



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en  
el área Ecología, Genética y Evolución

**Filogenia de aves Ratites: estudio del origen y diversificación mediante el  
análisis de especies fósiles y actuales**

**Tomo I**

Sebastián Rozadilla

Director: Fernando E. Novas

Co-Director: Darío A. Lijtmaer

Consejero de Estudios: Pablo A. Tubaro

Lugar de trabajo: Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, MACN

Fecha de Defensa: 25 de julio de 2024

“La primera cosa que hace el casoar es mirarlo a uno con altanería desconfiada. Se limita a mirar sin moverse, a mirar de una manera tan dura y continua que es casi como si nos estuviera inventando, como si gracias a un terrible esfuerzo nos sacara de la nada que es el mundo de los casoares y nos pusiera delante de él, en el acto inexplicable de estarlo contemplando.

De esta doble contemplación, que acaso sólo es una y quizá en el fondo ninguna, nacemos el casoar y yo, nos situamos, aprendemos a desconocernos. No sé si el casoar me recorta y me inscribe en su simple mundo; por mi parte sólo puedo describirlo, aplicar a su presencia un capítulo de gustos y disgustos...”

Retrato del Casoar - Historias de Cronopios y de Famas

Julio Cortazar

## ÍNDICE

<b>RESUMEN.....</b>	<b>6</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>7</b>
<b>CAPÍTULO 1- INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>8</b>
<b>Las afinidades filogenéticas de las ratites fósiles .....</b>	<b>12</b>
<b>Las relaciones filogenéticas de las aves ratites.....</b>	<b>13</b>
<b>Las paleobiogeografía de las aves ratites .....</b>	<b>15</b>
<b>CAPÍTULO 2- OBJETIVOS E HIPÓTESIS .....</b>	<b>17</b>
<b>Objetivo general.....</b>	<b>17</b>
<b>Objetivos específicos.....</b>	<b>17</b>
<b>Hipótesis de trabajo .....</b>	<b>18</b>
<b>CAPÍTULO 3- MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>19</b>
<b>3.1 Caracteres morfológicos y construcción de la matriz correspondiente .....</b>	<b>19</b>
<b>Materiales consultados .....</b>	<b>19</b>
<b>Abreviaturas institucionales.....</b>	<b>20</b>
<b>Listado de grupos taxonómicos supragenéricos considerados en la presente tesis y taxonomía empleada .....</b>	<b>26</b>
<b>Descripción y nomenclatura osteológica .....</b>	<b>28</b>
<b>Nomenclatura muscular.....</b>	<b>29</b>
<b>Construcción de la matriz filogenética .....</b>	<b>30</b>
<b>Inclusión de ratites fósiles en la matriz filogenética.....</b>	<b>32</b>
<b>3.2 Caracteres moleculares y su incorporación a la matriz.....</b>	<b>33</b>
<b>3.3 Análisis filogenéticos .....</b>	<b>40</b>
<b>Análisis filogenético basado en datos morfológicos .....</b>	<b>40</b>
<b>Análisis filogenético de evidencia total .....</b>	<b>41</b>
<b>CAPÍTULO 4- RESULTADOS I: OSTEOLÓGÍA COMPARADA DE LAS AVES RATITES.....</b>	<b>42</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>42</b>

<b>1. OSTEOLÓGÍA CRANEANA .....</b>	<b>43</b>
<b>Premaxilar .....</b>	<b>43</b>
<b>Maxilar .....</b>	<b>46</b>
<b>Barra suborbital .....</b>	<b>48</b>
<b>Nasal .....</b>	<b>49</b>
<b>Ectetmoides .....</b>	<b>51</b>
<b>Mesetmoides .....</b>	<b>51</b>
<b>Lacrimal .....</b>	<b>52</b>
<b>Frontal .....</b>	<b>54</b>
<b>Parietales .....</b>	<b>56</b>
<b>Escamoso .....</b>	<b>56</b>
<b>Supraoccipital .....</b>	<b>57</b>
<b>Exoccipital .....</b>	<b>58</b>
<b>Basioccipital .....</b>	<b>60</b>
<b>Paraesfenoides .....</b>	<b>61</b>
<b>Lateroesfenoides .....</b>	<b>63</b>
<b>Vómer .....</b>	<b>64</b>
<b>Palatino .....</b>	<b>67</b>
<b>Pterigoides .....</b>	<b>71</b>
<b>Cuadrado .....</b>	<b>73</b>
<b>Mandíbula .....</b>	<b>78</b>
<b>2. OSTEOLÓGÍA COMPARADA DEL ESTERNÓN, ESCAPULOCORACOIDES Y MIEMBRO ANTERIOR DE LAS AVES RATITES.....</b>	<b>83</b>
<b>Esternón .....</b>	<b>83</b>
<b>“Furcula”.....</b>	<b>86</b>
<b>Escápulocoracoides .....</b>	<b>87</b>
<b>Húmero .....</b>	<b>94</b>
<b>Ulna .....</b>	<b>101</b>
<b>Radio .....</b>	<b>106</b>

Carpometacarpo .....	109
<b>3. OSTEOLOGÍA COMPARADA DE LA PELVIS Y MIEMBRO POSTERIOR DE LAS AVES RATITES .....</b>	<b>113</b>
Ilion .....	113
Pubis . .....	120
Isquion .....	123
Fémur .....	127
Tibiotarso .....	134
Fíbula .....	141
Tarsometatarso.....	144
Dígitos .....	151
<b>CAPÍTULO 5-RESULTADOS II NUEVOS CARACTERES MORFOLÓGICOS AGREGADOS A LA MATRIZ FILOGENÉTICA Y SECUENCIAS MOLECULARES.....</b>	<b>153</b>
<b>CAPÍTULO 6-RESULTADOS III RESULTADOS FILOGENÉTICOS .....</b>	<b>163</b>
Resultados filogenéticos basados en datos morfológicos .....	163
Análisis filogenéticos basados en evidencia total .....	164
<b>CAPÍTULO 7- DISCUSIÓN .....</b>	<b>167</b>
<b>1. FILOGENIA DE RATITAE SOBRE LA BASE DE DATOS MORFOLÓGICOS Y MOLECULARES .....</b>	<b>167</b>
Comentarios sobre <i>Proapteryx</i> .....	178
Las paleognatas voladoras .....	179
Las relaciones filogenéticas de <i>Palaeotis</i> , Eogruidae y Ergilornithidae .....	180
Struthiones y las relaciones filogenéticas de <i>Remiornis</i> .....	185
<i>Eremopezus</i> , el Aepyornithiformes más antiguo .....	187
Las relaciones de parentesco de los Struthionoidea vivientes y <i>Diogenornis fragilis</i> .....	189
Comentarios sobre Rheidae extintos .....	201
<b>2. EVOLUCIÓN Y PALEOBIOGEOGRAFÍA DE RATITAE .....</b>	<b>203</b>
Evolución del paladar en las aves ratites .....	203

**Sobre la reducción del miembro anterior en las aves ratites .....207**  
**Hábitos locomotores de las aves ratites .....210**  
**Evolución paleobiogeográfica de las aves ratites .....212**  
**CAPÍTULO 8- CONCLUSIONES .....218**  
**Mis eternos agradecimientos .....222**  
**REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....228**

## RESUMEN

La presente tesis doctoral tiene como objetivo realizar un estudio anatómico, comparativo y filogenético de las aves Ratitae. Se describe y compara la anatomía ósea de los diversos grupos de ratites vivientes y fósiles con el fin de reconocer caracteres morfológicos que resultaron en una nueva matriz filogenética. A partir de esta matriz se realizó un análisis basado únicamente en rasgos morfológicos y otro de evidencia total, incluyendo datos moleculares. El análisis filogenético basado en datos morfológicos recupera Ratitae como un grupo monofilético que incluye dos clados: por un lado, *Apteryx* y Dinornithiformes dentro del clado Apteryges, restringidos en su distribución a Nueva Zelanda, un gran clado que incluye a los Struthiones (*Remiornis* + (Aepyornithiformes + Struthionioidea)) y a Palaeotididae + Eogruidae, extintos y distribuidos exclusivamente en el Hemisferio Norte. Esto resulta en un nuevo esquema con respecto a los cambios anatómicos ocurridos en el paladar de las ratites, un tópico extensamente discutido por autores previos. La recuperación de Ratitae monofilético, formado por aves no voladoras, implica que la pérdida del vuelo pudo haber ocurrido solo una vez en el ancestro común de todas estas aves. La nueva propuesta filogenética soporta modelos previos que sostienen que los principales eventos de cladogénesis en ratites han ocurrido por vicarianza.

**Palabras clave:** Aves, Palaeognathae, Ratitae, Apteryges, Palaeotididae, Eogruidae, Struthiones

**Thesis title: Phylogeny of the Ratite birds: study on the origin and diversification through the analysis of fossil and extant species**

**ABSTRACT**

The aim of the present Ph dissertation is to carry out an anatomical, comparative and phylogenetic study of Ratitae birds. The bone anatomy of the various groups of living and fossil ratites is described and compared in order to recognize morphological characters that resulted in a new phylogenetic matrix. From this matrix, a phylogenetic analysis was carried out based solely on morphological traits and a total evidence analysis, including molecular evidence. The phylogenetic analysis based on morphological data recover a monophyletic Ratitae that includes two clades: on the one hand *Apteryx* and Dinornithiformes within the Apteryges clade, restricted in their distribution to New Zealand, a large clade that includes, the Struthionos (Remiornis + (Aepyornithiformes + Struthionoidea)) and the Palaeotididae + Eogruidae, extinct and distributed exclusively in the Northern Hemisphere. This results in a new scheme regarding the anatomical changes occurred in the palate of ratites, a topic extensively discussed by previous authors. The recovery of monophyletic Ratitae, composed by flightless birds, implies that the loss of flight may have occurred only once in the common ancestor of all these birds. The new phylogenetic proposal supports previous models that propose that the main cladogenesis events in ratites have occurred by vicariance.

**Keywords:** Aves, Palaeognathae, Ratitae, Apteryges, Palaeotididae, Eogruidae, Struthionos

## CAPÍTULO 1

### INTRODUCCIÓN

Las aves actuales son separadas en dos grandes grupos, fundamentalmente según la morfología del paladar: Neognathae y Palaeognathae. Pycraft (1900) fue el primero en acuñar estas definiciones señalando que las paleognatas poseen un paladar semejante al de un reptil y, por ende “primitivo” (según Pycraft, 1900) en relación con las aves neognatas. Pycraft distinguió el paladar de las paleognatas del de las neognatas por la presencia de los siguientes caracteres: vómer fusionado en un único elemento robusto que envuelve ventralmente el rostro paraesfenoidal, palatinos y pterigoides con una articulación rígida, amplia y fija, y procesos basipterigoideos en el paraesfeneoides que contactan con el pterigoides (Huxley, 1867; Pycraft, 1900; McDowell, 1948; Bock, 1963; Cracraft, 1974; Houde, 1986; 1988; Witmer y Martin, 1987; Lee et al., 1997; Livezey y Zusi, 2006; 2007; Bourdon et al., 2009; Hu et al., 2019). Las aves neognatas, por el contrario, poseen un paladar derivado, caracterizado por movilidad entre sus elementos, en especial entre el pterigoides y el palatino.

Palaeognathae (Pycraft, 1900) incluye a dos grupos: Tinamiformes y Ratitae. Los Tinamiformes (Huxley, 1872) (Fig. 1.1A) son un grupo de distribución actual neotropical conformado por aproximadamente 65 especies vivientes (Bertelli et al., 2014); son aves voladoras conocidas como inambúes o perdices del nuevo mundo. Por otro lado, Ratitae (Merrem, 1813), comprende a las aves no voladoras actualmente distribuidas en varios continentes del hemisferio sur. Se reconocen los siguientes grupos de ratites: el orden Struthioniformes, con la familia Struthionidae, que incluye al avestruz (*Struthio* Linnaeus, 1758) con dos especies actuales en África (*S. camelus* y *S. molybdophanes*) (Fig. 1.1B); Rheiformes, con la familia Rheidae, que incluye ñandúes y choiques (*Rhea* Brisson, 1760) (Fig. 1.1C ) con dos especies en América del Sur (*R. americana* y *R. pennata*); Casuariiformes, que incluye Dromaiidae, el emú (*Dromaius novaehollandiae* Vieillot,

1816) en Australia (Fig. 1.1D), y Casuariidae, el casuario (*Casuarius* Brisson, 1760) (Fig. 1.1E) con tres especies actuales en Australia y Nueva Guinea (*C. casuarius*, *C. unappendiculatus* y *C. bennetti*); Apterygiformes, con Apterygidae, los kiwis (*Apteryx*, Shaw, 1813) (Fig. 1.1F) siendo 5 especies actuales en Nueva Zelanda (*A. australis*, *A. oweni*, *A. haasti*, *A. rowi* y *A. mantelli*). También se conocen ratites extintas en tiempos históricos que se incluyen entre las más grandes aves conocidas: las moas (Dinornithiformes Bonaparte, 1853) de Nueva Zelanda y las aves-elefante (Aepyornithiformes, Geoffroy Saint-Hilaire 1851) de Madagascar.

Las paleognatas cuentan con un amplio registro fósil a lo largo del Cenozoico, con sus representantes más antiguos en el Paleoceno y una distribución que excede a los continentes gondwánicos. En el Paleoceno y Eoceno de Europa y Norteamérica vivieron diferentes tipos de aves paleognatas. En particular los Lithornithidae (Fig. 1.2A, B) (Houde y Olson, 1981; Houde, 1986; 1988, Mayr, 2009; Stidham et al., 2014; Nesbitt y Clarke, 2016) están representados por 5 géneros (*Lithornis*, *Paracathartes*, *Pseudocrypturus*, *Fissuravis*, *Calciavis*; Harrison, 1979; Houde, 1988; Mayr, 2007; Nesbitt y Clarke, 2016) incluyendo especies de diversos tamaños y diferentes capacidades de vuelo. Las afinidades de los Lithornithidae son controversiales, y algunos análisis filogenéticos recuperan a estas aves como el grupo hermano del resto de las aves paleognatas (es decir, el grupo formado por Tinamiformes y Ratitae), mientras que otros análisis las recuperan como más cercanamente emparentadas con las aves Neognathae (Houde, 1988; Livezey y Zusi, 2007; Worthy y Scofield, 2012).

Por otra parte, en Europa se documentaron restos de las aves paleognatas no voladoras *Palaeotis weigelti* y *Remiornis heberti* (Lambrecht, 1928; Houde y Haubold, 1987; Peters, 1988; Martin, 1992; Mayr, 2009a; Buffetaut y Angst, 2014; Mayr, 2015). El mejor conocido es *Palaeotis weigelti*, del Eoceno medio de Alemania, del que se encontraron varios esqueletos parciales en los yacimientos de Geiseltal y Messel (Mayr, 2019) (Fig. 1.2C). Mayr (2019) fue el primero en considerar a *Galligeranoides boriensis* (Bourdon et al., 2016) (Fig. 1.2E) del Eoceno inferior de Francia, como una ratite

relacionada a *Palaeotis*, con la que comparte, entre otras cosas, una anatomía muy grácil en comparación con las ratites actuales. Más recientemente, Mayr y Zelenkov (2021) reconsideraron a las aves Eogruidae como aves ratites, relacionadas a Palaeotidae y Struthioniformes.

En América del Sur, los hallazgos de las Ratitae más antiguas corresponden a restos del Paleoceno medio de Patagonia (Agnolín, 2016), que son formas proporcionalmente más robustas y de menor tamaño que Rheidae (Fig. 1.3D-E). *Diogenornis fragilis* (Alvarenga, 1983) (Fig. 1.3A, B), del Eoceno inferior de Brasil representa un ave no voladora de menor tamaño y proporciones más robustas que *Rhea* (Tambussi, 1995; Alvarenga, 2010).

Los restos de ratites provenientes de afloramientos del Mioceno-Pleistoceno de América del Sur son asignables a Rheidae, incluyendo taxones extintos como *Heterorhea dabbenei*, *Hinasuri nehuensis* (Fig. 1.3C), *Opisthodactylus spp.* (*O. patagonicus*, *O. horacioperezi*, *O. kirchneri*) (Fig. 1.3F-I), *Rhea mesopotamica* y fósiles de las especies actuales *R. americana* y *R. pennata* (e.g. Ameghino, 1895; Rovereto, 1914; Patterson y Kraglievich, 1960; Tambussi, 1995; Tambussi y Degrange, 2013; Agnolín y Noriega, 2012; Noriega et al., 2017; Tambussi et al., 2020; Picasso et al., 2022). Las especies extintas presentan formas y tamaño disímiles entre sí y con las especies actuales de Rheidae, lo que indica que las ratites fueron muy diversas tanto durante el Paleógeno como en el Neógeno temprano de Sudamérica, incluyendo varios morfotipos.

Respecto al registro fósil de ratites de África se debe mencionar a *Eremopezus eocaenus* (Andrews, 1904) (Fig. 1.4A) de la Formación Jubel Qatrani, del Eoceno Superior, hallada en Egipto. Su registro consiste en algunos huesos aislados del miembro posterior (Lambrecht, 1929; Sauer, 1969; Rasmussen et al., 2001) que representan un ave no voladora de tamaño similar al de un casuario. Del Mioceno de África se conocen registros de diferentes especies extintas de *Struthio* (i.e. *S. coppensi*, *S. asiaticus*) (Mourer-Chauviré et al., 1996; Mourer-Chauviré, 2008). *S. asiaticus* era un ave de complexión robusta, que rivalizaba en tamaño con los Dinornithiformes y Aepyornithiformes (Mourer-Chauviré y

Geraads 2008; Manegold et al. 2013; Buffetaut, 2022). En Asia y Europa se encontraron numerosos restos fósiles de *Struthio* (*S. karatheodoris*, *S. linxiaensis*, *S. wimani*, *S. asiaticus*, *S. andersoni*) (Mlíkovský, 1996; Hou et al., 2005; Wang, 2008; Boev y Spassov, 2009; Wang et al., 2011; Buffetaut, 2022), y del enorme *Pachystruthio* (*P. dmanisensis*, *P. pannonicus*, *P. transcaucasicus*) (Kretzoi, 1954; Burchak-Abramovich y Vekua, 1971; 1990; Vekua, 2013; Zelenkov et al., 2019). *P. dmanisensis* del Pleistoceno temprano de Europa y Asia, habría alcanzado un tamaño comparable al de algunos aepyornítidos de Madagascar.

Madagascar fue el hogar de las aves elefante Aepyornithidae (Bonaparte, 1853), las cuales constituyen las aves que alcanzaron las tallas más extremas conocidas, como es el caso de *Aepyornis maximus*, con un peso de más de 650kg. Se reconocen 2 géneros de esta familia: *Aepyornis* (Saint-Hillaire, 1851; Andrews, 1894; Hansford y Turvey, 2018), que incluye a las formas de mayor tamaño, y *Mullerornis* (Milne-Edwards y Grandidier, 1869), que representa un animal más esbelto y de tamaño similar al de un emú.

En Oceanía los registros de Ratites se restringen al Paleógeno más tardío y al Neógeno, incluyendo los mismos clados que habitan hoy en día esta región. *Emuarius* es el registro más antiguo para un ave ratite en el continente. Se trata de un género de Casuariiformes presente en el Oligoceno-Mioceno temprano de Australia con dos especies (*E. gidju* y *E. guljaruba*; Patterson y Rich, 1987; Boles, 2001; Worthy et al., 2014) (Fig. 1.4B-F). En el Mioceno de Nueva Zelanda se recuperaron los restos de *Proapteryx micromeros* (Worthy et al., 2013) representado por un fémur y un hueso cuadrado aislados (Fig. 1.4G-H), un Apterigiformes de menor tamaño y gracilidad que los kiwis actuales, y *Apteryx littoralis* (Tennyson y Tomotani, 2022) del Pleistoceno. Las moas son el grupo más diverso de ratites, contando con nueve especies agrupadas en tres familias diferentes (Dinornithidae, Megalapterygidae y Emeidae; Worthy y Scofield, 2012) entre las que se encuentran las aves de mayor altura que se conocen, como es el caso de *Dinornis robustus*, que habría alcanzado unos 3 metros a la altura de la cabeza. Las moas se caracterizan por su textura robusta y la total ausencia de alas. Los fósiles de moas abarcan desde el

Pleistoceno hasta el Holoceno (Worthy y Holdaway, 2002), aunque fragmentos indeterminados de huesos y cáscaras de huevo asignables a este grupo se han encontrado en capas del Mioceno temprano/medio (Tennyson et al., 2010).

En Antártida, los registros de aves ratites son escasos y de edad Eoceno Superior. Tambussi et al. (1994) reportaron un fragmento distal de tarsometatarso que representa un ave robusta no voladora que habría alcanzado unos 60 kg (Fig. 1.4J), y un premaxilar aislado con un aspecto similar al presente en Casuariiformes (Cenizo, 2012; Picasso et al., 2022) (Fig. 1.4I).

### **Las afinidades filogenéticas de las ratites fósiles**

Las propuestas acerca de las afinidades de las ratites fósiles han ido cambiando a lo largo de los años dada su anatomía apomórfica, así como por la falta de materiales bien preservados. *Remiornis heberti* es un ave de relaciones inciertas a la que Martin (1992) asignó un orden y una familia monotípicos. *Palaeotis weigelti* fue inicialmente descrita como un ave Gruiformes tanto como un Otididae (Lambrecht, 1928: *Palaeotis weigelti*) y luego como un Gruidae (Lambrecht, 1935: *Palaeogrus geiseltalensis*). Houde (1986) y Houde y Haubold (1987) reconocieron que esta ave no voladora era en realidad una ratite, y la consideraron emparentada con Struthionidae. Más tarde, Peters (1988) le asignó su propia familia, Palaeotididae y la consideró más estrechamente relacionada con Rheidae. Posteriormente, Mayr (2014) incluye por primera vez a *Palaeotis* en un análisis filogenético y lo recupera como la ratite no-neozelandesa más basal. Más recientemente, Mayr (2014, 2016; 2019) señaló similitudes entre *Palaeotis weigelti* y *Galligeranoides boriensis* (Bourdon et al., 2016) (Fig. 1.2E) del Eoceno inferior de Francia, originalmente considerado un Gruiformes, y las incluyó a ambas aves dentro de las ratites Palaeotididae. A su vez, consideró a estas familias como estrechamente relacionadas con los Eogruidae del Eoceno tardío de Mongolia y China (Burchak-Abramovich, 1951; Cracraft, 1973; Olson, 1985) (Fig. 1.2D). Se ha asumido que los Eogruidae eran formas ancestrales a los

Struthionidae (Burchak-Abramovich, 1951; Feduccia, 1980; Olson, 1985). Sin embargo, la mayoría de los autores consideraron que las similitudes entre estos grupos eran resultado de una convergencia evolutiva y fueron entonces consideradas como miembros de Gruiformes (Cracraft, 1973; Clarke et al., 2005). Recientemente, Mayr y Zelenkov (2021) describieron nuevos restos de Eogruidae del Oligoceno temprano de Mongolia que presentan varias características compartidas con Palaeognathae. Esto brinda un notorio soporte a la hipótesis de que Eogruidae pertenece a Palaeognathae y que, por ende, este último grupo tuvo una distribución mucho más amplia de lo que se suponía. Sin embargo, las relaciones de *Galligeranoides* y Eogruidae con el resto de Palaeognathae nunca fueron puestas a prueba en un análisis filogenético.

En relación a las Ratitae de América del Sur, *Diogenornis fragilis* (Fig. 1.3A, B), fue originalmente asignado a Rheidae (Alvarenga, 1985), pero análisis recientes sugieren que podría pertenecer a una radiación independiente de ratites (Peters 1988, Tambussi, 1995; Mayr, 2009). Más recientemente, las proporciones robustas y el premaxilar angosto de *Diogenornis* llevaron a Alvarenga (2010) a proponer que podría estar cercanamente relacionado con los Casuariiformes de Oceanía. Por otro lado, en África, *Eremopezus* fue originalmente considerado un ave ratite relacionado a las Aepyornithiformes (Lambrecht, 1929) pero posteriormente se consideró como miembro de un orden y una familia monotípicos, parte de una radiación independiente de aves ratites (Rasmussen et al., 2001).

### **Las relaciones filogenéticas de las aves ratites**

La anatomía y las relaciones filogenéticas dentro de las paleognatas son de gran importancia para entender la evolución y surgimiento de determinados rasgos morfológicos y etológicos para las Aves (Pycraft, 1900; Feduccia, 1986; Lo Coco et al., 2022). Durante los últimos 150 años se ha debatido intensamente si estas características podrían estar relacionadas con un aumento secundario del tamaño corporal o con la pérdida de vuelo, y cuáles de estas características podrían interpretarse como ancestrales para Aves (Merrem,

1813; Darwin, 1859; Mivart, 1874; 1877; Gadow, 1898; Pycraft, 1990; Cracraft, 1974; 2001; Bertelli et al., 2014; Baker et al., 2014; Mitchell et al., 2014). Aspectos como la morfología y el desarrollo de las paleognatas modernas, así como su biogeografía y distribución en los continentes del sur constituyen temáticas que han recibido la atención de autoridades como Charles Darwin y Richard Owen, entre muchos otros.

Debido a sus características morfológicas y etológicas tan particulares, las paleognatas han sido uno de los grupos avianos más controvertidos en cuanto a sus relaciones filogenéticas. Pese a que en la actualidad la monofilia de las aves paleognatas es defendida por numerosos investigadores, algunos autores expresaron dudas sobre dicha monofilia; también ocurre lo mismo con las relaciones filogenéticas internas dentro del clado, las cuales permanecen aún intensamente debatidas (e.g. Cooper et al., 1992; Harrison et al., 2004; Bourdon et al., 2009; Smith et al., 2012; Mitchell et al., 2014; Worthy et al., 2017) (Fig. 1.5). En lo que a Ratites respecta, las mismas han sido variadamente interpretadas como un grupo polifilético (e.g. Parker, 1895; Pycraft, 1900), monofilético (e.g. Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988; Lee et al., 1997; Livezey y Zusi, 2001; Bourdon et al., 2009; Worthy y Scofield, 2012) o parafilético (e.g. Worthy et al., 2017). Estas interpretaciones opuestas se han fundamentado en las diferentes maneras de interpretar las variaciones en la conformación del paladar paleognato, así como también la reducción dispar de los miembros anteriores de estas aves no voladoras (De Beer, 1956). Es importante resaltar que, en la gran mayoría de los estudios filogenéticos publicados hasta la fecha, algunos pocos han incluido a las formas fósiles, una falencia que fue notada por ejemplo por Houde y Olson (1981), quienes al describir e interpretar a los primeros Lithornithidae, señalaron que el dilema de las relaciones de estas aves extinguidas con las restantes paleognatas sería resuelto solo cuando se incluyeran las formas fósiles. Sin embargo, esto no ha sido realizado de una forma integradora. La presente tesis intenta resolver parte de estos dilemas con la inclusión de representantes extinguidos y actuales de Ratitae.

La mayoría de los análisis filogenéticos basados en rasgos morfológicos consideran a los Tinamidae como grupo hermano de Ratitae (e.g., Livezey y Zusi 2007; Bourdon et al. 2009; Worthy y Scofield 2012) (Fig. 1.5A-C). Sin embargo, análisis moleculares recientes han arribado a conclusiones dispares, recuperando a Tinamidae como el grupo hermanos de Dinornithiformes, formando un clado que posteriormente sería llamado Dinocrypturi (Sangster et al., 2022). Esto implica que Ratitae tendría un origen polifilético para estas últimas (Hackett et al. 2008; Harshman et al., 2008; Phillips et al., 2010; Yuri et al., 2013; Mitchell et al., 2014; Prum et al., 2015; Yonezawa et al., 2017; Urantowka et al., 2020) (Fig. 1.5D).

Estas hipótesis filogenéticas dispares invitan a reevaluar numerosas temáticas respecto a la biología de las aves Palaeognathae, como, por ejemplo: ¿Cuándo y cuántas veces se perdió el vuelo en estas aves? (Harshman et al., 2008; Phillips et al., 2010; Smith et al., 2013a; Haddrath y Baker, 2012; Baker et al., 2014; Mitchell et al., 2014; Prum et al., 2015; Yonezawa et al., 2017; Urantowka et al., 2020). Los datos morfológicos que recuperan a Ratitae como un grupo monofilético responden a una única pérdida del vuelo, mientras que los estudios moleculares indican al menos tres pérdidas independientes de la capacidad de vuelo.

### **Las paleobiogeografía de las aves ratites**

Las aves ratites fueron consideradas taxones clave a la hora de realizar reconstrucciones paleobiogeográficas, en directa relación con su incapacidad de volar y al hecho que la distribución actual de las ratites se restringe a los continentes australes. De hecho, desde el estudio precursor de Cracraft (1974) las ratites han sido tomadas como uno de los taxones animales más informativos a la hora de reconstruir la secuencia de ruptura y posterior deriva de Gondwana, asumiendo que su especiación podría explicarse por medio del modelo de la vicarianza. Esta interpretación contrasta con aquella de los análisis moleculares, los cuales recuperan, como ya fue mencionado, hasta tres pérdidas independientes del vuelo, ubicando un ancestro volador en cada nodo (e.g. Allentoft y

Rawlence, 2012; Mitchell et al., 2014; Faux y Field, 2017). El ancestro podría haber volado entre los continentes ya separados por océanos, constituyendo un caso de especiación por dispersión. En este marco de interpretación, los descendientes de estas aves paleognatas voladoras habrían perdido el vuelo independientemente. Por lo tanto, las diferentes hipótesis filogenéticas existentes van de la mano de diferentes escenarios paleobiogeográficos y de tipos diferentes de especiación posibles.

Teniendo todo esto en cuenta, en la presente tesis se llevará adelante un estudio integral sobre las relaciones filogenéticas de las aves ratites utilizando información morfológica y molecular, e incluyendo tanto formas actuales, como fósiles. La revisión de formas fósiles y vivientes de paleognatas permitirá avanzar en el esclarecimiento de las relaciones filogenéticas del grupo y realizar hipótesis de índole evolutiva y biogeográfica para estas aves.

## CAPÍTULO 2

### OBJETIVOS E HIPÓTESIS

#### **Objetivo general:**

El objetivo general de esta tesis es analizar y dilucidar las relaciones de parentesco de los diferentes taxones de aves ratites, incluyendo tanto especies vivientes como extintas, y utilizando una aproximación integral mediante evidencia morfológica y genética. Esta información filogenética permitirá reevaluar hipótesis vigentes sobre la historia evolutiva de estas aves, con énfasis en la diversificación temprana del grupo.

#### **Objetivos específicos:**

Con el fin de alcanzar el objetivo general, se procederá a cumplir con los siguientes objetivos específicos:

1. Realizar la redescrición y fundamentalmente la comparación de la anatomía ósea de las aves ratites incluyendo taxones vivientes y fósiles, haciendo énfasis en la anatomía craneana y apendicular.
2. Realizar un muestreo y discusión de los caracteres morfológicos expresados en la extensa literatura sobre aves ratites, a fin de confeccionar una matriz filogenética integradora que incluya diversos taxones de aves Ratitae.
3. Incluir en el análisis numérico paleognatas de relaciones inciertas (e.g. *Remiornis heberti*, *Diogenornis fragilis*, *Palaeotis weigelti*, *Galligeranoides boriensis*) en pos de analizar las afiliaciones filogenéticas para ellas.
4. Confeccionar una segunda matriz de datos y realizar un análisis filogenético a partir de la integración de los datos morfológicos y moleculares incluyendo los datos morfológicos como también los datos moleculares.

5. Contrastar los resultados filogenéticos obtenidos con las filogenias disponibles basadas en morfología y en información molecular, de modo de poder contrastar las diferentes líneas de evidencia.
6. Hipotetizar las relaciones filogenéticas de los diferentes subclados de Palaeognathae, y poner a prueba las hipótesis de la monofilia, parafilia y polifilia de Ratitae.
7. Inferir la evolución e historia paleobiogeográfica de Ratitae a partir de la hipótesis filogenética más robusta lograda en la presente tesis.

### **Hipótesis de trabajo**

- **Hipótesis 1:** Ratitae es el clado que incluye a todas las paleognatas modernas con excepción de Tinamiformes.
- **Hipótesis 2:** Las ratites neozelandesas (Apterygiformes y Dinornithiformes) conforman un grupo monofilético.
- **Hipótesis 3:** Aepyornithiformes es el grupo hermano de Apterygiformes.
- **Hipótesis 4:** Las ratites fósiles *Palaeotis weigelti* y *Diogenornis fragilis* no pertenecen a familias de ratites vivientes.
- **Hipótesis 5:** *Galligeranoides* y Eogruidae pertenecen a Ratitae.
- **Hipótesis 6:** Las ratites europeas pertenecen a un linaje que luego se dispersa hacia continentes gondwánicos.

## CAPÍTULO 3

### MATERIALES Y MÉTODOS

Con la finalidad de analizar las relaciones filogenéticas de las aves ratites, se construyó una matriz de datos morfológicos y moleculares que incluyó especies vivientes y extintas. En el presente capítulo se detallan especialmente algunos aspectos y criterios de la inclusión en la matriz de caracteres obtenidos a partir de fósiles.

A continuación, se explicitan y reportan los criterios y metodologías seguidos en la construcción de la matriz y su análisis.

#### **3.1 Caracteres morfológicos y construcción de la matriz correspondiente**

##### **Materiales consultados**

Los ejemplares utilizados en la presente tesis que fueron observados personalmente corresponden a especímenes depositados en las siguientes instituciones de la Argentina: División de Ornitología del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN-Or) y Museo de La Plata (MLP-Or). Asimismo fueron consultados personalmente materiales y ejemplares de las siguientes instituciones del exterior: Natural History Museum of Los Ángeles County, Ornithology (LACM-Or); American Museum of Natural History, Ornithology (AMNH-Or). Además, se consultaron personalmente los calcos de aves fósiles de la colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN-Pv).

