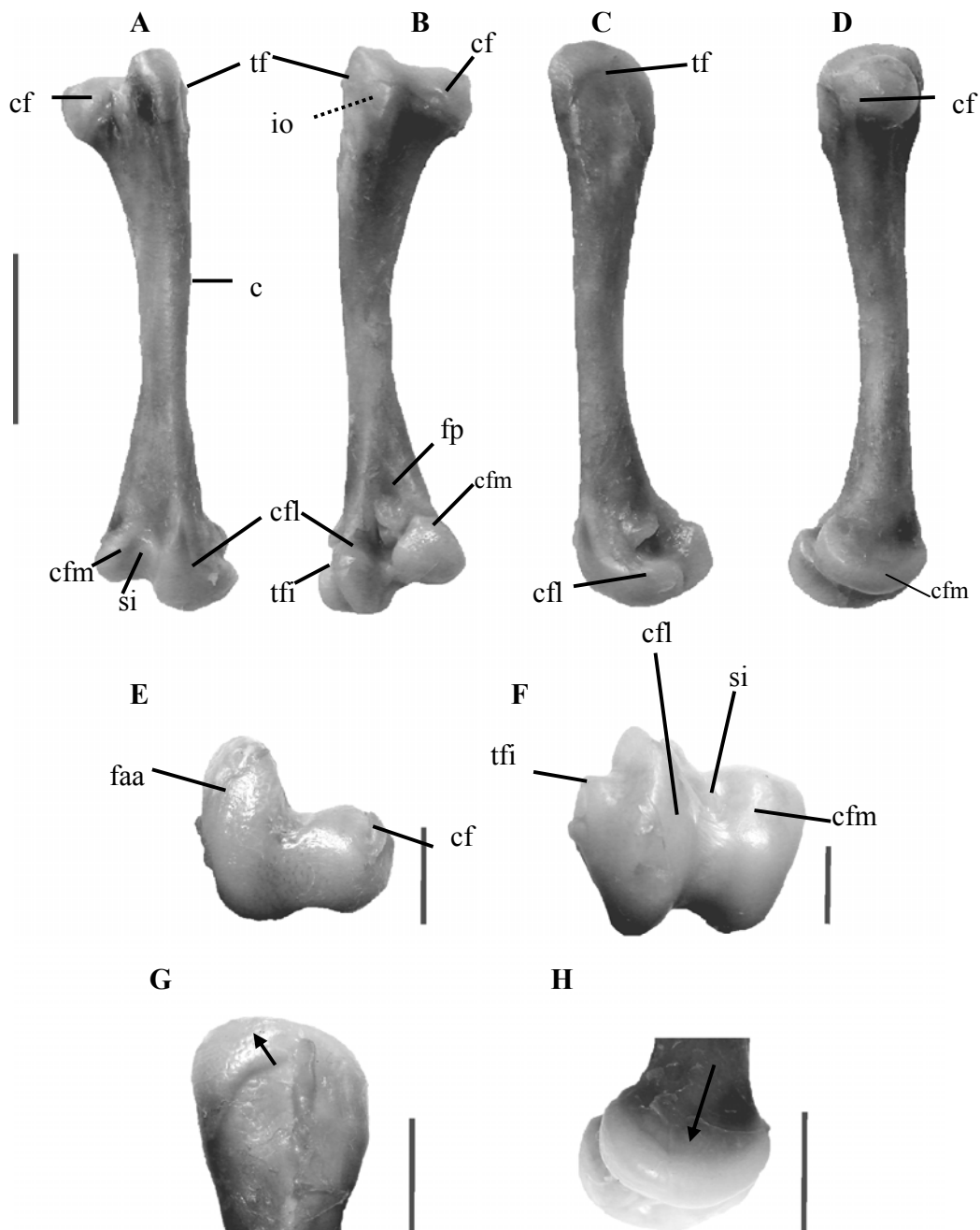


Figura 1: Fémur izquierdo perteneciente a un ave de un mes de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Vista detallada de la superficie articular proximal, F. Vista detallada superficie articular distal, G. Vista detallada de la región lateral del *trochanter*, H. Vista detallada lateral de los cóndilos. La flecha señala el espesor del cartílago del articular del cóndilo. La línea punteada señala accidentes poco marcados, c: *corpus femoris*; cf: *caput femoris*; cfm: *condylus femoralis medialis*; cfl: *condylus femoralis lateralis*; faa: *facies articularis antitrochanterica*; fot : *fovea tendinis m. tibialis cranialis*; fp: *fossa poplitea*; f t: *fossa trochanterica*; io: *impressions obturatoria*; li: *linea intermuscularis*; si: *sulcus intercondylaris*; sp: *sulcus patellaris*; tf: *trochanter femoris*; tfi: *trochlea fibularis*. A-D, Escala : 2 cm; E-H, Escala: 1 cm aproximadamente.

