



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Morfología de la cintura escapular en terópodos paravianos mesozoicos y su comparación con grupos avianos vivientes: sus implicaciones en el origen del vuelo batido

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Gastón Ernesto Lo Coco

Director de tesis: Dr. Fernando Emilio Novas

Consejera de Estudios: Dra. Cecilia Laprida

Lugar de trabajo: Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados (LACEV), Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia-CONICET (MACN-CONICET)

Buenos Aires, 2023

ÍNDICE

RESUMEN	4
ABSTRACT	7
ABREVIATURAS.....	10
1. ABREVIATURAS ANATÓMICAS.....	10
Osteología de la cintura pectoral y miembro anterior.....	10
Miología general.....	12
Miología de la cintura pectoral y miembro anterior.....	13
2. ABREVIATURAS INSTITUCIONALES	15
CAPÍTULO 1	17
INTRODUCCIÓN	17
1. ORIGEN DE LAS AVES Y DEL VUELO BATIDO.....	17
CAPÍTULO 2	29
OBJETIVOS.....	29
1. OBJETIVOS GENERALES.....	29
2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	29
CAPÍTULO 3	31
MATERIALES Y METODOLOGÍA	31
1. MATERIALES.....	31
Osteología	31
Miología.....	34
Movimientos de los miembros anteriores de aves actuales.....	35
Movimientos de las alas al correr sobre planos inclinados.....	36
Movimientos del miembro anterior en terópodos paravianos y aves basales.....	38
2. METODOLOGÍA.....	39
Definiciones anatómicas	39
Orientación de la cintura escapular y miembro anterior.....	40
Osteología	42
Miología.....	43
Movimientos de los miembros anteriores	44
Movimientos de las alas al subir planos inclinados	47
Extrapolaciones a especies extintas.....	48
Movimientos del miembro anterior en paravianos no-avianos y aves basales.....	51
Definiciones filogenéticas	52

Capacidad de vuelo en terópodos paravianos y aves basales	55
CAPÍTULO 4	57
OSTEOLOGÍA DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO ANTERIOR DE <i>RHEA AMERICANA</i>	57
1. INTRODUCCIÓN.....	57
2. CINTURA ESCAPULAR	60
Escapulocoracoides	61
Esternón	69
Miembro anterior.....	70
Húmero.....	71
Radio y ulna	75
Radio.....	75
Ulna	76
Carpales, carpometacarpo y falanges	80
Carpales.....	81
Carpometacarpo.....	82
Dígitos.....	85
3. COMPARACIÓN DE LA CINTURA ESCAPULAR DE <i>RHEA AMERICANA</i> CON OTRAS AVES PALEOGNATAS Y NEOGNATAS, TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES BASALES	85
4. DISCUSIÓN SOBRE LA OSTEOLOGÍA DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO ANTERIOR.....	105
5. CONCLUSIONES SOBRE LA OSTEOLOGÍA DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO ANTERIOR.....	125
CAPÍTULO 5	128
MIOLOGÍA DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO ANTERIOR DE <i>RHEA AMERICANA</i>	128
1. INTRODUCCIÓN.....	128
2. GENERALIDADES SOBRE MUSCULATURA PECTORAL.....	130
Anatomía topográfica muscular.....	131
3. DISCUSIÓN SOBRE LA MIOLOGÍA DE LA CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR.....	155
Comparación de la miología de la cintura pectoral y del ala de <i>Rhea</i> con otras aves vivientes	155
Reconstrucción de musculatura pectoral en paravianos no-avianos y aves basales.....	164
4. CONCLUSIONES SOBRE LA MIOLOGÍA DE LA CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR.....	174
CAPÍTULO 6	178
MOVIMIENTOS DEL MIEMBRO ANTERIOR DE <i>RHEA AMERICANA</i>	178
1. INTRODUCCIÓN.....	178
Asistencia de las alas al subir planos inclinados.....	179
2. RANGO MÁXIMO DE MOVIMIENTOS DEL MIEMBRO ANTERIOR DE <i>RHEA AMERICANA</i>	181
Movimientos de las alas de <i>Rhea americana</i> al subir planos inclinados	191

3. DISCUSIÓN SOBRE EL MOVIMIENTO DEL MIEMBRO ANTERIOR	194
Movimientos del ala en aves actuales	194
Movimientos de las alas al subir planos inclinados	206
4. CONCLUSIONES SOBRE EL MOVIMIENTO DEL MIEMBRO ANTERIOR	207
CAPÍTULO 7	211
CAPACIDAD DE VUELO EN TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES BASALES	211
1. INTRODUCCIÓN.....	211
2. RESULTADOS	212
3. DISCUSIÓN SOBRE LA CAPACIDAD DE VUELO EN TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES BASALES.....	215
4. CONCLUSIONES SOBRE LA CAPACIDAD DE VUELO EN TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES BASALES	221
CAPÍTULO 8	224
CONCLUSIONES FINALES	224
AGRADECIMIENTOS.....	230
BIBLIOGRAFÍA.....	234

Morfología de la cintura escapular en terópodos paravianos mesozoicos y su comparación con grupos avianos vivientes: sus implicaciones en el origen del vuelo batido

RESUMEN

La morfología de la cintura escapular y las alas del ñandú (*Rhea americana*) es diferente a la que presentan aves voladoras actuales, a la par que existen caracteres que son similares a aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*) y terópodos paravianos (e.g., *Unenlagia*, *Buitreraptor*, *Velociraptor*, *Sinornithosaurus*). Aquí se presenta un detallado estudio osteológico, miológico y funcional de la cintura escapular y alas de *Rhea americana* con el propósito de comprender los movimientos del miembro anterior de esta ave paleognata no-voladora, y finalmente extrapolarlos a dinosaurios terópodos del clado Paraves, los cuales poseen una morfología similar en varios aspectos de la escápula, coracoides y húmero. Las características más sobresalientes de la anatomía de la cintura escapular y húmero de *Rhea* incluyen: la ausencia de un canal trióseo; escápula y coracoides fusionados, conformando un ángulo obtuso entre ellos; pobre desarrollo del proceso acrocoracoides; cavidad glenoides oval con una inclinación subvertical, orientación lateral y musculatura alar muy reducida. Dos de los músculos más importantes que permiten desarrollar el vuelo batido en aves voladoras actuales (neognatas y Tinamiformes) son los *mm. pectoralis* y *supracoracoideus*, que en *Rhea* presentan un menor desarrollo, siendo menor su área de origen y su volumen y, por ende, su aporte energético en los movimientos del ala es menor. A su vez, por la posición que ocupa el origen del *m. supracoracoideus* y por la forma del coracoides, la función de este

músculo en *Rhea* es de protraer el húmero, a diferencia de la preponderante función elevadora que cumple en neognatas voladoras y Tinamiformes.

La postura que presenta el ala de *Rhea* cuando está plegada al cuerpo es similar a las aves neognatas, aunque la articulación entre el antebrazo y la mano es más reducida, observándose una flexión menor que en neognatas. La forma sigmoidea que presenta el extremo distal de la ulna en *Rhea*, con el *condylus metacarpalis* cóncavo, impide la hiperflexión de la mano y, por ende, la circumducción, características distintivas de neognatas y Tinamiformes. Por otro lado, al abducir el húmero completamente, el antebrazo de *Rhea* queda perpendicular al suelo, con la superficie interna del ala orientada caudalmente, siendo una notable diferencia con respecto a la orientación ventral que presentan las aves voladoras actuales.

En relación a los movimientos del ala, *Rhea* no realiza el típico movimiento alar dorso-ventral que presentan las aves voladoras, sino que lo hace predominantemente en dirección cráneo-caudal, con la superficie alar interna orientada caudalmente. De esta forma, *Rhea* y otras paleognatas no-voladoras están imposibilitadas de generar empuje con sus alas y mucho menos, sustentación. En cambio, las aves voladoras actuales logran alcanzar un vuelo continuo mediante el movimiento enérgico de sus alas en sentido dorso-ventral, logrando alcanzar sustento y propulsión en el aire.

Extrapolando los resultados a terópodos paravianos y aves basales, aquí se propone que desde los Eumaniraptores basales la postura alar fue similar a las paleognatas no-voladoras, y su movimiento alar fue principalmente craneodorsal-caudoventral, con la superficie alar interna orientada caudoventralmente. Se hipotetiza que paravianos y aves basales con amplias alas (e.g., *Microraptor*, *Archaeopteryx*, *Anchiornis*) aún realizando un movimiento alar simétrico y enérgico en sentido craneodorsal-caudoventral, habrían

podido generar empuje con poco o ningún sustentos, pudiendo exhibir un estilo de vuelo pasivo, pero definitivamente no serían capaces de realizar un vuelo batido energético como el que llevan a cabo las aves voladoras actuales. Se sostiene así, que dentro del clado Pygostylia (e.g., *Sapeornis*, *Jeholornis*, *Confuciusornis*) se logró un tipo de vuelo pasivo (planeo) y/o activo (aunque limitado) y que el vuelo activo, con batido energético de las alas (similar al observado en las aves voladoras actuales) se alcanzó dentro de los Ornithothoraces, contemplando la capacidad de realizar el plegamiento automático del ala y la circumducción de la mano.

Palabras clave: *Rhea*, Paleognathae, *Archaeopteryx*, movimiento alar, plegado automático alar, circumducción

Morphology of scapular girdle in Mesozoic paravian theropods and its comparison with living avian groups: implicances in the origin of flapping flight

ABSTRACT

The morphology of the shoulder girdle and wings of the Greater Rhea (*Rhea americana*) is different from that of modern flying birds while other features are similar to basal birds (e.g., *Archaeopteryx*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*) and paravian theropods (e.g., *Unenlagia*, *Buitreraptor*, *Velociraptor*, *Sinornithosaurus*). A detailed osteological, myological and functional study of the shoulder girdle and wings of *Rhea americana* is presented here with the purpose of understanding the forelimb movements of this non-flying paleognath bird, and finally extrapolating them to theropod dinosaurs of the Paraves clade, which possess a similar morphology in several aspects of the scapula, coracoid and humerus. The most striking features of *Rhea*'s shoulder girdle and humerus anatomy include: the absence of a triosseal canal; fused scapula and coracoid, forming an obtuse angle between them; poor development of the acrocoracoid process; oval glenoid cavity with a subvertical inclination, lateral orientation; and very reduced wing musculature. Two of the most important muscles that allow the development of flapping flight in modern flying birds (neognaths and Tinamiformes) are the *mm. pectoralis* and *supracoracoideus*, which in *Rhea* are less developed, being smaller in origin area and volume, and therefore, its energy input in wing movements is lower. In turn, due to the position of the origin of the *m. supracoracoideus* and the shape of the coracoid, the function of this muscle in *Rhea* is to protract the humerus, in contrast to the preponderant elevating function it has in flying neognaths and Tinamiformes.

The posture of the *Rhea* wing when folded to the body is similar to that of neognath birds, although the articulation between the forearm and the hand is more reduced, with less flexion than in neognaths. The sigmoid shape of the distal end of the ulna in *Rhea*, with the concave *condylus metacarpalis*, prevents hyperflexion of the hand and, therefore, circumduction, distinctive characteristics of neognaths and Tinamiformes. On the other hand, when the humerus is fully abducted, *Rhea*'s forearm remains perpendicular to the ground, with the inner surface of the wing oriented caudally, a notable difference with respect to the ventral orientation presented by modern flying birds.

Regarding wing movements, *Rhea* does not perform the typical dorso-ventral wing movement of flying birds, but it does predominantly in a cranio-caudal direction, with the internal wing surface oriented caudally. Accordingly, *Rhea* and other non-flying paleognaths are unable to generate thrust with their wings, let alone lift. Instead, modern flying birds are able to achieve continuous flapping flight through the energetic movement of their wings in a dorsal-ventral direction, reaching lift and thrust in the air.

Extrapolating these results to paravian theropods and basal birds, it is proposed that from basal Eumaniraptora onwards the wing posture was similar to non-flying paleognaths, and their wing motion was mainly craniodorsal-caudoventral, with the inner wing surface oriented caudoventrally. It is hypothesized that paravians and basal birds with broad wings (e.g., *Microraptor*, *Archaeopteryx*, *Anchiornis*), even when performing a symmetrical and energetic craniodorsal-caudoventral wing movements, would have been able to generate thrust with little or no lift, and could exhibit a passive flight style, but would definitely not be capable of energetic flapping flight such as that performed by modern flying birds. Thus, it is argued that within the Pygostylia clade (e.g., *Sapeornis*, *Jeholornis*, *Confuciusornis*) a passive (gliding) and/or active flight (although limited) was achieved and that active flight, with strong flapping (similar to that observed in modern

flying birds) was achieved within the Ornithothoraces, contemplating the ability to perform automatic wing folding and hand circumduction.

Key words: *Rhea*, Paleognathae, *Archaeopteryx*, wing movements, automatic wing folding, circumduction

ABREVIATURAS

1. ABREVIATURAS ANATÓMICAS

OSTEOLOGÍA DE LA CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR

aco	<i>processus acrocoracoideus</i>	epv	<i>epicondylus ventralis</i>
acr	acromion	f Br	<i>fossa m. brachialis</i>
cah	<i>caput humeri</i>	fadm	<i>faceta digiti majoris</i>
cb	<i>crista bicipitalis</i>	fadmi	<i>faceta digiti minoris</i>
ccr	<i>cotyla carpi radialis</i>	far	<i>facies articularis radialis</i>
cd	<i>cotyla dorsalis</i>	fau	<i>facies articularis ulnaris</i>
cdp	<i>crista deltopectoralis</i>	fe	fémur
ch	<i>cotyla humeralis</i>	fi	<i>fossa intermetacarpalis</i>
cl	<i>cotyla lateralis</i>	fn	foramen neumático
cm	carpometacarpo	fo	<i>fossa olecrani</i>
cnd	<i>condylus dorsalis</i>	fu	fúrcula
cnm	<i>condylus metacarpalis</i>	gl	cavidad glenoides
cnv	<i>condylus ventralis</i>	i BB	<i>impressio m. biceps brachii</i>
co	<i>coracoideum</i>	i LDCa	<i>impressio m. latissimus dorsi p. caudalis</i>
com	<i>cotyla medialis</i>	icn	cóndilo interno
cra	<i>carpi radialis</i>	ii	<i>incisura intercondylaris</i>
crst	<i>corpus sterni</i>	l HT	línea <i>m. humerotriceps</i>
cst	<i>costa sternalis</i>	l LDCa	línea <i>m. latissimus dorsi p. caudalis</i>
cul	<i>carpi ulnaris</i>	l LDCr	línea <i>m. latissimus dorsi p. cranialis</i>
ecn	cóndilo externo		
epd	<i>epicondylus dorsalis</i>		

lc	<i>loculus costalis</i>	q	quilla esternal
li	<i>línea intermedialis</i>	s ST	<i>sulcus m. scapulotriceps</i>
mco	membrana coracoidea	s	escápula
ol	olécranon	sac	<i>sulcus articulares coracoideus</i>
omm	<i>os metacarpi majoris</i>	sco	escapulocoracoides
ommi	<i>os metacarpi minoris</i>	si	<i>spatium intermetacarpali</i>
pa	<i>processus alulae</i>	ssc	<i>sulcus supracoracoideus</i>
pco	<i>processus procoracoideus</i>	st	esternón
pcri	<i>processus craniolateralis</i>	suco	sutura coracoidea
pda	phalange digiti alulae	susc	sutura escápulo-coracoidea
pdmI	phalange digiti majoris I	tb	<i>tuberculum bicipitale radii</i>
pdmI	phalange digiti minoris	tc	<i>trochlea carpometacarpi</i>
pdmII	phalange digiti majoris II	td	<i>tuberculum dorsale</i>
pe	<i>processus extensorius</i>	ti	trabécula intermedia
pf	<i>processus flexorius</i>	tmII	<i>trochlea digiti majoris II</i>
pi	<i>processus intermetacarpale</i>	tp	tuberosidad proximal
pl	<i>processus lateralis</i>	tsv	<i>tuberculum supracondylaris ventrale</i>
ppc	proceso posterior del coracoides	tv	<i>tuberculum ventrale</i>
psd	<i>processus supracondylaris dorsalis</i>	u	ulna
pst	placa esternal	un	ungueal

MIOLOGÍA GENERAL

l línea

m. *musculus*

lig. *ligamentum*

mm. *musculi*

i *impressio*

p. *pars*

MIOLOGÍA DE LA CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR

AbA	<i>m. abductor alulae</i>
AbDM	<i>m. abductor digiti majoris</i>
AdA	<i>m. adductor alulae</i>
BB	<i>m. biceps brachii</i>
Br	<i>m. brachialis</i>
CBCr	<i>m. coracobrachialis p. cranialis</i>
EBA	<i>m. extensor brevis alulae</i>
ECR	<i>m. extensor carpi radialis</i>
ECU	<i>m. extensor carpi ulnaris</i>
ELA	<i>m. extensor longus alulae</i>
ELDM	<i>m. extensor longus digiti majoris</i>
EU	<i>m. ectepicondylo-ulnaris</i>
FA	<i>m. flexor alulae</i>
FCU	<i>m. flexor carpi ulnaris</i>
FDMi	<i>m. flexor digiti minoris</i>
FDP	<i>m. flexor digitorum profundus</i>
HT	<i>m. humerotriceps</i>
ID	<i>m. interosseus dorsalis</i>
IV	<i>m. interosseus ventralis</i>
LDCa	<i>m. latissimus dorsi p. caudalis</i>
LDCr	<i>m. latissimus dorsi p. cranialis</i>
PP	<i>m. pronator profundus</i>
PS	<i>m. pronator superficialis</i>

PT	<i>m. pectoralis p. thoracica</i>
RP	<i>m. rhomboideus profundus</i>
RS	<i>m. rhomboideus superficialis</i>
SBC	<i>m. subcoracoideus</i>
SBS	<i>m. subscapularis</i>
SC	<i>m. supracoracoideus</i>
Sco	<i>m. sternocostalis</i>
SHCa	<i>m. scapulohumeralis p. caudalis</i>
SHCr	<i>m. scapulohumeralis p. cranialis</i>
SPCa	<i>m. serratus profundus p. caudalis</i>
SPCr	<i>m. serratus profundus p. cranialis</i>
SSCa	<i>m. serratus superficialis caudalis</i>
SSCr	<i>m. serratus superficialis cranialis</i>
ST	<i>m. scapulotriceps</i>
Stc	<i>m. sternocoracoideus</i>
Su	<i>m. supinator</i>
UD	<i>m. ulnometacarpalis dorsalis</i>
UV	<i>m. ulnometacarpalis ventralis</i>

2. ABREVIATURAS INSTITUCIONALES

AMNH	American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos.
BMNH	Beijing Museum of Natural History, Beijing, China.
DNHM	Dalian Natural History Museum, Dalian, China.
GMV	National Geological Museum of China, Beijing, China.
HGM	Henan Geological Museum, Zhengzhou, China.
IGM	Institute of Geology, Ulaanbaatar, Mongolia.
IVPP	Institute of Vertebrate Paleontology and Paleanthropology, Beijing, China.
LACEV	Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Nacional de Ornitología, Buenos Aires, Argentina.
LPM	Museum of Beipiao, Sihetun, Chaoyang, Liaoning, China.
MACN-Or	Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Nacional de Ornitología, Buenos Aires, Argentina.
MB	Natural History Museum of Berlin, Berlín, Alemania.
MCF PVPH	Museo Carmen Funes, Colección Paleontología de Vertebrados, Plaza Huinul, Neuquén, Argentina.
MPC-D	Paleontological Laboratory of Paleontological Center, Mongolian Academy of Science, Ulaanbaatar, Mongolia.
MPCA	Museo Provincial Carlos Ameghino, Cipolletti, Neuquén, Argentina.
MPCN PV	Museo Provincial de Ciencias Naturales, Colección Paleontología de Vertebrados, General Roca, Río Negro, Argentina.

NHMUK Natural History Museum, Londres, Reino Unido.

PMoL Paleontological Museum of Liaoning, Shenyang, China.

WDC Wyoming Dinosaur Center, Thermopolis, Wyoming, Estados Unidos.

YPM Yale Peabody Museum, New Haven, Estados Unidos.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

1. ORIGEN DE LAS AVES Y DEL VUELO BATIDO

El origen de las aves y el origen de su característico vuelo batido constituyen temas de gran interés en el campo de la biología evolutiva. Ambos temas están íntimamente unidos y han generado diversas hipótesis desde mediados del siglo XIX.

Con la vasta cantidad de taxones de dinosaurios descubiertos en los últimos 50 años, la amplia mayoría de los paleontólogos han coincidido en que las aves son descendientes directos de dinosaurios carnívoros (Theropoda), y que dentro de ellos son los dinosaurios “deinonicosaurios” los que guardan mayores similitudes con el ave basal (Avialae no-Ornithothoraces) más conocida, *Archaeopteryx lithographica* Meyer, 1861, del Jurásico Superior de Alemania (Fig. 1.1).

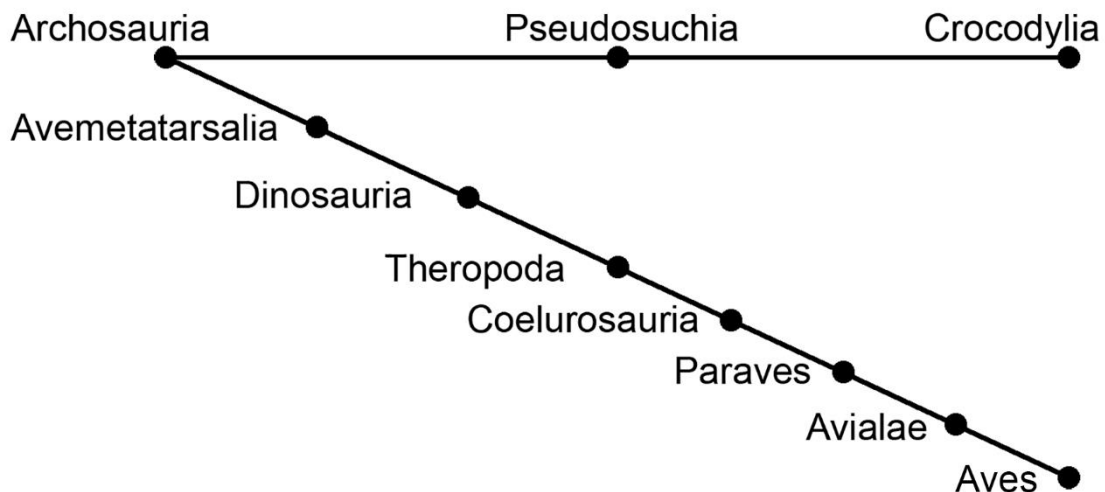


Figura 1.1. Esquema del marco filogenético de Archosauria que muestra los dos clados vivos, Crocodylia y Avialae.

Los terópodos “deinonicosaurios” (denominación informal de un grupo parafilético de terópodos celurosaurios no-avianos caracterizados por poseer una garra

hipertrofiada, curvada y puntiaguda en el dedo II del pie) incluyen entre sus ejemplos más famosos al *Velociraptor mongoliensis* Osborn 1924, proveniente de Mongolia, y al *Deinonychus antirrhopus* Ostrom 1969, proveniente de Estados Unidos. Tanto el *Velociraptor* como el *Deinonychus* muestran estrechas similitudes osteológicas con el citado *Archaeopteryx*, y hasta bien entrada la década de 1990 esta tríada de taxones se establecía como el núcleo sobre el cual se discutía la secuencia de adquisición evolutiva de caracteres típicamente asociados a las aves, así como también conformaba el marco filogenético dentro del cual se analizaba la temprana evolución del vuelo y la adquisición de plumaje (véase Ostrom, 1976). No obstante, en los últimos 28 años se han producido profundas modificaciones en la forma de interpretar esos temas neurálgicos de la evolución de los vertebrados gracias a sorprendentes descubrimientos de pequeños dinosaurios carnívoros, que ayudan a achicar el hiato evolutivo que existe entre dinosaurios derivados y aves basales. Estos nuevos hallazgos fueron efectuados en la provincia de Liaoning, al NE de Beijing (China), que en su larga lista de ejemplares incluyen al *Confuciusornis sanctus* Hou et al., 1995; *Sinornithosaurus millenii* Xu et al., 1999; *Microraptor zhaoianus* Xu et al., 2000; *Sapeornis chaoyangensis* Zhou & Zhang, 2002a; *Jeholornis prima* Zhou & Zhang, 2002b; *Anchiornis huxleyi* Xu et al., 2009; entre muchos otros. Lo más novedoso y deslumbrante es que gran parte de estos fósiles no solo preservan sus esqueletos articulados rodeados del plumaje, sino también con restos de alimentos e impresiones de tejidos blandos (e.g., ligamentos; véase Feduccia & Czerkas, 2015; Foth & Rauhut, 2020; Pittman et al., 2022; Uno & Hirasawa, 2023).

La República Argentina no ha quedado excluida de estos avances, sino que constituye el otro país que, después de China, ha brindado importantes novedades en lo referente a los dinosaurios más cercanamente emparentados con las aves. El equipo del

Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados (LACEV), dirigido por el Dr. Fernando E. Novas, ha efectuado el descubrimiento de diferentes dinosaurios terópodos no-avianos, incluyendo los paravianos *Unenlagia comahuensis* Novas & Puerta, 1997; *Neuquenraptor argentinus* Novas & Pol, 2005; *Austroraptor cabazai* Novas et al., 2009; y últimamente, el *Overoraptor chimento* Motta et al., 2020. Estos taxones, junto al *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky et al., 2005, ofrecen valiosa información anatómica y filogenética que permite participar activamente en el debate sobre el origen de las aves y del vuelo activo (Agnolín et al., 2019; Fig. 1.2).

Particularmente, cuando hablamos del origen del vuelo de las aves nos adentramos en uno de los temas paleobiológicos más apasionantes y complejos, vinculados con la evolución de este grupo de vertebrados. Es natural volver al descubrimiento del *Archaeopteryx* en 1861 para entender que, desde aquella época, se propone que un grupo de aves basales ya surcaba los cielos del planeta. Numerosos descubrimientos de paravianos y aves basales, como por ejemplo el *Microraptor* y el *Anchiornis*, sustentan la idea de que el vuelo de estos animales se originó hace 160-150 millones de años (MA) y, de igual manera, abren nuevos interrogantes, como por ejemplo: ¿cómo comenzaron a volar?, ¿planeaban o eran capaces de efectuar un vuelo aleteado?, ¿utilizaban promontorios altos para lanzarse o lo hacían correteando y saltando desde el suelo?, ¿la cola emplumada ayudaba como timón o era un peso extra?, etc. Claramente existen un sinnúmero de preguntas vinculadas con el origen del vuelo.

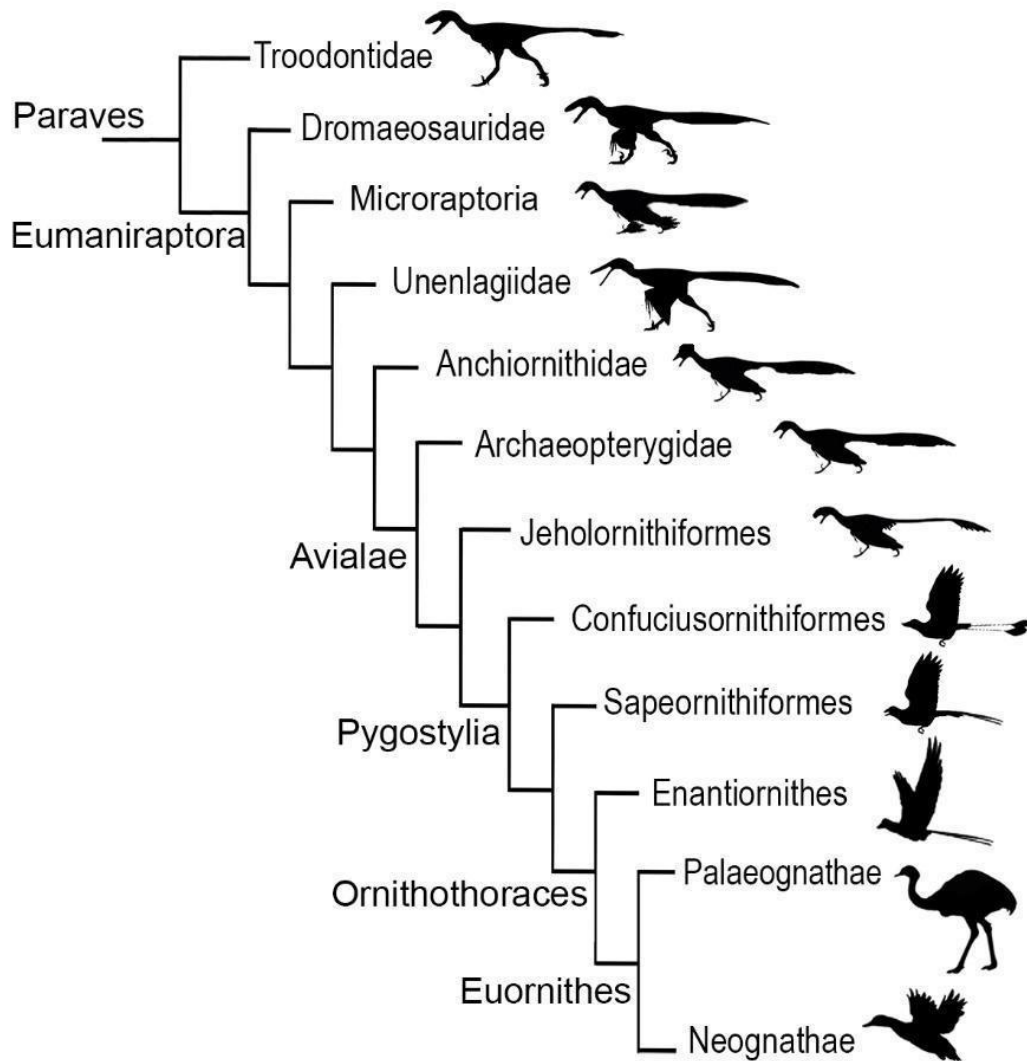


Figura 1.2. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas hipotetizadas para los principales taxones de Paraves (modificado de Agnolín & Novas, 2013; Novas et al., 2021a).

Las hipótesis que abordaron el origen del vuelo abarcaron distintos objetivos. Particularmente se enfocaron en la parte anatómica, destacándose el área y forma alar, potencia del batido del ala, que fueron complementándose con enfoques aerodinámicos y fisiológicos (Ostrom, 1974a; Olson & Feduccia, 1979; Dececchi et al., 2016; Pei et al., 2020).

Las hipótesis más conocidas tienen más de 100 años de continuos debates e ideas que sustentaron cada propuesta. Una de estas ideas es la del origen del vuelo “desde el

suelo hacia arriba”, propuesta inicialmente por Williston (1879), desarrollada por Nopcsa (1907; 1923) y respaldada con nuevas evidencias por diversos autores (Ostrom, 1974a; Burgers & Chiappe, 1999). Esta hipótesis propone un ancestro bípedo y de hábitos cursoriales que, al alcanzar cierta velocidad durante la carrera y ayudado por saltos y movimientos alares, lograba mantenerse en vuelo.

La otra hipótesis clásica es contrapuesta a esta idea, ya que plantea un comienzo del vuelo “desde los árboles hacia abajo” (Chatterjee & Templin, 2004). Estas ideas fueron inicialmente elaboradas por Marsh (1880) y desarrolladas posteriormente por Hurst (1893; 1895), Pycraft (1894; 1896), de Beer (1954) y Bock (1965). Esta hipótesis sostiene que el antepasado de las aves era un reptil arborícola que se desplazaba entre los árboles y saltaba al suelo extendiendo sus “proto-alas” para estabilizarse y utilizarlas como paracaídas. Este comportamiento se haría más complejo, pudiendo lograr un cierto tipo de planeo que ayudaba a desplazarse distancias más largas y, finalmente, las aves basales lograrían desarrollar el vuelo activo que conocemos actualmente (Ostrom, 1974a).

Es interesante mencionar que durante la divulgación de estas hipótesis surgió otra propuesta, postulada por William Beebe en los comienzos del siglo XX, que tuvo un devenir histórico llamativo. Esta hipótesis sostenía que, durante la evolución del vuelo, las aves basales habían pasado por un estadio de cuatro alas, dos formadas por plumas largas en sus extremidades anteriores y otras dos alas en sus extremidades posteriores, que le permitían desplazarse mediante el planeo. Este estadio intermedio se lo denominó “*Tetrapteryx*”, un organismo hipotético que Beebe había sustentado con la observación de plumas largas en los muslos de algunos embriones y pichones de aves voladoras actuales (Beebe, 1915). Al poco tiempo, Gerhard Heilmann buscó más evidencias en sustento de la hipótesis de Beebe, pero no logró documentar largas plumas en las extremidades posteriores en ninguno de los distintos grupos de aves vivientes. Es así que

Heilmann se convirtió en detractor de las ideas del estadio “*Tetrapteryx*”, descartando completamente esta propuesta (Heilmann, 1927) y siendo apoyado por la comunidad científica durante muchos años. Ya a comienzos del siglo XXI, con los diferentes descubrimientos de terópodos emplumados y aves basales realizados en China, se publicó el *Microraptor gui* (Xu et al., 2003) el cual sorprendió al mundo paleontológico por presentar largas plumas en las extremidades posteriores, particularmente asociadas con los metatarsos. Este descubrimiento volvió a reflatar las ideas pioneras expuestas por Beebe (1915) acerca de una etapa evolutiva de “*Tetrapteryx*”, siendo un fuerte sustento al origen del vuelo “desde los árboles hacia abajo”, ya que el nuevo ejemplar presentaba patas adaptadas a la sujeción a las ramas más que al desplazamiento terrestre o a la carrera, haciendo hincapié en que las largas plumas traseras impedirían el desplazamiento cursorial (Xu et al., 2003).

A partir de la aparición de este ejemplar de *Microraptor*, se sucedieron otros descubrimientos que mostraron que un plumaje desarrollado en las patas traseras existía en *Archaeopteryx* (Longrich, 2006; Longrich et al., 2012), *Anchiornis*, *Confuciusornis* y *Sapeornis* (Zheng et al., 2013; O’Connor & Chang, 2015), resurgiendo así la puja entre las hipótesis vigentes, aunque claramente favoreciendo a la hipótesis de las cuatro alas o condición semejante al hipotético “*Tetrapteryx*”.

Sin embargo, en el mismo año de la publicación del *Microraptor*, surge una nueva e interesante propuesta evolutiva que vino a complementar las ideas que sustentan el origen del vuelo “desde el suelo hacia arriba”. Se trata de la hipótesis propuesta por Kenneth Dial, quien realizó observaciones de aves adultas y, sobre todo, juveniles y pichones, los cuales muestran, casi unánimemente, la capacidad de subir planos inclinados con la tracción de sus patas traseras, pero a su vez (y esto es lo notable),

realizando un aleteo simétrico y enérgico que les ayudaría a adherirse al sustrato y a desplazarse hacia adelante y arriba (Dial, 2003). Esta hipótesis conocida como “Wing Assisted Incline Running” (WAIR) en su lengua originaria o “Correr en planos inclinados con la ayuda de las alas” en nuestra lengua, supone que las aves basales también realizaban el mismo comportamiento. Es así que un antepasado de las aves que presentara alas poco desarrolladas (“proto-alas”), podrían haberse ayudado a desplazarse por planos inclinados con el batir de las alas, de modo comparable a un pichón de ave viviente con alas diminutas. Según Dial y colaboradores (i.e., Bundle & Dial, 2003; Tobalske & Dial, 2007; Dial et al., 2008; Heers et al., 2016; 2018) esta estrategia de WAIR les habría permitido a los inmediatos antepasados de las aves y a aves basales, escapar rápidamente de depredadores o conseguir alimento escalando superficies inclinadas (i.e., troncos de árboles), sin necesidad de volar. El WAIR, según estos autores, habría constituido una etapa previa y necesaria a la adquisición del vuelo batido, y resolvería la contradicción entre las hipótesis “desde el suelo hacia arriba” y “desde los árboles hacia abajo” ya que reúne, en el comportamiento de las aves vivientes, la coexistencia de ambos tipos de conducta: aletear para escalar (mediante el WAIR) y descender aleteando y planeando hacia abajo. La hipótesis de WAIR se basó en la observación de dicho comportamiento en diferentes grupos de aves neognatas voladoras, y de los Tinamiformes, logrando una gran aceptación en la comunidad científica (Bundle & Dial, 2003; Tobalske & Dial, 2007; Dial et al., 2008) aunque han surgido algunos trabajos que expusieron evidencias contrapuestas (véase Davis, 2005; Dececchi et al., 2016; Novas et al., 2020).

Está claro que cuando se habla de los distintos estadios evolutivos del vuelo en aves basales se distinguen dos formas distintas. Una es cuando los organismos pueden desplazarse en el aire con poco gasto energético, logrando descender de sitios en altura

(i.e., árboles, promontorios rocosos) saltando con las alas extendidas formando una especie de paracaídas, o bien, desplazándose por el aire mediante el planeo, ayudado o no con las corrientes de aire. Por otro lado, se encuentra otra forma en la cual los organismos invierten mucha energía, y es aquella del aleteo energético o vuelo batido. Este comportamiento se realiza con las dos alas extendidas, siendo un batido sincrónico y simétrico. Así, siguiendo un recorrido dorso-ventral del ala, el individuo genera empuje y sustentación en el aire, pudiendo despegar tanto desde el suelo o bien desde altura. En este caso, no se necesita necesariamente la existencia de corrientes de aire térmicas.

En la actualidad coexisten tres de estas hipótesis, las que defienden el origen del vuelo “desde el suelo hacia arriba”, “desde los árboles hasta el suelo” y finalmente la del “WAIR” o del movimiento de las alas al subir planos inclinados.

Una aproximación metodológica que es importante destacar es que cuando se aborda la capacidad del vuelo en aves basales se lo hace fundamentalmente a partir de extrapolaciones de características morfológicas, fisiológicas y comportamentales de aves neognatas voladoras vivientes. Es así que, hoy en día y casi de manera unánime, las especulaciones acerca del surgimiento del vuelo aviano asumen que las aves basales posicionaban y movían sus alas del mismo modo que en las aves voladoras vivientes. Incluso los juveniles que desarrollan WAIR corresponden a adultos neognatos con plena capacidad para el vuelo batido.

El problema metodológico que se plantea aquí es que para el estudio del origen del vuelo a partir de terópodos no-voladores no se incluyen análisis justamente de las aves no-voladoras, y cuya anatomía es la que más se acerca a estos dinosaurios extinguidos. Es por ello que se ha desarrollado la presente tesis doctoral dedicada a incluir en el

abanico de comparaciones, no solo a las neognatas voladoras sino también a las paleognatas incapaces de volar.

Es más, entre las aves actuales existen diferentes patrones en cuanto a la posición y movimiento alar (véase Tobalske et al., 2007). De los dos más representativos y/o característicos podemos señalar, por un lado, el de las neornites voladoras (Fig. 1.3A, B), que mueven sus alas hacia arriba y abajo durante el vuelo batido (véase Goslow Jr. et al., 1989; Dial et al., 1991; Dial, 1992; Gatesy & Baier, 2005) y, por otro lado, el de aves paleognatas no voladoras (Ratitae¹), las cuales mueven sus alas en una dirección fundamentalmente cráneo-caudal (Fig. 1.3C, D; Lowe, 1928; Raikow, 1968; Novas et al., 2020).

Notablemente, tales diferencias radicales en el movimiento alar han pasado prácticamente inadvertidas para diversos autores que analizaron el origen de las aves y el surgimiento de su vuelo batido característico. Al contrario, desde la aparición de *Archaeopteryx*, el modelo que exclusivamente fue tenido en mente al momento de reconstruir las habilidades del vuelo de este Avialae basal fue el de aves voladoras expertas (véase Goslow Jr. et al., 1989; Dial, 2003; Gatesy & Baier, 2005) como, por ejemplo, el estornino europeo (*Sturnus vulgaris*).

¹ Actualmente, diferentes autores indican que el clado Ratitae es parafilético, en el cual estarían incluidos los Tinamiformes (véase Yonezawa et al., 2017).

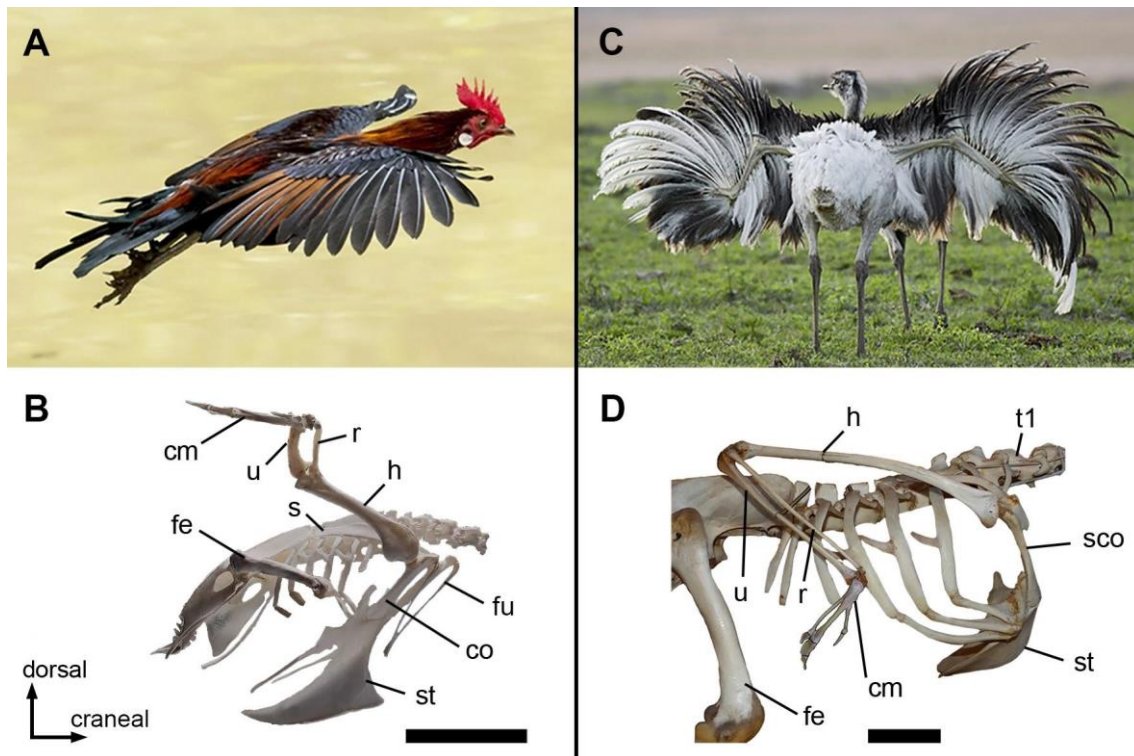


Figura 1.3. Ejemplar adulto de gallo doméstico (*Gallus gallus domesticus*) planeando con las alas extendidas (A) y disposición del esqueleto de la cintura pectoral y ala en vista lateral derecha (B). Ejemplar adulto del ñandú (*Rhea americana*) con las alas extendidas en una postura típica (C). Fotografía cedida por Ramón Moller Jensen. Disposición del esqueleto de la cintura pectoral y ala de *Rhea americana* en vista lateral derecha (D). Abreviaturas: cm, carpometacarpo; co, coracoides; fe, fémur; fu, fúrcula; h, húmero; r, radio; s, escápula; sco, escapulocoracoides; st, esternón; t1, primera vértebra torácica; u, ulna. Escalas 10 cm.

Unos pocos autores, tales como John Ostrom, Farish Jenkins Jr. y Peter Senter, manifestaron sus reservas acerca de la capacidad de vuelo de *Archaeopteryx*, enfatizando que el rango de movimiento hacia arriba y abajo de las alas era más restringido que en aves vivientes. Aquí se coincide con estas opiniones, pero además se asume que tan importante como el rango del aleteo es la dirección de la trayectoria en que son batidas las alas.

Pero entonces, ¿por qué deberíamos tener en cuenta a un grupo de aves no voladoras cuando estamos tratando de elucidar el vuelo batido?

La importancia de estudiar a las ratites en general, y al ñandú (*Rhea americana*) en particular, radica en la morfología que presenta la cintura pectoral, ya que se asemeja

a la que presentan algunos dinosaurios terópodos paravianos (e.g., *Unenlagia*, *Buitreraptor*, *Velociraptor*, *Sinornithosaurus*; Feduccia, 1986; Novas & Puerta, 1997; Novas et al., 2018) y aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*; Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020; Novas et al., 2021a). Dichas similitudes se verifican en la morfología individual y disposición anatómica de la escápula, el coracoides y el húmero, y en particular la cavidad glenoides orientada lateralmente, y con su eje mayor posicionado subverticalmente (Fig. 1.3D). A su vez, estas características distintivas de las ratites las diferencian morfológicamente de la anatomía pectoral que presentan las aves neognatas (Fig. 1.3C).

Sin lugar a dudas, las semejanzas morfológicas de la cintura pectoral de *Rhea*, en particular, y de las aves paleognatas no-voladoras en general, posicionan a este grupo como uno de los mejores taxones modelo para estudiar e inferir las áreas de inserción muscular, movimientos alares de taxones extintos (aves basales y terópodos paravianos), evolución del vuelo y la evolución de las aves.

Es muy importante destacar que hasta la fecha se han realizado pocos estudios como el que aquí se propone (véase Nicholls & Russell, 1985; Jenkins Jr., 1993; Gishlick, 2001; Carpenter, 2002; Jasinowski et al., 2006; Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020). Al contrario, las aves mesozoicas (e.g., *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Microraptor*) han sido comparadas con parientes vivientes voladores, altamente derivados (i.e., *Sturnus*; véase Dial, 1992; Dial, 2003; Gatesy & Baier, 2005; Heers & Dial, 2012; Heers et al., 2016; Voeten et al., 2018), a pesar de que su anatomía ósea sea sustancialmente diferente de aquella de las aves basales.

La propuesta que aquí se plantea es hipotetizar los movimientos alares de aves basales basándose en el estudio de aves vivientes no voladoras, en lugar de voladoras

expertas, idea que fue preliminarmente expuesta por Novas & Agnolín (2014) y Novas et al. (2016).

CAPÍTULO 2

OBJETIVOS

1. OBJETIVOS GENERALES

El objetivo general de la presente tesis es contribuir al conocimiento anatómico y morfo-funcional de la cintura escapular y ala del ñandú (*Rhea americana*) cuyos datos permitan indagar aspectos teóricos acerca de la dilucidación del origen de las aves y su vuelo aleteado.

2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1- Realizar un estudio osteológico de la cintura escapular y miembro anterior del ave viviente *Rhea americana*. Realizar las comparaciones pertinentes con otras aves Paleognathae, Neognathae, dinosaurios terópodos Paravianos y aves basales.
- 2- Realizar un estudio miológico de la cintura escapular y miembro anterior del ave viviente *Rhea americana*. Realizar las comparaciones pertinentes con otras aves paleognatas y neognatas, que permitan extrapolar la información a dinosaurios terópodos Paravianos y aves basales.
- 3- Realizar un estudio morfo-funcional de la cintura escapular y miembro anterior del ave viviente *Rhea americana*. Realizar las comparaciones pertinentes con otras aves paleognatas y neognatas.
- 4- Analizar las comparaciones de los puntos anteriores para conocer hasta dónde el rango y dirección del movimiento de los miembros anteriores del ñandú pueden aplicarse a los terópodos paravianos y aves basales.

- 5- Generar hipótesis sobre la adquisición del vuelo batido en las aves basales, con la información recabada en los puntos anteriores.

CAPÍTULO 3

MATERIALES Y METODOLOGÍA

1. MATERIALES

En la presente tesis se analizó la morfología de la cintura escapular y miembros anteriores de diferentes taxones de arcosaurios fósiles y actuales. Particularmente, se realizó una detallada descripción osteológica, miológica y se describieron los movimientos alares del ñandú (*Rhea americana*), como representante de las aves paleognatas, utilizándolo como modelo experimental de referencia. A partir de ésta información, se realizaron las comparaciones pertinentes con taxones actuales y se realizaron las comparaciones y extrapolaciones a taxones extintos.

OSTEOLOGÍA

El estudio osteológico de los taxones fósiles (Tabla 3.1) incluyó a un grupo de terópodos paravianos no-avianos (informalmente denominados “deinonicosaurios”), representados por: *Unenlagia comahuensis* Novas & Puerta, 1997; *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky et al., 2005; *Deinonychus antirrhopus* Ostrom, 1969; *Velociraptor mongoliensis* Osborn, 1924; *Sinornithosaurus millenii* Xu et al., 1999; y *Bambiraptor feinbergi* Burnham et al., 2000. A su vez, los representantes de Avialae no-Ornithothoraces incluidos en este estudio fueron: *Archaeopteryx lithographica* Meyer, 1861; *Confuciusornis sanctus* Hou et al., 1995; y *Sapeornis chaoyangensis* Zhou & Zhang, 2002a.

Para la descripción osteológica de los taxones fósiles se utilizaron calcos y fotografías de diversos paravianos no-avianos (tomadas por F. Novas en el IVPP, China)

y se complementó dicha información con bibliografía específica que permitió realizar las comparaciones y extrapolaciones pertinentes.

Para facilitar la lectura y comprensión a lo largo de todo el texto, se utilizarán indistintamente las denominaciones de “paravianos” para referirse a paravianos no-Avialae y, por otro lado, la denominación de “aves basales” para referirse a Avialae no-Ornithothoraces.

Tabla 3.1. Materiales osteológicos fósiles de Paraves no-Avialae y Avialae no-Ornithothoraces que fueron utilizados para los análisis comparativos.

Orden/Especies	Número de colección	Calco	Fotografía
Paraves No-Avialae			
<i>Unenlagia comahuensis</i>	MCF PVPH 78		X
<i>Buitreraptor gonzalezorum</i>	MPCA 245	X	X
<i>Buitreraptor gonzalezorum</i>	MPCN-PV-598	X	X
<i>Sinornithosaurus millenii</i>	IVPP V12811		X
<i>Deinonychus antirrhopus</i>	AMNH 3015	X	X
<i>Deinonychus antirrhopus</i>	YPM 5206, 5220, 5236		X
<i>Velociraptor mongoliensis</i>	IGM 100/976, 100/986		X
<i>Velociraptor mongoliensis</i>	MPC-D100/54		
<i>Bambiraptor feinbergi</i>	AMNH 001, FR 30556	X	X
Avialae No-Ornithothoraces			
<i>Confuciusornis sanctus</i>	LPM 0228, 0229		X
<i>Confuciusornis sanctus</i>	DNHM D2859		X
<i>Confuciusornis sanctus</i>	GMV 2130		X
<i>Confuciusornis sanctus</i>	BMNHC PH766, PH931, PH987		X
<i>Confuciusornis sanctus</i>	HGM 41HIII0400, 41HIII0401		X
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	IVPP V12698, V13275, V13276		X
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	PMoL AB00015		X
<i>Archaeopteryx lithographica</i>	MB Av.101	X	X
<i>Archaeopteryx lithographica</i>	NHMUK 37001		X
<i>Archaeopteryx siemensii</i>	WDC-CSG-100		X

En cuanto a los arcosaurios vivientes, se estudiaron los elementos óseos de las cinturas escapulares y miembros anteriores de ejemplares de Crocodylia (*Caiman latirostris*), aves paleognatas y neognatas (Tabla 3.2). Se utilizaron cinco ejemplares de *Rhea americana*, como ave paleognata de referencia (Tabla 3.2), y para las

comparaciones pertinentes se utilizaron diferentes taxones de aves paleognatas (e.g., *Struthio camelus*, *Casuarius casuarius*, *Dromaius novaehollandiae*, *Apteryx owenii*, *Nothoprocta cinerascens*, *Eudromia elegans*), y aves neognatas (e.g., *Gallus gallus*, *Numida meleagris*, *Chauna torquata*, *Geranoaetus melanoleucus*, *Buteogallus coronatus*, *Vultur gryphus*, *Tyto furcata*, *Bubo virginianus*), todos pertenecientes a la colección nacional de ornitología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-Or), Buenos Aires, Argentina, y algunos al American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos (AMNH; ver Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Especies de arcosaurios (Crocodylia, Paleognathae y Neognathae) consultadas para las descripciones osteológicas y miológicas. La información miológica fue obtenida mediante la disección de distintas especies, siguiendo la metodología explicada en Materiales y Métodos.

Orden/Especies	Número de colección	Osteología	Miología
REPTILIA			
Crocodylia			
<i>Alligator</i> sp.	LACEV S/N	X	
<i>Caiman latirostris</i>	LACEV S/N	X	
AVES			
Paleognathae			
Rheiformes			
<i>Rhea americana albescens</i>	MACN-Or 9428, 9583	X	X
<i>Rhea americana albescens</i>	MACN-Or 73770, 74193	X	
<i>Rhea americana albescens</i>	AMNH 4692	X	
Struthioniformes			
<i>Struthio camelus</i>	AMNH 965	X	
<i>Struthio</i> sp.	AMNH 2732	X	
Casuariiformes			
<i>Casuarius</i> sp.	AMNH 1717, 14823	X	
<i>Dromaius novaehollandiae</i>	AMNH 1708, 3742, 3874, 18458	X	
Apterygiformes			
<i>Apteryx owenii</i>	AMNH 6455	X	
<i>Apteryx</i> sp.	AMNH 3738, 3739	X	
Tinamiformes			
<i>Nothoprocta cinerascens</i>	MACN-Or 9376	X	X
<i>Eudromia elegans</i>	MACN-Or 37863/64	X	
Neognathae			
Galliformes			
<i>Gallus domesticus</i>	MACN-Or 3085 ^a	X	

<i>Gallus domesticus</i>	S/N	X	X
<i>Numida meleagris</i>	MACN-Or 46 ^a	X	
Anseriformes			
<i>Chauna torquata</i>	MACN-Or 2620 ^a	X	
Accipitriformes			
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	MACN-Or 23602, 54351	X	
<i>Buteogallus coronatus</i>	MACN-Or 74194	X	X
<i>Vultur gryphus</i>	MACN Or-54749	X	
Strigiformes			
<i>Tyto furcata</i>	MACN-Or 1030, 9046, 9265, 9277, 9421	X	X
<i>Tyto furcata</i>	MACN-Or 65008	X	
<i>Bubo virginianus</i>	MACN-Or 54505	X	

MIOLÓGIA

Para el estudio y la comparación miológica de las cinturas escapulares y miembros anteriores de las aves, se realizaron disecciones de ejemplares frescos de aves paleognatas y neognatas (Tabla 3.2). Entre las aves paleognatas, se utilizaron ejemplares frescos de ñandú (*Rhea americana*) provenientes de la provincia de Buenos Aires, Argentina, y de tinamú montaraz (*Nothoprocta cinerascens*) proveniente de la provincia de Mendoza, Argentina. Dichos especímenes fueron colectados muertos y fueron depositados en un freezer de la colección de Ornitología del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-Or), Buenos Aires, Argentina: MACN-Or 9428, 9583 y MACN-Or 9376, respectivamente (Tabla 3.2).

Entre las aves neognatas, se utilizaron ejemplares frescos de: gallina (*Gallus gallus domesticus*), provenientes de frigoríficos de la provincia de Buenos Aires; águila coronada (*Buteogallus coronatus*), proveniente del Zoológico de Bs. As.; y de lechuza de campanario (*Tyto furcata*), individuos atropellados en rutas de diferentes sitios de la provincia de Buenos Aires (véase Lo Coco et al., 2020). Todos los ejemplares frescos pertenecen a la colección del MACN-Or (Tabla 3.2).

Para las comparaciones pertinentes con reptiles y otras aves, se utilizó bibliografía específica sobre la miología pectoral y miembros anteriores, como ser Nicholls & Russell (1985); Raikow (1985); Dial (1992); Baumel et al. (1993); Meers (2003); Jasinowski et al. (2006); Maxwell & Larsson (2007); Suzuki et al. (2014); Picasso & Mosto (2018) y Lo Coco et al. (2020).

MOVIMIENTOS DE LOS MIEMBROS ANTERIORES DE AVES ACTUALES

Para la descripción del movimiento alar se realizaron, en primera instancia, observaciones del comportamiento alar de individuos adultos vivos de *Rhea americana*, *Struthio camelus*, y algunas aves voladoras (e.g., Ardeiformes, Psittaciformes, Passeriformes). Dichas observaciones se realizaron en condiciones no controladas y sin intervención humana, en la Estación de Cría de Animales Silvestres (ECAS; La Plata, Buenos Aires, Argentina) y la Fundación Temaikèn (Buenos Aires, Argentina). El propósito de dichas observaciones fue registrar y determinar el ciclo de movimiento que efectúan las aves voladoras y no voladoras.

A su vez, se utilizaron esqueletos de aves paleognatas y neognatas (ver Tabla 3.2), pertenecientes a las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, colección nacional de ornitología (MACN-Or). Se utilizaron los elementos óseos del ala para describir el rango del movimiento alar, es decir, el movimiento del ala en general, y entre los distintos elementos del ala (e.g., entre el brazo y la cintura escapular, entre el brazo y antebrazo, entre el antebrazo y mano, y el movimiento de las falanges).

Complementariamente, para el estudio del rango de movimiento del ala y sus elementos, se manipularon ejemplares frescos y se obtuvo el rango de movimiento alar de especies de aves paleognatas (e.g., *Rhea americana* y *Nothoprocta cinerascens*) y

neognatas (e.g., *Gallus gallus domesticus* y *Tyto furcata*; Tabla 3.2). Los ejemplares son los mismos que fueron utilizados para las descripciones miológicas y osteológicas (Tabla 3.2).

Para las comparaciones de los movimientos del miembro anterior y el comportamiento pertinente entre aves y reptiles, se utilizó bibliografía específica (e.g., Nicholls & Russell, 1985; Raikow, 1985; Dial, 1992; Baumel et al., 1993; Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006).

MOVIMIENTOS DE LAS ALAS AL CORRER SOBRE PLANOS INCLINADOS

Para registrar el movimiento de las alas de las aves paleognatas al subir planos inclinados se desarrolló un experimento siguiendo los lineamientos generales utilizados por Dial (2003) con modificaciones apropiadas para el ñandú (*Rhea americana*).

Para esto se contó con cinco individuos juveniles (de 7 días de edad) de *Rhea americana*, todos de la misma camada y pertenecientes a la ECAS.

El experimento consistió en observar a las crías de *Rhea* mientras se desplazaban individualmente por una rampa colocada a distintos grados de inclinación. Para lo cual se utilizó una estructura especialmente diseñada que formaba una doble rampa con distintos grados de inclinación y un espacio entre ambas rampas que auspició de “descanso” (Fig. 3.1). La estructura se instaló dentro del recinto de la especie para registrar el movimiento alar de los individuos cuando ascendían la rampa.

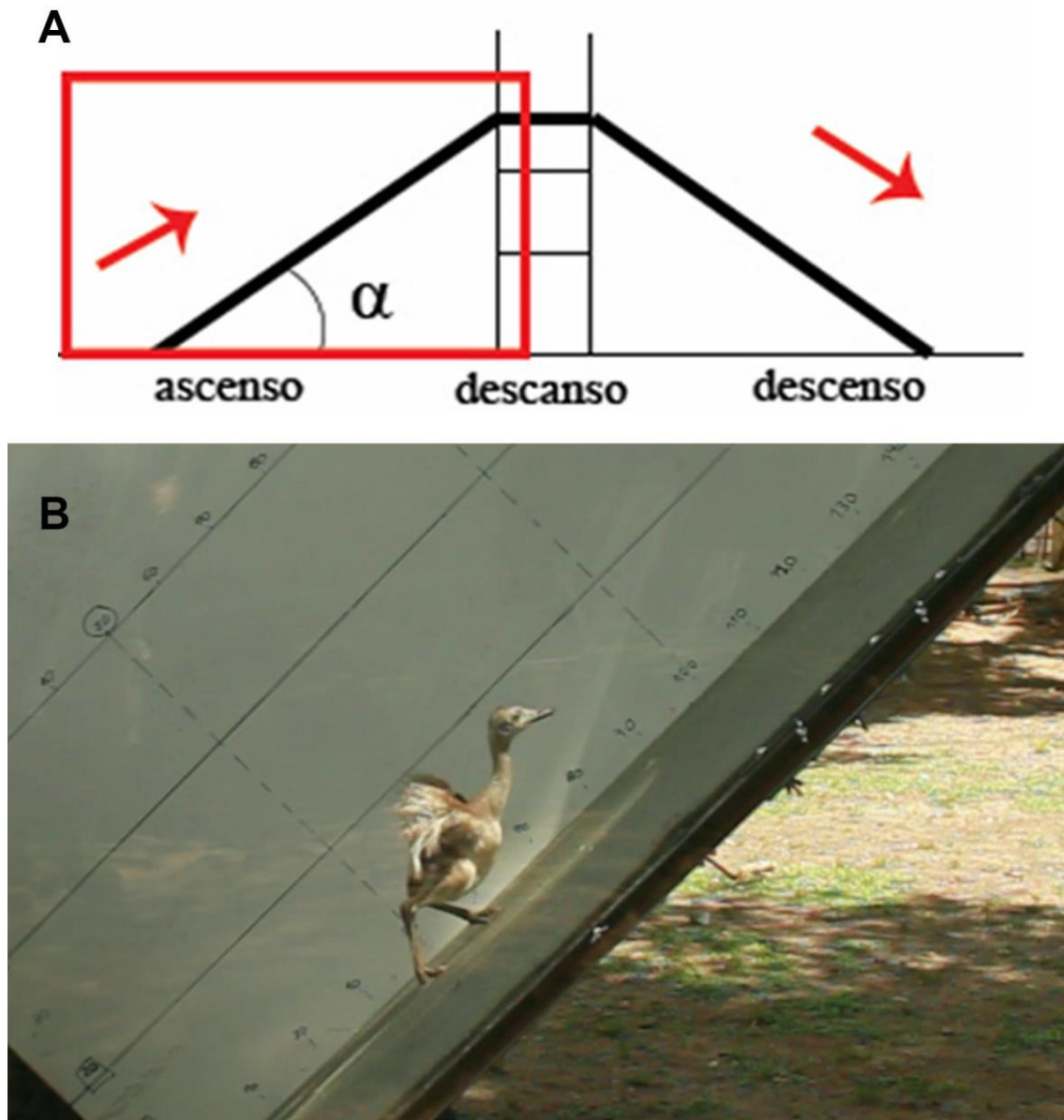


Figura 3.1. En A se esquematiza la rampa de ascenso, “descanso” y descenso para los individuos de *Rhea americana*. La estructura central permite modificar la inclinación (α) de la rampa. Se destaca con flechas la dirección de los individuos y el recuadro rojo indica el sector que van a registrar las cámaras de video, en vista lateral, dorsal y craneal. En B se muestra una fotografía de un individuo de *Rhea* subiendo por la rampa de ascenso.

Se colocaron 3 cámaras digitales (Canon EOS Rebel T1i, GoPro Hero3 silver edition y Nikon D5200) en la estructura para registrar el comportamiento mediante filmaciones en tres planos (vista lateral, dorsal y frontal), con el objetivo particular de describir los movimientos del ala cuando los ejemplares subían por la rampa con una determinada inclinación.

MOVIMIENTOS DEL MIEMBRO ANTERIOR EN TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES

BASALES

Se eligieron cuatro taxones de eumaniraptos relacionados filogenéticamente entre sí a fin de estudiar los movimientos de sus miembros anteriores. Dos de éstos son paravianos no-avianos, el dromeosaurido *Bambiraptor* y el unenlágido *Buitreraptor*. Los otros dos taxones son aves basales no-ornithothoraces, el *Archaeopteryx* y el *Confuciusornis*. Los taxones elegidos tienen preservados en buenas condiciones sus escápulas, coracoides y húmeros. Como se indicó anteriormente, se contó con fotografías y calcos de dichos taxones (Tabla 3.1).

Mediante las comparaciones morfológicas entre los taxones de arcosaurios fósiles y vivientes se seleccionaron determinados correlatos osteológicos, proyectando los sitios de anclaje muscular y los posibles movimientos del miembro anterior en los taxones extintos seleccionados. Se utilizó fundamentalmente la información de los cinco músculos pertenecientes al módulo cintura pectoral-brazo (e.g., *mm. deltoideus escapularis/major, pectoralis, supracoracoideus, coracobrachialis brevis p. ventralis/p. cranialis, biceps brachii*) para realizar la extrapolación de los respectivos anclajes musculares a los taxones fósiles. Con los sitios de origen e inserción definidos, se infirió la función de cada músculo en cada uno de los taxones fósiles.

La información recabada en los Capítulos 4, 5 y 6 específicamente del ñandú (*Rhea americana*), otras aves paleognatas, neognatas y reptiles, ha sido utilizada para extrapolarse a los taxones fósiles. A su vez, se utilizó bibliografía sobre miología de aves y reptiles para las comparaciones pertinentes.

2. METODOLOGÍA

DEFINICIONES ANATÓMICAS

Para la descripción de los elementos óseos y la musculatura de la cintura escapular y miembros anteriores se siguió la orientación en planos anatómicos de cada elemento, empleada por Baumel et al. (1993) para Aves, y Meers (2003) para Crocodylia. En ambos casos, se tuvo en cuenta la posición del húmero en máxima extensión-abducción lateral para la descripción de los elementos del miembro anterior.

Es importante destacar que la posición de la cintura pectoral respecto a la columna vertebral, así como la posición de miembros anteriores de paravianos, aves basales y algunas paleognatas no voladoras, en particular la que presenta *Rhea*, difieren de aquella que presentan las aves voladoras actuales (Tinamiformes y neognatas). Por un lado, la cintura escapular en aves modernas exhibe su hoja escapular subparalela a la columna vertebral, con una pequeña inclinación ventral de su extremo proximal (Senter, 2006a), en contraste con un *Caiman*, en el cual la hoja escapular se orienta verticalmente. En terópodos no-avianos y aves basales la posición de la cintura escapular todavía no está aclarada totalmente, ya que desde el planteo efectuado por Senter (2006a), no hubo muchos trabajos en los que se abordó y se discutió en profundidad esta temática. De todos modos, se debería esperar que los terópodos no-avianos y aves basales tengan una posición intermedia entre aquella vertical de *Caiman* y la horizontal de aves neornites voladoras, debido a la forma, tamaño y ángulo entre los elementos de la cintura pectoral.

Por otro lado, en lo que respecta a los miembros anteriores, se indicó en la Introducción que la superficie interna del ala de *Rhea* se orienta caudalmente cuando el ala está en máxima abducción (Fig. 1.3C). Esto difiere de la orientación ventral que presentan las aves voladoras actuales cuando abducen sus alas (Fig. 1.3A). Por lo tanto, los elementos del brazo, antebrazo y mano de *Rhea* y aves voladoras presentan una

orientación posicional del ala diferente en el plano sagital del cuerpo, lo que implica diferentes orientaciones posicionales para los mismos caracteres osteológicos.

Así es que, para facilitar la lectura y la comprensión del escrito en toda su extensión, se prefirió utilizar la orientación de planos anatómicos para describir los elementos óseos de *Rhea*, paravianos y aves basales tal como se utiliza con aves neognatas, siguiendo a Baumel et al. (1993).

La orientación natural de cada conjunto o elemento óseo se tuvo en cuenta únicamente en aquellos casos donde se describen las posiciones de dichos elementos de la cintura pectoral en relación al tórax, o bien, cuando se describió el movimiento de las extremidades anteriores.

ORIENTACIÓN DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO ANTERIOR

La nomenclatura anatómica utilizada en las descripciones de *Rhea americana* sigue a Baumel et al. (1993) y Livezey & Zusi (2007). Sin embargo, es necesario indicar algunas salvedades teniendo en cuenta la particular morfología que el ñandú presenta en su cintura escapular y en la posición de su extremidad anterior.

En el caso particular del escapulocoracoides, la descripción del mismo se realizará abordando el coracoides y la escápula por separado. En el caso del coracoides, lo que Baumel et al. (1993) indican para la cara ventral del *corpus coracoidei* en aves neognatas, en el ñandú se observa que la posición natural se presenta en sentido craneodorsal y lateral (Tabla 3.3). En cuanto a la escápula, lo que Baumel et al. (1993) indican para la cara lateral del *corpus scapularis* en aves neognatas, en el ñandú, la posición natural se presenta en sentido dorsolateral (Tabla 3.3).

En cuanto al húmero, las orientaciones que se presentan en el ñandú son las mismas que Baumel et al. (1993) indican para aves neognatas, aún cuando existen torsiones en el eje longitudinal del cuerpo del húmero.