La codificación de aquellos taxones que no pudieron consultarse personalmente fue realizada en base a bibliografía (tanto de las descripciones como de las figuras editadas, escaneos y modelos 3D). Es importante aclarar que estas codificaciones se vieron limitadas

a la calidad de las figuras y las descripciones de los materiales realizadas por autores previos.

### **Abreviaturas institucionales**

**AMNH**, American Museum of Natural History, New York, EEUU; **CFA**, Fundación Félix de Azara, CABA, Argentina; **DGM**, Coleção da Seção de Paleontologia do Departamento Nacional da Produção Mineral; **DPC**, Duke University Primate Center; **FMNH**, Field Museum of Natural History, Illinois, EEUU; **GMH**, Geiseltalmuseum, Martin-Luther Universität, Halle, Germany; **HLMD**, Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Germany; **LACEV**, Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, CABA, Argentina; **LACM**, The Natural History Museum of Los Angeles County; California, EEUU; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, CABA, Argentina; **MHNT**, Muséum d’Histoire Naturelle, Toulouse, France; **MLP**, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **MUCPv**, Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina; **MUFYCA**, Museo Florentino y Carlos Ameghino (Instituto de Fisiografía y Geología), Rosario, Argentina; **NHMUK**, Natural History Museum, Londres; UK ; **NMNZ**, Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa, Wellington, New Zealand; **PIN**, Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; **QM**, Queensland Museum, Brisbane, Queensland, Australia; **SGPIMH**, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg, Germany; **UCR**, University of California, Riverside, USA; **USNM**, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Division of Birds; Washington, EEUU.

**Tabla 3.1:** Taxones y materiales osteológicos que fueron utilizados para la confección de la matriz de caracteres morfológicos.

Taxones	Número de colección consultado de primera mano	Material consultado personalmente	Material consultado en Bibliografía o escaneos 3D	Cita bibliográfica
<i>Aepyornis maximus</i>	MLP-PV 7-67	X	X	Monnier, 1913; Wiman, 1941
<i>Anas platyrhynchos</i>	MACN-OR-68873	X		
<i>Anser sp</i>	MACN-OR-53516	X		
<i>Anseranas semipalmata</i>	USNM 347638		X	
<i>Apsaravis ukhaana</i>			X	Norell y Clarke, 2001; Clarke y Norell, 2002
<i>Apteryx australis</i>	LACM-OR 102333; LACM-OR 102342; LACM-OR 102346; AMNH-OR 3739	X	X	
<i>Apteryx mantelli</i>	MLP-OR 664	X	X	
<i>Aramides ypecaha</i>	MACN-OR-1675; MACN-OR-54498	X		
<i>Aramus guarauna</i>	MACN-OR-63320; MACN-OR-3116a; MACN-OR-1703a; MACN-OR-1679a	X		
<i>Calidris bairdii</i>	MACN-OR-69031; MACN-OR-1810a; CFA Or-1020	X		

<i>Casuarius bennetti</i>	MLP-OR 447; NHMUK S/1950.23.1	X	X	
<i>Casuarius casuarius</i>	MACN-OR-53568; LACM-OR 6342; AMNH-OR 4141	X		
<i>Casuarius unappendiculatus</i>	USNM 489302	X	X	
<i>Charadrius alticola</i>	MACN-OR-69026	X		
<i>Chauna torquata</i>	MACN-OR-2319a; MACN-OR-54476; MACN-OR-2620a; CFA Or-1154	X		
<i>Dendrocygna viduata</i>	MACN-OR-290a	X		
<i>Dinornis robustus</i>	FMNH PA 35; MLP-86-VI-16-1a; MACN-PV S/N	X	X	Owen, 1875; 1879; Parker, 1895; Worthy y Scofield, 2012
<i>Diogenornis fragilis</i>	MACN-Pv A-52-195		X	Alvarenga, 1983
<i>Dromaius novaehollandiae</i>	MLP-Or 516 ; MLP-Or 685; LACM-OR 6094; LACM-OR 7609; USNM 500379	X	X	
<i>Emeus crassus</i>	MLP-86-VI-16-1b; MACN-PV S/N	X	X	Owen, 1875; 1879; Parker, 1895; Worthy y Scofield, 2012

<i>Emuarius gidju</i>			X	Patterson y Rich, 1997; Boles, 2001; Worthy et al., 2014
<i>Eogrus sp</i>			X	Zelenkov y Averianov, 2015
<i>Eogruidae sp</i>			X	Mayr y Zelenkov, 2021
<i>Eremopezus eocaenus</i>			X	Andrews, 2004; Rasmussen et al., 2001
<i>Ergilornis sp</i>			X	Zelenkov y Averianov, 2015
<i>Eudromia elegans</i>	MACN-OR 37863/4	X		
<i>Fulica leucoptera</i>	CFA Or-991; CFA Or-1008	X		
<i>Fulica sp</i>	MACN-OR-73401; MACN-OR-2306a	X		
<i>Galligeranoides boriensis</i>			X	Bourdon et al., 2016; Mayr, 2019
<i>Gallus gallus</i>	MACN-OR-3084a; MACN-OR-3085a	X		
<i>Gavia immer</i>	MACN-OR-54785; MACN-OR-54792	X		
<i>Hesperornis regalis</i>			X	Marsh, 1880; Bell y Chiappe 2021

<i>Ichthyornis dispar</i>			X	Marsh 1880; Clarke, 2004; Field et al., 2018; Torres et al., 2021; Benito et al., 2022
<i>Lithornis plebeius</i>			X	Houde, 1988; Bourdon et al., 2015; Nesbitt y Clarke, 2016
<i>Lithornis promiscuus</i>			X	Houde, 1988; Nesbitt y Clarke, 2016
<i>Mullerornis agilis</i>			X	Andrews, 1904; Lamberton, 1934; Wiman, 1941
<i>Nothura maculosa</i>	MACN-OR 1035a	X		
<i>Ortalis vetula</i>	MACN-OR-54507	X		
<i>Palaeotis weigelti</i>			X	Houde y Haubold, 1986; Peters, 1988; Mayr, 2014; 2019; Mayr y Zelenkov, 2021
<i>Parahesperornis alexi</i>			X	Bell y Chiappe, 2021
<i>Patagopteryx deferraris</i>	MACN-N-03; MACN-N-10/11, MACN-N-14; MUCPv-48;	X	X	Chiappe, 1996; Chiappe, 2002

	MUCPv- 207			
<i>Podiceps major</i>	MACN-OR-54687; MACN-OR-54693; MACN-OR-68750; LACEV-S/Na; b	X		
<i>Porphyrio martinica</i>	CFA Or-1494; CFA Or-1723	X		
<i>Proapteryx micromeros</i>			X	Worthy et al., 2013
<i>Rallus elegans</i>	MACN-OR-190a	X		
<i>Rallus sp</i>	LACEV-S/N	X		
<i>Remiornis heberti</i>			X	Martin, 1992; Buffetaut y Angst, 2014
<i>Rhea americana</i>	MACN-OR-17892; MACN-OR-17992; MACN-OR-20490; MACN-OR-74193	X		
<i>Rhea pennatta</i>	MACN-OR-68028: MACN-OR-54582	X		
<i>Rhynchotus rufescens</i>	CFA-Or-1011; LACEV S/N	X		

<i>Struthio camelus</i>	MACN-OR-74196; MACN-OR-74248; MLP-Or 1647; AMNH 1908-160	X	X	
<i>Tinamus solitarius</i>	CFA-Or-296-299; 611	X		

También se ha accedido a escaneos en 3D disponibles libremente en la página <https://www.phenome10k.org/scans> con la excepción del que corresponde a *D. robustus*, el cual está disponible en [https://people.ohio.edu/witmerl/3D\\_moa.htm](https://people.ohio.edu/witmerl/3D_moa.htm)

#### **Listado de grupos taxonómicos supragenéricos considerados en la presente tesis y taxonomía empleada**

En la presente tesis se adoptan las siguientes definiciones taxonómicas de los principales taxones discutidos.

**Apteryges**, Cracraft (1974) nomina así al grupo que incluye a Apterygiformes y Dinornithiformes pero no le da una definición cladística, sino que las reúne por una serie de caracteres anatómicos: tibiotarso con cóndilo medial muy proyectado rostralmente; tarsometatarso con tróclea distal II muy desarrollada, hipotarso con dos crestas bien desarrolladas. En esta tesis se redefine cladísticamente como el clado que incluye *Apteryx*, *Dinornis*, su ancestro común más cercano y todos sus descendientes.

**Aves** (Linneo, 1758), se sigue a Gauthier y Queiroz (2001) quienes aplican este término al grupo corona, o sea al clado que incluye al ancestro común *Struthio camelus* (Ratitae), *Tinamus major* (Tinamidae) y *Vultur gryphus* (Neognathae) y a todos sus descendientes.

**Dinocrypturi** Sangster et al. (2022), clado menos inclusivo que incluye a *Tetrao (Tinamus) major* Gmelin, 1789 y a *Dinornis novaezalandiae* Owen, 1843.

**Hesperornithiformes** (sensu Fürbringer, 1888), incluye a todas las aves más cercanas a *Hesperornis regalis* que a las aves modernas (ver Bell y Chiappe, 2022).

**Lithornithiformes** Houde (1988), es el clado más inclusivo que incluye a *Lithornis promiscuus* Houde, 1988, pero no a *Apteryx australis* Shaw and Nodder, 1813, *Dromaius novaehollandiae* Latham, 1790, *Dinornis novaezealandiae* Owen, 1843, *Rhea americana* Linnaeus, 1758, *Struthio camelus* Linnaeus, 1758, *Aepyornis maximus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1851; *Tetrao (Tinamus) major* Gmelin, 1789, o *Passer domesticus* Linnaeus, 1758 (Nesbitt y Clarke, 2016).

**Neognathae** Pycraft, (1900), es el clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Charadrius pluvialis (Pluvialis apricaria)* Linnaeus, 1758 que a *Struthio camelus* Linnaeus, 1758 y *Tetrao (Tinamus) major* Gmelin, 1789 (modificado por Gauthier y de Queiroz, 2001).

**Novaeratitae** Yuri et al. (2013), clado que incluye al ancestro común más cercano entre Apterygiformes y Casuariiformes, y a todos sus descendientes.

**Palaeognathae** (Pycraft, 1900), clado que reúne al ancestro común más cercano de *Struthio camelus* Linnaeus, 1758 y *Tetrao (Tinamus) major* Gmelin, 1789 y a todos sus descendientes (modificado por Gauthier y de Queiroz, 2001).

**Ratitae** (Merrem, 1813), clado que incluye a todas las aves más cercanas a *Struthio camelus* que a *Tinamus major* (Tinamidae) y *Vultur gryphus* (Neognathae) (modificado por Gauthier y de Queiroz, 2001).

**Struthiones**, Cracraft (1974) denomina así al grupo que incluye las ratites no neozelandesas, pero no le da una definición cladística, sino que las reúne por una serie de caracteres anatómicos: fémur con cóndilo lateral mayor y más distal que el medial;

tibiotarso con cresta cnemial craneal proyectada rostroproximalmente, sin puente supratendinoso osificado, sin fosa intercondilar rostral y una fosa colateral profunda en el cóndilo medial; tarsometatarso con eminencia intercotilar poco desarrollada y fosa extensora bien desarrollada; pérdida del dígito I. Aquí se redefine cladísticamente como el clado que incluye a todas las aves más cercanas a *Struthio* que a *Apteryx* y *Palaeotis*, las cuales presentan las características mencionadas por Cracraft (1974).

**Struthionioidea**, Cracraft (1974) denomina así al grupo que incluye las Struthiones no Aepyornithoidea (aquí Aepyornithiformes). pero no le da una definición cladística, sino que las reúne por una serie de caracteres anatómicos: tibiotarso con cresta cnemial craneal muy proyectada rostralmente, epicóndilo medial expandido proximalmente como una placa; tarsometatarso con surco extensor largo y profundo, cresta hipotarsal lateral más desarrollada y centrada en la diáfisis; pelvis con su región postacetabular comprimida transversalmente y espinas neurales del sinsacro muy altas. Aquí se redefine cladísticamente como el clado que incluye a todas las aves más cercanas a *Struthio* que a *Aepyornis*, las que presentan las características mencionadas por Cracraft (1974).

**Tinamiformes** Huxley (1872), clado que incluye a todas las aves más cercanas a *Tinamus major* que a *Struthio camelus* (Ratitae) y *Vultur gryphus* (Neognathae) (modificado por Gauthier y de Queiroz, 2001).

### **Descripción y nomenclatura osteológica**

En la presente tesis doctoral se realizan descripciones y comparaciones en detalle del cráneo y el esqueleto apendicular de diferentes aves ratites. A lo largo de las descripciones y comparaciones osteológicas solo se comentarán las características que pudieron ser corroboradas ya sea por estudio de primera mano de los materiales, o mediante antecedentes bibliográficos. Esto implica que las comparaciones no serán homogéneas entre cada hueso, dado que estos pueden no estar preservados en algunos taxones extintos,

o no se pudo corroborar personalmente aspectos detallados de su anatomía. Esto implica que, si no se describe o no se menciona algún taxón en los estudios comparativos de algún hueso en particular, es porque no lo preserva o no fue figurado apropiadamente en la bibliografía.

El esqueleto de axial de las aves ratites ha sido descrito en detalle por Mivart (1874; 1877). En dichas contribuciones este autor lleva adelante comparaciones entre *Struthio*, *Rhea*, Casuariiformes, *Apteryx*, Dinornithiformes (Owen, 1875; Mivart, 1877) y Aepyornithiformes (Monnier, 1913; Lamberton, 1934). Con la finalidad de evitar repeticiones, no serán descritos los elementos vertebrales y costales y se restringe el análisis al esternón, el cual ha brindado valiosa información filogenética. Vale la pena remarcar que, si bien la columna vertebral incluye elementos informativos, un análisis pormenorizado de estos elementos se encuentra por fuera del foco del presente trabajo.

La nomenclatura anatómica utilizada en las descripciones y comparaciones de esta tesis sigue a Baumel y Witmer (1993) y Livezey y Zusi (2007). Sin embargo, teniendo en cuenta la particular morfología que las aves ratites presentan en su cintura escapular, se sigue la propuesta de Lo Coco (2022) acerca de la orientación de los huesos: en el caso del coracoides, lo que Baumel y Witmer (1993) indican para la cara ventral del corpus coracoidei en aves neognatas, en Ratitae se observa que la posición natural se presenta en sentido craneodorsal y lateral. En cuanto a la escápula, lo que Baumel y Witmer (1993) indican para la cara lateral del corpus scapularis en aves neognatas, en Ratitae, la posición natural se presenta en sentido dorsolateral.

### **Nomenclatura muscular**

Para el caso de la terminología de musculatura se sigue a Vanden-Berge y Zweers (1993) y a Jasinoski et al. (2006). La abreviación “*m.*” indica un músculo singular (ej. *m.*

*biceps brachii*) mientras que “*mm.*” indica músculos en plural (ej. *mm. biceps brachii* y *scapulocoracoides*).

### **Construcción de la matriz filogenética**

Se construyó una matriz de datos de 613 caracteres morfológicos y 55 taxones entre los que se incluyeron taxones cenozoicos, Ornithurae basales (*Ichthyornis*, *Hesperornis*, *Parahesperornis*); *Apsaravis*, considerado previamente como un Ornithurae o incluso relacionado a aves paleognatas (Norell y Clarke, 2002), y *Patagopteryx deferraris*, considerada originalmente como un ave relacionada a las ratites (Alvarenga y Bonaparte, 1992) (ver Tomo II). Para realizar esta matriz se realizó un muestreo de caracteres de 4 matrices previamente publicadas por diversos autores:

1. **O’Connor et al. (2021):** Se trata de la matriz de datos más abarcativa de taxones mesozoicos. De esta matriz se seleccionaron los caracteres de importancia para los taxones mesozoicos incluidos en el análisis de esta tesis. La inclusión de Ornithurae basales se justifica porque recientemente, se propuso que algunas de éstas (*Ichthyornis*, Hesperornithiformes; Bell y Chiappe, 2021; Torres et al., 2021; Benito et al., 2022) presentan un paladar móvil como Neognathae, implicando que el paladar de las paleognatas es en verdad derivado, mientras que el paladar neognato es el tipo plesiomórfico para Ornithurae. De esta matriz se tomaron 47 caracteres (1-47) que son pertinentes a la problemática de la presente tesis doctoral.
2. **Worthy et al. (2017):** Esta matriz filogenética está centrada en aves cenozoicas no voladoras, como las ratites y las neognatas Galloanserae. De esta matriz se tomaron 254 caracteres (48-301) que son pertinentes a la problemática de la presente tesis doctoral.
3. **Musser y Cracraft (2019):** Esta matriz comprende numerosas aves vivientes e incluye taxones dentro de Neoaves, los cuales están menos representados en la

matriz de Worthy et al. (2017), De Musser y Cracraft (2019) Se tomaron 184 caracteres (302-485) que son pertinentes a la problemática de la presente tesis doctoral.

4. **Bourdon et al. (2009):** Esta matriz representa un análisis moderno y especializado en aves ratites, basado puramente en caracteres morfológicos. De aquí se incluyeron 62 caracteres (486-547) de este análisis, los cuales son necesarios para cumplimentar con los objetivos de la presente tesis doctoral.

Adicionalmente, y como resultado del análisis detallado de la anatomía ósea de las aves ratites llevado adelante en esta tesis doctoral, se enunciaron e incluyeron 66 caracteres morfológicos novedosos (548-613) en la matriz resultante.

El muestreo de UTO (Unidades Taxonómicas Operativas) incluye a *Apsaravis ukhaama*, *Patagopteryx deferrarisi*, *Ichthyornis dispar*, *Hesperornis regalis*, *Parahesperornis alexi*, *Crypturellus tataupa*, *Tinamus solitarius*, *Eudromia elegans*, *Nothura maculosa*, *Lithornis plebeius*, *Lithornis promiscuus*, *Struthio camelus*, *Rhea americana*, *Rhea pennata*, *Opisthodactylus kirchneri*, *Dromaius novaehollandae*, *Casuarius casuarius*, *Emuarius gidju*, *Aepyornis sp.*, *Mullerornis agilis*, *Eremopezus eocaenus*, *Apteryx australis*, *Apteryx mantelli*, *Apteryx oweni*, *Proapteryx micromeros*, *Dinornis robustus*, *Dinornis giganteus*, *Emeus crassus*, *Diogenornis fragilis*, *Remiornis heberti*, *Palaeotis weigelti*, *Galligeranoides boriensis*, Eogruidae Mongolia, *Eogrurus sp.*, *Ergilotnis sp.*, *Urmiornis sp.*, *Lophura bulweri*, *Leipoa ocellata*, *Crax rubra*, *Ortalis vetula*, *Gallus gallus*, *Chauna torquata*, *Anseranas semipalmata*, *Dendrocygna viduata*, *Anas platyrhynchos*, *Anser albifrons*, *Gavia sp.*, *Podiceps major*, *Calidris alba*, *Charadrius sp.*, *Psophia crepitans*, *Aramus guarauna*, *Aramides sp.*, *Rallus sp.*, *Fulica sp.*, *Porphyrio hochstetteri*.

Los siguientes caracteres se consideran ordenados, siguiendo las propuestas de Worthy et al. (2017) y O'Connor et al. (2021): 10 11 12 31 43 44 48 49 53 54 55 56 59 60 62 69 70 73 101 105 110 125 128 137 142 146 151 160 161 168 182 186 187 196 200 201 204 206 220 221 235 245 246 247 248 249 255 258 260 266 274 277 278 279 280 286 289 295 296 297 299 ;

Los caracteres no aplicables o ausentes se codifican como “?” o “-”

### **Inclusión de ratites fósiles en la matriz filogenética**

Como se menciona más arriba, los análisis filogenéticos sobre las ratites se han centrado principalmente en las formas actuales, considerándose en algunos casos a aquellas formas extintas en tiempos históricos (Dinornithiformes y Aepyornithiformes). Entre algunas excepciones podemos citar a Mayr (2014) quien incluyó dentro de su análisis filogenético a *Palaeotis* (del Eoceno), a Worthy et al. (2014), quienes consideraron a *Emuarius gidju* (Oligoceno-Mioceno), y Noriega et al. (2017) quienes analizan las relaciones filogenéticas de *Opisthodactylus* (Mioceno) en una matriz que, si bien incluía otras paleognatas, está focalizada en Rheidae.

Sin embargo, aún faltan incluir a ratites fósiles que nunca fueron incluidas en un análisis numérico, y cuyas relaciones filogenéticas fueron sugeridas exclusivamente mediante comparaciones anatómicas. Tal es el caso de *Remiornis heberti* (del Paleoceno medio de Francia), *Diogenornis fragilis* (del Eoceno inferior de Brasil), *Eremopezus eocaenus* (el Eoceno de Egipto) y *Proapteryx micromeros* (del Mioceno medio de Nueva Zelanda). Para el desarrollo de la presente tesis se han codificado en nuestra matriz de caracteres a estas aves, con el fin de analizar sus relaciones de parentesco.

Adicionalmente, se incluyen por primera vez en una matriz integradora de caracteres a los siguientes taxones de aves fósiles del grupo de las Eogruidae el objetivo de poner a prueba las hipótesis que las asignan como aves ratites (Burchak-Abramovich, 1951;

Olson, 1985; Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2021): *Galligeranoides boriensis* (Bourdon et al., 2016) y a las aves Eogruidae *Eogrus*, *Ergilornis* y *Urmiornis*.

Estos géneros son multiespecíficos y están representados principalmente por huesos del miembro posterior. Con el objetivo de emplear unidades taxonómicas lo más representativas que sea posible, se han tenido en cuenta todas las especies de cada género para codificarles en la matriz, por lo que no se distinguen especies en *Eogrus*, *Ergilornis* y *Urmiornis*.

Mayr y Zelenkov (2021) describen y figuran numerosos restos provenientes de Khoer Dzan, Mongolia (Oligoceno) asignables a Eogruidae. Entre estos hay restos craneanos, vértebras cervicales y fémures, elementos previamente desconocidos en Eogruidae. A sabiendas de que estos autores advierten que estos restos pueden representar más de una entidad taxonómica, en el presente análisis se analizan todos estos elementos como una única unidad (Sokal y Sneath, 1957) con el fin de volcar los caracteres craneales y postcraneales ausentes en otros Eogruidae.

### **3.2 Caracteres moleculares y su incorporación a la matriz**

Con el objeto de poder estudiar en mayor profundidad la historia evolutiva de las ratites y sus relaciones filogenéticas, utilizando para ello múltiples fuentes de información, se incorporó información molecular para realizar un análisis de evidencia total. Se utilizaron para ello secuencias mitocondriales completas (con la excepción de taxones para los cuales se contaba únicamente con genes mitocondriales específicos) y loci nucleares, que fueron incorporados a la matriz de datos y analizados conjuntamente con los datos morfológicos.

Los datos moleculares fueron obtenidos de GenBank®. Las secuencias mitocondriales fueron principalmente aquellas generadas por Yonezawa et al. (2017), quienes incluyeron secuencias mitocondriales completas en su análisis filogenético de aves

paleognatas. Dicho análisis se basó principalmente en la incorporación de ADN de aves elefante (*Aepyornithiformes*), pero en el mismo se generaron secuencias mitocondriales completas de muchos representantes de *Palaeognathae*. Los loci nucleares, en cambio, no se obtuvieron a partir de un trabajo específico, sino que se minó GenBank® de modo de utilizar las secuencias de mayor calidad disponibles de cada marcador de cada especie.

La búsqueda en GenBank® se realizó de manera automatizada, utilizando la siguiente sentencia (utilizando como ejemplo el locus IRF2 de la especie *Dromaius novaehollandiae*):

```
> esearch -db protein -query 'Dromaius_novaehollandiae IRF2' | efetch -format fasta >
Dromaius_novaehollandiae_IRF2.fasta
```

Luego se revisaron las secuencias que se recuperaron con este comando, de modo tal de verificar que no hubiese errores (dado que este tipo de métodos automatizados tiene la ventaja de ahorrar tiempo y evitar obviar por error secuencias disponibles, pero a la vez es tendiente a recuperar secuencias de manera errónea y esto debe "curarse" manualmente) y a la vez elegir las de mayor calidad en cada caso, teniendo en cuenta el largo de la secuencia y la cantidad de nucleótidos sin determinar (Ns). Se seleccionaron hasta 3 secuencias por taxón.

Luego se incorporaron todas las secuencias en un archivo único y se alineó con mafft (mafft --version v7.490 (2021/Oct/30)). Se recortaron los extremos cuando tenían baja calidad o secuencias extrañas que pudiesen, por ejemplo, indicar la presencia de la secuencia de los primers utilizados para la secuenciación.

En este punto resulta relevante realizar dos aclaraciones respecto de las secuencias:

Por un lado, en algunos casos, las secuencias genéticas de los taxones analizados mediante sus caracteres morfológicos no se encontraban disponibles (por ejemplo, en las especies utilizadas de los géneros *Aepyornis*, *Tinamus*, *Rallus*, *Fulica*, *Podiceps* y *Calidris*). En dichos casos se utilizó la información genética de otra especie del mismo género,

asumiendo que las dos especies del mismo género forman un grupo monofilético con respecto al resto de las especies incluidas en el análisis. Esta metodología es usual en trabajos de evidencia total (e.g. Acevedo et al., 2022; Ramirez et al., 2022). En estos casos, en el análisis de evidencia total no se mencionó la especie puntual presente en el análisis morfológico, sino que se hizo referencia al género. Por ejemplo, si bien *Podiceps major* figura como OTU en el análisis de datos morfológicos, el mismo fue reemplazado por *Podiceps sp.* en el análisis de evidencia total.

Por otro lado, ocurrió en algunos casos que para un dado taxón había en GenBank® una secuencia parcial de un autor y otra secuencia parcial de otro, posibilitando obtener una secuencia completa de buena calidad si se las combinaba. Dado que cada taxón en el análisis no representa un individuo específico (porque además en el análisis morfológico en muchos casos se obtienen diferentes caracteres de fósiles de distintos individuos), se decidió proceder de dicha manera y realizar estos consensos manuales (e.g. Acevedo et al., 2022; Ramirez et al., 2022).

Teniendo todos estos aspectos en cuenta, la Tabla 3.2-3 muestra los marcadores mitocondriales y nucleares disponibles de cada especie de la matriz. Para cada taxón, todas las secuencias fueron luego concatenadas, pero de modo tal de permitir que a cada locus se le pueda asignar un modelo de evolución molecular diferente. La Tabla 3.4 muestra el modelo utilizado para cada locus, que fue definido utilizando ModelFinder implementado en IQ-TREE v1.6.2 (Nguyen et al., 2015)(que fue el programa utilizado para el análisis filogenético de máxima verosimilitud; ver siguiente sección).

**Tabla 3.2:** Genes mitocondriales de cada OTU utilizados en los análisis de evidencia total de esta tesis doctoral con su número de acceso en GenBank®.

	GENES MITOCONDRIALES											
	ATP6	Cytb	NADHs1	NADHs3	ATP6	NADHs2	NADHs4	NADHs4L	NADHs5	Cytcsi	Cytsii	Cytsiii
<i>Anas platyrhynchos</i>	YP_001382251.1	UWTS2864.1	YP_001382246.1	YP_001382253.1	UWTS2867.1	YP_001382247.1	YP_001382255.1	YP_001382254.1	YP_001382256.1	ACD92005.1	YP_001382249.1	YP_001382252.1
<i>Anser albifrons</i>	YP_009538174.1	ABY47236.1	YP_009538169.1	NP_777309.1	YP_009538173.1	YP_009538170.1	YP_009538177.1	YP_009538176.1	YP_009538178.1	YP_009538171.1	YP_009538172.1	YP_009538175.1
<i>Chauna torquata</i>	YP_009991757.1	YP_009991763.1	YP_009991752.1	YP_009991759.1	YP_009991756.1	YP_009991753.1	YP_009991761.1	YP_009991760.1	YP_009991762.1	YP_009991754.1	YP_009991755.1	YP_009991758.1
<i>Anseranas semipalmata</i>	YP_025980.1	YP_025986.1	YP_025975.1	YP_025982.1	YP_025979.1	YP_025976.1	YP_025984.1	YP_025983.1	YP_025985.1	YP_025977.1	YP_025978.1	YP_025981.1
<i>Charadrius sp</i>	YP_009990797.1	YP_009990803.1	YP_009990792.1	YP_009990799.1	YP_009990796.1	YP_009990793.1	YP_009990801.1	YP_009990800.1	YP_009990802.1	YP_009990794.1	YP_009990795.1	YP_009990798.1
<i>Calidris alba</i>	YP_010265289.1	YP_010265275.1	YP_010265264.1	YP_010265271.1	YP_010265268.1	YP_010265265.1	YP_010265273.1	YP_010265272.1	YP_010265274.1	YP_010265266.1	YP_010265267.1	YP_010265270.1
<i>Dinomis giganteus</i>	NP_076835.1	NP_076841.1	NP_076830.1	NP_076837.1	NP_076834.1	NP_076831.1	NP_076839.1	NP_076838.1	AAK07713.1	NP_076832.1	NP_076833.1	NP_076836.1
<i>Dinomis robustus</i>	AAV67648.1	Consensus		AAV41315.1	AAV41375.1			AAV67510.1	Consensus	AAV16146.1		AAV67614.1
<i>Crax rubra</i>	YP_009049501.1	YP_009049507.1	YP_009049496.1	YP_009049503.1	YP_009049500.1	YP_009049497.1	YP_009049505.1	YP_009049504.1	YP_009049506.1	YP_009049498.1	YP_009049499.1	YP_009049502.1
<i>Otalis vetula</i>	ANS11331.1	AAA18849.1				AAI38642.1			ANS59584.1	ANS59600.1		
<i>Alectura lathamii</i>	YP_271968.1	QXU59889.1	YP_271963.1	YP_271970.1	QXU59882.1	YP_271964.1	YP_271972.1	YP_271971.1	YP_271973.1	YP_271965.1	YP_271966.1	YP_271969.1
<i>Leipoa ocellata</i>	QXU60130.1	QXU60136.1	QXU60125.1	QXU60132.1	QXU60129.1	QXU60126.1	QXU60134.1	QXU60133.1	QXU60135.1	QXU60127.1	QXU60128.1	QXU60131.1
<i>Gallus gallus</i>	YP_010037845.1	BCU41074.1	YP_010037840.1	YP_010037847.1	YP_010037844.1	YP_010037841.1	YP_010037849.1	YP_010037848.1	YP_010037850.1	YP_010037842.1	YP_010037843.1	YP_010037846.1
<i>Lophura bulweri</i>	QXU60143.1	QXU60149.1	QXU60138.1	QXU60145.1	QXU60142.1	QXU60139.1	QXU60147.1	QXU60146.1	QXU60148.1	QXU60140.1	QXU60141.1	QXU60144.1
<i>Lophura nycthemera</i>	YP_003001987.1	YP_003001993.1	YP_003001982.1	YP_003001989.1	YP_003001986.1	YP_003001983.1	YP_003001991.1	YP_003001990.1	YP_003001992.1	YP_003001984.1	YP_003001985.1	YP_003001988.1
<i>Gavia sp</i>	YP_238221.1	YP_238227.1	YP_238216.1	YP_238223.1	YP_238220.1	YP_238217.1	YP_238225.1	YP_238224.1	YP_238226.1	YP_238218.1	YP_238219.1	YP_238222.1
<i>Aramus guaranaus</i>	YP_009991607.1	YP_009991607.1	YP_009991596.1	YP_009991603.1	YP_009991600.1	YP_009991597.1	YP_009991605.1	YP_009991604.1	YP_009991606.1	YP_009991598.1	YP_009991599.1	YP_009991602.1
<i>Sophia crepitans</i>	YP_009990971.1	YP_009990985.1	YP_009990974.1	YP_009990981.1	YP_009990978.1	YP_009990975.1	YP_009990983.1	YP_009990982.1	YP_009990984.1	YP_009990976.1	YP_009990977.1	YP_009991609.1
<i>Aramides sp</i>		AGS58701.1							Consensus			
<i>Fulica sp</i>	YP_009104482.1	YP_009104488.1	YP_009104477.1	YP_009104484.1	YP_009104481.1	YP_009104478.1	YP_009104486.1	YP_009104485.1	YP_009104487.1	YP_009104479.1	YP_009104480.1	YP_009104483.1
<i>Porphyrio hochstetteri</i>	YP_001586153.1	YP_001586159.1	YP_001586148.1	YP_001586155.1	YP_001586152.1	YP_001586149.1	YP_001586157.1	YP_001586156.1	YP_001586158.1	YP_001586150.1	YP_001586151.1	YP_001586154.1
<i>Rallus aquaticus</i>	YP_009584267.1	YP_009584273.1	YP_009584262.1	YP_009584269.1	YP_009584266.1	YP_009584263.1	YP_009584271.1	YP_009584270.1	YP_009584272.1	YP_009584264.1	YP_009584265.1	YP_009584268.1
<i>Rallus sp</i>		AGS58754.1				AY54621.1			Consensus			
<i>Podiceps cristatus</i>	YP_637106.1	YP_637112.1	BAE95754.1	YP_637108.1	YP_637105.1	YP_637102.1	YP_637110.1	YP_637109.1	YP_637111.1	YP_637103.1	YP_637104.1	YP_637107.1
<i>Aepyornis sp</i>	AIAT77129.1	AIAT77135.1	AIAT77126.1	AIAT77131.1		AIAT77127.1	AIAT77132.1	AIAT77133.1	AIAT77134.1		AIAT77130.1	
<i>Apteryx australis</i>	AAAT5419.1	UUJ35440.1	QOD98081.1	QOD98088.1	QOD98085.1	QOD98082.1	QOD98089.1	QOD98089.1	QOD98091.1	QOD98083.1	QOD98084.1	QOD98087.1
<i>Apteryx mantelli</i>												
<i>Apteryx owenii</i>	YP_003433719.1	YP_003433725.1	ACY28892.1	YP_003433721.1	YP_003433718.1	YP_003433715.1	YP_003433723.1	YP_003433722.1	YP_003433724.1	YP_003433716.1	YP_003433717.1	YP_003433720.1
<i>Casuarium casuarium</i>	NP_115355.1	QNN84169.1	QNN84158.1	NP_115357.1	NP_115354.1	NP_115351.1	NP_115359.1	NP_115358.1	NP_115360.1	QNN84161.1	QNN84161.1	QNN84164.1
<i>Dromaius novaehollandiae</i>	NP_115433.1	NP_115439.1	NP_115428.1	NP_115435.1	NP_115432.1	NP_115429.1	NP_115437.1	NP_115436.1	NP_115438.1	NP_115430.1	NP_115431.1	NP_115434.1
<i>Rhea americana</i>	NP_007528.1	NP_007534.1	NP_007523.1	NP_007530.1	NP_007527.1	NP_007524.1	NP_007532.1	NP_007531.1	NP_007533.1	NP_007525.1	NP_007526.1	NP_007529.1
<i>Rhea pennata</i>	NP_115420.1	NP_115426.1	NP_115415.1	NP_115422.1	NP_115419.1	NP_115416.1	NP_115424.1	NP_115423.1	NP_115425.1	QOD98265.1	QOD98266.1	QOD98269.1
<i>Struthio camelus</i>	NP_115448.1	NP_115454.1	NP_115441.1	NP_115448.1	NP_115445.1	NP_115442.1	NP_115450.1	NP_115449.1	NP_115451.1	NP_115443.1	NP_115444.1	NP_115447.1
<i>Crypturellus tataupa</i>	AAK08570.1	UCL51375.1	AAK08559.1	AAK08561.1	AAK08569.1	AAK08560.1	AAK08563.1	AAK08562.1	AAK08564.1	AAK08565.1	AAK08566.1	AAK08567.1
<i>Tinamus major</i>	NP_115394.1	NP_115400.1	NP_115389.1	NP_115396.1	NP_115393.1	NP_115390.1	NP_115398.1	NP_115397.1	NP_115399.1	NP_115391.1	NP_115392.1	NP_115395.1