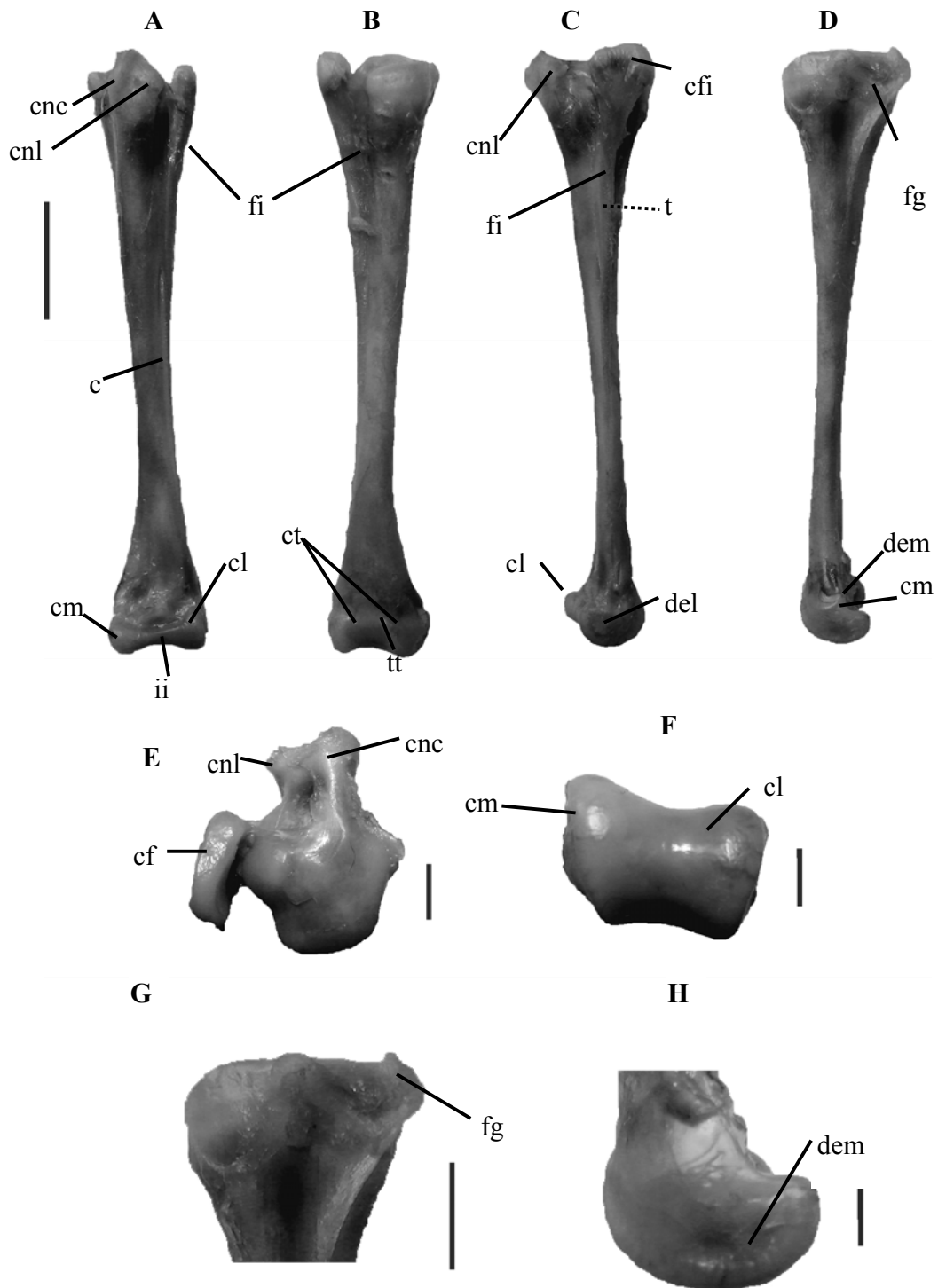


Figura 2: Tibiotarso y fibula izquierdas pertenecientes a un ave de un mes de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Vista detallada de la superficie articular proximal, F. Vista detallada de la superficie articular distal, G. detalle del aspecto medial de la región proximal, H. detalle del aspecto lateral del cóndilo. Escala 2 cm. c: *corpus tibiale*; cfi: *caput fibulae*; cf: *crista fibularis*; cl: *condylus lateralis*; cm: *condylus medialis*; cnc: *crista cnemialis cranialis*; cnl: *crista cnemialis lateralis*; ct: *cristae trochlae*; del: *depressio epicondylaris lateralis*; dem: *depressio epicondylaris medialis*; f: *caput fibulae*; faf: *fascie articularis fibularis*; fg: *fascie gastrocnemialis de la crista cnemialis cranialis*; ii: *incisura intercondylaris*; ilc: *impressio ligamentum collateralis*; ips: *impresiones del pons supratendineus*; si: *sulcus internemialis*; t: *tuberculum m.iliofibularis*; tmf: *tubérculo para la inserción de músculo femorotibialis medialis*; tt: *trochlea cartilaginis tibialis*. A-D, Escala: 2 cm; E-H, Escala: 1 cm aproximadamente.