En el caso de los huesos del antebrazo y la mano de *Rhea americana*, lo que denominaremos la cara craneal de dichos elementos es la cara dorsal que Baumel et al. (1993) indican para aves neognatas, mientras que la cara que denominaremos dorsal, se corresponde a la cara caudal que indican dichos autores. Esta diferencia en la orientación de las superficies del antebrazo y la mano, se deben a la posición del ala en total extensión (abducción) que presenta *Rhea americana* (ver Fig. 1.3C; 5.1A, B; Tabla 3.3) en comparación con otras neognatas como, por ejemplo, el gallo doméstico (*Gallus gallus domesticus*, ver Fig. 1.3A; 5.1C, D).

Tabla 3.3. Orientación funcional de los elementos de la cintura escapular y miembro anterior del *Caiman* (Crocodylia), *Gallus* (Neognathae), *Rhea* (Palaeognathae) y *Buitreraptor* (Paravianos).

Elemento	Orientación funcional			
	<i>Caiman</i> (Crocodylia)	<i>Gallus</i> (Neognathae)	<i>Rhea</i> (Palaeognathae)	<i>Buitreraptor</i> (Paravianos)
Escápula	dorsal ventral anterior posterior lateral medial	caudo-dorsal cráneo-ventral dorso-medial ventro-lateral dorso-lateral ventro-medial	caudal cráneo-ventral dorso-medial ventro-lateral dorso-lateral ventro-medial	caudo-dorsal cráneo-ventral dorso-medial ventro-lateral dorso-lateral ventro-medial
Coracoides	dorsal ventral anterior posterior lateral medial	cráneo-dorsal caudo-ventral medial lateral cráneo-ventral caudo-dorsal	dorsal ventral medial lateral cráneo-dorsal caudo-ventral	cráneo-dorsal caudo-ventral medial lateral cráneo-ventral caudo-dorsal
Húmero	dorsal ventral anterior posterior	caudo-medial cráneo-lateral dorsal ventral	caudal craneal dorsal ventral	caudal craneal dorsal ventral
Radio-ulna	anterior posterior lateral	dorsal ventral caudo-lateral	craneal caudal lateral	craneal caudal lateral

	medial	cráneo-medial	medial	medial
Mano	dorsal ventral lateral medial	dorsal ventral caudal craneal	craneal caudal dorsal ventral	dorsal ventral caudal craneal

OSTEOLOGÍA

Se realizaron descripciones osteológicas clásicas de la cintura pectoral y miembro anterior de los taxones de arcosaurios actuales y fósiles, siguiendo a Baumel et al. (1993), Meers (2003) y Livezey & Zusi (2007). Se describieron en detalle los elementos óseos de la cintura pectoral y miembro anterior de *Rhea*, teniendo en cuenta los accidentes osteológicos como tubérculos, crestas, líneas musculares y depresiones. Este tipo de características son importantes para inferir el origen o inserción de musculatura u otros tejidos blandos (Witmer, 1995).

Si bien en *Rhea* el coracoides y la escápula están fusionados y, como se indicó anteriormente, conforman el escapulocoracoides, para facilitar la lectura se describieron ambos elementos por separado, haciendo referencia a las partes de cada uno y a la correspondiente zona de fusión entre ambos.

Se describieron las posiciones relativas de diferentes accidentes osteológicos en las posiciones naturales de la caja torácica y cintura pectoral.

Se realizaron comparaciones anatómicas clásicas entre los elementos de la cintura pectoral y miembro anterior de *Rhea americana* con los de un representante del clado Crocodylia, y con representantes de aves Paleognathae y Neognathae.

A su vez, se realizaron comparaciones anatómicas clásicas entre los elementos de la cintura pectoral (e.g., coracoides, escápula y esternón) y el húmero de *Rhea americana* y los de terópodos paravianos y aves basales.

Para ilustrar cada elemento óseo se tomaron fotografías en todas las vistas con cámaras Nikon D5200 y Canon EOS Rebel T1i. Dichas fotografías permitieron medir los

ángulos de torsión ósea de diferentes elementos (e.g., húmero, ulna, radio, carpometacarpo), utilizando el programa Adobe Photoshop CC 2015.

MIOLOGÍA

Todos los ejemplares frescos utilizados en este estudio fueron preparados y diseccionados en el laboratorio de la Colección de Ornitología y en el laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de Vertebrados, pertenecientes al MACN.

En cuanto a las descripciones miológicas, fueron empleados especímenes frescos de aves que se mantuvieron congelados en el freezer por menos de seis meses (Tabla 3.2).

Antes de cada disección, los especímenes fueron retirados del freezer un día antes, fueron descongelados en heladera (4-5°C) y a temperatura ambiente.

En todos los casos posibles, se realizaron disecciones bilaterales de la cintura escapular y del miembro anterior de cada individuo. Únicamente se tuvieron en cuenta para el estudio aquellos músculos y partes del cuerpo que estaban enteros y en buenas condiciones de conservación para realizar las descripciones anatómicas. Durante toda la disección se mantuvo la humedad del tejido muscular, rociándole agua, y evitando así, su desecación y endurecimiento. Ningún ejemplar o parte del mismo se conservó en alcohol u otro líquido conservante.

Se realizó una descripción anatómica clásica de la musculatura de la cintura pectoral y del ala, removiendo cuidadosamente cada músculo, describiendo para cada uno su sitio de origen y de inserción, correlatos osteológicos que dejaron, así como sus características generales (carnoso y/o tendinoso) y su aspecto, siguiendo principalmente los trabajos de Raikow (1985), Baumel et al. (1993) y Jasinowski et al. (2006). Las descripciones siguieron el orden de aparición de los músculos proximales a los distales y

de los superficiales a los profundos. El proceso se documentó mediante fotografías y permitió generar figuras digitales que clarifican las descripciones.

Para conocer la función muscular, se manipuló individualmente cada músculo antes de cortarse y extraerse. De esta forma se pudo observar e interpretar los movimientos que produce cada músculo en la cintura pectoral y el ala, y entre los distintos componentes (brazo, antebrazo y mano). Se determinó la función de cada músculo basándose en la topografía muscular, los sitios de origen e inserción, la orientación de las fibras musculares, y siguiendo a las contribuciones de Raikow (1985) y Jasinowski et al. (2006).

MOVIMIENTOS DE LOS MIEMBROS ANTERIORES

En primera instancia se realizaron observaciones directas del comportamiento alar de aves paleognatas vivas (e.g., *Rhea americana* y *Struthio camelus*) y otras especies de aves voladoras (e.g., tinámidos y neognatas). Las mismas se desarrollaron durante la mañana, entre las 10h y las 14h, en condiciones no controladas y sin intervención humana. Se prestó atención al registro de los movimientos alares de los individuos mientras realizaban acciones cotidianas como ser desplazamientos, alimentación, interacción entre pares, etc. Aquí se registraron los movimientos del ala en general, teniendo particularmente en cuenta los movimientos realizados por el húmero.

Por otro lado, para obtener descripciones más detalladas de los movimientos de las alas, como de los movimientos particulares de cada elemento alar, se manipularon los ejemplares frescos de dos especies de paleognatas (*Rhea americana* y *Nothoprocta cinerascens*) y una neognata (*Gallus gallus domesticus*) utilizados en las disecciones

miológicas (Tabla 3.2), para determinar el rango de movimientos con la presencia de tejidos blandos.

Para este propósito, se montó a los ejemplares frescos sobre una estructura metálica que permitió posicionar la columna vertebral paralela al suelo, dejando la cintura escapular fija, y con las extremidades inferiores plegadas, apoyadas sobre una superficie plana. De esta forma, las alas quedaron libres, pudiéndose manipular el ala izquierda para lograr diferentes posturas naturales, como ser la posición de reposo (alas replegadas al costado del cuerpo) y la de amplia extensión lateral (abducción).

Se colocaron 3 cámaras digitales (Canon EOS Rebel T1i, Nikon D5200, GoPro Hero3 silver edition) para poder filmar los movimientos del ala en vistas craneal, dorsal y lateral. Para manipular el ala se le quitaron todas las plumas para identificar claramente cada elemento, y se sujetó el extremo distal del húmero con un hilo para poder moverlo y no interferir en las filmaciones. De ésta manera, el húmero se manipuló de forma tal que describa un rango natural de movimientos con respecto a la cintura escapular, alcanzando los rangos máximos y, a su vez, tratando de simular la posición de reposo (alas replegadas al costado del cuerpo) y el típico movimiento dorso-ventral que realizan las aves voladoras. Finalmente, se registraron los rangos máximos del arco de movimiento típico de abducción/aducción que realiza *Rhea*, es decir, cuando el húmero realiza un arco craneolateral a caudomedial.

Para cuantificar el rango de movimiento máximo del húmero, se procesaron los videos en los tres planos mediante la utilización del programa de libre acceso Tracker (versión 5.1.5). En cada video se determinó un eje de coordenadas “x, y, z”, donde el punto de intersección (e.g., $x = 0$; $y = 0$; $z = 0$) se posicionó en la cavidad glenoides de la cintura pectoral izquierda. En vista craneal y vista dorsal se mantuvo el eje latero-medial

como eje “x”, mientras que en vista lateral y craneal se designó al eje dorso-ventral como eje “y”. Por último, en vistas lateral y dorsal se indicó al eje cráneo-caudal como eje “z”.

Para procesar el movimiento del húmero izquierdo se marcó con un marcador la piel del codo, a fin de seguir dicha marca mediante el programa y la cual fue registrada su posición “x, y, z” durante todo su desplazamiento. Los registros de la posición se realizaron deteniendo el video cuadro por cuadro. Para cada vista se graficaron los puntos máximos que alcanzó el codo durante toda su trayectoria.

Complementariamente, se graficó el recorrido del codo en el típico movimiento de abducción-aducción ($n = 4$) en vista craneal, lateral y dorsal. Los registros de la posición del codo se realizaron a los 0,067 segundos.

Para determinar el rango de movimientos máximos del antebrazo, se fijó el brazo extendido lateralmente. Se tomaron fotografías perpendiculares a la superficie caudal del brazo tanto cuando el antebrazo se flexionaba y cuando se extendía totalmente. Las fotografías se tomaron con cámara digital Canon EOS Rebel T1i. Se utilizó el programa Adobe Photoshop para superponer la fotografía del antebrazo en máxima flexión y extensión, haciendo coincidir el brazo en toda su forma, pudiendo así medir el ángulo formado entre el húmero y el antebrazo.

Para determinar el rango de movimientos de la mano, también se fijó el brazo extendido lateralmente. Se tomaron fotografías perpendiculares a la superficie caudal del ala en dos posiciones. Se registró la flexión y extensión máxima de la mano cuando el antebrazo estuvo totalmente flexionado y cuando estuvo totalmente extendido. Se utilizó el programa Adobe Photoshop CC 2015 para superponer la fotografía de la mano en máxima flexión y extensión en las dos posiciones anteriormente señaladas, haciendo coincidir el brazo y antebrazo en toda su forma, pudiendo así medir el ángulo formado entre la línea longitudinal del antebrazo con la línea longitudinal de la mano.

MOVIMIENTOS DE LAS ALAS AL SUBIR PLANOS INCLINADOS

Como parte complementaria al punto anterior se realizó el experimento para observar el movimiento de las alas de *Rhea* al subir planos inclinados para poner a prueba la hipótesis del “Wing Assisted Inclined Running” (WAIR) propuesta inicialmente por Dial (2003). Esta hipótesis postula que las aves juveniles actuales o de pocos días de vida (sólo las nidífugas) pueden subir planos inclinados con sus extremidades posteriores pero con la ayuda del impulso generado con sus miembros anteriores, incluso cuando sus alas no se encuentren desarrolladas totalmente (denominadas comúnmente como “proto-alas”). Este comportamiento observado en una gran cantidad de clados avianos (órdenes) les permitió proponer a Dial (2003), Bundle & Dial (2003), Tobalske & Dial (2007) y Dial et al. (2008) que las aves basales también lo realizaban. Estas ideas se posicionaron como otra explicación al origen del vuelo batido, complementando a las originales hipótesis sobre el origen del vuelo “desde el suelo hacia arriba” (Williston, 1879; Nopcsa, 1907; 1923) y la contrapuesta “desde los árboles hacia abajo” (Marsh, 1880; de Beer, 1954; Chatterjee & Templin, 2004).

En cuanto al experimento planteado aquí, este consistió en realizar registros del comportamiento de individuos juveniles de *Rhea americana* subiendo planos inclinados en condiciones controladas, tomando de referencia los trabajos de Dial (2003), Bundle & Dial (2003), Tobalske & Dial (2007) y Dial et al. (2008). Para ello se diseñó un experimento en el cual los individuos de *Rhea* fueron observados y filmados cuando subían por una rampa con una inclinación conocida, comprendida entre los 10° y 45°.

Los individuos fueron estimulados para ascender una rampa de unos 3 m de longitud y 60 cm de ancho (Fig. 3.1), cubierta por un sustrato texturado de polietileno (foam). La rampa se confeccionó con el lateral izquierdo de madera color blanco, que auspiciaba de fondo contrastante y, el lateral derecho de plástico semi rígido transparente,

que permitía observar y filmar a los individuos. De ésta forma, quedaba constituido un pasillo ancho por el cual los individuos se desplazaban desde la base de la rampa (apoyada en el suelo) hasta su punto más alto (descanso). La otra mitad de la estructura consistía en un espacio de plano sin inclinación, donde los individuos podían descansar y luego bajar por otra rampa (de igual medida y pendiente que la anterior) hacia el suelo del recinto. Mientras uno de los extremos de la rampa se mantuvo en el suelo, el otro extremo se fijó en una base que constituía el descanso. A esta base se le podía modificar la altura, lo que permitía a las rampas alcanzar distintos ángulos de inclinación con respecto al suelo (10°, 20°, 30°, 40° y 45°). Los cinco ejemplares fueron motivados para ascender la rampa individualmente, separándolos entre sí y luego permitiendo que se unan al grupo luego de cada ascenso. Se dejó un tiempo prudencial para que cada individuo ascendiera por la rampa y luego pudiera descansar el tiempo necesario. Ningún individuo ascendió la rampa estando agitado y/o estresado. Se documentaron los comportamientos mediante videos digitales de alta resolución (con velocidades entre 250-500 Hz), mientras los individuos se desplazaban por la rampa (véase <https://digitallibrary.amnh.org/bitstreams/94062ac2-0493-42c7-83ce28ffd33478d1/download>; Novas et al., 2020).

EXTRAPOLACIONES A ESPECIES EXTINTAS

Para describir tejidos blandos de especies extintas sin representantes actuales y/o inferir sus comportamientos, se suelen realizar distintos abordajes realizando extrapolaciones de animales actuales.

Una de estas aproximaciones es el método filogenético descrito por Witmer (1995) que incorpora especies actuales relacionadas filogenéticamente a la especie

extinta. Así, se extrapolan datos de la morfología de tejidos blandos y/o de las funciones de diversas estructuras, siempre y cuando sean estructuras homólogas al taxón fósil.

En este estudio se implementó el método de Soporte Filogenético Viviente (SFV) o en inglés, Extant Phylogenetic Bracket (Witmer, 1995) que se basa en los principios de la cladística y el principio de parsimonia. El método SFV contempla a dos grupos externos cercanamente emparentados a los taxones fósiles para poder reconstruir los tejidos blandos a partir de la información osteológica, basándose en el principio de homología.

Para esto se tuvieron en cuenta representantes vivientes de arcosaurios basales (Crocodylia) y de arcosaurios más derivados que los dinosaurios terópodos, las aves neornites, representadas por los clados Paleognathae y Neognathae (Fig. 1.2). Los arcosaurios vivientes escogidos presentan homologías en su cintura escapular y miembro anterior. Entre los Crocodylia actuales, se escogió el *Caiman latirostris* por el acceso a sus esqueletos y el *Alligator* por la bibliografía referente a su osteología y miología. Entre las aves neornites, se escogió un representante de las aves paleognatas no-voladoras, *Rhea americana*, y diversas aves como tinamúes y neognatas voladoras (Tabla 3.2).

Se realizaron comparaciones morfológicas entre los taxones vivientes para generar inferencias en los taxones extintos de paravianos no-avianos (Eumaniraptora) y de aves basales (Avialae no-Ornithothoraces).

De esta manera se propusieron hipótesis acerca de la presencia de tejidos blandos en los taxones fósiles, para luego inferir las funciones de elementos óseos, buscando el mayor sustento a la extrapolación.

Es importante, sin embargo, tener en claro que siempre hay una especulación en la reconstrucción muscular y que, aunque se trate de abordar con las mejores herramientas, no puede ser eliminada por completo. Esto mismo indica Witmer (1995) para lo cual propone diferentes “Niveles de Inferencia” para realizar las extrapolaciones.

En ese trabajo, el autor indica que las inferencias anatómicas que no puedan ser observadas directamente involucran cierta medida de especulación (Witmer, 1995). De este modo, dichos niveles de inferencia presentan una jerarquización y, a su vez, brindan una estimación del nivel de especulación inherente a la reconstrucción de los tejidos blandos.

Witmer (1995) indica tres niveles generales de inferencia:

Nivel I: Asignación decisiva positiva en el nodo del grupo externo. Cuando ambos grupos actuales del SFV (en este caso, las aves neognatas, paleognatas y reptiles) poseen el carácter y su correspondiente correlato óseo inferido en el taxón fósil.

Nivel II: Asignación equívoca en el nodo del grupo externo. Cuando la asignación del carácter solo se encuentra en uno de los grupos externos del SFV y la asignación por lo tanto es equívoca.

Nivel III: Asignación decisiva negativa. Cuando el carácter hipotetizado en el fósil no se encuentra presente en ninguno de los dos grupos actuales del SFV.

Es importante destacar que en los casos donde se llegue a un nivel II o III y la morfología del fósil se asemeje lo suficiente a la presente en el grupo externo viviente, entonces se justifica realizar una inferencia de los tejidos blandos debido a la asociación causal entre las características morfológicas homólogas o análogas.

La información recolectada del material fresco fue interpretada y contrastada con la bibliografía específica sobre miología en reptiles y aves actuales. Luego se extrapuló dicha información a los materiales fósiles (paravianos y aves basales) teniendo en cuenta los trabajos de Nicholls & Russell (1985), Jasinowski et al. (2006) y Novas et al. (2021a) que analizaron la musculatura pectoral y del miembro anterior en terópodos.

MOVIMIENTOS DEL MIEMBRO ANTERIOR EN PARAVIANOS NO-AVIANOS Y AVES**BASALES**

Es importante destacar que para abordar la temática vinculada a los movimientos del miembro anterior hay que tener en cuenta la posición que tiene la cintura pectoral en la caja torácica. En este sentido, toma relevancia tener en cuenta cómo se posiciona la hoja escapular con respecto a la columna vertebral y cómo lo hace el coracoides, ya que así se define la orientación y la inclinación de la cavidad glenoides, sitio donde articula la cabeza humeral.

Como se mencionó anteriormente, la posición de la cintura escapular en terópodos no-avianos y aves basales todavía no está aclarada totalmente, pero manteniendo la propuesta de Novas et al. (2021a), aquí se posiciona la hoja escapular de la cintura escapular de los paravianos no-avianos y aves basales, subparalela a la columna vertebral, con una inclinación craneoventral del extremo anterior de la escápula. De esta forma, se trata de mantener una orientación similar a la que presentan las aves actuales, a fin de mantener un mismo marco de referencia anatómica y generar así comparaciones equivalentes.

Se realizaron comparaciones morfológicas de la cintura escapular y del miembro anterior entre los taxones fósiles y vivientes, logrando seleccionar determinados correlatos osteológicos que fueron útiles para inferir los sitios de anclaje muscular en los taxones fósiles. Con estas inferencias, se determinó la función de cada músculo en cada uno de los taxones fósiles, se hipotetizaron los movimientos característicos que podrían llegar a tener los paravianos no-avianos y aves basales seleccionadas, teniendo como referencia la información del Capítulo 6 y los trabajos de Ostrom (1974b; 1976), Nicholls & Russell (1985), Gishlick (2001), Carpenter (2002) y Jasinowski et al. (2006).

DEFINICIONES FILOGENÉTICAS

El clado Archosauria, según Nesbitt (2011), es definido como el grupo monofilético que incluye al ancestro común de *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768, y *Passer domesticus* Linnaeus, 1758, y todos sus descendientes. Así, Archosauria se divide en Pseudosuchia Zittel, 1887-1890, grupo en el cual se incluyen a los cocodrilos actuales (Crocodylia); y Avemetatarsalia Benton, 1999, grupo que contiene a Dinosauria Owen, 1842, y en el cual se incluyen también a las Aves Linnaeus, 1758 (véase Fig. 1.1; Benton, 2004; Nesbitt, 2011).

La hipótesis filogenética de esta tesis sigue a la propuesta inicialmente expuesta por Agnolín & Novas (2011) y ampliada luego por Agnolín & Novas (2013), Agnolín et al. (2019) y Motta et al. (2020), por la cual Paraves contiene a todos los maniraptores más próximos a las Neornithes que al *Oviraptor* (Serenó, 1998). El clado Scansoriopterygidae se excluye de Paraves siguiendo a Agnolín & Novas (2013).

El clado paraviano que incluye a Dromaeosauridae y Avialae, pero no a Troodontidae, se denomina Eumaniraptora (Fig. 3.2).

El clado Eumaniraptora contiene, por un lado, al clado Dromaeosauridae (e.g., *Bambiraptor*, *Velociraptor* y *Deinonychus*); y por el otro, al clado Averaptora (e.g., *Sinornithosaurus*) con los siguientes subclados sucesivos: Microraptoria (e.g., *Microraptor*), Unenlagiidae (e.g., *Unenlagia*, *Buitreraptor*, *Austroraptor*), Anchiornithinae (e.g., *Anchiornis*) y Avialae (e.g., *Archaeopteryx*, *Rhea*, *Gallus*; Fig. 3.2).

Finalmente, el clado Avialae incluye a los sucesivos clados como Archaeopterygidae (e.g., *Archaeopteryx*), Jeholornithiformes (e.g., *Jeholornis*), Confuciusornithiformes (e.g., *Confuciusornis*), Omnivoropterygidae (e.g., *Sapeornis*) y Neornithes (=Euornithes, siguiendo a Novas et al., 2021a), donde están incluidas todas

las aves actuales (Fig. 3.2; 3.3). En este último clado se encuentra el grupo de las Paleognathae (e.g., Rheiformes, Struthioniformes, Tinamiformes) y de las Neognathae (Galloanseres y Neoaves; Fig. 3.3).

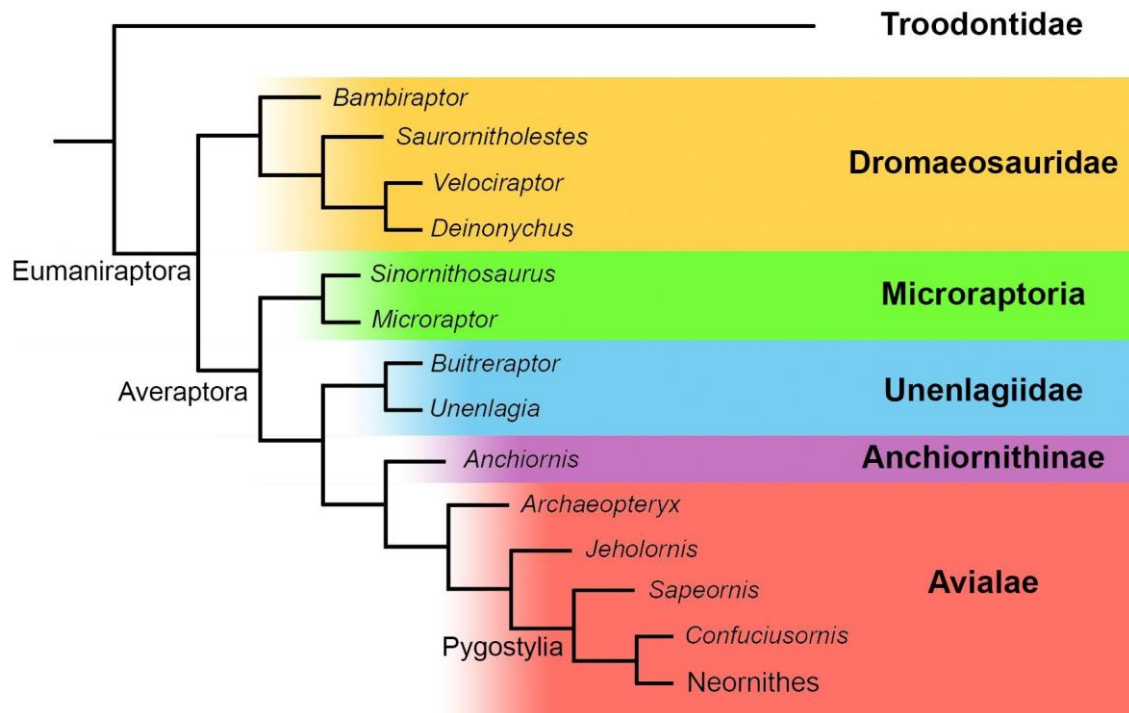


Figura 3.2. Cladograma que muestra las relaciones de parentesco hipotetizadas por Agnolín & Novas (2013) para el grupo de dinosaurios terópodos celurosaurios, indicando el grupo Eumaniraptora (modificado de Agnolín & Novas, 2013). El cladograma incluye algunos de los clados y taxones que son objeto de estudio en la presente tesis.

El esquema interpretativo sobre las relaciones filogenéticas entre los paravianos basales sigue a Agnolín & Novas (2013) y a Novas et al. (2021a), quienes proponen que Troodontidae, Dromaeosauridae, Microraptoria, Unenlagiidae y Anchiornithinae son parientes sucesivamente más cercanos a Avialae. Es importante aclarar que existen actualmente numerosas propuestas acerca de las relaciones filogenéticas entre los diferentes taxones integrantes de Paraves (e.g., Norell et al., 2001; 2006; Makovicky et al., 2003; 2005; Turner et al., 2012) pero se opta por seguir los resultados alcanzados por los miembros del Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados,

del cual formo parte (véase Agnolín & Novas, 2011; 2013; Agnolín et al., 2019; Motta et al., 2020; Novas et al., 2021a).

No obstante, los fines que aquí se persiguen (reconstruir la posición de los brazos respecto a la cintura escapular y su rango de movimientos) no se ven afectados en cualquiera de las hipótesis filogenéticas planteadas, ya que los taxones involucrados de paravianos (incluidas aves basales como *Archaeopteryx*) poseen todos, una similar anatomía de los huesos que componen estas estructuras, facilitando la extrapolación de los movimientos (véase Witmer, 1995).

Retomando la descripción de las aves actuales, las Euornithes, el grupo está conformado por dos clados. Por un lado, se encuentran las aves paleognatas, denominadas así por presentar una estructura del paladar basal, grupo constituido por las aves terrestres no voladoras, comúnmente denominadas ratites (Rheiformes, Struthioniformes, Casuariiformes y Apterygiformes) y los voladores tinamúes (Tinamiformes). Por otro lado, se encuentran las neognatas, aves que presentan un paladar derivado, formado por el clado Galloanseres (subdividido en 2 clados mayores) y por el clado Neoaves, comúnmente subdividido en 33 clados mayores (Gill et al., 2020) con una amplia diversidad, adaptación a distintos ambientes y en su mayoría presentan un vuelo batido (Fig. 3.3).

De las 13 especies de aves paleognatas actuales no voladoras (Ratitae; véase Fig. 3.3) se encuentran los ñandúes y choiques (Rheiformes), avestruces (Struthioniformes), casuarios y emúes (Casuariiformes) y kiwis (Apterygiformes). El nombre Ratitae, fue acuñado por Merrem en 1813 y hace alusión al esternón en forma de balsa y desprovisto

de quilla, en contraposición con el grupo de las Carinatae, las aves con quilla en su esternón (Tinamiformes y neognatas).

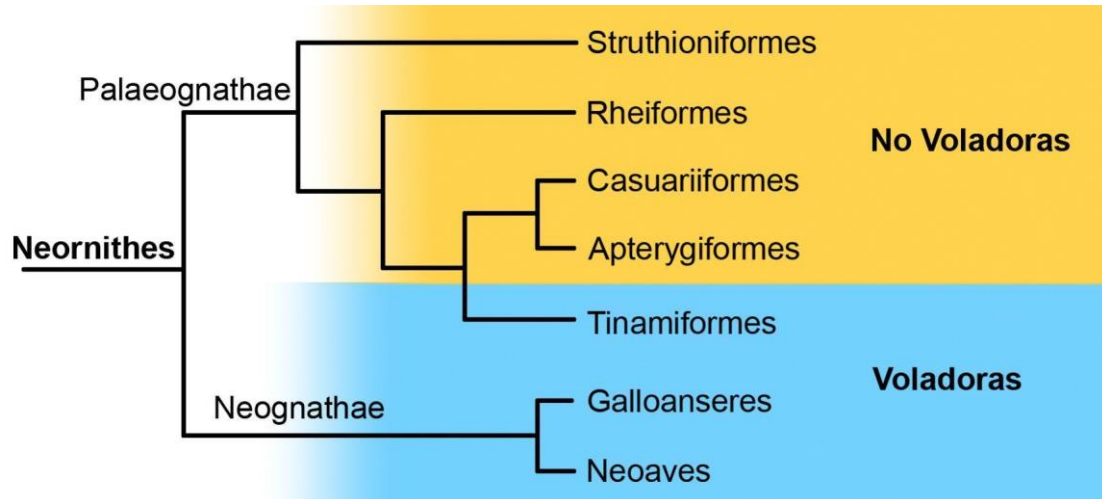


Figura 3.3. Esquema del marco filogenético de aves Neornithes (=Euornithes) modificado de Yonezawa et al. (2017), donde se indican los distintos clados de aves voladoras y no voladoras vivientes.

Particularmente en Sudamérica, se encuentran los Rheiformes, grupo que actualmente está constituido por dos especies, el ñandú (*Rhea americana*) y el choique (*Rhea pennata*; Gill et al., 2020). Entre estas dos especies, el ñandú es el ave terrestre actual que presenta el mayor tamaño corporal en el continente sudamericano y presenta un amplio rango de distribución, habitando áreas abiertas de Argentina, Uruguay, Bolivia, Paraguay y Brasil (Gasparri, 2016; Gill et al., 2020).

Siguiendo la nomenclatura propuesta por Gill et al. (2020), la especie de ñandú estudiada en ésta tesis doctoral pertenece al subgénero *Rhea americana albescens* (Lynch & Holmberg, 1878).

CAPACIDAD DE VUELO EN TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES BASALES

Con los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral, se hipotetizan los movimientos característicos que habrían tenido los paravianos no-avianos y aves basales

seleccionados anteriormente. De esta forma, se discuten las características osteológicas y miológicas que debieron presentar los Eumaniraptores para realizar determinados movimientos del miembro anterior que les facilitara alcanzar el vuelo batido. Así se discuten los posibles orígenes del vuelo batido en la transición dinosaurios no-avianos - aves.

Con respecto a las hipótesis sobre el origen del vuelo, debemos reconocer que hay diferentes posturas. Una de ellas es defendida por el TWiG, en el cual indican que el origen del vuelo se habría producido independiente, al menos, tres veces dentro de Paraves. Una vez en el clado Microraptoria (en el taxón *Microraptor*), otra en los Unenlagiidae (en el taxón *Rahonavis*) y una tercera dentro de Avialae, a partir de *Anchiornis* y *Archaeopteryx* (Pei et al., 2020). Por el contrario, en el marco de la hipótesis defendida por Gauthier & de Queiroz (2001), Makovicky et al., (2005), Agnolín & Novas (2013) y Dececchi et al. (2016), entre otros, el vuelo se habría originado solo una vez en el nodo de Averaptora (Fig. 3.2).

Con toda esta información se generaron hipótesis sobre la adquisición del vuelo batido durante el transcurso evolutivo entre paravianos no-avianos y aves basales hace unos 160-120 MA.

CAPÍTULO 4

OSTEOLOGÍA DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO ANTERIOR DE *RHEA AMERICANA*

1. INTRODUCCIÓN

Las ratites o aves paleognatas no voladoras, adquirieron una serie de características anatómicas distintivas del clado como ser: gran tamaño corporal (excepto los kiwis); extremidades posteriores robustas adaptadas a la marcha y/o a la carrera; escápula y coracoides fusionados; ausencia de fúrcula; esternón sin quilla desarrollada; cintura pectoral sin canal trióseo; reducción variable del ala (incluyendo huesos y musculatura) y simplificación del plumaje alar (Gadow, 1880; Lowe, 1928; 1935; von Blotzheim, 1958; Cracraft, 1974; Elzanowski, 1988). Se considera que estas modificaciones se correlacionan con las adaptaciones cursoriales, con excepción de los kiwis (Fürbringer, 1888, 1902; Gadow, 1885; Gasparri, 2016; Lowe, 1928; Muñiz, 1885; Pycraft, 1900), y con la pérdida progresiva del vuelo (Cracraft, 1974; Harshman et al., 2008; Phillips et al., 2010; Faux & Field, 2017), la que se alcanzó en diferentes etapas de la evolución del grupo, posteriormente al evento de extinción masiva del Cretácico/Paleógeno (K/Pg; Mitchell et al., 2014).

Los primeros estudios osteológicos realizados en Paleognathae, tanto en Ratitae como en tinámidos, fueron llevados a cabo a partir de mediados del siglo XIX con descripciones anatómicas de diferentes especies, destacándose los trabajos de Houghton (1864), Gadow (1885), Fürbringer (1888; 1902), Pycraft (1900), Lowe (1928), McGowan (1979) y Vanden Berge (1982). No obstante, unos pocos trabajos analizaron detalladamente los diferentes aspectos de la anatomía del ala, como ser McGowan (1982), Jasinowski et al. (2006), Wustinger et al. (2006) y Maxwell & Larson (2007).

Refiriéndonos particularmente al ñandú (*Rhea americana*), en los últimos años los estudios se enfocaron sobre la musculatura y la morfología funcional de los miembros posteriores (Picasso, 2010; 2015; Picasso et al., 2012) y cintura pélvica (Picasso et al., 2020), dada la importancia que presenta el tren trasero en el comportamiento locomotor de esta especie. Sin embargo, no existen a la fecha trabajos de osteología de esta especie emblemática de la avifauna sudamericana, resaltando la importancia que tiene el presente estudio osteológico de la cintura pectoral y ala de *Rhea* desarrollado en las páginas que siguen. Este análisis permitirá destacar las características morfo-funcionales más llamativas de la especie para comparaciones con otros taxones actuales y en particular con paravianos fósiles.

Aunque *Rhea* es un ave exclusivamente terrestre y no voladora, presenta un ala bien desarrollada, similar a la que presenta *Struthio*, y con la misma cantidad de elementos óseos que presentan las aves neognatas. Esta condición difiere de la que se observa en otros paleognatos no-tinámidos, como los Casuariiformes (*Dromaius* y *Casuaris*) y el *Apteryx* (Rothschild & Pycraft, 1900; Cho et al., 1984) en los que se observa una clara reducción del tamaño corporal y hay pérdida o fusión de elementos del ala.

Un punto a destacar, en cuanto a la cintura escapular de las Ratitae en general, y del ñandú (*Rhea americana*) en particular, es que presenta características óseas que la diferencia morfológicamente de la que presentan las aves neognatas. Al mismo tiempo, se asemeja a la cintura escapular que presentan algunos dinosaurios terópodos paravianos (e.g., *Unenlagia*, *Buitreraptor*, *Velociraptor*, *Sinornithosaurus*; Feduccia, 1986; Jenkins Jr., 1993; Novas & Puerta, 1997; Novas et al., 2018) y aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*; Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020) en lo referente a la

morfología individual de cada hueso como así en la disposición anatómica de la escápula, el coracoides y el húmero.

A su vez, cuando *Rhea* extiende lateralmente sus alas, los antebrazos quedan orientados perpendicularmente al suelo y la superficie ventral del ala orientada caudalmente (Fig. 4.1A; Raikow, 1968; Lowe, 1928; Novas et al., 2020). Como se verá en detalle en el Capítulo 6, esta posición se diferencia radicalmente de la que presentan las aves voladoras actuales (Fig. 4.1C), en las cuales la superficie alar se orienta ventralmente durante el aleteo batido o planeo (Raikow, 1968; Dial et al., 1991; Novas et al., 2020).

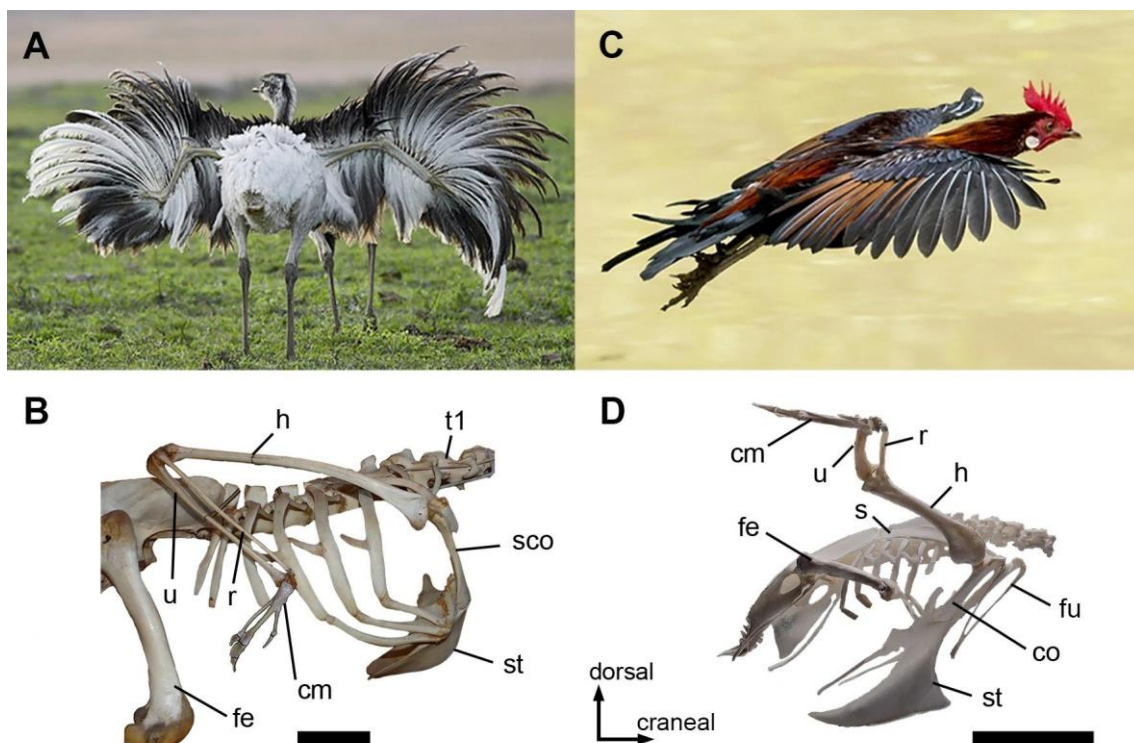


Figura 4.1. (A) Ejemplar adulto de ñandú (*Rhea americana*) con las alas extendidas y (B) esqueleto de la cintura pectoral y ala en vista lateral derecha. (C) Ejemplar de gallo doméstico (*Gallus gallus domesticus*) planeando con las alas extendidas y (D) esqueleto de la cintura pectoral y ala en vista lateral derecha. (A) Fotografía cedida por Ramón Moller Jensen. Abreviaturas: cm, carpometacarpo; co, coracoides; fe, fémur; fu, fúrcula; h, húmero; r, radio; s, escápula; sco, escapulocoracoides; st, *esternón*; t1, primera vértebra torácica; u, ulna. Escalas 10 cm.

A continuación, se lleva a cabo el estudio osteológico detallado de la cintura escapular y miembro anterior del ave viviente *Rhea americana*, para lo cual se realizan comparaciones osteológicas con otras aves paleognatas y neognatas, terópodos paravianos y aves basales.

2. CINTURA ESCAPULAR

En *Rhea americana*, al igual que en todo el grupo de paleognatas no-tinámidos, la cintura escapular está conformada por la sinostosis o fusión de la escápula y el coracoides (Lowe, 1928) que conforman el escapulocoracoides. A su vez, existe un esternón con forma de cuenco y sin quilla. Así, la cintura escapular queda conformada por ambos escapulocoracoides articulados al esternón, en su borde craneal (Fig. 4.2A). El esternón se articula con tres costillas esternales en su borde lateral, posterior al *processus craniolateralis* (Fig. 4.2C). De esta forma, ambos escapulocoracoides quedan articulados por medio del esternón y las costillas a la columna vertebral, sumado a las conexiones musculares que existen en la cavidad torácica.

Cabe destacar la ausencia de clavículas o fúrcula, como elemento individual o conspicuo, en la mayoría de las Ratitae actuales y extintas conocidas, a excepción de *Dromaius* adultos y de embriones de *Casuaris* (Pycraft, 1900; Lowe, 1928). Aunque se han hecho diversas hipótesis sobre la posible fusión entre la clavícula y el escapulocoracoides durante la evolución y desarrollo de las ratites (e.g., Lindsay, 1885), en la actualidad hay consenso en confirmar la ausencia de este elemento para la mayoría de especies que conforman este grupo de aves (Pycraft, 1900; Lowe, 1928).

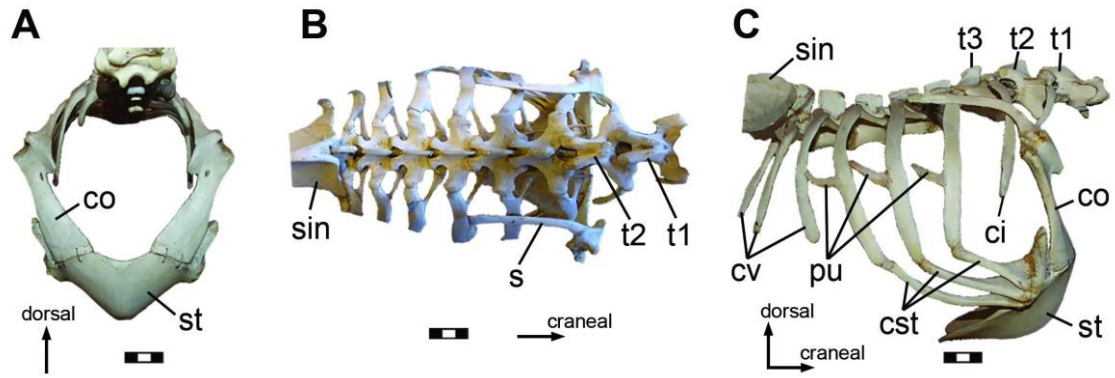


Figura 4.2. Cintura escapular y caja torácica de *Rhea americana* en vista craneal (A), vista dorsal (B) y vista lateral derecha (C). Abreviaturas: co, coracoides; cst, *costa sternalis*; cv, *costa vertebralis*; pu, *processus uncinatus*; s, escápula; sin, sinsacro; st, *esternón*; t1-t3, vértebras torácicas. Escalas 3 cm.

Las alas de *Rhea* presentan un buen desarrollo, siendo similar a *Struthio* y aves neognatas, y sin pérdida de elementos óseos, como sí ocurre en otras paleognatas no tinámidos (Cho et al., 1984), como *Dromaius* (Maxwell & Larsson, 2007) y *Apteryx* (McGowan, 1982) con fusión del carpometacarpo y pérdida de falanges.

Es importante mencionar que los elementos óseos de la cintura pectoral y miembro anterior de *Rhea* presentan cierta variabilidad morfológica a nivel intraespecífico, tal como ocurre en otras paleognatas (McGowan, 1982).

ESCAPULOCORACOIDES

El escapulocoracoides de *Rhea americana* está fusionado en aves adultas (Fig. 4.3), como ocurre en otras aves paleognatas no-tinámidos (Lowe, 1928), mientras que en embriones y juveniles puede observarse una sutura entre el coracoides y la escápula, que permite diferenciar ambos elementos (Fig. 4.3A).

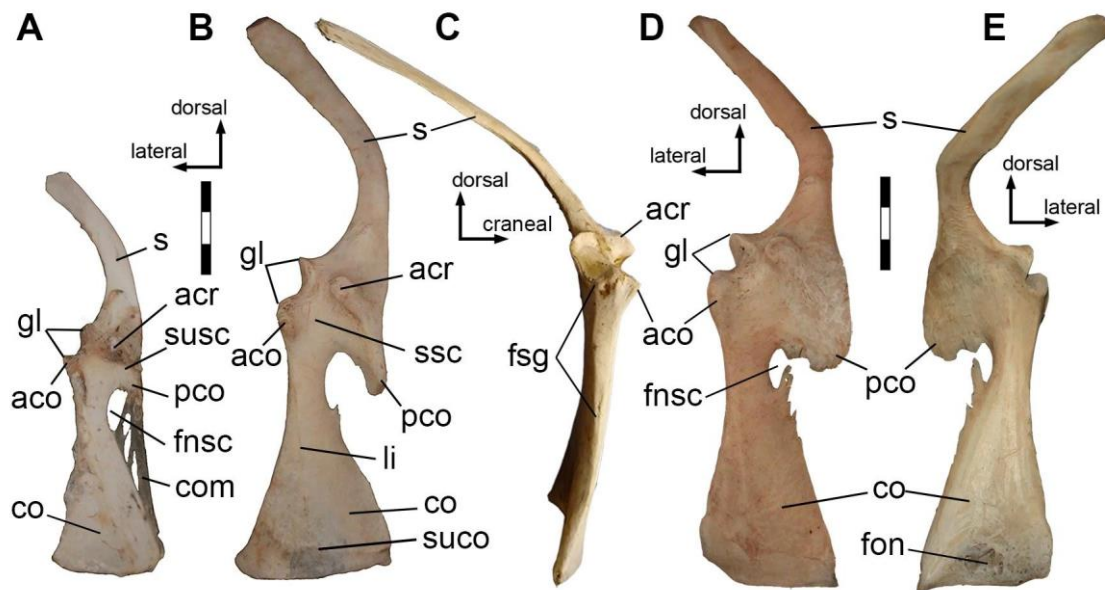


Figura 4.3. Escapulocoracoides derechos de juvenil (A) y de adultos (B-E) de *Rhea americana* en vista craneal (A, B, D), vista laterocaudal derecha (C) y vista caudal (E). Abreviaturas: aco, acrocócoracoides; acr, acromion; co, coracoidea; com, membrana coracoidea; fnsc, *foramen nervi supracoracoidea*; fon, *fossae pneumaticae*; fsg, fosa subglenoides; gl, cavidad glenoides; li, línea intermedialis; pco, proceso procoracoidea; s, escápula; ssc, *sulcus supracoracoideus*; suco, sutura coracoidea; susc, sutura escapulo-coracoidea. Escalas 3 cm.

El coracoidea presenta una forma subtriangular, donde el extremo esternal está expandido lateromedialmente y se estrecha hacia el extremo omal, formando un cuello coracoideo y generando un contorno subtriangular en vista craneal (Fig. 4.3A, B, D). La cara craneal del coracoidea es convexa en sentido transversal mientras la cara caudal es cóncava. El margen lateral es relativamente amplio y redondeado, forma una superficie subtriangular, la fosa subglenoides (Fig. 4.3C), que es ventral a la cavidad glenoides, y se va haciendo más delgada hacia el extremo esternal. El proceso lateral del coracoidea está pobremente desarrollado, es de contorno subtriangular y carece de una superficie articular bien desarrollada.

En la cara craneal del coracoidea se observa una línea intermuscular oblicua, la línea *intermedialis*, que se extiende desde la base del *processus acrocócoracoideus* hasta casi contactar el extremo esternal donde la línea se vuelve difusa. La línea *intermedialis*

indica la separación entre los *mm. pectoralis* y *supracoracoideus*, definiendo una superficie lateral y medial, respectivamente.

El margen medial del coracoides conforma una cresta aguda que contacta al proceso procoracoides mediante la membrana coracoidea (Fürbringer, 1888). En muchos ejemplares, esta membrana coracoidea se osifica total o parcialmente, formando cuñas óseas y conexiones más rígidas que engrosan el tamaño del proceso procoracoides (Fig. 4.3D), dejando abierto cranealmente el *foramen nervi supracoracoidei*. Teniendo en cuenta que *Rhea* no presenta clavículas ni fúrcula, se puede interpretar que dicha membrana sería homóloga a la membrana *sternocoracoclavicularis* que presentan las aves neognatas actuales.

La *facies articularis sternalis* es levemente convexa y comprimida en sentido cráneo-caudal. Este borde es irregular, de estructura simple y carece de surcos y amplias superficies articulares.

En algunos ejemplares se puede observar en la parte esternal craneal la presencia de una sutura horizontal, la sutura coracoidea (Fig. 4.3B). Adicionalmente, se puede observar un área bien irrigada con numerosos forámenes neumáticos en la cara caudal del extremo esternal del coracoides (Fig. 4.3E).

Hacia el extremo omal, se encuentra lateralmente el tubérculo biceps o *processus acrocoracoideus*, un pequeño promontorio de superficie redondeada y principalmente orientado en sentido craneolateral (Fig. 4.3A, B, D). Este proceso es contiguo a la cavidad glenoides y está ubicado craneoventralmente, uniéndose con el labio glenoidal coracoideo (Bledsoe, 1988). Si bien no presenta un gran desarrollo como en aves neognatas, el *processus acrocoracoideus* presenta una superficie rugosa en su extremo, marca generada por el anclaje del *m. biceps brachii* (Fürbringer; 1888) mientras que el borde lateral presenta una superficie mayormente lisa, de contorno subtriangular y alargada

ventralmente (fosa subglenoides; Fig. 4.3C), que conforma parte del área de anclaje del *m. coracobrachialis p. cranialis*, como se describirá en el Capítulo siguiente sobre miología.

Medialmente al *processus acrocoracoideus* existe una amplia depresión, el *sulcus supracoracoideus* (Fig. 4.3B; 4.4A, B), que se extiende medialmente hasta el *processus acromialis* o acromion (Fürbringer, 1888). Este surco es donde se encauza el *m. supracoracoideus*.

El *processus acromialis* presenta una forma cilíndrica, de superficie redondeada y rugosa, que se orienta en sentido craneolateral. Está ubicado en la cara craneal del escapulocoracoides, entre la cavidad glenoides y el borde medial del área que comprende al extremo proximal de la escápula y al proceso procoracoides (Fig. 4.3A, B, D). Esta ubicación particular que presenta el acromion en *Rhea americana* es un carácter compartido dentro de las paleognatas no-tinámidos.

En cuanto a su posición relativa, el acromion se ubica dorsal y craneomedialmente a la cavidad glenoides y al *processus acrocoracoideum*.

Es importante mencionar un pequeño ligamento, el *ligamento acrocoracoacromiali* (Fürbringer, 1888; Baumel et al., 1993) que se fija al *processus acrocoracoideus* y *acromialis* sin dejar marcas y delimita dorsalmente el *sulcus supracoracoideus*, como fue indicado por Novas et al. (2021a) y Lo Coco et al. (2022).

En la parte medial del cuello del coracoides, y ventralmente al proceso acromial, se distingue el proceso procoracoides que se extiende ventromedialmente (Fig. 4.3A, B, D, E). En ejemplares jóvenes de *Rhea americana*, se observa claramente como este proceso es una extensión del coracoides y no de la escápula (Fig. 4.3A). A su vez, en algunos individuos puede observarse que este proceso se une al borde medial del coracoides por puentes óseos formados por la osificación de la membrana procoracoides,

como se mencionó anteriormente, mientras que en otros individuos la membrana no se osifica completamente y se observan cuñas óseas (Fig. 4.3D).

La cavidad glenoides presenta una forma oval, cóncava, con un mayor desarrollo del labio glenoides dorsal (escapular) y, en menor medida, el labio ventral (coracoidal). La superficie de la cavidad glenoides correspondiente a la parte escapular y a la parte coracoidal son similares y de forma simétrica (Fig. 4.4C-D). La orientación de la cavidad glenoides es laterodorsal como indica Bledsoe (1988) y, en parte, caudal (Fig. 4.4C-F). Es el desarrollo de los labios glenoides los que definen, en gran medida, la orientación de la cavidad glenoides y la inclinación del diámetro mayor de dicha cavidad. Es así que, en la posición natural de la cintura pectoral, la inclinación entre el diámetro mayor de la cavidad glenoides y el eje dorso-ventral alcanza, aproximadamente, los 34° (Fig. 4.5D). Ésta característica fue planteada por Novas et al. (2020) mostrando la gran diferencia que existe entre la inclinación subvertical que presenta la cavidad glenoides de *Rhea americana* en relación a la inclinación sub horizontal que presentan otras aves neognatas, como el cóndor andino (*Vultur gryphus*).

En relación al corpus del coracoides, el diámetro mayor de la cavidad glenoides se dispone en sentido oblicuo, pudiendo alcanzar entre ambos, una inclinación de 140° en vista lateral (Fig. 4.5D).

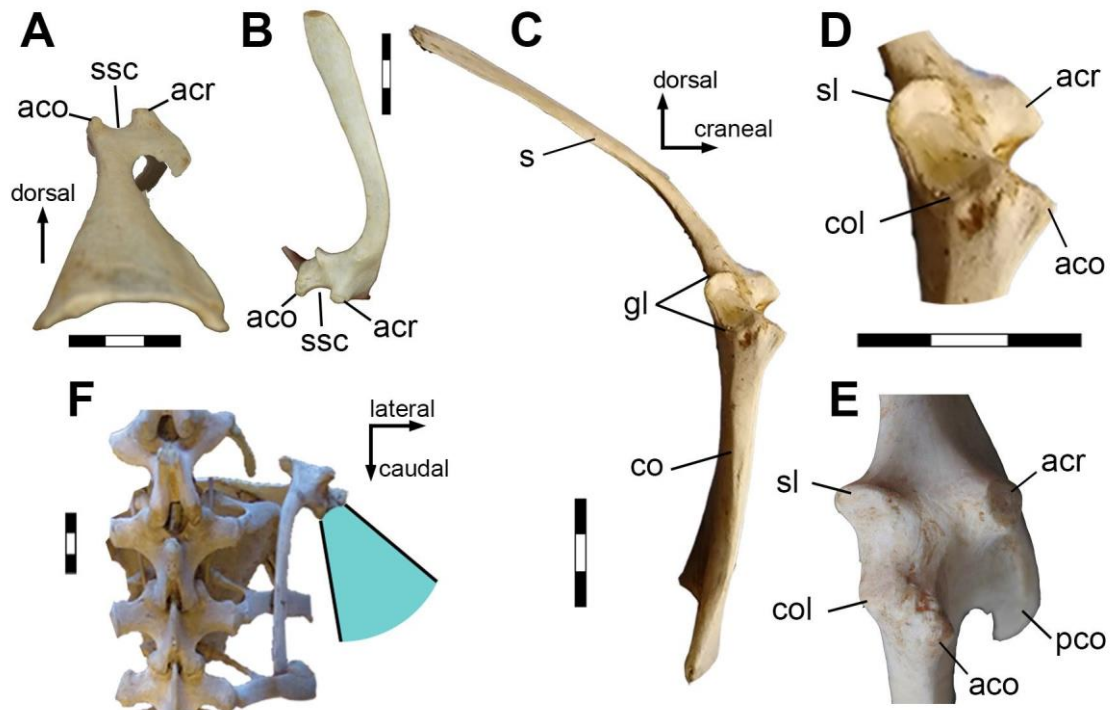


Figura 4.4. Escapulocoracoides derechos de adultos (A-E) de *Rhea americana* en vista craneoventral (A), vista dorsocaudal (B), laterocaudal derecha (C, D) y vista lateral derecha (E). Cintura escapular ubicada en la cara torácica en vista dorsal (F), indicando la orientación caudolateral de la cavidad glenoides derecha. Abreviaturas: aco, acrocoracoides; acr, acromion; co, coracoides; col, labio glenoidal coracoideo; gl, cavidad glenoides; pco, proceso procoracoides; s, escápula; sl, labio glenoidal escapular; ssc, *sulcus supracoracoideus*. Escalas 3 cm.

En cuanto a la escápula, la hoja escapular es una estructura relativamente plana y delgada, mientras que, en su unión al coracoides, presenta una contextura más ancha y abultada. En su extremo distal, la hoja escapular se ensancha lateromedialmente, pero mantiene su estructura aplanada dorso-ventralmente.

En la parte proximal de la escápula, en la cara dorsolateral, se observa una rugosidad que es generada por la unión del tendón del *m. scapulotriceps* mientras que, distalmente, en la cara dorsolateral de la lámina escapular, no se observan marcas de anclaje muscular.

En aves juveniles o sub-adultas, el extremo distal de la hoja escapular presenta una estructura subtriangular cartilaginosa que se prolonga distalmente, denominado cartílago escapular, que no queda preservada.

En vista craneodorsal, la escápula presenta una curvatura en el primer tercio proximal, en dirección caudal, formando un ángulo de 140° aproximadamente entre el extremo craneal y caudal (Fig. 4.5C). Ésta característica, dentro de las paleognatas no-tinámidos, es exclusiva de *Rhea americana*, ya que las demás paleognatas no-tinámidos presentan un *corpus scapularis* relativamente recto.

Cabe resaltar que la hoja escapular y el cuerpo del coracoides de *Rhea americana*, no se ubican en el mismo plano, observándose entre ambos un ángulo obtuso de 130° en vista craneocaudal (Fig. 4.5D). Estos rasgos son contrastantes con el ángulo agudo que presentan las aves neognatas voladoras.

El ángulo obtuso presente en ratites se relaciona con los caracteres neoténicos, presentes en los primeros estadíos de aves neognatas según Olson (1973). Este autor remarcó ésta característica como una de las causas de la pérdida de vuelo en los Rállidos no voladores.

En cuanto a la ubicación de la cintura escapular de *Rhea americana* en la caja torácica es similar a la que presenta *Struthio*, mientras que *Casuarius*, *Dromaius* y *Apteryx* las cinturas escapulares se encuentran ubicadas en una posición relativamente más ventral, por debajo de las vértebras y ocupando la mitad inferior de la caja torácica.

En comparación con aves neognatas, la ubicación de la hoja escapular de *Rhea* (porción distal) no se diferencia a grandes rasgos de la que presenta *Gallus*, *Tyto*, etc., aunque sí se diferencian en la posición relativa de la cavidad glenoides con respecto a la

unión entre el coracoides y el esternón. En este sentido, las aves paleognatas no-voladoras presentan la unión entre el coracoides y el esternón ubicado craneoventralmente a la cavidad glenoides, en congruencia con el ángulo obtuso que se observa entre la hoja escapular y el cuerpo del coracoides (Fig. 4.5B).

En cuanto a las aves neognatas y a los tinámidos, al poseer un ángulo agudo entre la hoja escapular y el cuerpo del coracoides, la unión entre el coracoides y el esternón se localiza en una posición caudoventral a la cavidad glenoides (véase Fig. 4.13).

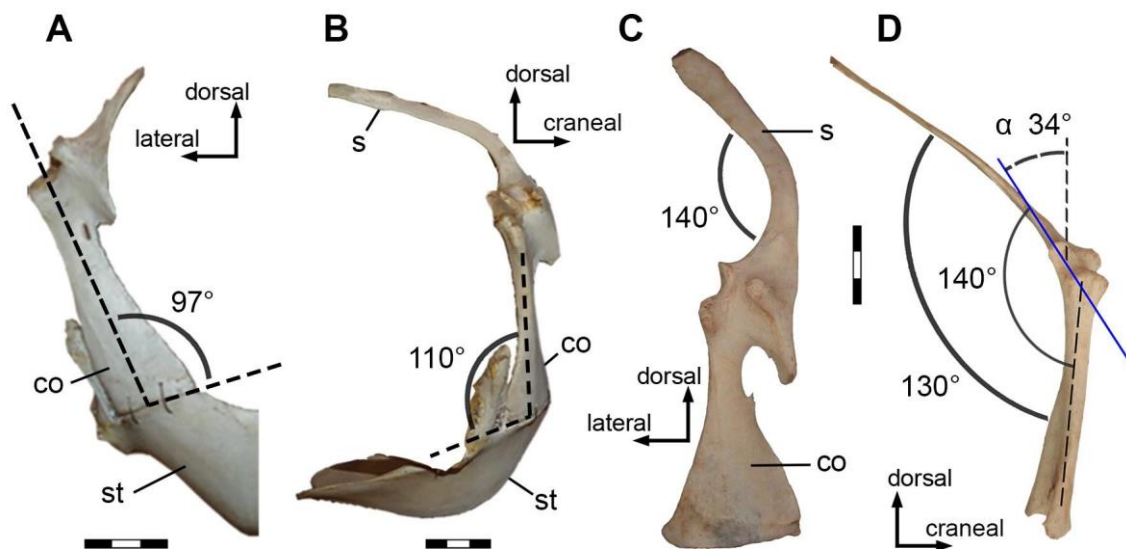


Figura 4.5. Escapulocoracoides derecho en articulación con el esternón (A, B) y aislado (C, D) de un ejemplar adulto de *Rhea americana* en vista craneal (A), lateral (B), craneodorsal (C) y laterocaudal (D). En A y B se indica el ángulo comprendido entre el eje longitudinal del coracoides y el eje longitudinal del *sulcus articularis coracoidei* del esternón. En C se indica el ángulo entre el eje longitudinal de la zona proximal y distal de la escápula. En D se indica el ángulo entre el coracoides y la lámina escapular, la inclinación de la cavidad glenoides (α) con respecto al eje dorso-ventral y el ángulo de inclinación de dicha cavidad con respecto al eje del coracoides. Abreviaturas: co, coracoides; s, escápula; st, esternón. Escalas 3 cm.

En cuanto al escapulocoracoides, la cara craneal del coracoides presenta una orientación principalmente craneodorsal y levemente lateral (Fig. 4.2A; 4.5A). En tanto, la lámina escapular se extiende dorsalmente sobre la cavidad torácica, subparalela a la

columna vertebral, entre la tercera y la quinta costilla torácica (Fig. 4.2B, C), aunque en algunos ejemplares el extremo distal de la hoja escapular alcanza la sexta costilla torácica. De esta manera, el extremo distal de la hoja escapular se extiende en sentido craneo-caudal y la superficie escapular se orienta en sentido laterodorsal (Fig. 4.2B, C).

ESTERNÓN

Una particularidad de las aves paleognatas es la forma que presenta el esternón. De hecho, el nombre *Ratitae* proviene de la palabra en latín *ratis*, que significa balsa sin quilla, aludiendo a la ausencia de la quilla o *carina sterni*.

El esternón en *Rhea* presenta una forma de cuenco subrectangular en vista ventral (Fig. 4.6A), con un ancho mayor en el extremo craneal que en el caudal. El *corpus sterni* es convexo ventralmente, formando una especie de cono romo, mientras que la superficie visceral es cóncava, generando un amplio espacio para que se asiente el corazón (Lo Coco et al., 2022). Además de la falta de quilla, otras ausencias sobresalen en la morfología del *esternón*: falta de fenestras, trabéculas, forámenes, *rostrum sterni* y líneas intermusculares que se observan en aves neognatas (Baumel et al., 1993).

Los *sulci articulares coracoideus* son cóncavos, aunque no presentan mucha profundidad ya que los *labra internum* y *externum* no presentan gran desarrollo. Los *processi craniolateralis* se extienden craneolateralmente y tienen un gran desarrollo (Fig. 4.6), incluso mayor al que presentan otras paleognatas no-tinámidos (e.g., *Struthio*; Livezey & Zusi, 2007). En los bordes laterales, inmediatamente caudales a los *processi craniolateralis*, se observan tres *loculi costalis* que reciben a la 4ta, 5ta y 6ta *costa sternalis* (Fig. 4.6D; Pycraft, 1900). El área caudal del *corpus sterni* presenta un borde semicircular (Fig. 4.6), que está ampliado por una cuña cartilaginosa que se extiende caudalmente y no queda preservada como los huesos.

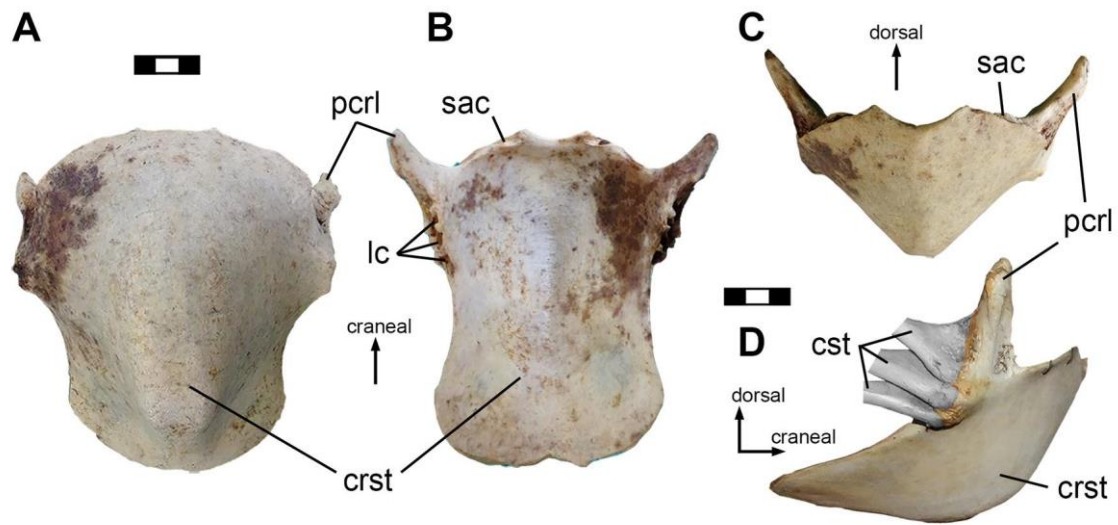


Figura 4.6. Esternón de un adulto de *Rhea americana* en vista ventral (A), dorsal o visceral (B), craneal (C) y lateral derecho (D). Abreviaturas: crst, *corpus sterni*; cst, *costa sternalis*; lc, *loculus costalis*; pcrl, *processus craniolateralis*; sac, *sulcus articulares coracoideus*. Escalas 3 cm.

El *esternón* se ubica ventral al espacio comprendido entre la primera y quinta vértebra torácica y presenta una inclinación craneodorsal-caudoventral, quedando el extremo distal de la cara ventral subparalelo a la columna vertebral (Fig. 4.2C).

La articulación del escapulocoracoides con el *esternón* se establece en la parte craneal de la caja torácica, ubicada ventralmente a la posición que ocupan la 1er y 2da vértebra torácica (Fig. 4.2C). Entre el cuerpo coracoideo y el *esternón*, se observa un ángulo cercano a los 97° en vista craneal (Fig. 4.5A). En tanto, en vista lateral se observa, entre los mismos, un ángulo obtuso de 110° aproximadamente (Fig. 4.5B).

MIEMBRO ANTERIOR

Los huesos que componen cada segmento de la extremidad anterior de *Rhea americana* son: el húmero (brazo o estilopodio), ulna y radio (antebrazo o zigopodio) y radial, ulnar, carpometacarpo y falanges del dedo II, III y IV (mano o autopodio).

Si bien una de las características principales de las paleognatas no-tinámidos es la reducción de su extremidad anterior en relación al cuerpo, probablemente debido a la especialización como aves corredoras exclusivas y la pérdida de la capacidad de vuelo, *Rhea americana* es la que menor reducción presenta dentro de este grupo.

En *Rhea*, el húmero presenta una longitud mayor con respecto a los huesos del antebrazo (relación radio-ulna/húmero de 3/4 aproximadamente) y de la mano (relación mano/húmero de 1/3 aproximadamente) tal como indicaron Pycraft (1900) y Bledsoe (1988).

HÚMERO

La forma del húmero es levemente sigmoidea, con una curvatura marcada dorsoventralmente (Fig. 4.7). Es mayormente cilíndrica longitudinalmente salvo en ambos extremos, donde se comprime en el plano cráneo-caudal y se extiende dorsoventralmente.

El húmero, en su extremo proximal presenta un cóndilo bien desarrollado, el *caput humeri*, que articula con la cavidad glenoides. Éste presenta una forma oval con su diámetro mayor orientado en sentido dorso-ventral (Fig. 4.8A).

En vista craneal, se observa que el húmero presenta un *tuberculum dorsalis* en la zona proximal que prosigue distalmente en una escueta *crista deltopectoralis* (Fig. 4.7A). La cresta deltopectoral se proyecta levemente en sentido craneal, identificándose bien por las marcas musculares que dejan los *mm. pectoralis* y *supracoracoideus* (Fig. 4.7A). Por otra parte, el *tuberculum ventrale*, más prominente y expandido que el *tuberculum dorsalis*, presenta una forma cónica redondeada y desde el cual, se origina y desarrolla distalmente la *crista bicipitalis* (Fürbringer, 1888). Tanto la cresta deltopectoral como la cresta bicipital se extienden distalmente la misma longitud, por el borde dorsal y ventral

de la cara craneal del húmero, respectivamente (Fig. 4.7A). Ambas crestas presentan un menor desarrollo del que se observa en aves voladoras (Tinamiformes y neognatas).