	32	34	30	31	30	32	31	30	32	31	30	32	33	30	31
<i>Anas platyrhynchos</i>	NADHs6	12S	16S	Ala	Arg	Asn	Asp	Cys	Gln						
<i>Anas platyrhynchos</i>	YP_001382258.1	NC_009684.1:1120-2104	NC_009684.1:2176-3777	NC_009684.1:c6236-6168	NC_009684.1:11094-11011	NC_009684.1:c6311-6239	NC_009684.1:18067-8135	NC_009684.1:c6377-6312	NC_009684.1:c4981-4911						
<i>Anser albifrons</i>	YP_009538180.1	NC_039888.1:69-1056	NC_004539.1:1128-2736	NC_004539.1:c5197-5129	NC_004539.1:9904-9974	NC_004539.1:c5271-5199	NC_004539.1:7029-7097	NC_004539.1:c5340-5275	NC_004539.1:c3943-3873						
<i>Chauna torquata</i>	YP_009991764.1	NC_052807.1:170-1048	NC_052807.1:1118-2710	NC_052807.1:c5182-5114	NC_052807.1:9887-9954	NC_052807.1:c5257-5185	NC_052807.1:7014-7082	NC_052807.1:c5325-5261	NC_052807.1:c3923-3853						
<i>Anseranas semipalmata</i>	YP_025987.1	NC_005933.1:69-1041	NC_005933.1:1114-2707	NC_005933.1:c5178-5110	NC_005933.1:9888-9953	NC_005933.1:c5253-5181	NC_005933.1:7014-7080	NC_005933.1:c5323-5256	NC_005933.1:c3914-3844						
<i>Charadrius sp</i>	YP_009990804.1	NC_052771.1:170-1042	NC_052771.1:1113-2715	NC_052771.1:c5167-5099	NC_052771.1:9890-9949	NC_052771.1:c5243-5171	NC_052771.1:7004-7072	NC_052771.1:c5314-5248	NC_052771.1:c3910-3850						
<i>Calidris alba</i>	YP_010265276.1	NC_060627.1:172-1041	NC_060627.1:1113-2707	NC_060627.1:c5168-5100	NC_060627.1:9896-9954	NC_060627.1:c5251-5179	NC_060627.1:7010-7078	NC_060627.1:c5320-5254	NC_060627.1:c3922-3852						
<i>Dinomis giganteus</i>	NP_076842.1	NC_002672.1:1578-2544	NC_002672.1:2622-4221	NC_002672.1:c6682-8614	NC_002672.1:c6682-8614	NC_002672.1:c6758-6684	NC_002672.1:18515-8583	NC_002672.1:c6825-6759	NC_002672.1:c5430-5360						
<i>Dinomis robustus</i>	YP_009049508.1	NC_024618.1:1200-2176	NC_024618.1:2247-3844	NC_024618.1:c6316-6248	NC_024618.1:11021-11090	NC_024618.1:c6390-6319	NC_024618.1:8151-8219	NC_024618.1:c6459-6394	NC_024618.1:c5056-4986						
<i>Crax rubra</i>		AY952762.1													
<i>Otalis vetula</i>	YP_271975.1	MW574353.1:1193-2172	MW574353.1:2248-3860	NC_007227.1:c5217-5149	NC_007227.1:9923-9990	NC_007227.1:c5291-5220	NC_007227.1:7051-7119	NC_007227.1:c5358-5292	NC_007227.1:c3957-388						
<i>Alectura lathamii</i>	QXU60137.1	MW574372.1:1210-2186	MW574372.1:2262-3875	MW574372.1:c6348-6280	MW574372.1:11054-1121	MW574372.1:c6422-6351	MW574372.1:8182-8251	MW574372.1:c6489-6423	MW574372.1:c5090-5020						
<i>Leipoa ocellata</i>	YP_010037852.1	NC_053523.1:170-1045	NC_053523.1:1119-2740	NC_053523.1:c5204-5136	NC_053523.1:9906-9973	NC_053523.1:c5280-5208	NC_053523.1:7038-7106	NC_053523.1:c5347-5282	NC_053523.1:c3946-3876						
<i>Lophura bulweri</i>	QXU60150.1	MW574373.1:1213-2176	MW574373.1:2251-3857	MW574373.1:c6327-6259	MW574373.1:11031-11099	MW574373.1:c6403-6331	MW574373.1:8163-8231	MW574373.1:c6472-6406	MW574373.1:c5067-4997						
<i>Lophura nycthemera</i>	YP_003001994.1	NC_012895.1:1216-2182	NC_012895.1:2256-3864	NC_012895.1:c6333-6265	NC_012895.1:11037-11105	NC_012895.1:c6409-6337	NC_012895.1:8169-8237	NC_012895.1:c6478-6412	NC_012895.1:c5073-5003						
<i>Gavia sp</i>	YP_238228.1	NC_007007.1:172-1050	NC_007007.1:1122-2730	NC_007007.1:c5195-5127	NC_007007.1:9916-9983	NC_007007.1:c5272-5200	NC_007007.1:7032-7105	NC_007007.1:c5341-5275	NC_007007.1:c3946-3878						
<i>Aramus guaranaus</i>	YP_009991608.1	NC_052795.1:171-1051	NC_052795.1:1117-2725	NC_052795.1:c5188-5120	NC_052795.1:9901-9969	NC_052795.1:c5264-5192	NC_052795.1:7024-7092	NC_052795.1:c5334-5268	NC_052795.1:c3939-3868						
<i>Sophia crepitans</i>	YP_009990986.1	NC_052785.1:171-1051	NC_052785.1:1125-2742	NC_052785.1:c5213-5145	NC_052785.1:9924-9992	NC_052785.1:c5289-5217	NC_05								





**Tabla 3.4:** Modelos de evolución molecular utilizados para cada uno de los genes utilizados en el análisis filogenético. Dichos modelos fueron seleccionados con ModelFinder a través de su implementación en IQ-TREE. El detalle y citas originales en las cuales cada modelo ha sido originalmente planteado pueden encontrarse en la documentación online de IQ-TREE (<http://www.iqtree.org/doc/Substitution-Models>).

<b>Gen</b>	<b>Modelo utilizado</b>
ATPs6	mtVer+R5
ATPs8	mtVer+F+R5
cytb	mtVer+R5
COI	mtMAM+R2
COII	mtVer+R4
COIII	mtMAM+R4
NADHs1	mtVer+R5
NADH2	mtVer+F+R5
NADHs3	mtVer+R5
NADH4	mtVer+F+R5
NADH4L	mtVer+F+R5
NADHs5	mtVer+F+R5
NaDHs6	mtVer+F+R4
12S	TIM2+F+R7

16S	TIM2+F+R7
tRNAs (todos)	GTR+F+R4
genes nucleares (todos)	JTT+I+G4

### 3.3 Análisis filogenéticos

#### Análisis filogenéticos basado en datos morfológicos

Para efectuar el análisis filogenético se utilizó el programa TNT v. 1.6 (Goloboff y Morales, 2023). Se realizó una búsqueda heurística empleando los algoritmos de búsqueda de nuevas tecnologías hasta alcanzar un total de 100 resultados óptimos. Luego, sobre los árboles encontrados se corrió una segunda ronda del algoritmo TBR de permutación de ramas.

Con la finalidad de chequear la robustez del árbol se calculó el soporte de Bremer para cada rama del árbol a partir de un submuestreo de árboles subóptimos de 19 pasos adicionales reteniendo hasta 250.000 árboles en la memoria ram.

Adicionalmente, para evaluar la estabilidad de las ramas se realizó un análisis de remuestreo de jackknife utilizando  $P=0.36$ . A su vez, con la finalidad de detectar los taxones inestables en cada pseudoréplica y entre pseudorélicas que disminuyan las frecuencias de remuestreo se utilizó el script `pcrjak.run` (Pol y Goloboff, 2020).

El soporte de ramas fue cuantificado usando los valores del índice de decaimiento (Soporte de Bremer) y un análisis de remuestreo de Jackknife con 1000 pseudorélicas y reportando ambas frecuencias absolutas y GC ('Grupo presente/Grupo contradictorio'; i.e. la diferencia entre la frecuencia de recuperación del clado en cuestión en cada pseudoréplica y la frecuencia del clado contradictorio más frecuentemente recuperado) (Goloboff, 2003). Finalmente, se realizaron análisis forzando topologías alternativas para

encontrar el número mínimo de pasos necesarios para forzar posiciones subóptimas de interés.

### **Análisis filogenético de evidencia total**

Los datos fueron analizados mediante reconstrucciones de parsimonia y máxima verosimilitud. Para el análisis de parsimonia se utilizó el programa TNT v. 1.6 (Goloboff y Morales, 2023), con la misma aproximación que para el análisis basado en caracteres morfológicos descrito en la sección anterior (cambiando únicamente la matriz de datos, que en este caso incluyó también la información molecular).

El análisis de máxima verosimilitud se realizó mediante el programa IQTREE v1.6.2 (Nguyen et al., 2015). Se realizaron 20 corridas independientes y se tomó la filogenia de mayor verosimilitud. Se estimó el soporte de ramas mediante 1000 rondas de bootstrap ultrarápido (Hoang et al., 2018). De las 20 corridas, en 10 se utilizó la opción -bnni (que permite que las corridas sean más resistentes a violaciones de los modelos y la consecuente sobre-estimación del soporte de bootstrap) y en las otras 10 esta función no se utilizó.

## CAPÍTULO 4

### RESULTADOS I

#### OSTEOLOGÍA COMPARADA DE LAS AVES RATITES

##### Introducción

Las aves ratites presentan una serie de características en su anatomía que las distinguen de otras aves vivientes, como ser: gran tamaño corporal (con la excepción de Apterygiformes), extremidades posteriores robustas adaptadas a la marcha y/o a la carrera, escápula y coracoides fusionados en un escapulocoracoides, ausencia de fúrcula, esternón sin quilla desarrollada, cintura pectoral sin foramen trióseo, reducción de los elementos del miembro anterior, foramen ilioisquiático de la pelvis abierto y reducción o ausencia de pigostilo, por mencionar algunos (e.g. De Beer, 1956; Cracraft, 1973; Bledsoe, 1988).

El cráneo de las ratites no está exento de características notables, entre las que se destaca el paladar paleognato, que también está presente en Tinamidae (McDowell, 1948; Bourdon et al., 2009). El paladar paleognato se distingue por las siguientes características: vómer fusionado en un único elemento robusto que envuelve ventralmente el rostro paraesfenoidal, palatinos y pterigoides articulando mediante una superficie amplia e inmóvil y presencia de procesos basipterigoideos en el paraesfeneoides que contactan el pterigoides (Huxley, 1867; Pycraft, 1900; McDowell, 1948; Bock, 1963; Cracraft, 1974; Houde, 1986, 1988; Witmer y Martin, 1987; Lee et al., 1997; Livezey y Zusi, 2007; Bourdon et al., 2009; Hu et al., 2019).

Con el objetivo de conocer mejor la anatomía ósea de las aves ratites y recuperar caracteres anatómicos que puedan tener importancia filogenética, en las siguientes páginas se lleva a cabo el estudio osteológico y comparativo del esqueleto de las aves ratites, para el cual se realizan comparaciones osteológicas con otras aves paleognatas y neognatas, y

Avialae mesozoicos, haciendo énfasis en las diferencias y similitudes que existen entre cada taxón.

## 1. OSTEOLÓGÍA CRANEANA

### Premaxilar

En las aves ratites, como todas las aves vivientes, el premaxilar presenta un proceso frontal que contacta caudalmente a los frontales, y dos procesos maxilares, uno a cada lado de la quijada, que contactan con el maxilar. El proceso frontal articula lateral y ventralmente con el nasal, caudalmente con el frontal y ventralmente con el septo internasal. En *Struthio* (Fig. 4.1.4), *Rhea* (Fig. 4.1.5) y Aepyornithiformes (Fig. 4.1.3) (Monnier, 1913; Wiman, 1942), el proceso frontal es ancho y de contorno subrectangular, con sus márgenes laterales subparalelos entre sí. Los Casuariiformes en cambio, poseen un proceso frontal más grácil (Fig. 4.1.6-7), mientras que las diferentes especies de Dinornithiformes presentan procesos frontales que varían en longitud y ancho: por ejemplo, *Emeus*, presenta un proceso frontal más corto y ancho que otros géneros de Dinornithiformes (Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.1.2). Sin embargo, todos los géneros de Dinornithiformes tienen el proceso frontal más angosto en su mitad rostral con un surco dorsal poco profundo, mientras que su mitad caudal presenta una expansión transversal que le da un aspecto de placa ovoide en vista dorsal (Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.1.14). En vista lateral, el proceso frontal de *Struthio*, Rheiformes y *Apteryx* es recto y con una leve concavidad dorsal cerca de la inflexión nasofrontal (Fig. 4.1.1, 7, 9). El proceso frontal de Casuariiformes y Aepyornithiformes presenta una leve curvatura dorsal acompañada de un engrosamiento transversal cerca de su extremo rostral (Fig. 4.1.5, 11-12) (Monnier, 1913; Wiman, 1942).. Entre los Dinornithiformes, los géneros *Anomalopteryx*, *Pachyornis* y *Megalapteryx* presentan un proceso frontal relativamente recto, mientras que *Dinornis* y *Emeus* lo tienen fuertemente arqueado dorsalmente (Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.1.14), un rasgo presente también en Tinamidae. El extremo caudal del proceso frontal se bifurca

en dos proyecciones de contorno subtriangular en *Struthio*, *Dromaius* y Rheiformes (Fig. 4.1.6, 8, 10) (no puede observarse en *Casuarius* por el desarrollo de su cresta cefálica: Fig. 4.1.12). Este rasgo también está presente en Lithornithiformes (Houde 1988; Bourdon y Lindow 2015). Por otro lado, *Apteryx* y Dinornithiformes (Worthy y Scofield, 2012) presentan un extremo caudal redondeado (Fig. 4.1.1, 3), con una pequeña muesca medial, rasgo semejante al presente en Tinamidae (*Eudromia*, *Rynchotus*, *Nothura*).

El extremo rostral del premaxilar de las ratites es redondeado en vista dorsal y está perforado por numerosos forámenes neurovasculares. Es rostrocaudalmente corto, salvo en los Dinornithiformes (Owen, 1879; Parker, 1895; Worthy y Scofield, 2012), rasgo que estos últimos comparten con Tinamidae y Lithornithiformes (Houde 1988; Silveira y Hofling, 2007; Bourdon y Lindow 2015). El extremo rostral del premaxilar se curva levemente en sentido ventral en *Struthio*, *Dromaius* y *Rhea* (Fig. 4.1.7, 9, 11). En cambio, *Casuarius* presenta un extremo rostral muy angosto y una curvatura ventral más conspicua (Fig. 4.1.12), la cual es más evidente en Dinornithiformes (Fig. 4.1.4). El extremo rostral varía entre los diferentes géneros de Dinornithiformes: es subtriangular en *Anomalopteryx*, *Megalapteryx* y *Pachyornis*, siendo el más angosto en este último género, con forma de U en *Dinornis* y subcuadrangular en *Emeus* (Worthy y Scofield 2012). *Diogenornis* preserva el extremo rostral del premaxilar, el cual es angosto, como en *Casuarius*, pero sin curvatura ventral (Alvarenga, 1983; 2010). Tinamidae y Lithornithiformes presentan un extremo rostral del premaxilar curvado ventralmente.

*Apteryx* presenta un premaxilar con una serie de rasgos desconocidos en otros ratites. El proceso frontal es transversalmente ancho y de contorno subrectangular, con sus márgenes laterales curvados ventralmente (Fig. 4.1.2) hasta casi contactar el margen superior del maxilar y de los procesos maxilares del premaxilar. De esta manera definen un angosto surco longitudinal lateral a lo largo de la quijada superior. Estas expansiones laterales canalizan la narina durante la mayor parte de su longitud, de tal forma que esta abre en su extremo más rostral del premaxilar. La narina es una abertura ovoide pequeña y con forma de lágrima, con su extremo caudal puntiagudo y el rostral redondeado. El

extremo rostral del premaxilar se curva ventralmente y presenta una anatomía particular, portando una estructura globosa que pende rostral al extremo rostral de la mandíbula (Owen, 1879). Esta estructura está perforada por numerosos forámenes neurovasculares, vinculados a la presencia de un órgano sensorial correlacionado con la dieta helmintófaga (Cunningham et al., 2007; du Toit et al., 2020). *Lithornis* presenta un órgano similar al de *Apteryx*, pero menos desarrollado (du Toit et al., 2020).

Todas las ratites presentan surcos longitudinales pares que se extienden entre las narinas y el margen ventral del extremo rostral del premaxilar que continúan el contorno del proceso frontal rostralmente, rasgo compartido con Tinamidae y Lithornithiformes (Parkes y Clark, 1966; Houde, 1988). *Struthio* y Dinornithiformes presentan una repisa de aspecto subrectangular dorsal a estos surcos (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.1.3, 6).

A diferencia de *Apteryx*, las narinas del resto de las ratites son muy amplias y se extienden muy rostralmente en la quijada superior, de modo que el extremo rostral del premaxilar es relativamente corto en comparación con otras aves, donde las narinas se ubican más caudalmente (Fig. 4.1.2-7). La narina de los Dinornithiformes es amplia y está alojada dentro de una amplia fosa nasal, que perfora el margen caudal del extremo rostral del premaxilar. Esta fosa es profunda y sus paredes mediales se tocan entre sí en vista caudal (Fig. 4.1.4). Es amplia y larga en todas las Dinornithiformes a excepción de *Emeus*, donde es más pequeña (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012).

Los procesos maxilares de las ratites se proyectan caudalmente hasta contactar dorsalmente con los maxilares. Los procesos maxilares son dorsoventralmente deprimidos y forman la mitad rostral del borde ventral de las narinas (Fig.4.1.1-13).

Todas las paleognatas, con excepción de *Struthio* presentan expansiones palatales del premaxilar, formando un amplio paladar óseo. Entre los márgenes mediales de estas expansiones se define parte de la fenestra ventromedial (Fig. 4.1.1, 3, 6, 8, 10, 13).

La superficie ventral de las expansiones palatales de los Dinornithiformes está perforada por forámenes que se organizan en filas subparalelas al margen oral. En *Dinornis* hay dos filas, una medial y otra lateral, mientras que el resto de los géneros presentan una única hilera (Fig. 4.1.3), equivalente a la lateral de *Dinornis* (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012). Los procesos maxilares de las Dinornithiformes forman una superficie palatal de orientación subhorizontal y de contorno subtriangular. Esta superficie presenta una cresta que corre subparalelamente a cada margen lateral, que es delimitada lateralmente por una superficie cóncava por la que corre la hilera lateral de forámenes, mientras que medialmente la superficie es plana y en *Dinornis* corre la hilera medial de forámenes (Fig. 4.1.3). Rostralmente, los procesos palatales contactan entre sí, pero caudalmente se separan definiendo una abertura en forma de cuña, como ocurre en Lithornithiformes y en *Apteryx*, aunque en este último esta abertura es de menor tamaño. En *Emeus*, el extremo caudal de las expansiones palatales se curva medialmente, definiendo una fenestra ventromedial caudalmente abierta. A través de este espacio se observa el vómer. El extremo caudal del premaxilar es de ubicación ventral al maxilar (Worthy y Scofield, 2012).

### **Maxilar**

El maxilar de las ratites es un hueso recto y plano en vista lateral. Su superficie ventral se expande medialmente formando los procesos maxilopalatinos. El maxilar contacta con el premaxilar rostralmente, caudalmente con el yugal, medialmente con el vómer y ventralmente con el palatino, el cual es ventral al proceso maxilopalatino. Caudomedialmente contacta con el nasal en *Struthio* (Fig. 4.1.6), Tinamidae y Lithornithiformes (Houde, 1988; Bourdon y Lindow 2015), pero no existe este contacto en el resto de las ratites. El maxilar forma el borde ventral de la fenestra anteorbital.

En *Struthio* su extremo rostral se bifurca en dos procesos digitiformes: el medial se proyecta rostródorsalmente, mientras que el lateral es ventral y forma un corto proceso de contorno subtriangular (Fig. 4.1.6). En Rheiformes y Casuariiformes cada maxilar presenta

un proceso rostral de contorno subtriangular que se apoya sobre la cara dorsal de los procesos maxilares del premaxilar (Fig. 4.1.8, 10, 13). En Dinornithiformes, el extremo rostral del maxilar es de posición dorsal al proceso maxilar del premaxilar (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012).

En todas las ratites con excepción de *Struthio*, los procesos maxilopalatinos son muy amplios y se extienden caudalmente hasta el yugal y medialmente hasta contactar con el vómer (McDowell, 1948). Entre los procesos maxilopalatinos se desarrolla una larga y angosta fenestra ventromedial, la cual está cerrada caudalmente por el vómer. Caudalmente, los procesos maxilopalatinos son cóncavos. En *Apteryx* y Dinornithiformes, los márgenes mediales de los procesos maxilopalatinos convergen rostralmente, y caudalmente limitan una abertura en forma de cuña entre la cual se observa el vómer en vista ventral (Fig. 4.1.1, 3), como ocurre también en Lithornithidae (Owen, 1879; Houde, 1988; Worthy y Scofield, 2012; Bourdon y Lindow 2015). Su margen caudal es oblicuo rostromedialmente - caudolateralmente y contacta con el palatino.

Los procesos maxilopalatinos de *Struthio* son expansiones aliformes que se extienden medialmente hasta contactar con el vómer (McDowell, 1948) (Fig. 4.1.6). En vista ventral, cada proceso maxilopalatino es de contorno subtrapezoidal, con su margen rostral cóncavo, el medial levemente convexo, y el caudal subtriangular, con un amplio proceso caudal que se proyecta caudolateralmente. La superficie dorsal del proceso maxilopalatino es suavemente cóncava. La superficie ventral tiene su mitad rostral robusta y más ventral que la caudal. El proceso rostral del palatino se apoya sobre superficie ventral de la base del proceso maxilopalatino. Caudal al proceso maxilopalatino, el maxilar se proyecta caudalmente como un proceso delgado dorsal al extremo rostral del palatino. Entre este proceso y el yugal, el margen caudal del maxilar es cóncavo.

En Rheiformes y Casuariiformes los procesos maxilopalatinos son medialmente convexos y el extremo rostral del maxilar es de contorno subtriangular (McDowell, 1948). El extremo caudal del margen medial de los procesos maxilopalatinos se proyecta

caudalmente como un proceso subtriangular. En Casuariiformes, la superficie ventral del maxilar es cóncava y la dorsal es convexa, por lo que esta última se observa lateralmente a través de las narinas (Fig. 4.1.11-12). En Rheidae, el extremo caudal presenta un proceso dorsal que se extiende hacia el nasal, formando una estructura análoga al proceso maxilar del nasal que define el margen caudal de la narina (Fig. 4.1.9). Este proceso es laminar, comprimido rostrocaudalmente y de márgenes irregulares. En Rheidae el proceso maxilopalatino se fusiona caudalmente al maxilar. Su extremo dorsal no llega a contactar el lacrimal. En *Apteryx*, la superficie dorsal de los maxilares contacta con el margen lateral del proceso frontal en su mitad rostral y más caudalmente con el lacrimal (McDowell, 1948).

### **Barra suborbital**

En *Struthio* la barra suborbital es de sección cilíndrica (Fig. 4.1.4). Su extremo caudal está expandido dorsoventralmente y articula con el cótilo cuadradoyugal del cuadrado. En *Apteryx* (Fig. 4.1.1), la barra suborbital es delgada y levemente convexa ventralmente, como ocurre en Lithornithidae (Houde, 1988; Bourdon y Lindow 2015; Nesbitt y Clarke, 2016), y su extremo caudal está expandido dorsoventralmente. Rostral al contacto con el cuadrado, la barra suborbital presenta una pequeña proyección dorsal de aspecto subtriangular, como ocurre en *Casuarius* (Fig. 4.1.7).

En Dinornithiformes, la barra suborbital es dorsoventralmente alta y comprimida transversalmente (Fig. 4.1.2, 8). En vista lateral es sigmoidea, curvándose ventralmente en su mitad rostral, hasta el nivel del proceso postorbital del parietal. Caudalmente es recta. Ventral al proceso postorbital se desarrolla un proceso ascendente amplio y bajo (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012). Su extremo caudal se expande dorsoventralmente.

En Rheidae y Casuariiformes el yugal se expande medialmente y se fusiona a los procesos maxilopalatinos del maxilar, continuando el paladar óseo, la cual está más desarrollada en *Rhea* y *Dromaius* (Fig. 4.1.8, 10). Esta plataforma es ventralmente cóncava

y dorsalmente convexa, observándose el contacto entre ambos huesos en vista lateral entre la fenestra anteorbital y el extremo rostral de la órbita. La expansión medial del yugal se extiende medialmente hasta el proceso caudal del proceso maxilopalatino. Su margen caudal es cóncavo, y su margen medial se proyecta caudalmente, y contacta el proceso maxilar del palatino. La barra suborbital es transversalmente comprimida, con su margen dorsal formando una cresta que se extiende dorsalmente hacia el extremo caudal de la órbita.

En Casuariiformes, el yugal y la barra suborbital son transversalmente angostos, con una cresta dorsal baja que se extiende a lo largo del margen lateral. Rostralmente, el yugal contacta con el proceso maxilar del palatino mediante un contacto medial y más extenso que en Rheidae. Caudalmente, justo antes del contacto con el cuadrado, hay un pequeño proceso dorsal de contorno subtriangular.

### **Nasal**

En las ratites, los nasales son angostos y de contorno subtriangular, presentan una faceta cóncava en su superficie dorsal que recibe el proceso frontal del premaxilar. El margen caudal del nasal es plano y contacta con el lacrimal. Medialmente contacta con el mesetmoides. Los nasales forman el margen caudal y dorsal de la narina, la cual, salvo en *Apteryx*, es de contorno subtriangular. En *Struthio*, *Rhea Apteryx*, Dinornithiformes, Lithornithiformes y Tinamidae, cada nasal contacta dorsocaudalmente a los frontales (Owen, 1879; Houde, 1988; Worthy y Scofield, 2012; Bourdon y Lindow 2015), pero esto no ocurre en *Dromaius* (no puede corroborarse en *Casuaris* debido al desarrollo de la cresta cefálica).

En *Struthio* los nasales tienen forma de T, con su proceso rostral muy desarrollado formando la repisa nasal, y un proceso maxilar bien desarrollado, delgado y de contorno subtriangular que se proyecta lateroventralmente, como en Tinamidae y Lithornithiformes

(Houde, 1988; Silveira y Hoflin, 2007; Bourdon y Lindow 2015), pero que, a diferencia de éstos, no contacta con el maxilar.

En Dinornithiformes, el proceso maxilar varía en su desarrollo según el género. *Dinornis*, *Pachyornis* y *Anomalopteryx* tienen un proceso bien desarrollado y proyectado ventralmente, el cual es subcilíndrico y se expande rostrocaudalmente en su extremo ventral (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012). El contacto entre el maxilar y el nasal mediante el proceso maxilar se comparte con Tinamiformes. Por su parte, *Emeus*, *Anomalopteryx*, *Megalapteryx* y *Euryapteryx* poseen un proceso robusto y de contorno subtriangular que se proyecta levemente en sentido ventral, sin contactar con el maxilar (Worthy y Scofield 2012).

En Rheiformes, Casuariiformes y *Apteryx* no hay proceso maxilar (Fig. 4.1.1, 8, 11-12). Los nasales están muy reducidos en Casuariiformes, y forman una repisa nasal (Fig. 4.1.10-13), más angosta que en otras ratites.

Los procesos rostrales del nasal son largos y amplios, extendiéndose tan rostralmente como el extremo rostral del rostro paraesfenoidal o la narina. En vista dorsal son transversalmente anchos y se angostan gradualmente hacia su extremo rostral. En Dinornithiformes, los nasales son amplios, con una repisa nasal orientada lateralmente y el extremo rostral proyectado rostralmente hasta alcanzar la mitad rostral de la narina (Fig. 4.1.4, 15) (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012).

En *Apteryx*, los nasales se fusionan al proceso frontal del premaxilar (Fig. 4.1.1). Son huesos planos que se observan caudalmente y a los lados del proceso frontal del premaxilar. Sus márgenes mediales se tocan entre sí y su extremo rostral recibe el proceso frontal del premaxilar. Cada nasal forma el margen dorsal de la amplia fenestra anteorbital y su extremo lateral se curva en sentido ventral, un rasgo compartido por Lithornithiformes (Houde, 1988; Mayr, 2009).

En *Casuarius*, el extremo caudal de los nasales hasta el margen rostral de los parietales forma una gran cresta cefálica que cubre la superficie dorsal de su cráneo. Esta cresta está compuesta por una delgada pared ósea y su estructura interna está conformada por amplios espacios separados por delgadas láminas de hueso, conformando un entramado de tipo trabecular (Fig. 4.1.12-13). La cresta cefálica difiere en cada especie de *Casuarius*, siendo *C. casuarius* la especie con la cresta más alta y comprimida, *C. bennetti* la tiene deprimida y ancha, y *C. unappendiculatus* posee un desarrollo intermedio entre estos taxones (ver Naish y Perron, 2014).

### **Ectetmoides**

El ectetmoides de las ratites contribuye a la formación de la pared rostral de la órbita, separándola de la cavidad nasal. Dorsalmente, el ectetmoides se une a la superficie ventral del proceso frontal del premaxilar y contacta lateralmente con el nasal y caudalmente con el frontal. En *Struthio* presenta una gran proyección caudal que cubre el foramen del nervio olfatorio lateralmente (4.1.7). En el resto de las Struthionidea, el ectetmoides está poco osificado, siendo una lámina dorsoventral que contacta el mesetmoides (Fig. 4.1.9, 11-12).

En *Apteryx* y Dinornithiformes el ectetmoides está mucho más osificado y desarrollado que en otras ratites, formando una amplia concha nasal (concha nasalis) (Parker, 1895; Philips 1997; Worthy y Scofield, 2012). En vista lateral, el ectetmoides forma un arco ventralmente convexo con un gran desarrollo rostrocaudal, sobre todo en *Apteryx* (Fig. 4.1.1, 4).

### **Mesetmoides**

El mesetmoides de las ratites forma la pared ósea del tabique interorbital, conectando, en su porción rostral, con el ectetmoides. Rheidae y *Dromaius* presentan una fenestra interorbitaria de contorno ovoidal a través de la cual se observa el mesetmoides. Esta fenestra no se observa en *Struthio*, *Apteryx* y Dinornithiformes. El mesetmoides articula dorsalmente con la cara ventral del frontal a través de la lámina dorsal. En *Apteryx*, Tinamidae y Lithornithiformes, el extremo dorsal del mesetmoides se sitúa caudal al contacto nasofrontal. El mesetmoides forma el margen rostral del foramen del nervio olfatorio y contacta ventralmente con el paraesfenoides (Fig.4-1-1).

### **Lacrimal**

En *Struthio*, *Rhea*, *Dromaius* y *Emuarius* (Worthy et al., 2014), el proceso supraorbitario es de contorno subtriangular y se proyecta caudolateralmente sobre la órbita (Fig. 4.1.6-11), a diferencia de Tinamidae y Lithornithidae, donde es de contorno ovoide y rostral a la órbita (Houde, 1988; Bourdon y Lindow 2015). *Apteryx*, Aepyornithiformes y Dinornithiformes en cambio, carecen de proceso supraorbital (Owen, 1879; Monnier, 1913; Wiman, 1942; Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.1.1-4). El proceso supraorbital de *Struthio* es más corto y robusto que el de Rheiformes, *Dromaius* y *Emuarius* (Worthy et al., 2014). En *Casuarius* el proceso supraorbital está fusionado a la cresta cefálica, distinguiéndose sólo su extremo caudal, el cual es de contorno subtriangular. La superficie lateral es suavemente convexa en *Struthio*, mientras que Rheiformes y Casuariiformes presentan una cresta longitudinal baja. En vista rostral, el proceso supraorbital es más alto en *Struthio* que en Rheiformes y Casuariiformes, y forma una placa similar a la presente en tinámidos, pero más pequeña y subtriangular (Fig. 4.1.6-13).