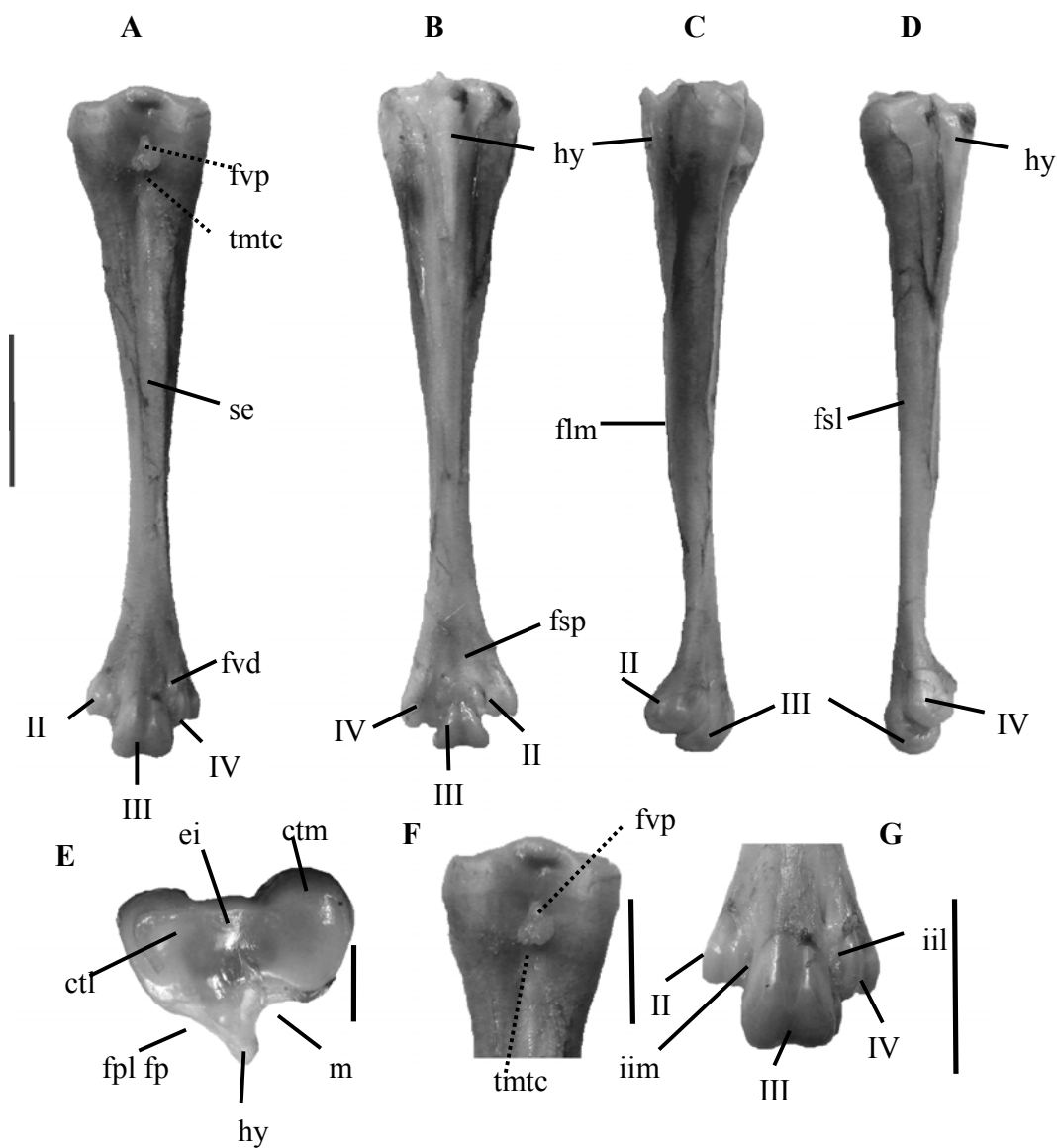


Figura 3: Tarsometatarso izquierdo perteneciente a un ave de un mes de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista medial, D. Vista lateral, E. Detalle la superficie articular proximal, F. Detalle del aspecto frontal de la región proximal, G. detalle del aspecto frontal de la región dista. Líneas punteadas: accidentes óseos que no están bien definidos. a i: *area intercondylaris*; bc: borde trolear; cl: *crista lateralis*; cm: *cristae medialis*; ctl: *cotyla lateralis*; ctm: *cotyla medialis*; ei: *eminencia intertalaris*; fpl: *fossa parahypotarsalis lateralis*; fpm: *fossa parahypotarsalis medialis*; fsl: *fascie subcutanea lateralis*; fsm: *fascie subcutanea medialis*; fsp: *fossa suprathrochlearis plantaris*; fvd: *foramen vasculare distale*; fvp: *foramen vasculare distale*; hy: *hypotarsus*; II, III, IV: *trochlea metatarsi II, III y IV* respectivamente; iil: *incisura intertrochlearis lateralis*; iim: *incisura intertrochlearis medialis*; se: *sulcus extensorius*; sf: *sulcus flexorius*; tmtc: *tuberositas m. tibialis cranialis*. A-D, Escala: 2 cm; E-G, Escala: 1 cm aproximadamente.

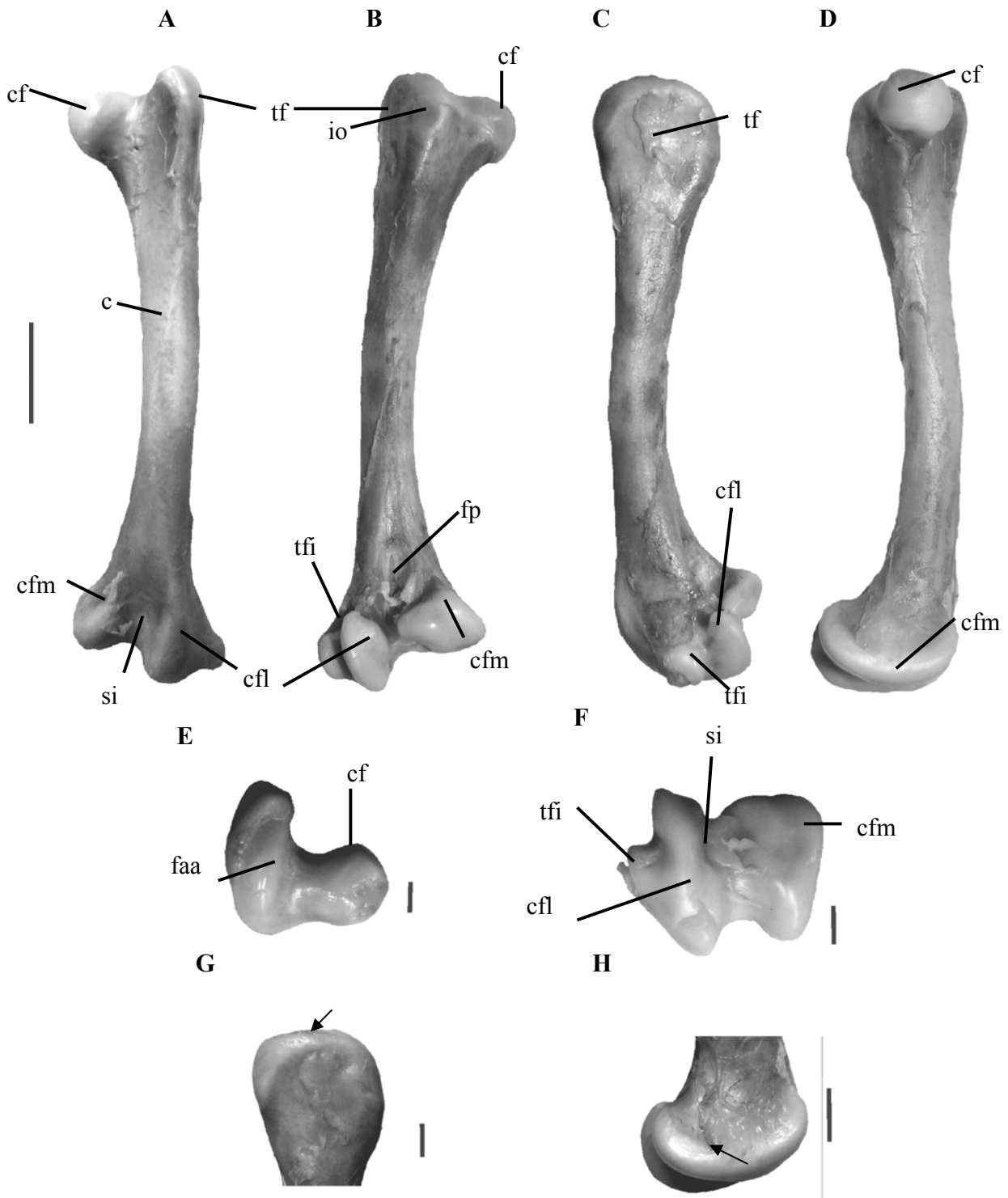


Figura 4: Fémur izquierdo perteneciente a un ave de tres meses de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Vista detallada de la superficie articular proximal, F. Vista detallada de la superficie articular distal, G. y H. Vista detallada de la región lateral del *trochanter* y del cóndilo lateral, nótese en ambos la región articular cartilaginosa (flechas). Abreviaciones como en la Figura 1. Las flechas indican el cartílago articular. A-D, Escala: 2 cm; E-H, Escala: 1 cm aproximadamente.