La cresta deltopectoral es continua al *tuberculum dorsalis* mientras que la cresta bicipitalis es dorsal al *tuberculum ventralis* (Fürbringer, 1888), y se encuentra junto al *caput humeri* (Fig. 4.7A). Entre ambas crestas se forma una concavidad subtriangular en vista craneal, que es el sitio de inserción del *m. coracobrachialis cranialis*.

En la cara caudal del extremo proximal del húmero, existe una pequeña superficie cóncava, ubicada entre el *tuberculum dorsalis* y *ventralis* (Fig. 4.7B). Como el resto de las aves paleognatas no-tinámidos, el húmero de *Rhea* no presenta ningún foramen neumático (Bledsoe, 1988; Mindell, 1997).

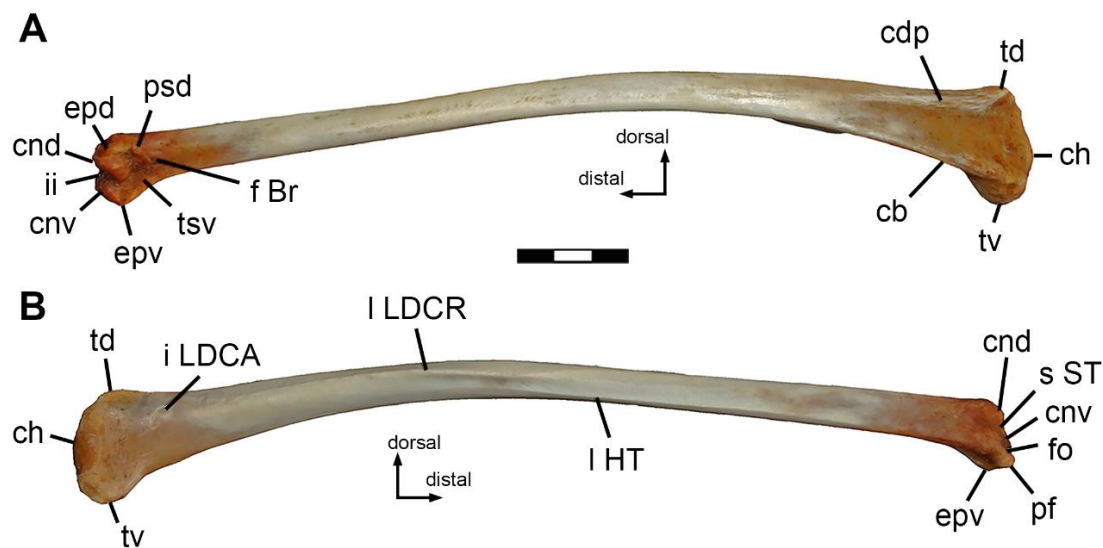


Figura 4.7. Húmero derecho de un adulto de *Rhea americana* en vista craneal (A) y caudal (B). Abreviaturas: cb, *crista bicipitalis*; cdp, *crista deltopectoralis*; ch, *caput humeri*; cnd, *condylus dorsalis*; cnv, *condylus ventralis*; epd, *epicondylus dorsalis*; epv, *epicondylus ventralis*; f Br, *fossa m. brachialis*; fo, *fossa olecrani*; i LDCA, *impressio m. latissimus dorsi p. caudalis*; ii, *incisura intercondylaris*; I HT, *línea m. humerotriceps*; I LDCA, *línea m. latissimus dorsi p. caudalis*; I LDCr, *línea m. latissimus dorsi p. cranialis*; pf, *processus flexorius*; psd, *processus supracondylaris dorsalis*; s ST, *sulcus m.*

scapulotriceps; td, *tuberculum dorsale*; tsv, *tuberculum supracondylaris ventrale*; tv, *tuberculum ventrale*. Escala 3 cm.

En vista caudal y a lo largo de la mitad del *corpus humeri*, se observan dos líneas subparalelas, la línea *muscularis latissimus dorsi pars cranialis* que es dorsal a la línea *muscularis humerotriceps*, que es más delgada y extensa (Fig. 4.7B; Livezey & Zusi, 2006). Ambas recorren el húmero en sentido próximo-distal y se hacen más conspicuas en la mitad de la diáfisis del húmero formando una pequeña cresta (Fig. 4.7B). La línea *muscularis humerotriceps* se extiende desde la parte media del húmero hacia el *epicondylus ventralis* (Fig. 4.7B).

El desarrollo de estas crestas se debe a que en ese espacio se inserta el *m. latissimus dorsi pars cranialis* y se origina el *m. humerotriceps*, tal como indican Jasinowski et al. (2006) para *Struthio camelus*.

En la cara craneal del extremo distal del húmero se observa una pequeña concavidad superficial, la *fossa m. brachialis*, origen del músculo del mismo nombre. El cóndilo dorsal (radialis) y el ventral (ulnaris) presentan una forma redondeada, un tamaño similar y están separados por la *incisura intercondylaris*. Ambos cóndilos están inclinados en sentido dorsodistal a ventrocranealmente. El *condilus dorsalis* está un poco más extendido proximalmente que el *condilus ventralis* y, por el contrario, este último está un poco más extendido distalmente (Fig. 4.7A).

Distalmente, en vista craneal, se destacan los procesos dorsales, el *processus supracondylaris dorsalis* y el *epicondylus dorsalis*, que están menos desarrollados que los procesos ventrales, el *processus flexorius* (ventralis) y el *epicondylus ventralis*. De hecho, el *processus flexorius* es el que se extiende distalmente más allá de lo que lo hacen los cóndilos (Fig. 4.7).

La *fossa olecrani* es la que separa el *processus flexorius* del *epicondylus ventralis* (Fig. 4.8B).

En cuanto a la conformación del húmero, se aprecia una torsión en su extensión próximo-distal, en relación al eje mayor que presenta el extremo proximal y el extremo distal. Dicha torsión forma un ángulo de 52° aproximadamente, con un giro en sentido dorsal a craneal (dextrógiro en el húmero derecho; Fig. 4.8). Este sentido y rango de la torsión entre ambos extremos hace que los cóndilos del extremo distal se posicionen de manera subperpendicular al eje dorso-ventral cuando el húmero se extiende craneolateralmente (abducción total). De esta forma, la articulación del codo se produce en el eje dorso-ventral y, por lo tanto, el antebrazo se mueve en dicho plano. Por consiguiente, la torsión del húmero contribuye a entender que la postura que adquiere el ala cuando está completamente extendida es en forma de L invertida, característica que ya fue indicada para estas aves (Fig. 4.1A) por varios autores (e.g., Lowe, 1928; Novas et al., 2020; Novas et al., 2021a; Lo Coco et al., 2022). Esta inclinación del extremo distal del húmero y la posición que adquiere el ala (Fig. 4.1A), es una condición también compartida con *Struthio*, pero difiere en gran medida de la posición subparalela entre ambos extremos del húmero, como indicaron Fürbringer (1888) y Baumel et al. (1993) para aves neognatas. La postura alar de *Rhea* difiere marcadamente de la posición básicamente horizontal de las alas que alcanzan las aves voladoras (Tinamiformes y neognatas) cuando las extienden completamente (Fig. 4.1C). Esta temática será ampliada y discutida en el Capítulo 6.

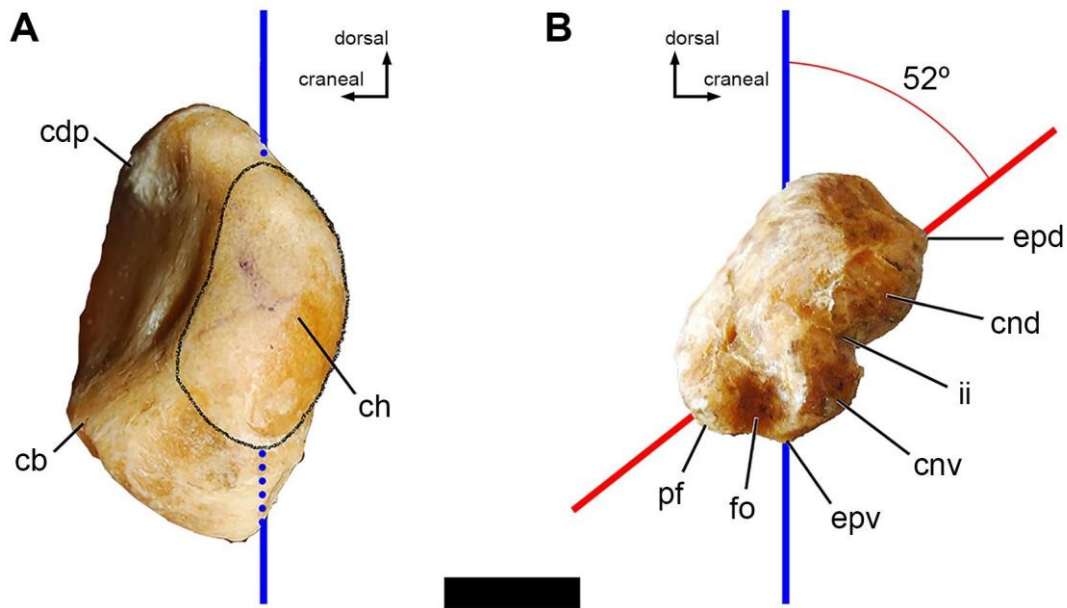


Figura 4.8. Extremo proximal (A) y distal (B) del húmero derecho de *Rhea americana*. La recta azul indica la orientación del diámetro máximo del *caput humeri* mientras que la recta roja (B) indica la orientación del diámetro mayor del extremo distal y, entre ambas rectas, se indica el ángulo de torsión (dextrógiro) entre los extremos proximal y medial del húmero. Abreviaturas: cb, *crista bicipitalis*; cdp, *crista deltopectoralis*; ch, *caput humeri*; cnd, *condylus dorsalis*; cnv, *condylus ventralis*; epd, *epicondylus dorsalis*; epv, *epicondylus ventralis*; fo, *fossa olecrani*; ii, *incisura intercondylaris*; pf, *processus flexorius*. Escala 1 cm.

RADIO Y ULNA

El antebrazo está conformado por el radio y la ulna que presentan una disposición en paralelo. Entre ambos elementos se puede destacar que la ulna es más robusta, tiene una longitud levemente mayor y, a su vez, presenta un mayor desarrollo que el radio en sus extremos proximal y distal (Fig. 4.9).

RADIO

El radio de *Rhea americana* presenta una forma de varilla recta en vista dorsal, está ligeramente curvado en el extremo distal y está mayormente aplanado en el eje craneo-caudal (Fig. 4.9). Su extremo proximal es más voluminoso que el extremo distal, ya que presenta una *cotyla humeralis* cóncava, de forma oval y más ancha, debido a que

sus bordes dorsal y ventral están más desarrollados (Fig. 4.10A). En el extremo proximal, existe una saliente en el borde dorsocaudal, la tuberosidad proximal, que permite el anclaje de ligamentos del codo (Fig. 4.9A; 4.10A; Baumel et al., 1993). Distalmente a la tuberosidad proximal y en el medio de la cara interna (vista caudal) del radio, se identifica el *tuberculum bicipitale radii*, que es la marca que deja la inserción del tendón del *m. biceps brachii* (Fig. 4.9; 4.10A).

En la cara medial, en cambio, se destaca que todo el *corpus radii* presenta una superficie plana que recibe en la mitad proximal, al *m. supinator*.

El *corpus radii* no presenta rasgos ni marcas distintivas en su superficie.

El extremo distal del radio se ensancha dorso-ventralmente y se forma una cuña roma que se curva caudodistalmente formando el *condylus os carpi radialis* (Fig. 4.10C), que se encuentra en la cara caudal y es la que articula con el *os carpi radialis*.

ULNA

La morfología de la ulna presenta una forma sigmoidea en vista dorsal, estando achatada dorso-ventralmente y ensanchada craneo-caudalmente en los extremos proximal y distal, adquiriendo más volumen (Fig. 4.9). El sitio de articulación con el húmero, la *cotyla humeralis*, es cóncava en vista proximal y ocupa la mitad del área del extremo proximal, quedando demarcada por el *condylus dorsalis*, el *condylus ventralis* y ventralmente por el borde pronunciado de la misma *cotyla humeralis* (Fig. 4.9; 4.10B; Baumel et al., 1993; Livezey & Zusy, 2006). Es interesante destacar que en *Rhea* existe una única cavidad de articulación con el húmero, que es la *cotyla humeralis* (Fig. 4.10B), a diferencia de las dos *cotylas*, *dorsalis* y *ventralis*, que presentan aves neognatas (Baumel et al., 1993). En *Rhea* la *cotyla humeralis* de la ulna articula con el *condylus ventralis* del

húmero, mientras que en las aves neognatas, la *cotyla dorsalis* articula con el *condylus dorsalis* y la *cotyla ventralis* lo hace con el *condylus ventralis* (Baumel et al., 1993).

Ventralmente al *condylus ventralis* se destaca el olécranon o *processus coronoideus ulnaris*, que se extiende distal y ventralmente formando una cresta discernible hasta el primer tercio de la ulna (Fig. 4.9). El olécranon presenta un área rugosa en su extremo proximal, ya que es el sitio de inserción de los tendones de los *mm. humerotriceps* y *scapulotriceps* (Fig. 4.10B).

La proyección de la cresta del olécranon genera dos notables superficies en el primer tercio del cuerpo ulnar. Una mayormente plana en la cara dorsal (*facies caudodorsalis*) y una superficie apenas cóncava en la cara ventral (*facies caudoventralis*), tal como indicaron Baumel et al. (1993) para aves neognatas. La *facies caudodorsalis* es el sitio de origen del *m. ectepicondylo-ulnaris*, mientras que la *facies caudoventralis*, llamativamente sólo presenta orígenes e inserciones musculares en sus bordes craneal y caudal, ya que el *m. flexor carpi ulnaris* ocupa la totalidad del área.

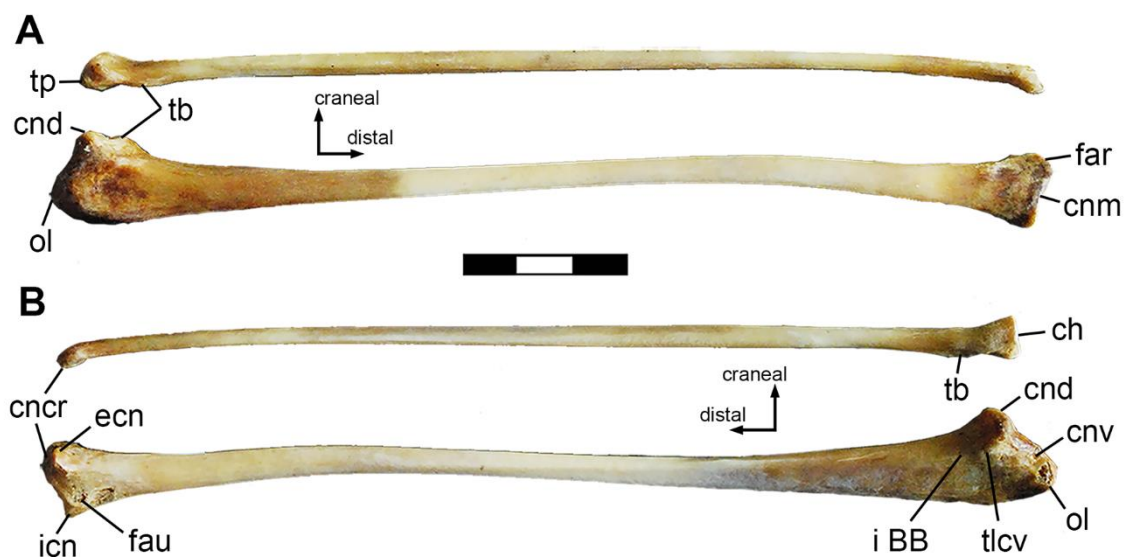


Figura 4.9. Radio y ulna derechos de *Rhea americana* en vista dorsal (A) y ventral (B). Abreviaturas: ch, *cotyla humeralis*; cncr, *condylus os carpi radialis*; cnd, *condylus dorsalis*; cnm, *condylus metacarpalis*; cnv, *condylus ventralis*; ecn, cóndilo externo; far, *facies articularis radialis*; fau, *facies articularis ulnaris*; i BB, *impressio m. biceps*

brachii; icn, cóndilo interno; ol, olécranon; tb, *tuberculum bicipitale radii*; tlcv, *tuberculum lig. collateralis ventralis*; tp, tuberosidad proximal. Escala 3 cm.

Por otro lado, en la parte interna o craneal (*facies cranialis*) del extremo proximal de la ulna se observa una superficie subtriangular y levemente cóncava que es sitio de anclaje del *m. biceps brachii* y de ligamentos del codo (Baumel et al., 1993) como el *lig. collateralis ventralis* que deja un pequeño tubérculo (Fig. 4.9B). A su vez, la *facies cranialis* es el sitio de inserción de varios músculos, información que será ampliada en el próximo Capítulo.

A medida que se toma distancia del extremo proximal, el *corpus ulnaris* de *Rhea americana* se vuelve más cilíndrico, observándose una característica singular que es la ausencia de las *papillae remigales caudales*, que sí están presentes en aves voladoras. En aves neognatas, las *papillae remigales* son marcas dejadas por la inserción de ligamentos de los folículos de las plumas secundarias (Baumel et al., 1993; Livezey & Zusi, 2007).

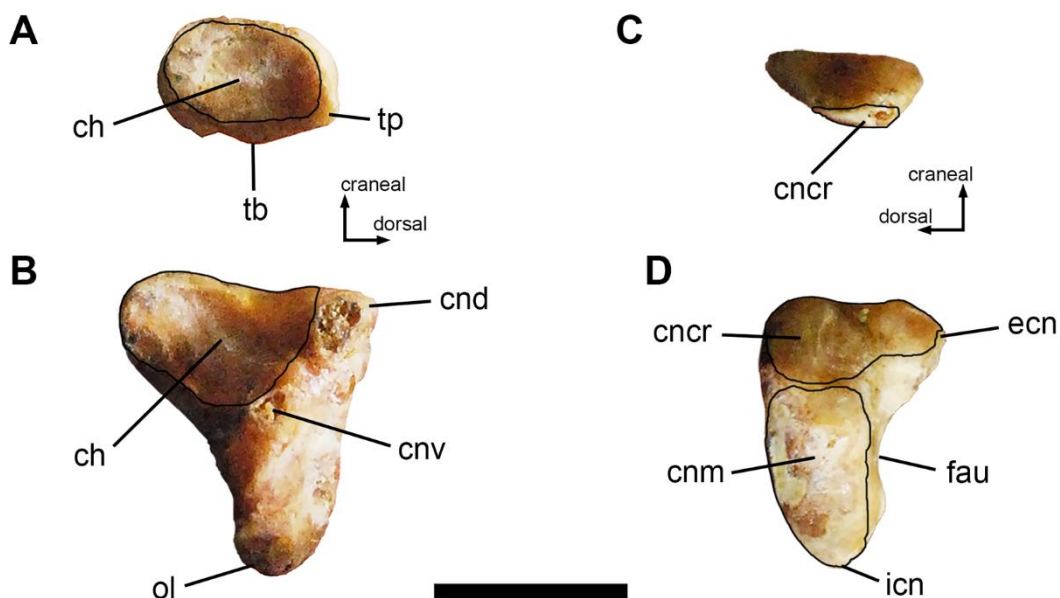


Figura 4.10. Vista proximal (A, B) y distal (C, D) del radio (A, C) y ulna (B, D) derechos de *Rhea americana*. Abreviaturas: cncr, *condylus os carpi radialis*; ch, *cotyla humeralis*; cnd, *condylus dorsalis*; cnm, *condylus metacarpalis*; cnv, *condylus ventralis*; ecn, cóndilo

externo; icn, cóndilo interno; ol, olécranon; tb, *tuberculum bicipitale radii*; tp, tuberosidad proximal. Escala 1 cm.

El extremo distal de la ulna se vuelve a expandir craneo-caudalmente, manteniendo una forma subtriangular en vista distal (Fig. 4.10D). En la cara craneal del extremo distal se destaca el cóndilo externo en el borde ventral, mientras que el cóndilo interno es prominente en el borde caudal (Fig. 4.10D). En vista ventral, cerca del cóndilo interno, se observa una superficie levemente cóncava que es la *facies articularis ulnaris*, sitio que articula con el *os carpi ulnaris* (Fig. 4.9B; 4.10D).

En vista dorsal, la superficie del extremo distal de la ulna presenta una forma relativamente plana, con el borde distal ligeramente cóncavo (Fig. 4.9A). En vista craneal, el extremo distal de la ulna presenta la *facies articularis radialis (condylus os carpi radialis)*, que articula con el *os carpi radialis* y presenta una forma ovalada en sentido dorso-ventral (Fig. 4.10D). Caudalmente a esta articulación se encuentra la *facies articularis metacarpalis (condylus metacarpalis)*, que articula con el carpometacarpo y también presenta forma cilíndrica, pero en este caso, el eje mayor está orientado en sentido cráneo-caudal (Fig. 4.10D).

El extremo distal de la ulna de *Rhea* presenta en su parte craneal (*condylus os carpi radialis*) una forma apenas convexa y en su parte caudal (*condylus metacarpalis*) una forma apenas cóncava (Fig. 4.9B), a diferencia de lo que se describe para aves neognatas (Vazquez, 1992; Baumel et al., 1993).

En aves neognatas, al tener el extremo distal convexo, se genera una articulación diferente entre el antebrazo y la mano. Dicha articulación permite dos características primordiales en la realización del vuelo aleteado activo, una mayor flexión y la circumducción de la mano con respecto al antebrazo (Vazquez, 1992).

Cabe destacar que, en *Rhea*, la *facies articularis ulnaris*, ubicada en la parte ventral del extremo distal de la ulna no forma un borde articular como ocurre en aves neognatas. Ésta es una característica fundamental que Vazquez (1992) indica como condición necesaria para la circumducción en aves neognatas voladoras.

La cara dorsal del extremo distal de la ulna de *Rhea* tiene un borde articular poco desarrollado, el *labrum condyli*. Como fue mencionado por Vazquez (1992; 1994), la función de este borde articular en aves neognatas voladoras es evitar la dislocación de la muñeca durante la fase de batido hacia abajo (*downstroke*), siendo la fase donde el ala experimenta la mayor fuerza en dirección ventral. Claramente, se entiende que en *Rhea* y, por relación filogenética, en otras paleognatas no-voladoras también, esta característica deja de tener esa funcionalidad al perder la capacidad de vuelo, o sea, a alcanzar el estatus de aves no voladoras.

En cuanto a la morfología general de la ulna de *Rhea americana*, ésta no presenta el mismo tipo de torsión que muestra el húmero. Para este elemento, entre el eje mayor del extremo proximal y distal existe una pequeña torsión en una dirección dorsomedial que no excede los 5°. Por lo tanto, puede afirmarse que la torsión del antebrazo de *Rhea*, en especial la ulna, no contribuye significativamente a la inclinación del ala cuando se abduce totalmente.

CARPALES, CARPOMETACARPO Y FALANGES

El autopodio de *Rhea* está conformado por dos carpales, el *os carpi radiale* (radial o scapholunar) y el *os carpi ulnare* (ulnar o cuneiforme), el carpometacarpo, dos falanges del *digiti alulae* con su respectivo unguis, dos falanges del *digiti majoris* y una única falange del *digiti minoris* (Fig. 4.11).

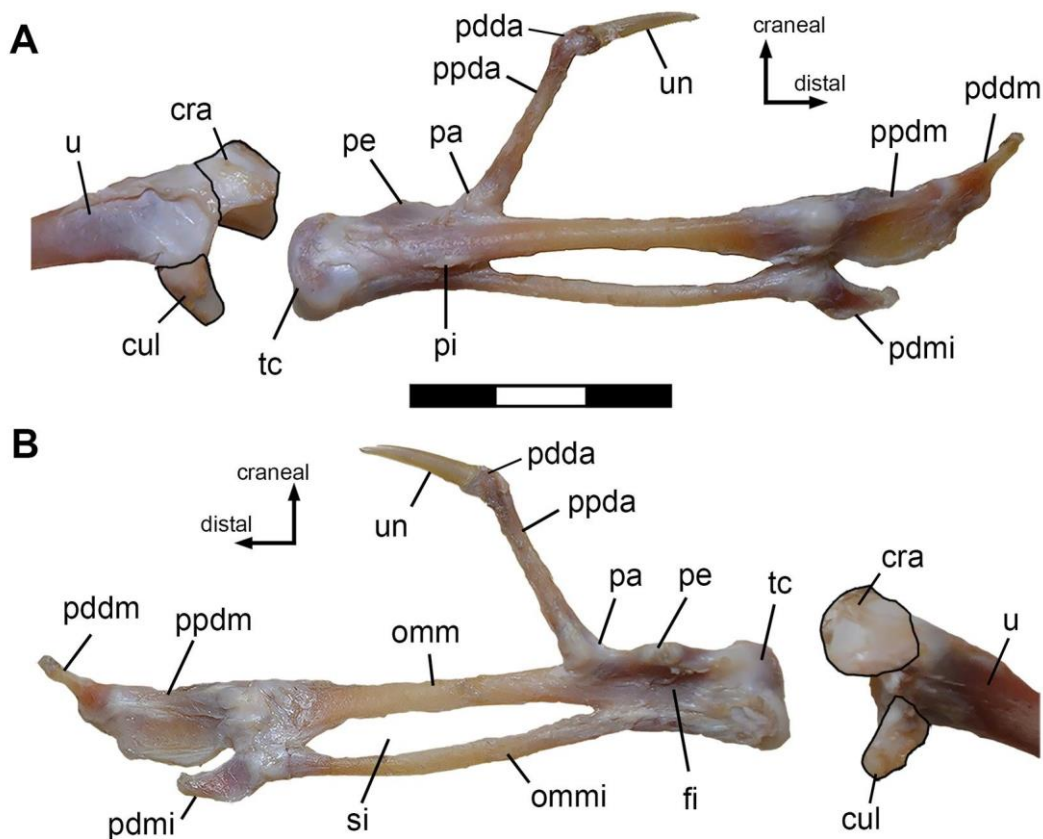


Figura 4.11. Carpales y mano derecha de *Rhea americana* en vista dorsal (A) y ventral (B). Abreviaturas: cra, *os carpi radialis*; cul, *os carpi ulnaris*; fi, *fossa intermetacarpalis*; omm, *os metacarpi majoris*; ommi, *os metacarpi minoris*; pa, *processus alulae*; pdda, *phalanx distalis digiti alulae*; pddm, *phalanx distalis digiti majoris*; pdmi, *phalanx digiti minoris*; pe, *processus extensorius*; pi, *processus intermetacarpale*; ppda, *phalanx proximalis digiti alulae*; ppdm, *phalanx proximalis digiti majoris*; si, *spatium intermetacarpali*; tc, *trochlea carpometacarpi*; u, *ulna*; un, *ungueal*. Escala 3 cm.

CARPALES

En esta especie, el *os carpi radialis* tiene mayor tamaño que el *os carpi ulnaris*, al contrario de lo que se observa en aves neognatas. El primero presenta una concavidad ventral, la *facies carpometacarpalis*, que permite la articulación con la *trochlea carpalis* del carpometacarpo. A su vez, presenta dos articulaciones con los huesos del antebrazo, con el extremo distal del radio en su parte craneal (*facies radialis*) y con el extremo distal de la ulna en su parte proximal (*facies ulnaris*). Cabe destacar que el área de articulación con la ulna es proporcionalmente mayor de la que Vazquez (1992) describe para aves neognatas.

En tanto, el ulnar no presenta una forma de U bien definida como la que presentan las aves neognatas, ya que la *incisura metacarpalis* tiende a ser más plana que cóncava y los *ramus ventralis* y *dorsalis* no se encuentran tan desarrollados como Baumel et al. (1993) y Livezey & Zusi (2007) indican para aves neognatas. Es importante destacar que este carpal presenta dos articulaciones, una proximal (*facies ulnaris*) que contacta con la parte ventral del extremo distal de la ulna y otra craneodorsal (*incisura metacarpalis*) que lo hace con la superficie ventrocaudal de la *trochlea carpalis* del carpometacarpo. La forma particular del *os carpi ulnaris* permite mantener una posición ventral en la articulación de la muñeca, tanto en la flexión como en la extensión de la mano. Por lo tanto, el *os carpi ulnaris* no participaría de la misma manera en los movimientos de la mano como lo expuso Vazquez (1994) para las aves neognatas voladoras.

En consecuencia, las formas que presentan el extremo distal de la ulna y el *os carpi ulnaris* en *Rhea* no permiten una flexión amplia de la mano ni tampoco la circumducción de la misma, capacidad característica que presentan las aves neognatas.

CARPOMETACARPO

El carpometacarpo presenta, en su extremo proximal, una amplia superficie de articulación con los carpales y el antebrazo, la *trochlea carpometacarpi*, conformada por los cóndilos medial y lateral. Es en la *trochlea carpometacarpi* donde contacta y articula con el *os carpi radialis*, la ulna y el *os carpi ulnaris* (Fig. 4.11; 4.12A).

La superficie de articulación de la *trochlea carpometacarpi* es ligeramente cóncava en vista dorsal, donde se reconocen las *facies articularis radiocarpalis* y *ulnocarpalis*. Dichas facies son las que articulan con el *os carpi radialis*, la ulna y el *os carpi ulnaris* (Fig. 4.11). El *condylus dorsalis* está más desarrollado craneo-caudalmente que el *condylus ventralis*, siendo paralelos al eje craneo-caudal (Fig. 4.12A).

El extremo craneal del *condylus dorsalis* se extiende en sentido distal y ventral, formando un borde craneal del cual se desarrolla el *processus extensorius* (Fig. 4.12A). Este proceso presenta una forma oval a redondeada, levemente desarrollado desde el borde ventral del carpometacarpo. En vista proximal, este proceso se orienta craneoventralmente, en relación con el eje mayor de la *trochlea carpometacarpi* (Fig. 4.12A).

Distalmente al *processus extensorius* se ubica el *processus alulae*, que se desarrolla dorsalmente con una forma redondeada. El *processus alulae* es el que genera la *facies articularis digiti alulae* (Fig. 4.11; 4.12).

En el extremo proximal del carpometacarpo y en vista dorsal se observa un área convexa conformada por el *os metacarpale majus*. Se destaca en esta cara el *processus intermetacarpale*, que se extiende dorsocaudalmente y se ubica en el mismo sector y caudal a los *processus extensorius* y *processus alulae* (Fig. 4.11A).

En cambio, en la cara ventral del extremo proximal del carpometacarpo, se observa una amplia y cóncava *fossa intermetacarpalis*, demarcada cranealmente por el *processus extensorius* y el *processus alulae*, distalmente por el área proximal del *os metacarpale majus* y *os metacarpale minor*, y proximalmente por la *trochlea carpometacarpi* (Fig. 4.11B). Es importante destacar que la *fossa intermetacarpalis* es bien amplia debido a que el *processus pisiformis* no está desarrollado en *Rhea*, siendo una característica distintiva en paleognatas no voladoras (Livezey & Zusi, 2007).

En cuanto a los metacarpales, el *os metacarpale majus* es más robusto y rectilíneo que el *os metacarpale minor*, el cual presenta además una curvatura pronunciada, siendo cóncava cranealmente. Ambos metacarpales se fusionan distalmente, distinguiéndose un claro *spatium intermetacarpale*. En el extremo distal del carpometacarpo se encuentran

dos articulaciones, la *facies articularis digiti majoris* (craneal) y la *facies articularis digiti minoris* (caudal). La primera, es de forma cilíndrica y amplia, y articula con la falange proximal del dígito II. Mientras que la segunda, de forma circular, articula con la única falange del dígito III (Fig. 4.12B).

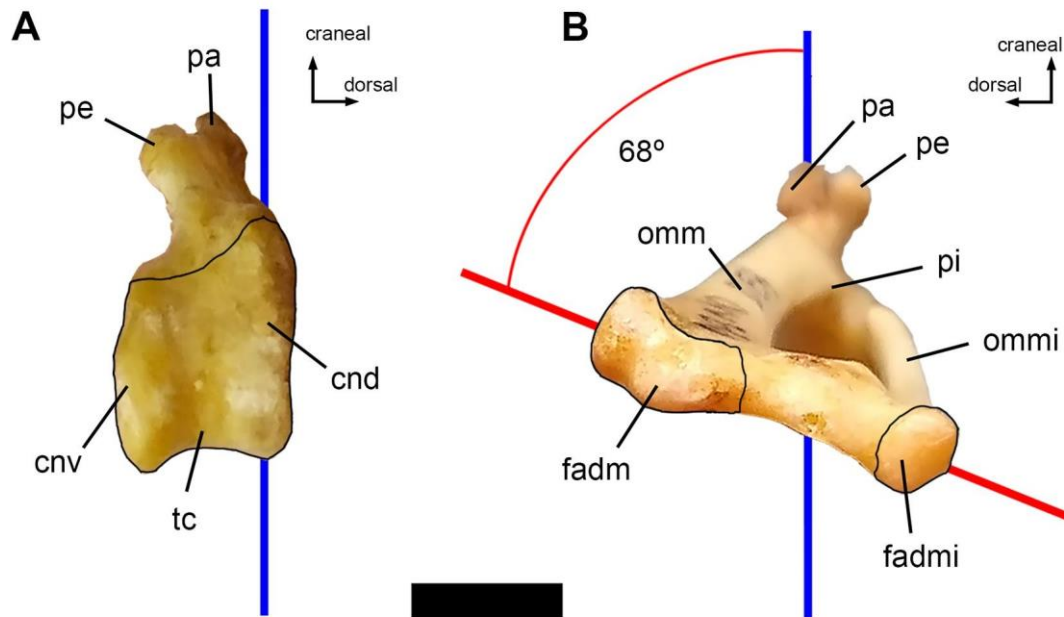


Figura 4.12. Extremo proximal (A) y distal (B) del carpometacarpo derecho de *Rhea americana*. La recta azul indica la orientación del diámetro mayor de la *trochlea carpometacarpi* mientras que la recta roja (B) indica la orientación del diámetro mayor del extremo distal del carpometacarpo y, entre ambas rectas, se indica el ángulo de torsión (levógiro) entre los extremos proximal y distal del carpometacarpo. Abreviaturas: cnd, *condylus dorsalis*; cnv, *condylus ventralis*; fadm, *faceta digiti majoris*; fadmi, *faceta digiti minoris*; omm, *os metacarpi majoris*; ommi, *os metacarpi minoris*; pa, *processus alulae*; pe, *processus extensorius*; pi, *processus intermetacarpale*; tc, *trochlea carpometacarpi*. Escala 1 cm.

Como se mencionó anteriormente para otros elementos, es destacable la torsión que presenta el carpometacarpo de *Rhea*. En este elemento, la torsión se genera en sentido dorsolateral (levógiro en el carpometacarpo derecho), alcanzando un ángulo de 68° entre el eje mayor de su extremo proximal y distal (Fig. 4.12).

Otras aves neognatas también presentan este tipo de torsión, de craneal a dorsal, en sus carpometacarpos, pero con un menor grado de torsión (e.g., 48° en *Bubo virginianus*).

DÍGITOS

El dígito I o alular presenta dos falanges, la falange proximal es de forma tubular y bien alargada, mientras que la falange distal es bien pequeña y culmina distalmente con el ungual (Fig. 4.11). La falange proximal es de forma tubular y presenta un gran desarrollo próximo-distal alcanzando un tercio de la longitud del carpometacarpo, siendo el dígito más largo en esta especie. La falange distal es de forma subcuadrangular y articula distalmente con el ungual. En cuanto al ungual, es un elemento llamativo para las aves ya que presenta un gran desarrollo, con forma roma y está levemente curvada en sentido caudal (Fig. 4.11).

El dígito II o mayor presenta dos falanges, ambas aplanadas dorso-ventralmente, la falange proximal se destaca por ser más grande, de forma cuadrangular mientras que la falange distal presenta forma subtriangular (Fig. 4.11). Ambos dígitos presentan el borde craneal de forma tubular y con mayor volumen que el área restante.

El dígito III o menor presenta una sola falange, de forma subtriangular, aplanada dorso-ventralmente y, aunque menor en tamaño, recuerda a la morfología de la falange distal del dígito II (Fig. 4.11).

3. COMPARACIÓN DE LA CINTURA ESCAPULAR DE *RHEA AMERICANA* CON OTRAS AVES PALEOGNATAS Y NEOGNATAS, TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES BASALES

La morfología particular que presenta la cintura escapular de *Rhea americana* es similar a la que presentan las Ratitae actuales, diferenciándose claramente de la

morfología que poseen las aves neognatas actuales y los tinámidos (Lowe, 1928; Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020). A su vez, y como se ha mencionado anteriormente, la cintura escapular de *Rhea* presenta muchas similitudes con la morfología que presentan algunos terópodos paravianos y aves basales (Feduccia, 1986; Jenkins Jr., 1993; Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020; Novas et al., 2021a).

El escapulocoracoides de *Rhea* está fusionado, formando una sinostosis entre el coracoides y la escápula, conformando un ángulo obtuso como ocurre en otras ratites actuales (Fig. 4.13A). Al contrario, tanto en aves neognatas como en los Tinamiformes, el coracoides y la escápula no están fusionados y, a su vez, el ángulo que conforman es agudo (Fig. 4.13B, C).

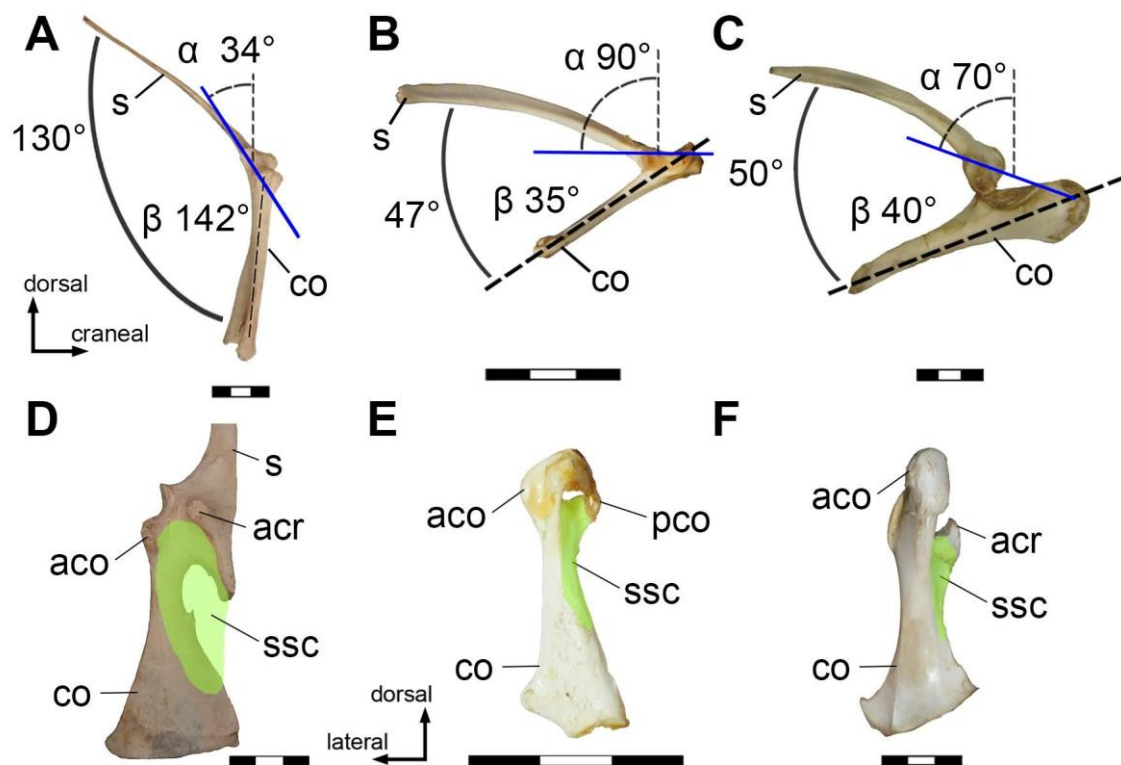


Figura 4.13. Escapulocoracoides derecho de *Rhea americana* (A, D), *Nothoprocta cinerascens* (B, E) y *Vultur gryphus* (C, F) en vista lateral (A-C) y vista craneal (D-F). Se indica el ángulo entre el coracoides y la lámina escapular, la inclinación de la cavidad glenoides (α) con respecto al eje dorso-ventral y el ángulo de inclinación del eje mayor de la cavidad glenoides con respecto al eje del coracoides (β). En verde se indica el *sulcus*

supracoracoideus. Abreviaturas: aco, acrocoracoides; acr, acromion; co, coracoides; s, escápula; ssc, *sulcus supracoracoideus*. Escalas 3 cm.

En el caso de los paravianos no-avianos (e.g., *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Sinornithosaurus*, *Bambiraptor*) y las aves basales (e.g., *Confuciusornis*, *Sapeornis*, *Archaeopteryx* de Berlín, Londres y el tercer espécimen) se observa, por lo general, la fusión entre el coracoides y la escápula (Norell & Makovicky, 1997; Norell & Makovicky, 1999; Chiappe et al., 1999; Burnham et al., 2000; Elzanowski, 2001; Burnham, 2004; Makovicky et al., 2005; Xu, 2002; Wang et al., 2018). Sin embargo, existen indicios que en *Buitreraptor* (Novas et al., 2018), *Unenlagia* (Novas et al., 2021b) y algunos ejemplares de *Archaeopteryx* (e.g., espécimen de Solnhofen, Munich y Eischtatt; Elzanowski, 2001; Mayr et al., 2007; Rauhut et al., 2018), que existe una articulación entre la escápula y el coracoides, y no hay fusión entre los elementos.

En cuanto al ángulo que se forma entre la escápula y el coracoides de paravianos no-avianos y de aves basales es, por lo general, obtuso o cercano a formar un ángulo recto (Fig. 4.15), de forma similar a la que se observa en *Rhea* y las ratites actuales (Fig. 4.14). Esta característica es distintiva ya que en aves voladoras actuales el ángulo que conforma la cintura escapular es menor. De hecho, un ángulo menor a 90°, como se observa en aves neognatas y Tinamiformes (Fig. 4.13B, C), es una sinapomorfía propia de Ornithothoraces, con reversión en las paleognatas no-voladoras (Olson, 1973).

Es importante destacar aquí que, en paravianos no-avianos y aves basales, el ángulo mencionado es el que se forma en la unión entre la escápula y la primera sección del coracoides, ya que algunos taxones presentan una flexión en el coracoides, observándose un ángulo agudo entre la hoja escapular y el cuerpo coracoideo. Este tema será abordado en detalle a continuación.

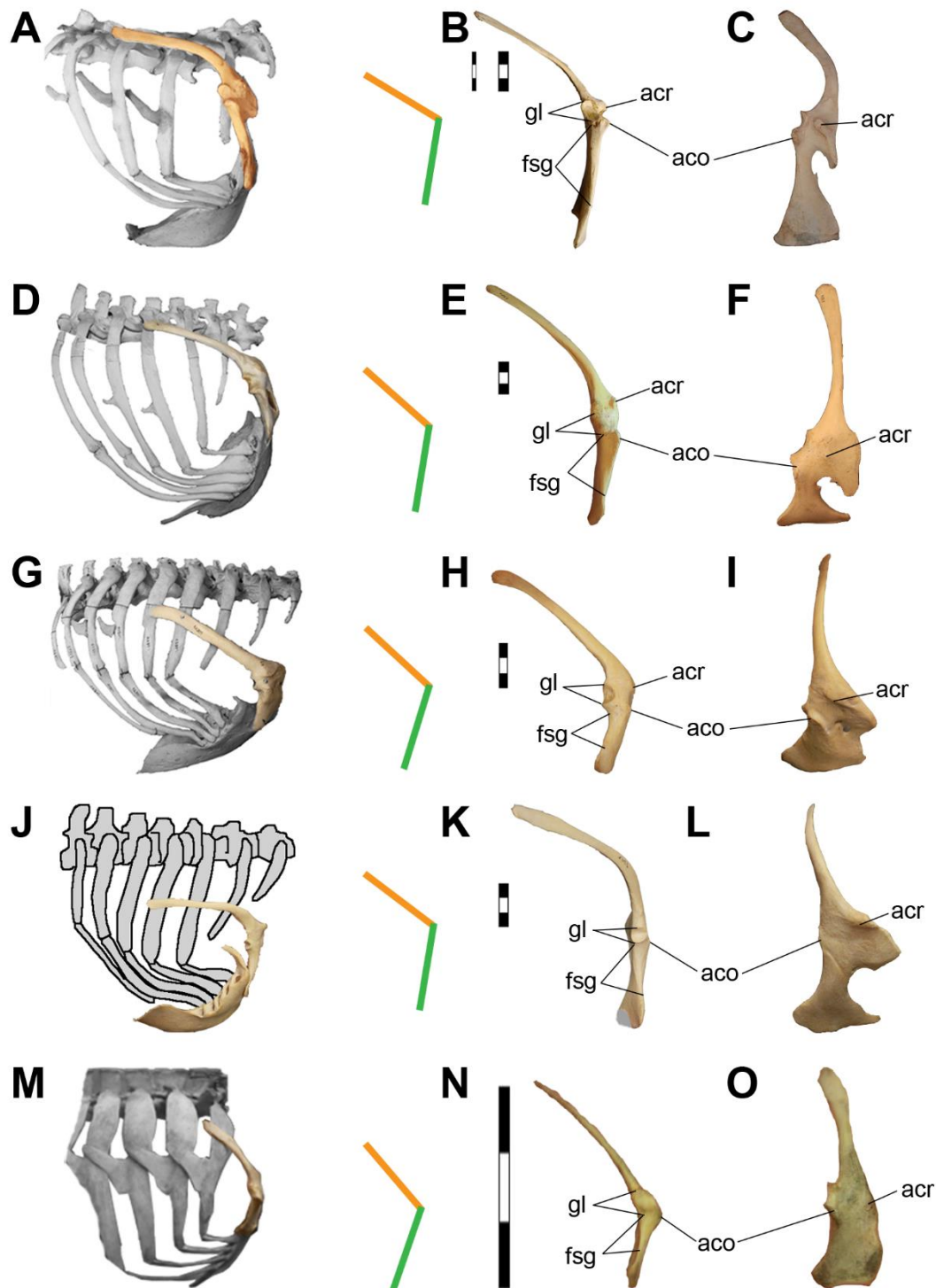


Figura 4.14. Caja torácica y cintura pectoral de *Rhea americana* (A-C), *Struthio* (D-F), *Casuarius* (G-I), *Dromaius* (J-L), *Apteryx* (M-O) en vista lateral derecha. Escapulocoracoides derecho en vista lateral (B, E, H, K, N) junto a esquema de líneas indicando la flexión entre la hoja escapular (naranja) y el cuerpo coracoideo (verde). Escapulocoracoides derecho en vista craneal (C, F, I, L, O). Abreviaturas: aco, acrocoracoides; acr, acromion; fsg, fosa subglenoidea; gl, cavidad glenoides. Escalas 3 cm.

En particular, el coracoides de *Rhea* tiene forma subtriangular en vista craneal, presentando el extremo omal estrecho y el extremo esternal expandido transversalmente, presentando una forma general más elongada que ancha, característica que comparte con las demás aves paleognatas (Fig. 4.14) y neognatas (Fig. 4.13B, C). Como excepción, se puede observar en algunos ejemplares de *Apteryx* y *Casuarius* que la forma del coracoides tiende a ser subrectangular, debido a que el ancho se mantiene relativamente constante desde el extremo omal al esternal (Fig. 4.14I, O).

La característica forma subtriangular es propia de las aves ornithothoraces (Enantiornithes y Euornithes) ya que la forma que presenta el coracoides de paravianos no-avianos y aves no-ornithothoraces es diferente.

En líneas generales, en paravianos no-avianos y aves basales el ancho del extremo esternal del coracoides tiende a ser similar o mayor que el largo (entre el extremo omal y el esternal).

Tanto *Deinonychus* como *Velociraptor* presentan un coracoides subcuadrangular (Fig. 4.16A, B), que se ensancha desde su extremo omal hacia el extremo esternal en vista craneal (Ostrom, 1974b; Norell & Makovicky, 1997; Norell & Makovicky, 1999).

Otros paravianos no-avianos (e.g., *Bambiraptor*, *Saurornitholestes*; Fig. 4.16C, D) presentan una forma subtriangular del coracoides en vista craneal, mientras que en otros taxones se puede observar una extensión en sentido medial, generando un borde medial de forma de cuña ovalada (e.g., *Archaeopteryx*; Fig. 4.16F) o subrectangular (e.g., *Buitreraptor*, *Sapeornis*; Fig. 4.16E, G). En el caso del ave basal *Confuciusornis*, el coracoides presenta una forma subtriangular, similar a la presente en aves Ornithothoraces (Chiappe et al., 1999).

El coracoides de algunos dromaeosáuridos (e.g., *Deinonychus*, *Bambiraptor*, *Saurornitholestes*), microraptores (e.g., *Sinornithosaurus*), unenlágidos (e.g., *Buitreraptor*) y algunas aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*) presentan una torsión en el tercio proximal u omal, una flexión en sentido caudal a la altura del proceso acrocoracoides. De esta manera, se puede observar una forma de L invertida en vista lateral (Fig. 4.15). Esta flexión del coracoides permite distinguir dos secciones del mismo, sección omal y esternal, que permiten alcanzar un ángulo recto o agudo entre la hoja escapular y la sección esternal del coracoides (Paul, 2002; Novas et al., 2021a). Esta flexión del coracoides no se observa en aves actuales, ya que como en paleognatas (e.g., *Rhea*) y en neognatas (e.g., *Gallus*), el cuerpo coracoideo se mantiene recto en sentido omal-esternal sin distinguirse sección alguna (Fig. 4.13; 4.14).

El margen medial que presenta el coracoides de *Rhea* y de las ratites es delgado y está conectado con el proceso procoracoides mediante la membrana *sternocoracoclavicularis* o bien por cuñas osificadas de la misma membrana (Fig. 4.3D). Es importante volver a destacar aquí que una de las particularidades de este grupo de aves es la ausencia de fúrcula y, por lo tanto, el ensanchamiento del proceso procoracoides y la prolongación de la membrana *sternocoracoclavicularis* brindan mayor lugar de anclaje al *m. supracoracoideus*. En los Tinamiformes y neognatas el proceso procoracoides está menos desarrollado que en las ratites, presentando diversas formas dependiendo el Orden. A su vez, ambos grupos desarrollan fúrcula. De esta forma se puede observar la amplia extensión que presenta la membrana *sternocoracoclavicularis* entre el borde medial del coracoides, el proceso procoracoides, el borde laterocaudal de la fúrcula y el esternón (Baumel, 1993; Lo Coco et al., 2020).

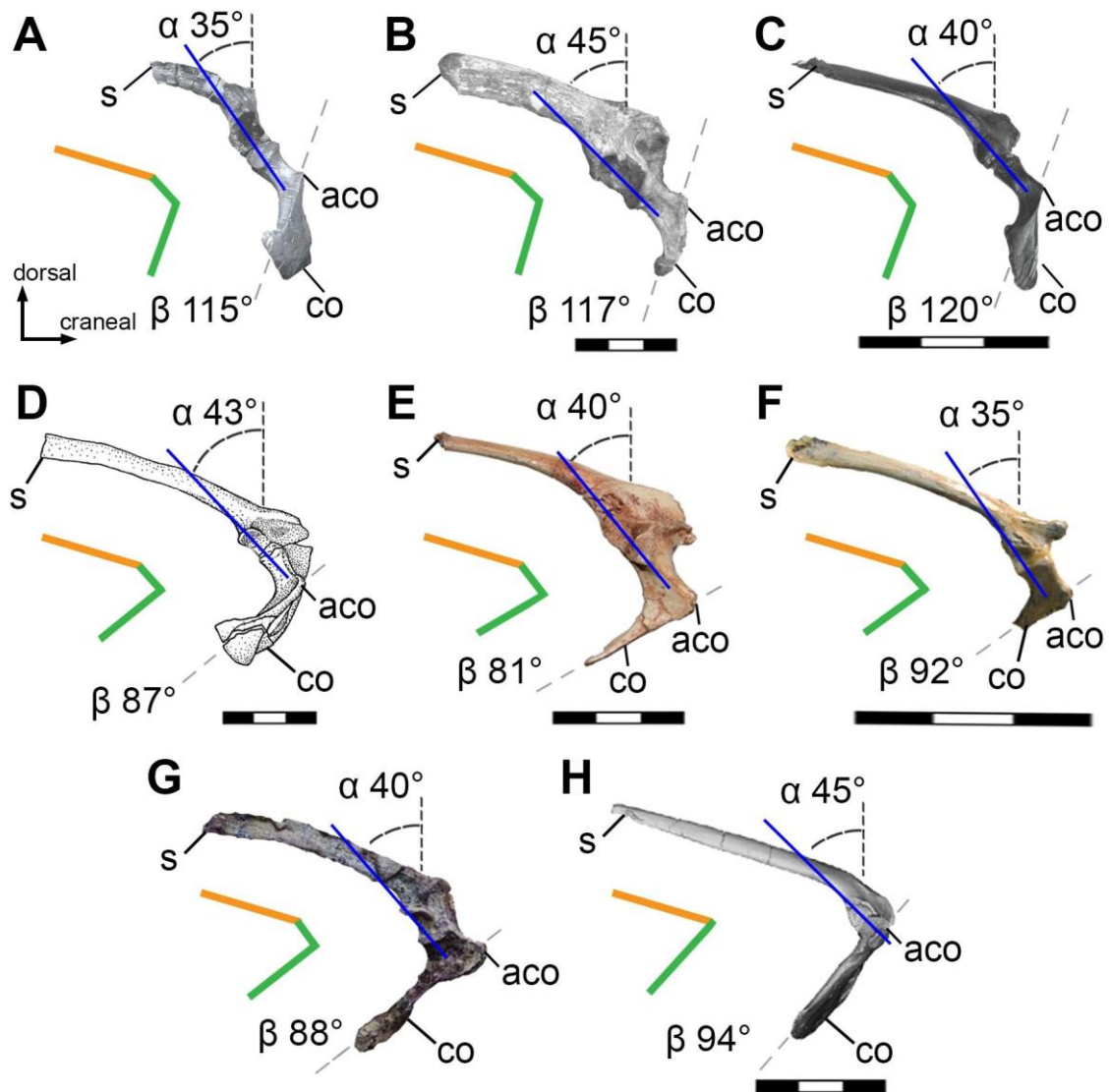


Figura 4.15. Fotografías y esquemas de las cinturas escapulares de terópodos paravianos en vista lateral derecha. *Deinonychus* YPM 5236 (A; modificado de Paul, 2002), *Velociraptor* IGM 100/976 (B; modificado de Norell & Makovicky, 1999), *Bambiraptor** AMNH 001 (C), *Sinornithosaurus** IVPP V12811 (D; modificado de Xu et al., 1999), *Buitreraptor* MPCA 245 (E), *Archaeopteryx** WDC-CSG-100 (F), *Confuciusornis** BMNH PH766 (G; modificado de Chiappe & Qingjin, 2016) y *Sapeornis** PMoL AB00015 (H; modificado de Wang et al., 2022). En todos los casos se ha optado por posicionar la hoja escapular con un ángulo de 18° de inclinación, similar a la forma que presentan las aves actuales, o sea, siendo subparalela a la columna vertebral. Se indica la inclinación de la cavidad glenoides (α) con respecto al eje dorso-ventral y el ángulo de inclinación del eje mayor de la cavidad glenoides con respecto al eje del coracoides (β). *En estos casos utilizó la cintura escapular izquierda y se espejó para mejorar la comparación. Esquemas de barras naranjas y verdes indican la posición estimada de la escápula y el coracoides respectivamente, pudiéndose observar la flexión entre ambos elementos. Abreviaturas: aco, acrocoracoides; co, coracoides; s, escápula. Escalas 3 cm.

En paravianos no-avianos y aves basales el procoracoides no se desarrolla como tal y el borde medial del coracoides se extiende de formas diversas. Teniendo en cuenta la presencia de fúrcula en los paravianos basales se propone que la membrana *sternocoracoclavicularis* también estaba presente en estos grupos de terópodos, generando un área mayor para el anclaje de la musculatura pectoral, en especial el *m. supracoracoideus* y, por ende, generando mayor espacio para el origen del *m. pectoralis*.

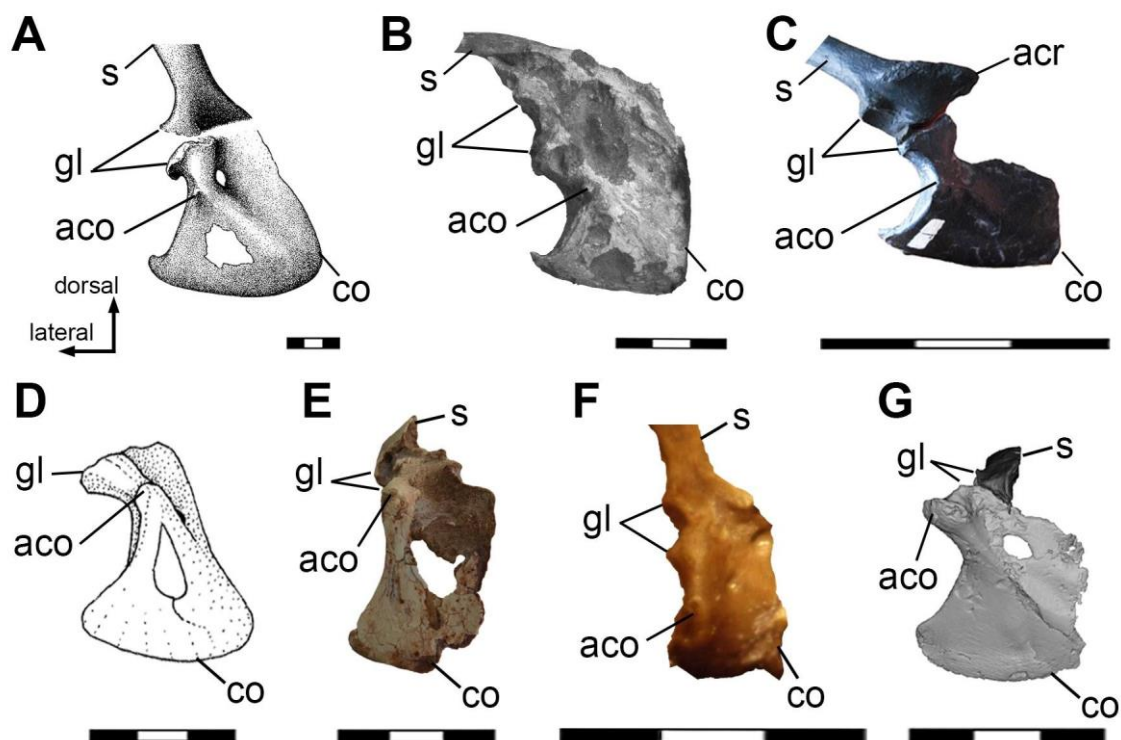


Figura 4.16. Fotografías y esquemas de las cinturas escapulares de terópodos paravianos en vista craneal. *Deinonychus* YPM 5236 (A; modificado de Ostrom, 1974b), *Velociraptor* IGM 100/976 (B; modificado de Norell & Makovicky, 1999), *Bambiraptor** AMNH 001 (C), *Sinornithosaurus** IVPP V12811 (D; modificado de Xu et al., 1999), *Buitreraptor* MPCN-PV-598 (E), *Archaeopteryx** MB Av.101 (F) y *Sapeornis** PMoL AB00015 (G; modificado de Wang et al., 2022). *En estos casos se espejó el coracoides izquierdo para mejorar la comparación. Abreviaturas: aco, acrocoracoides; acr, acromion; co, coracoides; gl, cavidad glenoides; s, escápula. Escalas 3 cm.

En *Rhea* y demás ratites se observa que ventralmente a la cavidad glenoides, en el margen lateral del coracoides, existe una superficie subtriangular que se va afinando en sentido del extremo esternal, denominada fosa subglenoides (Fig. 4.14; 4.17A). En el

caso de los Tinamiformes y neognatas (Fig. 4.17B, C), no se observa esta área delimitada debido al gran desarrollo que presenta el proceso acrocoracoides y, por ende, por la modificación en la cara lateral del cuerpo coracoide. A su vez, se observa aquí la forma y orientación que presenta la cavidad glenoides en comparación con las ratites (Fig. 4.14; Fig. 417).

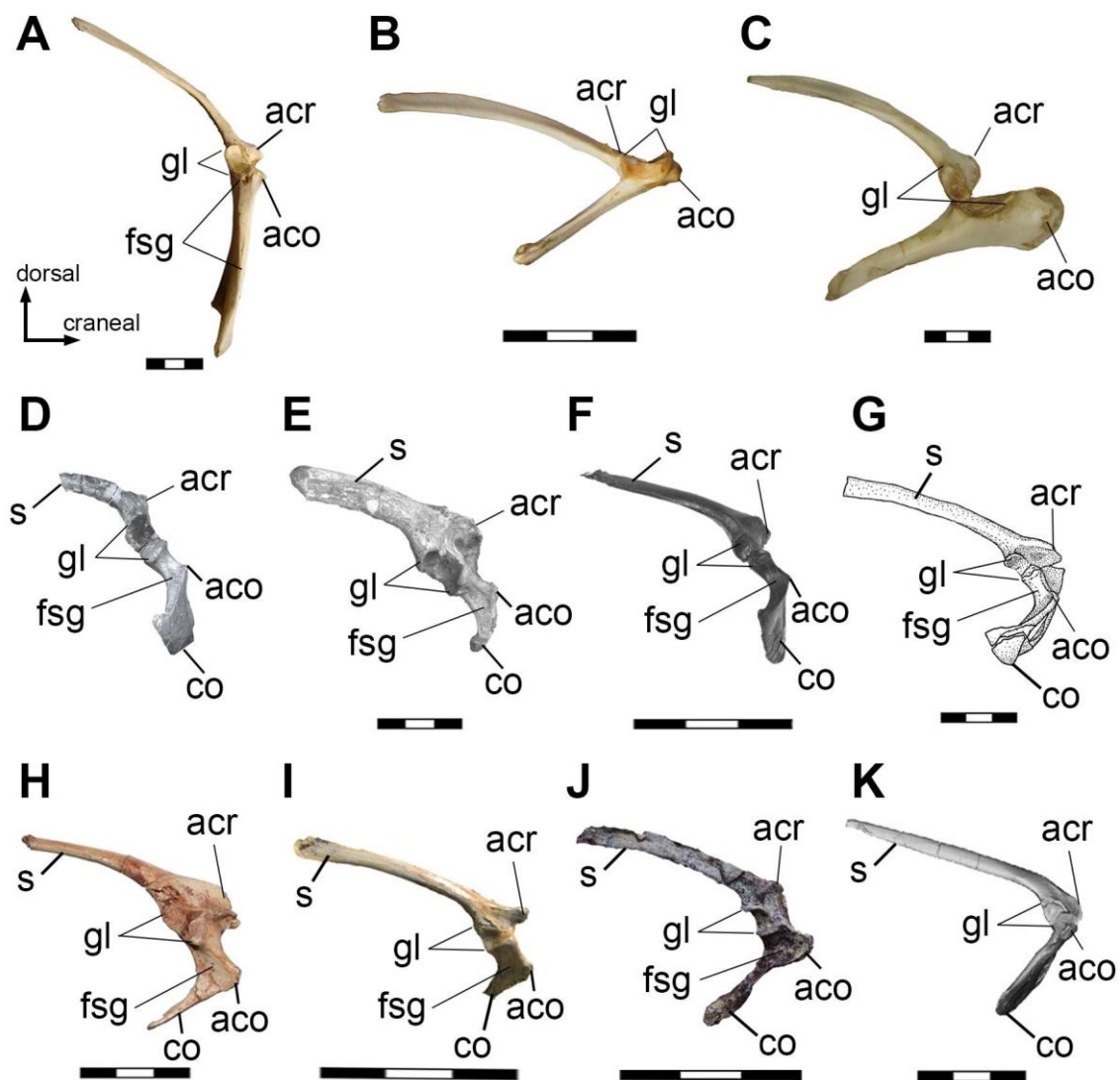


Figura 4.17. Fotografías y esquemas de las cinturas escapulares de aves paleognatas, neognatas y terópodos paravianos en vista lateral derecha. *Rhea americana* (A), *Nothoprocta cinerascens* (B), *Vultur gryphus* (C), *Deinonychus* YPM 5236 (D; modificado de Paul, 2002), *Velociraptor* IGM 100/976 (E; modificado de Norell & Makovicky, 1999), *Bambiraptor** AMNH 001 (F), *Sinornithosaurus** IVPP V12811 (G; modificado de Xu et al., 1999), *Buitreraptor* MPCA 245 (H), *Archaeopteryx** WDC-

CSG-100 (I), *Confuciusornis** BMNH PH766 (J; modificado de Chiappe & Qingjin, 2016) y *Sapeornis** PMoL AB00015 (K; modificado de Wang et al., 2022). *En estos casos utilizó la cintura escapular izquierda y se espejó para mejorar la comparación. Abreviaturas: aco, acrocoracoides; acr, acromion; co, coracoides; fsg, fosa subglenoides; gl, cavidad glenoides; s, escápula. Escalas 3 cm.

La fosa subglenoides está presente de manera distintiva en diversos paravianos (e.g., *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Bambiraptor*, *Buitreraptor*, *Sinornithosaurus*) y aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Sapeornis*; Fig. 4.17D-K). La superficie bien delimitada que presenta la fosa subglenoides y su forma plana o semi cóncava permite inferir que era un área donde existía anclaje muscular. En algunos casos, como se observa en el unenlágido *Buitreraptor* y en *Confuciusornis*, el área de la fosa subglenoides es más amplia debido a la elongación que presenta el tubérculo bíceps o proceso acrocoracoides (Fig. 4.17).

A su vez, se puede observar en vista craneal la forma cóncava que presenta el borde lateral del coracoides. Esta forma curva es más cerrada en paravianos no-avianos que en aves basales, donde se podría inferir que en los sucesivos clados hacia *Enantiornithes* y *Euornithes*, la concavidad del borde lateral se va abriendo y se hace más recta, a medida que el cuerpo coracoidal se estira longitudinalmente (Fig. 4.16).

Con respecto al acrocoracoides de las ratites, es un proceso que está pobremente desarrollado y el ápice del mismo se encuentra continuo al labio ventral de la cavidad glenoides, ocupando una posición craneoventral a la misma. Esta es una gran diferencia que se observa entre este grupo de paleognatas y las neognatas, incluyendo también a los Tinamiformes, ya que el acrocoracoides presenta un gran desarrollo tubular en forma de lóbulo en su extremo y lo hace en sentido craneodorsal y medial con respecto a la cavidad glenoides. El gran desarrollo del proceso acrocoracoides en estos grupos de aves permite diferenciar dos superficies contrastantes y subparalelas, la cara con sentido

lateral por donde pasa el *m. pectoralis* y la cara con sentido medial por donde pasa el *m. supracoracoideus*. Esta última conforma el surco supracoracoideo.

Tanto en Tinamiformes como en neognatas, el extremo del acrocoracoideos contacta con la fúrcula y, en algunos casos, con el procoracoideos, formando el canal trióseo (lugar por el cual pasa el *m. supracoracoideus*). Este canal presenta forma de U entre la extensión del acrocoracoideos y del acromion, siendo la fúrcula la que cierra y delimita el canal.

En paravianos basales la forma y extensión del tubérculo bíceps o *processus acrocoracoideus* es variada. En algunos dromaeosáuridos (e.g., *Deinonychus*, *Velociraptor*) el desarrollo del proceso acrocoracoideos es pobre (Ostrom, 1969; 1974b; Norell & Makovicky, 1999) ubicándose en una posición craneoventral a la cavidad glenoides. En otros dromaeosáuridos (e.g., *Bambiraptor*) y microraptores (e.g., *Sauromithosaurus*), donde la sección omal del coracoideos está más desarrollada, el proceso acrocoracoideos se desarrolla en forma cónica con sentido craneodorsal. La ubicación del mismo, con respecto a la cavidad glenoides, es craneoventral y medial (Fig. 4.15).

El unenlágido *Buitreraptor* presenta un proceso acrocoracoideos más robusto, de forma cónica y con un sentido más craneal que los taxones mencionados anteriormente (Fig. 4.15). La ubicación con respecto a la cavidad glenoides es craneoventral.