El proceso medial articula con el ectetmoides medialmente y su superficie rostral es cóncava, mientras que la caudal es recta. En *Dromaius* y *Emuarius* el lacrimal no contacta con el mesetmoides (Worthy et al., 2014). El margen ventral del lacrimal es cóncavo en *Struthio*, mientras que es convexo en Rheidae y Casuariiformes. En Dinornithiformes el

margen dorsomedial del lacrimal se fusiona con los frontales, y su superficie dorsal es amplia y presenta una suave cresta longitudinal (Owen, 1897; Worthy y Scofield, 2012).

En *Struthio*, Rheidae, Tinamidae y Lithornithiformes, el proceso orbital contacta al yugal, mientras que en el resto de las ratites no. En *Struthio*, Rheidae, Casuariiformes y Aepyornithiformes (Monnier, 1913; Wiman, 1942) el proceso orbital se proyecta caudoventralmente en vista ventral mientras que en Dinornithiformes se proyecta ventralmente (Owen, 1897; Worthy y Scofield, 2012) y en *Apteryx* lo hace rostroventralmente. En las ratites, a excepción de *Casuarius*, el proceso orbital se separa del proceso supraorbital por la presencia de una escotadura nasolacrimal.

En *Struthio*, el margen lateral del lacrimal es una escotadura muy amplia y lateralmente cóncava, al igual que en Tinamidae. En Rheidae, esta escotadura presenta una proyección laterodorsal en su extremo ventral, que tiende a cerrarla. En Casuariiformes este foramen está completamente cerrado lateralmente, siendo de mayor tamaño en *Dromaius* que en *Casuarius*. En Rheidae, hay una fosa con tres amplios forámenes neumáticos, que penetran en el proceso supraorbital en su cara rostral.

En *Struthio* el proceso orbital presenta un proceso medial de contorno subtriangular en su mitad proximal (Fig. 4.1.7). Dorsal a este proceso, la superficie medial del lacrimal es cóncava, mientras que ventralmente es recta. Su extremo ventral se expande transversalmente. En Rheidae, la superficie caudal del lacrimal es cóncava y el proceso orbital se curva medialmente en vista caudal (Fig. 4.1.9). En Casuariiformes, su superficie lateral está levemente expandida rostrocaudalmente, lo que resulta en que las superficies rostral y caudal son cóncavas. *Dromaius* posee un proceso orbital más robusto que *Casuarius* (Fig. 4.1.10-13).

*Apteryx* presenta un lacrimal con una serie de rasgos distintivos, ausentes en otras ratites. Está posicionado muy rostralmente a la órbita, sin formar parte de su margen rostral, a diferencia de otras aves (Fig. 4.1.1). Está muy reducido en comparación con otras paleognatas, y en ejemplares adultos es difícil distinguir su límite dorsal. Su proceso orbital

se proyecta rostroventralmente, su extremo ventral es subcuadrangular y contacta lateralmente con el yugal. Según Pycraft (1900), este proceso está fusionado al proceso maxilar del nasal, asemejándose a las Dinornithiformes, donde estos procesos contactan entre sí en su longitud dorsoventral (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012) por lo que estos taxones carecen de fenestra anteorbital definida anteriormente. Caudomedialmente, el proceso orbital se fusiona extensamente al ectetmoides.

### **Frontal**

Los frontales de las ratites articulan rostralmente con los nasales y la lámina dorsal del mesetmoides. El margen lateral de su extremo rostral contacta con el lacrimal. Su extremo rostral es transversalmente angosto, con su margen lateral delimitando la órbita. En Dinornithiformes, cada frontal se fusiona con los nasales y la lámina dorsal del mesetmoides y contactan rostralmente con el proceso frontal del premaxilar (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.1.3, 15).

En *Dromaius*, la porción rostral del frontal es proporcionalmente más ancha que en *Rhea* y *Struthio*, y su margen rostral es de contorno subtriangular (Fig. 4.1.10). La superficie dorsal del extremo rostral es plana o suavemente cóncava medialmente en *Struthio* (Fig. 4.1.6-7), mientras que en *Rhea* la mitad rostral es cóncava y la caudal convexa, reflejando el contorno del encéfalo (Fig. 4.1.8-9). En *Apteryx* y Dinornithiformes la superficie dorsal del frontal es dorsalmente convexa (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.1.1-4).

En *Struthio*, el margen orbital es cóncavo en vista dorsal gracias al desarrollo de una amplia fosa para la glándula nasal (Fig. 4.1.6). Esta fosa es de contorno ovoide y caudalmente redondeada. Lateralmente, está limitada por una proyección rostral del margen caudolateral del frontal. Esta fosa también está presente en *Palaeotis*, tinámidos y Eogruidae (Mayr y Zelenkov 2021), pero en estos casos está pobremente definida y carece

del proceso caudolateral presente en *Struthio*. En *Dromaius* no hay fosa de la glándula nasal, pero sí una región irregular inervada por forámenes neurovasculares (Fig. 4.1.10). En Aepyornithiformes la superficie dorsal del frontal está profusamente perforada por forámenes neurovasculares, sobre todo en su extremo rostral y en el dorso de las órbitas (Fig. 4.1.5).

La mitad caudal del frontal se expande transversalmente, en todas las ratites. Esta expansión lateral es muy amplia en *Struthio*, Aepyornithiformes (Monnier, 1913; Wiman, 1942) y Dinornithiformes, donde su margen orbital se expande lateralmente formando una repisa dorsal sobre la órbita (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012). Esta expansión lateral es menos pronunciada en Rheidae, *Dromaius* y *Emuarius* (Worthy et al., 2014). En *Apteryx* el frontal presenta una expansión lateral más tenue, (Fig. 4.1.1), semejante a la condición presente en Tinamiformes y Lithornithidae (Houde, 1988; Bourdon y Lindow 2015). En *Struthio*, la superficie dorsal del frontal es relativamente plana, sin presentar la curvatura presente en otras paleognatas. En vista caudal se observa claramente cómo se expande transversalmente en el margen caudodorsal de las órbitas.

En *Struthio*, los frontales forman el proceso postorbital, el cual es de contorno subtriangular en vista lateral, con su margen ventral redondeado y levemente curvado caudalmente (Fig. 4.1.6-7). En Rheidae y Casuariiformes en cambio, los frontales sólo forman la base de este proceso, mientras que su extremo ventral está formado por el lateroesfenoides (Fig. 4.1.8-13). En *Casuaris*, el margen caudodorsal del proceso postorbital forma una concavidad amplia junto con el proceso supraorbital del lacrimal (Fig. 4.1.12-13). En Aepyornithiformes, el frontal forma gran parte del proceso postorbital, mientras que el lateroesfenoides forma su base y su extremo ventral (Fig. 4.1.5). *Apteryx* carece de proceso postorbital y el límite caudodorsal de las órbitas está definido por una suave cresta, que también delimita el margen dorsal de la fosa temporal a la altura media de los frontales (Fig. 4.1.1).

El proceso postorbital de los Dinornithiformes es el más desarrollado dentro de Ratitae. Es de contorno subtriangular en vista dorsal, con su extremo rostral transversalmente más angosto que el caudal. En vista lateral, los procesos postorbitales están formados mayormente por el frontal, con excepción de la base, que está formada por el lateroesfenoides. Éstos están proyectados ventralmente y limitan caudalmente la órbita, casi contactando con la barra suborbitaria (Parker, 1895) (Fig. 4.1.3-4, 15).

La superficie ventral de los frontales forma el margen dorsal del foramen del nervio olfatorio. En *Struthio* el foramen de este nervio no es visible en vista lateral, debido a que está cubierto por el ectetmoides. Caudalmente, los frontales articulan con los parietales, mediante una sutura frontoparietal que persiste en individuos adultos, salvo en *Apteryx* y Casuariiformes y Dinornithiformes, donde esta se pierde.

### **Parietales**

Los parietales de las ratites son huesos relativamente planos y de contorno subrectangular en *Struthio*, *Rhea* y Casuariiformes (Fig. 4.1.6-13), mientras que en *Apteryx* y Dinornithiformes los parietales son más convexos dorsalmente (Owen, 1879; Parker, 1895; Worthy y Scofield, 2012) (Fig. Fig. 4.1.1-4). Los parietales articulan entre sí medialmente, mientras que caudoventralmente articulan con el supraoccipital, exoccipital y lateralmente con el escamoso. Rostralmente contactan con los frontales. Su superficie externa es cóncava dentro de la fosa temporal, mientras que es convexa por fuera de esta. En la parte rostral de los parietales de *Rhea*, un pequeño proceso se extiende hacia el proceso postorbital sin alcanzarlo (Fig. 4.1.8-9).

### **Escamoso**

El escamoso de las aves ratites contacta rostralmente con el lateroesfenoides, dorsalmente con el parietal y caudalmente con el exoccipital. Ventralmente forma el borde rostrrodorsal del meato acústico externo.

El proceso cigomático está muy desarrollado. En *Struthio* se extiende ventralmente hasta la mitad del cuerpo del cuadrado (Fig. 4.1.6-7), al igual que ocurre en Lithornithidae y Tinamidae (Houde, 1988; Silveira y Hofling, 2007; Bourdon y Lindow, 2015). En *Apteryx* y Dinornithiformes cubre los dos tercios proximales del cuerpo del cuadrado (Fig. Fig. 4.1.1-4), mientras que en *Rhea* y Casuariiformes lo cubre casi por completo (Fig. Fig. 4.1.8-13). En *Apteryx* y Dinornithiformes, el proceso cigomático se proyecta ventralmente, mientras que en las restantes ratites se proyecta lateroventralmente (Parker, 1895).

El proceso cigomático de *Struthio* es de contorno subrectangular en vista caudal y más robusto que el presente en Rheidae y Casuariiformes, que es digitiforme. El margen dorsal del proceso cigomático de estas ratites es convexo y, salvo *Struthio*, presenta una cresta dorsal. Ésta es más desarrollada en Dinornithiformes y Casuariiformes que en Rheidae. En Casuariiformes, la superficie rostral del proceso cigomático es plana y se orienta dorsoventralmente en vista lateral, mientras que su superficie caudal es cóncava.

Caudal al proceso cigomático de *Rhea* hay una proyección subtriangular que envuelve el margen caudal del extremo proximal del cuadrado, formando un proceso suprameático. Este proceso es diferente al presente en tinámidos, en donde se desarrolla internamente al meato auditivo y se proyecta rostroventralmente. El proceso cigomático forma el límite dorsal del meato acústico externo.

### **Supraoccipital**

Su margen lateral está delimitado por los surcos de las venas occipitales externas. En *Apteryx* y Dinornithiformes los márgenes laterales del supraoccipital son subparalelos (Fig. Fig. 4.1.1-4). Por otro lado, en *Struthio*, Rheidae, Casuariiformes y

Aepyornithiformes, es de contorno trapezoidal, y se ensancha transversalmente hacia su margen dorsal (Fig. Fig. 4.1.6-13). Este rasgo está más acentuado en Casuariiformes. Su superficie caudal es convexa con una cresta nugal sagital baja y ancha. Esta cresta es menos prominente en *Casuaris*, mientras que en Dinornithiformes está más desarrollada en su extremo dorsal, donde la colindan un par de pequeñas concavidades subcirculares. Su extremo ventral se expande en forma de dos proyecciones que rodean el foramen magno lateralmente. Estas proyecciones son caudales al margen medial de los exoccipitales, y limitadas lateralmente por el surco de la vena occipital externa. Estas proyecciones están menos desarrolladas en Casuariiformes. Entre estas proyecciones y el foramen magno existe una concavidad que se une al surco de las venas occipitales externas ventralmente. Este surco define el margen dorsal del foramen magno. El foramen magno de *Struthio*, *Apteryx*, Dinornithiformes y Tinamidae es amplio y subcircular, siendo más ancho que alto, mientras que el de Rheidae y Casuariiformes es más alto que ancho.

### **Exoccipital**

La cresta nugal transversa define el margen dorsal del occipucio tanto en el supraoccipital como en los exoccipitales, donde delimita también el margen lateral de los procesos paroccipitales. En *Struthio* (Fig. 4.1.7), esta cresta es menos prominente que en *Rhea* y Casuariiformes (Fig. 4.1.9, 11-12). En estos últimos, es más prominente sobre el exoccipital que sobre el supraoccipital. La cresta nugal transversa de *Apteryx* está bien desarrollada, pero es más grácil que en el resto de las ratites (Fig. 4.1.2), donde es más ancha y de superficie rugosa. En vista caudal, el margen dorsal de la cresta nugal transversa de *Dinornis* es subhorizontal, mientras que *Anomalopteryx* se caracteriza por sus extremos laterales muy proyectados lateralmente (Parker, 1895).

En vista caudal, la cresta nugal transversa define el margen lateral del exoccipital. El margen lateral de la cresta nugal transversa es cóncavo en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes (Fig. 4.1.7, 9, 11-12), mientras que en Dinornithiformes, Aepyornithiformes

y *Apteryx*, es convexo (*Apteryx* y Dinornithiformes los márgenes laterales del supraoccipital son subparalelos) (Fig. 4.1.2, 4-5). Entre el exoccipital y la superficie dorsal del supraoccipital, *Rhea* presenta un par de concavidades suaves.

Más ventralmente, entre el exoccipital y el supraoccipital se abre el foramen de las venas occipitales externas, las cuales se continúan ventralmente como un fuerte surco neurovascular. En *Struthio*, Rheidae, Casuariiformes y Aepyornithiformes (Monnier, 1913), es un surco sigmoideo que rodea el foramen magno lateralmente y luego se extiende hacia el margen medial del proceso paroccipital. En Rheidae y Casuariiformes se une a uno de los forámenes de la rama occipital de la arteria oftálmica que se abren sobre la cara caudal del proceso paroccipital. En *Apteryx* y Dinornithiformes el foramen de las venas occipitales externas es grande, de orientación subvertical y de contorno baciliforme. No hay un surco neurovascular ventral en *Apteryx*; en Dinornithiformes es muy corto, sin alcanzar el nivel del margen dorsal del foramen magno. En *Apteryx* no se observan forámenes de la rama occipital de la arteria oftálmica sobre la superficie caudal de los exoccipitales. En *Dinornis* se observan algunos forámenes dispersos que corresponden a la rama occipital de la arteria oftálmica. En *Anomalopteryx*, hay un foramen de la rama occipital de la arteria oftálmica a uno de sus lados, y de éstos parte lateralmente un surco neurovascular (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012). Dorsal a los forámenes de la vena occipital externa existe una superficie convexa. En la superficie caudal del exoccipital, *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes presentan los forámenes de la rama occipital de la arteria oftálmica, laterales a la vena occipital externa y dorsales al proceso paroccipital.

El proceso paroccipital es una expansión aliforme que se proyecta ventralmente y forma la pared caudal del meato auditivo externo y el límite caudal de la fosa parabasal. En *Struthio*, el proceso paroccipital es proporcionalmente más angosto que en Rheidae y Casuariiformes (Fig. 4.1.7, 9, 11-12). En *Apteryx* y Dinornithiformes el proceso paroccipital es relativamente ancho (Fig. 4.1.2, 4). El margen ventral de este proceso es de contorno subtriangular en *Apteryx*, con una proyección lateral bien desarrollada. En Dinornithiformes, el proceso paroccipital se proyecta ventralmente. En *Dinornis* son

transversalmente amplios y su margen ventral es de contorno subcuadrangular. Su extremo medial presenta una cresta robusta de posición ventral que se diferencia de la superficie caudal del proceso paroccipital por una cresta lateromedial.

En vista ventral, su eje lateromedial de los procesos paroccipitales es oblicuo en sentido rostromedial-caudolateral. Su superficie rostral es cóncava, mientras que la caudal es levemente convexa. Entre el proceso paroccipital y el cóndilo occipital hay una zona cóncava con forámenes que corresponden a los nervios craneanos IX y X. Lateral al cóndilo occipital de *Rhea* se ubican los forámenes de los nervios XI y XII (Saiff, 1988; Picasso et al., 2011).

### **Basioccipital**

El basioccipital es el más pequeño de los huesos occipitales. Está fusionado ventralmente con la lámina paraesfenoidal y lateralmente con el exoccipital. Su margen dorsal forma el reborde ventral del foramen magno.

Las tuberosidades basales son dos proyecciones ventrales mamilares en la superficie ventral del basioccipital. Estas están muy desarrolladas en *Apteryx* y Dinornithiformes (Fig. 4.1.2, 4). En *Struthio* y Rheidae son menos prominentes (Fig. 4.1.7, 9), pero lo son más que en Casuariiformes (Fig. 4.1.11-12), en los que a su vez están más desarrollados que en Tinamidae y Lithornithidae. Las tuberosidades basales se separan por un espacio cóncavo, que es más pronunciado en *Struthio* que en Casuariiformes y Rheidae, siendo muy corto en esta última familia. Una cresta rostrocaudal une a cada tuberosidad basal con el margen rostrolateral de la lámina paraesfenoidal.

La fosa subcondilar es amplia y poco profunda en *Struthio*, mientras que es más profunda en otras ratites. En Apterygiformes, Dinornithiformes y Casuariiformes la fosa subcondilar es reniforme, más ancha que larga. En *Dinornis* una cresta que se extiende hasta el cóndilo occipital, divide la fosa en dos mitades.

El cóndilo occipital es de contorno subcircular en *Struthio* y Casuariiformes, mientras que es reniforme en Rheidae, *Apteryx* y Dinornithiformes. Un cíngulo lo separa de su cuello, el que es más ancho que alto. En *Rhea* la superficie ventral del cuello del cóndilo occipital está ornamentada por surcos longitudinales cortos. El margen dorsal del cóndilo occipital se proyecta poco dorsalmente, sobre el foramen magno de modo que la superficie dorsal del cuello condilar es cóncava. Un surco dorsoventral corre sobre la mitad dorsal de la superficie articular del cóndilo occipital. En Casuariiformes el cóndilo occipital es más esbelto que en las demás ratites, y su cuello es también más angosto transversalmente. Su margen dorsal es redondeado, sin la proyección dorsal de *Struthio* y *Rhea*.

### **Paraesfenoides**

El paraesfenoides articula caudalmente con el basioccipital, caudolateralmente con los exoccipitales y rostralateralmente con el lateroesfenoides. El paraesfenoides también contribuye, en su cara lateral, a la formación del borde ventral del meato auditivo externo y los márgenes rostralateral y rostromedial de la fosa parabasal. El paraesfenoides también forma parte de la pared ventral del foramen del nervio óptico.

El rostro paraesfenoidal se prolonga y angosta rostralmente, llegando hasta la mitad rostral de la fosa ventromedial, salvo en Casuariiformes y Aepyornithiformes, donde su extremo rostral es de posición caudal a esta fenestra (Fig. 4.1.5, 10, 13). En Aepyornithiformes, el rostro paraesfenoidal es robusto en su base y se angosta rápidamente hacia su extremo rostral. Dinornithiformes y *Struthio* tienen un rostro paraesfenoidal subcircular en sección y más robusto en comparación con otras ratites. En *Struthio*, el rostro paraesfenoidal está ventralmente cubierto por el vómer solo en su mitad rostral (Fig. 4.1.6), mientras que en las restantes ratites el vómer cubre la mayor parte. En Rheidae, Dinornithiformes y *Apteryx*, el extremo caudal del rostro paraesfenoidal presenta una cresta ventral robusta y longitudinalmente corta (Fig. 4.1.2-3, 8), mientras que es menos desarrollada en Casuariiformes (Fig. 4.1.10. 13). Entre esta cresta y la lámina

paraesfenoidal, el paraesfenoides es cóncavo. Entre el rostro paraesfenoidal y el pterigoides el espacio esfenopterigoideo es amplio, siendo largo y angosto hacia su extremo rostral.

Los procesos basipterigoideos son subtrapezoidales, son robustos en *Struthio* (Fig. 4.1.6) y gráciles en *Rhea* (Fig. 4.1.8). En *Struthio*, el margen rostral de estos procesos es más bajo que el caudal, formando una cresta, mientras que en Rheidae y Casuariiformes estos márgenes son subiguales (Fig. 4.1.8, 10, 13). Cada proceso basipterigoideo se prolonga lateralmente hasta contactar la superficie medial del pterigoides mediante una superficie articular de orientación oblicua, de forma que el margen caudal es de posición más lateral que el rostral. En *Struthio*, hay una pequeña incisura entre el rostro paraesfenoidal y los procesos basipterigoideos y, en vista rostral, estos son más bajos dorsoventralmente hacia su extremo lateral (Fig. 4.1.6). En Rheidae y Casuariiformes los procesos basipterigoideos son dorsalmente cóncavos y ventralmente convexos en vista rostral, con su extremo lateral levemente expandido dorsoventralmente (Fig. 4.1.8, 10, 13).

En *Apteryx* y Dinornithiformes (Owen, 1879; Parker, 1895) los procesos basipterigoideos son diferentes a los de otras ratites: son transversalmente cortos y su faceta pterigoidea se expande dorsoventralmente de modo que forma un fuerte labio en vista ventral (Fig. 4.1.2-3). El margen rostral de los procesos basipterigoideos presenta una cresta suave.

Entre los procesos basipterigoideos de las ratites se observa una pequeña fosa. El margen ventral del rostro paraesfenoidal es más ventral que el espacio entre los procesos basipterigoideos. Entre el rostro paraesfenoidal y el pterigoides el espacio esfenopterigoideo es angosto y subtriangular. En Casuariiformes, el espacio esfenopterigoideo es de contorno ovoidal en vista ventral y se prolonga medialmente, mientras que, en vista ventral, el lateroesfenoides se observa a través este espacio (Fig. 4.1.10, 13).

En *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes, la lámina paraesfenoidal es transversalmente amplia y de contorno hexagonal (Fig. 4.1.8, 10, 13). En *Struthio* y

Rheidae, está ventralmente proyectada en comparación con otras paleognatas, donde es ligeramente convexa ventralmente. Entre cada proceso basiapterigoideo y la lámina paraesfenoidal hay un surco de orientación lateromedial en el cual abre el canal faringotimpánico ventralmente.

*Apteryx* y Dinornithiformes exhiben una lámina paraesfenoidal subtriangular que se expande transversalmente hacia su extremo caudal. Los extremos rostrales de las alas paraesfenoidales casi se tocan en la línea media. En *Apteryx*, la lámina paraesfenoidal tiene una cresta medial longitudinal y baja que se extiende desde el espacio entre los procesos basiapterigoideos, hasta el centro de la lámina paraesfenoidal (Fig. 4.1.2). En cambio, en Dinornithiformes la lámina paraesfenoidal está dividida por un surco medio longitudinal (Fig. 4.1.3), con un desarrollo que varía entre cada género (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012). El canal faringotimpánico se extiende caudolateralmente de forma notable.

Lateralmente a la lámina paraesfenoidal hay dos forámenes: el más dorsal corresponde a la rama esfenomaxilar y el más ventral a la rama palatina del nervio V (Picasso et al., 2011). En Rheidae, el margen lateral de la lámina paraesfenoidal está definido por un ala paraesfenoidal ventralmente prominente, que forma una cresta que se extiende caudalmente hasta las tuberosidades basales. En Rheidae, el espacio esfenopterigoideo es más amplio que en las otras ratites, pues los pterigoides no se expanden medialmente (Fig. 4.1.8). En *Apteryx*, este espacio es muy pequeño y subcircular (Fig. 4.1.2).

Dentro del meato auditivo se observa el receso timpánico dorsal, donde se ubican los cótilos ótico y escamoso. El receso es baciliforme y oblicuo en sentido rostrolateral-caudomedial (Pycraft, 1900; Cracraft, 1988; Mayr y Zelenkov, 2021).

### **Lateroesfenoides**

El laterosfenoides forma la mitad caudal del tabique interorbitario y la pared caudoventral de las órbitas, donde presentan un amplio foramen subcircular del nervio óptico a cada lado, acompañado caudalmente por el foramen del nervio oculomotor, más pequeño. Caudolateralmente articula con el escamoso y el parietal, y ventralmente con el paraesfenoides.

El lateroesfenoides de *Struthio* y *Rhea* presenta una muesca por donde penetra el capítulo óptico del cuadrado (Fig. 4.1.6, 8). Es más ancha en *Rhea* que en *Struthio*, donde es más profunda.

El lateroesfenoides forma el margen dorsal del foramen del nervio maxilomandibular, mientras que su margen ventral lo forma el paraesfenoides. Este foramen se observa en vista lateral, rostral al cuerpo del cuadrado en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes (Fig. 4.1.6, 8, 10, 13), mientras que en Dinornithiformes el proceso orbital lo cubre lateralmente (Fig. 4.1.3), como ocurre en Tinamidae. Este foramen es amplio y subcircular en vista lateral.

El lateroesfenoides forma gran parte de la pared medial de la fosa temporal, la cual es amplia, muy profunda y lateralmente cóncava. En vista dorsal, la fosa temporal de *Struthio* y Rheidae (Fig. 4.1.6-9) es más larga rostrocaudalmente que en Casuariiformes (Fig. 4.1.10-13). En *Apteryx*, la fosa temporal es la más larga rostrocaudalmente de las paleognatas (Fig. 4.1.1). Esta es amplia y poco profunda, como ocurre en Tinamidae

### **Vómer**

En *Struthio* el vómer es un hueso reducido, en comparación con otras aves paleognatas (Pycraft, 1900; McDowell, 1948; Cracraft 1974). Se ubica ventralmente a lo largo de la mitad rostral del rostro paraesfenoidal. Su mitad rostral es laminar y en vista ventral se angosta rostralmente, formando una espina laminar (Fig. 4.1.6). En su longitud media presenta dos procesos a sus lados que contactan con los procesos palatales de los

maxilares. En la superficie ventral del vómer se forma una concavidad entre los procesos aliformes. Caudal a los procesos aliformes, el vómer envuelve la cara ventral del rostro paraesfenoidal y se escinde caudalmente en dos procesos subtriangulares. Estos procesos son laminares y sus márgenes dorsal y ventral se curvan lateralmente, formando una superficie lateral cóncava. El extremo caudal del vómer no contacta el palatino ni el pterigoides.

En Rheidae el vómer se extiende sobre los 2/3 de la superficie ventral del rostro paraesfenoidal del basiesfenoides (Fig. 4.1.8), condición compartida con Tinamiformes (McDowell, 1948). Su extremo rostral se divide en dos superficies que articulan con los procesos palatinos de los maxilares. Estas superficies se extienden rostrocaudalmente en forma de un par de espinas, mientras que se vuelven más amplias caudalmente, como en *Struthio*. Entre ambas se forma una amplia y profunda concavidad. Los procesos aliformes se unen caudalmente sobre la superficie ventral del vómer mediante dos crestas bajas. Caudal a esta unión la superficie ventral del vómer presenta una suave quilla. Caudal al contacto con el maxilar, el vómer envuelve la superficie ventral y lateral del rostro paraesfenoidal. El extremo caudal del vómer se divide en dos amplios procesos subtriangulares que se proyectan caudolateralmente. Su superficie laterodorsal contacta ampliamente con el extremo caudomedial del palatino.

En Casuariiformes, el vómer es ventral al rostro paraesfenoidal, y no lo envuelve lateralmente como sí ocurre en el resto de las paleognatas. El vómer de *Dromaius* (Fig. 4.1.9) es más robusto que el de *Casuarius*, el que está muy comprimido transversalmente (Fig. 4.1.13), formando una cresta ventral, con su margen ventral levemente expandido. La mitad rostral del vómer forma una amplia placa ovoide, la cual es mucho más desarrollada en *Dromaius*. Esta se divide rostralmente en dos procesos que contactan con los procesos maxilopalatinos. Los márgenes laterales emergen lateralmente y la concavidad ventral del vómer es muy amplia y su mitad caudal forma  $\frac{1}{4}$  del margen medial de la fenestra coanal, mucho más que en otras ratites. Caudalmente, el vómer se escinde en dos procesos que se mantienen paralelos hacia el tercio distal de la fenestra coanal en *Dromaius*, y hasta la

mitad de la fenestra en *Casuarius*, donde se proyectan lateralmente. En *Dromaius*, los extremos caudales del vómer son más amplios que en otras ratites, mientras que en *Casuarius* tienen forma de cuchara en vista ventral, con su margen caudal redondeado y una cavidad lateroventral profunda. La torsión caudal y el ancho de los procesos caudales del vómer es más marcada en *Casuarius* que en *Dromaius*. El extremo caudal del vómer presenta una articulación interdigitada con el pterigoides, mientras que contacta lateralmente con el palatino. En *Casuarius*, el extremo caudal del vómer coincide con el contacto entre el palatino y el pterigoides, el cual forma una cresta que se continúa rostralmente con la superficie ventral expandida del vómer.

*Apteryx* (Fig. 4.1.2) y los Dinornithiformes (Fig. 4.1.3) son las únicas aves paleognatas en las que parte del extremo rostral del vómer está oculto ventralmente por los procesos maxilopalatinos de los maxilares. El extremo rostral del vómer es simple, sin bifurcarse, al igual que en Lithornithiformes y *Palaeotis* (Mayr, 2014; Bourdon y Lindow, 2015). La parte visible de su extremo más rostral no presenta procesos aliformes que contacten con los procesos maxilopalatinos. En cambio, entre estos procesos existe un pequeño tubérculo en *Apteryx*, mientras que los Dinornithiformes presentan este tubérculo mucho más desarrollando, formando una estructura en forma de escudo que cubre ventralmente el margen medial del maxilar. Caudal a esta estructura, la superficie ventral de este hueso presenta una robusta quilla ventral longitudinal. El cuerpo del vómer se vuelve más ancho hacia su extremo caudal, siendo el más amplio de todas las paleognatas. Sus márgenes laterales se proyectan dorsolateralmente, formando un techo dorsomedial a la fenestra coanal. La quilla ventral se extiende hasta el cuarto más caudal de la fenestra, donde el vómer se divide en dos procesos cortos y subrectangulares. En *Apteryx*, el vómer solo articula con el palatino en vista ventral, con el que se fusiona y forma una quilla ventral semejante a la presente en Tinamidae, Lithornithidae y *Palaeotis* (Mayr, 2014; Bourdon y Lindow, 2015). Los Dinornithiformes no presentan fusión entre el vómer y el palatino (Worthy y Worthy., 2012).

En *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes la fenestra ventromedial se abre

ventralmente, como también ocurre en Tinamidae y Lithornithidae (McDowell, 1948; Silveira y Hofling, 2007, Bourdon y Lindow, 2015). *Struthio* se diferencia de otras ratites en que esta fenestra es notablemente amplia y mediocaudalmente dividida por el extremo rostral del vómer (Fig. 4.1.6). Por otro lado, en Rheidae, Casuariiformes (Fig. 4.1.8, 10, 13) y Tinamidae es angosta y rostrocaudalmente larga. El vómer también forma parte de los lados de la fenestra ventromedial gracias a su extremo rostral bífido.

En *Apteryx*, esta fenestra está ausente dada la gran extensión palatal del premaxilar y del maxilar (Fig. 4.1.2). En algunos géneros de Dinornithiformes, como *Megalapteryx* y *Anomalapteryx* existe una fenestra rostromedial corta y de contorno ovoide, la cual está cerrada caudalmente por el tubérculo ventral del vómer (Worthy y Scofield, 2012).

### **Palatino**

*Struthio* presenta un palatino rostrocaudalmente largo (Fig. 4.1.6), semejante al presente en Tinamidae, con un proceso maxilar muy largo que se proyecta hasta sobrepasar rostralmente al proceso maxilopalatino del maxilar (Pycraft, 1900; McDowell, 1948; Silveira y Hofling, 2007). El palatino articula con la superficie ventral de proceso maxilopalatino. La mitad rostral del proceso maxilar del palatino es dorsoventralmente comprimida. Caudalmente forma el margen lateral de la fenestra coanal. Hacia la mitad de la longitud de la fenestra coanal, existe un pequeño proceso de contorno subtriangular que se proyecta dorsomedialmente. El resto de la superficie ventral es plano y levemente convexo ventralmente. En vista dorsal, una cresta se desarrolla dorsalmente desde el proceso medial y forma el margen dorsomedial del palatino. En vista lateral la cresta aumenta su desarrollo caudalmente formando un ala redondeada. La superficie lateral del palatino es convexa, con una cresta rugosa dorsoventral que se extiende desde el extremo más dorsal de la cresta dorsal hasta el margen ventral del palatino. La superficie medial del palatino presenta una gran fosa, delimitada dorsalmente por la cresta dorsal y ventralmente por una proyección medial de la superficie ventral. El extremo caudal del palatino se

expande poco transversalmente, sobre todo medialmente. Su margen dorsal es el que más se expande medialmente, dejando ver la cavidad medial en vista ventral. El extremo caudal del palatino tiene forma de abanico y contacta con el pterigoides.

Rheidae presenta un palatino rostrocaudalmente corto en comparación con *Struthio* y Tinamidae (Fig. 4.1.8). El proceso maxilar es corto, rasgo relacionado al desarrollo rostrocaudal de los procesos maxilopalatinos del maxilar. El proceso maxilar de *Rhea* es corto, digitiforme, y contacta medialmente al extremo caudal del proceso palatal del maxilar. El palatino es un hueso laminar que se expande transversalmente, sobre todo medialmente. Su superficie ventral es cóncava, y cierra dorsalmente el extremo caudal de la fenestra coanal, donde forma un pequeño proceso subtriangular medial. Su superficie dorsal es convexa dorsalmente y su margen medial es más dorsal que el lateral. El margen caudal del palatino contacta con el proceso caudal del vómer, con el cual se fusiona. El margen caudal del palatino de Rheidae exhibe un pequeño proceso caudal de contorno subtriangular, como ocurre en Tinamidae, Lithornithiformes y *Palaeotis* (Houde y Olson, 1981; Houde y Haubold, 1987; Houde, 1988; Mayr, 2014; Bourdon y Lindow, 2015).