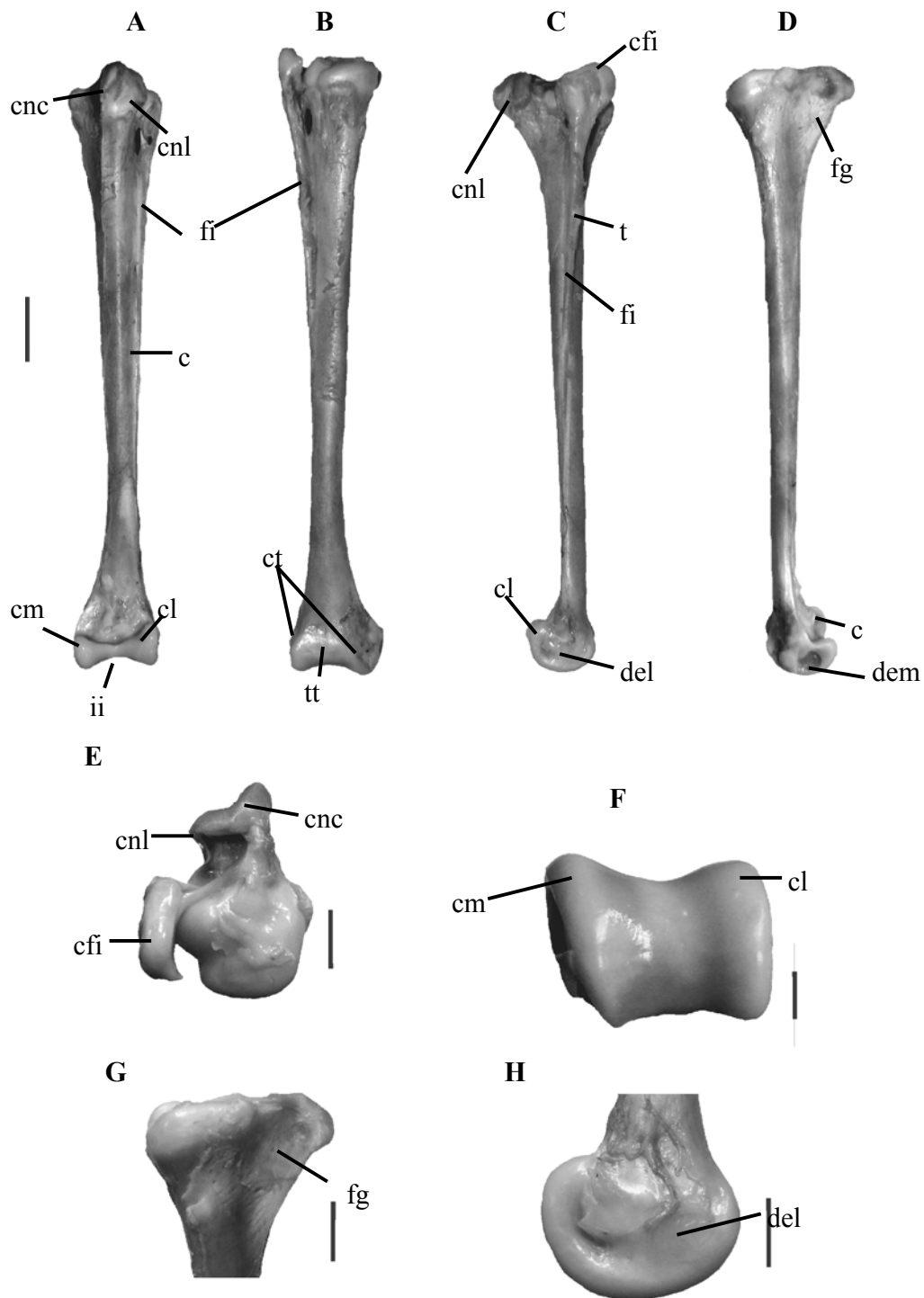


Figura 5: Tibiotarso y fibula izquierdas perteneciente a un ave de tres meses de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Detalle de la superficie articular proximal, F. Detalle de la superficie articular distal, G. Detalle del aspecto medial de la región proximal, H. Detalle del aspecto lateral del cóndilo (*condylus lateralis*). A breviaciones como en la Figura 2. A-D, Escala: 2 cm; E-H, Escala: 1 cm aproximadamente.