En algunas aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Anchiornis*) el proceso acrocoracoideos se desarrolla pobremente en forma subcónica y en sentido craneodorsal, siendo cercano a la cavidad glenoides y ubicándose craneoventralmente a ésta (Fig. 4.15). En otras aves basales como *Confuciusornis* dicho proceso es más robusto y está más alargado, en sentido craneal, con una ubicación craneal con respecto a la cavidad glenoides (Fig. 4.15).

En cuanto a la cavidad glenoides, la forma que presenta *Rhea* es ovalada, con un desarrollo del labio glenoides dorsal (escapular) apenas mayor que el labio ventral (coracoidal), característica compartida con las ratites, algunos paravianos no-avianos y aves basales. En las ratites modernas, el área de la cavidad glenoides correspondiente a la parte escapular y coracoidal son similares.

La orientación que presenta la cavidad glenoides de *Rhea* es laterodorsal (Bledsoe, 1988) y caudal, al igual que sucede en *Struthio* y *Casuaris*. En el caso de *Dromaius* y *Apteryx*, la orientación de la cavidad glenoides es más bien laterocaudal (Fig. 4.14J-O). A su vez, la inclinación caudodorsal-craneoventral que presenta la cavidad glenoides, teniendo en cuenta el mayor diámetro, es subvertical, alcanzando los 34° con respecto al eje vertical (Fig. 4.5D).

En algunos paravianos no-avianos (e.g., *Deinonychus*, *Bambiraptor*) los labios de la cavidad glenoides están bien desarrollados y expandidos lateralmente por igual (Ostrom, 1969; 1974b; Burnham et al., 2000; Novas et al., 2021a). En otros paravianos no-avianos (e.g., *Sinornithosaurus*, *Buitreraptor*) y aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*) se aprecia que el labio dorsal de la glenoides es más prominente y ocupa una posición dorsocaudal con respecto al labio ventral (Novas et al., 2021a). En todos estos taxones mencionados el área coracoidal y escapular de la cavidad glenoides son similares (Novas et al., 2021a).

En cuanto a la orientación de la cavidad glenoides de los taxones de paravianos y aves basales anteriormente señalados, es generalmente lateral a laterocaudal, mientras que la inclinación del eje mayor de la cavidad glenoides es subvertical, similar a la que presenta *Rhea* (Fig. 4.15; Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020). Si bien existe variabilidad entre los taxones paravianos seleccionados en la presente tesis, se puede distinguir una leve tendencia a presentar una inclinación de la cavidad glenoides de

subvertical a subhorizontal, a medida que recorremos los taxones que están más emparentados con los ornithothoraces (Fig. 4.15). La inclinación subhorizontal de la cavidad glenoides se adquiere recién en aves ornithothoraces (Chiappe & Qingjin, 2016).

Estas características presentes y compartidas por ratites, paravianos no-avianos y aves basales no se observan en Tinamiformes y aves neognatas. Estos dos últimos grupos de aves modernas presentan una cavidad glenoides con forma de silla de montar (Agnolín et al., 2019), donde el labio ventral está más desarrollado que el labio dorsal, debido al gran desarrollo que presenta el proceso acrocoracoides. En este sentido, el área coracoidal de la cavidad glenoides está más desarrollado y conforma 2/3 o 3/4 de dicha cavidad, con respecto al área escapular. La orientación de dicha cavidad es claramente laterodorsal y la inclinación que presenta el eje mayor de la cavidad glenoides es subhorizontal (Fig. 4.15; Novas et al., 2020).

La escápula de las aves ratites presentan cierta variación, tal como ocurre entre los distintos taxones de neognatas actuales. La hoja escapular de las ratites es bastante plana en *Rhea* y *Apteryx*, mientras que presenta un espesor mayor en *Struthio*, *Casuarius* y *Dromaius*. En *Rhea* se observa una curvatura pronunciada en el tercio anterior, siendo cóncava en el borde lateral y convexo en el borde medial, similar a lo observado en *Dromaius*, pero en menor grado. En *Struthio*, *Casuarius* y *Apteryx*, la hoja escapular se mantiene relativamente recta. Por lo general, los paravianos no-avianos y aves basales presentan una hoja escapular relativamente recta también.

El ancho de la hoja escapular puede ampliarse en el tercio posterior, como en *Rhea*, *Dromaius* y *Apteryx*, o bien en el extremo posterior como en *Struthio* y *Casuarius*.

La superficie de la escápula en la unión con el coracoides es considerablemente amplia, característica que comparten todas las ratites y las diferencian de las neognatas y Tinamiformes.

La posición que ocupa el acromion en la escápula de *Rhea*, al igual que las demás ratites modernas, no es en el borde lateral, sino que se ubica en la cara anterior de la escápula (Fig. 4.14). Dentro de las ratites, el acromion de *Rhea* es el único que presenta una forma cónica bien definida y bien desarrollada en sentido craneomedial. Las demás paleognatas no-voladoras presentan un menor desarrollo en comparación con *Rhea*, y su forma se asemeja a una cresta que culmina con una pequeña punta. Dicha estructura lineal se extiende de forma subparalela al borde medial de la escápula y del procoracoides (Fig. 4.14). De todas maneras, cabe destacar que, en esta especie, el acromion presenta un mayor desarrollo que el *processus acrocoracoideum*, mientras que esta diferencia en tamaño no es tan notable en otros taxones como *Apteryx*, *Dromaius*, *Casuaris*, *Struthio* (Fig. 4.14).

La ubicación del acromion en las ratites es una característica sinapomórfica con respecto a los Tinamiformes y aves neognatas. En estos dos últimos grupos, el acromion se extiende por el borde medial de la hoja escapular en sentido anteroventral. Su extremo termina en forma de cuña o de forma subtriangular, lugar donde se articula con la fúrcula.

La morfología subtriangular y alargada del acromion presente en Tinamiformes y aves neognatas también se observa en los paravianos no-avianos (e.g., *Unenlagia*, *Buitreraptor*) y las aves basales (e.g., *Archaeopteryx*; Agnolín & Novas, 2011; Agnolín & Novas, 2013; Agnolín et al., 2019). En particular, el acromion se extiende por el borde medial de la hoja escapular, siendo relativamente recto (e.g., *Unenlagia*, *Sinornithosaurus*, *Buitreraptor*, *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Sapeornis*) o curvado medialmente como ocurre en *Bambiraptor* (Burnham, 2004).

En las Ratitae y, particularmente en *Rhea*, el área entre el acromion y el acrocoracoides presenta una concavidad (menos marcada en *Struthio* y *Dromaius*) formando el canal supracoracoides, que es donde pasa el *m. supracoracoideus*. En *Rhea* y el resto de los taxones de este grupo, el canal se orienta en sentido craneal y presenta una inclinación subvertical (ventromedial-dorsolateral).

Entre el acromion y el acrocoracoides de *Rhea* y otras ratites, el canal supracoracoides no presenta un techo óseo, sino que existe un ligamento, el *acrocoracoacromiali*, que delimita el pasaje del *m. supracoracoideus* (Novas et al., 2021a).

En Tinamiformes y aves neognatas, el canal supracoracoides es una superficie cóncava formada por el gran desarrollo del proceso acrocoracoides, la extensión del proceso procoracoides y el acromion. La orientación de este canal es medial y presenta una inclinación subvertical, en sentido ventrocaudal-dorsocraneal.

Particularmente, dicho canal también presenta un techo que delimita el pasaje del *m. supracoracoideus*, en este caso es el extremo de la fúrcula, que como se indicó anteriormente, contacta al extremo del acromion y del acrocoracoides. El contacto entre los tres elementos pasa a llamarse canal trióseo y, a su vez, presenta un pequeño *l. acrocoracoacromiali* (Baumel et al., 1993).

En algunos dromaeosáuridos (e.g., *Deinonychus*, *Velociraptor*) el canal supracoracoides no se forma, debido a que el área entre el acromion y el proceso acrocoracoides es convexa, mientras que en otros taxones (e.g., *Bambiraptor*) el canal se formaría hacia el extremo omal del coracoides. En estos tres ejemplares, el área coracoidal se orienta en sentido craneodorsal y, en el caso de *Bambiraptor*, la inclinación del canal es subhorizontal, en sentido ventromedial-dorsolateral.

En microraptores (e.g., *Sauornithosaurus*) el canal supracoracoides se hace más llamativo y en unenlágidos (e.g., *Buitreraptor*) se observa una concavidad en sentido latero-medial bien pronunciada, presentando en todos los casos una orientación craneodorsal y una inclinación subvertical (ventromedial-dorsolateral). En el caso de las aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Sapeornis*) el canal supracoracoides presenta una concavidad menor a la presente en *Buitreraptor*, aunque mantiene la misma orientación e inclinación subvertical (Fig. 4.18).

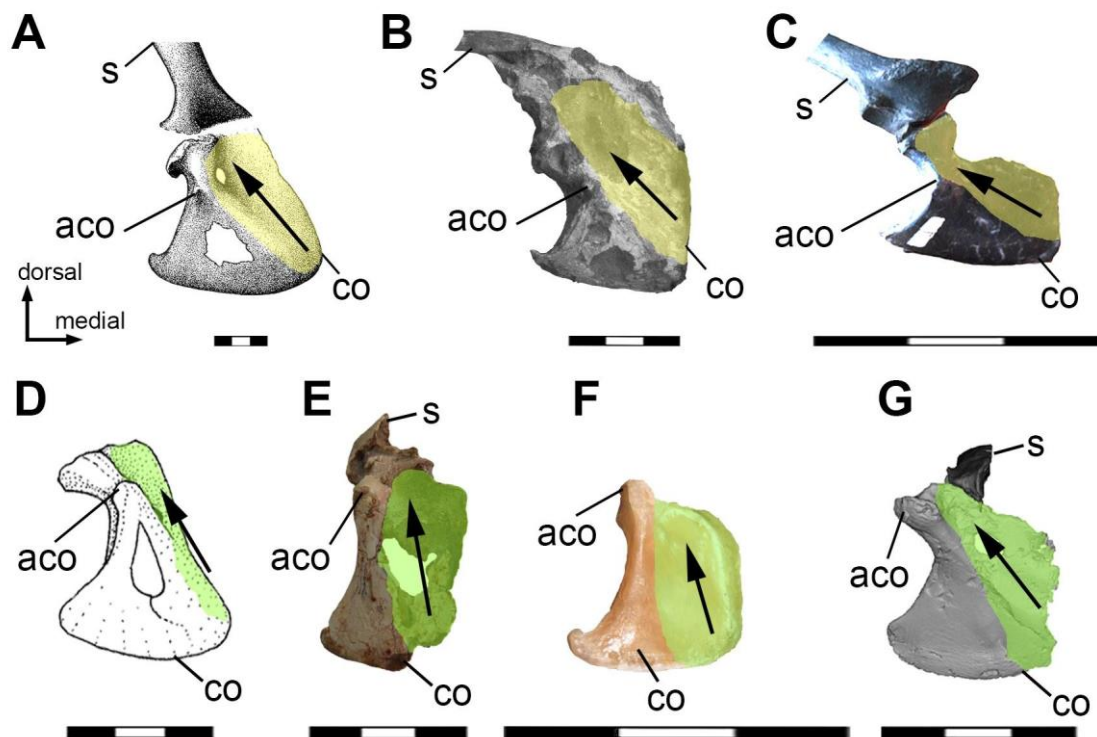


Figura 4.18. Fotografías y esquemas de las cinturas escapulares de terópodos paravianos en vista craneal. *Deinonychus* YPM 5236 (A; modificado de Ostrom, 1974b), *Velociraptor* IGM 100/976 (B; modificado de Norell & Makovicky, 1999), *Bambiraptor** AMNH 001 (C), *Sinornithosaurus** IVPP V12811 (D; modificado de Xu et al., 1999), *Buitreraptor* MPCN-PV-598 (E), *Archaeopteryx** WDC-CSG-100 (F; modificado de Mayr et al., 2005) y *Sapeornis** PMoL AB00015 (G; modificado de Wang et al., 2022). *En estos casos se espejó el coracoides izquierdo para mejorar la comparación. En amarillo se indica el área que pudo haber ocupado el *m. supracoracoideus* y en verde se indica el *sulcus supracoracoideus* por donde se encausaría el mismo músculo. La flecha negra indica la inclinación del *sulcus supracoracoideus* en vista craneal. Escalas 3 cm.

El esternón de las aves paleognatas comparte características propias que no se observan en aves voladoras (Tinamiformes y Neognathae), como ser la forma de cuenco subrectangular (cóncavo en su cara visceral y convexo en su cara ventral), la ausencia de quilla esternal y la falta de fenestras, trabéculas, forámenes, *rostrum sterni* y líneas intermusculares (Fig. 4.19A, D). En Tinamiformes y neognatas voladoras el esternón presenta un desarrollo mayor en sentido cráneo-caudal que en sentido lateromedial. A su vez, la quilla esternal se extiende cráneo-caudalmente desde el borde craneal hasta el borde caudal, diferenciando dos superficies esternales espejadas, la del lado izquierdo y derecho del elemento (Fig. 4.19B, C). Con respecto a la articulación con los coracoides, los *sulci articulares coracoideus* están ubicados en el borde craneolateral (Fig. 4.19).

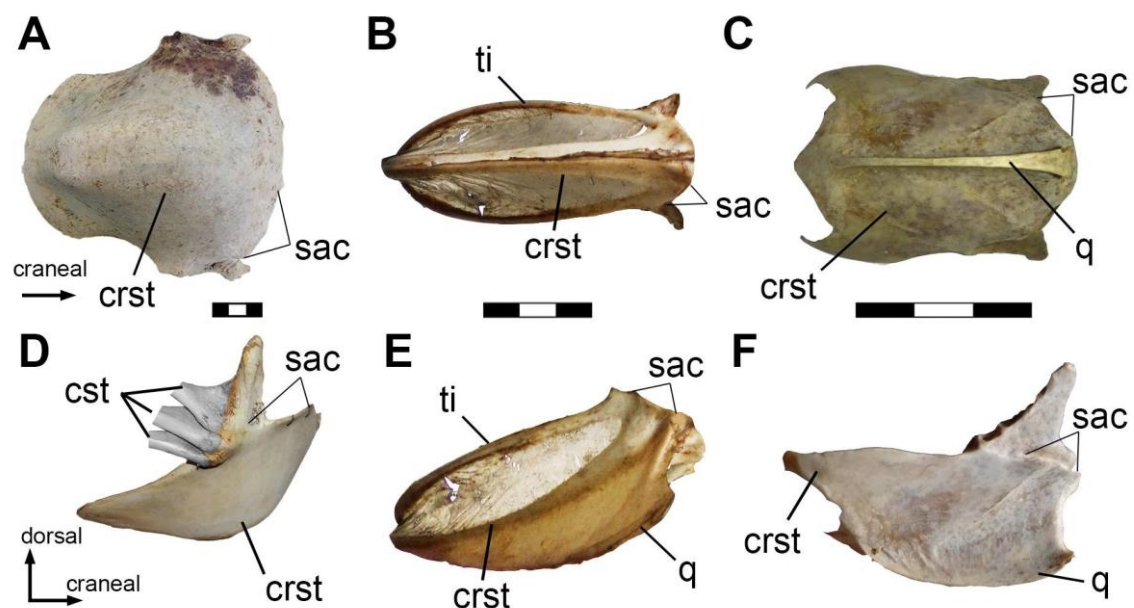


Figura 4.19. Esternón de *Rhea americana* (A, D), *Eudromia elegans* (B, E) y *Tyto furcata* (C, F) en vista ventral (A, B, C) vista lateral derecha (D, F) y vista craneolateral derecha (E). Abreviaturas: crst, *corpus sterni*; cst, *costa sternalis*; ti, trabécula intermedia; q, quilla esternal; sac, *sulcus articularis coracoideus*. Escalas 3 cm.

En los Crocodylia, el esternón está formado por varios elementos óseos y/o cartilagosos (e.g., *episternum*, *sternum*, *mesosternum*; Romer, 1956; Meers, 2003) que

es cráneo-caudalmente alargado. En estos organismos, por el contrario, la articulación entre los coracoides y el esternón se establece a lo largo del borde lateral de este último hueso, logrando que tanto los coracoides como las escápulas queden ubicadas en los flancos laterales del tórax.

En el clado de Eumaniraptores, son pocos los taxones que preservan el esternón o placas esternales, las cuales pueden estar separadas o fusionadas (Fig. 4.20; Norell & Makovicky, 1997; 1999; Xu et al., 1999; 2003; Burnham et al., 2000; Agnolín et al., 2019). Los taxones en los cuales se ha preservado son *Velociraptor*, *Bambiraptor*, *Sinornithosaurus*, *Microraptor*, *Bambiraptor*, *Confuciusornis* (Fig. 4.20; Burnham et al., 2000) mientras que en algunas aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Anchiornis*) el esternón no se preservó, o bien, no se desarrolló (Rauhut et al., 2018).

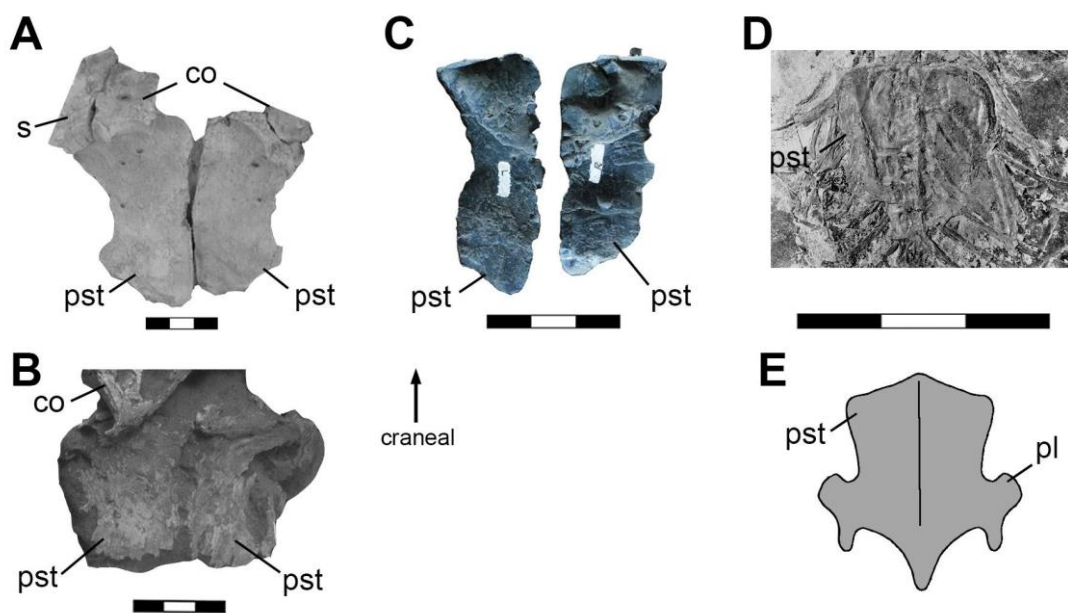


Figura 4.20. Esternón de *Velociraptor* MPC-D100/54 (A, modificado de Hone et al., 2012); *Velociraptor* IGM 100/976 (B, modificado de Norell & Makovicky, 1999), *Bambiraptor* AMNH 001 (C), *Confuciusornis* GMV 2130 (D, modificado de Chiappe et al., 1999; E, esquema modificado de Wang et al., 2019). Esternón en vista dorsal o interna (A, C-E) y vista ventral (B). Abreviaturas: co, coracoides; pl, *processus lateralis*; pst, placa esternal; s, escápula. Escalas 3 cm.

Es interesante destacar que durante la evolución de los dinosaurios terópodos la orientación del coracoides pasa de una condición lateral o lateroventral (similar a los *Crocodylia* actuales), a una condición derivada, por la cual los coracoides articulan en el margen craneal o craneoventral (similar a la condición que presentan las aves actuales). La articulación del coracoides con las placas esternales en posición craneal o craneolateral se verifica en oviraptorosaurios y paravianos (Paul, 2002), por lo que se considera que el origen de estas novedades adaptativas habría ocurrido en el antepasado común de *Pennaraptora* y fue heredada por las aves.

En los terópodos paravianos se observa una inflexión marcada entre el cuerpo coracoidal y escapular, pudiéndose observar una flexión del coracoides en primera instancia (paravianos basales y aves basales) y luego, en taxones más anidados (aves *Ornithothoraces* y aves actuales), una flexión en la articulación entre el coracoides y la escápula. Esta flexión generó orientaciones diferentes entre ambos elementos óseos, implicando, a su vez, cambios en la posición relativa que presentaba la articulación coracoides-esternón/placas esternales y, en definitiva, la del propio esternón/placas esternales. Es así que la condición basal por la cual el esternón y placas esternales se ubican ventralmente al coracoides (e.g., *Crocodylia*, terópodos no-pennaraptores), pasa a presentar una ubicación ventral a ventrocaudal, como condición intermedia (e.g., paravianos basales, aves basales), observándose una condición derivada por la cual el esternón se ubica ventrocaudalmente respecto a la cintura escapular (e.g., neognatas, *Tinamiformes*).

En el caso de las paleognatas no-voladoras, que presentan una condición semejante a la de paravianos basales y aves basales, sería una regresión secundaria y, por lo tanto, un carácter apomórfico, debido a que los antepasados voladores de las ratites

poseen cintura escapular semejante con todas las características de las neognatas actuales (Yonezawa et al., 2017; Sackton et al., 2019).

En cuanto al húmero, la forma que presentan las aves actuales, los paravianos no-avianos y las aves basales es relativamente similar, presentando una forma sigmoidea, un *caput humeri* alargado dorsoventralmente y dos cóndilos articulares distales que conectan con el radio y ulna.

Si bien ya se ha indicado que el grupo de las aves ratites experimentó una reducción en el tamaño del húmero, antebrazo y mano con respecto al fémur, en el caso de *Rhea* y de *Struthio* esto no ocurrió de forma tan marcada. La relación del húmero de *Rhea* con respecto a su antebrazo, se mantiene relativamente equitativa al compararlo con aves neognatas, mientras que la mano presenta una longitud mucho menor. En el caso de *Struthio*, la reducción de longitud es más marcada en el antebrazo y mano.

La forma general que presenta el húmero en *Rhea* y *Struthio* es levemente sigmoidea, con una torsión del eje longitudinal (Fig. 4.7; 4.8B). Las características más llamativas de estos dos taxones en comparación con los tinámidos y con las neognatas son: el pobre desarrollo de la cresta deltopectoral y cresta bicipital, ausencia de fosa y forámenes neumáticos, la presencia de dos líneas bien marcadas que se extienden próximo-distalmente en 2/3 del cuerpo humeral y pobre desarrollo de los epicóndilos (Fig. 4.21).

En cuanto a los Tinamiformes y las neognatas, las características más sobresalientes del húmero es que presentan una cresta deltopectoral (con orientación craneodorsal) y cresta bicipital bien marcadas, eje mayor del *caput humeri* subparalelo al eje mayor de los cóndilos y variabilidad en el desarrollo de los epicóndilos (según el orden).

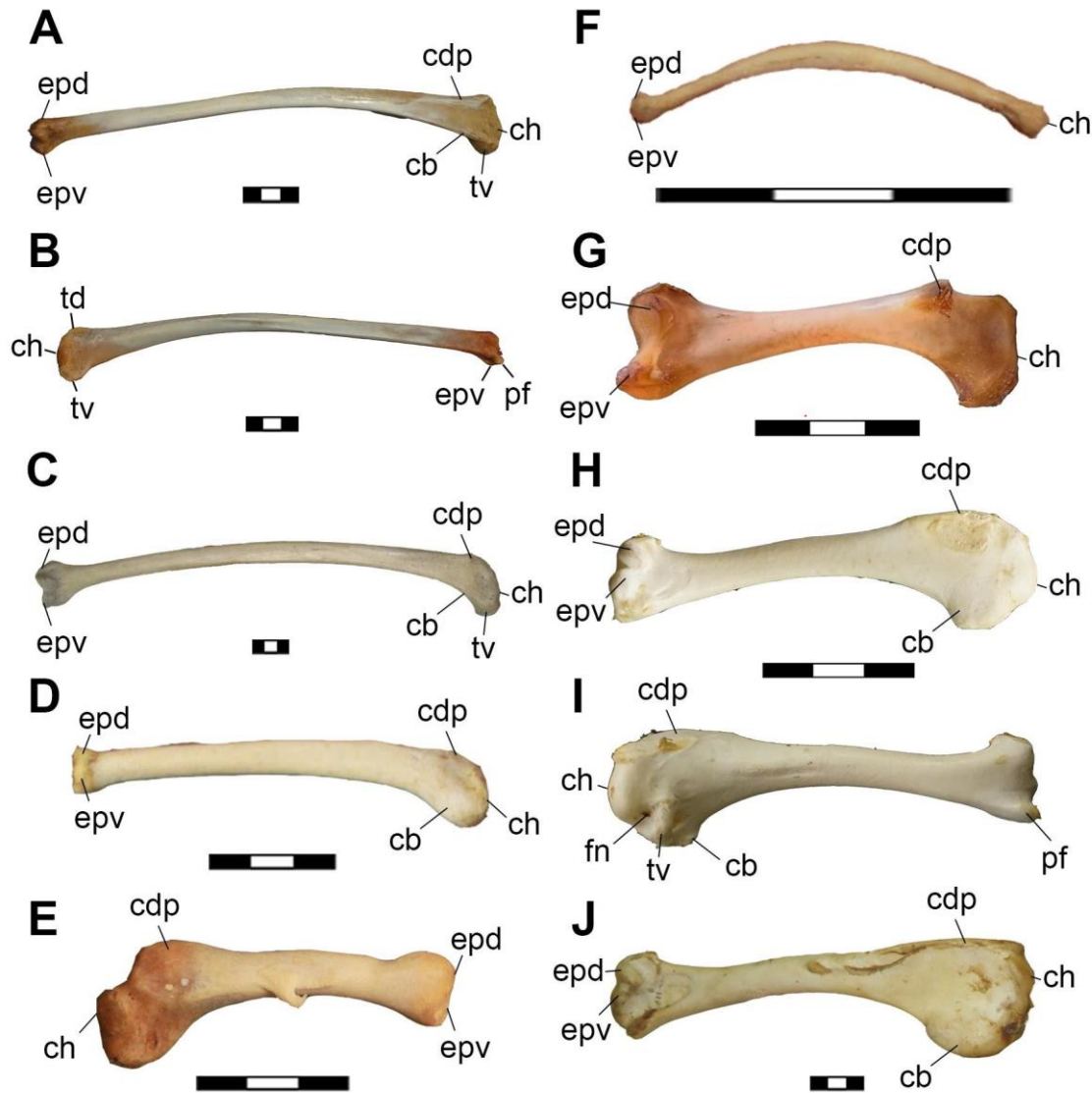


Figura 4.21. Húmeros derechos de arcosaurios actuales. *Rhea americana* (A, B), *Struthio* (C), *Dromaius* (D), *Casuarius* (E), *Apteryx* (F), *Caiman* (G), *Nothoprocta* (H, I), *Vultur* (J) en vista craneal (A, C, D, F, G, H, J) y vista caudal (B, E, I). Abreviaturas: cb, *crista bicipitalis*; cdp, *crista deltopectoralis*; ch, *caput humeri*; epd, *epicondylus dorsalis*; epv, *epicondylus ventralis*; fn, *foramen neumático*; pf, *processus flexorius*; td, *tuberculum dorsale*; tv, *tuberculum ventrale*. Escalas 3 cm.

4. DISCUSIÓN SOBRE LA OSTEOLOGÍA DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO

ANTERIOR

Las aves paleognatas no voladoras comparten diversas características óseas que las diferencian, a su vez, de su clado hermano los Tinamiformes y de las aves neognatas.

En relación con los elementos óseos del ala, *Rhea* desarrolla todos los elementos óseos (Fig. 4.1B) y mantiene la relación relativa entre los segmentos (e.g., brazo, antebrazo y mano), similar a lo que sucede en *Struthio*, Tinamiformes y neognatas voladoras. Por otro lado, en aves paleognatas no tinamiformes (Cho et al., 1984), como los Casuariiformes (Maxwell & Larsson, 2007), *Apteryx* (McGowan, 1982), los Dinornithiformes y los Aepyornithiformes (Worthy & Scofield, 2012), los elementos del ala están reducidos y en algunos casos en los que la reducción es drástica, algunos elementos de la mano están ausentes.

La ausencia de fúrcula (Fürbringer, 1888) y/o clavículas (salvo *Dromaius*; Elzanowski, 1988) es una de estas características. Algunos autores como Lindsay (1885) identificaron clavículas en ejemplares de *Rhea*, entendiéndolas como la proyección del coracoides ubicada ventralmente al acromion (Lowe, 1928; von Blotzheim, 1958). Sin embargo, el error de Lindsay (1885) fue que esta autora hacía referencia al proceso procoracoides. La interpretación equívoca de esta proyección como clavícula pudo deberse a que este proceso se extiende ventralmente al acromion, siendo subparalelo al *corpus coracoidei*. Años más tarde esta interpretación fue dirimida y esclarecida en los trabajos de Lowe (1928) y von Blotzheim (1958) quienes verificaron (mediante estudios embriológicos) que la proyección era parte del coracoides. Es interesante destacar aquí que *Struthio* presenta un proceso procoracoides bien desarrollado, más grande que el presente en *Rhea*. Por ser tal el desarrollo y la ubicación en *Struthio*, Broom (1906) indicó (erróneamente) que el *processus procoracoideus* sería una extensión craneoventral de la escápula.

Tanto los Tinamiformes como las aves neognatas presentan una fúrcula bien desarrollada, condición plesiomórfica que comparten con los terópodos paravianos (e.g., *Velociraptor*, *Archaeopteryx*, *Sapeornis*; Norell & Makovicky, 1999; Rauhut et al., 2018;

Wang et al., 2022). Es claro, entonces, que la ausencia de fúrcula constituye una sinapomorfía de Ratitae, como así también el gran desarrollo del *processus procoracoideus*.

Otra de las características distintivas de la cintura pectoral de *Rhea americana*, y que comparte con otras paleognatas no-voladoras (*Struthio*, *Casuaris*, *Dromaius* y *Apteryx*), es la de presentar un escapulocoracoides fusionado, la cual es una característica plesiomórfica compartida por varios taxones de terópodos no-avianos y aves basales (e.g., *Velociraptor*, *Confuciusornis*, *Sapeornis*; Norell & Makovicky, 1999; Zhou & Zhang, 2003a; Turner et al., 2012; Wang et al., 2018). Particularmente, *Archaeopteryx* posee el coracoides y la escápula fusionados en tres especímenes (e.g., espécimen de Berlín, Londres y el Tercer espécimen) y no fusionados en otros tres especímenes (e.g., espécimen de Solnhofen, Munich y Eischtatt; Rauhut et al., 2018), lo que podría deberse a estadios ontogenéticos diferentes o bien variaciones individuales dentro de una misma especie.

En cuanto a la flexión del escapulocoracoides, *Rhea* presenta un ángulo obtuso entre el cuerpo del coracoides y la escápula (cerca de los 130°; Fig. 4.5D), tal como presentan otras aves paleognatas no-voladoras (Olson, 1973; Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2021a). Ambas características diferencian la morfología general de la cintura pectoral de las paleognatas no-voladoras (Fig. 4.13) de la morfología que presentan los Tinamiformes y las aves neognatas, las cuales presentan el coracoides y la escápula articulados (no fusionados), conformando un ángulo agudo entre ambos elementos (e.g., 50° aproximadamente en *Vultur gryphus*; Fig. 4.13C). La condición presente en ratites es, entonces, interpretada como derivada, estando ausente también en grupos de aves basales (e.g., Enantiornithes).

Tal como ocurre en aves paleognatas y neognatas, *Rhea* presenta un coracoides con forma subtriangular, con el extremo omal angosto y el extremo esternal ensanchado latero-medialmente (Fig. 4.3; 4.14C). En cuanto a los diferentes taxones que componen al grupo de Eumaniraptores, se aprecia que el coracoides es uno de los elementos que más modificaciones ha experimentado en el curso de la historia evolutiva de este clado. En paravianos basales (e.g., Microraptoria, Unenlagidae) se observa un coracoides subtriangular a subcuadrangular, con el borde esternal ancho y cóncavo en vista craneal, presentando un borde lateral cóncavo y su *processus lateralis* cercano a la cavidad glenoides. En aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Sapeornis*) el coracoides presenta forma subcuadrangular, el cuello coracoidal es tan amplio como el borde esternal y el borde lateral presenta una leve concavidad. En el caso de *Confuciusornis* y desde los taxones más emparentados a las aves actuales a partir de Jeholornithidae, el coracoides ya presenta forma subtriangular, habiendo adquirido una condición más alargada en sentido dorsoventral que su ancho, de modo tal que el proceso esternal se vuelve más lejano a la cavidad glenoides. En otros términos, Ratites posee la condición derivada, sinapomórfica de Avialae más derivados que Jeholornithidae y Ornithothoraces.

La principal característica del coracoides de los terópodos es el *processus acrocoracoideus*, ya que fue cambiando drásticamente a lo largo de la evolución del grupo, desde una pequeña protuberancia en forma cónica y de posición ventral a la cavidad glenoides (i.e., oviraptorosaurios, dromaeosáuridos) a un gran bulto de forma globular y de posición craneodorsal y medial (aves voladoras actuales). El pequeño desarrollo en forma de cono romo que presenta *Rhea* y otras ratites contrasta llamativamente con el gran desarrollo y proyección dorsocraneal y medial que presenta el *processus acrocoracoideus* en Tinamiformes y neognatas. En *Rhea*, *Struthio*,

Casuarius, *Dromaius* y *Apteryx* este proceso se ubica craneoventralmente a la cavidad glenoides (Fig. 4.13) a diferencia de la ubicación dorsocraneal y medial que existe en Tinamiformes y neognatas.

En eumaniraptores basales (e.g., *Deinonychus*, *Velociraptor*) ya se observa un promontorio en la cara craneal del coracoides (usualmente denominado *tuberculum biceps*) que se ubica cercano a la cavidad glenoides y que fue unánimemente interpretado como homólogo del *processus acrocoracoides* de las aves actuales (Ostrom, 1969; 1974b; 1976; Norell & Makovicky, 1999; Novas et al., 2021a). El proceso acrocoracoides se encuentra desarrollado pobremente en otros paravianos como los dromaeosáuridos (e.g., *Bambiraptor*), microraptóridos (e.g., *Saurornithosaurus*), unenlágidos (e.g., *Buitreraptor*) y aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Sapeornis*; Novas et al., 2021a). Este carácter compartido por diferentes linajes de paravianos basales permite desestimar la propuesta realizada por Ostrom (1976) quien consideraba que el tamaño relativo del proceso acrocoracoides en *Archaeopteryx* y su orientación era una autapomorfía de Avialae (Novas et al., 2021a). De este modo, *Archaeopteryx* deja de ser el punto partida evolutivo de este carácter ya que su origen puede retrotraerse a los grupos de paravianos no-avianos (Novas et al., 2021a). Es importante destacar que el tipo de acrocoracoides presente en *Archaeopteryx* y taxones filogenéticamente próximos (e.g., *Buitreraptor*, *Saurornitholestes*, *Microraptor*), si bien está poco desarrollado con respecto a aves más derivadas, es notablemente grande cuando se lo compara con terópodos más basales (e.g., ornitomimosaurios, tiranosaurios, terizinosaurios; Agnólin & Novas, 2013; Novas et al., 2021a). A su vez, a partir de las aves Confuciusornithidae y clados más cercanamente emparentados con las aves actuales, el proceso acrocoracoides adquiere un aspecto mucho más robusto, conjuntamente con una mayor proyección craneal a craneodorsal con respecto a la cavidad glenoides. En las ratites, por lo tanto,

debemos concluir que la condición del *processus acrocoracoideus*, romo, pequeño, orientado craneolateralmente, puede interpretarse como una reversión secundaria dentro de neornites, ya que está ausente en el resto de las aves modernas, y en cierta medida recuerda a la condición presente en paravianos basales.

Por otro lado, la contigüidad entre el *processus acrocoracoideus* y la cavidad glenoides en *Rhea* genera una superficie que se prolonga en sentido ventral y es de forma subtriangular, la fosa subglenoides, como también puede observarse en otras paleognatas no-voladoras (e.g., *Struthio*, *Casuarius*, *Dromaius*, *Apteryx*; Fig. 4.13). Esta área bien definida no se observa en Tinamiformes ni en aves neognatas, aunque es una característica plesiomórfica, como indicaron Novas et al. (2021a) para terópodos paravianos y aves basales (e.g., *Buitreraptor*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*, *Archaeopteryx*, *Anchiornis*). Dicha fosa, con bordes más o menos pronunciados, es una característica distintiva de los paravianos que fue evolutivamente re-adquirida en paleognatas no-voladoras y puede ser interpretada como un posible carácter sinapomórfico de Ratites.

En cuanto a la escápula, la hoja escapular de *Rhea* presenta una curvatura en el tercio proximal adquiriendo una orientación del tramo distal subparalela a la columna vertebral. Dicha curvatura es muy pronunciada y similar a la de *Casuarius*, aunque no se aprecia en otras especies de paleognatas no-voladoras, tinámidos, neognatas, ni tampoco en paravianos basales, ya que por lo general presentan formas rectas o levemente curvadas. Una de las características que *Rhea* (y otras paleognatas no-voladoras) comparte con los paravianos basales es el ensanchamiento latero-medial de la hoja escapular en el tercio distal de la misma. Dicha característica no se observa en Tinamiformes ni en la mayoría de neognatas (salvo los Sphenisciformes), ya que la hoja escapular mantiene su ancho relativamente constante a lo largo de toda su extensión. En

conclusión, la presencia de una hoja escapular curvada en su tramo proximal puede interpretarse como una sinapomorfía de *Rhea*.

Uno de los caracteres más llamativos de la escápula de *Rhea* es el *processus acromialis*, el cual está ubicado en el centro de la superficie craneal del escapulocoracoides, condición que también se observa en *Struthio*, *Casuarius*, *Dromaius* y *Apteryx* (Fig. 4.13). Sin embargo, a diferencia de lo que sucede en estas especies, en *Rhea* el *processus acromialis* tiene un mayor desarrollo en forma de cono o estructura roma y su orientación es laterocraneal. Esto puede interpretarse como una característica autapomórfica de *Rhea* ya que esta forma y ubicación no se observa en tinámidos, neognatas actuales ni tampoco en los terópodos paravianos.

Tanto en Tinamiformes como en neognatas, el acromion presenta forma de cresta con una prolongación craneal o craneomedial, o sea que es la prolongación del borde dorsal de la hoja escapular. Lo mismo puede observarse en paravianos basales y aves basales (Novas et al., 2021a) en los cuales hay diferencias en la orientación de este proceso, ya que el extremo del acromion se proyecta en algunas formas cranealmente, mientras que en otros taxones puede curvarse en sentido medial.

La posición y la forma que presentan el acromion y el proceso acrocoracoides en *Rhea* permite observar, entre ambas estructuras, la presencia de una superficie cóncava en la cara craneal del coracoides, formando el canal supracoracoideo, que encauza el pasaje del *m. supracoracoideus* (Novas et al., 2021a), como indica McGowan (1982) para otras paleognatas no-tinámidos. En *Rhea*, este canal es más pronunciado que el que se observa en otras paleognatas no-voladoras (Fig. 4.13).

En todas las paleognatas actuales no-voladoras el canal supracoracoideo se orienta cranealmente, característica que comparten paravianos basales (e.g., *Bambiraptor*, *Buitreraptor*, *Sinornithosaurus*) y aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Sapeornis*; Novas et al., 2021a), al contrario de lo que se observa en aves actuales voladoras, en las cuales el surco supracoracoideo presenta una orientación medial debido al gran desarrollo del *processus acrocoracoideus* (Fig. 4.13 B, C, E, F).

Con respecto a la superficie que forma el canal supracoracoideo, cuando se realiza una comparación entre los taxones de paravianos basales hacia los taxones de aves actuales, se observa que la inclinación de esta superficie pasó de ser subhorizontal (ventromedial-dorsolateral) a subvertical (ventromedial-dorsolateral) a partir de los Jeholornithiformes y Ornithothoraces, manteniéndose en aves voladoras actuales (véase las flechas en Fig. 4.13 E, F; 4.18).

En este punto es interesante destacar que, aunque las paleognatas no-voladoras no presentan un foramen o canal trióseo, el *lig. acrocoracoacromialis* que está presente en *Rhea*, une el *processus acrocoracoideus* y del *processus acromialis* formando un “techo” por debajo del cual se desliza el *m. supracoracoideus* evitando, además, que se desplace fuera del surco supracoracoideo (Novas et al., 2020; Novas et al., 2021a). El *lig. acrocoracoacromialis* también está presente en aves neognatas, aunque no es tan largo. En este grupo de aves, el ligamento une el acromion y el extremo proximal de la fúrcula, conformando la cara medial del canal trióseo (Fürbringer, 1888; Baumel et al., 1993). Por consiguiente, se infiere la existencia de este ligamento en la rama de terópodos paravianos, a partir de los dromaeosáuridos (Novas et al., 2021a). En estos últimos, conectaría el extremo del acromion con el extremo del acrocoracoideo.

En el caso de la cavidad glenoides de *Rhea* y de otras paleognatas actuales no-voladoras, la misma conforma una concavidad oval, con su eje longitudinal mayor inclinado subverticalmente (e.g., 34° en *Rhea*; Fig. 4.5D) y con una orientación lateral a laterocaudal (Fig. 4.4F; 4.13; Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020). Por el contrario, en los Tinamiformes y neognatas voladoras, la cavidad glenoides posee forma de silla de montar, con su eje mayor extendido horizontalmente, y su superficie articular con el húmero orientada lateral o laterodorsalmente (Fig. 4.13 B, C; Jenkins Jr., 1993; Gatesy & Baier, 2005; Agnolín et al., 2019). Esta última conformación (y orientación) permite a las aves voladoras vivientes los característicos movimientos dorso-ventrales del húmero durante el vuelo batido. En claro contraste, la forma y la inclinación subvertical que presenta la cavidad glenoides de *Rhea* es similar a la que presentan paravianos basales (e.g., *Deinonychus*, *Bambiraptor*, *Saurornithosaurus*, *Buitreraptor*) y aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Anchiornis*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*) tal como fuera mencionado por Agnolín et al. (2019), Novas et al. (2020) y Novas et al. (2021a). Esta característica que los paravianos y ciertas aves basales comparten con *Rhea* es sumamente importante, ya que permite extrapolar los movimientos del húmero en los taxones extintos con mayor sustento, temática que será abordada en el Capítulo 5.

El esternón de *Rhea* y otras paleognatas no-voladoras tiene forma subcuadrangular a subtriangular en vista ventral, conformando un cuenco que dorsalmente recibe y protege a las vísceras (i.e., corazón), mientras que ventralmente es convexo, conformando el pecho del animal. *Rhea* presenta en su esternón unos prominentes *processi craniolateralis sterni* siendo proporcionalmente más largos que en otras ratites, salvo *Dromaius* (Livezey & Zusi, 2007). La característica más llamativa del esternón de las paleognatas no-tinámidos es la ausencia de quilla, a diferencia del gran

desarrollo que se observa en el esternón de Tinamiformes y aves neognatas (Fig. 4.19). A su vez, el esternón de las ratites no presenta fenestras, trabéculas (salvo *Struthio* y *Apteryx*), forámenes, *rostrum sterni* y líneas intermusculares, que son características de las aves neognatas y Tinamiformes (Baumel et al., 1993).

En el caso de los Eumaniraptores, son pocos los taxones que preservan las placas esternales, las cuales pueden estar separadas o fusionadas (Norell & Makovicky, 1997; 1999; Xu et al., 1999; 2003; Burnham et al., 2000; Agnolín et al., 2019). Los casos más emblemáticos son *Bambiraptor*, *Sinornithosaurus* y *Microraptor*. *Bambiraptor* presenta dos platos esternales relativamente planos, con forma subcuadrangular elongada en sentido cráneo-caudal y con leves ondulaciones (Fig. 4.20; Burnham et al., 2000).

En cuanto a las aves basales, la presencia del esternón no se observa en todos los clados. En *Archaeopteryx* el esternón no está presente en los ejemplares descubiertos hasta la fecha (Rauhut et al., 2018). Si bien en un principio Wellnhofer (1993) indicó que el espécimen de Munich presentaba el esternón osificado, al volver a examinar el elemento en cuestión, Wellnhofer & Tischlinger (2004) confirmaron que el elemento indicado era parte del coracoides. Aún se discute si *Archaeopteryx* poseía esternón cartilaginoso o, por el contrario, carecía por completo de esta estructura (Lowe, 1928; Ostrom, 1976; Zhou & Zhang, 2003a, b; Zheng et al., 2014).

En otros taxones de aves basales, tal como *Anchiornis* y *Sapeornis*, de los más de 200 y 100 especímenes disponibles, respectivamente, estudiados por Zheng et al. (2014) no se han detectado evidencias de este elemento. En cambio, *Confuciusornis* sí preserva esternón completo, aunque sin presencia de quilla esternal (Chiappe et al., 1999).

Si bien el debate sobre la presencia o no de placas esternales en algunos taxones (i.e., *Archaeopteryx*, *Anchiornis*) sigue vigente (véase Foth, 2014; Lambertz & Perry, 2015), está claro que la ausencia de estos elementos en distintos taxones fósiles indica la dificultad en quedar preservados por efectos tafonómicos o desarrollo ontogenético (Agnolín et al., 2019). Esto podría deberse a que están conformados mayoritariamente por cartílago (Lowe, 1935), por ser óseos pero de poca densidad o bien, por no desarrollarse de la manera que conocemos en las aves actuales (Zheng et al., 2014; Agnolín et al., 2019).

En cuanto al húmero, existen caracteres homólogos de Crocodylia, terópodos paravianos y aves actuales que se asemejan, particularmente en cuanto a la cabeza humeral, la cresta deltopectoral y los cóndilos distales. En particular, el húmero de los terópodos paravianos (e.g., *Deinonychus*, *Bambiraptor*, *Velociraptor*) poseen los mismos rasgos comunes que las aves actuales (paleognatas y neognatas) en cuanto a la esbeltez general (a diferencia de terópodos más basales, como Ceratosauria, Allosauroidea, y Compsognathidae, en los cuales son proporcionalmente más robustos), presencia de tuberosidad interna próximo-distalmente expandida (a diferencia de Ceratosauria, Allosauroidea, y Compsognathidae, en los cuales la tuberosidad es interna posee forma de cono), cresta deltopectoral bien desarrollada, extremos distal con epicóndilos presentes (epicóndilo dorsal y ventral), y cóndilos ulnar y radial bien definidos (en contraste con terópodos más basales en los cuales la definición de estos cóndilos es mucho menor).

Entre los paravianos basales antes citados y las aves actuales existen también diferencias notorias, en particular en que la cresta deltopectoral de los paravianos basales se proyecta craneomedialmente, en contraste con aves voladoras actuales en las que dicha cresta se orienta craneolateralmente.

Es muy importante resaltar que dentro de los paravianos basales se manifestó una evolución en mosaico, con varios caracteres derivados de la cintura escapular y miembro anterior, siendo un ejemplo de esto la presencia de crestas deltopectorales orientadas craneolateralmente en los unenlágidos *Unenlagia* y *Buitreraptor* (Novas & Puerta, 1997; Novas et al., 2018). De tal modo, esta condición de la principal cresta humeral constituiría una sinapormofía que vincularía a los Unenlagiidae con el clado Avialae, posicionándolos más cercanamente emparentados que con el resto de los miembros de Paraves. Es más, lleva a suponer que el tipo de posición del húmero respecto al resto del cuerpo, como así también sus movimientos, fueron más similares a los avianos en los unenlágidos que el resto de los paravianos basales.

En relación a la cresta deltopectoral y la cresta bicipital, tanto en *Rhea* como en el resto de las paleognatas actuales no-voladoras, están menos desarrolladas que en los Tinamiformes y neognatas (Fig. 4.21; Serrano et al., 2020). Este pobre desarrollo de la cresta deltopectoral está correlacionado con el bajo volumen muscular y, por ende, con las menores fuerzas generadas por los músculos que allí se insertan (e.g., *mm. pectoralis p. thoracica*, *supracoracoideus* y *deltoideus major*), sugiriendo una relación directa con la pérdida del vuelo en este grupo de aves.

En aves voladoras, en cambio, la cresta deltopectoral presenta un buen desarrollo el que permite otorgar un área amplia para la inserción de los *mm. pectoralis p. thoracica*, *supracoracoideus* y *deltoideus major*.

Es interesante destacar que en paravianos no-avianos y aves basales el desarrollo de la cresta deltopectoral (Fig. 4.21) y el desarrollo de los músculos del ala, se han relacionado con la habilidad de capturar presas (e.g., *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Bambiraptor*, *Saurornithosaurus*, *Buitreraptor*; Ostrom, 1974b; Chiappe et al., 1999; Jasinowski et al., 2006; Senter, 2006a) y también, con la posible habilidad de volar (e.g.,

Archaeopteryx, *Confuciusornis*, *Sapeornis*; Chiappe et al., 1999; Senter, 2006a). En ambos casos, dichos comportamientos no se observan en *Rhea*, ni en otras paleognatas no-voladoras.

A su vez, la cresta bicipital de las aves voladoras actuales (Fig. 4.21H-J) provee una gran área para el segundo origen del *m. biceps brachii* en la superficie craneal, y la inserción del *m. scapulohumeralis p. caudalis* en la superficie caudal.

Aunque el *tuberculum ventrale* del *húmero* de *Rhea* está bien desarrollado ventralmente y es amplio, en aves neognatas es más conspicuo, está orientado caudoventralmente y es el sitio de inserción del *mm. subscapularis*, *subcoracoideus* y *coracobrachialis p. caudalis* (Raikow, 1985; Woolley, 2000). Como indicaron Chiappe (1996) y Woolley (2000) el desarrollo y la orientación caudoventral del *tuberculum ventrale* del *húmero* está asociado indirectamente con el desarrollo de la quilla esternal en la cual se originan (en aves Enantiornithes y Ornithurae), con función antagónica, el *m. coracobrachialis p. caudalis* (abductor y rotador del *húmero*) y el *m. pectoralis p. thoracica* (aductor). Teniendo esto en cuenta, en paravianos no-avianos y en aves no-ornithothoraces, al poseer un *tuberculum ventrale* del *húmero* menos desarrollado, se sugiere también un menor desarrollo de los *mm. subscapularis*, *subcoracoideus* y *coracobrachialis p. caudalis*.

Existen diferencias notorias entre los paravianos basales antes citados y las aves actuales, particularmente en sus articulaciones (proximal y distal). En los paravianos basales el *caput humeri* presenta forma arrañonada, mientras que en aves actuales es ovalada y hemisférica (incluso en ratites la cabeza es más globosa que en paravianos basales). Por otro lado, en paravianos basales los cóndilos articulares distales se

desarrollan craneoventralmente, mientras que en aves voladoras actuales presentan una posición más francamente anterior.

La parte central del *corpus humeri* en *Rhea* y en *Struthio*, tiene dos líneas caudales distintivas (Fig. 4.21). La que se ubica dorsalmente, es la que genera el sitio de inserción del *m. latissimus dorsi p. cranialis* y la que se ubica ventralmente es la cresta que deja el *m. humerotriceps* (Fig. 4.7B). Sólo se observa la línea del *m. latissimus dorsi p. cranialis* en *Casuarius* y en algunas neognatas (e.g., *Buteogallus*), mientras que en el resto de las paleognatas no-voladoras no se observa ninguna de estas líneas. En paravianos basales, el sitio de inserción de estos músculos puede referirse al surco que está ubicado cerca de la base de la cresta deltopectoral (e.g., *Deinonychus*, *Buitreraptor*, *Archaeopteryx*; Fig. 4.22) indicando que los *mm. latissimus dorsi p. cranialis* y *humerotriceps* habrían sido en paravianos basales más pequeños que en aves voladoras vivientes (Jasinoski et al., 2006) los cuales es probable también que hayan producido menor tensión y, por ende, dejaban marcas más tenues y menos expandidas. No se debería descartar tampoco una situación exclusiva del húmero de *Rhea* y *Struthio*.

En el extremo distal del húmero de *Rhea*, el *processus supracondylaris dorsalis*, el *epicondylus dorsalis* y la *fossa brachialis* están menos desarrollados que en los Tinamiformes y neognatas. Por el contrario, el *processus flexorius* de *Rhea* está bien extendido distalmente y apenas ventralmente, relacionada con la pequeña inclinación oblicua que presentan los cóndilos articulares (Fig. 4.7B).

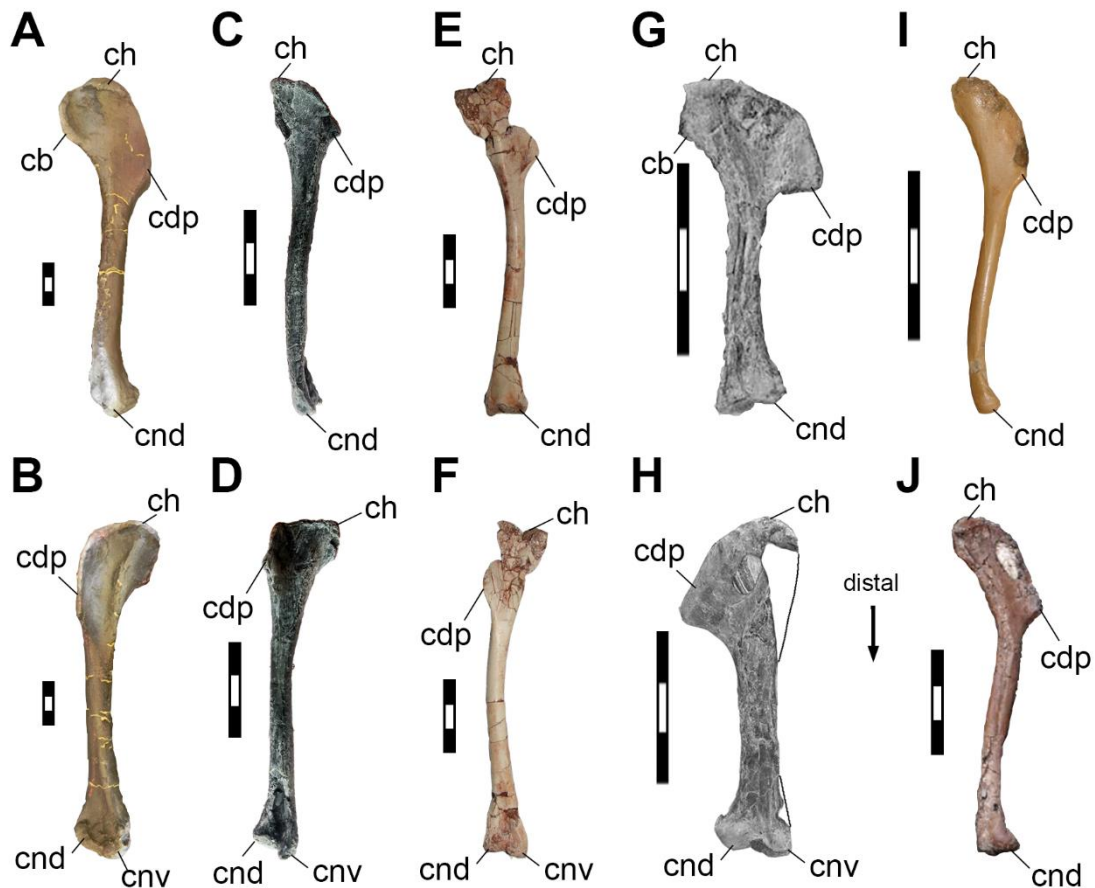


Figura 4.22. Húmero derecho de *Deinonychus* AMNH 3015 (A, B), *Bambiraptor* AMNH 001 (C, D), *Buitreraptor* MPCA 245 (E, F), *Confuciusornis** GMV-2132 (G, H), *Archaeopteryx* MB.Av.101 (I), *Sapeornis* (J) en vista caudal (A, C, E, G, I, J) y en vista craneal (B, D, F, H). *En estos taxones se espejó el húmero izquierdo para mejorar la comprensión de la comparación. Abreviaturas: cb, *crista bicipitalis*; cdp, *crista deltopectoralis*; ch, *caput humeri*; cnd, *condylus dorsalis*; cnv, *condylus ventralis*. Escalas 3 cm.

La forma sigmoidea del húmero de *Rhea* y de *Struthio* está acompañada de una torsión de su extremo distal. Como se mencionó anteriormente, la dirección y el grado de torsión del húmero hace que el eje principal del extremo distal y, por ende, del eje mayor de los cóndilos, se posicione casi perpendicularmente al eje espacial dorso-ventral, cuando el ala está totalmente abducida. Esta característica del húmero, tan distintiva que presentan *Rhea* y *Struthio*, contribuye en gran medida a explicar la forma de L invertida que presenta el ala cuando está totalmente extendida (Fig. 4.1A). Esta torsión no se observa en los Casuariformes. En otro extremo está el caso de *Apteryx*, que al presentar

una alta variabilidad morfológica en el húmero no se puede definir una torsión específica y la torsión es azarosa.

Como mencionaron Fürbringer (1888) y Baumel et al. (1993) para neognatas voladoras, el eje principal de la *cotyla humeralis* y el eje longitudinal de los cóndilos distales del húmero son subparalelos entre sí y con respecto al eje dorso-ventral, cuando el ala está totalmente extendida. La misma característica se observa en Tinamiformes. Consecuentemente, el húmero de Tinamiformes y neognatas voladoras no presenta una torsión tan marcada como sucede en *Rhea*. En estas aves voladoras, la inclinación subparalela que presentan los cóndilos distales del húmero con respecto al *caput humeri*, contribuye a explicar la posición y orientación ventral que adopta la superficie interior del ala. Esto se explica a que, cuando el húmero se encuentra totalmente extendido, el eje mayor del *caput humeri* articula con la cavidad glenoides logrando una inclinación vertical a subvertical y del mismo modo, se inclina el eje mayor de los cóndilos distales.

Es importante destacar aquí que cuando las aves voladoras posicionan el húmero en total abducción o alcanzando los 45°, pueden realizar un amplio rango de movimiento dorso-ventral debido a la forma de silla de montar que tiene la cavidad glenoides. Recordando que la superficie interna del ala se mantiene orientada ventralmente cuando el húmero está extendido, dichos movimientos realizados de forma enérgica otorgarán empuje y sustento, que le permitirá alcanzar el vuelo batido.

En cuanto a los eumaniraptores, el húmero posee la torsión pronunciada en la mayoría de los taxones, en los cuales se observa que cuando se dispone el eje mayor del *caput humeri* en sentido vertical, el eje mayor del extremo distal (cóndilos distales) se orientan craneal o craneodorsalmente. Esta condición se verifica con distintas inclinaciones en *Deinonychus*, *Bambiraptor*, *Unenlagia* y *Buitreraptor*. Para el caso de

Archaeopteryx (especimen de Berlín, MB.Av.101), presentaría una torsión del húmero cercana a los 90°, del mismo modo que los paravianos indicados anteriormente. No obstante, dicha torsión no puede verificarse mediante la observación directa de los fósiles ya que los ejemplares están conservados en lajas, como pasa con muchos taxones de paravianos (e.g., *Anchiornis*, *Jeholornis*), de modo que no es sencillo documentar por completo la distribución de este importante rasgo morfológico.

Tanto en *Deinonychus*, *Bambiraptor* y *Buitreraptor* se observa que existe una cierta inclinación entre el *caput humeri* y los cóndilos distales, quedando estos últimos orientados craneal-craneodorsalmente cuando el eje mayor del *caput humeri* se encuentra vertical.

La característica más relevante que presenta el radio de *Rhea* es que el extremo distal tiene el área de articulación con el *os carpi radialis* en la cara caudal, diferenciándose de la posición caudodistal que se observa en Tinamiformes y neognatas voladoras. Así, cuando el antebrazo se flexiona, el radio de *Rhea* no empuja al *os carpi radialis* distalmente de la misma forma que lo hace en las aves voladoras (Fig. 4.23). Esta característica ósea de *Rhea* contribuye al impedimento de generar el plegado automático del ala, tal como sí ocurre en Tinamiformes y neognatas voladoras.

Como ocurre en otras paleognatas no-voladoras, el cuerpo de la ulna de *Rhea* no presenta las *papillae remigale caudales*, diferenciándose de aves neognatas y Tinamiformes (Livezey & Zusi, 2007). La ausencia de las papilas remigales en paleognatas no-voladoras, es una reversión de una característica propia de sus antepasados voladores y puede explicarse por la poca especialización de las plumas remigales secundarias y por la consiguiente pérdida del vuelo en su historia evolutiva.

Los paravianos no-avianos y aves basales tampoco presentan papilas remigales en el cuerpo ulnar. Así que este carácter, pudo haber surgido entre las Ornithurae basales, aunque no sería un indicador de la incapacidad de volar en los taxones donde no se encuentre.

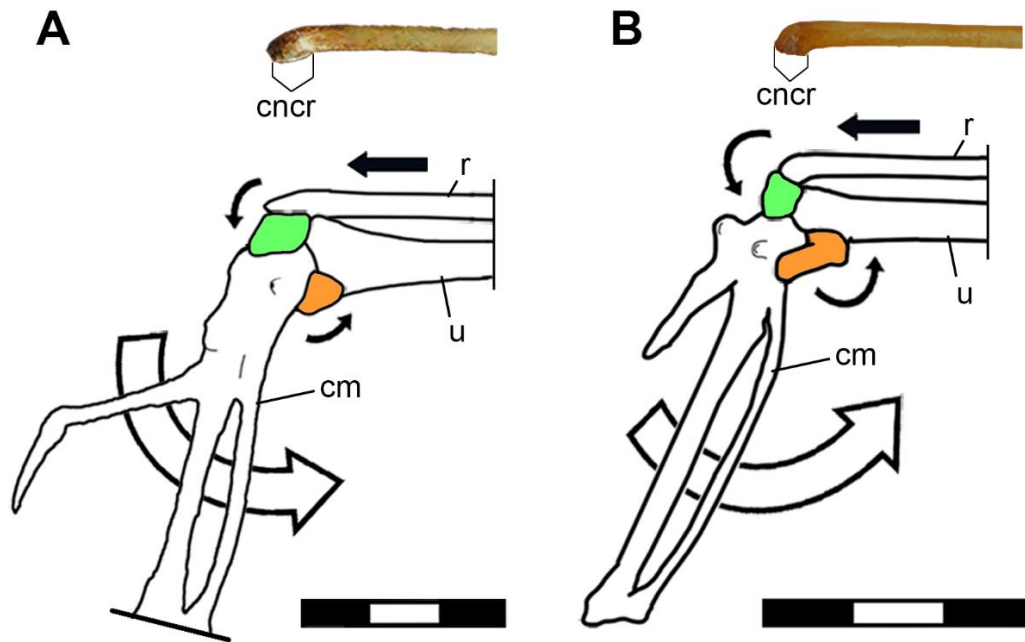


Figura 4.23. Radio derecho y esquema de la muñeca de *Rhea americana* (A) y de *Tyto furcata* (B) en vista ventral. El *os carpi radialis* se indica en verde claro y el *os carpi ulnaris* se indica en anaranjado. Las flechas indican el movimiento de cada elemento al flexionar la mano. Abreviaturas: cm, carpometacarpo; cncr, *condylus os carpi radialis*; r, radio; u, ulna. Escalas 3 cm.

En el extremo distal de la ulna, el *condylus metacarpalis* de *Rhea* es apenas cóncavo, a diferencia de la forma convexa que presentan las aves neognatas (Vazquez, 1992; Baumel et al., 1993) y los Tinamiformes. A su vez, la ulna de *Rhea* no presenta el borde articular dorsal que Vazquez (1992) describe para neognatas y, por consiguiente, en esta especie el *os carpi ulnaris* no podría deslizarse tal como se observa en neognatas (Vazquez, 1992). Estas características óseas restringen los movimientos de flexión de la mano de *Rhea*, evitando la hiperflexión y la circumducción de la mano, condiciones

observadas en Tinamiformes y descritas por Vazquez (1992) para neognatas voladoras, tan necesarias durante el plegado de alas como también, durante el vuelo batido.

Con respecto a los elementos de la muñeca de *Rhea*, el *os carpi radialis* articula con el radio, la ulna y el carpometacarpo, permitiendo realizar movimientos en el plano cráneo-caudal y, evitando así, los movimientos dorso-ventrales, como sí ocurre en Tinamiformes y neognatas voladoras.

Por otro lado, el *os carpi ulnaris* de *Rhea* presenta un tamaño menor al *os carpi radialis*, coincidiendo con lo que Parker (1890) y Broom (1906) indicaron para *Apteryx* y *Struthio*, respectivamente. En *Rhea*, el *os carpi ulnaris* se ubica en la superficie ventral del carpometacarpo, articulando con la ulna y el carpometacarpo, como lo describió Suzuki et al. (2014) para el tinámido *Eudromia elegans*. El *os carpi ulnaris* evita los movimientos ventrales de la mano y limita su rango de flexión. Por el contrario, el *os carpi ulnaris* de las aves neognatas participa en la hiperflexión de la mano y su consecuente circumducción (Vazquez, 1992).

Pasando al carpometacarpo de *Rhea*, su conformación general es similar a la que presenta *Struthio*, Tinamiformes y neognatas, ya que presenta el *os metacarpi majoris* y el *os metacarpi minoris* expandidos y fusionados distalmente, formando el espacio intermetacarpal. Esta condición difiere de lo observado en *Casuarius*, *Dromaius* y *Apteryx* (Lowe, 1928; Maxwell & Larsson, 2007) en donde la fusión completa de los metacarpales forma un pequeño espacio intermetacarpal (algunos especímenes de *Casuarius*) o directamente no se forma dicho espacio (*Dromaius*, *Apteryx* y algunos especímenes de *Casuarius*).

La característica más llamativa del carpometacarpo de *Rhea* y otras paleognatas no-voladoras que las diferencian de Tinamiformes y de neognatas, es el pequeño

desarrollo del *processus extensorius* y la ausencia del *processus pisiformis*. Estas características pueden ser una evidencia de la reducción de las fuerzas de los músculos que se adhieren en estas áreas (*mm. extensor carpi radialis, extensor longus alulae* y *abductor digiti majoris*) y podría ser un rasgo clave que explique la falta del pliegue automático de las alas en *Rhea*.

Es importante destacar que ambos procesos están ausentes en los huesos de la mano de paravianos no-avianos (e.g., *Deinonychus*, *Buitreraptor* MPCA 245, MPCN-PV-598; Ostrom, 1969; Novas et al., 2018) y aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*; Chiappe et al., 1999; Zhou & Zhang, 2003a, b). Esto contribuye a suponer que los terópodos paravianos y aves basales no podrían realizar el pliegue automático y la circumducción de la mano que realizan, hoy en día, las aves voladoras.

La torsión entre el extremo proximal y distal del carpometacarpo observada en *Rhea* (e.g., $\sim 68^\circ$) es más pronunciada que en *Struthio* y en *Dromaius*, y es mayor a la que presentan los Tinamiformes y las neognatas voladoras (e.g., $\sim 48^\circ$ en *Bubo virginianus*). En este sentido, cuando la *mano* de *Rhea* se encuentra totalmente extendida, el plano de la superficie alar de la mano se orienta subperpendicular al plano del antebrazo, en contraste con lo que ocurre en las aves voladoras actuales. En estas últimas, la mano se mantiene subparalela al plano del antebrazo y la totalidad de la superficie alar permanece en el mismo plano.

5. CONCLUSIONES SOBRE LA OSTEOLOGÍA DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO ANTERIOR

La información recabada en este capítulo muestra varios rasgos anatómicos que son compartidos por las aves paleognatas no-voladoras como también otras características propias de *Rhea americana*. La morfología general de la cintura pectoral y alas de *Rhea*, comparte características muy interesantes con paravianos no-avianos (dromaeosáuridos, microraptores, unenlágidos y anquiornítidos) y aves basales (arqueopterígidos, confuciusornitidos y sapeornitidos). Ésta información concuerda con lo que indicaron otros autores como Feduccia (1986), Agnolín et al. (2019) y Novas et al. (2021a), reconociendo a su vez, que esta anatomía compartida no constituye una relación filogenética directa entre éstos grupos.

Estas características presentes en *Rhea* y paleognatas no-voladoras las diferencian de los Tinamiformes y de aves neognatas, reforzando aún más las ideas preliminares de Lowe (1928) y las propuestas de Feduccia (1986), Agnolín et al. (2019), Novas et al. (2020) y Novas et al. (2021a), entre otros, quienes sostienen que las aves paleognatas no-voladoras constituyen los mejores análogos vivientes de los terópodos paravianos extinguidos.