Los Casuariiformes tienen un palatino similar al de Rheidae, siendo rostrocaudalmente largo. *Casuaris* tiene un palatino muy expandido transversalmente (Fig. 4.1.13) casi tanto como ocurre en *Apteryx* (Fig. 4.1.2). El proceso maxilar es digitiforme, se aguza rostralmente y es de contorno subtriangular. Contacta con el margen medial del proceso maxilopalatino del maxilar. La expansión medial del palatino de *Dromaius* (Fig. 4.1.10) es menor que en *Rhea* y *Casuaris* y, por ende, la fosa del palatino es más angosta que en estos taxones. El margen caudal de la fenestra coanal presenta proyecciones irregulares rostrales, como ocurre en *Rhea*, siendo más abundantes en *Casuaris* que en *Dromaius*. El margen lateral del palatino está engrosado ventralmente, formando una cresta baja y ancha. La superficie ventral del palatino es suavemente cóncava, mientras que dorsalmente es convexa. El palatino contacta medialmente con el vómer y caudalmente con el pterigoides, con el cual está fusionado, a diferencia de *Dromaius*, donde existe una muesca entre el palatino y el pterigoides.

En *Apteryx*, el palatino es más robusto que en el resto de las paleognatas (Fig. 4.1.2). Es un hueso muy largo y ancho, con un proceso maxilar de contorno subrectangular que articula con el margen caudal de los procesos maxilopalatinos del maxilar. El proceso maxilar se expande transversalmente hacia su extremo rostral, y su margen medial cubre el vómer ventralmente. De esta manera el palatino continúa la superficie ventral del paladar formada rostralmente por los procesos maxilopalatinos. Caudalmente, y a semejanza de Dinornithiformes (Worthy y Scofield, 2012), el palatino presenta una inclinación transversal en sentido dorsolateral a ventromedial, a diferencia de las otras paleognatas vivientes donde la torsión es dorsomedial a ventrolateral. En vista ventral, el palatino se angosta transversalmente hacia la mitad caudal de la fenestra coanal, y luego se expande medialmente. En vista lateral el palatino emerge ventral al yugal. El palatino contacta rostromedialmente con el vómer, con el cual define la fosa coanal. Caudalmente se fusiona con el pterigoides. El extremo distal del palatino es subtriangular, con su margen lateral recto y el medial oblicuo, siguiendo la línea del proceso caudal del vómer.

Algunos Dinornithiformes, como *Dinornis robustus* (Fig. 4.1.3) y *Megalapteryx didinus* presentan un palatino similar al de *Apteryx*. Su proceso maxilar está fusionado rostralmente con el proceso maxilopalatino del maxilar. El proceso maxilar es oblicuo en sentido dorsolateral a ventromedial, como ocurre en *Apteryx*, por lo que la fenestra coanal se cierra ventralmente, en lugar de expandirse. Caudalmente, el margen dorsal del palatino se expande medialmente y contacta con el vómer, al cual se fusiona. La fosa coanal se forma caudalmente y se desarrolla un suave y redondeado proceso caudal. Caudalmente el extremo caudal del palatino es subtriangular, separado de la fosa coanal por una suave cresta transversal. El proceso caudal contacta al pterigoides medialmente mediante una superficie oblicua, mientras que la superficie lateral es recta o suavemente cóncava.

*Aepyornis* (Fig. 4.1.5) presenta un palatino robusto y semejante en varios aspectos al de *Apteryx*. El proceso maxilar se expande transversalmente hacia su extremo rostral. A diferencia de *Apteryx* y Dinornithiformes, la cresta medial del palatino no cierra la coana ventralmente, asemejándose en este aspecto a las otras paleognatas. La expansión medial

que contacta con el vómer es ancha y subtriangular, con la fosa coanal formando una concavidad sobre su superficie ventral, lateralmente limitado por una cresta bien desarrollada. El proceso caudal es robusto y redondeado.

En *Palaeotis* (Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014) el palatino es un elemento esbelto con un cuerpo que se tuerce de manera que la fenestra coanal se orienta ventralmente. Su extremo caudal se expande suavemente hacia el vómer, con el cual contacta formando una cresta ventral. La fenestra coanal es transversalmente angosta, así como la fosa coanal, la cual es rostrocaudalmente larga. Estos rasgos son compartidos con el palatino de Tinamidae (McDowell, 1948; Silveira y Hofling, 2007; Mayr, 2014). Caudal a la fosa coanal, se desarrolla un corto proceso caudal de contorno subtriangular, similar al presente en *Lithornis* y a algunos Tinamidae (Mayr, 2014; Bourdon y Lindow, 2015).

El palatino contacta el vómer en Tinamidae, Lithornithidae, *Apteryx*, Dinornithiformes y posiblemente en *Palaeotis* formando una cresta ventral que define la fosa coanal caudalmente, mientras que en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes la sutura entre ambos huesos es muy tenue, sin formarse la cresta ventral. *Struthio*, *Rhea*, Casuariiformes, *Apteryx* y Dinornithiformes presentan la fenestra coanal con la parte caudal redondeada y amplia, mientras que Tinamidae, Lithornithidae y *Palaeotis* muestran un extremo caudal más angosto transversalmente.

*Rhea* presenta gran parte de la fenestra coanal cubierta dorsocaudalmente por la expansión rostral del extremo caudal del palatino, la cual forma la fosa coanal (Fig. 4.1.8). Casuariiformes (Fig. 4.1.10, 13) y Dinornithiformes (Fig. 4.1.3) presentan esta superficie bien desarrollada pero más pequeña que en *Rhea*. En *Struthio* esta parte del palatino tiene mayor desarrollo dorsoventral que rostrocaudal, formando una amplia concavidad caudolateral en el palatino (Fig. 4.1.6). *Apteryx* presenta un palatino cuya pared caudal es dorsoventral, recordando a *Struthio*, y la pared caudodorsal de la fosa coanal está formada sobre todo por el vómer.

## Pterigoides

El pterigoides de *Struthio* forma una placa transversalmente ancha (Fig. 4.1.6), similar a la presente en Casuariiformes (Fig. 4.1.10, 13). La superficie de articulación con el cuadrado es dorsoventralmente extensa. En *Struthio* y todas las paleognatas el contacto con el cuadrado ocurre mediante dos superficies articulares independientes: la más rostral contacta el margen ventral del proceso orbital del cuadrado y la más caudal contacta la parte rostral del cóndilo medial del cuadrado. La faceta basipterigoidea se ubica sobre la cara medial del pterigoides, al mismo nivel que la faceta que articula con el proceso orbital del cuadrado. Rostralmente la superficie ventral del pterigoides se expande medialmente, donde forma un amplio proceso semicircular que solapa parcialmente al proceso basipterigoideo correspondiente, como ocurre en Casuariiformes y Dinornithiformes (Fig. 4.1.3, 9, 13). El margen lateral del pterigoides forma una cresta dorsal ancha y fuerte. De esta cresta, cerca del extremo cuadrático del pterigoides, parte una cresta perpendicular que se dirige hacia el margen medial del pterigoides y define una fosa rostral grande y otra caudal más pequeña. Más rostralmente una cresta poco prominente se dirige rostromedialmente sobre la superficie dorsal del proceso rostral del pterigoides. De esta manera se define una fosa dorsal entre estas crestas. El margen rostralateral del pterigoides está fusionado al extremo caudal del palatino. El proceso rostral del pterigoides es subtriangular y penetra la fenestra coanal caudalmente, rodeando el rostro paraesfenoidal. El proceso rostral se proyecta rostródorsalmente.

El pterigoides de *Rhea* es un hueso delgado y subcilíndrico (Fig. 4.1.8), más grácil que en otras aves ratites, recordando al presente en Tinamidae (McDowell, 1948; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009). Su extremo caudal se expande dorsoventralmente y contacta el cuadrado caudalmente y al proceso orbital del cuadrado lateralmente. Su superficie medial presenta una amplia faceta basipterigoidea de contorno ovoidal, justo rostral al margen rostral del proceso orbital del cuadrado. Rostralmente, el cuerpo del pterigoides se afina hasta ser una espina que articula con la superficie dorsal del palatino y más rostralmente

con el vómer. La superficie medial del proceso rostral es cóncava, mientras que la lateral es convexa.

El pterigoides de *Casuarius* (Fig. 4.1.13) es más grácil que el de *Struthio* y más robusto que el de *Rhea* y *Dromaius*. El extremo caudal se expande un poco menos dorsoventralmente que en *Struthio*. La faceta basipterigoidea se desarrolla medial al contacto con el proceso orbital y es más pequeña que en *Struthio*. Rostralmente, el pterigoides se expande medialmente. La superficie dorsal es cóncava y neummatizada, y su margen medial está engrosado. El extremo rostral se aguza rostralmente. El margen lateral del pterigoides está fusionado al palatino, formando una cresta rugosa ventralmente.

*Dromaius* (Fig. 4.1.6) tiene un pterigoides más grácil que el de *Casuarius*. El extremo caudal del pterigoides contacta el cuadrado y se expande más que en *Casuarius*. La faceta basipterigoidea es más caudal que en *Casuarius*, contactando con la faceta que articula con el cuadrado. Rostralmente, el pterigoides se expande medialmente en menor medida que en *Casuarius*, y es sigmoideo en vista ventral, siendo medialmente convexo y lateralmente cóncavo. Su margen lateral no contacta con el palatino como ocurre en *Casuarius* o *Struthio*. Rostralmente el pterigoides contacta con el vómer mediante una articulación interdigitada.

*Apteryx* tiene un pterigoides distinto al presente en otras ratites vivientes (Fig. 4.1.1). El contacto del pterigoides con el proceso orbital del cuadrado es mucho más amplio que en otras paleognatas. La faceta basipterigoidea es muy amplia y ovoidal, definida por un labio ventral. Los procesos basipterigoideos articulan medialmente al mismo nivel el contacto con el proceso orbital del cuadrado. Rostralmente el pterigoides se expande transversalmente, con márgenes subrectos, sin adoptar el perfil sigmoidal presente en otras ratites actuales.

*Dinornis robustus* (Fig. 4.1.2) tiene su extremo caudal expandido y formando una amplia y cóncava superficie articular con el cuadrado. Su superficie lateral contacta ampliamente con el proceso orbital del cuadrado semejante a *Apteryx*. El cuerpo

pterigoideo es subcilíndrico caudal a la faceta basipterigoidea, la que es amplia y se encuentra a mitad del hueso. La superficie medial del pterigoides porta un amplio proceso aliforme medial que cubre ventralmente la parte rostral del proceso basipterigoideo del basiesfenoides como ocurre en *Struthio* y *Casuaris*.

*Megalapteryx didinus* y *Pachyornis australis* presentan un pterigoides más robusto y subcilíndrico, levemente sigmoide con articulaciones basipterigoideas más amplias (Parker, 1895; Worthy y Scofield, 2012). Por otro lado, la articulación caudal con el cuadrado es más angosta que en *Dinornis*. *Anomalopteryx didiformis* en cambio, muestra un pterigoides mucho más esbelto que el de *Dinornis* o *Megalapteryx*, con un ala medial poco desarrollada, sin cubrir ventralmente al proceso basipterigoideo y sin una concavidad entre ésta y la superficie ventral del pterigoides. Asimismo, el extremo caudal que contacta el cuadrado no está tan expandido como en otras Dinornithiformes.

En *Apteryx* y Dinornithiformes el extremo rostral del pterigoides se fusiona al extremo caudal de los procesos maxilopalatinos, formando un puente óseo rostrocaudal (Fig. 4.1.1). Los palatinos se encuentran rostromedialmente con este puente, al que se fusionan. La superficie ventral del pterigoides es suavemente cóncava y entre ésta y el proceso medial del palatino se forma una profunda cavidad medial (Bourdon et al., 2009; Worthy y Scofield, 2012).

### **Cuadrado**

El cuadrado de *Struthio*, *Rhea* (Fig. 4.1.15K-V) y Casuariiformes presenta sus capítulos ótico y escamoso muy separados entre sí por una amplia aunque poco profunda incisura intercapitular. Tanto es así que su superficie articular funciona como una sola y la cótila cuadrática en el neurocráneo es una concavidad simple y de aspecto baciliforme (Mayr y Zelenkov, 2021). El capítulo ótico se proyecta medialmente como un proceso subtriangular en vista caudal, con su extremo medial levemente curvado ventralmente. Su

extremo medial está engrosado. El capítulo escamoso es más pequeño y su superficie lateral apenas sobresale del cuerpo del cuadrado. Rheidae y Casuariiformes presentan una pequeña fosa neumática subcircular en su superficie caudal, justo distal a los capítulos proximales.

El cuerpo del cuadrado es robusto y columnar. En *Struthio* este se orienta dorsoventralmente respecto al eje del cráneo (Fig. 4.1.4), mientras que en el resto de las paleognatas es oblicuo, con su extremo distal más rostral que el proximal (Fig. 4.1.1-2, 5-7).

El cuerpo del cuadrado presenta su margen rostral oblicuo, expandiéndose rostralmente hacia el proceso orbital, mientras que el margen caudal es recto en *Struthio*, y cóncavo en las ratites restantes. Sus márgenes lateral y medial son subparalelos y levemente cóncavos (Fig. 4.1.15). En Rheidae, el cuerpo del cuadrado es columnar y carece de crestas bien definidas (Fig. 4.1.15). Los Casuariiformes presentan una fuerte cresta en la superficie medial del cuerpo del cuadrado que se extiende desde el extremo proximal hasta el margen rostral del cóndilo medial. La superficie lateral presenta una cresta lateral que contacta con el proceso escamosal en casi toda su longitud. El cuadrado de Rheidae y Casuariiformes se expande rostrocaudalmente hacia su extremo ventral, con el margen rostral dirigiéndose hacia el proceso orbital y el margen caudal hacia el cóndilo caudal.

El proceso orbital se proyecta dorsomedialmente formando una suave curva (Fig. 4.1.15). En vista lateral es subcuadrangular. Sus márgenes dorsal y ventral se expanden dorsoventralmente hacia su extremo rostral, el cual está engrosado transversalmente. La superficie lateral del proceso orbital es levemente convexa y la medial es cóncava. Su margen rostral es fuertemente cóncavo en su mitad ventral, mientras que es subtriangular en su mitad dorsal. El proceso orbital se proyecta dorsomedialmente.

En las paleognatas, el contacto entre el cuadrado y el pterigoides ocurre mediante dos articulaciones independientes: una ubicada en el margen ventral de la cara medial del proceso orbital, que es aplanada y de contorno ovoidal, y una segunda sobre la cara rostromedial del cóndilo medial. Este último contacto puede darse a través un cóndilo

pterigoideo bien desarrollado, como ocurre en Apterygiformes y Dinornithiformes (Fig. 4.1.15), Tinamidae y Lithornithidae; o mediante una faceta articular amplia y cóncava como ocurre en *Struthio*, Rheidae (Fig. 4.1.15) y Casuariiformes. Esta faceta es amplia y de contorno semilunar y se extiende hasta casi el margen distal del cóndilo medial, siendo más extensa en *Struthio* que en Rheidae o Casuariiformes. Una cresta horizontal divide la faceta pterigoidea en una mitad dorsal y otra ventral. El margen ventral es subhorizontal. Por otro lado, el cóndilo pterigoideo presente en *Apteryx* y Tinamidae es un proceso corto y mamilar, mientras que es más alto y robusto en Dinornithiformes (Fig. 4.1.15).

En el extremo mandibular del cuadrado, el cóndilo medial es el de mayor desarrollo y el que se proyecta más ventral y rostrocaudalmente. Es globoso y en vista distal es de contorno ovoidal con su eje mayor orientado transversalmente. El cóndilo lateral es más pequeño que el medial. En *Struthio* tiene la mitad de tamaño en relación al medial, y en vista ventral se aprecia su contorno ovoide y su orientación oblicua, con su extremo caudal orientado medialmente (Fig. 4.1.4, 9K-P). En Rheidae (Fig. 4.1.5, 9Q-V) y Casuariiformes (Fig. 4.1.6-7) el cóndilo lateral es un tercio del tamaño del medial, su contorno es subcircular en vista ventral. La superficie articular del cóndilo lateral es convexa. Sobre la superficie lateral del cóndilo lateral está la cótila cuadradoyugal, que es una cavidad subcircular. En vista caudal, el contorno del cóndilo lateral es subcuadrangular y robusto en *Struthio* y Casuariiformes, mientras que en Rheidae es subtriangular y más grácil.

En vista lateral, el cóndilo caudal se ubica al mismo nivel que el cóndilo lateral. En *Struthio* está menos desarrollado que en otras ratites (Fig. 4.1.4, 9K-P), y no se proyecta caudalmente. Su superficie articular es cóncava y de contorno ovoide con su eje mayor orientado transversalmente. Por otro lado, en Rheidae (Fig. Fig. 4.1.5, 9Q-V) y Casuariiformes (Fig. 4.1.6-7) el cóndilo caudal es más grande, se proyecta caudalmente, y se ubica dorsalmente al cóndilo lateral. El margen dorsal del cóndilo caudal está delimitado por una fuerte cresta de orientación subhorizontal. Rostral al cóndilo caudal y entre los cóndilos medial y lateral se observa una profunda incisura intercondilar. En vista caudal, el espacio entre los cóndilos medial y lateral es de orientación oblicua.

Sobre la superficie caudal del cuadrado se desarrolla la cresta submeática, que es paralela al margen definido entre el cóndilo lateral y el caudal. En *Struthio* está menos desarrollada que en otras ratites, sin proyectarse caudalmente (Fig. 4.1.4, 9K-P). En *Rhea* y Casuariiformes, esta se proyecta caudalmente formando un proceso caudal (Fig. 4.1.5-7, 9Q-V).

Rostral al cóndilo caudal y entre los cóndilos medial y lateral hay una profunda incisura intercondilar semicircular que es profundamente cóncava, con sus paredes formando un ángulo de 90° aproximadamente en *Struthio* y Tinamidae, mientras que en Rheidae y Casuariiformes es oblicua.

El cuadrado de Apterygiformes (*Apteryx* y *Proapteryx*) (Worthy et al., 2013) y Dinornithiformes (Fig. 4.1.15) presenta rasgos que los distinguen de las ratites restantes: la incisura intercapitular es amplia y bien desarrollada. El extremo proximal se expande más transversalmente que en las otras paleognatas, con su capítulo ótico proyectado medialmente y el escamoso proyectado lateralmente. Ambos procesos son subcuadrangulares en vista caudal. El capítulo ótico se proyecta más proximalmente que el escamoso. Es subrectangular y su superficie articular se expande rostrocaudalmente respecto al cuerpo del cuadrado. El capítulo escamoso es subtrapezoidal y presenta un tubérculo subcapitular bien desarrollado y subrectangular lateromedialmente.

En Dinornithiformes los capítulos escamoso y ótico están bien separados y son bien divergentes, más que en *Struthio* y *Rhea* pero menos que en *Apteryx*. En vista proximal el extremo proximal es de contorno subrectangular, con el capítulo escamoso levemente más rostral que el ótico. El contorno de ambos capítulos es subtriangular cuando se los observa caudalmente.

En Apterygiformes, el cuerpo del cuadrado es columnar con una fuerte cresta medial que se extiende entre el capítulo ótico y el proceso pterigoideo (Fig. 4.1.15). En vista lateral el cuadrado se orienta oblicuamente, con su extremo distal más rostral que el proximal, pero menos que en *Rhea* y Casuariiformes.

En Dinornithiformes el cuerpo del cuadrado presenta una fosa neumática en su superficie caudal, cerca de la superficie articular proximal (Fig. 4.1.15). Distalmente, en la superficie caudal, existe una fosa pequeña ubicada en medio del cuerpo del hueso. La cresta lateral es robusta y se extiende desde el capítulo escamoso hasta el cóndilo caudal. En la superficie medial del cuadrado hay una gran fosa neumática de contorno subcircular delimitada rostralmente y caudalmente por fuertes crestas.

En *Apteryx*, el proceso orbital se proyecta enormemente en comparación con otras ratites, siendo un proceso digitiforme, curvado dorsalmente (Fig. 4.1.1, 9A-D). Este proceso es proporcionalmente más esbelto y desarrollado que en cualquier otra paleognata, constituyendo un rasgo único de este taxón. La faceta pterigoidea del proceso orbital se proyecta levemente bajo el margen ventral del proceso orbital, formando un suave proceso convexo que puede observarse en vista lateral. Además de esta superficie, el pterigoideo articula con un cóndilo pterigoideo bien desarrollado, como ocurre en Tinamidae y Dinornithiformes. Este es subcónico y se proyecta rostralmente. En Apterygiformes y Dinornithiformes hay una profunda superficie cóncava entre el cóndilo pterigoideo y el proceso orbital.

En las aves ratites, el cóndilo medial es el de mayor desarrollo en el extremo distal del cuadrado, y el que se proyecta más rostroventralmente. En vista distal presenta una forma levemente arriñonada, con una concavidad rostral. En vista caudal, el margen ventral del cóndilo medial es subtriangular, con una cresta dividiendo ambas mitades de la superficie articular, como ocurre en *Rhea*.

En Apterygiformes y Dinornithiformes, la cótila del cuadradoyugal es una cavidad subcircular y amplia con un amplio labio rostral que se proyecta rostroventralmente y cubre parcialmente el margen distal del cóndilo lateral en vista lateral (Fig. 4.1.15). El cóndilo lateral es un poco más pequeño que el medial, mostrando una menor reducción que en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes (Fig. 4.1.4-7, 9K-V). Su superficie articular confluye con la del cóndilo caudal, formando una superficie semilunar amplia, rostralmente cóncava.

En vista caudal, el cóndilo lateral de Apterygiformes es de contorno subrectangular, mientras que es subtriangular en Dinornithiformes. En ambos clados este cóndilo se proyecta escasamente en sentido ventral. En Dinornithiformes, el cóndilo lateral posee una proyección caudal muy desarrollada ventralmente cóncava, con su superficie articular es más dorsal que las de los cóndilos lateral y medial.

En Apterygiformes y Dinornithiformes, el cóndilo caudal es más grande que el lateral y se proyecta ventralmente, y es visible incluso en vista rostral (Fig. 4.1.15). En estas aves se proyecta caudalmente, pero menos que en *Rhea* y Casuariiformes. Rostral al cóndilo caudal y entre los cóndilos medial y lateral existe una incisura intercondilar que se extiende caudalmente al cóndilo medial. En vista rostral, los cóndilos forman un ángulo cercano a los 90° entre los cóndilos mandibulares como ocurre con *Struthio* y Tinamidae.

### **Mandíbula**

Las ramas mandibulares de las ratites forman un ángulo que varía en los diferentes taxones. En *Struthio* y *Dromaius* forman un ángulo aproximado de 45° (Fig. 4.1.6, 10), en *Aepyornis* es de 35° (Monnier, 1913) (Fig. 4.1.5), en *Rhea* de 30° (Fig. 4.1.8), *Palaeotis* de 25° aproximadamente (Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014), y en *Casuarius* de 20° (Fig. 4.1.13). En este último las ramas son de contorno sigmoideo en vista dorsal, con un fuerte arqueamiento lateral rostralmente a la superficie articular mandibular, lo que resulta en que ésta se proyecte caudomedialmente. *Dromaius* no presenta el perfil sigmoidal, y su extremo caudal está más proyectado caudomedialmente que en las ratites no Casuariiformes. La mandíbula de *Apteryx* es angosta a lo largo de su larga región sinfisial, pero caudal a esta, las ramas mandibulares se abren en un ángulo de 40° aproximadamente (Owen, 1879) (Fig. 4.1.1-2). En Dinornithiformes, las ramas mandibulares se abren en diferentes ángulos según el género: *Dinornis* (Fig. 4.1.3-4) y *Emeus* presentan un ángulo cercano a los 45°, *Pachyornis* y *Anomalopteryx* presentan una mandíbula un poco más angosta y *Euryapteryx*

presenta márgenes laterales subparalelos (Owen, 1879; Parker, 1895; Worthy y Scofield, 2012).

Los dentarios son gráciles y con su extremo rostral poco curvado ventralmente en comparación con Tinamidae. El extremo sinfisial está perforado por abundantes forámenes neurovasculares dorsal y ventralmente. El extremo sinfisial de *Struthio* es más rostrocaudalmente más corto que en el resto de las ratites. El extremo sinfisial en las ratites presenta un par de surcos subparalelos al eje longitudinal de la sínfisis. Entre estos surcos se define una superficie ventral ventralmente prominente. Esta superficie ventral es muy ancha en *Struthio* y *Dinornis*, mientras que en Casuariiformes, *Apteryx* y Tinamidae es angosta.

En *Apteryx*, los dentarios son muy largos en comparación con otras ratites. La superficie sinfisial es muy extensa rostrocaudalmente, ocupando la mitad rostral de la mandíbula (Fig. 4.1.1-2). Esta superficie es muy angosta y aplanada dorsalmente. Los surcos laterales del dentario de *Apteryx* definen una prominencia ventral ancha y baja.

Los dentarios de los Dinornithiformes son dorsoventralmente altos en comparación con otras paleognatas (Fig. 4.1.4). El extremo rostral de la mandíbula se curva ventralmente, sobre todo en *Dinornis*. Su sínfisis es rostrocaudalmente extensa, aunque menos que en *Apteryx*. La plataforma entre los surcos laterales del dentario es amplia y prominente. En *Anomalopteryx* esta superficie ventral presenta un surco medio y sus lados se proyectan caudalmente como dos pequeños procesos.

Caudalmente, los dentarios son transversalmente comprimidos. La superficie lateral del dentario presenta un surco longitudinal. En *Struthio* y Dinornithiformes, este surco se desarrolla en la mitad caudal del dentario (Fig. 4.1.4, 7), mientras que en Rheidae, Casuariiformes y *Apteryx*, lo recorre en su totalidad (Fig. 4.1.1, 9, 11-12). El extremo caudal del dentario presenta tres procesos lanceolados que se proyectan caudalmente hasta el nivel del ángulo mandibular. Estos son más gráciles en *Apteryx* que en otras ratites. Dorsalmente, hay dos procesos, uno lateral y otro medial, que articulan con el extremo

rostral del surangular, mientras que el tercer proceso es de posición ventrolateral. El proceso dorsal de la cara medial forma el margen dorsal de la fosa aditus. El ángulo mandibular de las ratites es muy tenue en comparación con Tinamidae (Silveira y Hofling, 2007).

El esplenial es un hueso rostrocaudalmente elongado y transversalmente comprimido y laminar (Fig. 4.1.1-13). Se extiende sobre la superficie medial de la mandíbula, su mitad caudal es fusiforme, y rostralmente se proyecta como una espina que alcanza la región sinfisial de la mandíbula. Forma gran parte de la superficie medial de la rama mandibular y el margen ventral de la fosa aditus. Cubre medialmente el proceso rostral del angular y se extiende caudalmente hasta la mitad de la fosa aditus.

La fosa aditus está en la cara medial de cada rama mandibular; su margen dorsal está formado por el dentario y el ventral por el angular y el esplenial. En *Struthio* esta fosa es de contorno subtriangular, con su extremo rostral formando una ranura. El extremo rostral del angular está entre el esplenial y el proceso ventral del dentario y se observa a través de la fenestra mandibular.

En *Struthio* y Aepyornithiformes (Monnier, 1913), la fenestra mandibular es dorsoventralmente muy baja (Fig. 4.1.5. 7), mientras que en *Rhea* y Dinornithiformes es más amplia y de contorno ovoide (Fig. 4.1.4, 9). Caudalmente, el angular se fusiona con el surangular.

La fosa aditus de *Rhea* y Casuariiformes es ovoidal, muy amplia y profunda. Su extremo rostral penetra entre el esplenial y el angular+surangular. En *Rhea*, el extremo rostral del angular se fusiona al extremo rostral del surangular y cierran entre sí una fenestra mandibular amplia y ovoidal (Fig. 4.1.9). La fosa aditus de Dinornithiformes es una ranura longitudinal.

En *Apteryx* y Dinornithiformes, el surangular presenta un proceso coronoides subtriangular proyectado dorsalmente sobre la cresta tomial (Fig. 4.1.1, 4). Caudal a este

proceso la mandíbula es más baja. En Dinornithiformes, el margen dorsal de la mandíbula define una concavidad rostral al proceso coronoides. El ángulo mandibular es convexo y más amplio que en otras paleognatas (Fig. 4.1.4).

La región articular de la mandíbula de las paleognatas es diferente a la presente en Neognathae: la fosa articular cuadrática cuenta únicamente con los cótilos medial y caudal, mientras que el cóndilo lateral del cuadrado articula con una superficie muy pequeña situada sobre el margen lateral de la fosa articular de la mandíbula. El cótilo medial es el más amplio y profundo, y ocupa la mayor parte de la superficie articular de la mandíbula. Es de contorno ovoidal y es más profundo medialmente. Su parte caudal es de posición más dorsal y es de contorno semilunar, y recibe el cóndilo caudal del cuadrado. El cótilo caudal está limitado caudalmente por la cresta transversa. El tubérculo intercotilar es una proyección dorsal de posición rostrolateral a la fosa articular cuadrática, que se aloja en la incisura intercondilar del cuadrado. El cótilo lateral es mucho más pequeño que el medial. Su superficie articular es baciliforme y se ubica sobre la cresta que delimita el margen lateral tanto de la fosa articular cuadrática como de la mandíbula. Por ende, su superficie articular es más dorsal que la del cótilo medial. En *Apteryx*, Dinornithiformes y Aepyornithiformes, el cótilo lateral es un poco mayor en comparación con el de otras ratites, pese a que sigue siendo mucho menor que el cótilo medial (Fig. 4.1.1, 3, 5).

El proceso medial de la región articular de la mandíbula se proyecta medialmente, sobre todo en Dinornithiformes (Fig. 4.1.3). Es de contorno subtriangular, con un tubérculo redondeado en su superficie dorsal, el cual presenta un amplio foramen neumático. Su superficie medial presenta una cresta subvertical robusta que se proyecta ventralmente formando un ala medial hacia su extremo ventral. En *Apteryx*, el margen medial del proceso medial es cóncavo (Fig. 4.1.1). Una cresta robusta y prominente se extiende desde el proceso medial, hacia la superficie caudomedial de la mandíbula. Es muy prominente caudalmente, y sobrepasa en extensión caudal al proceso retroarticular. En *Apteryx* y Dinornithiformes, se observa en vista ventral que una cresta suave une a la cresta del

proceso medial con el proceso retroarticular, lo que define una superficie suavemente cóncava entre ellos que corresponde a la fosa caudal (Fig. 4.1.1-3).

La cresta transversa es caudalmente convexa en todas las ratites a excepción de *Apteryx* y forma el límite rostral de la fosa caudal. Esta fosa es profunda y se ubica medialmente al proceso retroarticular. En vista caudal es subtrapezoidal.

En las ratites el proceso retroarticular está muy desarrollado, siendo una quilla caudal transversalmente comprimida, especialmente en *Struthio* (Fig. 4.1.6-7). Su margen caudal forma una cresta que se continúa sobre la superficie ventral del extremo caudal de la mandíbula. Los márgenes caudal y ventral del proceso retroarticular son redondeados. La cresta ventral del proceso retroarticular le otorga un contorno convexo al extremo caudal de la mandíbula. En la mayoría de las ratites, el proceso retroarticular se proyecta desde la sección media de la región articular, a diferencia de *Apteryx* (Fig. 4.1.1-2) y Tinamidae, donde es continuo con el margen lateral.

En Aepyornithiformes, el proceso retroarticular es poco prominente caudalmente, y se extiende desde el margen lateral de la mandíbula (Fig. 4.1.5), como en *Apteryx* y Tinamidae.

El proceso retroarticular de *Apteryx* es rostrocaudalmente corto, y se proyecta caudalmente menos que la cresta del proceso medial (Fig. 4.1.1-2). El proceso retroarticular está dividido en dos lóbulos: uno de contorno subtriangular que se proyecta dorsocaudalmente y otro que se encuentra en la mitad ventral del extremo caudal de la mandíbula. Este último es redondeado en vista lateral y se extiende ventralmente, formando el margen ventral del extremo caudal de la mandíbula. En Dinornithiformes, la superficie caudal del cótilo caudal se proyecta caudalmente y carece de la proyección ventral presente en otras paleognatas (Fig. 4.1.3-4).

La mandíbula de *Palaeotis* sólo se observa en vista ventral (Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014). El dentario es comprimido transversalmente y se observa su proceso

caudoventral de posición lateral al angular. La fosa aditus es amplia y profunda. El angular se fusiona caudalmente al surangular y el articular. En el extremo caudal de la mandíbula, el proceso medial es de contorno subtriangular, y se proyecta medialmente. Su margen medial exhibe una cresta muy fuerte que se extiende por la superficie ventral de la mandíbula y se dirige hacia el proceso retroarticular, como ocurre en *Apteryx*, Dinornithiformes y Lithornithidae. El proceso retroarticular se proyecta caudalmente y se curva suavemente en sentido medial. La fosa caudal es muy profunda. Sobre la base de la información publicada (Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014) no parece poseer una proyección ventral de la superficie ventral del extremo caudal de la mandíbula, a diferencia de *Struthio*, *Rhea*, Casuariiformes y *Apteryx*.

## **2. OSTEOLOGÍA COMPARADA DEL ESTERNÓN, ESCAPULOCORACOIDES Y MIEMBRO ANTERIOR DE LAS AVES RATITES**

Entre las características más notables de las aves ratites están aquellas relacionadas a un esternón sin quilla y con forma de escudo (e.g. Merrem, 1813; Mivart, 1874; 1877; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009), la fusión de los elementos de la cintura pectoral en un escapulocoracoides (Lowe, 1928), la pérdida de la fúrcula, y la reducción de su miembro anterior y sus elementos (e.g. Pycraft, 1900; De Beer, 1956; Cracraft, 1973).