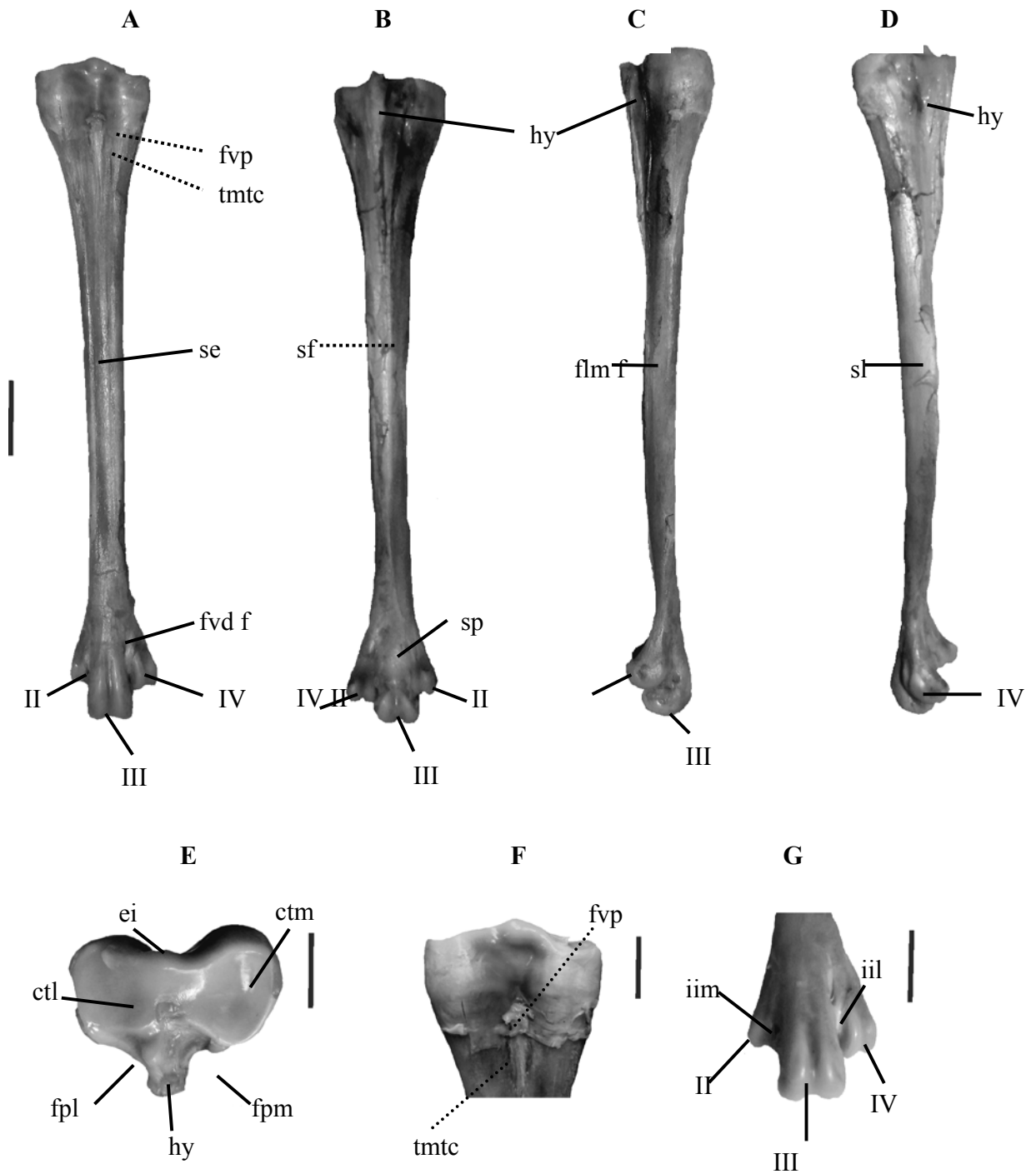


Figura 6: Tarsometatarso izquierdo perteneciente a un ave de tres meses de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista medial, D. Vista lateral, E. Detalle del extremo proximal, F. Detalle del aspecto frontal de la región proximal, G. Detalle del aspecto frontal de la región distal. Líneas punteadas: accidentes óseos que no están bien definidos. Abreviaciones como en la Figura 3. A-D, Escala: 2 cm; E-G, Escala: 1 cm aproximadamente.

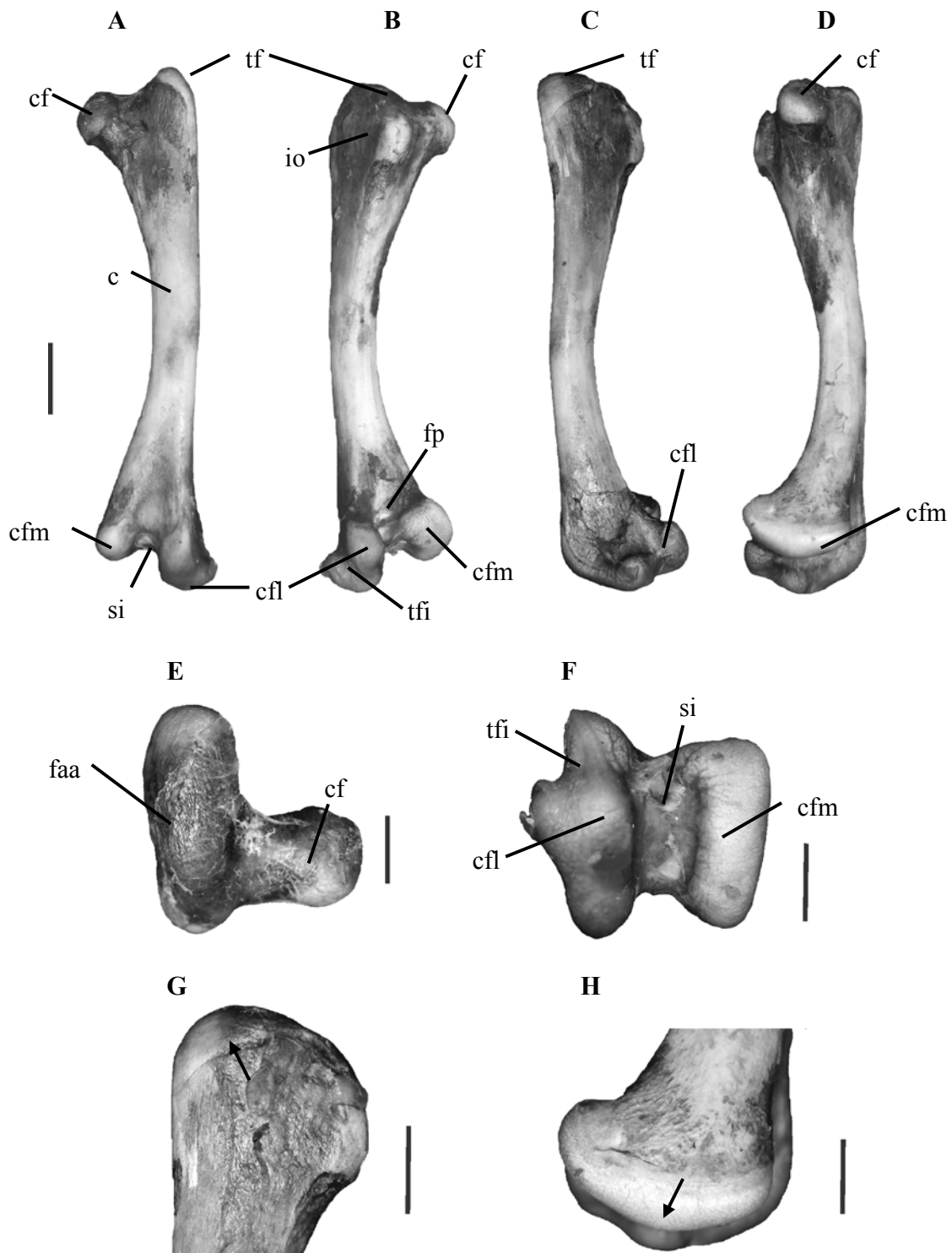


Figura 7: Fémur izquierdo perteneciente a un ave de cinco meses de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Vista detallada de la superficie articular proximal, F. Vista detallada superficie articular distal, G. Vista detallada de la región lateral del *trochanter*, H. Vista detallada lateral de los cóndilos. Abreviaciones como en la Figura 1. Las flechas señalan el cartilago articular. A-D, Escala: 2 cm; E-H, Escala: 1 cm aproximadamente.