Los rasgos particulares de la cintura escapular que presenta *Rhea*, incluyen la forma e inclinación de la cavidad glenoides, el pobre desarrollo del proceso acrocoracoides, el desarrollo en forma de cono romo del acromion en la cara craneal de la escápula, la orientación craneal del canal supracoracoideo y, por último, la ausencia de fúrcula y del canal trióseo.

Con respecto al húmero, los rasgos más interesantes son: las crestas deltopectoral y bicipital poco desarrolladas, la ausencia de foramen y fosa neumática, y la torsión del

eje próximo-distal del cuerpo humeral que genera una inclinación entre el eje mayor del extremo proximal y el distal de unos 52° aproximadamente (Fig. 4.8).

En el radio se destaca el extremo distal con forma roma achatada cráneo-caudalmente y en cuanto a la ulna, esta presenta el cóndilo distal con bordes sigmoideos, o sea, que la mitad craneal tiene forma convexa y la mitad caudal tiene forma cóncava. Ambas características influyen en el movimiento de la mano, que imposibilitan el plegado automático del ala y la circumducción de la mano, como sucede en Tinamiformes y neognatas voladoras.

El carpometacarpo presenta un pobre desarrollo del *processus extensorius*, no desarrolla el *processus pisiformis* y presenta una torsión en el eje próximo-distal que genera una inclinación entre el eje mayor del extremo proximal con el distal de unos 68° aproximadamente (Fig. 4.12). Estas características son indicadores de la pérdida del vuelo en estos taxones, donde los rasgos osteológicos vinculados a musculatura, en comparación con las aves voladoras actuales, se vuelven menos prominentes o no se desarrollan.

Con la información recabada en este Capítulo se presenta un panorama más amplio para analizar y extrapolar los movimientos alares a taxones de aves basales, terópodos paravianos y/o terópodos no-paravianos.

Utilizar como modelo a *Rhea*, provee a las comparaciones con taxones fósiles de otros ejemplos que difieren marcadamente de aquellos que presentan las aves voladoras actuales. Frecuentemente, las aves con vuelo batido bien desarrollado, son los taxones que han sido y siguen siendo utilizados para extrapolar sus movimientos alares a las aves fósiles o la de los terópodos. Aquí no se propone descartar o minimizar esa metodología ya que se han realizado excelentes trabajos sobre evolución del vuelo y se han hecho

grandes avances en ese sentido, pero es importante destacar que se ha dejado de lado, por lo general, la valiosa información presentada aquí sobre las aves paleognatas no-voladoras.

CAPÍTULO 5

MIOLOGÍA DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO ANTERIOR DE *RHEA AMERICANA*

1. INTRODUCCIÓN

Los primeros estudios sobre la miología de las aves paleognatas no-voladoras datan de la segunda mitad del siglo XIX, incluyendo los trabajos de Haugthon (1867), Gadow (1880; 1885), Fürbringer (1888), y Pycraft (1900) que permitieron hacer interesantes comparaciones intra e interespecíficas. Ya en el siglo XX, Lowe (1928) realizó un interesante trabajo sobre las relaciones filogenéticas de las Ratitae en el cual relaciona la falta del desarrollo del *propatagium* y su musculatura asociada (Fig. 5.1A) con la pérdida del vuelo en éste grupo de aves. A finales del siglo XX y principios del siglo XXI, se llevaron a cabo relativamente pocos estudios sobre la musculatura de las alas y cintura escapular de este grupo de aves paleognatas, abarcando sólo tres especies, *Apteryx* (McGowan, 1982), *Struthio* (Jasinoski et al., 2006; Wustinger et al., 2006) y *Dromaius* (Maxwell & Larsson, 2007).

Particularmente en los últimos años, los estudios específicos relacionados con la musculatura de *Rhea americana* y su morfología funcional estuvieron enfocados únicamente en los miembros posteriores (Picasso, 2010; 2015; Picasso et al., 2012) y cintura pélvica (Picasso et al., 2020), dada la importancia que representa el tren trasero en el comportamiento locomotor de esta especie.

Si bien la musculatura alar de aves no-voladoras, como las paleognatas no-tinámidos actuales, no representó gran interés en relación a los mecanismos que explican el vuelo aviano, el trabajo publicado por Feduccia (1986) reabrió un nuevo interés sobre el estudio de estas aves. En ese trabajo, Feduccia replotó ideas previamente abordadas por

otros autores (i.e., Lowe, 1935) y realizando comparaciones de la osteología de la cintura pectoral de Ratitae y dinosaurios terópodos, concluyendo que las paleognatas no-voladoras son los mejores análogos vivientes de este grupo de dinosaurios. Esta afirmación no tuvo mucha aceptación debido a que no existe relación filogenética directa entre las aves paleognatas y los terópodos. A esto se suma que las aves paleognatas tuvieron antepasados voladores, como bien lo han indicado Yonezawa et al. (2017) y Sackton et al. (2019) siendo secundariamente no voladoras, ya que experimentaron la pérdida de la capacidad de vuelo en varios eventos evolutivos (Faux & Field, 2017).

Posteriormente, los excelentes estudios de Nicholls & Russell (1985) y Jasinowski et al. (2006) tomaron como modelo de referencia de paleognatas a *Struthio* para realizar extrapolaciones de su musculatura pectoral al terópodo ornithomimido *Struthiomimus* y al eumaniraptor *Saurornitholestes*, respectivamente. Si bien Jasinowski et al. (2006) no hacen referencia al trabajo de Feduccia (1986), estos autores refuerzan el concepto de que las aves paleognatas no-voladoras aportan una cuota importante en la extrapolación de musculatura y movimientos a taxones fósiles, sobre todo a los terópodos y aves basales.

Siguiendo las ideas de Lowe (1935), Nicholls & Russell (1985), Feduccia (1986) y Jasinowski et al. (2006), aquí se propone tomar a *Rhea americana*, como modelo de estudio de aves paleognatas, para poder realizar la extrapolación de su musculatura y movimientos del brazo a dinosaurios paravianos y aves basales. La importancia de utilizar a *Rhea* como taxón modelo está dada por su gran tamaño, por tratarse de un ave no-voladora y caminadora, su particular anatomía ósea de la cintura pectoral, su musculatura y su peculiar postura alar (Fig. 1.3C, D; 5.1A).

Parte de la información generada para este capítulo ha sido volcada en distintos trabajos publicados donde participó el autor, por ejemplo, Lo Coco et al. (2020), Novas et al. (2021a) y, fundamentalmente, Lo Coco et al. (2022).

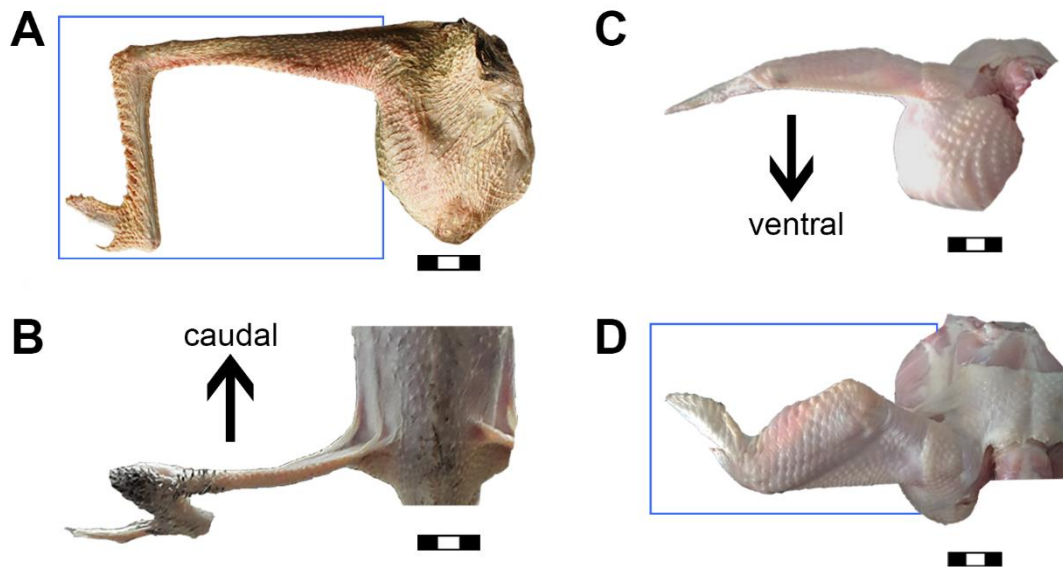


Figura 5.1. Ala derecha de *Rhea* (A, B) y de *G. gallus* (C, D) desprovistas de plumas y extendidas lateralmente en vista anterior (A, C) y en vista dorsal (B, D). El recuadro azul indica el plano de la superficie alar. Las flechas indican el sentido de la perpendicular a la superficie alar interna en máxima extensión. Escalas 3 cm.

2. GENERALIDADES SOBRE MUSCULATURA PECTORAL

Probablemente debido a la pérdida de la capacidad de vuelo en las paleognatas no-Tinamiformes, algunos de los músculos de estas aves tienen un menor o nulo desarrollo en la cintura pectoral y ala. Mientras que en aves neognatas voladoras existen alrededor de 50 músculos en esta región corporal (Raikow, 1985; Baumel et al., 1993), en *Rhea* se observaron 41 músculos (Lo Coco et al., 2022). Diferentes autores, como Fürbringer (1888), Beddard (1898), Hudson et al. (1972), McGowan (1982), Raikow (1985) y Baumel et al. (1993) han indicado la ausencia de varios músculos de la cintura pectoral y miembro anterior en paleognatas no-voladoras, y particularmente en *Rhea americana* (Lowe, 1928; Suzuki et al., 2014). De acuerdo con muchos de estos autores, aquí se confirma la ausencia de nueve músculos en total: cinco músculos en la región pectoral (*mm. pectoralis proapatagialis*, *deltoideus proapatagialis*, *deltoideus minor*, *coracobrachialis p. caudalis* y *serratus superficialis p. metapatagialis*, también

denominado *cutaneous costohumeralis*), y la ausencia de cuatro músculos en el antebrazo y la mano (*mm. flexor digitorum superficialis, entepicondylo-ulnaris, extensor digitorum communis* y *extensor longus digiti majoris p. proximalis*).

Es importante mencionar que estos nueve músculos observados en aves neognatas también están ausentes en otras paleognatas no-voladoras (e.g., *Struthio, Casuarius, Dromaius, Apteryx*; Beddard, 1898; McGowan, 1982; Jasinowski et al., 2006; Maxwell & Larsson, 2007) mientras que la totalidad de éstos están presentes en tinámidos (Hudson et al., 1972; Suzuki et al., 2014).

ANATOMÍA TOPOGRÁFICA MUSCULAR

El *m. latissimus dorsi* tiene dos vientres independientes, el *p. cranialis* (LDCr) y el *p. caudalis* (LDCa). El *m. latissimus dorsi p. cranialis* (Fig. 5.2B, 5.3A, 5.8B) es un músculo con forma de banda que tiene un origen aponeurótico en la espina neural de la segunda y tercera vértebra torácica. Al extenderse por la zona proximal del húmero, el *m. latissimus dorsi p. cranialis* presenta una pequeña conexión tendinosa con el *m. scapulotriceps*. La inserción es carnosa y ocurre en la porción caudal del *corpus humeri*, dejando una marca en forma de cresta e interponiéndose entre los *mm. scapulotriceps* y *humerotriceps* (Fig. 5.3A, 5.8B). Su función es de retraer y elevar levemente el húmero y abducir el ala.

El *m. latissimus dorsi p. caudalis* (Fig. 5.2B, 5.3A, 5.8B) tiene un amplio origen aponeurótico en las costillas pertenecientes a la cuarta, quinta y sexta vértebra torácica. Es importante destacar que, en su origen, este vientre casi contacta el extremo anterior del *ilium*, aunque en ningún caso alcanza a cubrir la zona de las vértebras torácicas. La inserción es tendinosa y ocurre en la cara caudal del *corpus humeri*, siendo proximal a la inserción del *m. latissimus dorsi p. cranialis*. Su función principal es retraer el húmero.

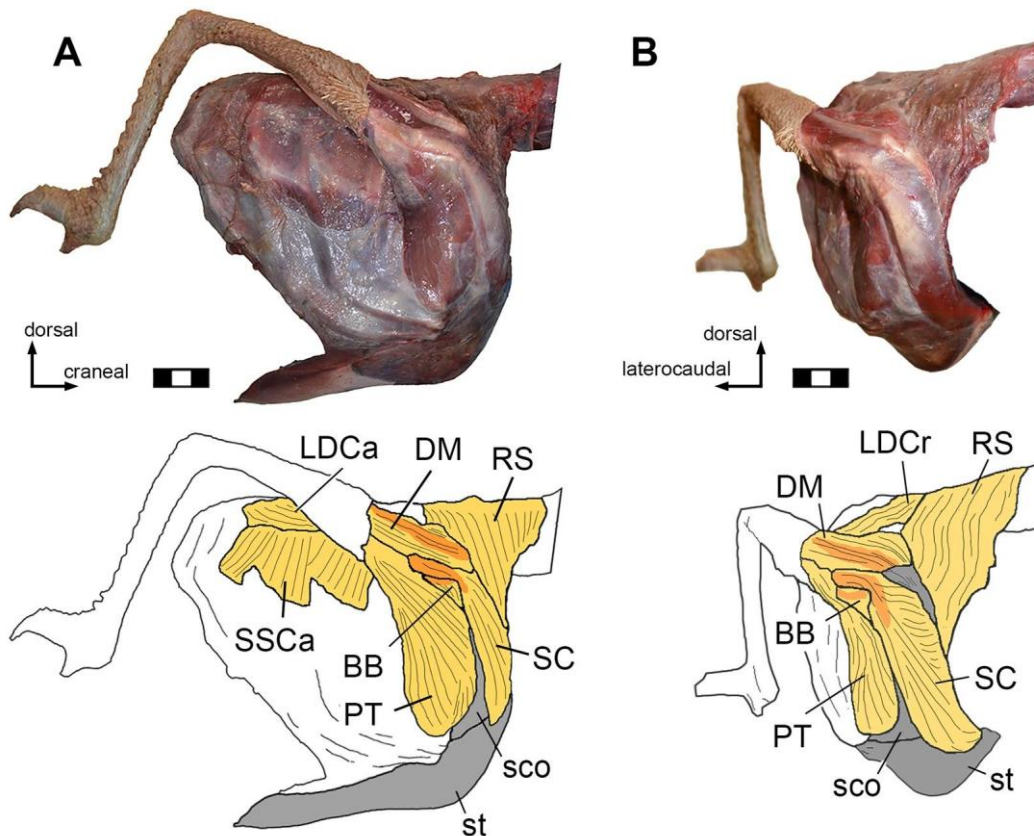


Figura 5.2. Fotografía y dibujo esquemático de la musculatura superficial del hombro y brazo derecho de *Rhea americana* en vista lateral (A) y craneolateral (B). Los huesos fueron coloreados en gris, los músculos en amarillo y los ligamentos en naranja. Abreviaturas: BB, *m. biceps brachii*; DM, *m. deltoideus major*; h, húmero; LDCa, *m. latissimus dorsi p. caudalis*; LDCr, *m. latissimus dorsi p. cranialis*; PT, *m. pectoralis p. thoracica*; RS, *m. rhomboideus superficialis*; SC, *m. supracoracoideus*; sco, escapulocoracoides; SSCa, *m. serratus superficialis p. caudalis*; st, esternón. Escalas 3 cm.

El *m. deltoideus major* (DM, Fig. 5.2, 5.3, 5.6A, 5.7, 5.8) es un gran músculo que se origina de forma carnosa y tendinosa sobre la cara craneal y proximal de la escápula, alcanzando parte del *sulcus supracoracoideus*, localizándose entre la cavidad glenoides, el acromion y el borde medial de la hoja escapular. Su inserción es carnosa y tendinosa sobre los dos tercios proximales de la cara dorsal del húmero. Su función es de elevar el húmero.

El *m. rhomboideus superficialis* (RS, Fig. 5.2, 5.6A, C) es un músculo simple y delgado, en forma de banda, que se origina de forma aponeurótica en la última vértebra cervical, la primera y segunda torácica, no llegando a contactar las espinas neurales de dichas vértebras. El *m. rhomboideus superficialis* se origina cranealmente al *m. latissimus dorsi p. cranialis* y cubre parcialmente a la parte craneal del *m. serratus profundus*. Se inserta en el borde medial de la hoja escapular, en el proceso procoracoides (Pycraft, 1900) y en la membrana coracoidea, homóloga a la membrana *sternocoracoclavicularis* de neognatas (Baumel et al., 1993; Livezey & Zusi, 2007) y de *Struthio* (Nicholls & Russell, 1985), tal como se describió anteriormente en el Capítulo 4. Su función es protraer el escapulocoracoides.

El *m. rhomboideus profundus* (RP, Fig. 5.3A, 5.6A, C) es un músculo plano que tiene un origen aponeurótico tendinoso en el área de la tercera, cuarta y quinta vértebra torácica, sin alcanzar sus espinas neurales. Cercano a la hoja escapular, se asocia al *m. serratus profundus*, similar a la condición descrita por Beddard (1898) para *Casuarius*. El *m. rhomboideus profundus* se inserta en la cara medial del extremo distal de la hoja escapular, alcanzando el borde dorsal. Su función es protraer la hoja escapular.

El *m. scapulohumeralis* presenta dos vientres, el *cranialis* (SHCr) y el *caudalis* (SHCa). El *m. scapulohumeralis p. cranialis* (Fig. 5.5B, 5.6C, 5.8B) es un vientre tubular pequeño y carnoso que se origina en el borde interno de la hoja escapular, en su cara medial, siendo dorsal a la cavidad glenoides. Se inserta de manera tendinosa en la superficie caudal del húmero, siendo apenas dorsal al *tuberculum ventrale*. Su función es de retraer y pronar levemente el húmero.

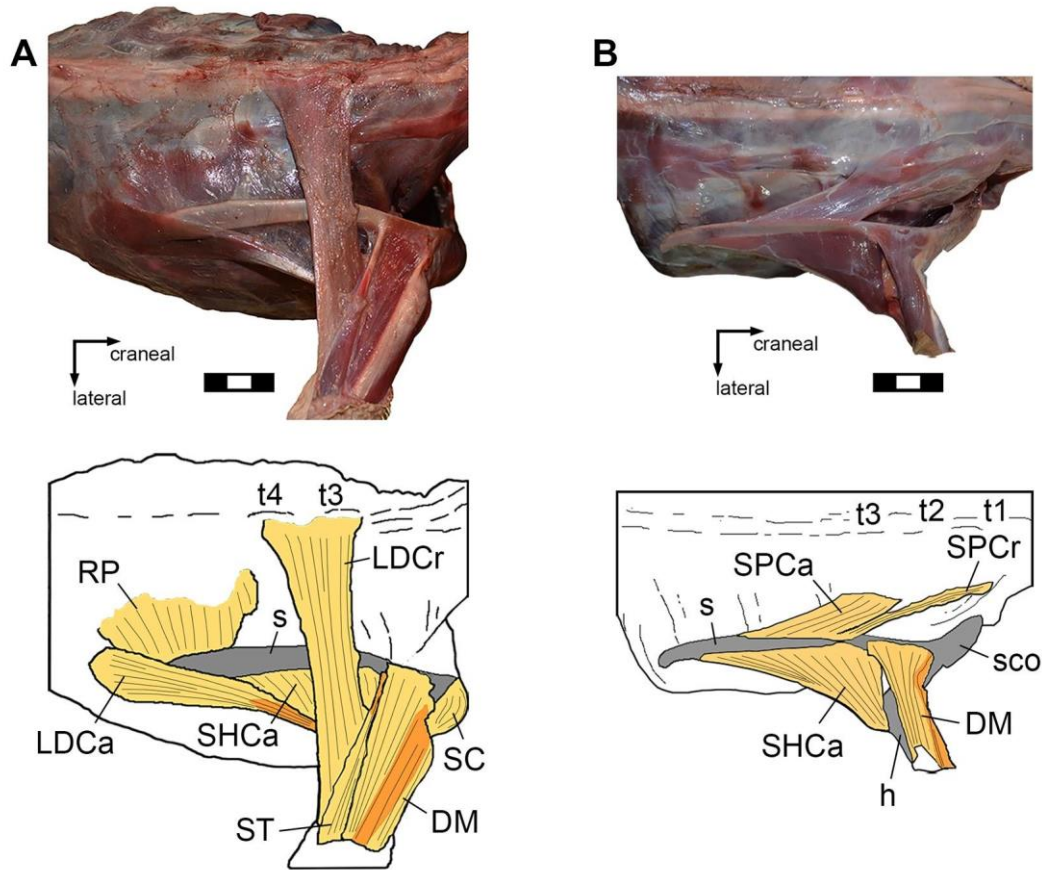


Figura 5.3. Fotografía y dibujo esquemático de la musculatura superficial (A) y profunda (B) del hombro y brazo derecho de *Rhea americana* en vista dorsolateral. Abreviaturas: DM, *m. deltoideus major*; h, húmero; LDCa, *m. latissimus dorsi p. caudalis*; LDCr, *m. latissimus dorsi p. cranialis*; RP, *m. rhomboideus profundus*; s, hoja escapular; SC, *m. supracoracoides*; sco, escapulocoracoides; SHCa, *m. scapulohumeralis p. caudalis*; SPCa, *m. serratus profundus p. caudalis*; SPCr, *m. serratus profundus p. cranialis*; ST, *m. scapulotriceps*; t1-t4, vértebras torácicas. Escalas 3 cm.

El *m. scapulohumeralis p. caudalis* (Fig. 5.3, 5.5A, B, 5.6A, C, 5.7A, 5.8) es un vientre carnoso, en forma de amplio abanico, que se origina mediante aponeurosis en el borde interior o ventral de la hoja escapular. La inserción es amplia y tendinosa ocupando todo el borde distal del *tuberculum ventrale* del húmero. El *m. scapulohumeralis p. caudalis* retrae y pronae el húmero.

El *m. supracoracoideus* (SC, Fig. 5.2, 5.3A, 5.6A, D, 5.7A, 5.8A) es un músculo carnoso y aplanado, siendo el que mayor área de origen cubre en toda la cintura pectoral. Se origina de forma carnosa en una pequeña porción de la cara craneoventral del esternón, en la cara craneomedial del *coracoideus*, alcanzando la parte ventral del *sulcus supracoracoideus*, la membrana coracoidea y la cara anterior del *processus procoracoideus*. El desarrollo de este músculo y la extensión de su origen varía en distintos ejemplares, observándose casos donde el origen sobre el esternón es mucho menor del que aquí se indica (Fig. 5.6E) o incluso, ejemplares que no presentan anclaje en el esternón. Es importante destacar que, como esta especie no presenta canal trióseo, el *m. supracoracoideus* se agudiza y se encauza por el *sulcus supracoracoideus*, que está bien delimitado por el proceso *acromialis*, el proceso *acrocoracoideus* y el ligamento *acrocoracoacromialis* que une ambos procesos, generando una especie de techo para el *m. supracoracoideus* (Novas et al., 2021a). Dicho ligamento, evitaría que el *m. supracoracoideus* se mueva por fuera del *sulcus supracoracoideus*, cumpliendo una función análoga a la que se le adjudica al canal trióseo, en aves neognatas y Tinamiformes.

Cuando el *m. supracoracoideus* pasa por el *sulcus supracoracoideus*, se vuelve tendinoso y se inserta en el borde dorsal del extremo proximal del húmero. Su función principal es protraer el húmero y, secundariamente, elevarlo levemente. En esta especie, la acción del *m. supracoracoideus* no ha generado un cambio de rotación del húmero tan característico como el que ocurre en las aves neognatas.

El *m. pectoralis* tiene un único vientre desarrollado, el *p. thoracica* (PT, Fig. 5.2, 5.6A, 5.8A), al contrario de los dos vientres (craneal y caudal) que Jasinowski et al. (2006) describen para *Struthio*. Este músculo en forma de banda que se origina de forma carnosa

en la cara craneolateral del *coracoideum* y no solapa al *m. supracoracoideus*. De acuerdo con Lowe (1928), en ningún individuo estudiado se observó expansión del origen sobre el esternón o sobre las costillas, como sí se observa en otras aves neognatas (Baumel et al., 1993; Lo Coco et al., 2020). En la zona del acrocoracoides, este músculo envuelve al *m. bíceps brachii*, prolongándose hasta el extremo proximal del húmero, donde tiene una doble inserción tendinosa. Por un lado, se inserta en la cara craneal de la *crista deltopectoralis* y, por otro, se inserta sobre la *crista bicipitalis*. Esta última inserción se presenta bien asociada a la piel. La función que cumple el *m. pectoralis p. thoracica* es de protraer y deprimir levemente el húmero y de abducir el ala.

El *m. bíceps brachii* (BB, Fig. 5.2, 5.6A, B, 5.7, 5.9B-D, 5.10B) presenta dos vientres con dos orígenes distintos como fuera indicado anteriormente por Beddard (1898) y detallado por Lowe (1928). Uno de los vientres se origina mediante un tendón, en la punta del proceso acrocoracoideus, siendo dorsal y craneal al origen del *m. coracobrachialis cranialis*. El otro vientre es carnoso, se origina carnoso y tendinoso sobre el borde lateral del *coracoideum*, siendo también craneal al origen del *m. coracobrachialis cranialis*.

En *Rhea*, el *m. bíceps brachii* no presenta una segunda unión en el extremo proximal del húmero, a diferencia de lo que ocurre en Tinamiformes (Hudson et al., 1972) y en algunas especies de neognatas (Baumel et al., 1993; Jasinowski et al., 2006; Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). Jasinowski et al. (2006) también indicaron la misma ausencia de esta unión para *Struthio*.

En la zona proximal del húmero, ambos vientres del *m. bíceps brachii* se fusionan y es donde los cubre el *m. pectoralis p. thoracica*, como se mencionó anteriormente.

El fuerte agarre, entre la piel y el húmero, ocurre en toda la extensión de la *crista deltopectoralis*, siendo dorsal a la inserción del *m. pectoralis p. thoracica* y separándolo del área de inserción del *m. deltoideus major*.

Distalmente a la fusión de los vientres del *m. biceps brachii*, el mismo se extiende longitudinalmente por la cara craneal del húmero alcanzando el antebrazo. Su inserción es doble y tendinosa. Se inserta en el extremo proximal del radio y de la ulna, como ocurre en mayoría de las neognatas y en los tinámidos (Baumel et al., 1993; McGowan, 1982; Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020) y al contrario de lo que ocurre en *Struthio*, especie que tiene solo una inserción en el extremo proximal del radio, según Jasinowski et al. (2006). La función que tiene el *m. biceps brachii* en *Rhea* es de flexionar el antebrazo y protraer el húmero (Novas et al., 2021a).

El *m. scapulotriceps* (ST, Fig. 5.3A, 5.6A, 5.7, 5.9A, 5.10A) presenta un origen tendinoso en la cara craneal del extremo proximal de la escápula, dejando una marca rugosa distintiva. Al recorrer la cara caudal del húmero, se adhiere fuertemente al *m. humerotriceps* en el tercio distal. En la zona del codo se observa una artrología muy compleja, que cubre tanto al *m. scapulotriceps*, como al *m. humerotriceps*, permitiendo que los tendones de cada músculo pasen por el extremo distal y caudal del húmero, por los *sulcus scapulotriceps* (dorsal) y *sulcus humerotriceps* (ventral), respectivamente. Luego, ambos tendones se unen y se insertan en la base ventral del olécranon, en la ulna. La función del *m. scapulotriceps* es extender el antebrazo y retraer el húmero.

El *m. subcoracoideus* (SBC, Fig. 5.4C, 5.5C, 6A, B, E, 5.8B) es un músculo pequeño y carnoso. Se origina de forma carnosa y mediante una aponeurosis en el

processus craniolateralis sterni, en el borde lateral y distal del coracoides, y en las estructuras tendinosas que se encuentran entre dicho proceso y todo el borde lateral del coracoides. Su inserción es tendinosa en el extremo proximal del húmero, en el *tuberculum ventrale*, ventral a la inserción del *m. subscapularis*. En algunos ejemplares, los tendones de ambos músculos se unen antes de alcanzar al húmero, manteniendo sus inserciones independientes. La función del *m. subcoracoideus* es aducir el húmero.

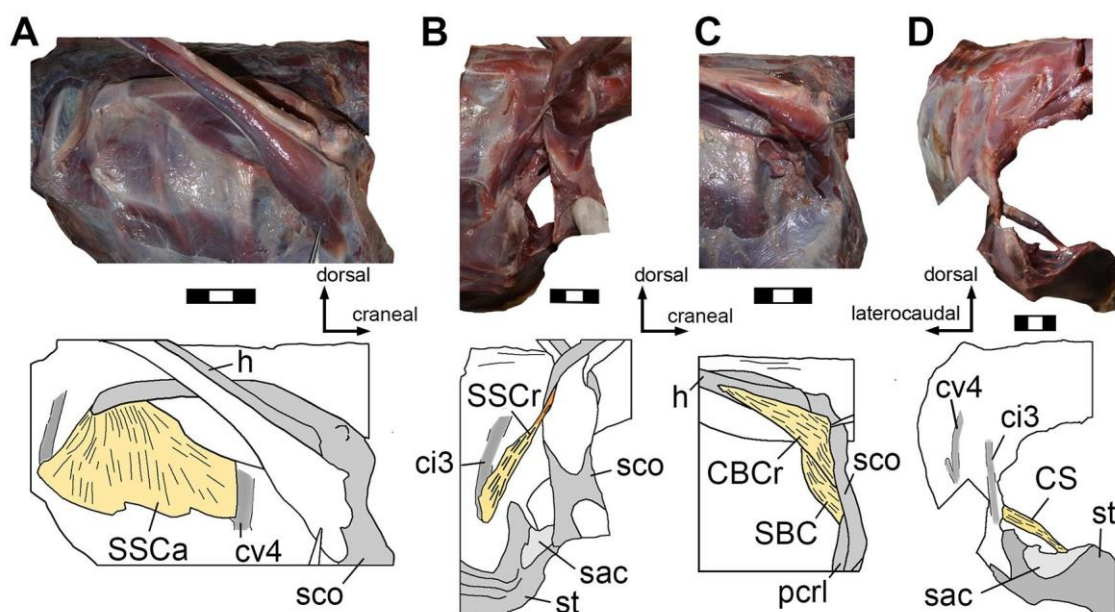


Figura 5.4. Fotografía y dibujo esquemático de la musculatura superficial (A) y profunda (B-D) del hombro y húmero proximal de *Rhea americana* en vista lateral (A-C) y craneolateral (D). En (B), el escapulocoracoides está desarticulado y girado, mostrando su superficie caudal. En (D), el escapulocoracoides fue removido. Abreviaturas: CBCr, *m. coracobrachialis cranialis*; ci3, *tercera costa incompletae*; CS, *m. costosternalis*; cv4, *cuarta costa vertebralis*; h, húmero; pcr1, *processus craniolateralis sterni*; sac, *sulcus articularis coracoideus*; SBC, *m. subcoracoideus*; sco, *escapulocoracoides*; SSCa, *m. serratus superficialis caudalis*; SSCr, *m. serratus superficialis cranialis*; st, *esternón*. Escalas 3 cm.

El *m. subscapularis* (SBS, Fig. 5.5A, 5.6C, 5.8B) se origina de forma carnosa y mediante una aponeurosis en la cara caudal del coracoides alcanzando la membrana

coracoidea, el procoracoides y la cara ventral de la hoja escapular. Una condición novedosa es que este músculo cubre el foramen coracoideal, a diferencia de lo que Jasinowski et al. (2006) describen para *Struthio*. Se inserta con un grueso tendón en la cara caudal del extremo proximal del húmero, siendo dorsal a la inserción del *m. subcoracoideus*. En algunos ejemplares, el tendón del *m. subscapularis* y del *m. subcoracoideus* se unen antes de alcanzar el húmero, aunque manteniendo inserciones independientes. Su función es la de retraer el húmero.

En *Rhea*, está presente un único vientre del *m. coracobrachialis*, el *p. cranialis* (CBCr, Fig. 5.4C, 5.6B, 5.7A, 5.8A) tal como lo indicaron McGowan (1982) y Jasinowski et al. (2006) para *Apteryx* y *Struthio*, respectivamente. El *m. coracobrachialis p. cranialis* es un músculo voluminoso y fusiforme, se origina en el borde lateral del extremo omal del escapulocoracoides, en la fosa subglenoides y en el tejido tendinoso asociado, solapando al *m. subcoracoideus*. Es interesante destacar que el área de origen del *m. coracobrachialis p. cranialis* es mayor y de posición caudal al área de origen del *m. biceps brachii* (Novas et al., 2021a). El sitio de origen es diferente al cual se observa en aves neognatas (véase Baumel et al., 1993; Picasso & Mosto 2018; Lo Coco et al., 2020) ya que en estas se localiza en el extremo del proceso acrocoracoides, por debajo del origen del *m. biceps brachii*. En *Rhea*, la inserción es carnosa y tendinosa, se ubica en la cara craneal del extremo proximal del húmero, en el área subtriangular que queda abarcada entre la *crista deltopectoralis* y la *crista bicipitalis*. Su función es protraer y deprimir el húmero.

El *m. sternocoracoideus* (Stc, Fig. 5.5D, 5.6A, C, E) es un músculo subcuadrangular y de corta longitud que se origina de forma tendinosa y carnosa en el *processus craniolateralis sterni*, en su cara craneal. Su inserción es a su vez carnosa y tendinosa, y se adhiere en la cara laterocaudal del extremo esternal del escapulocoracoides. Este músculo participa en los movimientos respiratorios que realiza la caja torácica según Raikow (1985).

El *m. serratus superficialis cranialis* (SSCr, Fig. 5.4B, 5.6C, D) es fusiforme y se origina de forma carnosa, sobre el borde craneal y la cara lateral del extremo distal de la *costa incompletae* de la tercera vértebra torácica. Su inserción es tendinosa en la cara ventral de la hoja escapular, dejando una pequeña marca lineal. Su función es mover la escápula caudoventralmente.

El *m. serratus superficialis caudalis* (SSCa, Fig. 5.2A, 5.4A, 5.6C, D) es un músculo plano que presenta muchas fibras tendinosas. Se origina de forma aponeurótica en los *processi uncinatus* de las costillas de la cuarta, quinta y sexta vértebra torácica, extendiéndose también, sobre el borde caudal de la costilla de la cuarta vértebra torácica. Se inserta de forma tendinosa sobre la cara ventral del extremo distal de la hoja escapular, siendo dorsal a la inserción del *m. scapulohumeralis p. caudalis*. Su función es la de mover la escápula ventralmente.

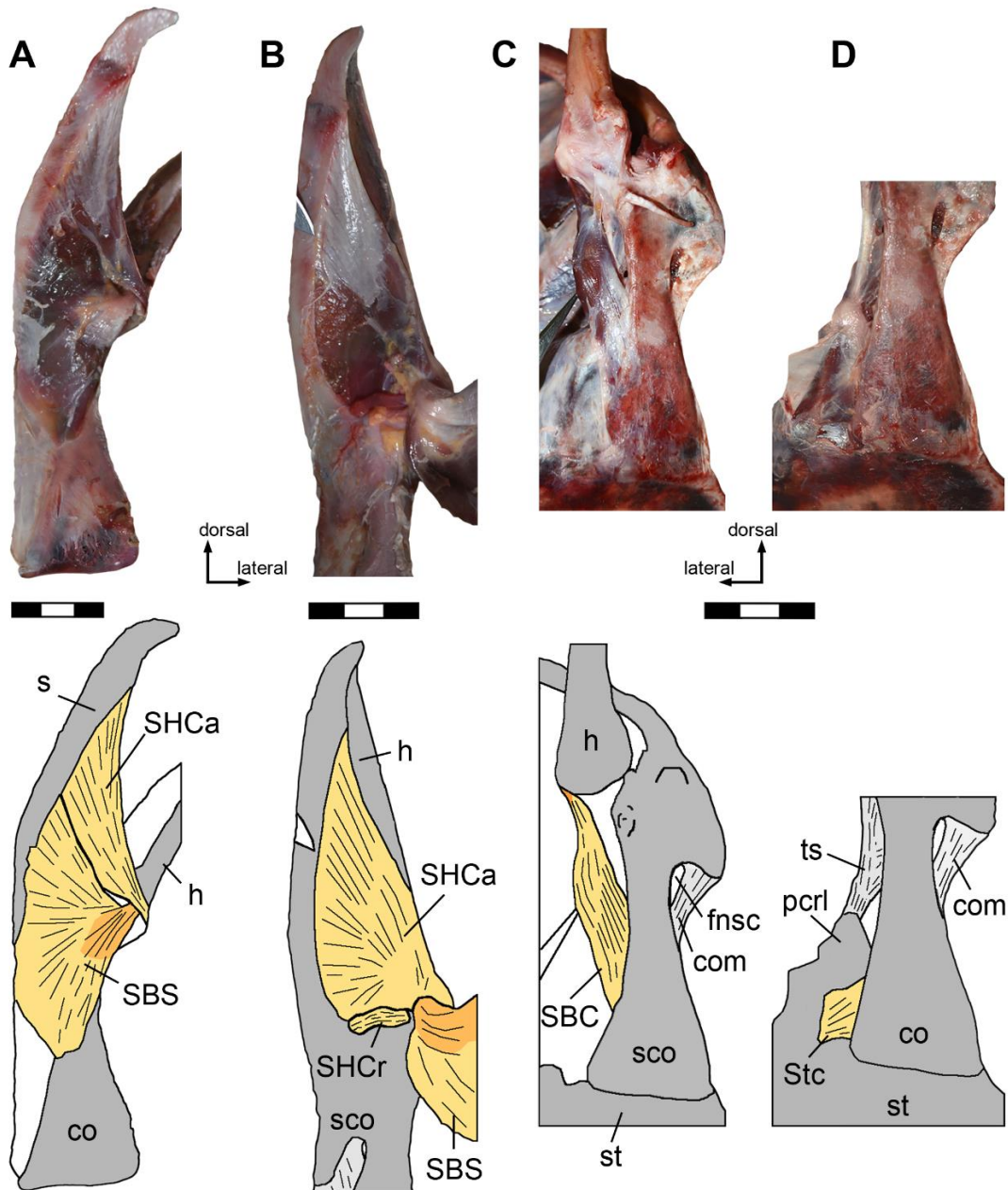


Figura 5.5. Fotografía y dibujo esquemático de la musculatura profunda del escapulocoracoides y húmero proximal de *Rhea americana* en vista caudal (A, B) y craneal (C, D). Abreviaturas: co, *corpus coracoidei*; com, membrana coracoide; fns, *foramen nervi supracoidei*; h, húmero; pcr, *processus craniolateralis sterni*; SBC, *m. subcoracoideus*; SBS, *m. subscapularis*; sco, escapulocoracoides; SHCa, *m. scapulohumeralis p. caudalis*; SHCr, *m. scapulohumeralis p. cranialis*; st, esternón; Stc, *m. sternocoracoideus*; ts, estructura tendinosa. Escalas 3 cm.

El *m. serratus profundus* (SP, Fig. 5.6A, C) está conformado por dos vientres planos, el *p. cranialis* (SPCr, Fig. 5.3B) y el *p. caudalis* (SPCa, Fig. 5.3B) que presentan

una inserción común en la hoja escapular, como fue indicado para *Struthio* (Jasinoski et al., 2006) y para otras aves neognatas (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). El *m. serratus profundus p. cranialis* es un músculo pequeño que se origina de manera carnosa y tendinosa sobre el extremo proximal de la costilla de la primera vértebra torácica y el espacio intercostal entre ésta y la segunda vértebra torácica, aunque no alcanza la espina neural de dichas vértebras.

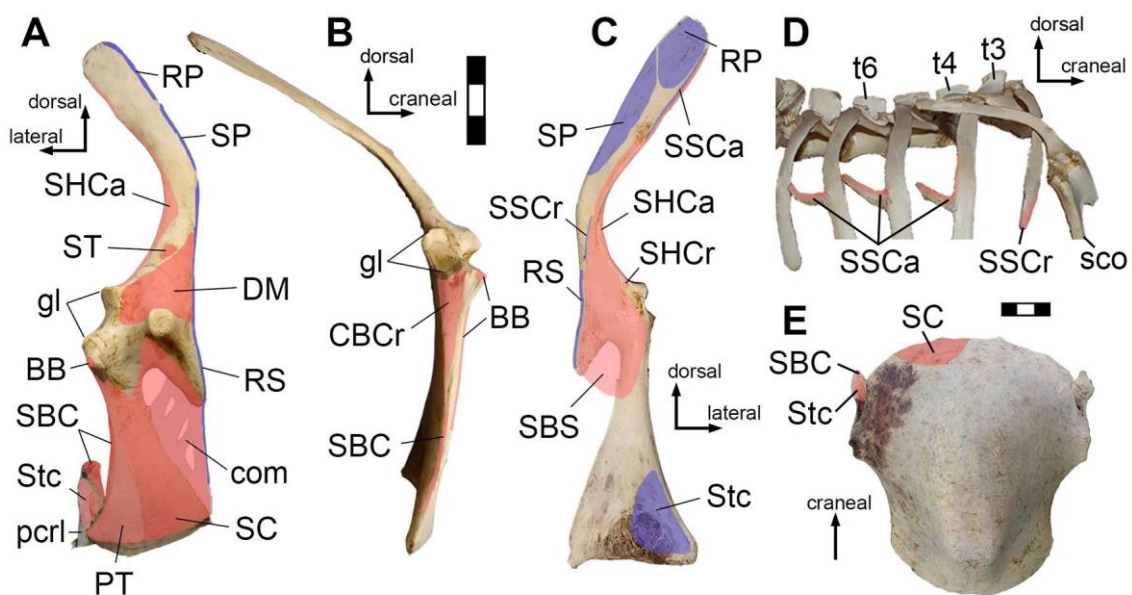


Figura 5.6. Mapa muscular donde se indican los sitios de origen (rojo) e inserción (azul) del escapulocoracoides derecho de *Rhea americana* en vista craneal (A), lateral (B) y caudal (C); caja torácica y escapulocoracoides derecho en vista lateral derecha (D); y del esternón en vista ventral (E). Abreviaturas: BB, *m. biceps brachii*; CBCr, *m. coracobrachialis cranialis*; com, membrana coracoide; DM, *m. deltoideus major*; gl, cavidad glenoides; pcr, *processus craniolateralis sterni*; PT, *m. pectoralis*; RP, *m. rhomboideus profundus*; RS, *m. rhomboideus superficialis*; SBC, *m. subcoracoideus*; SBS, *m. subscapularis*; SC, *m. supracoracoideus*; SHCa, *m. scapulohumeralis p. caudalis*; SHCr, *m. scapulohumeralis p. cranialis*; SP, *m. serratus profundus*; SSCa, *m. serratus superficialis caudalis*; SSCr, *m. serratus superficialis cranialis*; ST, *m. scapulotriceps*; Stc, *m. sternocoracoideus*; t3-t6, vértebras torácicas. Escalas 3 cm.

El *m. serratus profundus p. caudalis* es más grande y amplio que el *m. serratus profundus p. cranialis*, originándose sobre el borde caudal del extremo proximal de la

costilla de la segunda vértebra torácica de forma tendinosa y de forma aponeurótica en el espacio intercostal entre ésta y el extremo proximal de la costilla de la tercera vértebra torácica. En algunos ejemplares, se observó una unión aponeurótica en los músculos de las vértebras torácicas, como los *mm. intertransversarii*. Al alcanzar la hoja escapular, las fibras de ambos músculos se unen y se insertan en la mitad de la hoja escapular, en la cara medial. La función que cumplen ambos vientres es de protraer la hoja escapular.

El *m. sternocostalis* o *costosternalis* (CS, Fig. 5.4D) presenta una forma fusiforme y carnosa. Se origina de forma tendinosa en la cara interna del esternón (Baumel et al., 1993), en el extremo lateral del *labrum internum* y el que forma el *sulcus articularis coracoideus*. Se inserta de forma tendinosa en la cara medial del extremo distal de la *costa incompletae* de la tercera vértebra torácica. El *m. sternocostalis* está relacionado con la función de respiración y movimientos de la caja torácica.

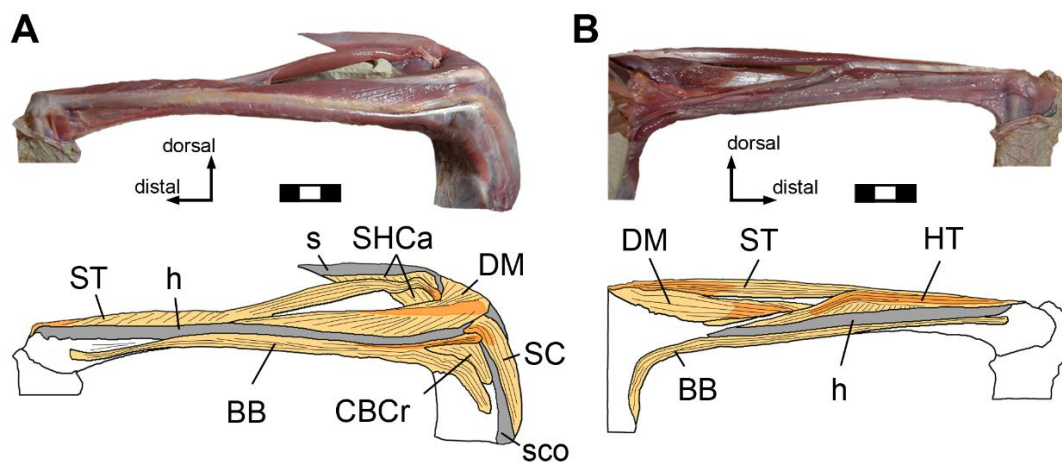


Figura 5.7. Fotografía y dibujo esquemático de la musculatura superficial del brazo derecho de *Rhea americana* en vista craneal (A) y caudal (B). Abreviaturas: BB, *m. biceps brachii*; CBCr, *m. coracobrachialis cranialis*; DM, *m. deltoideus major*; h, húmero; HT, *m. humerotriceps*; s, hoja escapular; SC, *m. supracoracoideus*; sco, escapulocoracoides; SHCa, *m. scapulohumeralis p. caudalis*; ST, *m. scapulotriceps*. Escala 3 cm.

El *m. humerotriceps* (HT, Fig. 5.7B, 5.8B, 5.9A, 5.10A) es un músculo largo que tiene un origen carnoso en la cara caudal del húmero, volviéndose tendinoso, principalmente, en su porción distal. Como se describió anteriormente, en la zona distal del húmero ambos músculos, el *m. humerotriceps* y el *m. scapulotriceps*, se unen conformando un complejo tríceps que, luego de pasar la articulación del codo, los tendones de ambos músculos se fusionan y se insertan en la base ventral del olécranon, en la ulna. Su función es la de extender el antebrazo.

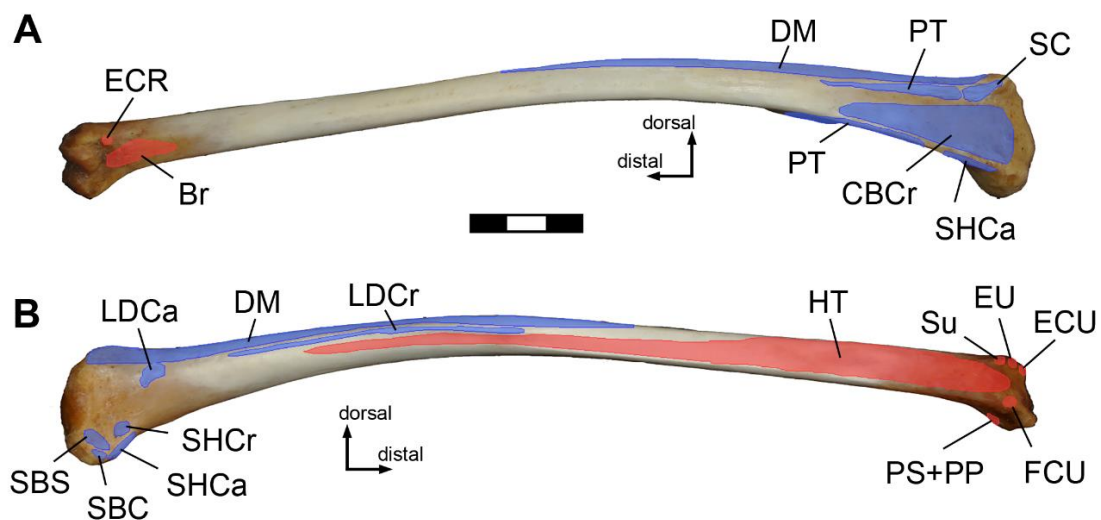


Figura 5.8. Mapa muscular donde se indican los sitios de origen (rojo) e inserción (azul) del húmero derecho de *Rhea americana* en vista craneal (A) y caudal (B). Abreviaturas: Br, *m. brachialis*; CBCr, *m. coracobrachialis cranialis*; DM, *m. deltoideus major*; ECR, *m. extensor carpi radialis*; ECU, *m. extensor carpi ulnaris*; EU, *m. ectepicondylo-ulnaris*; FCU, *m. flexor carpi ulnaris*; HT, *m. humerotriceps*; LDCa, *m. latissimus dorsi p. caudalis*; LDCr, *m. latissimus dorsi p. cranialis*; PT, *m. pectoralis*; PP, *m. pronator profundus*; PS, *m. pronator superficialis*; SBC, *m. subcoracoideus*; SBS, *m. subscapularis*; SC, *m. supracoracoideus*; SHCa, *m. scapulohumeralis p. caudalis*; SHCr, *m. scapulohumeralis p. cranialis*; Su, *m. supinator*. Escala 3 cm.

El *m. extensor carpi radialis* (ECR, Fig. 5.8A, 5.9A, C, 5.11B, 5.12B) está conformado por un vientre simple, con forma fusiforme y voluminoso, está fuertemente conectado a la piel en la cara dorsal del antebrazo. Se origina de forma carnosa y tendinosa

en el *processus supracondylaris dorsalis*, en la cara craneal del extremo distal del húmero. En su porción distal, se forma el tendón que pasa por un canal cartilaginoso (formado por piel) dorsocraneal, en la articulación de la muñeca, por la superficie craneal al *os carpi radialis*. Al pasar la muñeca, se ventraliza y se divide en dos tendones; el de menor longitud se inserta en la cara ventral del *processus extensorius*, mientras que el de mayor longitud se inserta ventralmente en el extremo proximal del *os metacarpale minus*, o sea, en el sector próximocaudal del *spatium intermetacarpale*. Su función es la de extender y, a su vez, supinar la mano.

El *m. brachialis* (Br, Fig. 5.8A, 5.9A-C, 5.10B) es un músculo carnoso y pequeño que tiene su origen en la cara craneal del extremo distal del húmero, en la *fossa brachialis*. Su inserción es carnosa y delgada sobre la superficie craneal del extremo proximal de la ulna. La función que cumple es la de flexionar el antebrazo junto al brazo.

El *m. supinator* (Su, Fig. 5.8B, 5.9A, 5.10) es un músculo carnoso que se origina de forma tendinosa en la cara dorsocaudal del extremo distal del húmero. Se inserta de forma carnosa en la primera mitad del radio, principalmente en su cara craneodorsal. Su función es flexionar el antebrazo.

El *m. ectepicondylo-ulnaris* (EU, Fig. 5.8B, 5.9A, 5.10A) es un músculo carnoso que presenta un origen fuertemente tendinoso en la cara dorsocaudal del extremo distal del húmero, siendo distal al origen del *m. supinator*. Hacia la articulación del codo, cubre el origen del *m. extensor carpi ulnaris* y se inserta, de forma carnosa, en la primera mitad de la *ulna*, en su cara dorsal. Su función es la de extender el antebrazo.

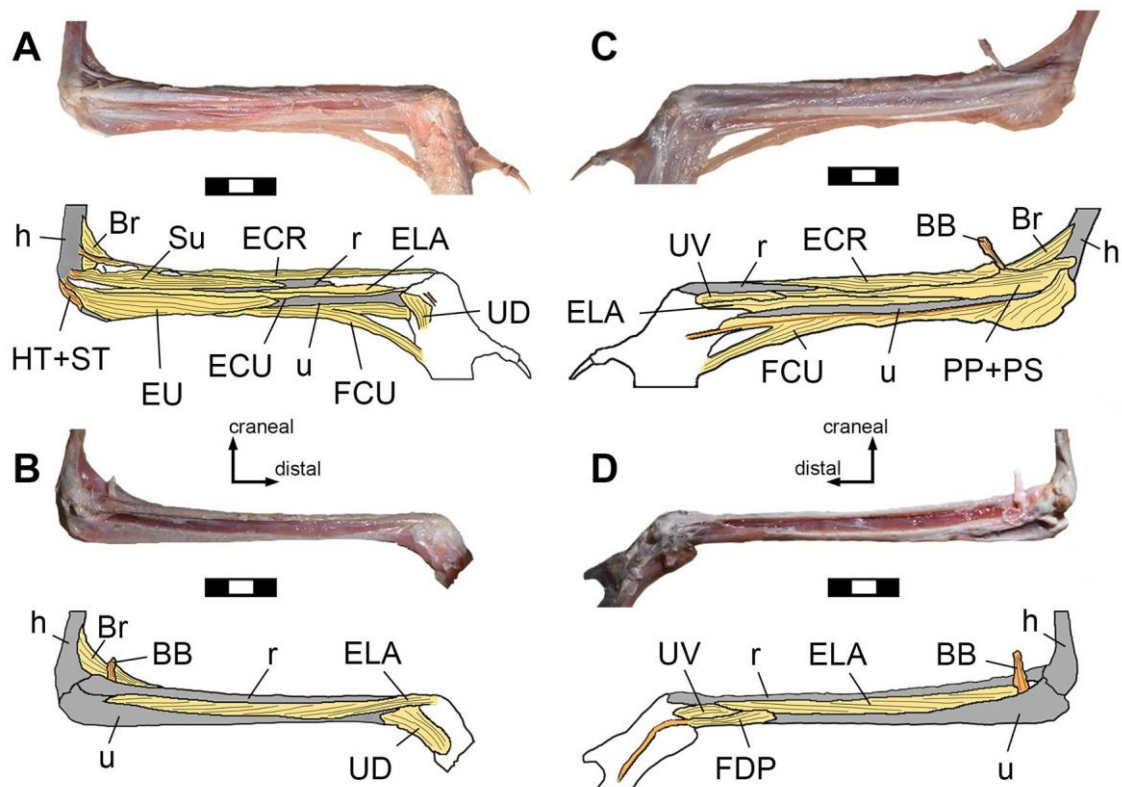


Figura 5.9. Fotografía y dibujo esquemático de la musculatura superficial (A, C) y profunda (B, D) del antebrazo derecho de *Rhea americana* en vista dorsal (A, B) y ventral (C, D). Abreviaturas: BB, *m. biceps brachii*; Br, *m. brachialis*; ECR, *m. extensor carpi radialis*; ECU, *m. extensor carpi ulnaris*; ELA, *m. extensor longus alulae*; EU, *m. ectepicondylo-ulnaris*; FCU, *m. flexor carpi ulnaris*; FDP, *m. flexor digitorum profundus*; h, húmero; HT, *m. humerotriceps*; PP, *m. pronator profundus*; PS, *m. pronator superficialis*; r, radio; ST, *m. scapulo-triceps*; Su, *m. supinator*; u, ulna; UD, *m. ulnometacarpalis dorsalis*; UV, *m. ulnometacarpalis ventralis*. Escala 3 cm.

El *m. extensor carpi ulnaris* (ECU, Fig. 5.8B, 5.9A, 5.11A, 5.12A) es un delgado músculo fusiforme que presenta un origen tendinoso en la cara dorsocaudal del extremo distal del húmero, siendo independiente y distal al origen del *m. ectepicondylo-ulnaris*. Ocupa el *spatium* que se forma entre el radio y la ulna, volviéndose tendinoso distalmente. El tendón pasa por un pequeño túnel tendinoso en el borde dorsocraneal del extremo distal de la ulna, siendo craneal al origen del *m. ulnometacarpalis dorsalis*. Se inserta dorsalmente en el *processus intermetacarpale* del carpometacarpo y es recubierto parcialmente por el *m. extensor longus digiti majoris*. El *m. extensor carpi ulnaris* extiende el carpometacarpo.

El *m. pronator superficialis* (PS, Fig. 5.8B, 5.9B, 5.10B) y el *m. pronator profundus* (PP, Fig. 5.8B, 5.9B, 5.10B,) están íntimamente relacionados, permanecen indiferenciados en gran parte de su extensión ya que comparten su origen e inserción. La presencia de estos músculos contradice a Pycraft (1900, pág. 239) quien indicó que el *m. pronator profundus* está ausente en esta especie.

Ambos vientres se originan de forma tendinosa en el extremo distal y ventral del húmero, proximal al *epicondylus ventralis*. Estos músculos presentan dos inserciones, una proximal que se inserta en la superficie craneoventral del extremo proximal de la ulna. La otra inserción, más distal, es carnosa y alcanza la zona proximal y media del radio, en su superficie ventrocaudal, dejando una pequeña muesca en su porción proximal. La función de ambos vientres es de flexionar el antebrazo.

El *m. flexor carpi ulnaris* (FCU, Fig. 5.8B, 5.9A, C, 5.10B, 5.11B, 5.12B) está íntimamente ligado a la piel en toda su extensión, principalmente en el margen caudoventral del antebrazo donde se desarrollan los cálamos de las plumas secundarias. Presenta un origen tendinoso en la cara caudal del extremo distal del húmero, y otros dos orígenes en el extremo proximal de la *ulna*, siendo uno tendinoso sobre la superficie craneoventral, y otro aponeurótico sobre el borde caudoventral. Existe también una aponeurosis sobre la parte distal del húmero y la parte proximal de la *ulna*, vinculado a la artrología del codo. En la mitad de la ulna el *m. flexor carpi ulnaris* se bifurca en dos vientres, así como lo indicó Lowe (1928) y, al contrario de lo que ocurre en aves neognatas, cada vientre presenta inserciones independientes. El vientre más craneal es más conspicuo, fusiforme y presenta un pequeño tendón que se inserta en la parte proximocaudal del *os carpi ulnaris*, como fue descrito para aves neognatas (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). El vientre caudal es carnoso, se extiende distalmente

y está vinculado a la piel del antebrazo. Esta unión con el tejido epitelial se establece hasta alcanzar la piel del borde caudal de la mano, alcanzando la zona de inserción del *m. ulnometacarpalis dorsalis*, pero sin insertarse en el carpometacarpo. La función del *m. flexor carpi ulnaris* es de flexionar el carpometacarpo.

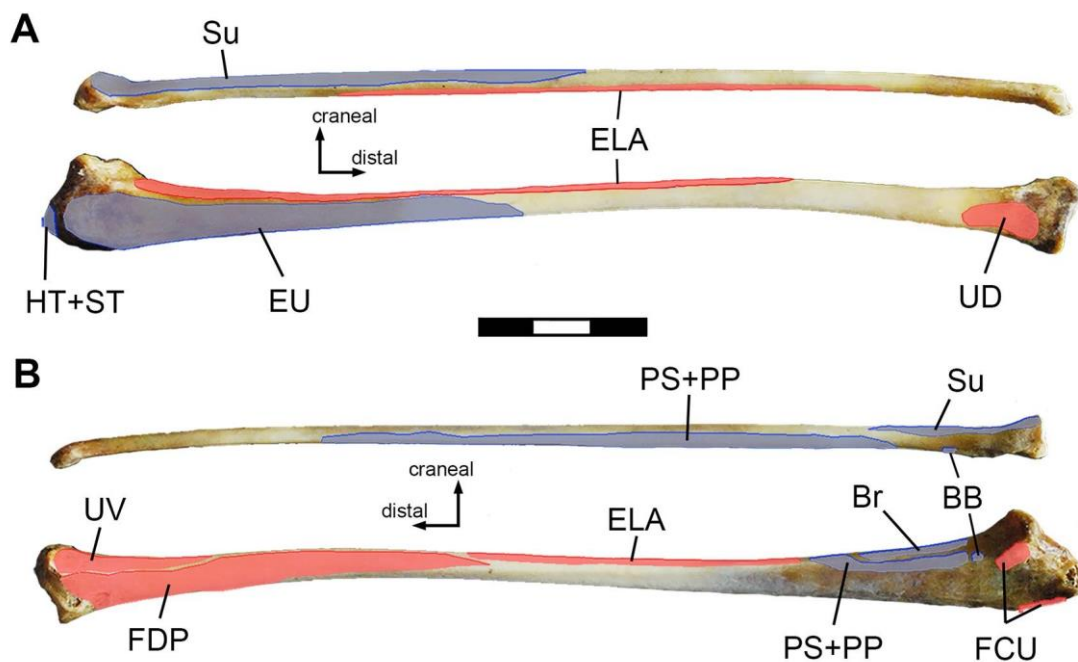


Figura 5.10. Mapa muscular donde se indican los sitios de origen (rojo) e inserción (azul) del radio-ulna derechos de *Rhea americana* en vista dorsal (A) y ventral (B). Abreviaturas: BB, *m. biceps brachii*; Br, *m. brachialis*; ELA, *m. extensor longus alulae*; EU, *m. ectepicondylo-ulnaris*; FCU, *m. flexor carpi ulnaris*; FDP, *m. flexor digitorum profundus*; HT, *m. humerotriceps*; PP, *m. pronator profundus*; PS, *m. pronator superficialis*; ST, *m. scapulotriceps*; Su, *m. supinator*; UD, *m. ulnometacarpalis dorsalis*; UV, *m. ulnometacarpalis ventralis*. Escala 3 cm.

El *m. extensor longus alulae* (ELA, Fig. 5.9, 5.10, 5.11, 5.12B) es un músculo carnoso que se encuentra ubicado entre el radio y la ulna. Presenta dos puntos de origen, uno es de forma carnosa y aponeurótica en el borde craneal de la *ulna*, en sus dos tercios proximales. El otro es de forma carnosa en el borde caudal de la mitad del radio, sin alcanzar los extremos proximal y distal. Distalmente se vuelve fusiforme y tendinoso,

pasando la muñeca en su cara dorsal y siendo caudal al tendón del *m. extensor carpi radialis*. Se inserta en la cara ventral del *processus extensorius*, en el carpometacarpo, siendo craneal a la inserción del *m. extensor carpi radialis*. El *m. extensor longus alulae* cumple la función de extensión y supinación de la mano.

El *m. flexor digitorum profundus* (FDP, Fig. 5.9D, 5.10B, 5.11B, 5.12B) es un músculo carnoso de vientre único, que se origina en la mitad distal de la *ulna*, en su cara ventral, al contrario de lo que ocurre en aves neognatas voladoras, donde el *m. flexor digitorum profundus* lo hace en la superficie ventral de la mitad proximal de la *ulna* (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). Distalmente, se forma un tendón que pasa ventralmente por un canal cartilaginoso en la zona de la muñeca. Como el *processus pisiformis* no está desarrollado en *Rhea*, como fue expuesto en el Capítulo 4, el *m. flexor digitorum profundus* pasa a través de la superficie ventral del carpometacarpo sin generar ningún tipo de polea, como sí se observa en neognatas (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). Distalmente, el *m. flexor digitorum profundus* presenta dos inserciones en la mano, la primera es pequeña y se ubica en la cara craneoventral del extremo distal del carpometacarpo. La segunda es más extensa y se ubica en toda la extensión del borde craneoventral de la segunda falange del *digiti majoris*. Estos tendones no están calcificados como ocurre en otras aves neognatas (véase Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). La función del *m. flexor digitorum profundus* es extender y supinar levemente el carpometacarpo y el *digiti majoris*.

Es clave destacar que el *processus pisiformis* en aves voladoras actuales permite generar un efecto de polea en el tendón del *m. flexor digitorum communis* (Livezey & Zusi, 2007), músculo que en *Rhea americana* tampoco se desarrolla.

El *m. ulnometacarpalis ventralis* (UV, Fig. 5.9C, D, 5.10B, 5.11B, 5.12A) presenta un origen carnoso y aponeurótico sobre la cara craneoventral del extremo distal de la *ulna*, ocupando un área mucho menor a la que presentan aves neognatas (véase Baumel et al., 1993; Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). Distalmente se forma un tendón que atraviesa un canal cartilaginoso en el *os carpi radialis*, cambiando su orientación dorsalmente e insertándose en la cara craneodorsal del extremo proximal del carpometacarpo. La función del *m. ulnometacarpalis ventralis* es de extender y protraer levemente la mano.

El *m. ulnometacarpalis dorsalis* (UD, Fig. 5.9A, B, 5.10A, 5.11A, 5.12B) presenta un origen carnoso y tendinoso en la cara dorsal del extremo distal de la *ulna*, dejando una pequeña marca. Se inserta de manera carnosa en el borde proximocaudal del *os metacarpale minus* del carpometacarpo, siendo proximal al origen del *m. flexor digiti minoris*. Su función es de flexionar la mano.

El *m. abductor alulae* (AbA, Fig. 5.11B, 5.12) está fuertemente unido con el *m. flexor alulae* (FA, Fig. 5.11B, 5.12) imposibilitando su separación. De todas formas, debe tenerse en cuenta que la ubicación del *m. abductor alulae* sería más craneal que la del *m. flexor alulae*. Este pequeño complejo muscular se origina de forma carnosa en el borde craneal y la cara ventral del extremo proximal del carpometacarpo. Presenta dos inserciones en la falange proximal del *digiti alulae*, una carnosa en el borde craneoventral de la primera mitad de la falange y otra tendinosa en su extremo proximoventral. La función del complejo *mm. abductor alulae* y *flexor alulae* es de extender el *digiti alulae*.

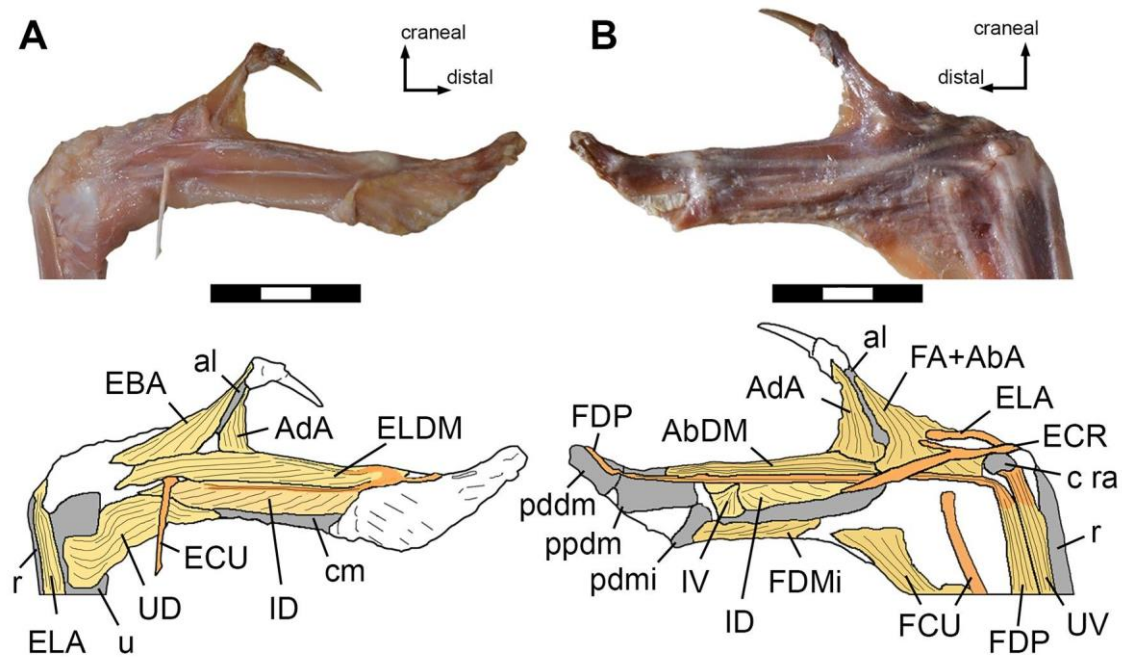


Figura 5.11. Fotografía y dibujo esquemático de la musculatura superficial de la mano derecha de *Rhea americana* en vista dorsal (A) y ventral (B). Abreviaturas: AbA, *m. abductor alulae*; AbDM, *m. abductor digiti majoris*; AdA, *m. adductor alulae*; al, *digiti alulae*; c ra, *os carpi radialis*; cm, *carpometacarpo*; EBA, *m. extensor brevis alulae*; ECR, *m. extensor carpi radialis*; ECU, *m. extensor carpi ulnaris*; ELA, *m. extensor longus alulae*; ELDM, *m. extensor longus digiti majoris*; FA, *m. flexor alulae*; FCU, *m. flexor carpi ulnaris*; FDMi, *m. flexor digiti minoris*; FDP, *m. flexor digitorum profundus*; ID, *m. interosseous dorsalis*; IV, *m. interosseous ventralis*; pddm, *falange distal del digiti majoris*; pdmi, *falange del digiti minoris*; ppdm, *falange proximal del digiti majoris*; r, *radio*; u, *ulna*; UD, *m. ulnometacarpalis dorsalis*; UV, *m. ulnometacarpalis ventralis*. Escalas 3 cm.