### **Esternón**

El esternón de las aves ratites es un hueso amplio con forma de escudo y que carece de la quilla presente en aves voladoras como Lithornithiformes, Tinamidae y Neognathae (Mivart, 1874; 1877; Pycraft, 1900; Cracraft, 1974; Houde, 1988). En *Apteryx*, Dinornithiformes y Aepyornithiformes, la superficie ventral del esternón es relativamente plana (Owen, 1879; Monnier, 1913; Lamberton, 1934), mientras que dentro de Struthionioidea, la superficie ventral del esternón es muy convexa, y presenta una superficie

central ventralmente prominente y rugosa, que está más desarrollada en *Struthio* y *Rhea* que en Casuariiformes (Fig. 4.2.2). En *Casuaris*, el esternón es muy robusto y es el mayor craneocaudalmente en comparación con otras ratites. Esto contrasta notablemente con el esternón de *Dromaius*, el cual es muy delicado y pequeño.

En Struthionioidea, el margen craneal es convexo, con una pequeña región cóncava entre las facetas coracoideas. Esta concavidad es más amplia en *Rhea* y *Dromaius* que en *Struthio* y *Casuaris* (Mivart, 1877) (Fig. 4.2.2). En *Apteryx* y Aepyornithiformes, el margen craneal del esternón presenta una gran escotadura en su línea media que resulta en que las facetas coracoides están muy distanciadas entre sí (Mivart, 1877; Monnier, 1913; Lamberton, 1934, McGowan, 1982) (Fig. 4.2.1). En Dinornithiformes el margen craneal del esternón es recto y forma una cresta dorsal transversal (Owen, 1879).

En *Apteryx* y Aepyornithiformes, los procesos craniolaterales son dorsoventralmente planos y se expanden craneolateralmente como alas subtriangulares. Su superficie ventral es parte de la faceta coracoidea. Estas facetas están definidas ventralmente por un labio externo lateromedialmente corto, y que se proyecta lateralmente como un ala redondeada. En Dinornithiformes las facetas coracoideas son muy pequeñas y laterales a los procesos craniolaterales, los que están un poco más desarrollados que en *Apteryx* y Aepyornithiformes (Fig. 4.2.1). En *Struthio*, *Rhea* y Casuariiformes, las facetas coracoideas son amplias y se exponen craneoventralmente. Las facetas coracoideas se extienden desde el punto medio de la superficie craneal, hasta el nivel del margen caudal de la base de los procesos craniolaterales. El labio ventral de la faceta coracoidea es cranealmente convexo en vista ventral (Fig. 4.2.2).

En Casuariiformes, la superficie craneal del esternón es más amplia y alta que en *Struthio* y *Rhea*. En Casuariiformes, el margen medioventral de las superficies de articulación coracoidea está definido por un labio externo bien desarrollado que forma una estructura ventralmente prominente y proyectada cranealmente, siendo más craneal que los labios internos. En vista ventral esta proyección es subtrapezoidal, siendo más angosta

transversalmente hacia su extremo craneal. Su margen craneal es bilobulado, con una incisura medial redondeada a partir de la cual se proyecta distalmente la línea ventral del esternón. *Casuarius* es la única ratite en presentar un gran foramen subcircular que perfora el esternón entre ambas facetas coracoideas (Fig. 4.2.2).

Los procesos craniolaterales de *Struthio* son robustos, subtriangulares y se curvan craneodorsalmente (Fig. 4.2.2). En *Rhea*, los procesos craniolaterales son digitiformes y levemente curvados medialmente. Su superficie externa es convexa y la interna es cóncava, de modo que son subtriangulares en sección. Su superficie lateral presenta la primera incisura intercostal en su base. En *Dromaius*, los procesos craniolaterales se distinguen por presentar un proceso dorsal digitiformes sobre su superficie dorsal, el cual es subtriangular, afinándose dorsalmente. El margen dorsal de este proceso se extiende caudalmente, formando una eminencia aliforme y subtriangular, muy comprimida transversalmente. La superficie caudal de este proceso dorsal es cóncava ventralmente y se vuelve afilada donde se encuentra la eminencia caudal dorsal (Fig. 4.2.2).

La región de articulación con las costillas es ovoidal en vista lateral y dorsoventralmente alta. En *Struthio* y *Casuarius* hay 6 incisuras intercostales y 5 procesos costales; en *Rhea* y *Dromaius* hay 4 incisuras intercostales y 3 procesos costales; en *Apteryx* y *Emeus* hay 3 incisuras intercostales y 4 procesos costales. En la mayoría de las ratites, los procesos costales se proyectan poco lateralmente, y son oblicuos de modo craneomedial a caudoventral y, en consecuencia, la orientación de las incisuras intercostales es la misma (Fig. 4.2.1-2). Por otro lado, en *Apteryx*, los procesos costales se orientan de forma dorsoventral. En *Struthio* y *Apteryx*, la región articular de las costillas se expande lateralmente. En *Rhea*, en vista craneal se aprecia que los dos procesos intercostales más caudales se proyectan ventralmente. En Casuariiformes, las incisuras intercostales son un poco más amplias que en *Rhea*, y en vista craneal se observa que la región articular de las costillas se proyecta más lateralmente hacia su porción caudal (Fig. 4.2.2).

El esternón de *Apteryx*, Dinornithiformes, *Aepyornis* y *Struthio* presenta un par de trabéculas caudolaterales muy desarrolladas, ausentes en Rheidae y Casuariiformes (Mivart, 1874; 1877) (Fig. 4.2.1-2). Las trabéculas se proyectan caudalmente y son dorsoventralmente planas con márgenes medial y lateral subparalelos. En *Struthio*, las trabéculas se expanden medialmente en forma de abanico en su extremo distal. Los márgenes laterales del extremo caudal del esternón son convexos en *Struthio* y Casuariiformes, mientras que son suavemente cóncavos en *Rhea*, lo que le da un aspecto más angosto. El margen caudal es bilobulado en *Struthio* y *Rhea*, mientras que es subtriangular en Casuariiformes.

La superficie interna del esternón es cóncava y presenta un amplio y profundo surco medial. En *Struthio* y *Rhea*, la superficie externa es muy convexa y exhibe una robusta proyección ventral, más desarrollada en la mitad caudal del esternón, donde es más ancha. Su superficie ventral es plana y muestra un suave y amplio surco.

En *Apteryx*, la superficie interna del esternón es suavemente cóncava, y no presenta surco medial (Fig. 4.2.1). La superficie ventral del esternón es convexa, mostrando una suave cresta media, sobre todo en su mitad craneal. Otras crestas suaves van desde la parte craneal de la cresta media a los labios ventrales. En Dinornithiformes la superficie interna del esternón es muy cóncava, sobre todo cranealmente, donde presenta fosas craneolaterales con numerosos forámenes neumáticos (Owen 1879) (Fig. 4.2.1).

El extremo caudal del esternón de *Apteryx* y Dinornithiformes forma una trabécula mediana subtriangular y caudalmente redondeada, que no supera caudalmente a las trabéculas caudolaterales (Fig. 4.2.1). Entre cada trabécula y la expansión caudal del esternón se define una amplia, profunda y redondeada concavidad. En Aepyornithiformes, *Struthio*, *Rhea* y Casuariiformes, el extremo caudal del esternón es redondeado (Fig. 4.2.1).

### **“Furcula”**

*Dromaius* se destaca entre las ratites vivientes por la presencia de osificaciones a las que Fürbringer (1888) llama “clavículas” (Fig. 4.2.4E). Sin embargo, estas osificaciones contactan sobre el margen dorsal del proceso procoracoideo, y no se desarrollan sobre el lugar donde contacta la fúrcula en otras aves (proceso acrocoracoideo), por lo que su homología con este hueso dista de ser clara (Mayr, 2014). La “clavícula” es un hueso elongado y de cuerpo curvo, con forma de media luna en vista lateral. Es dorsalmente convexo y ventralmente cóncavo. En su extremo medial, muestra una suave expansión dorsoventral, a modo de lóbulo. En vista dorsal, la “clavícula” es fusiforme. Peters (1988) señala que *Palaeotis* conserva un elemento que puede corresponder a la “clavícula”, el cual presenta una morfología semejante a la “clavícula” presente en *Dromaius* (ver también Mayr, 2014).

### **Escápulocoracoides**

Las ratites comparten la presencia de una escápula y coracoides fusionados en un único elemento llamado escápulocoracoides (Fig. 4.2.2), el cual está presente incluso en *Palaeotis*, una de las ratites más antiguas conocidas (Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014). Este rasgo diferencia a Ratitae de Tinamidae y Lithornithiformes, los que presentan una cintura pectoral sin elementos fusionados y una fúrcula bien desarrollada.

En *Struthio*, el escapulocoracoides es más robusto que en otras ratites (Fig. 4.2.4). La hoja escapular es elongada y se proyecta dorsalmente. La hoja escapular es ovoide en sección, volviéndose paulatinamente laminar hacia su extremo distal. Esto difiere del resto de las ratites donde la hoja escapular es laminar en la mayor parte de su extensión. La hoja escapular de *Struthio* y Casuariiformes es recta con hasta su tercio más distal donde se curva caudalmente (Maxwell y Larsson, 2007) (Fig. 4.2.3-6), mientras que en Rheidae, la curvatura se da más proximalmente (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.7) y en *Apteryx* (Fig. 4.2.8) y Aepyornithiformes (Parker, 1892; Monnier, 1913; McGowan, 1982) la escápula se curva en la mitad de su extensión. La escápula de *Dromaius* es sigmoidea: este elemento es

lateralmente convexo en la mayor parte de su longitud. Sin embargo, en su extremo distal, en el mismo punto donde se da la máxima compresión transversal, la lámina se vuelve cóncava lateralmente.

Los márgenes craneal y caudal de la lámina escapular en las ratites son paralelos a lo largo de su mitad proximal, pero el hueso se expande distalmente levemente en el punto en que se da la mayor curvatura de la hoja escapular. El margen medial de la escápula es redondeado, mientras que el ventral es afilado en su mitad distal en todas las ratites salvo en *Apteryx*, donde esta relación es inversa. La superficie medial de la hoja escapular es suavemente cóncava, mientras que la lateral es convexa.

La parte proximal del margen ventral es transversalmente ancha y presenta un par de crestas muy próximas entre sí que corresponden al área de anclaje del *m. serratus superficialis pars caudalis*: una de estas crestas es continúa con el margen ventral, y la otra cresta se orienta proximomedialmente. En *Struthio* y *Casuaris* estas crestas son muy bajas y presentan una serie de pequeños tubérculos muy tenues (Fig. 4.2.3-6), más desarrollados en *Rhea* (Fig. 4.2.7). En *Struthio* ambas crestas están separadas por un surco profundo. En *Apteryx*, un suave surco en el margen caudal de la hoja representa el anclaje del *m. serratus superficialis pars caudalis* (Fig. 4.2.8) (McGowan, 1982).

El extremo proximal de la parte escapular del escápulocoracoides es más robusto que la hoja escapular, la cual está fuertemente expandida craneocaudalmente. La superficie lateral de la hoja escapular es plana en su parte distal y más convexa en su mitad proximal.

El proceso procoracoideo es una proyección ósea laminar que se desarrolla en el margen medial del escápulocoracoides de las ratites (Fürbringer, 1888; Cracraft, 1974; LoCoco et al., 2022). En *Struthio* está muy bien desarrollado, proyectándose craneoventralmente como un gran proceso de contorno subrectangular (Mayr, 2014). Este se extiende ventralmente y su extremo ventral se fusiona al ángulo medial del coracoides (Fig. 4.2.5). Su parte ventral presenta una superficie cóncava craneal en su cara lateral, mientras que la dorsal es convexa. El margen caudal del proceso procoracoideo presenta

una cresta afilada que define su margen caudolateral. El proceso procoracoideo presenta un margen ventral redondeado y convexo. El extremo ventral del proceso procoracoideo contacta el ángulo medial del coracoides y define un gran foramen con forma de gota invertida.

En *Casuarius*, el proceso procoracoideo está más desarrollado que en *Rhea* y *Dromaius* (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014), proyectándose medialmente como un ala subtriangular y redondeada en vista craneal (Fig. 4.2.6). Forma una amplia lámina que se extiende hasta el ángulo medial del coracoides, con el cual se fusiona y delimita un foramen, una condición que recuerda a *Struthio*, pero sin mostrar la proyección ventral del proceso procoracoideo presente en este taxón. El margen dorsal del proceso procoracoideo es robusto y redondeado, formando una cresta gruesa sobre la superficie craneal. Ventral a esta cresta, la superficie craneal es fuertemente cóncava, formando el surco por donde pasa el *m. supracoracoideum*. El proceso procoracoideo presenta 3 forámenes de contorno subcircular. El margen ventral del proceso procoracoideo es afilado y convexo en vista craneal.

En *Rhea* y *Dromaius* el proceso procoracoideo se proyecta ventralmente como una eminencia aliforme y ovoide en vista craneal (Maxwell y Larsson, 2007; Lo Coco et al., 2022). Este proceso no alcanza la extensión ventral presente en *Struthio* y *Casuarius*. Su sección tiene forma de gota invertida, con su margen ventral en forma de quilla (Fig. 4.2.4, 7). En vista craneal, el proceso procoracoideo se curva medialmente, con la superficie lateral convexa. En *Dromaius*, la superficie dorsal del proceso procoracoideo presenta una faceta plana para la "clavícula" (Fürbringer, 1888).

El proceso procoracoideo de *Apteryx* (Parker, 1892; McGowan, 1982; Mayr, 2014) y Aepyornithiformes (Monnier, 1913) está muy reducido, y está representado por una saliencia de contorno subrectangular que apenas se proyecta del cuerpo del escapulocoracoides, en vista craneal se observa que el margen craneal del mismo es robusto transversalmente y se curva lateralmente (Fig. 4.2.8).

En *Struthio* y *Rhea*, el acromion está muy desarrollado (Fig. 4.2.5, 7) y es especialmente robusto en *Struthio* (Mayr, 2014). En este taxón dicho proceso se proyecta caudolateralmente como un tubérculo de aspecto reniforme, mientras que en *Rhea* es de contorno subcircular y se proyecta lateralmente (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.7). La superficie craneal de este proceso es plana, mientras que la caudal es cóncava, de modo que el acromion se inclina levemente hacia el surco supracoracoideo (Lo Coco et al., 2022). En *Struthio* hay una línea intermuscular que se extiende desde el margen ventral del acromion hasta el margen ventral del proceso procoracoideo. En *Casuarius*, el acromion está menos desarrollado que en *Struthio* y *Rhea*, siendo un tubérculo bajo y rugoso que se continúa cranealmente con la cresta dorsal del proceso procoracoideo. *Apteryx* (Parker, 1892; McGowan, 1982) (Fig. 4.2.6). *Dromaius* (Maxwell y Larsson, 2007) (Fig. 4.2.5) y Aepyornithiformes (Owen, 1879; Monnier, 1913) carecen de acromion bien desarrollado.

En *Struthio* y *Rhea* la fosa glenoidea es una profunda cavidad delimitada por un labio dorsal muy desarrollado, y uno ventral más prominente (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.5, 7). El labio dorsal es subtriangular en vista lateral, y se proyecta caudalmente. Rodea medialmente la fosa glenoidea y luego se extiende hasta formar el labio ventral de la fosa. En el margen lateral de la fosa no hay un labio bien definido, incluso este margen es más craneal que el medial, por lo que la fosa glenoidea se expone craneolateralmente (Agnolín et al., 2019; Bledsoe, 1988; Novas et al., 2020; Lo Coco, 2022). La superficie articular es ovoide y proporcionalmente mayor a la presente en otras ratites.

En Casuariiformes, la fosa glenoidea es una pequeña pero profunda cavidad de contorno subcircular en vista lateral y semilunar en vista craneal (Fig. 4.2.4, 6), definida por un labio que la rodea (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014). Este labio es pequeño y muestra igual desarrollo en los márgenes dorsal y ventral de la fosa glenoidea. La fosa glenoidea está completamente ubicada en el margen lateral del escápuloacoracoideo, por lo que no se ve la parte medial de la misma en vista lateral ni viceversa. Inmediatamente dorsal a la fosa glenoidea, una pequeña fosa ovoide se desarrolla sobre el margen caudal del extremo proximal de la escápula.

En *Apteryx* y Aepyornithiformes (Owen, 1879; Parker, 1892; Monnier, 1913; McGowan, 1982), la fosa glenoidea, definida por un suave labio, es pequeña pero profunda, y su contorno es dorsoventralmente ovoide (Fig. 4.2.8). La fosa glenoidea está completamente ubicada en el margen lateral del escápuloacoracoides. En Dinornithiformes la fosa glenoidea está ausente (Forbes, 1875; Owen 1879; Huynen et al., 2014).

En *Struthio*, *Rhea* y *Casuarius*, el proceso acroracoides está craneoventral a la fosa glenoidea (Worthy et al., 2014; Mayr, 2014; Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.5-7). Éste es un proceso subtriangular, craneocaudalmente largo, y con una superficie lateral plana y ovoide. Es un proceso más robusto y amplio en *Struthio* que en *Rhea*. La superficie caudal del acroracoides muestra una amplia concavidad ovoide. Este proceso se proyecta lateralmente formando la parte ventral del surco del *m. supracoracoidei* (Lo Coco et al., 2020), definiendo una región cóncava junto con el acromion. En *Apteryx* (Fig. 4.2.8), Dinornithiformes y Aepyornithiformes el proceso acroracoides no es tan extenso como en otras ratites, y está representado por una cresta de contorno semicircular que corre en dirección caudodorsal-craneoventral (Owen, 1879; Parker, 1892; Monnier, 1913; McGowan, 1982; Mayr, 2014). Su margen lateral se inclina levemente en sentido craneal. *Dromaius* carece de proceso acroracoides (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014) (Fig. 4.2.4).

En *Struthio*, el cuerpo del coracoides es de contorno subtriangular y, a diferencia de *Rhea* y Casuariiformes (Maxwell y Larsson, 2007; Mayr, 2014; Lo Coco et al., 2022), es tan alto como ancho (Fig. 4.2.5). Su superficie craneal es plana, mientras que la caudal es levemente cóncava. Distal al proceso procoracoides, el cuerpo coracoidal se expande transversalmente. El cuerpo coracoidal presenta un ángulo medial un poco más desarrollado que el proceso lateral, lo que resulta en un contorno asimétrico. Su margen caudal es redondeado, mientras que el craneal es de contorno subrectangular y se fusiona con el proceso procoracoides. En vista craneal, el margen ventral del coracoides es suavemente cóncavo, mientras que, en vista ventral, el coracoides es recto.

En *Rheidae*, el cuerpo del coracoides es de contorno subtriangular y craneocaudalmente estrecho (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.7). Su superficie craneal es suavemente convexa, mientras que la caudal es cóncava. Una cresta longitudinal se extiende desde el proceso acroracóideo hasta alcanzar el margen esternal, y divide el cuerpo coracóideo en una superficie medial, más amplia, y una lateral, más angosta. El cuerpo coracóideo se expande a partir del punto donde termina el proceso acroracóideo. El cuerpo coracóideo presenta un ángulo medial un poco más desarrollado que el proceso lateral, siendo entonces levemente asimétrico en vista craneal. El margen esternal del coracoides es suavemente cóncavo en vista craneal, y presenta una articulación esternal en forma de labio, gruesa y rugosa.

En *Dromaius* el cuerpo coracóideo es más alto que ancho (Fig. 4.2.3), como ocurre en *Rhea* (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014; Lo Coco et al., 2022). Una suave cresta se extiende desde el margen ventral de la fosa glenoidea a la esquina craneodorsal del cuerpo coracóideo y luego continúa ventralmente, definiendo el margen medial del cuerpo coracóideo. El ángulo medial es el más desarrollado, proyectándose medialmente como un proceso digitiforme, curvado dorsalmente en su extremo craneal. El proceso lateral es relativamente corto y de contorno cuadrangular, y se proyecta suavemente en sentido lateral. La superficie caudal del coracoides es suavemente cóncava en su parte ventral y muestra un foramen neumático de contorno ovoide, inmediatamente ventral al proceso procoracóideo. El margen ventral del coracoides es levemente convexo en vista craneal, y semilunar en vista ventral.

En *Casuarius*, el cuerpo del coracoides es proporcionalmente bajo en comparación con *Rhea* y *Dromaius* (Worthy et al., 2014), siendo casi tan ancho transversalmente como dorsoventralmente alto (Fig. 4.2.6). Su superficie craneal es suavemente convexa, mientras que la caudal es levemente cóncava. El cuerpo coracóideo no presenta una cresta bien definida en ninguna de sus caras, a diferencia de *Rhea* y *Dromaius*. Su margen medial es cóncavo en vista craneal, y presenta rugosidades redondeadas. En el extremo esternal, el ángulo medial es el más desarrollado y se proyecta medialmente como un proceso de

contorno subtriangular y agudo al igual que en *Dromaius*. El proceso lateral se proyecta más lateralmente que en *Dromaius*. La superficie caudal es suavemente cóncava, especialmente en su parte ventral. El margen esternal del coracoides es cóncavo en vista craneal, y está muy comprimido craneocaudalmente.

El Casuariiformes Oligoceno-Mioceno *Emuarius* (Worthy et al., 2014) preserva dos escapulocoracoides. Worthy et al., (2014) figuran al más completo (QM F45460) al que le falta solo el extremo distal de la hoja escapular y del proceso procoracoideo. La hoja escapular es esbelta y se proyecta dorsocaudalmente como en *Dromaius*. El acromion está más desarrollado que en *Casuarius* o *Dromaius*, asemejando al presente en *Rhea*. La fosa glenoidea se abre lateralmente, como en Casuariiformes modernos, pero es de mayor tamaño. El proceso acrocoracoideo está muy desarrollado, formando una cresta robusta de orientación transversal al cuerpo coracoideo, más desarrollada que en *Casuarius* y similar a la presente en *Palaeotis* (Houde, y Houbold, 1987; Mayr, 2014). El cuerpo coracoideo es más grácil que el de *Dromaius*.

En *Apteryx* (Fig. 4.2.8) y Aepyornithiformes (Monnier, 1913; McGowan, 1982), el cuerpo del coracoides es más alto que ancho, pero sin ser tan grácil como en *Rhea* y *Dromaius* (Mayr, 2014). El coracoides es más robusto transversalmente en su margen caudal, mientras que el craneal es laminar. El margen ventral está levemente engrosado. El ángulo medial es el más desarrollado dorsoventralmente, con un margen medial redondeado y amplio (McGowan, 1982; Mayr, 2014). El proceso lateral es de contorno subtriangular y dorsoventralmente bajo. La superficie caudal del coracoides muestra un foramen neumático de contorno ovoide inmediatamente ventral al proceso acrocoracoideo

El escapulocoracoides de *Palaeotis* (Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014) está preservado de tal forma que solo se lo observa en vista lateral. Este elemento es muy grácil, semejante al presente en Rheidae, pero sin ser tan alto como en estas aves. El proceso procoracoideo forma una expansión de contorno subrectangular, semejante a la presente en *Apteryx*, con su extremo ventral formando una proyección de aspecto subtriangular, como

ocurre en *Rhea* y *Dromaius* (Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014). El acromion está muy desarrollado, y forma un tubérculo fuerte como en *Struthio*, *Rhea* y *Casuaris*, que se ubica sobre el margen craneal del escápuloacoracoides, tal como ocurre en *Apteryx* (Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014). La fosa glenoidea es amplia y se expone caudolateralmente, como en *Struthio* y *Rhea*. El proceso acrocoracoideo está mucho más desarrollado que en las ratites vivientes, y forma una amplia cresta de orientación transversal al cuerpo del coracoides (Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014).

### **Húmero**

Todas las aves ratites muestran una reducción del elemento respecto al tamaño corporal, y una reducción de diversas estructuras (por ej. reducción de la cresta deltopectoral, reducción de la cresta bicipital, reducción de fosas y crestas). Los Dinornithiformes llevan esto al extremo, reduciendo el húmero (y todo el miembro anterior) en su totalidad (e.g. Cracraft, 1974; Worthy y Scofield, 2012). Algunas ratites (*Struthio*, Rheidae, *Diogenornis*, *Palaeotis*; Houde y Haubold, 1987; Alvarenga, 1983; Mayr, 2014) presentan un húmero mucho más desarrollado que otras (*Apteryx*, Casuariiformes, Aepyornithiformes,; De Beer, 1956; McGowan, 1982) (Fig. 4.2.9-10). *Struthio* y *Rhea* son las ratites vivientes con el húmero menos reducido (e.g. De Beer, 1956; Cracraft, 1973; Bourdon et al., 2009; Lo Coco et al., 2022). En estas aves, el húmero es largo y grácil, siendo un poco más robusto en *Struthio* que en *Rhea*, mientras que el húmero de *Palaeotis* es proporcionalmente menor y más robusto que en estas aves (Mayr, 2014).

En *Struthio* y *Rhea*, la cabeza humeral es reniforme en vista proximal, levemente cóncava cranealmente, proyectada caudalmente (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.9-12). La superficie articular de la cabeza humeral es convexa y redondeada, sobre todo caudalmente. Sobre la superficie craneal del húmero hay una fosa craneal poco profunda, distal a la cabeza humeral. En la superficie caudal, distal al tubérculo ventral se encuentra la fosa

neumotricipital, la cual es de contorno ovoide, poco profunda y con pequeños forámenes neumáticos.

Medialmente a la cabeza humeral está el tubérculo ventral. Este es de contorno subrectangular en vista proximal y se orienta craneocaudalmente. En vista proximal, se observa que se proyecta más caudalmente que cranealmente. Su extremo caudal es de contorno subrectangular y presenta una pequeña proyección lateral en su margen caudal. En vista medial, la cresta bicipital es más alta caudalmente. La superficie medial de la cresta bicipital, exhibe una suave concavidad caudal. El proceso craneal del tubérculo ventral es de contorno ovoide y poco prominente cranealmente. Se extiende distalmente como un margen anguloso, definiendo el margen craneomedial de la diáfisis a lo largo del cuarto proximal del húmero. La cresta bicipital se proyecta más proximalmente que la cabeza humeral.

El tubérculo dorsal de *Struthio* está más desarrollado que en cualquier otra ratite (Fig. 4.2.11). Es de contorno ovoide en vista lateral, y se separa de la cresta deltopectoral por una muesca. En *Rhea*, el tubérculo dorsal es casi indistinguible de la cresta deltopectoral (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.12). El margen proximal del tubérculo dorsal es suavemente redondeado a plano. Sus superficies craneal y caudal son convexas, y definen suaves concavidades proximales. En *Struthio* y *Rhea*, la cresta deltopectoral está muy reducida respecto a aves voladoras, e incluso es menos prominente que en Casuariiformes (Maxwell y Larsson, 2007; Saber y Hassanin, 2014). En *Struthio*, la cresta se continúa distalmente durante el tercio proximal del hueso (Fig. 4.2.11). En *Rhea*, es menos prominente, más corta, extendiéndose sobre el quinto proximal del húmero (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.12).

La superficie caudal del húmero es cóncava medialmente. En *Struthio* hay un proceso caudodistal subcircular y tuberoso, más desarrollado que en *Rhea*, donde es ovoide (Fig. 4.2.9-12). Por otro lado, la superficie craneal de la epífisis proximal muestra una superficie amplia, cóncava y subtriangular, limitada medialmente por la cresta craneal de la

cresta bicipital y lateralmente por la cresta deltopectoral. Esta fosa se vuelve menos profunda y transversalmente más angosta distalmente.

La diáfisis humeral de *Struthio* y *Rhea* es elongada y presenta una suave torsión longitudinal (Fig. 4.2.9-12). Esto implica que las epífisis proximal y distal están en diferentes planos, formando un ángulo cercano a los 50° (Lo Coco et al., 2022). Esta torsión difiere de la mayoría de las Aves, donde las epífisis proximal y distal del húmero están en el mismo plano (Fürbringer, 1888; Baumel y Witmer, 1993).

En *Struthio*, la diáfisis es curvada lateralmente, mientras que en vista lateral es recta (Fig. 4.2.11), sin mostrar el perfil sigmoideo presente en *Rhea* (Fig. 4.2.9-12). En *Struthio*, la superficie craneal de la diáfisis es suavemente cóncava en su mitad proximal, limitada lateralmente por la cresta deltopectoral, y medialmente por una cresta baja que define todo el margen craneomedial del hueso.

En *Struthio* y *Rhea*, el margen medial de la diáfisis es suavemente cóncavo en vista craneal. Su margen caudal está definido por la cresta intermuscular caudomedial. La superficie lateral de la diáfisis es convexa en vista craneal, es redondeada y carece de crestas y procesos. La superficie lateral es redondeada.

La superficie caudal del húmero presenta dos líneas intermusculares que forman crestas: la cresta caudomedial y la caudolateral, la cual está más desarrollada (Lo Coco et al., 2022). La línea caudolateral es una cresta suave proximalmente, pero distalmente se vuelve una quilla muy importante y saliente, que se proyecta caudalmente. En *Struthio*, esta cresta desaparece en el punto más distal de esta proyección, que es más prominente caudal y medialmente que en *Rhea* (Fig. 4.2.11). Por otro lado, la cresta caudomedial es más baja y suave. Comienza su desarrollo apenas más distal que la cresta caudolateral y se extiende longitudinalmente de forma subparalela a esta. La cresta caudomedial se extiende más distalmente que la caudolateral, alcanzando la epífisis distal. Esta cresta presenta un mayor desarrollo en su mitad distal, pero sin superar la proyección caudal de la cresta caudolateral.

En *Rhea*, distalmente a la línea intermuscular caudolateral, se continúan dos crestas, poco desarrolladas (Fig. 4.2.12). Una de ellas se orienta hacia la cara lateral del húmero y alcanza el epicóndilo dorsal, mientras que la otra es de posición más ventral y de orientación subparalela a la craneal, pero no se extiende tan distalmente. Por otro lado, la cresta caudomedial comienza su desarrollo al mismo nivel en que aparece el foramen nutricio humeral en la superficie medial del húmero. Proximalmente, esta cresta es poco prominente, y delimita, junto con la cresta caudolateral, una pequeña superficie cóncava. Aproximadamente al nivel donde la cresta caudolateral se reduce en desarrollo, la cresta caudomedial aumenta su tamaño y forma una quilla que continúa longitudinalmente hasta alcanzar al epicóndilo ventral. Al igual que en *Struthio*, esta cresta no alcanza el desarrollo caudal de la cresta caudomedial.

Los cóndilos distales de *Struthio* y *Rhea* se orientan cranealmente y la superficie caudal de la epífisis es plana. La epífisis distal de *Struthio* es la que más se expande transversalmente comparada con el resto de las ratites (Fig. 4.2.9-11). En vista distal el cóndilo ventral es más pequeño que el dorsal. El cóndilo dorsal se proyecta más cranealmente que el ventral. El cóndilo dorsal se extiende más proximalmente que el ventral y lo solapa. Proximal a los cóndilos distales, se desarrolla una fosa braquial poco profunda. La incisura intercondilar es de orientación oblicua y es más profunda en su mitad craneal, donde también es más amplia transversalmente. En *Struthio* y Casuariiformes, la incisura intercondilar no es tan oblicua como en *Rhea* (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014).

En la superficie lateral del cóndilo lateral se desarrolla el epicóndilo dorsal, que es bajo, y suavemente convexo, proyectándose lateralmente como un proceso subtriangular. El epicóndilo y el cóndilo dorsal están separados por una muesca amplia. El epicóndilo dorsal de *Struthio* está mucho más desarrollado que en *Rhea*, es más prominente, y tan ancho transversalmente como el cóndilo dorsal. En *Struthio*, el epicóndilo ventral se proyecta medialmente (Fig. 4.2.11), mientras en *Rhea* se proyecta ventrodistalmente como un

proceso digitiforme, formando un proceso flexor (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.11). Entre el epicóndilo ventral y el cóndilo ventral hay un profundo y amplio surco.

El húmero de Casuariiformes está notablemente reducido en comparación con el de *Struthio* y *Rhea* (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014; Saber y Hassanin, 2014). Es un elemento relativamente corto, columnar y sin torsión a lo largo de su diáfisis (Fig. 4.2.9-10). El húmero de *Casuarius* es proporcionalmente más robusto que el de *Dromaius* (Fig. 4.2.9-10).

La epífisis proximal del húmero se expande transversalmente y es de contorno bilobulado en vista proximal. La cabeza humeral es fuertemente convexa, sobre todo en su parte caudal. En *Dromaius* se presenta delimitada craneal y caudalmente por un surco profundo y bien desarrollado (surco del ligamento transversal) (Fig. 4.2.13A-F), mientras que en *Casuarius* este surco es menos profundo cranealmente (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014) (Fig. 4.2.14A-F).

Medial a la cabeza humeral está la cresta bicipital, separándose de ésta por un surco suave (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014). Esta es ovoide en vista proximal y se desarrolla en sentido craneocaudal. Tanto en vistas craneal o caudal, la cresta bicipital se proyecta medialmente, formando un proceso amplio, robusto y redondeado. Sobre la superficie caudal del húmero, está la gran fosa neumotricipital, que es ovoide, profunda y está perforada por forámenes neumáticos, los cuales son más amplios en *Casuarius* que en *Dromaius* (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014) (Fig. 4.2.13-14B).

Laterodistal a la cabeza humeral, sobre el margen lateral del húmero, está el tubérculo dorsal, el cual es poco desarrollado. La cabeza humeral se diferencia de la cresta deltopectoral por una profunda incisura capital (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014). El tubérculo dorsal es de contorno subtriangular en vista craneal y caudal, mientras que, en vista lateral, es subrectangular (Fig. 4.2.13-14A-E).

La cresta deltopectoral de *Dromaius* es baja, apenas desarrollada proximalmente (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014) (Fig. 4.2.13A-E), con su mayor desarrollo hacia su extremo distal. Esta cresta es transversalmente comprimida y de contorno subtriangular en vista lateral. La cresta deltopectoral de *Casuaris* está más desarrollada cranealmente que en otras ratites (Saber y Hassanin, 2014). Es robusta y de contorno subrectangular y se extiende a lo largo de la mitad proximal de la diáfisis (Fig. 4.2.14A-B).