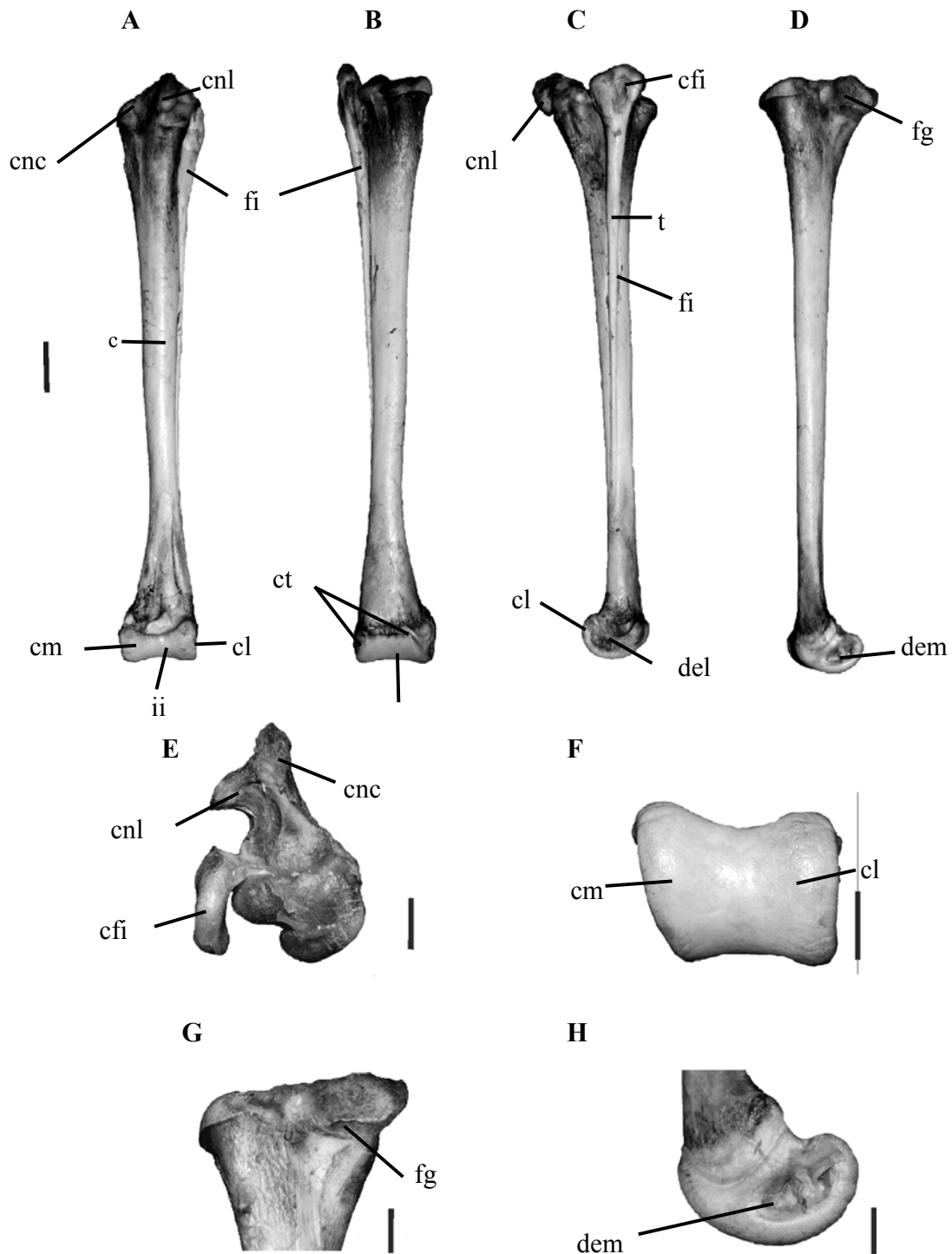


Figura 8: Tibiotarso y fibula izquierdas pertenecientes a un ave de cinco meses de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Detalle de la superficie articular proximal, F. Detalle de la superficie articular distal, G. Detalle del aspecto medial de la región proximal, H. Detalle del aspecto lateral del cóndilo (*condylus medialis*). Abreviaciones como en la Figura 2. A-D, Escala: 2 cm; E-H, Escala: 1 cm aproximadamente.

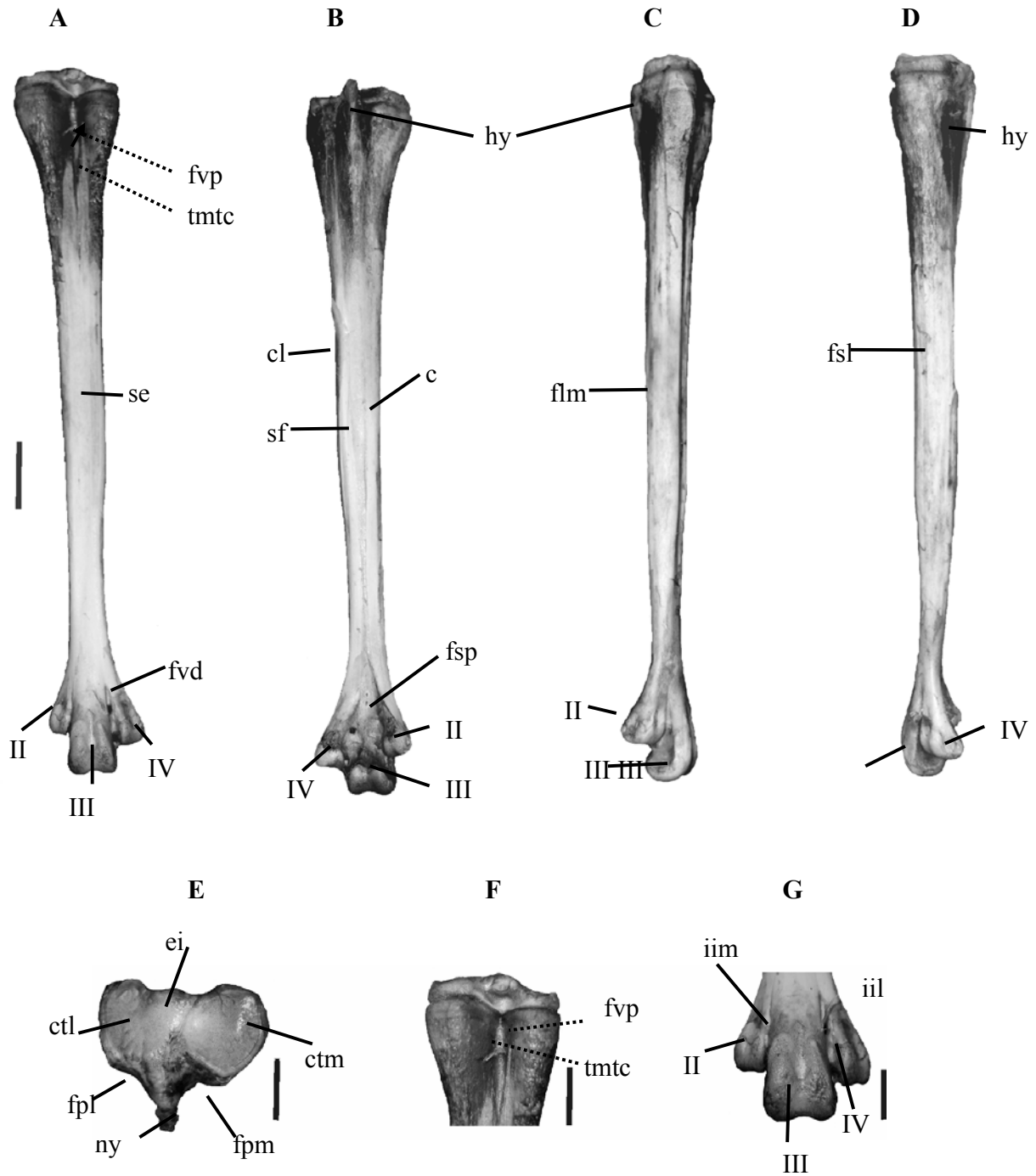


Figura 9: Tarsometatarso izquierdo perteneciente a un ave de cinco meses de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista medial, D. Vista lateral, E. Detalle de la superficie articular proximal, F. Detalle del aspecto frontal de la región proximal, G. Detalle del aspecto frontal de la región distal. Líneas punteadas: accidentes óseos que no están bien definidos. Abreviaciones como en la Figura 3. A-D, Escala: 2 cm; E-G, Escala: 1 cm aproximadamente.