El *m. extensor brevis alulae* (EBA, Fig. 5.11A, 5.12A) es un músculo conspicuo y carnoso que se origina con una pequeña aponeurosis en la parte craneodorsal del carpometacarpo, alcanzando la base del *digiti alulae*, entre el área de origen de los *mm. abductor alulae*, *flexor alulae* y *extensor longus digiti majoris*. Se inserta de manera carnosa en todo el borde craneodorsal de la falange proximal del *digiti alulae*, encontrándose íntimamente relacionado a los *mm. abductor alulae* y *flexor alulae*, en su porción proximal. Su función es la de extender el *digiti alulae*.

El *m. extensor longus digiti majoris* (ELDM, Fig. 5.11A, 5.12A) es un músculo carnoso que presenta un solo vientre desarrollado, el *p. distalis*, al contrario de lo que ocurre en neognatas, las cuales presentan tanto el *p. cranialis* como el *p. distalis* (véase Baumel et al., 1993; Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). Por este motivo, su origen en *Rhea* se establece sólo en el carpometacarpo, mientras que no hay anclaje en el radio o ulna. El origen se establece en una gran área del carpometacarpo que ocupa la cara dorsal del extremo proximal hasta el extremo distal del *os metacarpale majus*. Distalmente presenta una unión tendinosa fuerte con el *m. interosseus dorsalis*, insertándose en la región articular de la falange proximal del *digiti majoris* y, mediante un pequeño tendón, se inserta en el extremo distal de la falange distal del *digiti majoris*. La función que cumple es de extender el *digiti majoris*.

El *m. interosseus dorsalis* (ID, Fig. 5.11, 5.12A) es un músculo carnoso, grande y conspicuo que se origina en los bordes dorsales del *spatium intermetacarpale*, o sea, en todo el borde craneal del *os metacarpale minus* y en el borde caudo-proximal del *os metacarpale majus*. De esta forma, cubre todo el *spatium intermetacarpale*. Distalmente se forma un tendón que se une con el tendón del *m. extensor longus digiti majoris* y, como se indicó anteriormente, se inserta en la región articular de la falange proximal y el extremo distal de la falange distal del *digiti majoris*. La función del *m. interosseus dorsalis* es extender el *digiti majoris*.

El *m. adductor alulae* (AdA, Fig. 5.11, 5.12B) es un músculo pequeño que se origina de forma carnosa en el borde craneoventral del *os metacarpale majus*, en el

carpometacarpo. Se inserta de forma carnosa en todo el borde interno de la falange proximal del *digiti alulae*. Su función es la de flexionar el *digiti alulae*.

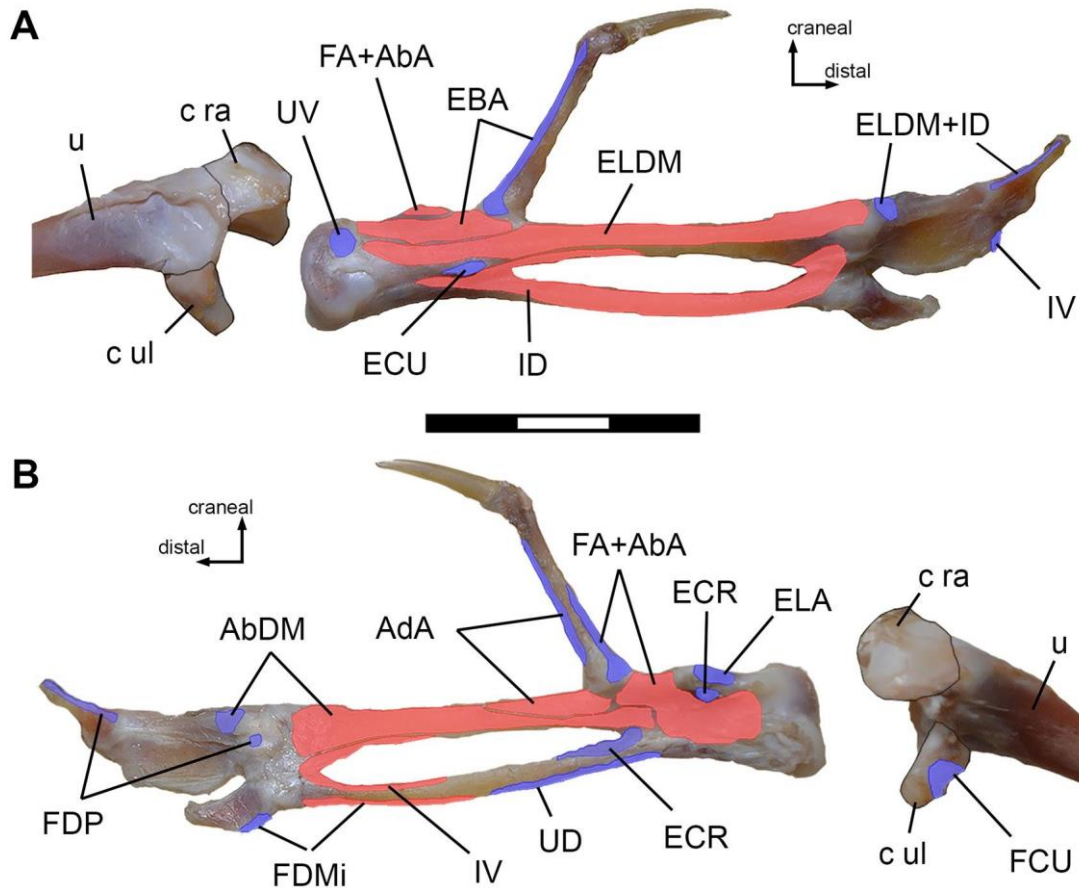


Figura 5.12. Mapa muscular donde se indican los sitios de origen (rojo) e inserción (azul) del carpometacarpo y dígitos derechos de *Rhea americana* en vista dorsal (A) y ventral (B). Abreviaturas: AbA, *m. abductor alulae*; AbDM, *m. abductor digiti majoris*; AdA, *m. adductor alulae*; c ra, *os carpi radialis*; c ul, *os carpi ulnaris*; EBA, *m. extensor brevis alulae*; ECR, *m. extensor carpi radialis*; ECU, *m. extensor carpi ulnaris*; ELA, *m. extensor longus alulae*; ELDM, *m. extensor longus digiti majoris*; FA, *m. flexor alulae*; FCU, *m. flexor carpi ulnaris*; FDMi, *m. flexor digiti minoris*; FDP, *m. flexor digitorum profundus*; ID, *m. interosseus dorsalis*; IV, *m. interosseus ventralis*; u, ulna; UD, *m. ulnometacarpalis dorsalis*; UV, *m. ulnometacarpalis ventralis*. Escala 3 cm.

El *m. abductor digiti majoris* (AbDM, Fig. 5.11B, 5.12B) es un músculo que se origina de forma carnosa sobre casi toda la cara ventral del *os metacarpale majus*, en el

carpometacarpo, ya que no está limitado por el *processus pisiformis*, ausente en esta especie. Se inserta en la zona próximo-ventral de la falange proximal del *digiti majoris*. La función que cumple es de extender y deprimir el *digiti majoris*.

El *m. interosseus ventralis* (IV, Fig. 5.11B, 5.12) es un músculo delgado que se origina de manera carnosa en los bordes ventrales del *spatium intermetacarpale*, o sea, en el borde craneodistal del *os metacarpale minus* y en el borde caudodistal del *os metacarpale majus*. A diferencia de lo que indican otros autores para otras aves neognatas (véase Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020) en *Rhea* el *m. interosseus ventralis* no se origina sobre el margen proximal del *spatium intermetacarpale*, sólo lo hace sobre el margen distal. Distalmente se vuelve tendinoso y se extiende dorsalmente, encapsulándose en la zona proximal de la falange proximal del *digiti majoris*. Se inserta dorsalmente en la base de la falange distal del *digiti majoris*, mediante un tendón. Su función es de flexionar y elevar levemente el *digiti majoris*.

El *m. flexor digiti minoris* (FDMi, Fig. 5.11B, 5.12B) presenta un origen carnoso en el borde caudoventral del *os metacarpale minus*, del carpometacarpo. Se inserta de manera carnosa y tendinosa en el borde caudoventral y proximal del *digiti minoris*. La función de este músculo es de flexionar el *digiti minoris*.

3. DISCUSIÓN SOBRE LA MIOLOGÍA DE LA CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR

COMPARACIÓN DE LA MIOLOGÍA DE LA CINTURA PECTORAL Y DEL ALA DE *RHEA* CON OTRAS AVES VIVIENTES

Rhea americana y los taxones de aves paleognatas no voladoras han experimentado diversos cambios morfológicos en su cintura pectoral y alas durante su historia evolutiva, dada su especialización en el desplazamiento exclusivamente terrestre, dejando así de utilizar sus alas para el desplazamiento mediante el vuelo batido. Estos cambios morfológicos, ocurrieron tanto en los elementos óseos como en su musculatura asociada (e.g., volumen, área de origen y/o inserción), diferenciándose de sus ancestros voladores (véase Yonezawa et al., 2017; Sackton et al., 2019).

La miología de la cintura pectoral y miembro anterior de *Rhea americana* es similar a la descrita para otras aves paleognatas no voladoras (véase Haughton, 1864; Fürbringer, 1888; Beddard, 1898; Pycraft, 1900; Lowe, 1928; McGowan, 1982; Jasinowski et al., 2006; Maxwell & Larsson, 2007) aunque presenta rasgos únicos cuando se la compara con aves voladoras (Tinamiformes y neognatas).

Particularmente, en paleognatas no voladoras determinados músculos, como los que están asociados con el *propatagium* (*mm. pectoralis propatagialis* y *deltoideus propatagialis*), algunos que se encuentran en la cintura pectoral (*mm. deltoideus minor*, *coracobrachialis p. caudalis* y *serratus superficialis p. metapagialis*) y en el antebrazo-manu (*mm. flexor digitorum superficialis*, *entepicondylo-ulnaris*, *extensor digitorum communis* y *extensor longus digiti majoris p. proximalis*) están ausentes en *Rhea*, tal como indicaron Haughton (1864), Fürbringer (1888), Pycraft (1900), Lowe (1928), entre otros. Aunque existe consenso general con la musculatura ausente en *Rhea*, hay algunos casos contradictorios. Al contrario de lo que Beddard (1898), Fürbringer (1902) y Jasinowski et al. (2006) sugirieron para paleognatas no voladoras, y particularmente con lo

que Suzuki et al. (2014) indicaron para *Rhea*, con los datos aquí obtenidos y publicados en Lo Coco et al. (2022), se confirma la presencia del *m. scapulohumeralis p. cranialis* en esta especie. Esto concuerda con la presencia de este músculo en *Struthio*, tal como fuera indicado por Suzuki et al. (2014). Por lo tanto, se propone que la ausencia del *m. scapulohumeralis p. cranialis* en *Rhea* indicada por Suzuki et al. (2014) o su ausencia en *Struthio*, indicada por Jasinowski et al. (2006), puede explicarse por el hecho de que: 1) no fue observado debido a su tamaño extremadamente pequeño en relación con los músculos circundantes, particularmente en comparación con el *m. scapulohumeralis p. caudalis*; 2) por estar posiblemente fusionado con el *m. scapulohumeralis p. caudalis*, o más bien, 3) no estar totalmente desarrollado en algunos individuos, asumiendo que la especie o poblaciones de la misma, estén experimentando un proceso de pérdida de este músculo en la actualidad.

En el caso del *m. entepicondylo-ulnaris*, en ningún espécimen de *Rhea* disectado en esta tesis fue observado, mientras que Suzuki et al. (2014) indicaron su presencia, aunque no lo ilustraron, dejando un halo de incertidumbre al respecto. Aquí otra vez podría suceder que: 1) dicho músculo se haya fusionado con el *m. flexor carpi ulnaris* en algunos ejemplares, o 2) no estar totalmente desarrollado en algunos individuos, asumiendo que la especie o poblaciones de la misma experimenten un proceso de pérdida de este músculo en el presente.

En *Rhea*, el sitio de origen del *m. latissimus dorsi p. caudalis* es más caudal y ventral que en *Struthio*, tinámidos y neognatas, generando que el movimiento del húmero sea mayormente en dirección caudal. Por lo tanto, esta acción difiere del movimiento caudodorsal que indicó Raikow (1985) para aves voladoras.

El *m. rhomboideus superficialis* en *Rhea* no cubre al *m. rhomboideus profundus*, ambos presentan una menor área de origen y están distanciados, como Jasinowski et al. (2006) indicaron para *Struthio*, pero al contrario de lo que se describió para neognatas según Baumel et al. (1993), en las cuales el *m. rhomboideus superficialis* presenta un amplio origen, solapando al *m. rhomboideus profundus*. Concordando con lo que indicó Pycraft (1900), el *m. rhomboideus superficialis*, tanto en *Rhea* como en *Struthio*, se origina como en neognatas y se inserta en el extremo proximal de la escápula, el proceso procoracoides y la membrana coracoidea (Fig. 5.5, 5.6A, C).

Se conoce muy bien que en Tinamiformes y en neognatas voladoras el *m. pectoralis* presenta un volumen y área de origen mucho mayor al que presenta el *m. supracoracoideus*, y a su vez, lo solapa sobre el esternón y en casi la totalidad del área de anclaje al coracoides (Baumel et al., 1993; Lo Coco et al., 2020). Al contrario, en *Rhea* el *m. pectoralis* presenta un volumen y área de origen menor que el *m. supracoracoideus* y, además, no existe solapamiento entre ellos (véase Fig. 5.2).

El sitio de origen y la pequeña superficie que ocupan los *mm. pectoralis p. thoracica* y *supracoracoideus* observados en *Rhea* en este estudio, concuerdan con lo que indicaron Lowe (1928) para esta especie y lo que Jasinowski et al. (2006) indicaron para *Struthio*. Realizando una comparación con Tinamiformes y neognatas, se desprende que en paleognatas no voladoras estos músculos no conllevan la misma importancia para el movimiento energético de las alas como sí lo son para las aves voladoras actuales. Además, los principales músculos elevadores del húmero en *Rhea* son los *mm. deltoideus major* y *latissimus dorsi p. cranialis*, mientras que el *m. supracoracoideus* y el *m. latissimus dorsi p. caudalis* no tienen el mismo rol preponderante como elevadores del húmero y, por ende, no contribuyen en gran medida con la elevación del ala. Por el contrario, en aves

voladoras actuales el *m. supracoracoideus* es el músculo más importante para la elevación del húmero y del ala (Dial, 1992; Mayr, 2017), permitiendo lograr una recuperación del ala (después del batido ventral) con la suficiente velocidad para posicionar nuevamente el ala extendida en sentido dorsal o dorsolateral y así generar un nuevo batido energético y constante que genere sustento y permita el vuelo.

Es interesante destacar que la membrana coracoidea de *Rhea* incrementa el área de origen del *m. supracoracoideus*, tal como ocurre, de forma similar en aves voladoras actuales. En comparación, el área de origen del *m. supracoracoideus* tanto en neognatas como en Tinamiformes, es más amplia que en *Rhea*, debido principalmente a que en las citadas aves voladoras el origen del *m. supracoracoideus* se produce sobre la quilla del esternón, pero a su vez, debido a la presencia de la membrana *sternocoracoclavicularis* que contacta todo el borde lateral de la fúrcula (elemento ausente en Ratitae).

Por otro lado, mientras que el sitio y área de inserción del *m. supracoracoideus* no varía entre aves paleognatas y neognatas, en *Rhea* se observa una doble inserción del *m. pectoralis p. thoracica*, una sobre la *crista deltopectoralis*, tal como se observa en otras paleognatas y neognatas, y otro sitio de inserción en la *crista bicipitalis* (Fig. 5.13). Con la manipulación de los ejemplares frescos se pudo observar que esta doble inserción presente en *Rhea* permite unificar los movimientos de pronación y leve depresión del húmero, evitando así una protracción tan pronunciada como la que pueden realizar los tinámidos y las neognatas (Raikow, 1985; Dial, 1992; Poore et al., 1997a).

El *m. biceps brachii* presenta un origen tendinoso en el *processus acrocoracoideus* como en todas las aves actuales (Baumel et al., 1993; Livezey & Zusi, 2007), aunque presenta otro vientre que se origina en el borde lateral del coracoides, y contribuye al movimiento craneoventral del húmero, como fuera mencionado por Lowe (1928). El gran

desarrollo del *m. biceps brachii*, así como la presencia de un vientre extra, le permite a este músculo tener una función principal como flexor del antebrazo (como ocurre en *Struthio*, tinámidos y neognatas; Baumel et al., 1993; Jasinowski et al., 2006) y también como abductor y protractor del brazo (Novas et al., 2021a).

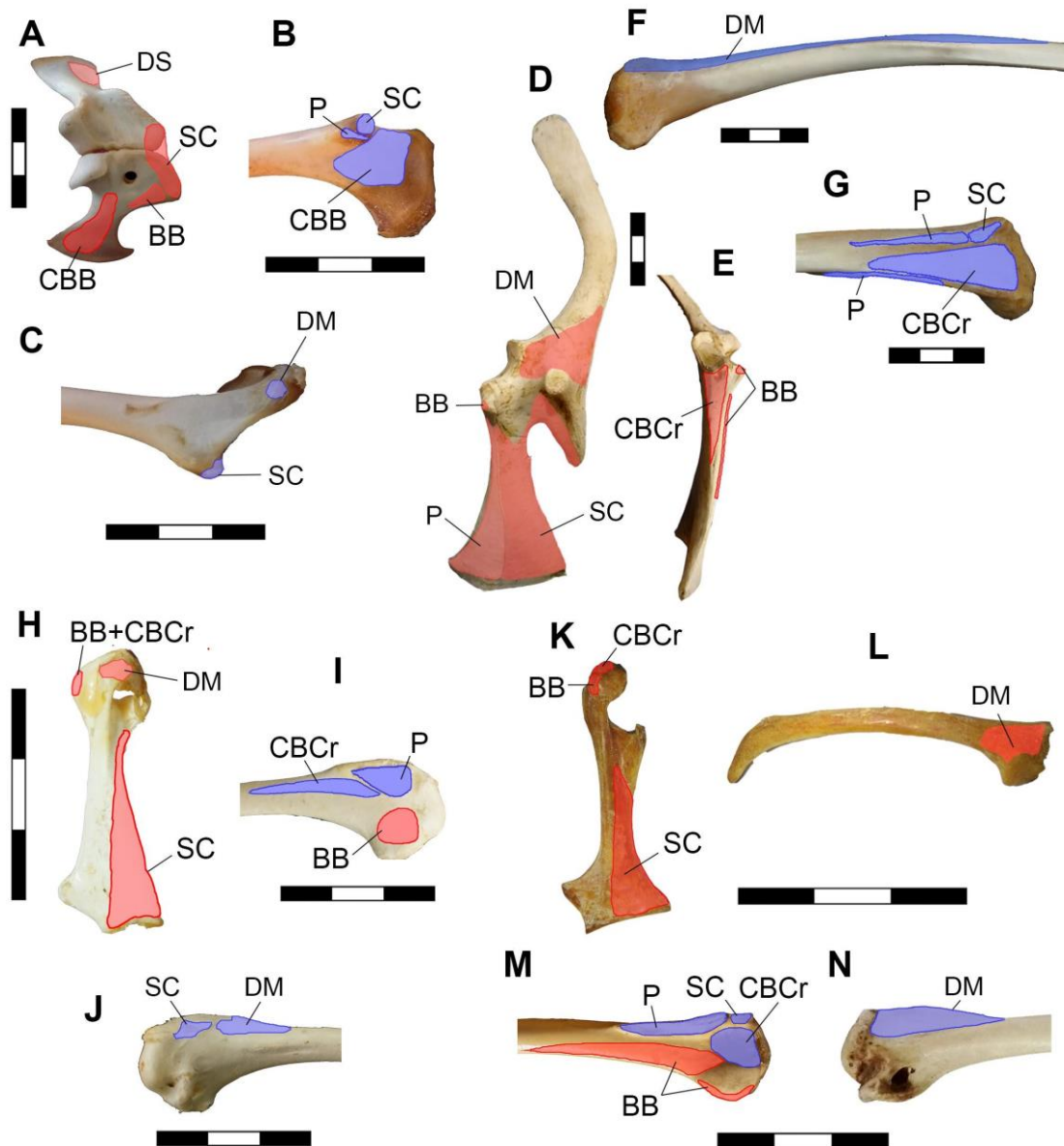


Figura 5.13. Mapa muscular donde se indican los sitios de origen (rojo) e inserción (azul) de la cintura escapular (A, D, E, H, K, L) y extremo proximal del húmero derecho (B, C, F, G, I, J, M, N) de *Caiman latirostris* (A-C), *Rhea americana* (D-G), *Nothoprocta cinerascens* (H-J) y *Tyto furcata* (K-N) en vista lateral (A, E, L), vista craneal (B, D, G, H, I, K, M), vista dorsal (D) y vista caudal (F, J, N). Abreviaturas: BB, *m. biceps brachii*; CBB, *m. coracobrachialis brevis*, CBCr, *m. coracobrachialis cranialis*; DM, *m. deltoideus major*; DS, *m. deltoideus scapularis*; P, *m. pectoralis*; SC, *m. supracoracoideus*. Escalas 3 cm.

Al contrario de lo que ocurre en neognatas (Baumel et al., 1993; Lo Coco et al., 2020) y Tinamiformes (Suzuki et al., 2014) el *m. scapulohumeralis p. caudalis* no cubre completamente la superficie lateral de la hoja escapular. En cambio, se encuentra confinado al borde ventral, como Jasinowski et al. (2006) indicaron para *Struthio*, dejando la mayor parte de la superficie lateral de la hoja escapular libre de fijaciones musculares (Fig. 5.6A).

El *m. subscapularis* de *Rhea* está conformado por un vientre simple, como fue indicado por Beddard (1898), McGowan (1982) y Jasinowski et al. (2006) para neognatas y, por Hudson et al. (1972) y Suzuki et al. (2014), para Tinamiformes. En *Rhea*, este músculo ocupa un área grande en la superficie caudal de la escápula y el coracoides, cubriendo el foramen *supracoracoid nervi*. El volumen del *m. subscapularis* es mayor al volumen del *m. subcoracoideus*, músculo con el cual comparte una inserción adyacente y, por lo tanto, entre ambos generan una mayor fuerza para el movimiento del húmero.

El *m. coracobrachialis p. cranialis* en *Rhea* se origina en la fosa subglenoides (Novas et al., 2021a), en la superficie lateral del coracoides, como ha sido indicado para otras paleognatas no voladoras por Jasinowski et al. (2006) para *Struthio* y por Maxwell & Larsson (2007) para *Dromaius*. Por el contrario, en neognatas y Tinamiformes el *m. coracobrachialis p. cranialis* se origina en la punta del desarrollado *processus acrocoracoideus*. La diferencia en el origen de este músculo entre aves voladoras y paleognatas no voladoras evidencia que la función en cada grupo es, por ende, diferente. En *Rhea* y demás ratites, la función del *m. coracobrachialis p. cranialis* es la de deprimir

el *húmero* mientras que en aves voladoras este músculo extiende cranealmente el *húmero* (Novas et al., 2021a).

En *Rhea americana* el *m. extensor carpi radialis* está conformado por un solo vientre, al igual que Hudson et al. (1972) y Suzuki et al. (2014) indicaron para Tinamiformes y al contrario de lo que Baumel et al. (1993) indicaron para neognatas. La diferencia más notable que presenta *Rhea* con respecto a las aves voladoras actuales es la que se observa en la zona de la muñeca, donde el tendón pasa a través de un canal cartilaginoso ubicado dorsocranealmente, siendo craneal al *os carpi radialis* y luego, atraviesa la muñeca en diagonal, volviéndose ventral. La inserción del *m. extensor carpi radialis* en esta especie es doble y se establece sobre la superficie ventral del carpometacarpo. Uno de los tendones se inserta en la superficie ventral del *processus extensorius* y el otro tendón lo hace en el extremo proximoventral del *spatium intermetacarpale*, o sea, sobre el extremo proximal del *os metacarpale minus* (Fig. 5.13B). En los Tinamiformes, la inserción ocurre en la superficie dorsal del extremo proximal del *digiti alulae* (Suzuki et al., 2014) y en neognatas ocurre en el *processus extensorius* (Baumel et al., 1993). Esta condición observada en *Rhea* le permite generar la extensión de la mano tal como ocurre en aves voladoras actuales, pero también se produce una supinación marcada y un pequeño movimiento dorsal del antebrazo.

En *Rhea* los *mm. pronator superficialis* y *profundus* están fusionados y no pueden ser separados, aunque compartan el mismo origen e inserción. El área de inserción del conjunto de los *mm. pronator superficialis* y *profundus* en *Rhea* es más amplia que la de las neognatas (Lo Coco et al., 2020) y la de los Tinamiformes (Suzuki et al., 2014), lo mismo sucede con el *m. ectepicondylo-ulnaris* de *Rhea*, que presenta mayor área de

inserción en la ulna del que presentan las aves actuales voladoras. Estas características podrían implicar una mayor fuerza y participación en la flexión del antebrazo por parte de estos tres músculos.

El *m. flexor carpi ulnaris* de *Rhea* tiene la particularidad de tener tres diferentes áreas de origen, una en el extremo distal del húmero como en Tinamiformes (Suzuki et al., 2014) y neognatas (Baumel et al., 1993; Lo Coco et al., 2020), y los otros dos orígenes se ubican en el extremo proximal y cara ventral de la ulna, siendo uno tendinoso y el otro mediante una aponeurosis. Una característica destacable es que este músculo se divide en dos vientres (Lowe, 1928) en la mitad de la ulna. Un vientre se inserta de forma tendinosa en el *os carpi ulnaris*, como también fue indicado para neognatas (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020) y el otro vientre está asociado con la piel del borde caudal del antebrazo (Fig. 5.9A, C) y de la mano (Fig. 5.11B) y, por ende, con los cálamos de las plumas remiges primarias y secundarias (Baumel et al., 1993).

El *m. extensor longus alulae* presenta un origen amplio en el borde interno del radio y de la ulna, mayor al que fue descrito para Tinamiformes (Suzuki et al., 2014) y para neognatas (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). Este se inserta en el reducido *processus extensorius* del carpometacarpo, así como se observa en neognatas (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020), pero a diferencia de la inserción en el extremo proximal del *digiti alulae* que fue indicado por Suzuki et al. (2014) para Tinamiformes.

Tal como se mencionó anteriormente, el origen del *m. flexor digitorum profundus* en *Rhea* se localiza más distalmente en la ulna en comparación a lo indicado por Suzuki

et al. (2014) para los tinámidos y por Picasso & Mosto (2018) y Lo Coco et al. (2020) para las neognatas. Esta ubicación puede resultar en una menor excursión del tendón y una menor fuerza muscular. Es importante destacar que en *Rhea*, el tendón del *m. flexor digitorum profundus* pasa ventralmente por un pequeño canal cartilaginoso, ubicado en la zona de la muñeca, el único lugar donde este tendón puede pivotar, debido a la ausencia del *processus pisiformis* (en la cara ventral del carpometacarpo).

En *Rhea*, los *mm. abductor alulae* y *flexor alulae* se originan en el borde craneal y en la superficie ventral del extremo proximal del carpometacarpo, ocupando un área mayor a la observada en Tinamiformes (Suzuki et al., 2014) y en neognatas (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). El gran espacio que ocupa este conjunto de músculos se puede deber, probablemente, al gran tamaño relativo que presenta el *digiti alulae* y, también, por la ausencia del *processus pisiformis* en la superficie ventral. En relación a esto último, se puede sostener que ante la desaparición del *processus pisiformis*, presente en neognatas (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020) y tinamiformes (Suzuki et al., 2014), los *mm. abductor alulae* y *flexor alulae* pudieron expandir su área de origen sobre la *fossa intermetacarpalis* sin el impedimento de este proceso.

Como se mencionó anteriormente, en *Rhea* el *m. extensor longus digiti majoris* desarrolla un solo vientre, el *p. distalis*, a diferencia de los Tinamiformes (Suzuki et al., 2014) y neognatas, que presentan ambos vientres, el *p. cranialis* y el *p. distalis* (Baumel et al., 1993; Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020). Es interesante que en *Rhea*, el área de origen cubre la totalidad de la superficie dorsal del *os metacarpale majus* siendo mucho mayor a la observada en Tinamiformes y aves neognatas, donde esta superficie en

general, no presenta ningún anclaje muscular como indicaron Baumel et al. (1993), Picasso & Mosto (2018) y Lo Coco et al. (2020).

El *m. abductor digiti majoris* de *Rhea* presenta un origen amplio en la superficie ventral del *os metacarpale majus*, tal como ocurre en Tinamiformes (Hudson et al., 1972; Suzuki et al., 2014) pero diferente de lo que otros autores indicaron para aves neognatas (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020), donde el origen ocupa una menor área en el extremo proximal de la cara ventral del carpometacarpo.

Los músculos *interosseous dorsalis* y *ventralis* ocupan juntos todo el *spatium intermetacarpale*, similar a lo que Suzuki et al. (2014) indicaron para Tinamiformes. Particularmente, el *m. interosseous ventralis* no se origina en el margen proximal del *spatium intermetacarpale* como otras neognatas, sólo lo hace en el margen distal.

RECONSTRUCCIÓN DE MUSCULATURA PECTORAL EN PARAVIANOS NO-AVIANOS Y AVES BASALES

Teniendo en cuenta los trabajos de Ostrom (1969; 1974b), Nicholls & Russell (1985), Jasinowski et al. (2006), entre otros, se infirieron los sitios de origen e inserción de ciertos músculos presentes en la cintura escapular de terópodos no-avianos y aves basales. Se escogieron cuatro taxones, dos paravianos basales: un deinonicoosaurio (e.g., *Bambiraptor*) y un unenlágido (e.g., *Buitreraptor*); y dos aves basales: el Archaeopterygidae más conocido (e.g., *Archaeopteryx*) y el Confuciusornithidae (e.g., *Confuciusornis*).

La musculatura que se eligió para extrapolar a los taxones fósiles está presente en la cintura escapular de aves y reptiles actuales, teniendo en cuenta el Soporte Filogenético

Viviente (SFV). En total se seleccionaron cinco músculos (e.g., *mm. deltoideus scapularis/major*, *pectoralis*, *supracoracoideus*, *coracobrachialis brevis p. ventralis/p. cranialis*, *biceps brachii*) que presentan un origen e inserción en elementos óseos (i.e., escápula, coracoides, esternón, fúrcula, húmero, radio y ulna). A su vez, estos músculos se establecen principalmente en el módulo de la cintura escapular y parte del antebrazo, cubriendo los elementos óseos de la cintura pectoral propiamente dicha, el húmero, radio y ulna. La elección de estos músculos se debe a que son los que presentan mayor volumen en *Rhea* y aves voladoras (Picasso & Mosto, 2018; Lo Coco et al., 2020; 2022), interviniendo así de manera preponderante en los movimientos del húmero y, por ende, de todo el miembro anterior.

M. deltoideus scapularis/major

El *m. deltoideus scapularis* en reptiles actuales se origina en la cara lateral de la hoja escapular, en su extremo distal (Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006). La inserción está ubicada en el extremo proximal del húmero, en su cara dorsal, bien cerca del *caput humeri*. En este grupo de arcosaurios, la función que cumple este músculo es de abducir levemente el húmero (Jasinowski et al., 2006).

En aves actuales, el homólogo es el *m. deltoideus major*. Por lo general, el músculo está conformado por un solo vientre, aunque en algunas especies se identifican dos vientres (Baumel et al., 1993; Jasinowski et al., 2006). En aves neognatas y Tinamiformes, el origen de este músculo es sobre la cara lateral de la escápula, en el borde medial que conforma el acromion. La inserción se da sobre la cara caudal del borde de la cresta deltopectoral del húmero. Su función es la de retraer y elevar levemente el húmero (Jasinowski et al., 2006).

En *Rhea* y otras paleognatas no-voladoras, el origen se establece también en la cara lateral del extremo proximal de la escápula y se inserta ampliamente en el borde dorsal del húmero. Su función principal es la de elevar el húmero.

El origen que podría tener dicho músculo en paravianos no-avianos (e.g., *Bambiraptor*, *Buitreraptor*) y en aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*) sería similar al que presentan las aves actuales, donde el origen se da sobre el borde medial del extremo proximal de la escápula, y podría llegar a extenderse sobre la cara lateral de la escápula, en dirección hacia la cavidad glenoides, ocupando un área mayor como ocurre en paleognatas no-voladoras (Fig. 5.14). Así mismo, se originaría en el área que ocupa el *m. deltoideus clavicularis* en *Caiman* y *Chamaeleo*, según Meers (2003) y Molnar et al. (2017).

En cuanto a su inserción, se podría anclar sobre la primera sección de la cresta deltopectoral, sobre su cara caudal. La función que podría llegar a cumplir este músculo en estos taxones sería la de elevar y retraer el húmero, teniendo en cuenta que el origen se encuentra ubicado dorsalmente a la cavidad glenoides, lugar donde articula el húmero. Tal como sugirieron Olson & Feduccia (1979) para *Archaeopteryx*, este músculo ha sido probablemente el principal elevador del húmero en estos taxones. De aquí se desprende que este músculo ocupaba el rol fundamental que ocupa el *m. supracoracoideus* en las aves voladoras actuales.

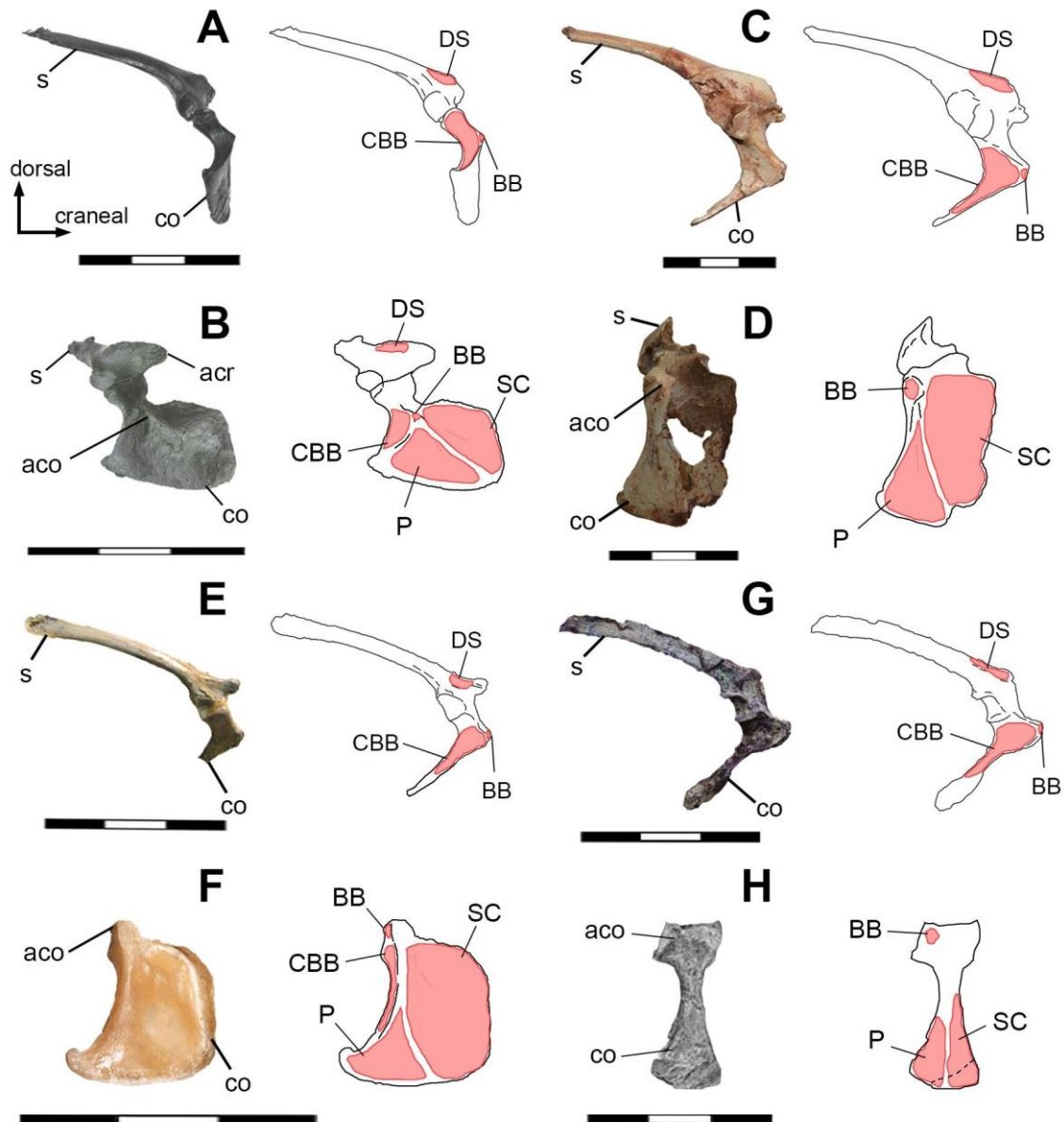


Figura 5.14. Mapa muscular donde se indican los sitios de origen (rojo) del coracoides y de la escápula derecha de *Bambiraptor* (A, B), *Buitreraptor* (C, D), *Archaeopteryx* (E, F) y *Confuciusornis* GMV-2132 (G, H; modificado de Chiappe et al., 1999) en vista lateral (A, C, E, G) y craneal (B, D, F, H). Abreviaturas: BB, *m. biceps brachii*; CBB, *m. coracobrachialis brevis*; DS, *m. deltoideus scapularis*; P, *m. pectoralis*; SC, *m. supracoracoideus*. Escalas 3 cm.

M. pectoralis

En todos los arcosaurios actuales (reptiles y aves), el *m. pectoralis* se origina en una posición ventral a la cavidad glenoides, en el coracoides y/o esternón, en algunos casos alcanzando las costillas esternales, y se inserta en la cara craneal del extremo

proximal del húmero (Nicholls & Russell, 1985; Baumel et al., 1993; Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006; Lo Coco et al., 2020). La función que cumple en reptiles es aducir el húmero (Meers, 2003). Si bien en aves neognatas realiza la misma función, su función principal es la de actuar como depresor del húmero (Raikow, 1985; Jasinowski et al., 2006). En paleognatas no-voladoras la función principal de este músculo es de protraer el húmero (Jasinowski et al., 2006) y deprimirlo, a la vez que abduce el ala.

Se infiere que, en los taxones fósiles escogidos, el *m. pectoralis* también se originaba en la cara craneal del coracoides, en su mitad lateral, quedando en una posición ventral a la cavidad glenoides y al proceso acrocoracoides (Fig. 5.14). Es probable que su origen se expandiera por sobre las placas esternales (óseas o cartilagosas), aún cuando la quilla esternal no esté desarrollada. A su vez, se puede inferir que podría incluso cubrir parte de las costillas esternales y alcanzar el borde lateral de la fúrcula y la membrana *sternocoracoclavicularis* (Olson & Feduccia, 1979).

En cuanto a su inserción, se infiere que ésta estuvo localizada sobre el margen craneodorsal de la cresta deltopectoral (Fig. 5.15; Nicholls & Russell, 1985; Jasinowski et al., 2006).

Si bien no hay correlatos óseos que indiquen una separación entre el origen del *m. pectoralis* con el del *m. supracoracoideus*, se puede pensar que colindaban pero no se superponían. El crecimiento en el volumen del *m. pectoralis*, como la superposición por sobre el *m. supracoracoideus* se puede inferir que ocurrió en taxones de Avialae más derivados, donde hubo un gran desarrollo de la quilla esternal.

Teniendo en cuenta la función principalmente protractora que este músculo cumple en arcosaurios actuales, se sugiere que en los cuatro taxones fósiles la función era similar y protraía principalmente al húmero en sentido craneoventral y aducía el brazo, coincidiendo con lo expuesto por Ostrom (1976) y Novas et al. (2021a). Esto se explica

teniendo en cuenta la ubicación ventral y/o craneal del origen de este músculo con respecto a la cavidad glenoides. En todos los casos, dicho músculo se insertaría de forma directa en el húmero, sin generar algún tipo de polea con el acrocoracoides o tubérculo bíceps.

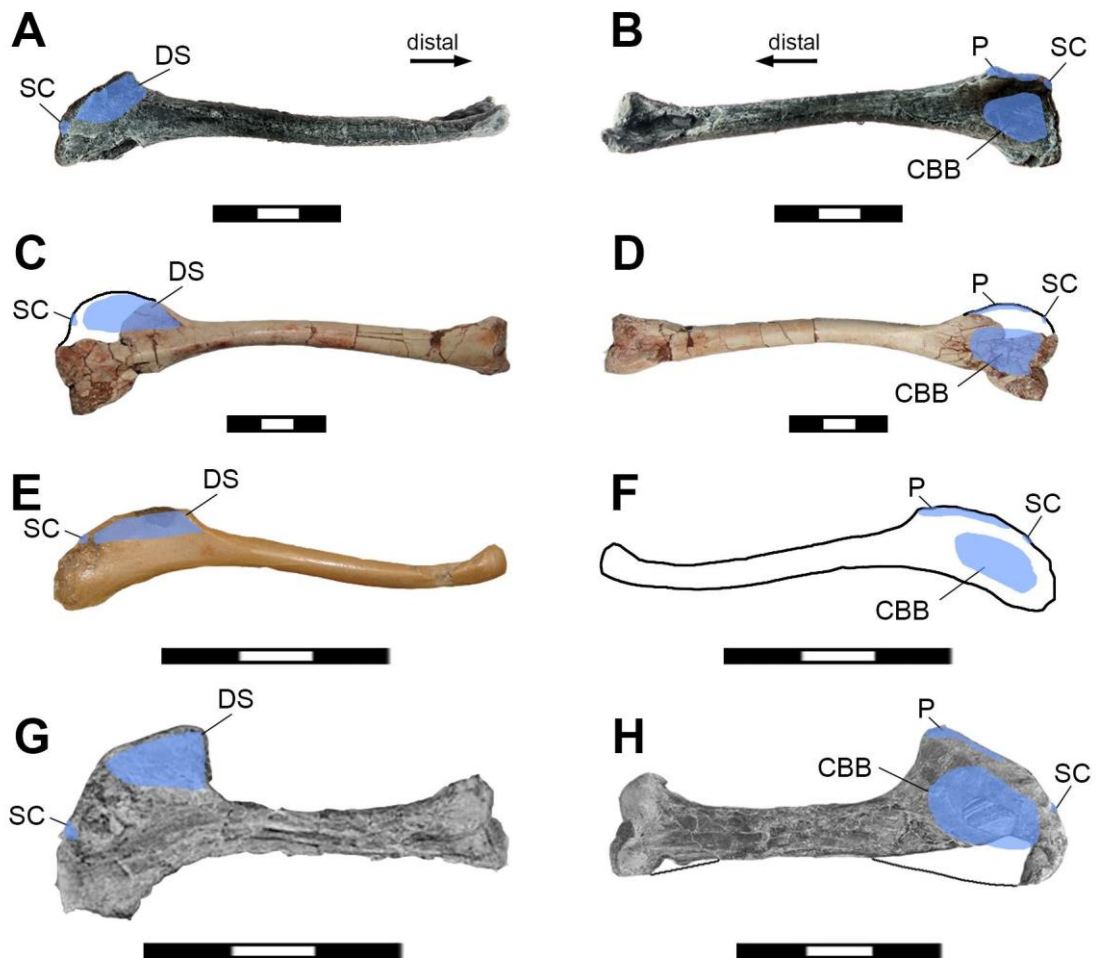


Figura 5.15. Mapa muscular donde se indican los sitios de inserción (azul) del húmero derecho de *Bambiraptor* (A, B), *Buitreraptor* (C, D), *Archaeopteryx* (E, F) y *Confuciusornis* (G, H) en vista caudal (A, C, E, G) y craneal (B, D, F, H). Abreviaturas: CBB, *m. coracobrachialis brevis*; DS, *m. deltoideus scapularis*; P, *m. pectoralis*; SC, *m. supracoracoideus*. Escalas 3 cm.

M. supracoracoideus

Este músculo presenta una gran variabilidad en los arcosaurios actuales. En cuanto a los reptiles, el *m. supracoracoideus* forma un complejo con varios vientres, que se pueden originar principalmente sobre la escápula y el coracoides, posicionándose cranealmente a la cavidad glenoides (e.g., *Chamaeleo*, *Alligator*, *Caiman*; Nicholls & Russell, 1985; Meers, 2003; Molnar et al., 2017). Si bien en las aves paleognatas y neognatas el origen es ventral a la cavidad glenoides, su área de anclaje puede ser el coracoides y/o el esternón, en estas últimas el origen es más amplio, alcanzando el área lateral y basal de la quilla esternal, el margen lateral de la fúrcula junto a la membrana *sternocoracoclavicularis*, y la parte medial del coracoides y del *processus procoracoideus* (Baumel et al., 1993; Jasinowski et al., 2006; Maxwell & Larsson, 2007; Suzuki et al., 2014; Lo Coco et al., 2020; Novas et al., 2021a). A diferencia de neognatas y tinámidos, en paleognatas no-voladoras el origen del *m. supracoracoideus* se establece mayormente en la cara craneal del coracoides, con poca superficie cubriendo el esternón (e.g., *Struthio*; Jasinowski et al., 2006) o sin llegar a anclarse en este elemento (e.g., *Rhea*).

En cuanto a su inserción no hay tanta variabilidad como en el origen, ya que en reptiles y aves se encuentra en la cara dorsal-dorsocraneal del extremo proximal del húmero, por lo general, en el extremo proximal de la cresta deltopectoral (Nicholls & Russell, 1985; Baumel et al., 1993; Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006; Lo Coco et al., 2020).

En cuanto a su función, en reptiles (e.g., *Crocodylia*; Meers, 2003) el complejo del *m. supracoracoideus* cumple el rol de protractor del húmero, al igual que se ha observado en *Rhea* (incluyendo un pequeño aporte a su elevación), mientras que en aves neognatas y Tinamiformes es el principal abductor del ala (Raikow, 1985; Dial, 1992; Suzuki et al., 2014; Lo Coco et al., 2020).

Teniendo en cuenta que en *Buitreraptor*, *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* no se desarrolló un esternón osificado, y que en *Bambiraptor* no presentaba una quilla osificada, se infiere que en estos taxones el *m. supracoracoideus* presentaba un pequeño desarrollo (Ostrom, 1976; Ruben, 1991; Feduccia, 1986), originándose en la cara craneal y medial del coracoides, pudiéndose extender caudalmente hasta alcanzar las placas esternales, las costillas esternales o bien, las gastralias. A su vez, la presencia de un espacio o canal para el pasaje del *m. supracoracoideus* en el coracoides de *Bambiraptor* y un canal supracoracoideo bien desarrollado en el coracoides de *Buitreraptor*, *Archaeopteryx* y *Confuciusornis*, se infiere que el *m. supracoracoideus* se encauzaba por este mismo canal (Fig. 5.14). En cuanto a la inserción, se localizaría sobre el margen dorsal de la cresta deltopectoral, siendo proximal a la inserción del *m. pectoralis* (Fig. 5.15).

En base a los sitios de anclaje muscular inferidos en los taxones fósiles, el origen estaría ubicado ventromedialmente a la cavidad glenoides, generando una fuerza en diagonal (en vista craneal), en sentido laterodorsal a medioventral, explicado por el *sulcus supracoracoideus*. Por esto mismo, se puede interpretar que el *m. supracoracoideus* se encauzaba por el canal supracoracoideo y generaba una acción protractora del húmero, tal como fue indicado por Ostrom (1976) y Novas et al. (2020; 2021a). En el caso particular de *Archaeopteryx*, donde se ha tratado esta función característica, Ostrom (1976), Walker (1972) y Olson & Feduccia (1979), entre otros, ya indicaron que la forma del coracoides no permitiría que el *m. supracoracoideus* establezca una polea, tal como ocurre en aves voladoras actuales y, por ende, que genere un vector fuerza que eleve el húmero. En coincidencia con éstos autores y con lo expuesto por Novas et al. (2021a), la función que cumpliría el *m. supracoracoideus* en *Buitreraptor*, *Bambiraptor*,

Archaeopteryx y *Confuciusornis* sería la de protraer el húmero, semejante a cómo lo llevan a cabo *Rhea* y otras paleognatas no-voladoras.

M. coracobrachialis brevis p. ventralis/ p. cranialis

En reptiles actuales el *m. coracobrachialis brevis p. ventralis* se origina en la cara lateral del coracoides y cercano a su borde caudal, siendo ventral a la cavidad glenoides (Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006). La inserción se encuentra en el extremo proximal del húmero, en su cara ventral y cercana al borde craneal (Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006). La función que cumple este músculo es la de protraer y deprimir el húmero (Jasinowski et al., 2006), generando así la aducción del miembro anterior.

En *Rhea* y paleognatas no-voladoras, el *m. coracobrachialis p. cranialis* se origina en toda el área de la fosa subglenoides y se inserta en la cara craneal del extremo proximal del húmero, entre la cresta deltopectoral y la cresta bicipital (Nicholls & Russell, 1985; Jasinowski et al., 2006). La función que cumple es la de ser depresor del húmero (Jasinowski et al., 2006; Novas et al., 2021a), de acuerdo a la posición ventral que presenta el origen con respecto a la cavidad glenoides.

En las aves neognatas y Tinamiformes el *m. coracobrachialis p. cranialis* se origina en el extremo del proceso acrocoracoides, siendo ventral al origen del *m. biceps brachii*. La inserción del mismo se da en la cara craneal del extremo proximal del húmero, ventralmente a la inserción del *m. pectoralis* (Raikow, 1985; Woolley, 2000). La función es la de protraer el húmero, teniendo en cuenta que su origen se encuentra ubicado en una posición craneodorsal y medial a la cavidad glenoides.

Considerando la característica fosa subglenoides que presentan los clados extintos escogidos (e.g., *Bambiraptor*, *Buitreraptor*, *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*) se interpreta

que el *m. coracobrachialis brevis/ p. cranialis* se originó en el área de dicha fosa, cubriéndola total o parcialmente (Fig. 5.14). En cuanto a su inserción, ésta debió de ocupar el área craneal del extremo proximal del húmero, siendo ventral al borde de la cresta deltopectoral (Fig. 5.15). Debido a la ubicación ventral que poseía el origen de dicho músculo con respecto a la cavidad glenoides, se considera que la función que debió cumplir este músculo en todos los taxones seleccionados fue doble. Por un lado, la protracción del húmero la realizaría cuando el miembro anterior se encontraba plegado o cerca del cuerpo, coincidiendo con lo expuesto por Ostrom (1976) y Jasinowski et al. (2006). La segunda función, la depresión del húmero ocurriría cuando el miembro anterior se encontraba extendido (Nicholls & Russell, 1985).

M. biceps brachii

En reptiles actuales, el *m. biceps brachii* tiene su origen en el borde craneal de la cara lateral del coracoides, tomando una ubicación craneoventral a la cavidad glenoides (Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006). La inserción en reptiles se encuentra únicamente en el extremo proximal del radio (Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006).

En aves neognatas y paleognatas, el origen principal del *m. biceps brachii* se encuentra en el extremo del proceso acrocoracoides (George & Berger, 1966; McGowan, 1982; Baumel et al., 1993; Jasinowski et al., 2006), reconociéndose en algunos casos otra área de origen sobre el borde lateral del coracoides (e.g., *Rhea*; Lowe, 1928) o bien, sobre el borde ventral de la cara craneal del extremo proximal del húmero (e.g., *Tyto furcata*; Baumel et al., 1993; Lo Coco et al., 2020). La inserción se da, mayoritariamente, en el extremo proximal del radio y ulna, salvo algunos taxones que presentan una sola inserción en el extremo proximal de la ulna (e.g., *Struthio*; Jasinowski et al., 2006). La función

principal que cumple este músculo en los arcosaurios actuales es de flexionar el antebrazo y, a su vez, contribuye a la protracción del brazo (Raikow, 1985; Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006).

Se deduce que, en los taxones fósiles estudiados, el origen del *m. biceps brachii* se establecía en el extremo del tubérculo bíceps o proceso acrocoracoides (Fig. 5.14), coincidiendo con las propuestas originarias de Ostrom (1976), Nicholls & Russell (1985) y Jasinowski et al. (2006). No hay información suficiente en los taxones seleccionados para confirmar o inferir otro punto de origen para este músculo. En cuanto a su inserción, seguramente se haya establecido en el extremo proximal del radio, sin descartar que en *Archaeopteryx* y *Confuciusornis*, por ejemplo, el tendón del mismo se haya expandido y bifurcado para tener otro punto de anclaje en el extremo proximal de la ulna. Lamentablemente estos taxones no presentan un correlato osteológico en la ulna para confirmar dicha suposición. La función que cumpliría el *m. biceps brachii* en *Bambiraptor*, *Buitreraptor*, *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* sería la de flexionar el antebrazo y de protraer el húmero, debido a la posición craneoventral que ocupa el extremo del proceso acrocoracoides con respecto a la cavidad glenoides, coincidiendo con la función propuesta por Ostrom (1976), Nicholls & Russell (1985) y Jasinowski et al. (2006). En el caso puntual del *Bambiraptor*, al encontrarse el proceso acrocoracoides bien por debajo de la cavidad glenoides, en una relación mayor que en los otros tres taxones, se supone que el *m. biceps brachii* protraía el húmero en sentido craneoventral.

4. CONCLUSIONES SOBRE LA MIOLOGÍA DE LA CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO

ANTERIOR

Como se viene mencionando, la morfología ósea particular y la musculatura que presenta la cintura escapular y alas de *Rhea americana* está relacionada con movimientos

alares no asociados al vuelo. En su historia evolutiva, la especie fue sufriendo modificaciones óseas y musculares que los fueron diferenciando aún más de sus ancestros voladores y su grupo hermano, las actuales aves voladoras (Lowe, 1928; Yonezawa et al., 2017; Faux & Field, 2017; Sackton et al., 2019).

La miología de la cintura escapular y ala de *Rhea* y de sus congéneres ratites presenta características propias y diferentes a las que presentan los Tinamiformes y las neognatas voladoras.

En principio se observa una reducción en el número de músculos y en el volumen de la musculatura pectoral en comparación con aves neognatas voladoras debido a la pérdida del vuelo (Yonezawa et al., 2017). A su vez, algunos músculos del módulo antebrazo-mano presentan mayor componente carnoso que tendinoso, siendo este último una especialización que se observa en aves voladoras y ayuda a los movimientos automáticos sin tanta pérdida de energía.

La ausencia de *proptagium* y los músculos asociados (*mm. pectoralis proptagialis* y *deltoideus proptagialis*) es un carácter clave en *Rhea* (Fig. 5.1A, B) y todas las ratites (Haughton, 1864; Fürbringer, 1888; Pycraft, 1900; Lowe, 1928; Jasinowski et al., 2006). El *proptagium* que presentan las aves voladoras actuales es, sin lugar a dudas, una característica que favorece el vuelo, aunque no es una condición únicamente necesaria para desplazarse en el aire (Uno & Hirasawa, 2023).

En total, de los 50 músculos presentes en la cintura pectoral y ala de las aves neognatas voladoras, en *Rhea* no se desarrollan nueve músculos. Cinco son de la región pectoral (*mm. pectoralis proptagialis*, *deltoideus proptagialis*, *deltoideus minor*, *coracobrachialis p. caudalis* y *serratus superficialis p. metapagialis*, también denominado *cutaneous costohumeralis*), cuatro son del antebrazo y la mano (*mm. flexor*

digitorum superficialis, entepicondylo-ulnaris, extensor digitorum communis y extensor longus digiti majoris p. proximalis).

Como se indicó anteriormente, estos nueve músculos también están ausentes en otras paleognatas no-voladoras (Beddard, 1898; McGowan, 1982; Jasinowski et al., 2006; Maxwell & Larsson, 2007), siendo una característica propia de este grupo de aves, mientras los tinámidos presentan todos los músculos presentes en neognatas voladoras (Hudson et al., 1972; Suzuki et al., 2014).

Los músculos más importantes vinculados con el vuelo en las aves actuales son los *mm. pectoralis y supracoracoideus* (Dial, 1992; Mayr, 2017). En todas las ratites y en *Rhea*, en particular, ambos músculos se encuentran muy reducidos en volumen y área de origen, en comparación con aves voladoras actuales (Haughton, 1864; Fürbringer, 1888; Pycraft, 1900; Lowe, 1928; Novas et al., 2021a). Esto conlleva a que la energía que aporta cada músculo a los movimientos del ala sea mucho menor de la que se observa en aves voladoras (véase Biewener & Roberts, 2000). Si bien la función depresora y protractora del *m. pectoralis* es similar en ratites y en aves voladoras actuales, la función protractora del *m. supracoracoideus* en *Rhea* es notablemente diferente a la función elevadora que experimentan las neognatas voladoras y los Tinamiformes. La morfología ósea particular del escapulocoracoides de *Rhea*, con el pobre desarrollo del acrocoracoides y la presencia de un canal supracoracoideo en la cara craneal del coracoides explican la función protractora que presenta el *m. supracoracoideus*. Estos caracteres, entre otros, son puntos clave a la hora de presentar a *Rhea* como un importante taxón modelo para analizar los movimientos del miembro anterior en aves basales y en terópodos no-avianos.

Teniendo en cuenta las áreas de origen, inserción, estructura y su volumen, se pueden identificar para *Rhea*, los músculos que estarían aportando en mayor proporción a los movimientos típicos del ala. Aquí se identificaron a los principales músculos asociados al movimiento de protracción del húmero, que son los *mm. pectoralis p. thoracica*, *supracoracoideus* y *coracobrachialis p. cranialis*, mientras que los que lo retraen son los *mm. latissimus dorsi p. caudalis*, *scapulohumeralis p. caudalis* y *subscapularis*. En cuanto a la elevación del húmero, los principales efectores son los *mm. deltoideus major* y *latissimus dorsi p. cranialis*, y los principales depresores son los *mm. pectoralis p. thoracica*, *coracobrachialis p. cranialis* y, en menor medida, el *subcoracoideus*.

Esto difiere de lo descrito para neognatas (Raikow, 1985; Dial et al., 1991; Dial, 1992; Lo Coco et al., 2020) y de la manipulación de individuos frescos (e.g., *Gallus gallus*). Según los autores citados anteriormente, en Neognathae los principales músculos que protraen el brazo son los *mm. pectoralis p. thoracica*, *coracobrachialis p. cranialis* y *biceps brachii*, mientras que los que lo retraen son los *mm. latissimus dorsi p. caudalis* y *subscapularis*. En cuanto a la elevación del húmero, el principal músculo es el *m. supracoracoideus*, seguido por los *mm. deltoideus major* y *latissimus dorsi p. cranialis*. El principal depresor del húmero es el *m. pectoralis p. thoracica*, seguido por los *mm. coracobrachialis p. caudalis* y *subcoracoideus* en menor medida.

CAPÍTULO 6

MOVIMIENTOS DEL MIEMBRO ANTERIOR DE *RHEA AMERICANA*

1. INTRODUCCIÓN

La gran ave terrestre sudamericana, el ñandú, presenta dos características notables e indisociables, su gran tamaño y su incapacidad de volar. Dentro de las particularidades de esta especie, lo que llamó la atención tanto de Darwin (1839), como de Muñiz (1885) fueron sus comportamientos, específicamente el despliegue y movimiento de sus alas (véase Fig. 1.4A). En este sentido, ambos naturalistas realizaron observaciones y escribieron sobre esta especie ya que los movimientos que efectúa *Rhea* con sus alas son diferentes a los que realizan las aves voladoras actuales (e.g., Tinamiformes y neognatas; Novas et al., 2020; Novas et al., 2021a).

Cuando *Rhea* mueve sus alas, lo hace predominantemente en sentido craneolateral a caudomedial, logrando un arco de abducción-aducción diferente a los movimientos dorsoventrales característicos que realizan las aves voladoras actuales (Raikow, 1968; Novas et al., 2020).

A su vez, cuando *Rhea* extiende lateralmente sus alas, los antebrazos quedan colgando perpendicularmente al suelo, con el codo apuntando hacia arriba, la muñeca apuntando ventralmente y la superficie ventral del ala apuntando caudalmente (Fig. 1.3C; Raikow, 1968; Lowe, 1928; Novas et al., 2020; Novas et al., 2021a). Esta posición se diferencia radicalmente de la que presentan las aves voladoras actuales (Fig. 1.3A), donde generalmente la superficie alar se orienta ventralmente en máxima extensión lateral y durante el aleteo batido o planeo (Raikow, 1968; Dial et al., 1991; Tobalske et al., 2007; Novas et al., 2020).

Por todo lo dicho anteriormente, el movimiento de las alas que efectúa *Rhea* no contribuye a su desplazamiento y está limitado a la termorregulación, a los comportamientos de cortejo, en los momentos que el ave se siente amenazada y aparenta ser más grande, y a cuando escapa de depredadores o corre en zig-zag, extendiendo sus alas alternativamente en forma asincrónica y asimétrica (Muñiz, 1885; Cho et al., 1984; Gasparri, 2016, Novas et al., 2020).

Es importante destacar que hasta la fecha no se han descrito en detalle los movimientos del miembro anterior más comunes o generales que efectúa *Rhea* o las aves paleognatas, ya que algunos trabajos como los de Lowe (1928), Raikow (1968) y Novas et al. (2020) brindan información general de los movimientos alares.

Es cierto que existen numerosos estudios que detallan el movimiento alar que realizan las aves neognatas voladoras, entre los cuales se encuentran los trabajos de Dial (2003); Bundle & Dial (2003); Gatesy & Baier (2005); Tobalske & Dial (2007); Dial et al. (2008); Heers et al. (2016) entre otros, pero en aves paleognatas casi no existen trabajos similares. Los pocos trabajos que abordan la temática en este grupo, son los de Hutson & Hutson (2012; 2014; 2015; 2018) quienes se focalizaron en el avestruz (*Struthio camelus*), aunque en los mismos describieron el rango de movimiento individual de cada uno de los segmentos del ala (i.e., brazo, antebrazo, mano y dígitos).

ASISTENCIA DE LAS ALAS AL SUBIR PLANOS INCLINADOS

A principios de la década del 2000, el equipo liderado por Kenneth Dial y su grupo de investigación describió un novedoso comportamiento que llevan a cabo las aves al subir planos inclinados (véase Dial, 2003; Bundle & Dial, 2003; Tobalske & Dial, 2007; Dial et al., 2008). En estos trabajos se registró cómo algunas especies de aves voladoras suben superficies inclinadas con sus patas, ayudándose con el batido de sus alas. Este tipo

de comportamiento alar fue observado en aves adultas, en juveniles y en individuos con pocos días de edad, y se denominó originalmente “Wing Assisted Incline Running” (WAIR) o “Asistencia de las alas al correr por planos inclinados” en nuestra lengua.

Como fuera indicado por Dial (2003) y ampliado por Heers et al. (2016; 2018) los individuos juveniles de las aves no poseen ciertas características fundamentales que están relacionadas con su capacidad de vuelo. En lugar de poseer grandes alas desarrolladas como en los ejemplares adultos, tienen pequeñas "proto-alas", denominación que se utiliza para caracterizar las extremidades que son más gráciles, presentan articulaciones poco limitadas y no poseen plumas remiges totalmente desarrolladas. De este modo, los trabajos sostienen que la cintura pectoral y alas de las aves juveniles se asemejan, en su morfología, a la que presentaban los terópodos no-avianos. En base a esta analogía, Dial (2003) propuso la hipótesis del WAIR, la cual postula que el batido de las “proto-alas” efectuado por “proto-aves” (e.g., *Archaeopteryx*, *Caudipteryx*) pudo haber generado ventajas en la locomoción cuando los individuos ascendían superficies inclinadas o verticales. Esta hipótesis fue tomando mayor preponderancia entre las dos posturas clásicas del origen del vuelo (“desde el suelo hacia arriba” y “desde los árboles hacia abajo”) adquiriendo nueva e interesante información en los trabajos de Dial (2003); Bundle & Dial (2003); Tobalske & Dial (2007); Dial et al. (2008); Dudley et al. (2007); Heers & Dial (2012); y Heers et al. (2014).

Considerando lo expuesto hasta aquí, se describen los movimientos generales del miembro anterior del ave viviente *Rhea americana*, indicando el rango de movimiento entre cada uno de los módulos del ala (i.e., brazo, antebrazo, mano y dígitos). A su vez, se describen los movimientos generales del ala que efectúa esta especie de paleognata no-voladora al ascender por planos inclinados, comparándolos con los que realizan las aves voladoras actuales.

2. RANGO MÁXIMO DE MOVIMIENTOS DEL MIEMBRO ANTERIOR DE *RHEA AMERICANA*

Posición en reposo

El ñandú (*Rhea americana*) presenta una característica forma de posicionar sus alas cuando las deja pegadas al cuerpo y cuando las extiende (Muñiz, 1885; Lowe, 1928; Cho et al., 1984; Gasparri, 2016; Novas et al., 2020). Cuando las alas están pegadas junto al cuerpo, en posición de descanso, estando el individuo echado o caminando, el húmero se posiciona subparalelo a la columna vertebral y el antebrazo cuelga sub perpendicular al suelo o semi plegado, alcanzando una inclinación aproximada de 70° a 45° con respecto al húmero. En esta posición la mano mantiene un ángulo cercano a 90° con el antebrazo, pudiendo flexionarse hasta los 50°, como máximo.

En base a las observaciones efectuadas en neognatas y en Tinamiformes, se desprende que la posición de descanso del ala por sobre la caja torácica es similar. En la flexión del antebrazo y el brazo no hay diferencias importantes con respecto a lo observado en *Rhea*, aunque sí es evidente una marcada diferencia en cuanto al pliegue de la mano. Esto mismo ya lo había indicado Vazquez (1992; 1994) quien describe para aves voladoras la circumducción de la mano posicionándose sobre la cara ventral del antebrazo. Esta particular hiperflexión de la mano se observa claramente en los movimientos de plegado del ala, pero también es esencial durante los movimientos vinculados al vuelo batido.

Movimientos generales del ala

Teniendo en cuenta los movimientos naturales del ala, la manipulación de los especímenes de *Rhea* indicó que el rango de movimiento del brazo (húmero) es amplio (Fig. 6.1) y levemente mayor del que exhiben las aves voladoras (véase Baier et al., 2013),

como las neognatas (e.g., *Gallus gallus domesticus*, *Tyto furcata*) y los tinámidos (e.g., *Nothoprocta cinerascens*).

Si bien el rango es amplio, no puede llevarlo a cabo en un giro continuo, sino que lo puede alcanzar con distintos movimientos del brazo. Como se indicó anteriormente, los movimientos más usuales y característicos que realiza *Rhea* son los de abducción-aducción, cubriendo un arco en sentido craneolateral a caudomedial (puntos azules en Fig. 6.1; Novas et al., 2020).

Posición del ala en máxima extensión

La característica más distintiva e interesante de *Rhea* es que, en cuanto el húmero se abduce craneolateralmente, la orientación del antebrazo permanece siempre vertical o subvertical al suelo, logrando una postura de ala en forma de L invertida (véase Fig. 1.4A), como fue mencionado por Lowe (1928). Ésta configuración genera que la orientación de la superficie interior del ala sea caudal en completa abducción, como fuera indicado por Raikow (1968; 1969). Además, es importante destacar que cuando los individuos de *Rhea* están parados o mantienen una postura en la cual su columna vertebral se encuentre en una posición horizontal, ante cualquier movimiento que realice el ala, la superficie interna de la misma nunca se orienta ventralmente.

En ocasiones, *Rhea* puede extender el brazo totalmente y luego elevarlo hasta que quede en una posición vertical o subvertical. Luego puede deprimirlo y llevarlo, extendido, a una posición horizontal o subhorizontal. En ese recorrido de elevación-depresión (Fig. 6.2B) el brazo puede mantenerse perpendicular al suelo o levemente plegado o extendido del brazo, pero de todas formas, la superficie ventral del ala siempre se orienta caudalmente.