El húmero de *Dromaius* está lateralmente arqueado (Fig. 4.2.13A-B), mientras que en *Casuaris* es recto (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014) (Fig. 4.2.14A-B). La superficie craneal de la diáfisis es suavemente convexa en toda su longitud, excepto muy distalmente, donde se desarrolla una cresta muy baja y poco prominente que se extiende hasta el cóndilo dorsal. La superficie lateral es convexa. La superficie medial es convexa, salvo en su parte proximal, donde se desarrolla la cresta que rodea lateralmente a la fosa neumotricipital (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014). Esta cresta es cranealmente convexa y caudalmente cóncava. La superficie caudal presenta una única línea intermuscular caudal, muy baja y angosta a lo largo de la mitad proximal de la diáfisis, pero que se torna más prominente distalmente.

En vista distal el cóndilo ventral es más pequeño que el dorsal y su eje es oblicuo en sentido craneomedial-caudolateral. El cóndilo dorsal es de contorno ovoide y su eje mayor es craneocaudal. Proximal a los cóndilos distales, la fosa braquial es muy pequeña y subtriangular. La incisura intercondilar es oblicua en vista craneal, y es más marcada en su mitad craneal, desapareciendo caudalmente (Fig. 4.2.13-14).

El epicóndilo dorsal es un tubérculo bajo y de contorno cuadrangular (Maxwell y Larsson, 2007). Este tubérculo está especialmente desarrollado en *Casuaris* (Fig. 4.2.14). El epicóndilo y el cóndilo dorsal están separados por una muesca. Por otra parte, el epicóndilo ventral es un proceso bien desarrollado, transversalmente robusto y de contorno subtriangular que se proyecta medialmente. El epicóndilo y el cóndilo ventral están separados por un surco poco profundo. Sobre la superficie craneal del húmero de *Casuaris*

y proximal al cóndilo dorsal, hay un tubérculo de forma ovoide bien desarrollado y rugoso (Fig. 4.2.14).

En *Emuarius*, el húmero es similar al presente en Casuariiformes vivientes, pero proporcionalmente más largo y esbelto que en *Casuarius*, y más robusto que en *Dromaius* (Worthy et al., 2014). Carece de fosa neumotricipital neumatizada, al igual que en *Dromaius*. La cresta bicipital es mayor a la de Casuariiformes vivientes. La cresta deltopectoral es robusta y no se proyecta cranealmente, a diferencia de Casuariiformes vivientes. En su extremo distal, la fosa olecraneana está presente y se desarrolla un pequeño proceso flexor subtriangular, ambos rasgos ausentes en Casuariiformes vivientes. La presencia de estos rasgos, compartidos con *Struthio* y Rheidae sugieren que *Emuarius* poseía un húmero de aspecto plesiomórfico cuando es comparado con Casuariiformes vivientes (Worthy et al., 2014).

El húmero de *Aepyornis* presenta una enorme reducción en relaciones a su tamaño corporal, semejante a lo que ocurre en Casuariiformes (Monnier, 1913). Es un hueso robusto y columnar, con el eje mayor de sus epífisis en el mismo plano como ocurre en Casuariiformes. La cabeza humeral es redondeada y no presenta un surco que la diferencie de los tubérculos dorsal o ventral. La cresta deltopectoral es una línea intermuscular baja y rugosa que se extiende sobre la superficie craneodorsal del húmero. En la superficie caudal de la diáfisis hay una línea intermuscular del *m. latissimus dorsi*, la cual es proximodistalmente corta y robusta (Monnier, 1913). La superficie articular distal es simple, sin cóndilos diferenciados entre sí, semejante a la condición presente en *Apteryx*.

El húmero de *Apteryx* es un hueso grácil y pequeño, en especial cuando es comparado con Casuariiformes (McGowan, 1982) (Fig. 4.2.9-10). Este hueso se curva cranealmente de forma notable (Fig. 4.2.15B-C). La enorme reducción de este hueso implica la pérdida de muchas estructuras presentes en los húmeros de otras ratites (McGowan, 1982).

La epífisis proximal del húmero se expande transversalmente. La cabeza humeral es ovoide, sin ser tan globosa como en otras ratites (Fig. 4.2.9-10, 15E). Su superficie articular es convexa, siendo muy redondeada sobre todo caudalmente. La cabeza humeral está definida distalmente por un surco tanto craneal como caudalmente (McGowan, 1982). Este surco es más profundo en la superficie caudal. En la superficie craneal del húmero hay una fosa poco profunda. Distal a la cabeza humeral hay una superficie cóncava que correspondería a la fosa neumotricipital. El tubérculo dorsal del húmero es pequeño, de contorno subtriangular y se proyecta un poco cranealmente. La cresta deltopectoral está reducida (McGowan, 1982), siendo una pequeña línea intermuscular que se extiende por el tercio proximal del hueso.

La diáfisis humeral de *Apteryx* es subcircular en sección, larga y muy recurvada cranealmente a diferencia del resto de las aves ratites (McGowan, 1982) (Fig. 4.2.9-10, 15B-C). Se puede distinguir una línea intermuscular caudal en la superficie caudal del hueso, al igual que en el resto de las ratites.

La epífisis distal del húmero es más pequeña que la proximal. En vista distal el cóndilo ventral es más pequeño que el lateral. Los cóndilos distales no se diferencian claramente, pero si se observa una superficie articular distal (McGowan, 1982) (Fig. 4.2.15F). En la cara craneal hay una fosa supracondilar pequeña y de contorno subtriangular.

### **Ulna**

El antebrazo de *Rhea* es el proporcionalmente menos reducido de todas las ratites (Cracraft, 1974; Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.16G). La ulna de *Rhea* es un hueso largo y grácil (Fig. 4.2.17). Es lateralmente curvado, y es sigmoideo en vistas dorsal o ventral. Sus epífisis distal y proximal están bien expandidas craneocaudalmente, sobre todo la proximal (Lo Coco et al., 2022).

La epífisis proximal es de contorno subtriangular (Fig. 4.2.17). La superficie articular del cótilo proximal es de contorno ovoide y profundamente cóncava. El cótilo proximal se proyecta craneoventralmente como un proceso subcuadrangular (Lo Coco et al., 2022). Dicho cótilo es de contorno subtriangular y se proyecta craneoproximalmente. Su margen proximal es cóncavo. Su margen medial es de ubicación más proximal que el lateral, por lo que el área articular puede verse lateralmente. Su margen proximal es convexo, y su superficie craneal es plana.

Dorsalmente al cótilo proximal está el proceso cotilar dorsal, de contorno subtriangular y proyectado lateral y proximalmente (Lo Coco et al., 2022). Tanto lateral como medialmente, las superficies de este proceso son cóncavas (Fig. 4.2.17). Distalmente, desde el proceso cotilar dorsal se extiende longitudinalmente una cresta baja y redondeada que limita dos superficies cóncavas: una craneal y otra caudal. En vista proximal, entre el cótilo proximal y el dorsal, el margen es cóncavo, mientras que el margen entre el proceso cotilar dorsal y el olécranon es recto. Por otro lado, el margen entre el cótilo proximal y el olécranon es profundamente cóncavo (Lo Coco et al., 2022).

El olécranon está más desarrollado que en otras aves ratites y se proyecta proximalmente (Fig. 4.2.17). En vista proximal este proceso es subrectangular (Lo Coco et al., 2022), con su superficie proximal robusta y rugosa. Más aún, está curvado medialmente. Distalmente, el olécranon se continúa como una cresta angosta que delimita el margen ventral del tercio proximal del hueso.

La diáfisis ulnar es comprimida transversalmente en su mitad proximal (Fig. 4.2.17). En esta parte el margen caudal está definido por la cresta afilada que nace en el olécranon. Por otro lado, una cresta pequeña, pero igualmente afilada define el margen craneal. Esta cresta delimita el origen del *m. supinator manus* y el *M. ectepicondyle-ulnaris* (Remes, 2008; Lo Coco et al., 2022). La superficie medial de la diáfisis es plana, mientras que la dorsal es convexa. La mitad distal de la ulna no presenta crestas y es ovoidea en sección.

La epífisis distal posee un margen distal sigmoideo tanto medial como lateralmente (Fig. 4.2.17). Su superficie lateral es plana, pero medialmente presenta la depresión radial, que es ovoide. Los cóndilos distales son subtriangulares y con un área articular poco desarrollada. Los cóndilos son dorsoventralmente comprimidos y oblicuos, en dirección craneolateral a caudomedial (Lo Coco et al., 2022). Esto permite que ambos puedan observarse en vistas lateral y medial. El cóndilo lateral es menor que el medial y se proyecta caudalmente como un proceso de contorno subtriangular. En vista caudal la cara articular del cóndilo lateral es oblicua ventralmente, con un pequeño tubérculo subtriangular ubicado distalmente. Por otra parte, el cóndilo medial es de mayor tamaño y más proyectado distalmente. El margen distal es fuertemente convexo y presenta una pequeña proyección subtriangular en su margen lateral. Una superficie plana, subcircular y medialmente oblicua se encuentra entre el cóndilo medial y el epicóndilo medial.

Entre los cóndilos distales está un surco intercondilar pobremente desarrollado, que es muy amplio y poco profundo (Lo Coco et al., 2022). Este surco corre oblicuamente, paralelo al eje mayor de los cóndilos distales, y no se extiende más allá de los márgenes dorsal y ventral de la epífisis.

Ventralmente al cóndilo ventral se encuentra el epicóndilo ventral que está bien desarrollado y se proyecta ventralmente (Lo Coco et al., 2022). En vista proximal es redondeado, mientras que craneal y caudalmente es subtriangular y proximodistalmente comprimido. En vista ventral se observa que este proceso está levemente inclinado caudalmente. Un suave surco separa al epicóndilo ventral del cóndilo ventral. Proximal al epicóndilo ventral se desarrollan una serie de suaves crestas que definen pequeñas y poco profundas superficies cóncavas. Estas crestas se extienden muy poco, apenas desarrollándose sobre la diáfisis. Distal al cóndilo lateral se observa un pequeño foramen en la superficie medial del hueso. A partir de este foramen se expande distalmente una superficie de contorno ovoide y suavemente cóncava.

El antebrazo de *Struthio* muestra una notable reducción en relación con el húmero, similar a la presente en *Apteryx* mientras que en *Palaeotis* (Peters, 1988), *Rhea* y Casuariiformes la reducción del antebrazo es menor en relación al húmero (Fig. 4.2.17).

La ulna de *Struthio* es un hueso corto y robusto (Fig. 4.2.18). En vistas craneal y caudal, este hueso es casi recto, en vistas lateral o medial es caudalmente convexo. La ulna se expande craneocaudalmente en sus epífisis, sobre todo en la distal.

La epífisis proximal es subtriangular en vista proximal (Fig. 4.2.18). La superficie articular del cótilo proximal es subcircular y profundamente cóncava. El cótilo proximal se proyecta craneomedialmente como un proceso redondeado en vista proximal y subtriangular en vista medial. Por otro lado, presenta un margen craneal cóncavo y uno caudal convexo. El margen caudal es más proximal que el craneal, esto permite ver el cótilo proximal en vista craneal.

Lateral al cótilo proximal está el proceso cotilar lateral, que es subtriangular y se proyecta lateralmente. Las superficies craneal y proximal de este proceso son cóncavas, mientras que es plano lateralmente.

El olécranon es un tubérculo subesférico, bajo y masivo (Fig. 4.2.18). El extremo proximal del olécranon es robusto y rugoso. Este proceso está levemente curvado medialmente. Distalmente, el olécranon se vuelve transversalmente angosto, pero no forma la cresta afilada presente en *Rhea*. Las superficies lateral y medial del olécranon no presentan concavidades bien desarrolladas como ocurre en *Rhea*, siendo la lateral plana, y la medial suavemente cóncava.

La diáfisis ulnar es ovoide en sección, levemente comprimida transversalmente. Se curva caudalmente (Fig. 4.2.18), como en Casuariiformes (Maxwell y Larsson, 2007) (Fig. 4.2.13-14), diferenciándose de *Rhea*, donde es sigmoidea (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.17). El margen caudal es redondeado y presenta una suave línea intermuscular. Por otro lado, la superficie craneal presenta una cresta baja y pequeña que se extiende a lo largo de

toda la longitud de la diáfisis. En la mitad de su longitud presenta un pequeño foramen nutricio. Las superficies lateral y medial son suaves, sin presentar fosas o crestas.

La epífisis distal de la ulna *Struthio* se expande notablemente en sentido craneocaudal, mostrando forma de abanico en vista lateral. Su superficie lateral es convexa, y posee un tubérculo bajo y de contorno subcircular (Fig. 4.2.18). Este tubérculo no está presente en *Rhea*. En vista medial, la epífisis distal es cóncava. Los cóndilos distales están muy modificados, y no pueden diferenciarse entre sí, pues no hay un surco intercondilar. En vista distal la superficie distal forma una superficie ovoide distalmente convexa. La sección que representa el cóndilo craneal es más comprimida que el caudal. Por otra parte, el cóndilo ventral es de mayor tamaño y globoso. Un pequeño tubérculo ovoide es proximal al cóndilo craneal. El epicóndilo medial es subtriangular, se proyecta cranealmente, y se ubica cranealmente al tubérculo craneal.

La ulna de Casuariiformes es reducida respecto a la presente en *Struthio* y *Rhea* (Fig. 4.2.13-14, 16). En vistas craneal y caudal, este hueso es apenas curvado (Maxwell y Larsson, 2007; Saber y Hassanin, 2014), diferenciándose en este aspecto de *Rhea* y *Struthio* (Fig. 4.2.14). Se expande poco craneocaudalmente en sus epífisis.

La epífisis proximal es subtriangular en vista proximal, con un margen craneal (dorsal) cóncavo y uno caudal (ventral) convexo. La superficie articular del cótilo proximal es reniforme y cóncava. Proximalmente, no hay una clara diferenciación entre cótilo dorsal y ventral, por lo que ambos forman una amplia superficie articular. Ambos cótilos se proyectan craneolateralmente como procesos subtriangulares, sobre todo el cótilo medial, siendo más corto el cótilo lateral. Inmediatamente distal a la superficie articular, la ulna presenta una suave concavidad proximal. En *Dromaius*, ésta es poco profunda y subtriangular, aguzándose distalmente (Maxwell y Larsson, 2007) (Fig. 4.2.13G). En *Casuaris* es más profunda, ovoide y se continúa distalmente como un surco poco profundo limitado por finas crestas (Fig. 4.2.14G).

El olécranon es proximodistalmente corto, proyectándose proximalmente como un proceso subtriangular (Maxwell y Larsson, 2007; Saber y Hassanin, 2014). En vista proximal este proceso es redondeado. En *Dromaius*, el extremo proximal del olécranon es robusto y rugoso y su margen ventral es convexo (Fig. 4.2.13G). El olécranon se vuelve angosto distalmente, pero no se continúa en una larga y filosa cresta como en *Rhea*. Las superficies medial y lateral (ventral y dorsal) de este proceso son cóncavas, mostrando fosas cortas y ovoides. En *Casuarius*, el extremo proximal del olécranon es robusto y rugoso y su margen ventral es convexo y carece de las crestas y fosas presentes en *Dromaius* (Fig. 4.2.13-14).

En *Dromaius*, la diáfisis ulnar es craneocaudalmente comprimida, a excepción del tercio distal, que es de sección subcilíndrica. En esta parte el margen caudal es convexo, mientras que el craneal es plano (Maxwell y Larsson, 2007) (Fig. 4.2.13G). En *Casuarius*, la diáfisis ulnar es robusta y cilíndrica en sección (Saber y Hassanin, 2014), sin presentar crestas de ningún tipo (Fig. 4.2.14G-J).

La epífisis distal se expande muy poco craneocaudalmente. En vista distal es subtriangular, siendo lateralmente plana y medialmente convexa (Maxwell y Larsson, 2007; Saber y Hassanin, 2014). En la superficie distal no se distinguen cóndilos ni tróclea evidentes, siendo una superficie convexa y tuberosa. En *Dromaius*, la superficie medial de la epífisis distal presenta una suave concavidad ovoide (Fig. 4.2.13G), mientras que en *Casuarius* es plana (Fig. 4.2.14J). El margen caudal de la epífisis presenta una cresta que define caudalmente la concavidad medial.

La ulna de *Apteryx* es un hueso delgado y recto (McGowan, 1982), sin mostrar la curvatura presente en *Rhea* o *Struthio* (Fig. 4.2.15-18). Sus epífisis se expanden craneocaudalmente. La epífisis proximal es de contorno subtriangular en vista proximal. El olecranon es redondeado y poco pronunciado (Fig. 4.2.15). Solo presenta una superficie articular para recibir al radio, al igual que Casuariiformes, la cual es redondeada y levemente cóncava. La mitad proximal de la diáfisis presenta una suave expansión medial

que define una superficie cóncava craneal al igual que Casuariiformes. La diáfisis ulnar es craneocaudalmente comprimida en el cuarto proximal. En esta parte el margen caudal es convexo, mientras que el craneal es plano. Distalmente, la diáfisis es de sección subcilíndrica. No presenta crestas de ningún tipo. La epífisis distal está poco expandida craneocaudalmente. En vista distal es de contorno subtriangular, es lateralmente plana y medialmente cóncava. En la superficie distal no se distinguen cóndilos ni tróclea distal bien definida.

### **Radio**

El radio de *Rhea* es un hueso delgado, esbelto, curvado dorsalmente, y levemente sigmoideo en vistas dorsal y ventral (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.17). El hueso está levemente expandido dorsoventralmente en sus epífisis proximal y distal. Es el radio de mayor tamaño en relación al cuerpo del animal entre todas las aves ratites.

La superficie proximal es ovoidea cóncava (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.17). Su margen lateral es subcuadrangular, mientras que el medial es suavemente convexo. La superficie craneal es cóncava, mientras que la superficie caudal muestra dos áreas levemente cóncavas: una proximal y una distal, separadas por una suave cresta. La diáfisis es ovoide en sección (Lo Coco et al., 2022). La epífisis distal está curvada caudalmente y el extremo distal se desarrolla en el mismo plano que la epífisis proximal (Lo Coco et al., 2022). Su superficie articular es angosta y reniforme en vista distal.

El radio de *Struthio* es un hueso robusto que muestra una reducción similar a la ulna (Fig. 4.2.18). Es curvado cranealmente en vista dorsal. El hueso está levemente expandido dorsoventralmente en sus epífisis proximal y distal, en especial en esta última.

La superficie proximal es subcircular y cóncava (Fig. 4.2.18). Su margen craneal es convexo, mientras que el caudal, en donde articula con la ulna, es plano. La superficie craneal es redondeada, mientras que la caudal es rugosa y convexa. Distalmente, presentan

un tubérculo caudal ovoideo que se extiende desde el margen caudal del cótilo proximal, dorsalizándose distalmente.

La diáfisis es subtriangular en sección. La superficie craneal de la diáfisis, inmediatamente distal a la epífisis proximal, presenta un tubérculo ovoide poco desarrollado cranealmente (Fig. 4.2.18). Este tubérculo se agudiza distalmente y se extiende distalmente a modo de cresta, siendo menos desarrollada hacia el margen distal. La superficie medial del radio es plana, mientras que la superficie lateral es convexa. Sobre la superficie caudal de la diáfisis se observa una cresta intermuscular que define un margen caudal agudo. Hacia la mitad de esta cresta, una cresta accesoria se diferencia y corre paralela a la primera hasta el cóndilo lateral, definiendo una superficie cóncava pequeña entre estas dos crestas.

La epífisis distal está muy expandida transversalmente (Fig. 4.2.18), a diferencia de *Rhea* y Casuariiformes (Fig. 4.2.31-14, 17). Se curva caudalmente y los cóndilos distales se desarrollan en el mismo plano que la epífisis proximal. El cóndilo medial es mayor que el lateral, y está más expandido craneocaudalmente. En vista medial es de contorno ovoidal, y su margen craneal es de extensión más distal que el caudal. El cóndilo medial se extiende más distalmente que el cóndilo lateral. Los márgenes craneal y caudal del cóndilo medial se extienden proximalmente a modo de crestas suaves. Por otro lado, el cóndilo lateral es más pequeño y redondeado y se proyecta lateralmente. En vista caudal, la epífisis distal presenta una depresión ligamentosa subtriangular, amplia y poco profunda, proximal a la superficie distal. Por otro lado, el surco intercondilar se extiende proximalmente en la superficie craneal. Es más comprimido craneocaudalmente y en vista lateral se observa que presenta una pequeña concavidad lateral. En vista distal, el radio tiene forma de “8”, con el cóndilo medial ovoideo y notablemente expandido craneocaudalmente, y el lateral muy pequeño.

El radio de *Casuarius* (Fig. 4.2.14) es más robusto que el de *Dromaius* (Fig. 4.2.13). Es suavemente curvado cranealmente y sus epífisis proximal y distal, en especial esta última, están bien expandidas.

La superficie proximal de Casuariiformes es subcircular, como ocurre en *Sturthio* (Fig. 4.2.13-14, 18). Su margen craneal es convexo, mientras que el caudal es plano, donde articula con la ulna. La superficie craneal es convexa, mientras que la caudal es tuberosa y saliente. Distalmente, en su superficie caudal hay una profunda cavidad alargada que termina distalmente en un tubérculo pequeño.

La diáfisis es subtriangular en sección. Las superficie craneal y lateral son convexas, mientras que la superficie medial presenta una fuerte y afilada cresta esta se extiende por el tercio medio de la diáfisis, proyectándose medioventralmente, definiendo una superficie ventral cóncava del hueso. Esta cresta está presente en un desarrollo mucho menor en *Struthio*.

La epífisis distal muestra una suave expansión con respecto a la diáfisis, carece de una diferenciación en cóndilos como ocurre en *Struthio*. Su superficie distal es de contorno ovoide y levemente cóncava.

El radio de *Apteryx* es un hueso delgado como una varilla (McGowan, 1982), que muestra una reducción similar a la ulna, siendo un poco más pequeño en longitud (Fig. 4.2.15). Es recto, sin mostrar curvatura alguna a diferencia de otras ratites. La epífisis proximal es subcircular en vista proximal, con una superficie articular plana. Una pequeña constricción rodea la epífisis proximal. Existe un tubérculo suave en la superficie caudal como en *Rhea* y *Casuarius*. La diáfisis presenta una expansión transversal gradual hacia su extremo distal. La epífisis distal está levemente expandida con respecto a la diáfisis, es simple, sin mostrar una diferenciación en cóndilos como ocurre en *Struthio* y *Casuarius*. Su superficie distal es ovoide y levemente cóncava.

### **Carpometacarpo**

El carpometacarpo de *Struthio* y *Rhea* tiene los tres metacarpianos bien desarrollados, con una sinostosis metacarpal distal con facetas articulares bien

desarrolladas. El carpometacarpo de *Rhea* (Fig. 4.2.19) es más grácil que el de *Struthio* (Fig. 4.2.20), levemente curvado dorsalmente (Lo Coco et al., 2022). Esto distingue a estas ratites de los Casuariiformes y de *Apteryx*, que presentan la reducción de los metacarpianos I y III (Fig. 4.2.13-15).

En *Rhea* y *Struthio*, el proceso extensor es de tamaño reducido, representado por un pequeño tubérculo de posición proximal al metacarpo I siendo más desarrollado en *Struthio* (Fig. 4.2.20) que en *Rhea* (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.19). El metacarpo I se extiende distalmente por más de un tercio de la longitud del carpometacarpo. Su margen craneal es sigmoideo en vista dorsal y se curva ventralmente, formando una fosa palmar proximal en la superficie ventral del carpometacarpo. Un pequeño proceso alular de contorno subtriangular se desarrolla distalmente sobre el margen craneal del metacarpo I.

La tróclea carpal presenta hemicóndilos bien definidos (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.19-20), a diferencia de Casuariiformes y *Apteryx* (Fig. 4.2.13-15). La tróclea carpal es asimétrica, con el hemicóndilo dorsal más craneal que el ventral, lo que resulta en un contorno subparalelográfico en vista proximal. La fosa supratroclear es poco profunda y muy amplia, abarcando casi la totalidad de la superficie dorsal del hemicóndilo dorsal. El surco troclear está bien desarrollado. Distal a la tróclea carpal, la fosa articular ulnocarpal es ovoide, poco profunda.

El hemicóndilo ventral es más pequeño que el dorsal, extendiéndose un poco caudalmente, pero no cranealmente. El margen caudal del extremo proximal del carpometacarpo es cóncavo. Más aún, una fosa palmar amplia se desarrolla sobre la superficie ventral y se extiende hasta la divergencia entre los metacarpales II y III.

En *Struthio* y *Rhea*, el metacarpal II es recto en vistas dorsal y ventral (Fig. 4.2.19). La superficie dorsal del metacarpal II de *Struthio* es redondeada, mientras que en *Rhea* presenta una cresta baja hacia su extremo proximal que no supera en extensión distal al metacarpal I. Una cresta más pequeña se desarrolla sobre la superficie ventral. A lo largo del margen caudal se desarrolla una cresta.

El metacarpo III es más grácil que el II. En *Struthio* es caudalmente convexo (Fig. 4.2.20), mientras que en *Rhea* es sigmoideo, siendo caudalmente cóncavo en su parte proximal, y fuertemente convexo distalmente (Fig. 4.2.19). Como ocurre con el metacarpal II, es comprimido dorsoventralmente, ovoide en sección. Este hueso se proyecta caudodistalmente en los primeros dos tercios de su longitud y luego se curva cranealmente, volviéndose recto hasta la sinostosis distal del carpometacarpo. El margen craneal, que a la vez forma el margen caudal del espacio intermetacarpal, presenta una cresta, pero no tan desarrollada como en el metacarpal II.

El espacio intermetacarpal es amplio y proximodistalmente elongado (Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.19-20). Tiene forma de gota, con su parte aguda proximal. Proximalmente, una fosa subtriangular se desarrolla proximal al espacio intermetacarpal.

En *Rhea*, la sinostosis metacarpal distal es dorsoventralmente comprimida y su margen distal es subcuadrangular (Fig. 4.2.19). Su extremo distal presenta las áreas articulares de los dígitos. La parte correspondiente al extremo distal del metacarpal II es la de mayor desarrollo. Ésta presenta un pequeño tubérculo redondeado de posición craneal a la superficie articular distal del metacarpal III. En vista proximal, la superficie articular distal es subrectangular y muy aplanada dorsoventralmente, mostrando una concavidad ventral. El metacarpo de *Rhea* presenta una torsión entre sus extremos proximal y distal de 68° aproximadamente (Lo Coco et al., 2022), ausente en otras aves ratites.

El carpometacarpo en Casuariiformes se presenta notablemente reducido en comparación con otros ratites (Fig. 4.2.13G-14S), en particular *Rhea* y *Struthio*. Es proximodistalmente corto, carece de una tróclea carpal diferenciada, y los metacarpos I y III se encuentran reducidos de modo que no tienen superficies articulares distales. El carpometacarpo de *Dromaius* es más esbelto que el de *Casuaris* (Maxwell y Larsson, 2007; Saber y Hassanin, 2014) (Fig. 4.2.13G-14S).

Proximalmente, el carpometacarpo de *Dromaius* presenta dos superficies articulares bien definidas (Fig. 4.2.13G): la superficie articular radial, que es craneal a la superficie

articular ulnar (Maxwell y Larsson, 2007). La superficie articular radial es más pequeña que la ulnar, es comprimida transversalmente y de contorno subtriangular, con un margen dorsal angosto. La superficie articular ulnar es más amplia y de contorno subcircular. Ambas son muy cóncavas y están rodeadas por un margen prominente en forma de labio. Entre ambas superficies articulares se desarrolla una cresta intercotilar bien desarrollada que es subtriangular en vista lateral. En *Casuarius*, la superficie articular proximal es proximalmente convexa y no se definen concavidades (Fig. 4.2.14S), pero al igual que en *Dromaius*, la superficie articular ulnar es más amplia que la radial.

En *Dromaius*, el metacarpo I está muy reducido y conforma un proceso craneal de contorno subtriangular, con un margen distal suave, sin superficie articular definida para las falanges (Maxwell y Larsson, 2007) (Fig. 4.2.13G). Es dorsoventralmente comprimido, y tanto su superficie dorsal como ventral presentan concavidades poco profundas. El proceso extensor es muy pequeño, reducido a una saliencia proximal poco pronunciada. En *Casuarius*, el metacarpal I es más robusto que el presente en *Dromaius*, y se extiende más distalmente. En vista dorsal es de contorno subtriangular, y se afina distalmente (Fig. 4.2.14S).

El metacarpal II de *Dromaius* es recto (Maxwell y Larsson, 2007). Su superficie craneal presenta hacia su extremo proximal una cresta muy baja (Fig. 4.2.13G). El metacarpal II es subtriangular en sección, siendo ventralmente plano, pero dorsalmente convexo. Su superficie articular distal es cóncava y de contorno reniforme, con el margen ventral cóncavo y el dorsal convexo. El metacarpal II de *Casuarius* es recto, muy comprimido, laminar en vista distal, con sus superficies lateral y medial suavemente convexas (Fig. 4.2.14S). El extremo distal del metacarpo II es redondeado y no articula con ninguna falange.

En *Dromaius*, el metacarpal III está reducido y fusionado al metacarpal II, siendo una cresta longitudinal en su superficie caudal. Por lo tanto, no existe espacio intermetacarpal en *Dromaius* (Maxwell y Larsson, 2007) (Fig. 4.2.13G). El metacarpal III

de *Casuarius* está reducido respecto al de *Rhea*, pero a diferencia de *Dromaius*, se extiende distalmente al metacarpal II (Fig. 4.2.14S). Entre estos metacarpianos hay una pequeña sinostosis distal que define un espacio intermetacarpal pequeño y de contorno ovoide. Un suave surco diferencia el metacarpal II del III.

El carpometacarpo de *Apteryx* es un hueso muy reducido y tuberoso (McGowan, 1982), donde se pueden distinguir dos tubérculos. Uno dorsal y subtriangular y otro más redondeado de posición ventral. Estos corresponden al cuerpo del carpometacarpo y al proceso alular.

El carpometacarpo de *Palaeotis* (ver Houde y Haubold, 1987; Mayr, 2014) fue preparado de tal forma que solo se observa en vista ventral, y no preserva su extremo distal y gran parte del metacarpal III. Pese a estar incompleto, no está reducido como en Casuariiformes y *Apteryx*. Presenta un proceso extensor muy desarrollado, más que en cualquier ratite viviente, similar al presente en Tinamiformes y Lithornithiformes (Mayr, 2014). Su tróclea carpal está bien desarrollada, y recuerda a la presente en *Struthio*. Su superficie proximal presenta un proceso pisiformes bien desarrollado. El metacarpo I es muy corto, y está representado por una superficie articular cóncava en la base del proceso extensor. El metacarpo II (y la parte preservada del metacarpo III) son más anchos que en cualquier ratite viviente, y se expanden craneocaudalmente hacia el extremo distal del elemento.

### **3. OSTEOLOGÍA COMPARADA DE LA PELVIS Y MIEMBRO POSTERIOR DE LAS AVES RATITES**

#### **Ilion**

En las aves ratites, el ala preacetabular del ilion es amplia y exhibe un margen dorsal convexo, un rasgo muy marcado en Casuariiformes y *Apteryx*. *Rhea*, en cambio, presenta un margen dorsal cóncavo en vista lateral (Mivart, 1877). Los márgenes dorsales

de las alas preacetabulares de las aves ratites se fusionan entre sí con la cresta espinosa sinsacral (Mivart, 1874; 1877; Lamberton, 1934; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.1-2). El ala preacetabular se expande lateralmente en forma de dos procesos lateroventrales. Estos son laminares, subtriangulares y se proyectan más cranealmente que el margen dorsal del ilion. En *Struthio* y Aepyornithiformes, el margen ventral del ala preacetabular es más dorsal que el margen ventral del sinsacro, de modo que este se puede observar en vista lateral (Mivart, 1874; Monnier, 1913; Lamberton, 1934). En *Struthio*, Casuariiformes y Aepyornithiformes (Mivart, 1874; 1877; Monnier, 1913; Lamberton, 1934), el margen craneal de cada ilion es suavemente cóncavo, mientras que en *Rhea*, el margen craneal de cada ilion es convexo en su mitad dorsal, y cóncavo en su mitad ventral (Fig. 4.3.1-2).

La superficie lateral del ala preacetabular de *Struthio* y Aepyornithiformes es plana (Mivart, 1874; Monnier, 1913; Lamberton, 1934), difiriendo de la superficie cóncava de *Rhea* y Casuariiformes (Mivart, 1877) (Fig. 4.3.1-2). En Casuariiformes, la superficie dorsal del ala preacetabular es angosta transversalmente, pero presenta una expansión lateral a modo de repisa a lo largo de toda su longitud (Fig. 4.3.2). Los procesos lateroventrales son más desarrollados en *Casuaris* que en *Dromaius*. La superficie lateral del ala preacetabular del ilion es muy amplia y cóncava. Donde el ala preacetabular presenta su mayor convexidad dorsal, la repisa dorsal se vuelve más estrecha. La superficie lateral del ala preacetabular está atravesada por numerosas líneas intermusculares: desde el extremo más dorsal del ala preacetabular una cresta de orientación subparalela al proceso craneolateral se extiende caudoventralmente hasta el margen ventral del ilion, donde desaparece. Una cresta menos marcada, ubicada un poco más ventral corre subparalela a la cresta antedicha. Estas crestas marcan la zona de anclaje del *m. iliotrochantericus caudalis* (Picasso, 2010).

En *Apteryx*, el ala preacetabular es amplia y comprimida transversalmente (Fig. 4.3.1). En vista lateral es de contorno subrectangular, con un margen dorsal fuertemente convexo, como ocurre en *Casuaris* y *Dromaius* (Fig. 4.3.2). Ventralmente, el ala

preacetabular se expande lateralmente, sobre todo en su extremo craneal. Los procesos ventrolaterales son amplios y apenas diferenciados de toda el ala preacetabular, definidos dorsalmente por la cresta craneocaudal del *m. iliotibialis cranialis*, que es una línea intermuscular muy tenue en comparación con otras ratites. El margen craneal de cada ilion es suavemente convexo hasta donde se desarrollan los procesos ventrolaterales, donde forma una suave concavidad. La superficie lateral del ala preacetabular del ilion es muy amplia y cóncava. Está atravesada por numerosas líneas intermusculares que la cruzan longitudinalmente. En vista dorsal la pelvis presenta los márgenes dorsales de los iliones fusionados en las alas pre y postacetabulares, apenas separándose un poco en la zona supra-acetabular.