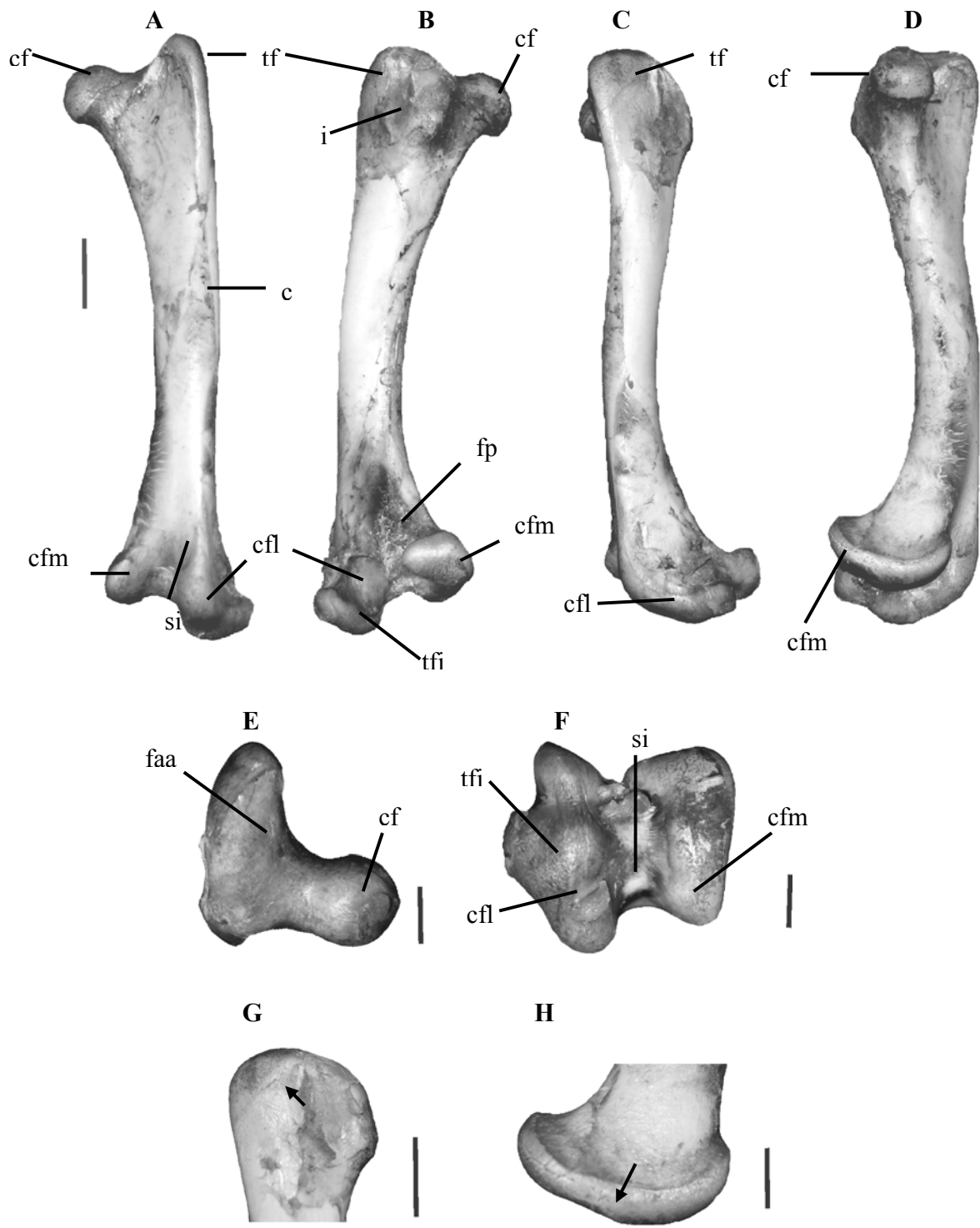


Figura 10: Fémur izquierdo perteneciente a un ave de ocho meses de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Vista detallada de la superficie articular proximal, F. Vista detallada de la superficie articular distal, G. Vista detallada de la región lateral del *trochanter*, H. Vista detallada lateral de los cóndilos. Abreviaciones como en la Figura 1. A-D, Escala: 2 cm; E-H, Escala: 1 cm aproximadamente.