Esta condición difiere completamente de lo que se observa en las aves voladoras actuales, cuya superficie interna del ala se orienta ventralmente cuando el ala está totalmente extendida, tanto cuando los ejemplares están parados o durante los diferentes comportamientos de locomoción como, por ejemplo: el vuelo aleteado, el planeo e incluso, cuando corren por superficies inclinadas con ayuda de sus alas, comportamiento conocido como “Wing Assisted Incline Running” (WAIR).

Cuando los Tinamiformes o neognatas voladoras extienden sus alas, lo hacen generalmente con el brazo extendido a unos 45° con respecto a la columna vertebral (en vista dorsal), presentando la superficie ventral del ala orientada ventralmente (véase Fig. 5.1C, D).

Al manipular únicamente los elementos óseos del húmero y la cintura escapular se han observado los mismos recorridos. Al articular el húmero sobre la cavidad glenoides se observó un amplio rango de movimiento en sentido craneolateral a caudomedial, es decir, desde que el húmero se encuentra en reposo (ala plegada junto al cuerpo) hasta que se extiende craneolateralmente. Desde los 20° aproximadamente de extensión lateral del húmero hasta alcanzar los 90°, la capacidad o rango de elevación-depresión es mucho menor, que la que se alcanza cuando el húmero está totalmente plegado al cuerpo o totalmente extendido. Debido a la conformación e inclinación subvertical que presenta la cavidad glenoides, ya descrita en el Capítulo 3, el húmero está impedido de realizar los amplios movimientos de elevación y depresión típicos que realizan las aves voladoras actuales.

Cuando el húmero queda totalmente extendido, puede llevar a cabo un amplio movimiento de elevación-depresión. Trazando un eje latero-medial que pase por la cavidad glenoides, se observa en vista craneal que la elevación del húmero contribuye

con mayor amplitud al rango máximo de elevación-depresión, que la depresión por debajo del eje horizontal. En el punto máximo, el húmero alcanza una posición subvertical y cuando alcanza el máximo de depresión, este supera la horizontalidad aunque en un rango menor (Fig. 6.2B).

Otro tipo de movimiento característico es cuando las alas están plegadas a la caja torácica y siguen una trayectoria dorsocraneal-ventrocaudal, elevando el húmero cerca del cuerpo, de forma que queda subparalelo a la columna vertebral y sin extenderlas lateralmente. En éstos casos, el antebrazo puede mantenerse en el mismo plano craneo-caudal o extenderse lateralmente, apuntando la superficie ventral del ala en sentido caudomedial a caudal. Aquí, la mano no presenta movimientos asociados a estos movimientos, manteniendo posiciones dentro de su rango de movimientos (entre los 50° y 100° aproximadamente).

A continuación, se describen los movimientos realizados individualmente por cada módulo del ala.

Movimientos del brazo

Durante el típico arco de abducción-aducción que realizan las alas de *Rhea*, el rango máximo de los movimientos del brazo en el plano latero-medial (vista dorsal) es de unos 100° (Fig. 6.2A), variando entre unos 5° en una posición medial a la cavidad glenoides (subparalelo a la columna vertebral) y otros 95° lateralmente, en abducción total (Fig. 6.1C). En cambio, en el plano dorso-ventral (vista craneal), el rango de movimiento es más acotado, alcanzando unos 70°, cubriéndose unos 46° por encima de la posición de la cavidad glenoides y 24° por debajo de ella (Fig. 6.1A).

En abducción máxima, la amplitud de los movimientos de elevación y depresión del húmero aumenta, alcanzando los 144° , ya que se eleva 114° por encima de la posición de la cavidad glenoides y se deprime 30° por debajo de la misma (Fig. 6.2B). Es interesante remarcar que cuando el húmero se eleva más de 90° se observa una rotación que permite modificar la orientación de la superficie interna del ala, desde una orientación caudal a una caudomedial. Manipulando sólo los elementos óseos se observó que durante el rango de movimiento de elevación-depresión el húmero no presenta una rotación marcada sobre su eje (tal como sucede en neognatas voladoras), manteniendo los cóndilos distales orientados ventralmente. En cuanto el húmero se eleva y empieza a alcanzar los 90° aproximadamente, ahí se reacomoda y rota, quedando la cara craneal del húmero en sentido lateral y los cóndilos distales orientados en sentido caudal a caudoventral, a diferencia de la orientación craneal que alcanzan los cóndilos distales en neognatas voladoras.

En el caso de Tinamiformes y neognatas voladoras, el brazo se eleva y deprime con un amplio rango. A su vez, se observa que en todo su rango de elevación-depresión el húmero puede generar una rotación sobre su eje. De esta manera, cuando el húmero está totalmente extendido y paralelo al suelo, puede lograr posicionar la cara craneal del mismo en sentido craneodorsal a craneoventral y, cuando está extendido verticalmente, en una posición perpendicular al suelo, la cara craneal se puede posicionar lateral o ventrolateralmente.

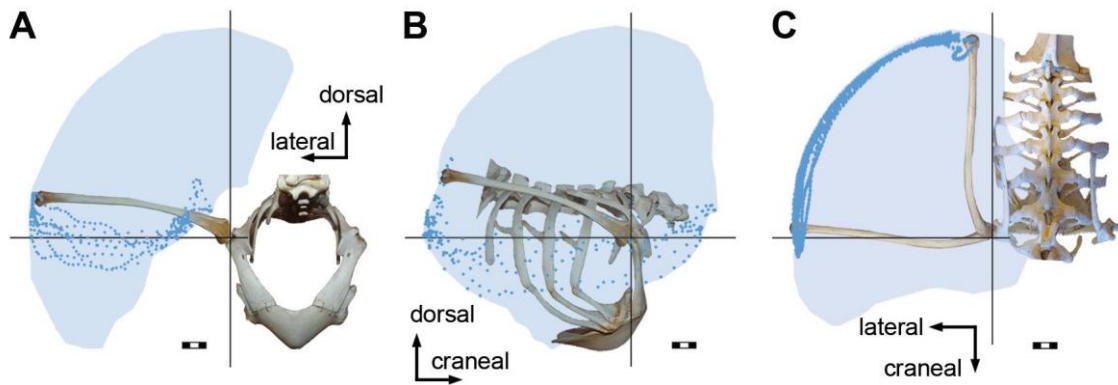


Figura 6.1. Cintura escapular y húmero derecho de *Rhea americana* en vista craneal (A), lateral (B) y dorsal (C). En cada caso se detalla el área de cobertura máxima que alcanza el húmero (área celeste) realizando movimientos amplios en la cavidad glenoides y también se grafica la trayectoria que deja el húmero durante el típico movimiento de abducción craneolateral y aducción caudomedial (n=4, puntos azules). Escalas 3 cm.

En cuanto a la articulación del codo, los movimientos entre el brazo-antebrazo alcanzaron un rango máximo de movimientos de unos 168° , variando entre los 5° en flexión total y 173° en extensión total (Fig. 6.2C). Aunque los movimientos del codo se realizan generalmente en el mismo plano, la expansión máxima podría variar en 25° , siendo la expansión en sentido craneal de unos 17° y en sentido caudal de unos 8° . Durante los movimientos naturales del ala, cuando el húmero se aduce, el antebrazo se flexiona y se inclina craneolateralmente o lateroventralmente, mientras que cuando el húmero se abduce, el antebrazo cuelga en general, perpendicularmente al húmero y al suelo.

Al manipular los elementos óseos del brazo y antebrazo de *Rhea* se observa que es amplio en ángulo de extensión y de flexión, alcanzando los 170° aproximadamente. No se observan movimientos de extensión craneal o caudal marcados del antebrazo.

En Tinamiformes y neognatas voladoras, el rango de movimientos de flexión-extensión del antebrazo también es amplio y alcanza los 170° aproximadamente. No se observan movimientos marcados de elevación o depresión del antebrazo (véase Heers et al., 2016).

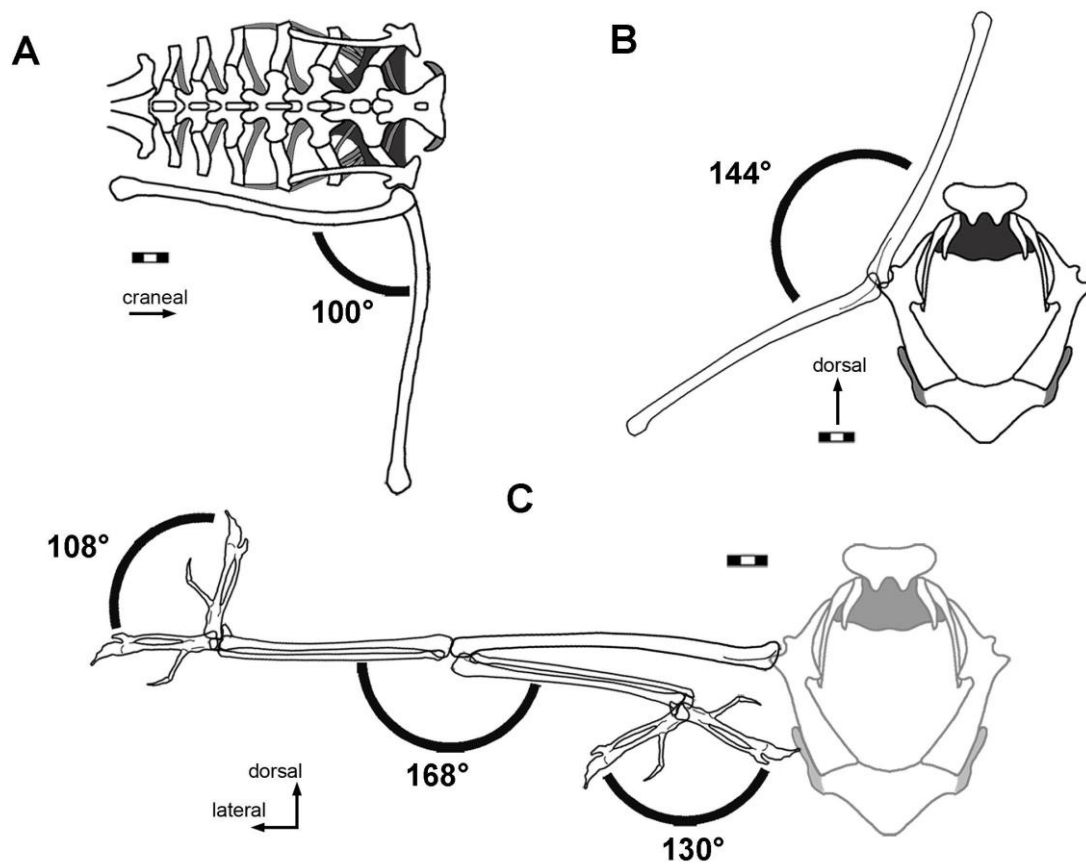


Figura 6.2. Rangos máximos de movimiento de los elementos del ala derecha de *Rhea americana*. Rango máximo de abducción-aducción del húmero (movimiento craneolateral a caudomedial) en vista dorsal (A). Rango máximo de elevación-depresión del húmero en total extensión lateral en vista craneal (B). Rango máximo de extensión-flexión del antebrazo y de la mano, en vista craneal, cuando el húmero se encuentra extendido lateralmente (C). A su vez, se indica el rango máximo de extensión-flexión de la mano, en vista craneal, cuando el antebrazo se encuentra extendido y flexionado totalmente (C). Escalas 3 cm.

El rango de los movimientos del codo en neognatas y Tinamiformes (véase Gatesy & Baier, 2005; Heers et al., 2016) durante el vuelo batido es más corta que la observada en los despliegues alares de *Rhea* (Fig. 6.2C). Esto se puede deber a diferentes razones. La principal sería por la eficiencia en el movimiento alar para generar el suficiente empuje y sustentado durante el vuelo batido. Con respecto a la morfología, es importante destacar que, durante la flexión máxima, los músculos voluminosos del brazo y el antebrazo de las aves voladoras se tocan entre sí, impidiendo un menor ángulo de flexión (Vazquez, 1992),

mientras que *Rhea* no presenta músculos tan voluminosos en el brazo y antebrazo en comparación. A su vez, durante la extensión máxima del antebrazo en aves voladoras, se producen fuerzas contrapuestas generadas por la presencia del propatagium y los músculos asociados, mientras que en *Rhea*, al no presentar propatagium, estas fuerzas están ausentes y no impiden realizar una extensión amplia y cercana a los 170° (Fig. 6.2C).

En cuanto a los movimientos de la articulación de la muñeca, en *Rhea americana* son más restringidos que los observados en la articulación del codo. El rango máximo de los movimientos de la mano alcanza unos 130°, siendo de 171° en extensión máxima y 41° en flexión máxima, alcanzándose cuando el antebrazo está totalmente flexionado (Fig. 6.2C). Cuando el antebrazo se extiende más allá de los 80° con respecto al brazo, la capacidad de flexión de la mano se reduce notablemente, impidiendo que se flexione menos de los 70-75°. Durante la máxima extensión del antebrazo-brazo, la mano alcanza 108° de extensión máxima (Fig. 6.2C).

Los movimientos de la muñeca se realizan en el plano antebrazo-mano, mientras se encuentren comprendidos entre los 41° y 90°. Cuando se genera una extensión más allá de los 90° puede observarse una supinación marcada de la mano. En consecuencia, la conformación de la articulación entre el carpometacarpo, el *os carpi radialis* y la ulna, permiten que la mano vaya rotando a medida que se extiende hasta estar cercana a los 90° de inclinación, al alcanzar la máxima extensión. Es así que pasa de presentar una posición paralela al antebrazo a tener finalmente una posición subperpendicular al mismo.

Cuando se manipularon los elementos óseos se observó un pequeño ángulo mayor de amplitud en la flexión del carpometacarpo sobre la ulna, ya que no se generaron limitaciones vinculadas al *os carpi ulnaris* ni al *os carpi radialis*, mientras que en la extensión no se observaron diferencias.

En cuanto a los movimientos de elevación-depresión que puede realizar la mano de los Tinamiformes y las neognatas voladoras, se observa que no hay una restricción específica. Los movimientos son amplios, pudiendo extender totalmente la mano y posicionarla de forma subparalela al radio, o flexionarla completamente, logrando una hiperflexión que genera que la mano se coloque por debajo de la cara ventral del antebrazo (Vazquez, 1992; 1994).

Con respecto a los movimientos de los dígitos del ala, el dígito con mayor amplitud de movimientos es el *digiti alulae*. En este caso, los movimientos que realiza son los de flexión y extensión, variando de 14° a 67°, respectivamente, con respecto al eje formado por el *os metacarpale majus*. Este rango de movimientos es similar al que Hutson & Hutson (2018) describen para *Struthio*.

Las falanges del dedo II no presentan grandes movimientos de flexión-extensión, sino más bien de abducción-aducción. En cuanto a la falange del dígito III, se flexiona y extiende ligeramente, estando más relacionada con el movimiento de la falange proximal del dígito II. En este sentido, los rangos de movimiento de estos dígitos son menores que lo indicado por Hutson & Hutson (2018) para *Struthio*.

Con respecto a la manipulación de los elementos óseos de *Rhea*, sólo el *digiti alulae* presentó un rango considerable en los movimientos de extensión-flexión. En cambio, las falanges del dedo II y del dedo III no presentaron movimientos en sentido cráneo-caudal, sino más bien, los pequeños movimientos que pudieron realizar fueron en sentido dorso-ventral.

Tanto en Tinamiformes como en neognatas voladoras, el *digiti alulae* presentó pequeños movimientos de extensión-flexión. En cuanto a las falanges del dedo II y del

dedo III también presentaron pequeños movimientos en sentido dorso-ventral, estando muy restringidos los movimientos en sentido cráneo-caudal.

Es importante destacar que *Rhea* no realiza el plegado automático de las alas, tal como Vazquez (1992) lo describió para aves neognatas voladoras. Durante las observaciones directas y manipulación de las alas de los individuos frescos se confirmó que durante los movimientos de flexión-extensión del antebrazo la mano no realiza ningún movimiento de flexión-extensión asociado, manteniendo siempre una posición relativamente perpendicular al antebrazo. Aunque sí es necesario remarcar la restricción en la flexión de la mano cuando el antebrazo y brazo se extienden totalmente.

Teniendo en cuenta que en neognatas y Tinamiformes el *propatagium* contribuye a la extensión automática de la mano durante la extensión del antebrazo, la imposibilidad de *Rhea* de realizar la extensión o el plegado automático de las alas podría extrapolarse a otros paleognatas no voladores, como *Struthio* y *Casuarius*, ya que estas especies tienen articulaciones del hombro, codo y muñeca similares y, a su vez, carecen de *propatagium*.

Del mismo modo, la circumducción de la mano que realizan las aves voladoras actuales (Vazquez, 1994) no fue observada en individuos de *Rhea* y *Struthio* vivos, ni tampoco durante la manipulación de los especímenes de *Rhea*, en concordancia con lo expuesto por Vazquez (1992; 1994). La flexión máxima que se observó en la mano de *Rhea* alcanzó los 41° y se logró al estar el antebrazo completamente flexionado (Fig. 6.2C), como se indicó anteriormente. Esta flexión es mayor que la descrita por Hutson & Hutson (2014) para *Struthio*.

MOVIMIENTOS DE LAS ALAS DE *RHEA AMERICANA* AL SUBIR PLANOS INCLINADOS

Los individuos juveniles de *Rhea* pudieron subir por la rampa caminando con sus patas por sus propios medios.

En el primer intento se colocó la rampa con un ángulo de 10° de inclinación. Todos los individuos (n=5) pudieron subir sin dificultades hasta el área de descanso. Al desplazarse por la rampa, todos los individuos subieron con las alas plegadas al cuerpo y, en algunos casos, con una separación mínima, o sea, con una pequeña extensión craneolateral del brazo.

Como era de esperar, a medida que se aumenta el ángulo de inclinación, el desplazamiento por la rampa se les dificulta a los individuos.

Durante los ascensos con inclinaciones entre los 20° a 45°, se han observado momentos en los cuales algunos individuos se frenaban y seguían la marcha caminando o efectuando pequeños saltos hacia adelante, mientras que otras veces frenaban y daban pasos hacia atrás.

Al colocar la rampa con una inclinación de 40° y 45°, hubo más dificultades para empezar a subir la rampa y para continuar el ascenso. Con este grado de inclinación sólo dos individuos pudieron completar el recorrido para alcanzar el área de descanso. Los otros tres individuos se frenaban y no podían seguir subiendo o, directamente, daban unos pasos hacia delante y luego retrocedían, volviendo a bajar hasta el suelo.

Lo más importante y llamativo fue la detección de dos comportamientos claros al subir el plano inclinado entre los 20° y 45°: 1) subir la rampa con el cuerpo inclinado hacia delante con las alas plegadas al cuerpo, sin extenderlas; y 2) subir la rampa con el cuerpo inclinado hacia delante extendiendo de forma asimétrica y asincrónica las alas, buscando en ambos casos alcanzar un punto de equilibrio (Fig. 6.3; véase

<https://digitallibrary.amnh.org/bitstreams/94062ac2-0493-42c7-83ce28ffd33478d1/download>; Novas et al., 2020).

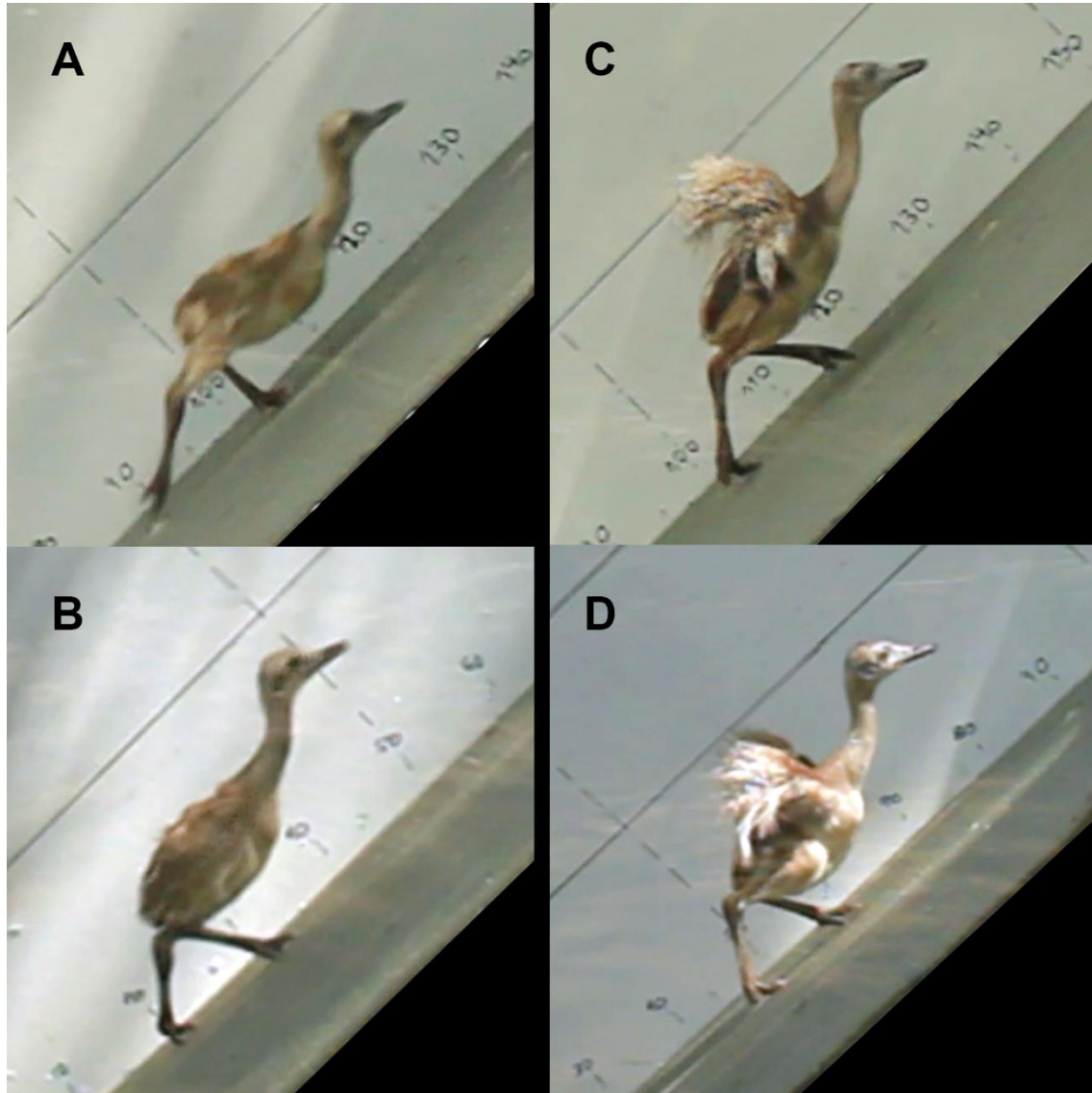


Figura 6.3. Individuos juveniles de *Rhea americana* subiendo la rampa con 45° de inclinación sin realizar movimientos de WAIR. Individuos subiendo la rampa con las alas plegadas al cuerpo (A, B) y otros individuos subiendo la rampa con las alas extendidas (C, D).

En todos los casos en que los individuos extendían sus alas, el movimiento del brazo era craneolateral y el resto del ala quedaba colgando verticalmente en forma de L, tal como

fue descrito anteriormente (véase <https://digitallibrary.amnh.org/bitstreams/94062ac2-0493-42c7-83ce28ffd33478d1/download>; Novas et al., 2020).

Los movimientos de extensión del ala no se realizaron al unísono ni tampoco fueron simétricos, más bien se observó mayoritariamente que mientras un ala se extendía, la otra quedaba plegada al cuerpo. Se entiende que dichos movimientos estuvieron vinculados al equilibrio y no a la generación de algún tipo de empuje por parte del ala. A su vez, se observó que cuando el individuo se inclinaba hacia un costado, extendía con mayor amplitud el ala del mismo lado, pareciéndose a un acto reflejo de alcanzar el suelo para frenarse con el ala más que generar un contrapeso.

En todos los casos, la extensión del ala se realizó posicionando la superficie interior del ala orientada caudalmente. En ningún caso se observó que la superficie interior de las alas se oriente ventralmente. Durante todos los ascensos, el comportamiento alar no varió con respecto a los movimientos alares típicos de abducción-aducción observados en individuos adultos de *Rhea*.

La inclinación del cuerpo hacia adelante se observó en todos los individuos durante todos los ángulos de inclinación de la rampa. Se entiende que dicha posición favorece al individuo a posicionar su centro de masa hacia delante para alcanzar el punto de equilibrio y evitando irse hacia atrás.

En ningún caso se observó algún tipo de ayuda aerodinámica realizada por las alas o sea que, ningún impulso o movimiento alar contribuyó al empuje del cuerpo o a la acción generada por los miembros posteriores a subir la rampa (véase <https://digitallibrary.amnh.org/bitstreams/94062ac2-0493-42c7-83ce28ffd33478d1/download>; Novas et al., 2020). En otras palabras, con la información obtenida durante el experimento del comportamiento al subir planos inclinados, se afirma que *Rhea*

americana, como representante de las aves paleognatas no-voladoras, no realiza el comportamiento conocido como WAIR, descrito para aves neognatas y paleognatas voladoras principalmente por Dial (2003) y complementado por Bundle & Dial (2003), Tobalske & Dial (2007), entre otros.

3. DISCUSIÓN SOBRE EL MOVIMIENTO DEL MIEMBRO ANTERIOR

MOVIMIENTOS DEL ALA EN AVES ACTUALES

Posición de las alas en reposo

Las aves actuales presentan una forma muy característica de dejar sus alas en reposo y lo realizan dejándolas plegadas al costado del cuerpo. Este comportamiento se observa en las aves actuales, tanto paleognatas como neognatas, sean voladoras o no voladoras, salvo algunas excepciones.

Los Tinamiformes y neognatas voladoras pliegan sus alas junto al cuerpo, dejando el húmero en una posición subparalela a la columna vertebral, mientras que el antebrazo y la mano se flexionan hasta su máxima capacidad (Vazquez, 1992; 1994). En *Rhea* y *Struthio*, se mantiene la postura del brazo aunque la flexión entre el antebrazo y la mano mantenga un ángulo cercano a 90° o alcance ángulos mayores, o sea, que se flexione menos que en aves voladoras.

Con respecto a las excepciones mencionadas, algunas especies de aves neognatas (e.g., Sphenisciformes) y algunas paleognatas como el kiwi (*Apteryx* sp.) y el emú (*Dromaius* sp.) no pueden lograr el mismo tipo de flexión entre los módulos del ala debido a su morfología ósea y articulación presente entre dichos módulos. De todos modos, el ala completa se pliega sobre el costado del cuerpo.

Es interesante mencionar que existen registros de aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Sapeornis*) que han quedado fosilizados con las

articulaciones conservadas, presentando sus extremidades anteriores plegadas o semiplegadas al cuerpo (Serenó & Rao, 1992; Chiappe & Qingjin, 2016). En el caso de los dinosaurios terópodos (e.g., *Deinonychus*, *Velociraptor*) el plegamiento entre el brazo y antebrazo era menor que el que presentaban las aves basales, mientras que el húmero no alcanzaba a posicionarse subparalelo a la columna vertebral y quedaba extendido levemente hacia los costados del cuerpo (Ostrom, 1969; Gishlick, 2001).

Con estos registros se puede inferir que la postura del miembro anterior flexionado total o parcialmente y plegada al cuerpo ya estaba presente en aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Sapeornis*) desde hace por lo menos 150 MA, evitando así que dichas extremidades queden colgando como ocurría en terópodos no-paravianos y paravianos basales (véase Gishlick, 2001).

Posición de las alas extendidas

Como se indicó anteriormente, el movimiento que realiza *Rhea* con sus alas no está vinculado al vuelo, limitándose a: regular la temperatura corporal, comportamientos de cortejo, y extenderse en aquellos momentos en que el ave se siente amenazada.

Cuando las alas de *Rhea* se extienden completamente, adoptan una forma de L invertida, el antebrazo queda perpendicular al suelo y la superficie ventral se orienta caudalmente (véase Lowe, 1928; Raikow, 1968; 1969), en claro contraste con lo que sucede en aves Tinamiformes y neognatas voladoras, ya que cuando éstas extienden completamente sus alas para planear, realizar el vuelo batido o el WAIR, la superficie alar se orienta ventralmente (Poore et al., 1997b; Novas et al., 2020).

Movimiento general del brazo

Rhea realiza un clásico movimiento de abducción-aducción del ala generando un arco craneolateral-caudomedial y dejando la superficie interna del ala orientada caudalmente. Si bien no está vinculado al desplazamiento de los individuos, se asemeja al movimiento de abducción-aducción del brazo que realizan los reptiles como, por ejemplo, el *Alligator* (véase Hutson & Hutson, 2013). En el caso de este reptil, el rango de movimiento de abducción-aducción del húmero es menor que el observado en *Rhea*, alcanzando los 85° aproximadamente, según Hutson & Hutson (2013). Lo interesante aquí es que tanto en *Rhea* como en *Alligator*, cuando el húmero recorre el arco de movimiento caudomedial a craneolateral, orienta sus cóndilos ventralmente, o sea que el eje mayor de ambos cóndilos queda posicionado de forma paralela o subparalela al suelo. Cabe destacar que, durante el movimiento de abducción, el *Alligator* genera una rotación de pronación del húmero, donde la orientación craneoventral de sus cóndilos en total aducción cambia, pasando por una orientación ventral cuando el húmero queda extendido y perpendicular a la columna vertebral, hasta que queda totalmente abducido con sus cóndilos orientados caudoventralmente (véase Hutson & Hutson, 2013).

Esta característica se distingue claramente de lo observado para aves voladoras, donde la orientación de los cóndilos del húmero es mayormente craneal.

Por consiguiente, el característico ciclo de aleteo batido realizado por diferentes aves voladoras y descrito por Dial et al. (1991), Dial (1992), Gatesy & Baier (2005), Tobalske & Dial (2007), Baier et al. (2013), Heers et al. (2016), entre otros autores, no puede ser llevado a cabo por *Rhea americana*.

Aquí se demuestra que, el movimiento alar predominantemente dorso-ventral que realizan las aves voladoras, con la superficie alar orientada ventralmente, no puede ser realizado por *Rhea*, ni durante los comportamientos alares naturales que fueron indicados

por Muñiz (1885), Cho et al. (1984), Gasparri (2016) y Novas et al. (2020), ni manipulando las alas de individuos frescos, como se indicó anteriormente. De hecho, cuando los individuos de *Rhea* extienden sus alas lateralmente, no lo realizan al unísono, sino que lo hacen de manera asincrónica e incluso de forma asimétrica (Muñiz, 1885; Gasparri, 2016; Novas et al., 2020), manteniendo la superficie interna alar orientada caudalmente. En consecuencia, el comportamiento alar y la trayectoria que realiza el húmero de *Rhea* durante el movimiento de abducción-aducción no es la misma que la que presentan las aves voladoras actuales.

Además, existen correlaciones osteológicas y miológicas asociadas al movimiento craneolateral-caudomedial del ala de *Rhea*. Como se ha indicado anteriormente, la amplitud de los movimientos que presenta el húmero de *Rhea* es mayor al que realizan las aves voladoras actuales, tanto durante su vuelo batido rápido como lento (véase Rayner, 2001). *Rhea* no realiza un ciclo de batido como el que efectúan las aves voladoras, ya que el característico movimiento de abducción-aducción del húmero lo realiza en sentido craneolateral-caudomedial. Esto se explica por la forma de copa ovalada e inclinación que presenta la cavidad glenoides, tal como señalaron Agnolín et al. (2019) y Novas et al. (2020). La morfología e inclinación subvertical de la cavidad glenoides en *Rhea* y en las paleognatas no-voladoras, impide los clásicos movimientos dorso-ventrales del húmero que realizan las aves voladoras actuales (véase Poore et al., 1997b; Gatesy & Baier, 2005). Por otro lado, es importante mencionar la posición que ocupan las áreas de origen de los dos músculos más relevantes en el batido ventral y dorsal del húmero, el *m. pectoralis* y el *m. supracoracoideus* respectivamente. Ambos músculos se encuentran ubicados craneoventralmente con respecto a la cavidad glenoides mientras que, en aves voladoras actuales, el área de origen de estos músculos está más

expandida y ocupa gran parte del esternón y parte de las costillas, ubicándose caudoventralmente a la cavidad glenoides. La presencia del canal trióseo y la gran expansión del *processus acrocoracoideus*, en Tinamiformes y en neognatas, permite que el tendón del *m. supracoracoideus* conforme una suerte de polea, promoviendo la elevación del húmero. En este sentido, la ausencia de un *processus acrocoracoideus* bien desarrollado en *Rhea* y la orientación craneal del canal supracoracoideo evitan que el *m. supracoracoideus* actúe como una polea. En tanto que el particular origen/inserción de los *mm. pectoralis* y *supracoracoideus*, permite a éstos músculos generar principalmente una acción de protracción del húmero. A su vez, como se indicó en el Capítulo 5, ambos músculos presentan un volumen significativamente menor al que presentan las aves voladoras actuales (Lo Coco et al., 2022). De este modo, el *m. supracoracoideus* protruye principalmente el húmero y el *m. pectoralis* protrae y abduce el ala. Por último, el *m. supracoracoideus* no rota el húmero cuando se activa y, por lo tanto, no genera el cambio de orientación de la superficie interna del ala que las aves voladoras realizan durante el *upstroke* o batido ascendente. Por otro lado, la posición de origen del *m. latissimus dorsi p. caudalis* y su gran volumen son indicativos de la relevancia de este músculo en la función de retracción del húmero en *Rhea*.

Todos estos rasgos osteológicos y miológicos en la cintura escapular y el ala de *Rhea* explican el movimiento craneolateral-caudomedial y, por otro lado, la ausencia del movimiento dorso-ventral del ala observado en las aves voladoras.

Movimiento general del brazo-antebrazo

El rango de extensión entre el antebrazo y el brazo en *Rhea* es mayor que el observado en aves voladoras (véase Gatesy & Baier, 2005). A su vez, el rango de extensión y flexión del antebrazo observado en *Rhea* fue mayor al que Hutson & Hutson

(2012) describieron para otra paleognata no-voladora, *Struthio*, y para el cocodrilo *Alligator*. En *Rhea* el valor máximo fue de 168°, mientras que para *Struthio* y para *Alligator* se alcanzó un valor máximo de 149° y de 114°, respectivamente (Hutson & Hutson, 2012).

Esto podría deberse a la ausencia de *propatagium* en *Rhea* y en *Struthio* que favorecería al mayor rango de extensión del antebrazo. En aves voladoras hay mayor resistencia y tensión producida por los tendones del *propatagium* y musculatura asociada, ya que no existen características óseas distintivas que impidan una extensión mayor.

En cambio, la articulación del codo de los reptiles *Crocodylia* presenta más restricciones para extender el antebrazo (e.g., *Alligator*; Hutson & Hutson, 2012) con respecto a las aves. Mientras *Alligator* alcanza aproximadamente 120° de extensión sin dislocarse (Hutson & Hutson, 2012), *Rhea* y *Struthio* alcanzan aproximadamente unos 170° - 180° sin que se disloque el codo.

La articulación del húmero y del radio/ulna muestra algunos rasgos significativos que diferencian a *Rhea* de las aves neognatas. En primer lugar, el eje proximal y distal de las superficies articulares del húmero son subperpendiculares en *Rhea* y, por lo tanto, el extremo distal es craneoventralmente oblicuo con respecto al extremo proximal (véase Fig. 4.8B). Esta torsión del húmero, entre la articulación proximal y distal, hace que, en la abducción lateral del húmero, el antebrazo esté orientado ventralmente (Lowe, 1928). De este modo, la palma de la mano queda orientada caudalmente-caudoventralmente. A su vez, la cara radial del antebrazo se pliega sobre la cara ventral del húmero.

Por el contrario, en aves neognatas, el eje principal del cóndilo articular del húmero es subparalelo al eje principal del extremo distal y, por lo tanto, cuando el húmero está totalmente extendido, el antebrazo se orienta cranealmente y con la palma de la mano

orientada ventralmente. Al flexionarse el antebrazo, la cara craneal (o radial) se pliega sobre la cara craneal del húmero.

Movimiento general del antebrazo-mano

En *Rhea* se observó que el rango de extensión entre la mano y el antebrazo es similar al que presenta *Struthio* (Hutson & Hutson, 2014), aunque el ángulo de extensión-flexión es mayor en *Rhea* (108°, Fig. 6.2C) que en *Struthio* (79°, véase Hutson & Hutson, 2014). De todos modos, ambas aves paleognatas presentan un reducido rango de movimiento de la mano en relación con aves voladoras, con respecto a lo descrito por Vazquez (1992; 1994) para neognatas voladoras. La diferencia radica puntualmente en la morfología de los elementos óseos de la muñeca de estas últimas, que restringen su flexión y la capacidad de realizar la circumducción de la mano. Esta particular hiperflexión de la mano que realizan las aves voladoras, permite que ésta se ubique por sobre la cara dorsal del antebrazo, posicionando las plumas primarias por sobre las secundarias (Vazquez, 1992; 1994). Este movimiento se puede apreciar claramente durante el plegado del ala, donde las plumas del ala quedan ubicadas en distintos planos. A su vez, dicho movimiento de circumducción también es esencial durante los movimientos vinculados al vuelo batido, permitiendo que la superficie interna de las plumas de la mano tome una orientación distinta durante la elevación del ala.

Por otro lado, en los movimientos de extensión de la mano también se observan diferencias entre paleognatas no-voladoras y neognatas. Cuando *Rhea* va extendiendo el antebrazo, sobrepasando los 80° con respecto al brazo, la mano se encuentra más limitada para flexionarse sobre el antebrazo (Fig. 6.2C). En este caso existen tensiones musculares y tendinosas que evitan una flexión mayor, ya que no depende exclusivamente de la

estructura ósea. Los músculos que podrían estar generando tensiones importantes son los que participan de la extensión de la mano y se originan en el extremo del húmero. En este caso serían dos, el *m. extensor carpi ulnaris* y el *m. extensor carpi radialis*, que se insertan en la cara caudal y craneal del carpometacarpo respectivamente.

Plegamiento automático de las alas

Las aves voladoras actuales desarrollaron un mecanismo muy eficaz para realizar el vuelo batido, el plegado automático de las alas. Se trata de un movimiento sincrónico de las alas en el cual el ave extiende o flexiona el antebrazo y la mano de forma automática debido a la acción complementaria de tendones, músculos y a características osteológicas particulares presentes en la articulación del codo y la muñeca (véase Vazquez, 1992; 1994). Este movimiento automático del ala es importante durante el vuelo batido porque reduce el costo energético durante el aleteo, pero también ayuda a coordinar la elevación y depresión del ala (Vazquez, 1992). En este sentido, Vazquez (1994) exploró y explicó en un esclarecedor trabajo la función de este movimiento automático y su importancia para el vuelo batido.

Durante la manipulación de ejemplares de *Rhea*, no se observó el plegado automático de las alas, ni en la flexión ni en la extensión del brazo. Esta condición podría estar relacionada con la falta de varios requisitos osteológicos indicados por Vazquez (1994). En aves neognatas, se distinguen dos articulaciones distintas entre el antebrazo y la mano. La primera es el movimiento del radio, *os carpi ulnaris*, *os carpi radialis* y la mano respecto a la ulna. La segunda es el movimiento de la mano con respecto a la ulna, el radio y ambos carpales.

La primera articulación es posible principalmente debido a rasgos clave en la morfología del brazo, el antebrazo y los huesos de la muñeca (Vazquez, 1994). En las

neognatas, durante la flexión del antebrazo, el desplazamiento distal del radio con respecto a la ulna empuja distalmente el *os carpi radialis*, que sucesivamente empuja caudalmente el carpometacarpo y el *os carpi ulnaris*. Durante este desplazamiento del radio, la mano se flexiona automáticamente con respecto a la ulna (Fig. 6.4; véase Vazquez, 1992). Esto es posible porque durante la flexión del antebrazo, el cóndilo dorsal del húmero empuja el radio distalmente. El cóndilo dorsal es más grande y extendido cranealmente respecto al cóndilo ventral, generando una articulación desigual con el radio y la ulna, respectivamente. En cambio, *Rhea* tiene el desarrollo opuesto de los cóndilos distales del húmero, estando el cóndilo ventral más desarrollado que el dorsal. Aunque esta diferencia indica a priori que el radio no se desplaza durante la flexión del antebrazo, se puede apreciar un ligero desplazamiento del radio cuando se manipula a los ejemplares. No obstante, este movimiento del radio es mínimo.

Además del desplazamiento del radio, dos rasgos morfológicos en la muñeca de las neognatas son importantes para realizar el plegado automático del ala.

En primer lugar, el *os carpi radialis* presenta una profunda concavidad proximal para la articulación con el radio (véase Vazquez, 1992). Esta concavidad se superpone a todo el extremo distal del radio y se articula con éste durante todos los movimientos de flexión y extensión del ala. En *Rhea*, en cambio, el *os carpi radialis* presenta una concavidad articular craneal que sólo está en contacto con la facie caudal del extremo distal del radio que no empuja al *os carpi radialis*, sino que se desliza sobre el mismo (Fig. 6.4A, B).

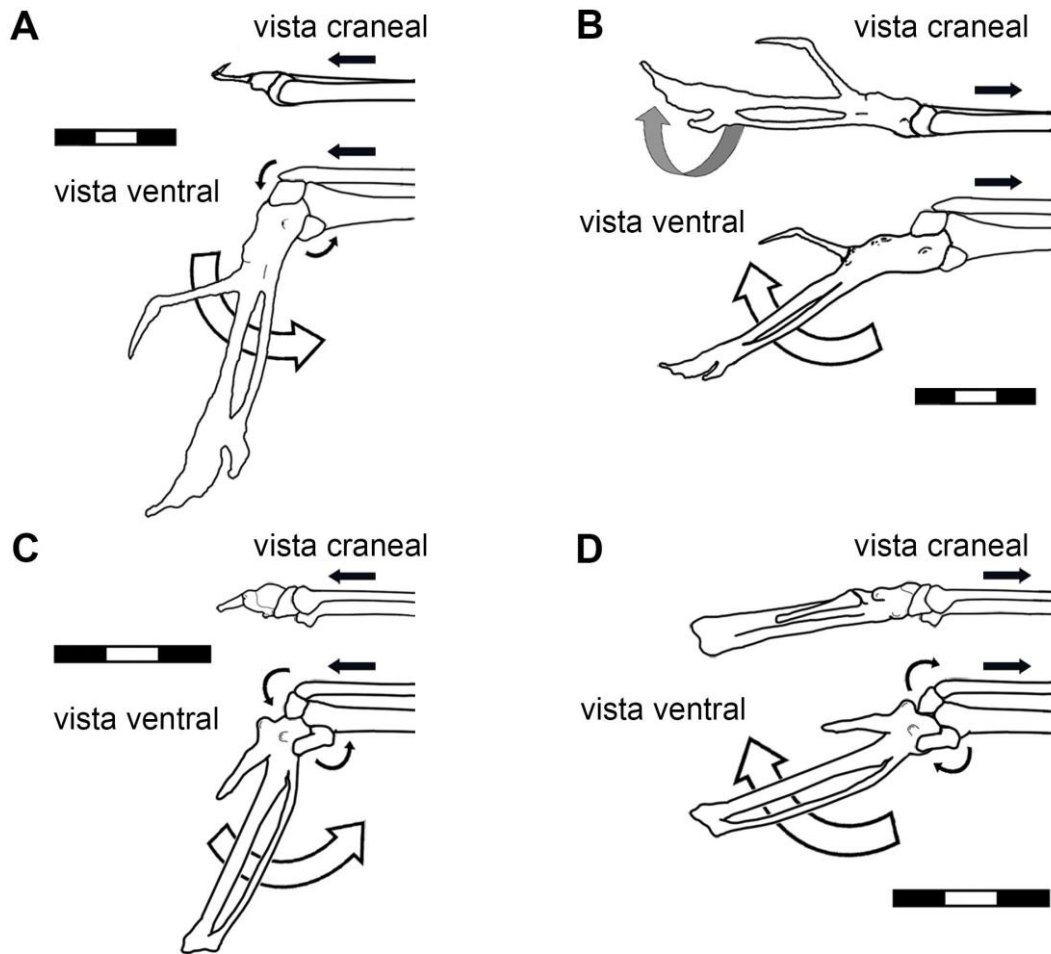


Figura 6.4. Movimientos de la mano derecha de *Rhea americana* (A, B) y de *Tyto furcata* (C, D) durante la flexión (A, C) y extensión (B, D) de la misma. Las flechas negras indican los movimientos del radio, *os carpi radialis* y del *os carpi ulnaris*. Las flechas blancas indican los movimientos del carpometacarpo y las flechas grises muestran la exagerada supinación en *Rhea* (B). Escalas 3 cm.

En segundo lugar, la articulación entre el *os carpi radialis* y la ulna es restringida en *Rhea*, mientras que es más amplia en las neognatas (Fig. 6.4).

La segunda articulación se produce sólo por la acción de los músculos, aunque los rasgos osteológicos son claves y permiten este tipo de movimiento de la muñeca. A continuación, se enumeran y exploran los músculos y rasgos osteológicos que intervienen en la articulación del ala:

- 1- Los tendones propatagiales son importantes para la extensión automática de la mano en las aves voladoras (Vazquez, 1994; Carpenter, 2002). Cuando se

extiende el antebrazo, estos tendones tiran al mismo tiempo del *processus extensorius* del carpometacarpo y extienden la mano. La ausencia del *propatagium* y de los músculos asociados (*mm. pectoralis propatagialis* y *deltoideus propatagialis*) en *Rhea* es un rasgo importante que apoya la falta de extensión automática del ala.

2- Durante el vuelo batido, el *m. flexor carpi ulnaris* de las aves voladoras juega un rol importante en la flexión automática de la mano (Vazquez, 1994; Carpenter, 2002). Este músculo tira proximalmente del *os carpi ulnaris* de la muñeca cuando se activa, complementado por la acción de la polea humeroulnar. Aunque en *Rhea* este músculo muestra algunas similitudes con las neognatas voladoras y los Tinamiformes, es notable que el *m. flexor carpi ulnaris* no puede realizar la flexión automática de la muñeca. Es posible que la conformación de la articulación antebrazo/muñeca sea limitante para la flexión automática de la mano. Teniendo en cuenta que el *os carpi ulnaris* tiene una forma particular y tiene una posición ventral en la articulación de la muñeca (no caudalmente como en las neognatas) y el extremo distal de la ulna tiene una forma cóncava (en lugar de convexa como las aves voladoras) está claro que la flexión de la mano está limitada físicamente. Por lo tanto, esta limitación explica la imposibilidad de realizar una hiperflexión y la circumducción de la mano.

3- El *m. extensor carpi ulnaris* (*m. extensor metacarpi ulnaris*, sensu Vazquez, 1994) es un músculo que flexiona la mano en las aves neognatas, aunque este músculo deriva de un grupo de músculos extensores (de ahí su nombre; George & Berger, 1966). En *Rhea*, el *m. extensor carpi ulnaris* se origina en la superficie dorsocaudal del extremo distal del húmero, pasa distalmente por

un canal tendinoso en la muñeca y se inserta dorsalmente en el *processus intermetacarpale* del carpometacarpo. El carpometacarpo se extiende cuando este músculo se contrae y, por lo tanto, no contribuye a la flexión automática de la mano, al contrario de lo que sucede en neognatas. Este movimiento está en concordancia con el reportado por Wustinger et al. (2006) para *Struthio* y probablemente el mismo es realizado por otras paleognatas no voladoras.

4- En las neognatas, el *m. extensor digitorum communis* es un músculo importante que contribuye a la extensión automática, cuando extiende la mano junto con el antebrazo. Sin embargo, este músculo está ausente en *Rhea* y, por lo tanto, es otro carácter que no contribuye a la extensión automática del ala en esta especie.

5- El *m. extensor carpi radialis* extiende el carpometacarpo durante la extensión del antebrazo, durante la transición del movimiento ascendente-descendente (*upstroke-downstroke*) del ala en aves voladoras (Dial, 1992; Vazquez, 1994). En *Rhea*, este músculo también extiende el carpometacarpo, pero no está necesariamente relacionado con la extensión del antebrazo. Además, como se mencionó anteriormente, cuando el *m. extensor carpi radialis* extiende el carpometacarpo también lo supina.

Todas las características óseas y musculares mencionadas anteriormente contribuyen a explicar la falta del plegado automático de las alas en *Rhea americana*. Esto es consistente con las características de los músculos extensores y flexores de la mano, que son más carnosos, menos tendinosos en comparación con los de las aves voladoras. Esta característica de *Rhea* está relacionada con la falta de tendones en los

extremos de inserción, que facilitarían la flexión/extensión automática de la mano, como sí ocurre en las aves voladoras actuales.

Por último, una de las posiciones más llamativas que presenta la mano de *Rhea* es cuando se extiende más allá de los 80°. Una vez superado este ángulo de extensión, la superficie ventral de la mano va adquiriendo una posición subperpendicular a la superficie ventral del antebrazo. Esta disposición se explica principalmente por la torsión del carpometacarpo, por la particular articulación con la ulna y por la función de supinación que ejerce el *m. extensor carpi radialis*. Esta disposición difiere de la que presentan las aves voladoras, las cuales mantienen la misma orientación entre la superficie ventral del antebrazo y la mano, permitiendo que las plumas remiges primarias estén orientadas caudalmente.

MOVIMIENTOS DE LAS ALAS AL SUBIR PLANOS INCLINADOS

Durante el experimento para observar el comportamiento de las alas de *Rhea* al subir planos inclinados se pudo observar que los individuos no son capaces de propulsarse o ayudarse con sus alas cuando ascienden por planos inclinados, o sea, no realizan el comportamiento de WAIR descrito por Dial (2003), Bundle & Dial (2003); Tobalske & Dial (2007); Dial et al. (2008) y Dial et al. (2016) para aves voladoras. Esto mismo concuerda con lo mencionado por Davis (2005) y descrito y ampliado por Novas et al. (2020). Fue justamente Davis (2005) quien indicó que este comportamiento tampoco lo realizan otras aves paleognatas no voladoras (e.g., *Struthio* y *Dromaius*) mientras que Dial et al. (2008) habían propuesto que las paleognatas lo realizaban, a partir de la evidencia recabada en el tinámido *Eudromia elegans*. En este sentido, se puede afirmar que en paleognatas no voladoras, las alas no cooperan aerodinámicamente con las

extremidades posteriores para ascender planos inclinados (Davis, 2005; Novas et al., 2020) o rectos, sólo se extienden lateralmente y por separado, más parecido a una acción refleja ante una caída que una acción para estabilizar el cuerpo.

Llamativamente, un comportamiento similar se ha registrado también cuando los individuos corren de forma recta o en zig-zag, extendiendo sus alas alternativamente en forma asincrónica y asimétrica (Muñiz, 1885; Cho et al., 1984; Gasparri, 2016, Novas et al., 2020).

La información aquí obtenida acerca del comportamiento de *Rhea* al subir planos inclinados y la imposibilidad de realizar WAIR no implica que las hipótesis propuestas por Dial (2003), Dial et al. (2008) y Heers & Dial (2012) no sean válidas.

Más bien, esta información permite cuestionarnos las extrapolaciones directas que se realizan desde las aves voladoras actuales altamente especializadas para el vuelo batido a los taxones fósiles.

4. CONCLUSIONES SOBRE EL MOVIMIENTO DEL MIEMBRO ANTERIOR

La información recabada en este capítulo demuestra que las características morfológicas presentes en paleognatas no-voladoras y, en particular en *Rhea*, proporcionan puntos de origen muscular, disposiciones musculares, vectores de fuerzas musculares y articulación del húmero con trayectorias diferentes a las que presentan las aves voladoras actuales. En este sentido, aquí se confirma que la anatomía ósea y muscular encausa los movimientos del brazo y, por ende, los movimientos y los vectores de fuerza de aleteo típicos de *Rhea* y otras paleognatas no-voladoras, como lo es *Struthio*, son claramente diferentes a los que llevan a cabo las aves voladoras actuales.

El típico movimiento de abducción-aducción de las alas de *Rhea* es asimétrico, pudiendo ser sincrónico aunque generalmente asincrónico. Este movimiento se genera en

sentido craneolateral-caudomedial y se explica por la conformación de la cintura escapular, el pequeño desarrollo y ubicación del proceso acrocoracoides y, en especial, la forma ovalada e inclinación subvertical de la cavidad glenoides (Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020). Esto es claramente diferente a los movimientos dorso-ventrales sincrónicos y enérgicos que realizan las aves voladoras para lograr empuje y sustento durante su desplazamiento aéreo (véase Gatesy & Baier, 2005). Este movimiento se explica en parte por la conformación de la cavidad glenoides en forma de silla de montar, su orientación laterodorsal y la inclinación horizontal que presenta su eje mayor, sumado al gran desarrollo que presenta el proceso acrocoracoides, la disposición del canal trióseo y el gran volumen de los músculos pectorales (*mm. pectoralis* y *supracoracoideus*).

A su vez, cabe recalcar que cuando *Rhea* extiende completamente sus alas lo realiza con la superficie interna del ala orientada caudalmente, al contrario de lo que sucede con las neognatas y tinámidos voladores, los cuales posicionan la superficie interna en dirección ventral durante la extensión máxima y durante el aleteo.

En otras palabras, el típico ciclo de batido que realizan las aves voladoras (Gatesy & Baier, 2005) no lo llevan a cabo *Rhea* ni otra paleognata no-voladora.

Por otro lado, la función principal que cumplen los músculos más importantes involucrados con el vuelo batido, el *m. pectoralis* y el *m. supracoracoideus*, es la de deprimir y de elevar el húmero, respectivamente. En *Rhea*, en cambio, ambos músculos protraen el húmero, siendo el *m. pectoralis* quien contribuye también en la depresión. Este movimiento en *Rhea* no necesita realizarse con gran fuerza o velocidad ya que tiene, más bien, una función principalmente postural (Rosser & George, 1985) en vez de locomotora. Por ende, el volumen que presentan ambos músculos es muy reducido en comparación con el que presentan las aves voladoras, que sí necesitan de la energía de dichos músculos para su desplazamiento.

Los movimientos amplios del brazo-antebrazo que puede llevar a cabo *Rhea* están asociados a la ausencia del *propatagium*, junto a la imposibilidad también de realizar la extensión o plegamiento automático del ala. Los músculos que intervienen en la extensión y plegado del ala tanto en Tinamiformes, como en neognatas, generan una concordancia en los movimientos de los tres módulos (brazo, antebrazo, mano) que no es observada en *Rhea*.

En este sentido, la conformación ósea de la muñeca de *Rhea* restringe los movimientos de flexión, impidiendo alcanzar la flexión (menor a los 40°) o hiperflexión de la mano que logran las aves voladoras y la circumducción, cuando posicionan la mano por debajo del antebrazo.

La información recolectada durante el experimento del comportamiento, donde los individuos juveniles de *Rhea* ascendieron por planos inclinados, nos muestra que los ejemplares pueden subir planos inclinados con cierta dificultad. Al hacerlo, presentan dos comportamientos distintivos: con las alas plegadas al cuerpo, o bien, extendiendo sus alas asincrónica y asimétricamente, nunca al unísono. De hecho, cuando el individuo acercaba el pecho hacia el suelo o se ladeaba, extendía el ala del lado donde se ladeaba, más bien como una forma refleja de frenar la posible caída o acercamiento al suelo.

Por ende, se confirma que *Rhea* no contribuye con sus alas al movimiento ascendente del individuo por planos inclinados, coincidiendo con Davis (2005), Schaller (2008) y Novas et al. (2020). Esta evidencia es un contraejemplo a la propuesta de Dial et al. (2008) para todas las paleognatas, apoyándose en la descripción del comportamiento observado en neognatas y Tinamiformes.

De esta forma, tanto *Rhea* como otras paleognatas no-voladoras se posicionan como un claro contraejemplo de las aves voladoras actuales a la capacidad de realizar el

WAIR, o sea, de generar empuje con sus alas para ayudar al desplazamiento por un plano inclinado (Davis, 2005; Novas et al., 2020). Es necesario plantear dos escenarios posibles que intenten explicar este comportamiento. Cabe recordar que el grupo de las paleognatas no-voladoras o ratites, tuvo antecesores voladores y perdió la capacidad de vuelo en uno o varios eventos (Harshman et al., 2008; Phillips et al., 2010; Faux & Field, 2017). Es por esto, que la incapacidad de realizar WAIR podría estar relacionada a los múltiples cambios morfológicos de la cintura pectoral y ala, con la consiguiente pérdida del vuelo. Otro escenario posible sería el que dicha capacidad no estaba presente en antecesores lejanos de paleognatas, proponiendo que desde fines del Período Cretácico (65-60 MA) hubo grupos de aves que realizaban WAIR y otros grupos que estaban incapacitados en realizarlo.

Aquí se provee información novedosa y detallada de los movimientos característicos de las aves paleognatas no-voladoras actuales, que las diferencian y resaltan de las características y de los movimientos complejos que llevan a cabo las aves voladoras durante su vuelo batido.

Con todas las observaciones aquí realizadas sobre *Rhea americana*, se complementan las observaciones históricas realizadas para la especie por Darwin (1839) y Muñiz (1885), y las menciones más recientes de Cho et al. (1984) y Gasparri (2016) sobre el tipo de movimiento alar que presenta esta especie tan particular de paleognata no-voladora.

CAPÍTULO 7

CAPACIDAD DE VUELO EN TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES BASALES

1. INTRODUCCIÓN

Desde el descubrimiento del *Archaeopteryx*, la mayoría de los trabajos que indagaron la evolución del vuelo aviano utilizaron como modelo de referencia a las aves voladoras vivientes. El hecho de que *Archaeopteryx* tuviera plumas complejas y alas desarrolladas no solo ubicaba a este taxón dentro de Aves, sino que automáticamente se lo consideraba un animal volador. Si bien no es errado este enfoque, es necesario remarcar aquí que los Avialae no-Ornithothoraces mesozoicos han sido históricamente comparados con aves voladoras altamente derivadas (Goslow Jr. et al., 1989; Dial, 2003), cuya anatomía ósea es sustancialmente diferente de las aves basales. Ostrom (1976) fue muy enfático en indicar (y demostrar cabalmente) que *Archaeopteryx* carecía de la amplia mayoría de las transformaciones osteológicas y musculares que permiten a un ave viviente mantenerse en vuelo. En base a esto, Ostrom (1976) llegó a sostener que *Archaeopteryx* era incapaz de volar y que sus hábitos eran predominantemente terrestres, ideas defendidas por diversos autores (e.g., Senter, 2006a; Novas et al., 2021). En este contexto, las alas de *Archaeopteryx* fueron interpretadas por Ostrom (1974a) como abanicos adaptados a la captura de insectos.

La capacidad de vuelo de *Archaeopteryx* no solo fue puesta en dudas por Ostrom, sino también manifestó sus reservas acerca de los movimientos que el miembro anterior era capaz de realizar. Entre las características más notables de las que carece *Archaeopteryx* incluyen al gran desarrollo del proceso acrocoracoides o tubérculo biceps, la orientación de la cavidad glenoides, la función que cumpliría el *m. supracoracoideus* y el rango de movimiento hacia arriba y abajo de las alas. De esta forma, se sostuvo que

el aleteo de recuperación (es decir, cuando el húmero se eleva) de *Archaeopteryx* no superaba por encima del nivel de la columna vertebral (Ostrom; 1976; Senter, 2006a).

Aquí se sustentan las ideas propuestas de Ostrom (1976), Jenkins Jr. (1993) y Senter (2006a), pero también es importante tener en cuenta el rango del aleteo y la dirección de la trayectoria en que son batidas las alas.

2. RESULTADOS

La información actualmente disponible muestra claramente que la adquisición del vuelo batido como se le conoce en las neornites vivientes fue precedida (en el curso de la evolución de los terópodos pennaraptores) por una secuencia compleja de cambios anatómicos e innovaciones funcionales. Los rasgos que durante mucho tiempo fueron considerados distintivos de las aves (i.e., brazos alargados y presencia de distintos tipos de plumas) son constatados en diversos clados de terópodos no-avianos (Xu et al., 2017).

La presente tesis doctoral aporta novedades acerca de la postura de los brazos en paravianos basales lo cual contribuye a comprender aspectos pocos conocidos sobre la adquisición temprana del vuelo activo, a la vez que sirven de advertencia a aquellas hipótesis que sencillamente extrapolaron posturas alares a partir de aves vivientes altamente derivadas, a las aves basales del Jurásico y Cretácico. Hasta la fecha se han realizado pocos estudios y abordajes como el que aquí se propone (véase Nicholls & Russell, 1985; Jenkins Jr., 1993; Gishlick, 2001; Carpenter, 2002; Jasinowski et al., 2006; Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020), utilizando a las paleognatas no-voladoras como modelos vivientes para extrapolar los movimientos de sus miembros anteriores a aquellos de los dinosaurios paravianos y aves basales mesozoicas. Como ha sido expuesto anteriormente, la idea de establecer a las paleognatas no-voladoras como modelo experimental se basa en las similitudes osteológicas que su cintura pectoral y miembro

anterior comparten con paravianos no-avianos y aves basales (véase Novas et al., 2020; Novas et al., 2021).

Las ratites no-voladoras actuales presentan una postura alar muy diferente a la del resto de las aves vivientes: sus antebrazos y manos cuelgan ventralmente cuando el húmero está en abducción horizontal máxima, orientación caudal de la superficie interna del ala. En consecuencia, los movimientos del ala difieren de los de las aves vivientes voladoras en que el arco de aducción-abducción es predominantemente cráneo-caudal, en lugar de dorso-ventral. Esta diferencia en la postura y los movimientos de las alas se traduce en última instancia en la diferente forma y posición de la cavidad glenoides, cuyas porciones escapular y coracoidea son subiguales en tamaño y ocupan el mismo plano dorsoventral.

Archaeopteryx y el resto de terópodos paravianos basales (e.g., *Buitreraptor*, *Microraptor*, *Sinornithosaurus*; Xu, 2002; Novas et al., 2018; Agnolín et al., 2019) comparten con *Rhea* una morfología muy similar de la cintura pectoral, con la cavidad glenoides orientada lateralmente y con el eje mayor subvertical. En aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Anchiornis*) la cavidad glenoides retuvo la orientación lateral observada en otros paravianos basales (e.g., *Buitreraptor*), y con ambas secciones (escapular y coracoidal) subiguales en tamaño y alineadas en el mismo plano dorsoventral (Jenkins Jr., 1993; Baier et al., 2007; Novas et al., 2018; Agnolín et al., 2019). La manipulación de huesos de paravianos basales (i.e., *Buitreraptor*) muestra movimientos predominantemente craneodorsales a caudoventrales, similares a los descritos anteriormente para *Rhea* y *Struthio*. La semejanza general de la cintura pectoral y el húmero de paravianos basales (e.g., *Buitreraptor*, *Bambiraptor*, *Deinonychus*; Ostrom, 1969; Burnham, 2004) preservados tridimensionalmente y aves basales (e.g., *Archaeopteryx*; Ostrom, 1976) preservadas bidimensionalmente en lajas sugieren que

estas últimas conservaron casi la misma postura básica de las extremidades anteriores y la misma amplitud de movimientos que otros paravianos basales. Aparte de la orientación de la cavidad glenoides, los paravianos y aves basales se parecen a las ratites actuales en la presencia de un esternón sin quilla, un coracoides con proceso acrocoracoides o tubérculo bíceps mucho menos desarrollado que en las aves neognatas y la falta de canal trióseo, lo que sugiere un escaso desarrollo de la masa muscular tanto del *m. pectoralis* como del *m. supracoracoideus*. En cuanto a este último músculo, el proceso acrocoracoides menos desarrollado no modificaba el curso del *m. supracoracoideus*, de modo que la contracción de este músculo producía (en paravianos basales, incluido *Archaeopteryx*) un movimiento hacia delante (no hacia arriba) del húmero, es decir, un movimiento claramente diferente de la función elevadora del ala que cumple el *m. supracoracoideus* en aves voladoras vivientes (Ostrom, 1976; Novas et al., 2021).

La ausencia en *Archaeopteryx* y *Anchiornis* de una cavidad glenoides con características actuales, o sea, "rotada" (con la superficie coracoidea orientada dorsalmente) sugiere que estas aves basales no alcanzaron la amplitud de movimientos de las extremidades anteriores, ni la trayectoria del húmero sobre la glenoides, como ocurre característicamente en las aves voladoras actuales (Ostrom, 1976; Poore et al., 1997b; Novas et al., 2021).

A la posición que adquirirían las alas de las aves basales, debemos sumar ahora el rango de movimientos. Teniendo en cuenta las reconstrucciones de la cintura escapular de *Deinonychus* sobre la caja torácica (Gishlick, 2001), el rango de movimientos que efectuaba el húmero de este paraviano habría sido menor a la descrita aquí para *Rhea* y para otras aves neognatas (Gatesy & Baier, 2005). A su vez, los movimientos característicos de abducción-aducción inferido para *Deinonychus* serían más amplios que los descritos para *Alligator* (Baier & Gatesy, 2013), aunque notablemente menores a los

observados en aves neognatas voladoras (Gishlick, 2001; Gatesy & Baier, 2005; Baier et al., 2013). De esta forma, se desprende que los movimientos descritos para *Deinonychus* por Gishlick (2001) son más similares a los que efectúa *Rhea*, que los realizados por aves voladoras actuales (Gatesy & Baier, 2005; Baier et al., 2013). Dadas las características anatómicas que *Archaeopteryx* comparte con *Deinonychus*, *Buitreraptor* y *Bambiraptor*, se infiere que las limitaciones descritas antes para el rango de movimientos del brazo de *Deinonychus* sean válidas también para los restantes taxones paravianos.

En síntesis, *Archaeopteryx* y otras aves basales tuvieron una orientación alar “oblicua” (con la superficie interna del ala orientada caudoventralmente), sustancialmente diferente de aquella “horizontal” (con la superficie interna del ala orientada ventralmente) que exhiben las neornites voladoras vivientes en máxima extensión. A su vez, el rango de movimientos habría sido mucho más limitado (especialmente en dirección dorsal) que en neornites voladoras.

3. DISCUSIÓN SOBRE LA CAPACIDAD DE VUELO EN TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES

BASALES

A la par de la posición del ala y los rangos de movimientos típicos que podrían haber realizado los paravianos y aves basales, es necesario contemplar el comportamiento que habrían realizado con sus brazos.

Aunque varios autores (e.g., Dial, 2003; Dial et al., 2008; Heers et al., 2014) plantearon la hipótesis de que el comportamiento WAIR (“Wing Assisted Incline Running”) está plesiomórficamente presente en aves paleognatas, debemos aclarar, no obstante, que esta hipótesis se basó exclusivamente en observaciones de tinámidos, mientras que los experimentos en ratites no-voladoras han sido muy poco explorados (véase Davis, 2005). En la presente tesis hemos ofrecido resultados experimentales del

comportamiento de *Rhea* durante la carrera en superficies inclinadas, lo que corrobora que, entre las aves vivientes, el WAIR es exclusivo de las formas voladoras (Novas et al., 2020). En resumen, las alas de *Rhea* no cooperan aerodinámicamente con las extremidades posteriores para subir una pendiente, en coincidencia con los trabajos de Davis (2005) realizados en ñandúes, avestruces y emúes (Novas et al., 2020). Los resultados experimentales concuerdan con las observaciones realizadas por los naturalistas pioneros (e.g., Darwin, 1839; Muñiz, 1885), según las cuales las alas de las ratites no realizan movimientos simétricos ni siquiera cuando estas aves se dedican a correr y luchar.

La hipótesis WAIR asume que las aves basales colocaban (y movían) sus alas de la misma manera básica que las aves voladoras actuales, o sea, con la superficie interna del ala orientada ventralmente y con movimientos dorso-ventrales. De este modo, aquellas reconstrucciones de la postura y movimiento de las alas en paravianos basales interpretan que estos dinosaurios eran capaces de desarrollar WAIR.

Aquí no se descarta en absoluto el poder explicativo del WAIR en la comprensión de la evolución del vuelo de las aves, ya que este comportamiento podría haber estado presente en el ancestro común de las aves Ornithothoraces (Dial et al., 2008; Heers & Dial, 2012). Las mismas poseen una morfología derivada de la cintura escapular con la cavidad glenoides orientada laterodorsalmente y horizontalmente, lo que permitía desplazar las alas hacia arriba y hacia abajo. En verdad, lo que aquí se debate es si las aves basales más antiguas conocidas (i.e., *Archaeopteryx*, *Anchiornis*) fueron capaces de realizar WAIR. Heers & Dial (2012) afirman que este comportamiento ya estaba presente en los primeros coelurosaurios derivados. Sin embargo, como se analizó anteriormente, dos líneas de evidencia debilitan esta interpretación: la incapacidad de las ratites para realizar WAIR (Davis, 2005; Novas et al., 2020; Novas et al., 2021; y presente tesis

doctoral), y el batido de alas inferido para *Archaeopteryx* (basado en la morfología general de la cintura pectoral, el patrón muscular, y la orientación y forma de la cavidad glenoides).