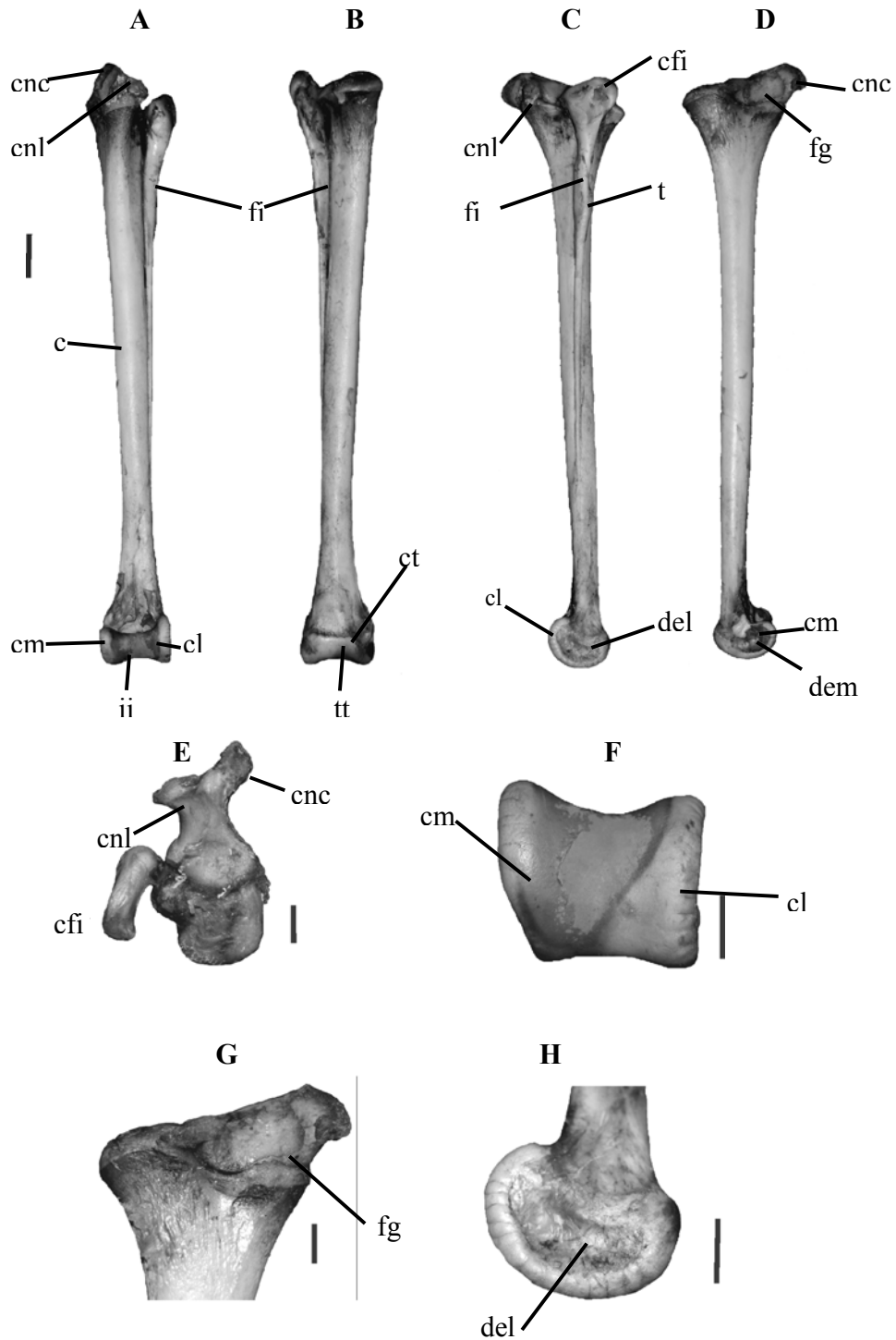


Figura 11: Tibiotarso y fibula izquierdas pertenecientes a un ave de ocho meses de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista lateral, D. Vista medial, E. Vista detallada de la superficie articular proximal, F. Vista detallada de la superficie articular distal, G. Detalle del aspecto medial de la región proximal, H. Detalle del aspecto lateral del cóndilo (*condylus lateralis*). Abreviaciones como en la Figura 2. Escala 2 cm en A-D, Escala 1 cm en E-H.

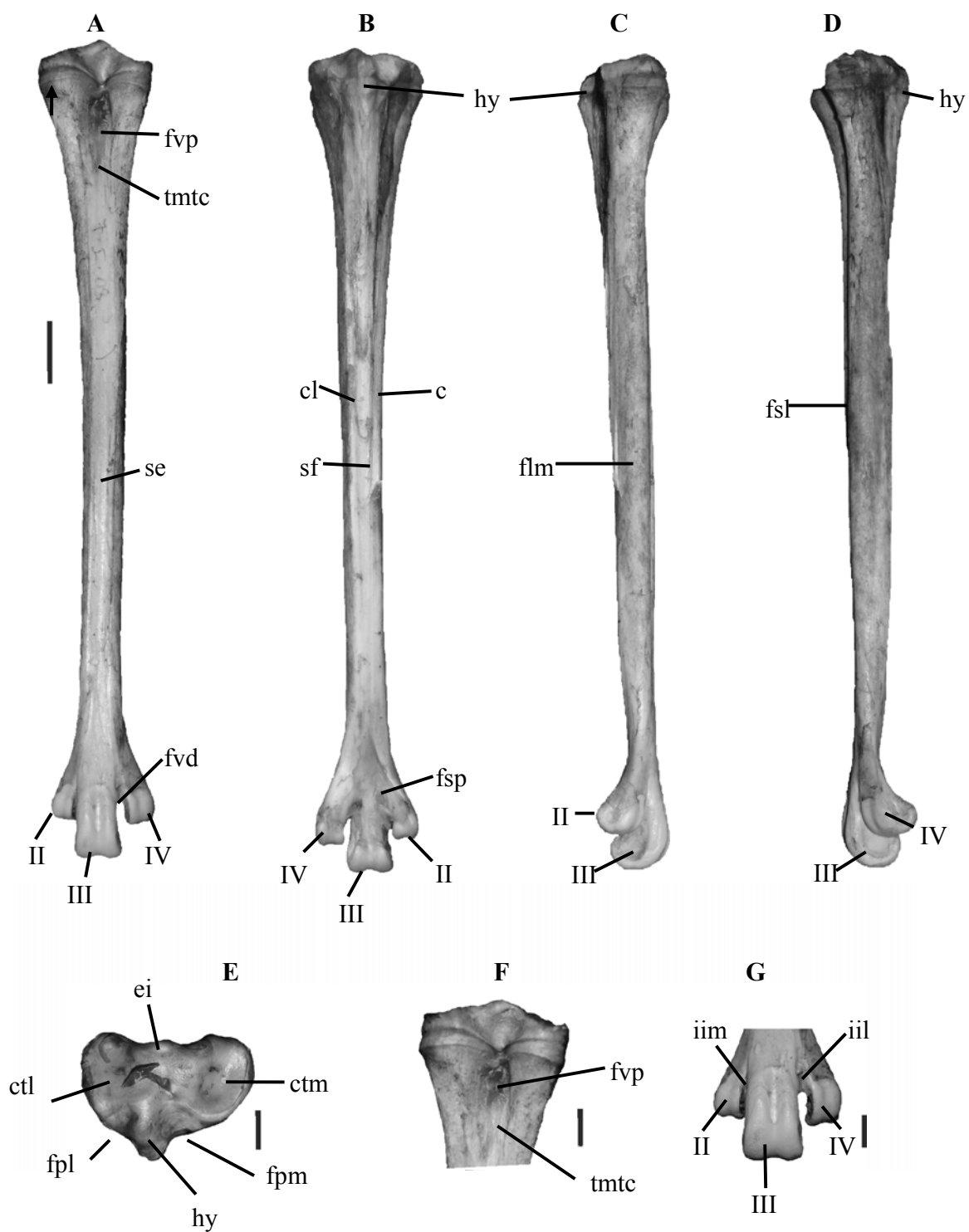


Figura 12: Tarsometatarso izquierdo pertenecientes a un ave de ocho meses de edad. A. Vista frontal, B. Vista caudal, C. Vista medial, D. Vista lateral, E. Vista detallada de la superficie articular proximal, F. Detalle del aspecto frontal de la región proximal, G. Detalle del aspecto frontal de la región distal. Abreviaciones como en la Figura 3. A-D, Escala: 2 cm; E-G, Escala: 1 cm aproximadamente.