Es notable que las paleognatas no-voladoras, que carecen de una morfología derivada de la cintura pectoral, no realicen WAIR (tanto crías como adultos). Esto sugiere que puede existir una relación causal entre la morfología de la cintura pectoral y la incapacidad para realizar aleteos fuertes simétricos. En otras palabras, sus alas no generan ni empuje ni sustentación durante su batido, aún siendo enérgico. El aleteo asincrónico, ocasionalmente simétrico y débil que realizan las paleognatas no-voladoras también puede reflejar el hecho de que tanto el *m. supracoracoideus* como el *m. pectoralis* tuvieron, en paravianos basales, funciones posturales más que locomotoras (Rosser & George, 1985).

Como señalaron Heers et al. (2014), los músculos de las crías de un ave son menos voluminosos que los de los adultos, lo que estos autores consideran en respaldo de sus ideas de que los primeros paravianos eran capaces de aletear y realizar WAIR, a pesar de su masa muscular pectoral (*mm. pectoralis* y *supracoracoideus*) menos desarrollada. No obstante, coincidimos con Dececchi et al. (2016) en que los juveniles de las aves vivientes voladoras ya poseen los atributos pectorales de los adultos, incluida una cavidad glenoides orientada dorsalmente y el recorrido del tendón del *m. supracoracoideus* a través del foramen trióseo (permitiendo así la acción elevadora del *m. supracoracoideus*). Estas características anatómicas y funcionales descritas para las aves voladores vivientes difieren marcadamente de las aves paleognatas no-voladoras, en las que el *m. supracoracoideus* desempeña un papel de protractor humeral, función que también se infiere para los paravianos basales (Ostrom, 1976; Novas et al., 2021). El rango de movimientos de las alas en las aves basales probablemente carecía de la excursión

humeral hacia arriba y la torsión longitudinal (durante el ascenso del ala) que se produce en las aves neognatas voladoras (Ostrom, 1976; Poore et al., 1997b).

Incluso suponiendo que *Archaeopteryx* hubiera sido capaz de batir sincrónica y simétricamente sus alas en un marco gravitacional como en las aves actuales, el aleteo probablemente no haya alcanzado la frecuencia y la resistencia de los neognatos vivientes que realizan el WAIR. La mayoría de los estudios sobre la anatomía y la función de la cintura pectoral de paravianos basales (e.g., Jenkins Jr., 1993; Senter, 2006a; Turner et al., 2012; Dececchi et al. 2016) coinciden en que *Archaeopteryx* no habría sido capaz de realizar un aleteo enérgico o extenuante.

Tan importante como la frecuencia y la resistencia de la actividad de aleteo es la posición de las alas con respecto a la columna vertebral y al suelo. Dial (2003) interpretó la orientación de la cavidad glenoides de *Archaeopteryx* como una condición intermedia entre los terópodos basales y las aves actuales (Jenkins Jr., 1993), que permitía excursiones cráneo-caudales de las extremidades parecidas a las empleadas por las aves terrestres juveniles y adultas durante la WAIR. Como ya se ha dicho anteriormente, los paravianos y las aves basales tenían una postura de las alas diferente a la de las aves neognatas, siendo más parecida a la de las paleognatas no-voladoras, con un arco de movimiento craneodorsal a caudoventral, y superficie interna alar principalmente orientada caudoventralmente en abducción máxima (Novas & Agnolín, 2014; Novas et al., 2021). En la misma línea de pensamiento, Voeten, et al. (2018) plantearon la hipótesis de que *Archaeopteryx* orientaba su superficie alar interna caudoventralmente (es decir, oblicuamente al suelo). En este sentido, al batir las alas de forma craneodorsal a caudoventral, podrían haber generado predominantemente empuje, pero una solo una pequeña fuerza de sustentación.

Esta reconstrucción alternativa de la postura y los movimientos de las alas de los paravianos y aves basales da lugar a las siguientes preguntas: ¿podría esta superficie alar, de orientación "oblicua", haber generado suficiente sustentación para permitir que el *Archaeopteryx* se elevara en el aire?, ¿podría este tipo de ala "primitiva" haber producido suficiente empuje para ayudar de forma eficiente a las extremidades posteriores a subir pendientes inclinadas? La superficie alar "oblicua" inferida para los avianos basales aparentemente no constituía las condiciones óptimas para sostener el planeo y, por otro lado, el escaso desarrollo de los músculos alares no respaldaría la capacidad para generar WAIR (Novas et al., 2021; Pittman et al., 2022).

Al fin y al cabo, la parte del árbol filogenético de los terópodos que comprende a los oviraptorosaurios, dromaeosaurios, troodontidos, microraptorinos, unenlaginos, anchiornitinos, arqueopterigios, jeholornitinos, sapeornitinos y confuciusornitinos atestigua una transición locomotora que abarca desde animales completamente terrestres a otros con capacidad para el vuelo enérgico. La información disponible sugiere que en la orientación de la cavidad glenoides fue operando un cambio progresivo entre los paravianos y aves basales, y que no adquirió una posición y forma modernas hasta mucho más tarde en la evolución de las aves, probablemente a nivel de Ornithothoraces o más probablemente Ornithuromorpha (Mayr, 2017). Esto significa que las primeras aves, de haber tenido la capacidad de volar, habrían exhibido un estilo de vuelo diferente al de los ornithuromorfos. En este sentido, estudios recientes reconocen que los Avialae que se diferenciaron tempranamente tuvieron una capacidad de plegado de las alas (Serenó & Rao, 1992), una geometría de las plumas remiges (Feo et al., 2015), una disposición de las plumas/raquis (Nudds & Dyke, 2010; Longrich et al., 2012) y un desarrollo del *m. supracoracoideus* (Ostrom, 1976; Mayr, 2017) diferentes a los presentes en los ornithuromorfos.

Longrich et al. (2012) exploraron la forma de las alas en *Archaeopteryx*, *Anchiornis* y las aves modernas. Estos autores propusieron que se produjo un profundo cambio en la forma de las alas en el curso de la evolución temprana de las aves. Aunque algunas de las interpretaciones anatómicas propuestas originalmente por Longrich et al. (2012) fueron cuestionadas posteriormente (véase Foth et al., 2014; Nudds, 2014), se constata que la forma del ala de *Anchiornis* y *Archaeopteryx* es diferente a la de Avialae más derivados (i.e., *Confuciusornis*, *Sapeornis*, *Jeholornis*, *Archaeornithura*). En los paravianos y aves basales como *Archaeopteryx* y *Anchiornis* las alas son relativamente grandes y anchas, con rectrices relativamente cortas, un contorno alar redondeado y un margen anterior convexo. Los fósiles de estos taxones presentan sistemáticamente extremidades anteriores con una capacidad de plegado restringida, teniendo el eje principal de la mano situado aproximadamente a 90° con respecto al del antebrazo (Serenó & Rao, 1992). En aves más derivadas, incluyendo *Jeholornis* y enantiornítidos (Serenó & Rao, 1992), las plumas remiges se volvieron notablemente alargadas (especialmente las exteriores), y las manos se encuentran plegadas (en los ejemplares fósiles preservados en lajas) en un ángulo agudo sobre el antebrazo. En los especímenes disponibles de *Confuciusornis*, *Sapeornis* y *Jeholornis* el ángulo entre los ejes principales de la mano y el antebrazo es siempre inferior a 90°, lo que indica que las extremidades anteriores eran capaces de plegarse en mayor grado de lo que era posible en *Archaeopteryx* y *Anchiornis*. No existe seguridad, hasta el momento, de las implicaciones exactas de este importante cambio en el grado de plegamiento de las alas, pero es posible que una mayor capacidad de plegamiento reflejara mejoras en el curso de movimientos del ala y en el rendimiento locomotor de la misma en el aire.

4. CONCLUSIONES SOBRE LA CAPACIDAD DE VUELO EN TERÓPODOS PARAVIANOS Y AVES BASALES

Si se acepta la posibilidad que paravianos y aves basales como *Microraptor*, *Archaeopteryx* y *Anchiornis* fueron capaces de volar, tal como lo sugieren sus alas desarrolladas, debemos también concluir que el mismo habría sido diferente al vuelo de las aves vivientes en cuanto al ciclo de batido de las alas, amplitud de movimientos y frecuencia de batido. La posición inclinada de la superficie alar inferida para *Microraptor*, *Archaeopteryx* y *Anchiornis* implica ausencia o muy reducida capacidad de sustentación mediante el vuelo batido, por lo que aquí se pone en duda que este tipo de movimientos, incluso que el planeo, hayan estado involucrados en origen del vuelo. En este marco interpretativo, la capacidad de sustentarse en el aire habría sido lograda más tarde en la evolución de las aves a través de una mayor horizontalización de la cavidad glenoidea y, consecuentemente, de la postura del brazo y de la superficie alar (horizontal en máxima abducción, logrando plena sustentación en vuelo).

A las peculiaridades de la cintura pectoral y alas enumeradas arriba para las aves basales, debe sumarse el hecho de que *Microraptor*, *Archaeopteryx* y *Anchiornis* poseen una condición “*Tetrapteryx*” lo que abre más interrogantes que respuestas acerca del tipo de vuelo que desplegaron y del rol que cumplieron estas alas traseras (Sullivan et al., 2016; Agnolín et al., 2019). El hecho que no existan formas vivientes morfológica y funcionalmente comparables con estos taxones fósiles hace dificultoso imaginar y reconstruir los hábitos y habilidades aerodinámicas que tuvieron dichos paravianos.

En conclusión, hoy contamos con un registro fósil mucho más completo y diverso que a comienzos de la década de 1970, el cual permite hipotetizar las relaciones de parentesco entre diferentes clados paravianos, a la vez que permite reconstruir la probable secuencia evolutiva de adquisición de caracteres anatómicos desde formas de terópodos

no-voladores hasta aves con plenas capacidades para el vuelo batido. Los pasos fundamentales ocurridos en un lapso de aproximadamente 75 MA (entre 160-150 MA y los 85-75 MA) que reflejan las transformaciones óseas y miológicas de la cintura escapular y alas, se podrían resumir del siguiente modo:

- Una etapa evolutiva inicial, que involucró el alargamiento de los brazos y de las plumas (con un desarrollo alar importante, como se verifica en *Microraptor*, *Archaeopteryx* y *Anchiornis*), aunque estas modificaciones no fueron acompañadas por novedades óseas ni musculares. Esta etapa inicial se caracteriza por la presencia de alas en los miembros posteriores (adaptación que se pierde en etapas evolutivas inmediatamente posteriores).
- Una etapa subsiguiente, a partir del clado Pygostylia (representados por *Sapeornis* y *Confuciusornis*) en el cual se verifican cambios en la conformación estructural de los carpales, los cuales permitieron un mayor repliegue de la mano sobre el antebrazo (hiperflexión), a la par de un alargamiento de las plumas remiges y cambio de contorno alar. Sigue siendo confuso el hecho que la cintura escapular retuvo en estos Pygostylia basales numerosos rasgos “primitivos”, incluido la forma de la cavidad glenoides (de posición subvertical) y ausencia de proceso acrocoracoides desarrollado, implicando que el *m. supracoracoideus* aún no desempeñaba un rol elevador del ala ni rotador del húmero. Es muy probable que en esta etapa de la evolución del vuelo esta función del ascenso del ala haya sido cumplida por músculos dorsales de la cintura escapular, en particular el *m. deltoideus scapularis/major* (Ostrom, 1976; Novas et al., 2021; Pittman et al., 2022).
- A partir del clado Ornithuromorpha (representados por taxones como *Apsaravis* e *Ichthyornis*, entre otros) se verifican claras evidencias en los huesos del ala que indican la presencia de ligamentos que conformaban un *propatagium* bien

desarrollado, a la vez que sustentan similitudes con el movimiento de pliegue y extensión automática del ala que presentan las aves voladoras vivientes (véase Vazquez, 1992; 1994). Estas características indican que estos ornituomorfos del Cretácico Tardío ya presentaban los rasgos para el vuelo batido de alto rendimiento que presentan las aves voladoras actuales (Chiappe & Qingjin, 2016). Estas características sugieren que podían realizar un vuelo batido enérgico, con extensión y flexión pasiva (o con poco gasto energético) de sus alas, llevados a cabo durante el batido de sus alas hacia abajo y hacia arriba, respectivamente (Chiappe & Qingjin, 2016), pudiendo generar empuje y sustentos en cada aleteo.

Somos conscientes de que aún falta mucho por descubrir y discutir sobre los patrones evolutivos de paravianos y aves basales, pero es muy probable que estos grupos de terópodos emplumados hayan realizado movimientos de sus alas diferentes a los que llevan a cabo las aves voladoras modernas. Por lo tanto, no sería improbable que estos taxones hayan desarrollado formas de vuelo diferentes a las que estamos acostumbrados a observar en las aves voladoras de hoy en día.

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES FINALES

En el transcurso de la presente tesis doctoral se brindó valiosa información sobre la osteología, miología y movimientos de la cintura pectoral y alas del ñandú (*Rhea americana*) cumpliendo con el objetivo de ampliar el conocimiento que se tenía sobre los aspectos morfológicos de esta especie. Esta información permite proponer a *Rhea* como modelo de las aves paleognatas no voladoras para tener un buen análogo de terópodos paravianos y aves basales, sustentando ideas previas (Lowe, 1935; Nicholls & Russell, 1985; Feduccia, 1986; Jenkins Jr., 1993; Jasinowski et al., 2006).

A continuación, se explicitan las conclusiones que se arribaron en los distintos capítulos:

1. En cuanto a la osteología de la cintura pectoral y miembro anterior, se afirma que existen diversos rasgos anatómicos que son compartidos por las aves paleognatas no voladoras. Estas características presentes en *Rhea* y paleognatas no voladoras las diferencian claramente de las que presentan los Tinamiformes y de aves neognatas actuales. A su vez, la morfología general de la cintura pectoral y alas de *Rhea* concuerda con características presentes en paravianos no-avianos (dromaeosáuridos, microraptores, unenlágidos y anquiornítidos) y en aves basales (arqueopterígidos, confuciusornítidos y sapeornítidos). Estos rasgos anatómicos compartidos por paleognatas actuales y paravianos no constituye una relación filogenética directa entre estos grupos. Los rasgos particulares de la cintura escapular que presenta *Rhea*, incluyen la forma ovoide de la cavidad glenoides junto a su inclinación subvertical y orientación lateral, el pobre desarrollo del proceso acrocoracoides, el desarrollo en forma de cono romo del acromion en la cara craneal de la escápula, la orientación

craneal del canal supracoracoideo y, por último, la ausencia de fúrcula y del canal trióseo. Con respecto al húmero, la torsión del eje próximo-distal del cuerpo humeral genera que el eje mayor del extremo distal (cóndilos distales) esté orientado ventralmente cuando el ala se encuentra totalmente abducida. Esto explica que tanto el antebrazo y la mano queden perpendiculares al suelo, o sea, con la superficie interna alar orientada caudalmente. La ulna presenta el cóndilo distal con bordes sigmoideos (mitad craneal con forma convexa y mitad caudal con forma cóncava) característica que influye en la articulación de la muñeca y en los movimientos de flexión de la mano, impidiendo alcanzar ángulos menores a 40° y, por ende, diferenciándose de la capacidad de plegado automático del ala y circumducción de la mano que llevan a cabo las aves Tinamiformes y neognatas voladoras. El pobre desarrollo del *processus extensorius* que presenta el carpometacarpo y la ausencia del *processus pisiformis* son algunos de los indicadores de la pérdida del vuelo en *Rhea*, ya que los rasgos osteológicos vinculados con la musculatura ligada al vuelo (presente en aves voladoras actuales), se vuelven menos prominentes o no se desarrollan.

2. La musculatura que presenta la cintura escapular y alas de *Rhea* está relacionada con movimientos alares no asociados al vuelo. Las modificaciones óseas y musculares que experimentaron las paleognatas no voladoras las diferencian claramente de sus ancestros voladores y su grupo hermano, las aves voladoras actuales (Lowe, 1928; Yonezawa et al., 2017; Faux & Field, 2017; Sackton et al., 2019). La miología de la cintura escapular y ala de *Rhea* y de las ratites en general presenta características propias y claramente diferentes a las que presentan los Tinamiformes y las neognatas voladoras. Un claro ejemplo de esto es la ausencia en todas las ratites no voladoras

del *propatagium* y de los músculos asociados (*mm. pectoralis propatagialis* y *deltoideus propatagialis*; véase Haughton, 1864; Fürbringer, 1888; Pycraft, 1900; Lowe, 1928; Jasinowski et al., 2006). Teniendo en cuenta que los músculos más importantes vinculados con el vuelo batido en las aves actuales son los *mm. pectoralis* y *supracoracoideus* (Dial, 1992; Mayr, 2017) se observó que en todas las ratites y en *Rhea*, en particular, ambos músculos se encuentran muy reducidos en volumen y área de origen (Haughton, 1864; Fürbringer, 1888; Pycraft, 1900; Lowe, 1928; Novas et al., 2021a). Claramente, la energía que aporta cada músculo a los movimientos del ala es mucho menor de la que se observa en aves voladoras (véase Biewener & Roberts, 2000) ya que cumplen una función principalmente postural (Rosser & George, 1985) en vez de locomotora. Aunque la función depresora y protractora del *m. pectoralis* es similar en ratites y en aves voladoras actuales, la función protractora del *m. supracoracoideus* que presenta *Rhea* es notablemente diferente a la función elevadora que llevan a cabo las neognatas voladoras y los Tinamiformes. Esto se explica por la morfología ósea particular del escapulocoracoides presente en *Rhea* (pobre desarrollo del acrocoracoides y canal supracoracoideo orientado cranealmente) por lo que el músculo genera la contracción en sentido craneoventral, a diferencia del sentido ventral o caudoventral que habilita el canal trióseo en aves voladoras actuales. En este sentido, la elevación del húmero en *Rhea* es llevada a cabo principalmente por los *mm. deltoideus major* y *latissimus dorsi p. cranialis*.

3. Está claro que las características morfológicas presentes en paleognatas no-voladoras y, en particular en *Rhea*, proporcionan puntos de origen muscular, disposiciones musculares y articulación del húmero con trayectorias diferentes a las que presentan

las aves voladoras actuales. A partir de este punto, se confirma que la anatomía ósea y muscular otorga movimientos del brazo característicos y, por ende, el aleteo típico de *Rhea* y paleognatas no-voladoras (craneolateral-caudomedial) es claramente diferente al que realizan las aves voladoras actuales (dorso-ventral). Se comprobó, a su vez, que *Rhea* (ni otra paleognata no-voladora) puede realizar el mismo ciclo de batido que realizan las aves voladoras (Gatesy & Baier, 2005). El movimiento del brazo en *Rhea* se explica por el pobre desarrollo y ubicación del proceso acrocoracoides en la cintura escapular, y en especial, por la forma ovalada e inclinación subvertical de la cavidad glenoides (Agnolín et al., 2019; Novas et al., 2020). Esta conformación evita que *Rhea* lleve a cabo los movimientos dorso-ventrales enérgicos que realizan las aves voladoras (véase Gatesy & Baier, 2005). En estas últimas, dicho movimiento está controlado por la conformación de la cavidad glenoides en forma de silla de montar, su orientación laterodorsal y la inclinación horizontal que presenta su eje mayor, sumado al gran desarrollo que presenta el proceso acrocoracoides y la orientación del canal trióseo, sumado al volumen desarrollado por los *mm. pectoralis* y *supracoracoideus*.

Los movimientos amplios del brazo-antebrazo que puede llevar a cabo *Rhea* están asociados a la ausencia del *propatagium*. Esta característica trae aparejada la imposibilidad que tiene esta especie y paleognatas no voladoras de realizar el plegamiento automático del ala, función que se observa en Tinamiformes y aves neognatas. Al mismo tiempo, la hiperflexión de la mano y circumducción que caracteriza a estas últimas (Vazquez, 1992; 1994), no la realizan *Rhea* ni las demás ratites ya que la conformación ósea de la muñeca restringe los movimientos de flexión por debajo de los 40°.

4. El experimento del comportamiento de *Rhea* al ascender por planos inclinados demostró que esta especie lo realiza sin intervención aerodinámica de las alas, presentando dos comportamientos distintivos: ascensos con las alas plegadas al cuerpo, y extendiendo sus alas asincrónica y asimétricamente. Más bien, la extensión de las alas se debía a una forma refleja de frenar una posible caída antes que la búsqueda de equilibrio. Así se confirmó que *Rhea* no realiza el WAIR ya que no contribuye con sus alas al movimiento ascendente del individuo por planos inclinados, coincidiendo con Davis (2005), Schaller (2008) y Novas et al. (2020). Esta incapacidad de realizar WAIR en paleognatas no voladoras podría estar relacionada con múltiples factores incluyendo cambios morfológicos de la cintura pectoral y ala, comportamentales, etc. Es interesante seguir recabando información de las especies actuales para indagar aún más sobre los comportamientos de las especies extintas.

COROLARIO:

- Los paravianos basales (e.g., *Deinonychus*, *Bambiraptor*, *Buitreraptor*, *Microraptor*) y las aves basales (e.g., *Archaeopteryx*, *Anchiornis*) presentaban la misma postura básica de las extremidades anteriores que la descrita para *Rhea* (superficie alar orientada caudal-caudoventralmente, imposibilidad de hiperflexionar la mano sobre el antebrazo) y, por consiguiente, estarían capacitados en realizar la misma amplitud de movimientos de abducción-aducción (en sentido craneolateral-caudomedial).
- Suponiendo que los paravianos y aves basales (e.g., *Microraptor*, *Archaeopteryx*, *Anchiornis*) hubieran sido capaces de batir sincrónica y simétricamente sus alas

en un marco gravitacional como en las aves actuales, el aleteo no alcanzaba la frecuencia y la energía que exhiben las aves voladoras actuales. De este modo, al generar empuje con poca o nula sustentación, estos taxones podrían haber realizado algún tipo de planeo, pero no habrían sido capaces de alcanzar el vuelo batido enérgico.

- Los taxones del clado Pygostylia (e.g., *Sapeornis*, *Jeholornis*, *Confuciusornis*) alcanzaron un tipo de vuelo pasivo (planeo) y/o activo, mediante el aleteo sincrónico y simétrico, aunque se diferenciaría del modo que lo realizan las aves voladoras actuales, debido a que la musculatura involucrada en la elevación del húmero era fundamentalmente aquella del sector dorsal de la cintura escapular y no del *m. supracoracoideus*.

Para finalizar, quedó claramente expuesto que las semejanzas morfológicas de la cintura pectoral y miembro anterior de *Rhea*, en particular, y de las aves paleognatas no voladoras en general, posicionan a este grupo como uno de los mejores taxones modelo para estudiar la anatomía ósea e inferir las áreas de inserción muscular, movimientos alares de taxones extintos (aves basales y terópodos paravianos) y, en definitiva, abordar temáticas que brinden luz sobre la evolución del vuelo y la evolución de las aves.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, deseo agradecer a mi director de tesis, el Dr. Fernando Novas, por ofrecerme y guiarme por un tema tan fascinante como complejo, como es el origen del vuelo de las aves.

Agradezco profundamente el acompañamiento y apoyo de mi familia durante este camino del conocimiento. A mi hermana Lucía, gran referente de los logros con esfuerzo y grandioso estandarte en todo momento. A mi vieja Laura, que en vida siempre me apoyó en la carrera elegida y fomentó mi formación en la educación pública universitaria. A mi viejo Andrés, que me ayudó mostrando el ejemplo del esfuerzo cotidiano y bregó siempre por mi crecimiento profesional. A mis tíos Lili y Fer, por su cariño y apoyo incondicional, las charlas sobre naturaleza, el interés y alegría ante los logros académicos. A mi abuela Cata y mi tía Mary por su acompañamiento continuo y cariñoso, sus palabras de apoyo y optimismo. A mis primos Analía, Mariano, Francisco, Pablo, sobrina Iara y a Josefina y Pablo, con los cuales pude siempre compartir mis avances, mis trabas y equivocaciones, y siempre recibí el apoyo y el empuje para seguir adelante. A mis pequeños sobrinos Amelia y Luciano por las nuevas alegrías y vivencias por compartir.

A mis amigos y amigas con los cuales trabajamos y conformamos el LACEV. Un grupo excepcional que trabaja con premisas claves como es el compañerismo, la fascinación por descubrir fósiles novedosos, por elucubrar ideas evolutivas, por la motivación al conocimiento y a divulgar la ciencia y el amor a la paleontología. A Marcelo Isasi, Federico Agnolín, Matías Motta, Jordi García Marsà, Mauricio Cerroni, Nicolás Chimento, Julia D'Angelo, Mauro Aranciaga-Rolando, Sebastián Rozadilla, Gonzalo Muñoz, Federico Brissón Egli, Gabriel Lio, Santiago Miner, Ana Moreno, Ricardo Stoll, Germán Stoll, David Piazza, Gerardo Álvarez Herrera y Carolina

Thomson, entre tantas otras personas que nos acompañan en el laboratorio y taller de preparación de fósiles.

Agradezco a mis amistades tan variadas y tan lindas, por su apoyo constante en la realización del doctorado y también en cada etapa compartida. A María Gracia Gervasi, Alina y Evan; a Diego Caraballo, Sabrina y Dante; a Micaela Camino, Sara Cortez y Vicente; a Federico Dorso, Fernanda, Cami y Lucca; a Guido Speroni, María y Vera; a Martín Dodes Traian, a Federico Pescio y Marco; a Andrés Pescio, Vale, Cata y Martina; a Esteban Da Ré, a Ariel Resnizky, Analía, Pedro y Amanda; Adrián Limoli; a Axel Gorostiza, Lula, Gael y Maite; a Carolina Rodríguez Castro; a Paula Scalzo y familia; a Roberto Bo; a José Luis Román-Carrión y familia; a Ariel Carmarán y familia; y a todas mis amistades antárticas.

Agradezco el apoyo y soporte de muchos años especialmente a Amanda y a Emiliano.

A mis compañeros, compañeras y autoridades del Colegio Paideia que durante muchos años me brindaron un espacio de aprendizaje y de poder volcar las experiencias personales en materia de las Ciencias Naturales. A la memoria de Susana Chamaz por su calidez humana y convicciones para compartir el conocimiento.

A las autoridades del Colegio St Catherine 's Moorlands y al grupo docente por darme un espacio laboral ameno y por brindar un espacio para la participación de campañas científicas.

Por último, quiero agradecer a distintas instituciones que estuvieron involucradas en la realización de la presente tesis doctoral. Inicialmente a los trabajadores y trabajadoras de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FCEyN) de la Universidad

de Buenos Aires (UBA), en especial a sus docentes, por brindar el espacio propicio para el desarrollo crítico de las ideas, la práctica y la divulgación de las Ciencias Naturales.

Un especial agradecimiento a mi consejera de estudios del Departamento de Ecología, Genética y Evolución (EGE, FCEyN, UBA), la Dra. Cecilia Laprida, por su predisposición para guiarme en todo el transcurso del doctorado, por sus correcciones, su claridad, amabilidad y ayuda en todo momento.

Agradezco toda la colaboración brindada por Graciela Chiappini y Mabel Salinas de la Secretaría de posgrado (EGE, FCEyN, UBA) en todo el transcurso del doctorado.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgar la beca doctoral con la cual pude desarrollar este trabajo.

Al Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, sus investigadores, investigadoras, becarios y becarias que tanto hacen para mejorar a la institución y realizan una ciencia crítica y de calidad. En especial a Yolanda Davies, curadora de la sección de Ornitología, por su generosidad, su ayuda y calidez de siempre. A los curadores Sergio Lucero y Laura Barone por su colaboración durante el trabajo en las colecciones.

Agradezco a las Dras. Clelia Mosto y Mariana Picasso de la Sección de Ornitología (División Zoología de Vertebrados) de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, por su colaboración durante las disecciones de distintos ejemplares de aves.

A Mónica Casciaro (Dirección Flora y Fauna, Ministerio de Agroindustria) y a las autoridades de la Estación de Cría de Animales Silvestres (ECAS; La Plata, Buenos Aires, Argentina), particularmente a Horacio Mangudo, por permitirnos el acceso a estudiar los ejemplares vivos de ñandú.

A la Fundación Temaikèn (Buenos Aires, Argentina) y a la Dra. Alicia De La Colina, por su colaboración al permitirnos el acceso a realizar observaciones comportamentales de diferentes ejemplares de aves.

Al Dr. Sergio Bogan, curador de Colecciones Científicas en la Fundación de Historia Natural Félix de Azara (Universidad Maimónides); a los Dres. Joel L. Cracraft y Paul Sweet, curadores del área de ornitología del American Museum of Natural History (Nueva York, EEUU), por permitirme el acceso a las colecciones que dirigen.

Al Dr. José Luis Román-Carrión y al Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V. Escuela Politécnica Nacional (Quito, Ecuador) por invitarme a participar de distintos estudios paleontológicos y divulgación de las Ciencias Naturales.

A los jurados de la presente tesis, los Dres. Jorge Noriega, Juan Leardi y Álvaro Garitano-Zavala, por su amabilidad y predisposición.

A cada uno de Uds., ¡gracias totales!

BIBLIOGRAFÍA

- Agnolín, F. L., & Novas, F. E. (2011). Unenlagiid theropods: are they members of the Dromaeosauridae (Theropoda, Maniraptora)? *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83, 117-162.
- Agnolín, F. L., & Novas, F. E. (2013). Avian ancestors: a review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptoria, *Anchiornis* and Scansoriopterygidae. Dordrecht: Springer Science & Business Media.
- Agnolín, F. L., Motta, M. J., Brissón Egli, F., Lo Coco, G., & Novas, F. E. (2019). Paravian phylogeny and the dinosaur-bird transition: an overview. *Frontiers in Earth Science*, 6, 252. DOI:10.3389/feart.2018.00252
- Baier, D. B., & Gatesy, S. M. (2013). Three-dimensional skeletal kinematics of the shoulder girdle and forelimb in walking *Alligator*. *Journal of Anatomy*, 223(5), 462-473. DOI:10.1111/joa.12102
- Baier, D. B., Gatesy, S. M., & Dial, K. P. (2013). Three-dimensional, high-resolution skeletal kinematics of the avian wing and shoulder during ascending flapping flight and uphill flap-running. *PLoS One*, 8(5), e63982. DOI:10.1371/journal.pone.0063982
- Baier, D. B., Gatesy, S. M., & Jenkins, F. A. (2007). A critical ligamentous mechanism in the evolution of avian flight. *Nature*, 445: 307–310.
- Baumel, J. J., King, S. A., Breazile, J. E., Evans, H. E., & Vanden Berge, J. C. (1993). Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium. Publication 23 of Nuttall Ornithological Club.
- Beddard, F. E. (1898). The structure and classification of birds. Longmans, Green, and Company.
- Beebe, W. (1915). A tetrapteryx stage in the ancestry of birds. *Zoological Society*. 2:38.52.

- Benton, M. J. (2004). Origin and relationships of Dinosauria. En: Weishampel, D. B., Dodson, P., & Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria*, 7-19. Second Edition. University of California Press, Berkeley.
- Biewener, A. A., & Roberts, T. J. (2000). Muscle and tendon contributions to force, work and elastic energy savings: a comparative perspective. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 28(3), 99-107.
- Bledsoe, A. H. (1988). A phylogenetic analysis of postcranial skeletal characters of the Ratite birds, *Annals of Carnegie Museum*. 57, 73–90.
- Bock, W. J. (1965). The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organization. *Systematic Zoology*, 14(4), 272-287. DOI:10.2307/sysbio/14.4.272
- Broom, R. (1906). On the early development of the appendicular skeleton of the ostrich, with remarks on the origin of birds. *Transactions of the South African Philosophical Society*, 16(1), 355-368.
- Bundle, M. W., & Dial, K. P. (2003). Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR). *Journal of Experimental Biology*, 206: 4553–4564.
- Burgers, P., & Chiappe, L. M. (1999). The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator. *Nature*, 399(6731), 60-62. DOI:10.1038/19967
- Burnham, D. A. (2004). New information on *Bambiraptor feinbergi* from the Late Cretaceous of Montana. En: Currie, P.J., Koppelhus, E.B., Shugar, M.A., & Wright, J.L. (Eds.). *Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds*, 67-111. Indianapolis: Indiana University Press.
- Burnham, D. A., Derstler, K. L., Currie, P. J., Bakker, R. T., Zhou, Z., & Ostrom, J. H. (2000). Remarkable new birdlike dinosaur (Theropoda: Maniraptora) from the Upper Cretaceous of Montana. *Univ. Kans. Paleontol. Contrib. Pap.* 13, 1–13. DOI:10.17161/pens.1808.3761

- Carpenter, K. (2002). Forelimb biomechanics of nonavian theropod dinosaurs in predation. *Senckenbergiana lethaea*, 82(1), 59-75. DOI:10.1007/BF03043773
- Chatterjee, S., & Templin, R. J. (2004). Feathered coelurosaurs from China: new light on the arboreal origin of avian flight. Currie, P. J., Koppelhaus, E., Shugar, M. A., & Wright, J. L. (Eds.). *Feathered Dragons. Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds*, 251-281.
- Chiappe, L. M. (1992). Osteología y sistemática de *Patagopteryx deferrariisi* Alvarenga y Bonaparte, (Aves), del Cretácico de Patagonia: filogenia e historia biogeográfica de las aves cretácicas de América del Sur. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Argentina.
- Chiappe, L. M. (1996). Late Cretaceous birds of southern South America: anatomy and systematics of Enantiornithes and *Patagopteryx deferrariisi*. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30(A), 203-244.
- Chiappe, L. M., Ji, S. A., Ji, Q., & Norell, M. A. (1999). Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda, Aves) from the late Mesozoic of northeastern China. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 242, 1-89.
- Chiappe, L. M., & Qingjin, M. (2016). Birds of stone: Chinese avian fossils from the age of dinosaurs. John Hopkins University Press, Baltimore, Estados Unidos.
- Cho, P., Brown, R., & Anderson, M. (1984). Comparative gross anatomy of ratites. *Zoo Biology*, 3(2), 133-144. DOI:10.1002/zoo.1430030205
- Cracraft, J. (1974). Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis*, 116(4), 494-521.
- Darwin, C. (1839). Narrative of the surveying voyages of his majesty's ships Adventure and Beagle between the years 1826 and 1836, describing their examination of the southern shores of South America, and the Beagle's circumnavigation of the globe. Journal and remarks. 1832-1836. London: Henry Colburn.

- Davis, H. D. (2005). Negotiating a three-dimensional environment: limb kinematics of terrestrial birds during sloped ascents. M.S. thesis, Missoula, University of Montana.
- de Beer, G. (1954a). *Archaeopteryx lithographica*, a study based upon the British Museum specimen. *British Museum (Natural History)*. London.
- de Beer, G. (1954b). Archaeopteryx and evolution. *Advancement of Science*, 11(12), 160.
- Dececchi, T. A., Larsson, H. C. E., & Habib, M. B. (2016). The wings before the bird: an evaluation of flapping-based locomotory hypotheses in bird antecedents. *Peer J*, 4: e2159.
- Dial, K. P. (1992). Activity patterns of the wing muscles of the pigeon (*Columba livia*) during different modes of flight. *Journal of Experimental Zoology*, 262(4), 357-373. DOI:10.1002/jez.1402620402
- Dial, K. P. (2003). Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science*, 299, 402-404. DOI:10.1126/science.1078237
- Dial, K. P., Goslow, G. E. Jr., & Jenkins, F. A. Jr. (1991). The functional anatomy of the shoulder in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Morphology*, 207(3), 327-344. DOI:10.1002/jmor.1052070309
- Dial, K. P., Jackson, B., & Segre, P. (2008). A fundamental avian wing-stroke provides new perspective on the evolution of flight. *Nature*, 451: 985-989.
- Dudley, R., Byrnes, G., Yanoviak, S. P., Borrell, B., Brown, R. M., & McGuire, J. A. (2007). Gliding and the functional origins of flight: biomechanical novelty or necessity? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 179–201.
- Elzanowski, A. (1988). Ontogeny and evolution of the ratites. Acta XIX Congressus Internationalis ornithologici, 2037-2046. University of Ottawa Press, Ottawa, Canadá.
- Elzanowski, A. (2001). A new genus and species for the largest specimen of *Archaeopteryx*. *Acta Palaeontol. Pol*, 46. 4. 519-532.

- Elzanowski, A. (2002). Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany). En: Chiappe, L. M., & Witmer, L. M. (Eds.). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*, 129-159. University of California Press.
- Faux, C., & Field, D. J. (2017). Distinct developmental pathways underlie independent losses of flight in ratites. *Biology Letters*, 13: 20170234.
- Feduccia, A. (1986). The scapulocoracoid of flightless birds: a primitive avian character similar to that of Theropods. *Ibis*, 128(1), 128-132. DOI:10.1111/j.1474-919X.1986.tb02099.x
- Feduccia, A., & Czerkas, S. A. (2015). Testing the neoflightless hypothesis: propatagium reveals flying ancestry of oviraptorosaurs. *Journal of Ornithology*, 156, 1067-1074.
- Feo, T. J., Field, D. J., & Prum, R. O. (2015). Barb geometry of asymmetrical feathers reveals a transitional morphology in the evolution of avian flight. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 282: 20142864.
- Foth, C. (2014). Comment on the absence of ossified sternal elements in basal paravian dinosaurs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(50), E5334–E5334. DOI:10.1073/pnas.1419023111
- Foth, C., Tischlinger, H., & Rauhut, O. W. (2014). New specimen of *Archaeopteryx* provides insights into the evolution of pennaceous feathers. *Nature*, 511, 79-82. DOI:10.1038/nature13467
- Foth, C., & Rauhut, O. W. (2020). The evolution of feathers. From Their Origin to the Present. Cham: Springer.
- Fürbringer, M. (1888). Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz-und Bewegungsorgane (Vol. 15). Holland: T. J. Van Holkema.

- Fürbringer, M. (1902). Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulter-apparates und der Schultermuskeln, V. Teil: Vögel. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 36, 289-736.
- Gadow, H. (1880). Zur vergleichenden anatomie: der muskulatur des beckens und der hinteren gliedmasse der ratiten. G. Fischer.
- Gadow, H. (1885). On the anatomical differences in the three species of *Rhea*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 53(2), 308-322. Blackwell Publishing Ltd.
- Gasparri, B. (2016). El Ñandú, *Rhea americana*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Gatesy, S. M., & Baier, D. B. (2005). The origin of the avian flight stroke: a kinematic and kinetic perspective. *Paleobiology*, 31(3), 382-399. DOI:10.1666/0094-8373(2005)031[0382:TOOTAF]2.0.CO;2
- Gauthier, J., & de Queiroz, K. (2001). Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name 'Aves'. En: New perspectives on the origin and early evolution of birds. Gauthier, J., & Gall, L.F. (Eds.). Peabody Museum of Natural History.
- George, J. C., & Berger, A. J. (1966). *Avian myology*. Academic Press.
- Gishlick, A. D. (2001). The function of the manus and forelimb of *Deinonychus antirrhopus* and its importance for the origin of avian flight. En: Gauthier, J., Gall, L. F. (Eds.). New perspectives on the origin and early evolution of birds. New Haven, CT: Yale Peabody Museum. p 301–318.
- Gill, F., Donsker, D., & Rasmussen, P. (Eds). (2020). IOC World Bird List (v10.2). DOI:10.14344/IOC.ML.10.2.

- von Blotzheim, U. N. G. (1958). Zur morphologie und ontogenese von chultergürtel, sternum und beechen von *Struthio*, *Rhea* und *Dromiceius*. Ein Beitrag zur Phylogense der Ratiten. *Revue Suisse de Zoologie*, 65:35, 609-772.
- Goslow Jr., G. E., Dial, K. P., & Jenkins Jr., F. A. (1989). The avian shoulder: an experimental approach. *American Zoologist*, 29(1), 287-301.
- Harshman, J., Braun, E. L., Braun, M. J., Huddleston, C. J., Bowie, R. C., Chojnowski, J. L., ... & Miglia, K. J. (2008). Phylogenomic evidence for multiple losses of flight in ratite birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36), 13462-13467.
- Haughton, S. (1864). Notes on Animal Mechanics: No. 11. On the Muscular Anatomy of the *Rhea* (*Struthio Rhea*). *Proceedings of the Royal Irish Academy* (1836-1869), 9, 497-504.
- Heers, A. M., Baier, D. B., Jackson, B. E., & Dial, K. P. (2016). Flapping before flight: high resolution, three-dimensional skeletal kinematics of wings and legs during avian development. *PLoS One*, 11(4), e0153446. DOI:10.1371/journal.pone.0153446
- Heers, A. M., & Dial, K. P. (2012). From extant to extinct: locomotor ontogeny and the evolution of avian flight. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 296–305.
- Heers, A. M., Dial, K. P., & Tobalske, B.W. (2014). From baby birds to feathered dinosaurs: incipient wings and the evolution of flight. *Paleobiology*, 40: 459–476.
- Heers, A. M., Rankin, J. W., & Hutchinson, J.R. (2018). Building a bird: musculoskeletal modeling and simulation of wing-assisted incline running during avian ontogeny. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 6:140.
- Heilmann, G. (1927). The origin of birds. Witherby, London.
- Hone, D., Tsuihiji, T., Watabe, M., & Tsogtbaatr, K. (2012). Pterosaurs as a food source for small dromaeosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 331, 27-30. DOI:10.1016/j.palaeo.2012.02.021

- Hou, L.-H., Zhou, Z.-H., Martin, L. D., & Feduccia, A. (1995). A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature*, 377, 616-618.
- Hou, L., Martin, L. D., Zhou, Z., Feduccia, A., & Zhang, F. (1999). A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis*. *Nature*, 399(6737), 679-682.
- Hudson, G. E., Schreiweis, D. O., Wang, S. C., & Lancaster, D. A. (1972). A numerical study of the wing and leg muscles of tinamous (Tinamidae). *Northwest Science*, 46, 207-255.
- Hurst, C. H. (1893). The digits in a birds wing. *Natural Science*, 3, 274-81.
- Hurst, C. H. (1895). Structure and habits of *Archaeopteryx*. *Natural Science*, 6:112-122, 180-186, 244-248.
- Hutson, J. D., & Hutson, K. N. (2012). A test of the validity of range of motion studies of fossil archosaur elbow mobility using repeatedmeasures analysis and the extant phylogenetic bracket. *Journal of Experimental Biology*, 215(12), 2030-2038. DOI:10.1242/jeb.069567
- Hutson, J. D., & Hutson, K. N. (2013). Using the American alligator and a repeated-measures design to place constraints on *in vivo* shoulder joint range of motion in dinosaurs and other fossil archosaurs. *Journal of Experimental Biology*, 216, 275-284. DOI:10.1242/jeb.074229
- Hutson, J. D., & Hutson, K. N. (2014). A repeated-measures analysis of the effects of soft tissues on wrist range of motion in the extant phylogenetic bracket of dinosaurs: Implications for the functional origins of an automatic wrist folding mechanism in crocodilia. *The Anatomical Record*, 297(7), 1228-1249. DOI:10.1002/ar.22903
- Hutson, J. D., & Hutson, K. N. (2015). An examination of forearm bone mobility in *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802) and *Struthio camelus* Linnaeus, 1758 reveals

- that *Archaeopteryx* and dromaeosaurs shared an adaptation for gliding and/or flapping. *Geodiversitas*, 37(3). 325-344. DOI:10.5252/g2015n3a3
- Hutson, J. D., & Hutson, K. N. (2018). Retention of the flight-adapted avian finger-joint complex in the ostrich helps identify when wings began evolving in dinosaurs. *Ostrich*, 89(2), 173-186. DOI:10.2989/00306525.2017.1422566
- Huxley, T. H. (1868). On the animals which are most nearly intermediate between birds and reptiles. *Annals and Magazine of Natural History*, 2, 66-75.
- Huxley, T. H. (1870). Further evidence of the affinity between the dinosaurian reptiles and birds. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 26(1-2), 12-31.
- Jasinowski, S. C., Russell, A. P., & Currie, P. J. (2006). An integrative phylogenetic and extrapolatory approach to the reconstruction of dromaeosaur (Theropoda: Eumaniraptora) shoulder musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 146(3), 301-344. DOI:10.1111/j.1096-3642.2006.00200.x
- Jenkins, F. A. Jr. (1993). The evolution of the avian shoulder joint. *American Journal of Science*, 293(A), 253-267. DOI:10.2475/ajs.293.A.253
- Lambertz, M., & Perry, S. F. (2015). Remarks on the evolution of the avian sternum, dinosaur gastralia, and their functional significance for the respiratory apparatus. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 255, 80-84. DOI:10.1016/j.jcz.2015.02.008
- Lindsay, B. (1885). On the avian sternum. *Proc. Zool. Soc. London*, 343-357, pls xxix-xxxii.
- 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), 1-95. DOI:10.1111/j.1096-3642.2006.00293.x

- Lo Coco, G. E., Motta, M. J., Mosto, M. C., & Picasso, M. B. (2020). Wing and tail myology of *Tyto furcata* (Aves, Tytonidae). *Journal of Morphology*, 281(4-5), 450-464. DOI:10.1002/jmor.21111
- Lo Coco, G. E., Motta, M. J., Agnolín, F. L., & Novas, F. E. (2022). Wing osteology, myology and function of *Rhea americana* (Aves, Rheidae). *Journal of Morphology*. DOI:10.1002/jmor.21486
- Longrich, N. R. (2006). Structure and function of hindlimb feathers in *Archaeopteryx lithographica*. *Paleobiology*, 32(3), 417-431. DOI:10.1666/04014.1
- Longrich, N. R., Vinther, J., Meng, Q., Li, Q., & Russell, A. P. (2012). Primitive wing feather arrangement in *Archaeopteryx lithographica* and *Anchiornis huxleyi*. *Current Biology*, 1094: 2262–2267.
- Lowe, P. R. (1928). Studies and observations bearing on the phylogeny of the Ostrich and its allies. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 98(1), 185-247. Blackwell Publishing Ltd.
- Lowe, P. R. (1935). XVII. On the relationship of the Struthionidae to the Dinosaurs and to the rest of the Avian class, with special reference to the position of *Archæopteryx*. *Ibis*, 77: 398-432. DOI:10.1111/j.1474-919X.1935.tb02979.x
- Makovicky, P. J., Norell, M. A., Clark, J. M., & Rowe, T. (2003). Osteology and relationships of *Byronosaurus jaffei* (Theropoda: Troodontidae). *Am. Museum Novitates*, 3402, 1-32. DOI:10.1206/0003-0082(2003)402<0001:OAROBJ>2.0.CO;2
- Makovicky, P., Apesteguía, S., & Agnolín, F. L. (2005). The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature*, 437, 1007–1011. DOI:10.1038/nature03996
- Marsh, O. C. (1880). Odontornithes: a monograph on the extinct toothed birds of North America. *Memoirs of the Peabody Museum of Natural History*, 1:1-201.

- Maxwell, E. E., & Larsson, H. C. (2007). Osteology and myology of the wing of the Emu (*Dromaius novaehollandiae*), and its bearing on the evolution of vestigial structures. *Journal of Morphology*, 268(5), 423-441. DOI:10.1002/jmor.10527
- Mayr, G., Pohl, B., Hartman, S., & Peters, D. S. (2007). The tenth skeletal specimen of *Archaeopteryx*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149, 97-116. DOI:10.1111/j.1096-3642.2006.00245.x
- Mayr, G. (2017). Pectoral girdle morphology of Mesozoic birds and the evolution of the avian supracoracoideus muscle. *Journal of Ornithology*, 158: 859–867.
- McGowan, C. (1979). The hind limb musculature of the brown kiwi, *Apteryx australis mantelli*. *Journal of Morphology*, 160(1), 33-73. DOI:10.1002/jmor.1051600105
- McGowan, C. (1982). The wing musculature of the Brown Kiwi *Apteryx australis mantelli* and its bearing on ratite affinities. *Journal of Zoology*, 197(2), 173-219. DOI:10.1111/jzo.1982.197.2.173
- Meers, M. B. (2003). Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *Anatomical Record*, 274A: 891-916.
- Meyer, H. V. (1861). *Archaeopteryx lithographica* (vogel-feder) und Pterodactylus von solnhofen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde*, 1861(6), 678-9.
- Mindell, D. P. (1997). *Avian molecular evolution and systematics*. Academic Press.
- Mitchell, K. J., Llamas, B., Soubrier, J., Rawlence, N. J., Worthy, T. H., Wood, J., Lee, M. S. Y., & Cooper, A. (2014). Ancient DNA reveals elephant birds and kiwi are sister taxa and clarifies ratite bird evolution. *Science*, 344(6186), 898-900.
- Molnar, J. L., Diaz Jr., R. E., Skorka, T., Dagliyan, G., & Diogo, R. (2017). Comparative musculoskeletal anatomy of chameleon limbs, with implications for the evolution of

- arboreal locomotion in lizards and for teratology. *Journal of Morphology*, 278(9), 1241-1261. DOI:10.1002/jmor.20708
- Motta, M. J., Agnolín, F. L., Brissón Egli, F., & Novas, F. E. (2020). New theropod dinosaur from the Upper Cretaceous of Patagonia sheds light on the paravian radiation in Gondwana. *The Science of Nature*, 107(3), 1-8.
- Muñiz, F. J. (1885). Historia natural: El ñandú o avestruz pampeano. En: Sarmiento, D.F. (Ed.). *Vida y escritos del Coronel Francisco J. Muñiz*, 84-90. F. Lajouane, Buenos Aires.
- Nesbitt, S. J. (2011). The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 352:1-292.
- Nicholls, E. L., & Russell, A. P. (1985). Structure and function of the pectoral girdle and forelimb of *Struthiomimus altus* (Theropoda: Ornithomimidae). *Palaeontology*, 28:643-677.
- Nopcsa, B. F. (1907). Ideas on the origin of flight. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 7(1), 223-236.
- Nopcsa, B. F. (1923). On the origin of flight in birds. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 93(2), 463-477. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, United Kingdom.
- Norell, M. A., & Makovicky, P. J. (1997). Important features of the dromaeosaur skeleton: information from a new specimen. *Am. Museum Novitates* 3215, 1–28.
- Norell, M. A., & Makovicky, P. J. (1999). Important features of the dromaeosaur skeleton II: information from newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis*. *Am. Museum Novitates*, 3282, 1–45.
- Norell, M. A., Clark, J. M., & Makovicky, P. J. (2001). Phylogenetic relationships among coelurosaurian theropods. En: *New Perspectives on the origin and early evolution of*

- birds. New Haven: Peabody Museum of Natural History. Gauthier, J., & Gall, L. F. (Eds.). New Haven: Yale University, 49-67.
- Norell, M. A., Clark, J. M., Turner, A. H., Makovicky, P. J., Barsbold, R., & Rowe, T. (2006). A new dromaeosaurid theropod from Ukhaa Tolgod (Omnogov, Mongolia). *American Museum Novitates*, 1-51.
- Novas, F. E., & Pol, D. (2005). New evidence on deinonychosaurian dinosaurs from the late cretaceous of patagonia. *Nature*, 433, 858. DOI:10.1038/nature03285
- Novas, F. E., & Agnolín, F. L. (2014). Scapular girdle morphology in paravians and implications for the origin of flight. Fourth International Palaeontological Congress, Abstract Vol. A145. Septiembre 2014. Mendoza. Argentina: CCT-CONICET.
- Novas, F. E., Pol, D., Canale, J. I., Porfiri, J. D., & Calvo, J. O. (2009). A bizarre Cretaceous theropod dinosaur from Patagonia and the evolution of Gondwanan dromaeosaurids. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 276, 1101-1107. DOI:10.1098/rspb.2008.1554
- Novas, F. E., Agnolín, F. L. & Lo Coco, G. (2016). Morfología de la cintura escapular de los paravianos basales y aves Ratites: implicancias en el origen del vuelo aleteado. Abstracts XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 53(6) Suplemento, 63–64.
- Novas, F. E., Agnolín, F., Brissón Egli, F., & Lo Coco, G. E. (2020). Pectoral girdle morphology in Early-Diverging Paravians and living Ratites: Implications for the origin of flight. En: Pittman, M. & Xu, X. (Eds). Pennaraptoran theropod dinosaurs: past progress and new frontiers. *Bulletin of American Museum of Natural History*. 440(1):345-353. DOI:10.5531/sd.sp.44
- Novas, F. E., Brissón Egli, F., Agnolín, F. L., Gianechini, F. A., & Cerda, I. (2018). Postcranial osteology of a new specimen of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae). *Cretaceous Research*, 83, 127-167. DOI:10.1016/j.cretres.2017.06.003

- Novas, F. E., Motta, M. J., Agnolín, F. L., Rozadilla, S., Lo Coco, G. E., & Brissón Egli, F. (2021a). Comments on the morphology of basal Paravian shoulder girdle: new data based on Unenlagiid Theropods and paleognath birds. *Frontiers in Earth Science*, 9, 662167. DOI:10.3389/feart.2021.662167
- Novas, F. E., Agnolín, F. L., Motta, M. J., & Brissón Egli, F. (2021b). Osteology of *Unenlagia comahuensis* (Theropoda, Paraves, Unenlagiidae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *The Anatomical Record*, 304 (12), 2741-2788.
- Novas, F. E., & Puerta, P. F. (1997). New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 387, 390-392. DOI:10.1038/387390a0
- Nudds, R. L. (2014). Reassessment of the wing feathers of *Archaeopteryx lithographica* suggests no robust evidence for the presence of elongated dorsal wing coverts. *PLoS One*, 9:e93963. DOI:10.1371/journal.pone.0093963
- Nudds, R. L., & Dyke, G. J. (2010). Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight ability. *Science*, 328: 886–889.
- O'Connor, J. K., & Chang, H. (2015). Hindlimb feathers in paravians: Primarily “wings” or ornaments?. *Biology Bulletin*, 42, 616-621. DOI:10.1134/S1062359015070079
- Olson, S. L. (1973). Evolution of the rails of the South Atlantic islands (Aves: Rallidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 152, 1-53. DOI:10.5479/si.00810282.152
- Olson, S. L., & Feduccia, A. (1979). Flight capability and the pectoral girdle of *Archaeopteryx*. *Nature*, 278(5701), 247-248. DOI:10.1038/278247a0
- Osborn, H. F. (1924). Three new theropoda, protoceratops zone, central Mongolia. *American Museum novitates*, 144, 1-12.
- Ostrom, J. H. (1969). Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. *Peabody Museum Bulletin*, 30, 1-165. DOI:10.2307/j.ctvqc6gzx

- Ostrom, J. H. (1974a). *Archaeopteryx* and the origin of flight. *The Quarterly Review of Biology*, 49(1), 27-47. DOI:10.1086/407902
- Ostrom, J. H. (1974b). The pectoral girdle and forelimb function of *Deinonychus* (Reptilia: Saurischia): a correction. *Postilla*, 165, 1–11.
- Ostrom, J. H. (1976). Some hypothetical anatomical stages in the evolution of avian flight. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 1–21.
- Owen, R. (1863). On the *Archeopteryx* of von Meyer, with a description of the fossil remains of a long-tailed species, from the lithographic stone of Solenhofen. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 153, 33-47.
- Parker, T. J. (1890). III. Observations on the anatomy and development of *Apteryx*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 47(286-291), 454-459.
- Paul, G. S. (2002). *Dinosaurs of the air: The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds*. Baltimore: JHU Press.
- Pei, R., Pittman, M., Goloboff, P. A., Dececchi, T. A., Habib, M. B., Kaye, T. G., Larsson, H. C. E., Norell, M. A., Brusatte, S. L., & Xu, X. (2020). Potential for powered flight neared by most close Avialan relatives, but few crossed its thresholds. *Current Biology*, 30(20), 4033–4046. DOI:10.1016/j.cub.2020.06.105
- Phillips, M. J., Gibb, G. C., Crimp, E. A., & Penny, D. (2010). Tinamous and moa flock together: mitochondrial genome sequence analysis reveals independent losses of flight among ratites. *Systematic biology*, 59(1), 90-107.
- Picasso, M. B. J. (2010). The hindlimb muscles of *Rhea americana* (Aves, Palaeognathae, Rheidae). *Anatomia, histologia, embryologia*, 39(5), 462-472. DOI:10.1111/j.1439-0264.2010.01017.x

- Picasso, M. B. J. (2015). Ontogenetic scaling of the hindlimb muscles of the Greater Rhea (*Rhea americana*). *Anatomia, histologia, embryologia*, 44(6), 452-459. DOI:10.1111/ahe.12158
- Picasso, M. B., & Mosto, M. C. (2018). Wing myology of Caracaras (Aves, Falconiformes): muscular features associated with flight behavior. *Vertebrate Zoology*, 68(2).
- Picasso, M. B., Monti, A., Mosto, M. C., & Morgan, C. C. (2020). Ontogenetic shape changes in the pelvis of the Greater Rhea (Aves, Palaeognathae) and their relationships with cursorial locomotion: a geometric morphometric approach. *Journal of Anatomy*, 236(6), 1137-1145. DOI:10.1111/joa.13158
- Picasso, M. B., Tambussi, C. P., Mosto, M. C., & Degrange, F. J. (2012). Crecimiento de la masa muscular del miembro posterior del Ñandu Grande (*Rhea americana*) durante la vida postnatal. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 20, 1-7.
- Pittman, M., Kaye, T. G., Wang, X., Zheng, X., Dececchi, T. A., & Hartman, S. A. (2022). Preserved soft anatomy confirms shoulder-powered upstroke of early theropod flyers, reveals enhanced early pygostylian upstroke, and explains early sternum loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(47), e2205476119.
- Poore, S. O., Ashcroft, A., Sanchez-Haiman, A., & Goslow Jr., G. E. (1997a). The contractile properties of the M. supracoracoideus in the pigeon and starling: a case for long-axis rotation of the humerus. *The Journal of experimental biology*, 200(23), 2987-3002. DOI:10.1242/jeb.200.23.2987
- Poore, S. O., Sanchez-Haiman, A., & Goslow Jr., G. E. (1997b). Wing upstroke and the evolution of flapping flight. *Nature*, 387, 799–802.
- Pycraft, W. P. (1894). The wing of *Archaeopteryx*. *Library of Princeton University*, 1–448.

- Pycraft, W. P. (1896). The wing of *Archaeopteryx*. *Natural Science*, 8 (5), 261-266.
- Pycraft, W. P. (1900). On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and the Neognathae (Carinatae). *The Transactions of the Zoological Society of London*, 15(5), 149-290. DOI:10.1111/j.1096-3642.1900.tb00023.x
- Raikow, R. J. (1968). Maintenance behavior of the Common Rhea. *The Wilson Bulletin*, 80(3), 312-319.
- Raikow, R. J. (1969). Sexual and agonistic behavior of the Common Rhea. *The Wilson Bulletin*, 81(2), 196-206.
- Raikow, R. J. (1985). Locomotor system. En: King, A. S., & McLelland, J. (Eds.). *Form and Function in Birds*, (3), 57-147. Academic Press.
- Rauhut, O. W., Foth, C., & Tischlinger, H. (2018). The oldest *Archaeopteryx* (Theropoda: Avialiae): a new specimen from the Kimmeridgian/Tithonian boundary of Schamhaupten, Bavaria. *Peer J*, 6, e4191.
- Rayner, J. M. V. (2001). On the origin and evolution of flapping flight aerodynamics in birds. En: Gauthier, J., & Gall, L. F. (Eds.). *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*, 363-381. Yale Peabody Museum, New Haven.
- Roberts, T. J. (2001). Muscle force and stress during running in dogs and wild turkeys. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 156, 283-295.
- Romer, A. S. (1956). *Osteology of the reptiles*. University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Rosser, B. W. C., & George, J. C. (1985). Histochemical characterization and distribution of fiber types in the pectoralis muscle of the ostrich (*Struthio camelus*) and emu (*Dromaius novaehollandiae*). *Acta Zoologicae*, 66, 191-198.
- Rothschild, W., & Pycraft, W. P. (1900). VI. A Monograph of the Genus *Casuarius*. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 15(5), 109-148.

- Ruben, J. (1991). Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx*. *Evolution*, 45(1), 1-17. DOI:10.1111/j.1558-5646.1991.tb05261.x
- Sackton, T. B., Grayson, P., Cloutier, A., Hu, Z., Liu, J. S., Wheeler, N. E., ... & Edwards, S. V. (2019). Convergent regulatory evolution and loss of flight in Paleognathous birds. *Science*, 364(6435), 74-78. DOI:10.1126/science.aat7244
- Schaller, N. U. (2008). Structural attributes contributing to locomotor performance in the ostrich (*Struthio camelus*). Ph.D. dissertation, University of Heidelberg, Heidelberg, Germany.
- Senter, P. (2006a). Scapular orientation in theropods and basal birds, and the origin of flapping flight. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51: 305–313.
- Senter, P. (2006b). Comparison of forelimb function between *Deinonychus* and *Bambiraptor* (Theropoda: Dromaeosauridae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(4), 897-906. DOI:10.1671/0272-4634(2006)26[897:COFFBD]2.0.CO;2
- Sereno, P. C. (1998). A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 210:41-83.
- Sereno, P. C., & Rao, C. (1992). Early evolution of avian flight and perching: new evidence from the Lower Cretaceous of China. *Science*, 255, 845–848.
- Serrano, F. J., Costa-Pérez, M., Navalón, G., & Martín-Serra, A. (2020). Morphological disparity of the humerus in modern birds. *Diversity*, 12(5), 173. DOI:10.3390/d12050173
- Sullivan, C., Xu, X., & O'Connor, J. K. (2016). Complexities and novelties in the early evolution of avian flight, as seen in the Mesozoic Yanliao and Jehol biotas of Northeast China. *Palaeoworld*, 26, 212–229.

- Suzuki, D., Chiba, K., VanBuren, C. S., & Ohashi, T. (2014). The appendicular anatomy of the elegant crested Tinamou (*Eudromia elegans*). *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A (Natural History)*, 12, 1–48. DOI:10.34522/kmnh.12.0_1
- Tobalske, B. W., Warrick, D. R., Clark, C. J., Powers, D. R., Hedrick, T. L., Hyder, G. A., & Biewener, A. A. (2007). Three-dimensional kinematics of hummingbird flight. *Journal of Experimental Biology*, 210(13), 2368-2382. DOI:10.1242/jeb.005686
- Tobalske, B. W., & Dial, K. P. (2007). Aerodynamics of wing-assisted incline running in birds. *Journal of Experimental Biology*, 210(10):1742–1751. DOI:10.1242/jeb.001701
- Turner, A. H., Makovicky, P. J., & Norell, M.A. (2012). A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 371, 1-206.
- Uno, Y., & Hirasawa, T. (2023). Origin of the propatagium in non-avian dinosaurs. *Zoological Letters*, 9(1), 4.
- Vanden Berge, J. C. (1982). Notes on the myology of the pelvic limb in kiwi (*Apteryx*) and in other birds. *The Auk*, 99(2), 309-315. DOI:10.1093/auk/99.2.309
- Vazquez, R. J. (1992). Functional osteology of the avian wrist and the evolution of flapping flight. *Journal of Morphology*, 211(3), 259-268. DOI:10.1002/jmor.1052110303
- Vazquez, R. J. (1994). The automating skeletal and muscular mechanisms of the avian wing (Aves). *Zoomorphology*, 114(1), 59-71. DOI:10.1007/BF00574915
- Voeten, D. F., Cubo, J., De Margerie, E., Röper, M., Beyrand, V., Bureš, S., ... & Sanchez, S. (2018). Wing bone geometry reveals active flight in *Archaeopteryx*. *Nature Communications*, 9, 923.

- Walker, A. D. (1972). New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature*, 237: 257-263.
- Wang, M., Stidham, T. A., & Zhou, Z. (2018). A new clade of basal Early Cretaceous pygostylian birds and developmental plasticity of the avian shoulder girdle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(42), 10708-10713. DOI:10.1073/pnas.1812176115
- Wang, M., O'Connor, J. K., & Zhou, Z. (2019). A taxonomical revision of the Confuciusornithiformes (Aves: Pygostylia). *Vertebrata Palasiatica*, 57, 1-37. DOI:10.19615/j.cnki.1000-3118.180530
- Wang, S., Ma, Y., Wu, Q., Wang, M., Hu, D., Sullivan, C., & Xu, X. (2022). Digital restoration of the pectoral girdles of two Early Cretaceous birds and implications for early-flight evolution. *Elife*, 11, e76086. DOI:10.7554/eLife.76086
- Wellnhofer, P. (1993). Das siebte exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten. *Archaeopteryx*, 11, 1-47.
- Wellnhofer, P., & Tischlinger, H. (2004). Das "brustbein" von *Archaeopteryx bavarica* Wellnhofer 1993-eine revision. *Archaeopteryx*, 22, 3-15.
- Williston, S. W. (1879). Are birds derived from dinosaurs. *Kansas City Review of Science*, 3, 457-460.
- Witmer, L. M. (1995). The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En: Thomason J. (Ed.). *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, 19-33. Cambridge University Press, Cambridge.
- Woolley, J. D. (2000). The functional morphology of the avian flight muscle M. coracobrachialis posterior. *Journal of Experimental Biology*, 203(11), 1767-1776. DOI:10.1242/jeb.203.11.1767

- Worthy, T. H., & Scofield, R. P. (2012). Twenty-first century advances in knowledge of the biology of moa (Aves: Dinornithiformes): a new morphological analysis and moa diagnoses revised. *New Zealand Journal of Zoology*, 39(2), 87-153. DOI:10.1080/03014223.2012.665060
- Wustinger, J., Jaśko, D., Drózdź, D., Basińska, M., & Pospieszny, N. (2006). Muscles of thoracic limb of African Ostrich (*Struthio camelus* L.). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities. Series Veterinary Medicine*, 9(2).
- Xu, X. (2002). Deinonychosaurian fossils from the Jehol Group of western Liaoning and the coelurosaurian evolution. Ph.D. dissertation, Chinese Academy of Sciences, Beijing.
- Xu, X., Wang, X. L., & Wu, X. C. (1999). A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature*, 401(6750), 262-266. DOI:10.1038/45769
- Xu, X., Zhou, Z. H., & Wang, X. L. (2000). The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature*, 408, 705-708. DOI:10.1038/35047056
- Xu, X., Zhou, Z., Wang, X., Kuang, X., Zhang, F., & Du, X. (2003). Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, 421(6921), 335–340. DOI:10.1038/nature01342
- Xu, X., Zhao, Q., Norell, M. A., Sullivan, C., Hone, D., Erickson, G. M., Wang, X. L., Han, F. L., & Guo, Y. (2009). A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chinese Science Bulletin*, 54, 430–435.
- Xu, X., Currie, P., Pittman, M., Xing, L., Meng, Q., Lü, J., Hu, D., & Yu, C. (2017). Mosaic evolution in an asymmetrically feathered troodontid dinosaur with transitional features. *Nature communications*, 8(1),14972. DOI:10.1038/ncomms14972
- Yonezawa, T., Segawa, T., Mori, H., Campos, P. F., Hongoh, Y., Endo, H., ... & Hasegawa, M. (2017). Phylogenomics and morphology of extinct paleognathans reveal the

- origin and evolution of the Ratites. *Current Biology*, 27(1), 68-77.
DOI:10.1016/j.cub.2016.10.029
- Zheng, X., Zhou, Z., Wang, X., Zhang, F., Zhang, X., Wang, Y., ... & Xu, X. (2013). Hind wings in basal birds and the evolution of leg feathers. *Science*, 339(6125), 1309-1312. DOI:10.1126/science.1228753
- Zheng, X., O'Connor, J., Wang, X., Wang, M., Zhang, X., & Zhou, Z. (2014). On the absence of sternal elements in *Anchiornis* (Paraves) and *Sapeornis* (Aves) and the complex early evolution of the avian sternum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13900–13905. DOI:10.1073/pnas.1411070111
- Zhou, Z., & Zhang, F. (2002a). Largest bird from the Early Cretaceous and its implications for the earliest avian ecological diversification. *Naturwissenschaften* 89, 34-38. DOI:10.1007/s00114-001-0276-9
- Zhou, Z., & Zhang, F. (2002b). A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 418, 405-409. DOI:10.1038/nature00930
- Zhou, Z., & Zhang, F. (2003a). Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40(5), 731-747. DOI:10.1139/e03-011
- Zhou, Z., & Zhang, F. (2003b). *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest Avian evolution. *Naturwissenschaften*, 90(5), 220–225. DOI:10.1007/s00114-003-0416-5