Los vértices craniolaterales son subtriangulares en vista dorsal. Estos están pobremente desarrollados en *Struthio* y *Apteryx*, mientras que en *Rhea* y Casuariiformes, están muy proyectados lateralmente (Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.1-2). Un margen a modo de cresta filosa los delimita lateralmente. En *Struthio* y *Rhea*, su superficie craneal es cóncava, mientras que su superficie caudal es casi plana. Su superficie dorsal es convexa, y entre ambos hay un amplio espacio donde se observan las superficies dorsales de la cresta espinosa del sinsacro. A partir de este punto los iliones se separan en *Struthio* y Casuariiformes, mientras que en *Rhea* y *Apteryx*, los iliones se fusionan dorsalmente. Los vértices craniolaterales no están presentes en Aepyornithiformes (Monnier, 1913; Lamberton 1934).

En Casuariiformes, los vértices craniolaterales son el punto más lateral de la pelvis (Fig. 4.3.2). Sus superficies craneal y caudal son cóncavas, sobre todo la caudal. El margen craneodorsal de estos procesos está definido por una cresta baja pero bien definida que se extiende desde la repisa dorsal del ala preacetabular. Los vértices craniolaterales son más robustos en *Casuaris* que en otras ratites. La superficie dorsal de los procesos craneolaterales es suave y redondeada. En *Casuaris* se observa la cresta espinosa entre ambos procesos, como ocurre en *Struthio*, mientras que en *Dromaius*, la superficie dorsal es

suave y redondeada, continúa entre ambos procesos craneolaterales. En Casuariiformes, estos procesos están más deprimidos dorsoventralmente que en *Rhea*.

En Dinornithiformes, los vértices craneolaterales son caudales al antitrocánter, más aún que en *Apteryx*. Estos son crestas bajas, lateralmente convexas, sobre la superficie dorsal de las alas postacetabulares (Owen, 1879) (Fig. 4.3.1). Estos vértices craneolaterales son semejantes a los presentes en Tinamidae y Lithornithiformes (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014).

Una cresta se extiende entre los vértices craneolaterales y el antitrocánter. En *Struthio*, esta cresta corre de forma dorsocaudal a craneoventral, a diferencia de *Rhea*, que se extiende craneodorsal a centrocaudal, y de Casuariiformes, donde es de orientación dorsoventral (Mivart, 1874; 1877; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.2). Esta cresta es gruesa y divide al ilion en las alas pre y postacetabulares. En *Apteryx* y Dinornithiformes la cresta es tenue y se extiende de forma dorsocaudal a craneoventral (Fig. 4.3.1), más pronunciadamente que en *Struthio*.

En *Struthio*, el ala postacetabular del ilion es subtriangular en vista lateral. Su margen dorsal es recto en la mayoría de su extensión, pero se curva ventralmente hacia su extremo caudal. La superficie dorsal se vuelve más angosta hacia su extremo caudal (Mivart, 1874). La superficie lateral del ala postacetabular es suavemente cóncava en su mitad craneal, mientras que en su mitad caudal es convexa. El ala postacetabular está cruzada por una suave línea intermuscular que corre craneocaudalmente, formando un arco dorsal al margen ventral del ilion. Esta cresta está relacionada al anclaje del *m. iliofibularis*. El margen ventral del ala postacetabular es agudo y la superficie dorsal del ala postacetabular es ancha y sus márgenes medial y lateral corren paralelamente.

En Aepyornithiformes, el ala postacetabular es subtriangular en vista lateral, más alta que en *Struthio* (Lamberton, 1934). En vista dorsal se observa que los procesos postacetabulares están más separados que en *Struthio*, pero menos que en Dinornithiformes (Fig. 4.3.1-2). *Mullerornis* presenta una pelvis más grácil que la de *Aepyornis*, recordando a

la de *Struthio* (Lamberton, 1934). En *Aepyornis*, los iliones son más cortos craneocaudalmente, dorsoventralmente altos y con los procesos postacetabulares más separados entre sí que en *Struthio* o *Mullerornis* (Monnier, 1913).

En *Rhea*, la superficie lateral del ala postacetabular es suavemente cóncava, sobre todo en su mitad craneal (Fig. 4.3.2). Ventralmente, el hueso se expande lateralmente. Caudalmente, esta expansión pierde importancia. El margen ventral se fusiona con el isquion al inicio de su tercio caudal, debido a la presencia de una expansión ventral de contorno subtriangular. Entre ambos huesos existe un amplio foramen ilioisquiádico, el cual tiene su margen craneal redondeado y se angosta caudalmente.

En Casuariiformes, el ala postacetabular del ilion es subtriangular en vista lateral, volviéndose más baja dorsoventralmente hacia su extremo caudal (Fig. 4.3.2). El margen dorsal es convexo. En vista dorsal, la superficie dorsal del ala postacetabular es más robusta que la del ala preacetabular. La superficie dorsal del ala postacetabular de *Casuarius* es más robusta que en *Dromaius*, y se aprecia la cresta espinosa del sinsacro entre ambos iliones, al igual que en *Struthio*. La superficie lateral del ala postacetabular es cóncava. Sin embargo, su extremo caudal muestra una expansión lateral a la altura de la sinostosis ilioisquiádica. Esta expansión es de contorno subcuadrangular, y presenta un pequeño proceso subtriangular en la mitad de su longitud.

En Casuariiformes, el margen lateral de la superficie dorsal del ilion se proyecta lateroventralmente como un borde filoso. Ventral a este margen, el ilion se angosta transversalmente formando un área cóncava longitudinal sobre el margen ventral. El margen ventral es afilado y se proyecta un poco lateralmente. Caudalmente, la sinostosis ilioisquiática, es de contorno subrectangular. Esta se forma por una expansión ventral subtriangular del ilion que contacta con el isquion, definiéndose entre ambos huesos una amplia fenestra ilioisquiática. Esta fenestra es craneocaudalmente extensa y de contorno subrectangular, con el margen caudal levemente agudo (Fig. 4.3.2).

En *Apteryx*, el ala postacetabular del ilion reduce su altura hacia su extremo caudal de forma más pronunciada que otras ratites (Fig. 4.3.1). El margen dorsal es recto o suavemente cóncavo, como ocurre en *Struthio* y *Rhea*. En vista dorsal, los iliones se fusionan y se angostan transversalmente hacia su extremo caudal, recordando a *Rhea* en este aspecto. Su extremo caudal es levemente bilobulado en vista lateral.

Dinornithiformes se distingue del resto de las aves ratites por presentar las alas postacetabulares muy distanciadas entre sí (Owen, 1879; Mivart, 1877), aún más que en Aepyornithiformes (Fig. 4.3.1). Entre ellas se observan las vértebras sinsacrales postacetabulares, las que tienen anchos procesos transversos cuyas superficies dorsales se fusionan entre sí, formando un techo sobre el espacio inter-iliaco en el cual los forámenes intertransverarios son pequeños. En vista ventral, los procesos transversos son anchos y robustos, y entre ellos se forman profundas y amplias concavidades. Esta anatomía es muy similar a la presente en Tinamidae y Lithornithiformes (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014; Nesbitt y Clarke, 2016).

El acetábulo en *Struthio* y *Rhea* es de contorno subcircular, delimitado por una cresta en forma de labio a lo largo de sus márgenes craneal, y dorsal (Fig. 4.3.2). En *Struthio* y Aepyornithiformes, el sinsacro se observa a través del acetábulo (Mivart, 1874; Monnier, 1913; Lamberton, 1934) (Fig. 4.3.1). El pedicelo púbico se proyecta caudoventralmente y exhibe un tubérculo preacetabular, que es de contorno subtriangular y muy agudo, más desarrollado en *Struthio* que en otras ratites.

En Casuariiformes, el acetábulo es de contorno subcircular y el foramen acetabular es proporcionalmente más pequeño que en otras ratites (Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.2). El pedúnculo púbico es de contorno subrectangular y se proyecta ventralmente; es más robusto craneocaudalmente que en *Rhea*. El tubérculo preacetabular es de contorno subtriangular y se proyecta craneolateralmente.

El acetábulo de *Apteryx* es subcircular y está rodeado por un reborde en forma de labio bien definido a lo largo de sus márgenes craneal y dorsal, siendo un poco más bajo en

la zona del pedúnculo isquiático. Este margen también rodea la superficie articular del antitrocánter (Fig. 4.3.1). El pedúnculo púbico es subrectangular se proyecta ventralmente, siendo proporcionalmente más robusto craneocaudalmente que en *Rhea*. Distalmente, el tubérculo preacetabular es un proceso corto y de contorno subtriangular, que se proyecta craneoventralmente. El pedicelo isquiático se extiende ventralmente y es de contorno subtriangular en vista lateral. En Casuariiformes su superficie lateral es cóncava.

El antitrocánter está ubicado dorsocaudalmente al acetábulo y se proyecta caudolateralmente (Mivart, 1874; 1877; Hertel y Campbell, 2007). El antitrocánter de *Apteryx*, Dinornithiformes (Owen, 1879), Aepyornithiformes (Monnier, 1913; Lamberton, 1934) y *Palaeotis* (Mayr, 2014), es proporcionalmente menor en superficie que el acetábulo (Fig. 4.3.1), rasgo compartido con Tinamidae y Lithornithiformes (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014; Mayr, 2014). Por otro lado, *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes, presentan un antitrocánter con una superficie subigual al del acetábulo (Mivart, 1874; 1877) (Fig. 4.3.2).

En *Struthio*, la superficie craneal del antitrocánter es amplia y está dividida por una suave cresta transversal en dos áreas: una dorsal y otra ventral. La cara dorsal es cóncava y de contorno ovoidal, y se expone craneolateralmente. El área ventral es de contorno subtriangular y se extiende desde la base del antitrocánter por toda la superficie lateral del pedicelo isquiático. El margen lateral del antitrocánter es fuertemente convexo.

En Casuariiformes, el antitrocánter tiene su superficie craneal amplia, cóncava, de contorno subrectangular y se expone craneolateralmente (Fig. 4.3.2). El margen lateral del antitrocánter es cóncavo. En vista dorsal, se observa que el margen ventral del antitrocánter se extiende más lateralmente que el margen dorsal. El margen dorsal del antitrocánter de *Casuarius* es amplio y redondeado, mientras que en *Dromaius*, es de contorno subtriangular. El margen dorsal del antitrocánter se expande más lateralmente que el margen ventral, a diferencia de *Dromaius*. El extremo caudal del antitrocánter de Casuariiformes muestra una suave curvatura lateral como en *Struthio*. Esta expansión es subcuadrangular, y presenta un pequeño proceso de contorno subtriangular en la mitad de

su longitud. En Casuariiformes, el antitrocánter está a la misma altura que los procesos craneolaterales del ilion, al igual que en *Struthio*, mientras que en *Rhea*, está ubicado caudalmente.

En *Apteryx*, el antitrocánter se proyecta dorsocaudalmente (Fig. 4.3.1). Su superficie es amplia, subrectangular y cóncava que se expone craneolateralmente. El antitrocánter es de ubicación caudal a los procesos craneolaterales, al igual que en *Rhea*. El pedúnculo isquiático es de contorno subrectangular.

### **Pubis**

El pubis es un hueso alargado y comprimido que se proyecta caudalmente. *Struthio* presenta un pubis y un isquion con una serie de rasgos únicos que los separan de otras ratites. El pubis es de contorno sigmoideo en vista lateral, ventralmente convexo en su mitad proximal, mientras que en su mitad distal se curva craneoventralmente en forma de gancho (Mivart, 1874) (Fig. 4.3.2). En vistas dorsal y ventral, el pubis se presenta muy curvado lateralmente, y es el hueso más lateral de la pelvis, una condición compartida con *Rhea*.

El pubis es robusto en su extremo proximal, es de sección subtriangular y distalmente se comprime en sentido transversal, resultando en un hueso laminar. El proceso obturador está representado por una cresta que se extiende longitudinalmente a lo largo el tercio proximal del pubis (Fig. 4.3.2). Caudalmente se lateraliza y forma un tubérculo lateral redondeado y rugoso. Caudalmente a este tubérculo, la cresta se continúa longitudinalmente sobre el margen ventral del hueso, definiendo un margen ventral filoso. Proximal al tubérculo lateral hay una cresta baja y redondeada sobre la superficie lateral del pubis. Caudal al tubérculo lateral, la superficie lateral del pubis es suavemente convexa, mientras que la superficie medial presenta una leve cresta que se dorsaliza caudalmente, y forma un margen dorsal filoso hacia la sinostosis isquiopúbica. Esta sinostosis ocurre en el

punto de mayor curvatura dorsal del pubis, proximal al desarrollo del proceso en forma de gancho formado por la fusión distal de los pubis.

*Struthio* es la única ave ratite donde el pubis se extiende más distalmente que el isquion (Mivart, 1874) (Fig. 4.3.2). Caudal a la sinostosis con el isquion, el pubis se proyecta en un proceso en forma de gancho que se curva craneoventralmente. En vista lateral, el extremo distal del pubis se expande craneocaudalmente formando un pie púbico bien desarrollado. La expansión craneal es de mayor tamaño y de contorno subtriangular, y es dorsoventralmente comprimida hacia su extremo distal. La expansión caudal es redondeada y no es tan prominente como la craneal. En vista caudal se observa que ambos pubis se fusionan entre sí hacia la mitad distal del pie púbico, siendo la única ave ratite donde hay una sinostosis interpúbica.

En vistas craneal y caudal el pie púbico forma una superficie en forma de cuenco de contorno subtriangular que se aguza distalmente (Fig. 4.3.2). Es convexa caudalmente, y fuertemente cóncava cranealmente. Hacia la mitad distal de la sinostosis interpúbica, la superficie ventral del pubis es plana, y está delimitada lateralmente por crestas longitudinales. Dorsal a esta sinostosis, entre las expansiones caudales del pie púbico se define una cuenca interpúbica larga y de contorno subtriangular.

En *Rhea*, el pubis se arquea ventralmente en vista lateral, mientras que en vistas dorsal y ventral posee un eje de contorno sigmoideo: en su tercio proximal es lateralmente cóncavo, caudalmente se arquea en sentido lateral, proyectándose lateralmente por fuera del resto de los elementos pélvicos (Mivart, 1877) (Fig. 4.3.2). El pubis es cranealmente robusto y de sección subtriangular. Distalmente, se comprime, lo que resulta en un elemento laminar. El proceso obturador del pubis está representado por una cresta que se proyecta dorsomedialmente. En vista dorsal es de contorno sigmoideo, siendo lateralmente convexo en su mitad craneal y medialmente convexo en la caudal. Este proceso se aproxima a cerrar caudalmente el margen ventral del foramen obturador. El proceso obturador del pubis, se extiende distalmente formando una cresta afilada que delimita el

margen dorsal del pubis. Esta cresta se vuelve más alta hacia su extremo distal. La superficie ventral del pubis es plana a lo largo de toda su extensión. Un surco bien marcado se desarrolla desde la superficie medial del tubérculo preacetabular y se extiende durante el tercio proximal del pubis. Una leve expansión medial se observa a la altura del proceso obturador del pubis. El extremo distal del pubis se expande medialmente y se fusiona al proceso terminal del isquion.

El pubis de Casuariiformes se arquea ventralmente en vista lateral, mientras que en vista ventral lo hace en sentido lateral (Fig. 4.3.2). Este hueso no se proyecta más lateralmente que el ilion, a diferencia de *Struthio* y *Rhea*. El extremo proximal del pubis de Casuariiformes es más grácil que en *Rhea*. El cuerpo del pubis es subtriangular en sección hasta su extremo distal, donde exhibe una expansión ventral redondeada y transversalmente comprimida. El proceso obturador del pubis es bajo, y de sección subcircular que se proyecta laterodorsalmente. La superficie ventral del pubis es plana a lo largo de toda su extensión. En su extremo distal los pubis son libres al igual que en *Apteryx* (Mivart, 1877). El extremo distal del pubis se ubica en un nivel más craneal que el extremo distal del isquion, en contraposición con *Struthio* y *Rhea* (Fürbringer, 1888).

En *Apteryx* y Dinornithiformes, el pubis se arquea ventralmente en vista lateral, mientras que en vistas dorsal y ventral lo hace lateralmente. El pubis es el hueso más lateral de la pelvis, al igual que *Struthio*, *Rhea* (Fig. 4.3.1). En su extremo distal los pubis son libres al igual que en Casuariiformes. El extremo distal del pubis se proyecta casi hasta el mismo nivel que el extremo caudal del ilion. El pubis de *Apteryx* es un hueso en forma de varilla delgada que se comprime distalmente, y carece de expansión distal (Mivart, 1877), al igual que en Tinamidae y Lithornithiformes (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014). En Dinornithiformes el pubis es más alto dorsoventralmente y su extremo distal presenta una suave expansión dorsoventral. En *Apteryx* y Dinornithiformes el pubis es de contorno subtriangular en sección, con las superficies lateral plana y la medial con una cresta longitudinal baja que se extiende a la mitad proximal del hueso. En su mitad distal, el pubis

está comprimido. En vista lateral, la mitad proximal del pubis tiene una expansión dorsal baja. En vista dorsal esta expansión define una superficie cóncava con la cresta medial.

### **Isquion**

El isquion de las aves ratites se orienta caudalmente de manera subparalela al pubis. En *Struthio*, muestra un fuerte arqueamiento ventral en vista lateral, mientras que en vista dorsal es recto, divergiendo lateralmente hacia su extremo distal (Mivart, 1874) (Fig. 4.3.2). El extremo proximal del isquion es robusto y de sección subtriangular. El proceso obturador del isquion es de contorno subcuadrangular y robusto, pero menos proyectado ventralmente que en Rheidae y Casuariiformes (Mivart, 1877). El margen caudal del pedúnculo isquiático forma una fuerte cresta que se continúa hasta el margen craneal del proceso obturador. En vista ventral, el proceso obturador es de contorno ovoide y está bien delimitado por un surco que lo rodea mediodistalmente.

El margen dorsal del isquion es redondeado en su cuarto proximal, mientras que distalmente desarrolla una cresta afilada que se expande dorsalmente como una proyección convexa (Fig. 4.3.2). Caudalmente esta cresta se orienta medialmente, y forma el margen medial de la superficie dorsal del isquion en su extremo distal. Desde el margen ventral del proceso obturador se desarrolla distalmente una cresta afilada y bien desarrollada que se extiende longitudinalmente a lo largo del isquion

El extremo distal del isquion en Rheidae y Casuariiformes se proyecta dorsalmente y contacta el ilion, cerrando el foramen ilioisquiático (Fig. 4.3.2). En el resto de las ratites, el extremo distal del isquion es más distante del margen ventral del ilion, formando una abertura ilioisquiática muy amplia dorsoventralmente. Este rasgo está más desarrollado en *Apteryx* y Dinornithiformes, donde el foramen ilioisquiático no está cerrado caudalmente como también ocurre en Tinamidae y Lithornithiformes (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014).

El extremo distal del isquion se expande dorsoventralmente y forma un amplio proceso aliforme de contorno subrectangular que se fusiona al margen dorsal del pubis, formando la sinostosis isquiopúbica. Esta sinostosis está presente en Rheidae y *Struthio*, pero ausente en Casuariiformes, Dinornithiformes y *Apteryx* (Mivart, 1877) (Fig. 4.3.1-2). En vista caudal se ve que la superficie dorsal del isquion se expande lateralmente, formando una repisa. Hacia su margen ventral, la expansión se vuelve más lateral. La sinostosis isquiopúbica define una amplia fenestra isquiopúbica, de contorno ovoide y que se comunica con el foramen obturador cranealmente. El foramen obturador es de contorno ovoide. El pubis de *Struthio* no se fusiona al margen ventral del ilion, por lo que la fenestra ilioisquiática está abierta caudalmente al igual que *Apteryx*, Aepyornithiformes y Dinornithiformes, y a diferencia de Rheidae, y Casuariiformes (Mivart, 1874; 1877) (Fig. 4.3.1-2).

En Rheidae, los isquiones se fusionan entre sí en la mayor parte de su longitud, formando una superficie ósea que impide ver la porción postacetabular del sinsacro en vista ventral (Mivart, 1877) (Fig. 4.3.2). Los isquiones se proyectan posteriormente y en su mitad caudal se arquean dorsalmente. El extremo proximal del isquion es robusto y subtriangular en sección. El proceso obturador del isquion es de contorno cuadrangular y se proyecta ventralmente. El margen caudal del pedúnculo isquiático forma una cresta que se continúa hasta el margen craneal del proceso obturador. El proceso obturador es de contorno arriñonado y está bien delimitado por un surco que lo rodea mediodistalmente.

El margen dorsal del extremo proximal del isquion es una cresta robusta que se lateraliza distalmente y confluye en el margen lateral del hueso (Mivart, 1877) (Fig. 4.3.2). Este margen lateral es muy afilado. El isquion presenta una marcada expansión lateral a partir del segundo cuarto de su longitud. Esta expansión se continúa hasta su extremo distal, donde se desarrollan importantes procesos terminales. Cada proceso terminal es de contorno subrectangular y se curva medialmente. Su margen craneal es muy cóncavo y más dorsal que el caudal, que es plano, o suavemente cóncavo. Lateralmente muestran una expansión en forma de pequeña ala donde contactan y se fusionan con el extremo distal del

pubis. Distal a los procesos terminales, el isquion se extiende un poco más, aguzándose medialmente de forma abrupta.

La superficie dorsal de cada isquion muestra una cresta bien desarrollada y a lo largo de su línea media. Esta cresta es lateral al punto de fusión entre ambos isquiones, definiendo un surco medio dorsal en la sinostosis interpúbica (Mivart, 1877) (Fig. 4.3.2). Estas crestas se van separando entre sí distalmente, a medida que los isquiones se expanden lateralmente. En el tercer cuarto del isquion sobre estas crestas dorsales ocurre la fusión ilioisquiática que define un canal ovoide y estrecho a través del cual pasan las vértebras caudales. Distal a la fusión ilioisquiática, las crestas dorsales continúan separándose hasta el margen distal de cada isquion. Entre ambas crestas se forma una superficie cóncava donde se apoyan los centros vertebrales caudales. La superficie ventral de cada isquion es cóncava. Es de esta forma donde mejor se aprecia la expansión lateral de cada uno de estos huesos, que, al fusionarse forman una estructura en forma de espátula.

En Casuariiformes, el isquion es más alto y ancho en *Casuarius* que en *Dromaius* (Mivart, 1877) (Fig. 4.3.2). Es subparalelo al pubis, y muestra un suave arqueamiento dorsal, no tan notorio como en *Rhea*, mientras que se arquea medialmente. El extremo proximal del isquion es robusto y subtriangular en sección. Los extremos distales de los isquiones contactan al ilion, y no se proyectan más allá del margen caudal del ilion, lo que implica que es reducido longitudinalmente comparado con *Struthio* y *Rhea*, donde se proyecta distalmente al ilion. Los isquiones no se fusionan entre sí, a diferencia de *Rhea*, no se fusionan al pubis como en *Struthio*.

El proceso obturador de Casuariiformes es robusto, de contorno redondeado, y se proyecta craneoventralmente. Su superficie lateral muestra una gran fosa de contorno ovoidal. En vista ventral, el proceso obturador es ancho transversalmente, con una superficie craneoventral redondeada y tuberosa. La superficie lateral del proceso obturador se expande ventralmente formando una quilla afilada. Caudalmente, la superficie ventral es angosta y se continúa con una cresta que define el margen ventral del isquion. La superficie

craneal del proceso obturador presenta un surco transversal muy desarrollado. Este surco es oblicuo, extendiéndose craneolateralmente-caudomedialmente. Este surco se extiende por la superficie medial del proceso obturador, y se define ventralmente por un labio delgado bien desarrollado. Este labio está separado del margen ventral del proceso obturador por una superficie muy cóncava. El margen caudal del pedúnculo isquiático forma una cresta que se continúa hasta el margen craneal del proceso obturador. Ésta es menos definida que en *Rhea*.

La sección del isquion de Casuariiformes es subtriangular en la mayor parte de su extensión. Su margen dorsal presenta una cresta afilada en su línea media que se lateraliza caudalmente. Esta cresta se vuelve más alta hacia la mitad distal del isquion. El margen lateroventral de este hueso también está definido por una cresta afilada, pero ésta es baja y su desarrollo es constante longitudinalmente. El isquion presenta en su extremo distal una importante expansión a modo de pie isquiático, mayor a la presente en el pubis. El pie isquiático es robusto y subtriangular (Fig. 4.3.2). La expansión medial es más lateral que la expansión dorsal. La expansión ventral es de contorno ovoide. Por otro lado, la expansión dorsal del pie isquiático es más corta dorsoventralmente, pero más amplia craneocaudalmente (Mivart, 1877). Dorsalmente se presenta una sinostosis muy importante entre el isquion y el ilion, la que forma el margen caudal de este hueso.

El isquion de *Apteryx* se proyecta caudalmente (Fig. 4.3.1). Es amplio y aliforme, siendo subrectangular y más alto que en otras ratites actuales, asemejándose al isquion presente en Dinornithiformes (Mivart, 1877), Tinamidae y Lithornithiformes (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014). Se proyecta casi paralelo al pubis, arqueándose ventralmente, mientras que se arquea medialmente. Es un hueso muy comprimido, sobre todo en su mitad caudal. El isquion se expande dorsoventralmente hacia su extremo distal. Tanto su superficie lateral como la medial son suavemente convexas. Sus márgenes dorsal y ventral están representados por quillas afiladas. Contacta proximalmente al pedúnculo isquiático del ilion. Los isquiones son libres, sin fusionarse con otros elementos de la pelvis, al igual que en Dinornithiformes, pero a diferencia de *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes (Mivart,

1877). El proceso obturador es apenas una lámina redondeada que se proyecta hacia el pubis, difiriendo notablemente del proceso obturador robusto de otras ratites.

### **Fémur**

En los ratites el fémur es un hueso robusto que mide la mitad de la longitud del tibiotarso, a excepción de *Apteryx*, en donde representa  $2/3$  del mismo, y de *Palaeotis*, donde representa poco un más de la mitad (Peters, 1988). En *Struthio* y Aepyornithiformes, la cabeza femoral se proyecta más proximalmente que el margen dorsal de la cresta trocántérica (Fig. 4.3.3), a diferencia de *Rhea* y Casuariiformes (Fig. 4.3.4-6). Sobre la superficie articular de la cabeza femoral está la fóvea capital, que es muy profunda en *Struthio* y se abre medialmente. En otras ratites esta fosa es menos profunda. En *Apteryx* y Casuariiformes, la cabeza femoral es proporcionalmente pequeña en comparación con *Rhea* y *Struthio* (Worthy et al., 2013; 2014) (Fig. 4.3.5-7).

La superficie articular de la cabeza femoral se distingue del cuello por una cresta que se desarrolla a lo largo de la superficie ventral de la cabeza femoral. Esta es menos extensa en Aepyornithiformes y *Struthio* (Fig. 4.3.3) que en *Rhea* y Casuariiformes (Andrews, 1904; Monnier, 1913; Worthy et al., 2014; Picasso y Mosto, 2016) (Fig. 4.3.4-6). En *Apteryx*, la cresta que define la superficie articular de la cabeza femoral es menos prominente ventralmente que en otras ratites. El cuello femoral de *Apteryx* y Dinornithiformes es dorsalmente cóncavo, a diferencia de otras ratites (Owen, 1879; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.7-8).

El trocánter femoral es ancho y su margen dorsal es redondeado y rugoso. La superficie dorsal es suavemente cóncava en su mitad craneal. En Aepyornithiformes, el trocánter femoral está muy proyectado proximalmente, aún más que en Tinamidae (Andrews, 1904; Monnier, 1913; Lamberton, 1934; Hansford y Turvey, 2018). En la superficie lateral, una amplia cavidad subcircular forma el área de anclaje del *m.*

*iliotrocantericus* (Picasso, 2010). Los Dinornithiformes se distinguen de otras ratites porque esta superficie lateral es muy convexa lateralmente (Owen, 1879).

La cresta trocantérica se proyecta cranealmente con su margen craneal redondeado y levemente curvado medialmente, de modo que su superficie medial es cóncava. La cresta trocantérica es prominente y se desarrolla por aproximadamente  $\frac{1}{4}$  de la longitud proximodistal del fémur. En vista lateral, la cresta trocantérica de *Struthio* y *Rhea* se proyecta proximalmente (Fig. 4.3.3-4), mientras que en Casuariiformes, *Apteryx* y Dinornithiformes esto no sucede, dándole un contorno subcircular al extremo proximal del fémur (Owen, 1879; Worthy et al., 2013; 2014) (Fig. 4.3.5-8). En Dinornithiformes, el margen craneal de la cresta trocantérica se curva medialmente y define una profunda concavidad (Bourdon et al., 2009; Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.3.8). El extremo distal de este margen es muy rugoso.

Caudodistalmente al margen caudal del trocánter femoral, el proceso obturador es un bulto rugoso y de contorno ovoidal, separado de la cresta trocantérica por la superficie de anclaje del *m. obturatorius medialis* (Picasso, 2010; Picasso y Mosto, 2016), la cual es m. Esta superficie es una suave concavidad en *Struthio* y Casuariiformes (Fig. 4.3.3, 6-7), mientras que en *Rhea* (Picasso, 2010; Picasso y Mosto, 2016) (Fig. 4.3.4) y Dinornithiformes (Fig. 4.3.8) es una concavidad profunda y ovoide (Cracraft, 1974). En *Apteryx*, el proceso obturador está más desarrollado que en *Struthio*, *Rhea* y Casuariiformes, es redondeado y su superficie es suave (Worthy et al., 2013) (Fig. 4.3.7). En vista caudal se proyecta lateralmente. En *Struthio* y *Dromaius* hay un gran foramen neumático subcircular de posición medial al proceso obturador (Fig. 4.3.2, 5), el cual está ausente en Dinornithiformes, Aepyornithiformes, *Rhea*, *Casuaris* y *Apteryx*, donde existe una fosa poco definida y perforada por pequeños forámenes (Fig. 4.3.4, 6-8).

El fémur de *Apteryx* es un hueso grácil, en comparación con otras ratites (Worthy et al., 2013). Las epífisis son proporcionalmente más pequeñas con respecto a la diáfisis y no presentan una fuerte expansión transversal presente en otras ratites (Cracraft, 1974) (Fig.

4.3.7). *Palaeotis* también presenta un fémur grácil pero proporcionalmente más corto que el de *Apteryx* (Peters, 1988),

La diáfisis de *Struthio* es más robusta que en *Rhea* y Casuariiformes, con un corte en sección ovoide, transversalmente comprimido. En vista lateral, la diáfisis de *Aepyornis*, *Struthio* y *Dromaius* y Dinornithiformes es recta (Fig. 4.3.3, 5, 8), mientras que está suavemente curvada cranealmente en *Rhea*, *Casuarius* y *Apteryx* (Cracraft, 1974) (Fig. 4.3.4, 6-7) como ocurre también en Lithornithidae y Tinamidae (Houde 1988). Más aún, en vista lateral, el margen craneal de *Struthio* es cóncavo por el desarrollo de una gran cresta precondilar lateral, dando la impresión de que la curvatura es caudal (Fig. 4.3.3). La diáfisis femoral de *Pachystruthio* es proporcionalmente más ancha que en *Struthio* (ver Buffetaut y Angst, 2021), pero sin alcanzar la robustez presente en *Aepyornis*, que se distingue de otras ratites por presentar una diáfisis femoral cuyo diámetro es mayor que el craneocaudal (Monnier, 1913), de modo que es subrectangular en sección.

A lo largo de la diáfisis del fémur se desarrollan numerosas crestas y líneas intermusculares. En *Struthio* (Fig. 4.3.3), sobre la superficie craneal de la diáfisis es notoria una gran y afilada cresta intermuscular craneal que corre por el margen craneolateral del fémur, desde la cresta trocánterica hasta el cóndilo lateral distal, mostrando un mayor desarrollo distal. Esta cresta hace que el margen lateral de la superficie craneal se proyecte más cranealmente que el margen medial. En la superficie medial del fémur, una línea se proyecta craneodistalmente desde el margen craneoventral de la cabeza femoral, extendiéndose hasta el tercio distal de la superficie craneal de la diáfisis. Esta línea intermuscular separa al *m. femorotibialis intermedius* del *m. femorotibialis medialis* (Picasso, 2010). Sobre la superficie caudal del fémur, una muy tenue cresta se dirige distalmente desde la base de la cabeza femoral.

En *Rhea*, *Opisthodactylus* e *Hinasuri* (Picasso y Mosto, 2016; Noriega et al., 2017), la línea intermuscular más proximal se extiende desde el tubérculo del *m. caudofemoralis* en la superficie medial del hueso, y rápidamente se subdivide en dos líneas (Fig. 4.3.4): una

que continúa longitudinalmente en la superficie medial de la diáfisis, y otra que se curva hacia la superficie caudal, encontrándose con la línea intermuscular caudal. En este punto se desarrolla una concavidad poco profunda que contiene al foramen femoral vascular. Distalmente, a diferencia de *Struthio* y Casuariiformes, se extienden dos líneas intermusculares caudales sobre la superficie caudal de la diáfisis: la medial se extiende hasta el cóndilo medial y la lateral hasta la superficie lateral del cóndilo lateral. En la superficie craneal, distal a la cresta trocantérica se desarrolla la línea intermuscular craneal, que se extiende distalmente hasta el último tercio de la diáfisis.

En Casuariiformes las líneas intermusculares son más rugosas que en *Struthio* y *Rhea* (Fig. 4.3.5-6). Una línea intermuscular caudal se extiende desde la base de la cabeza femoral y otra desde el proceso obturador, y se conectan cerca del tercio proximal del fémur, donde se forma un tubérculo rugoso y ovoidal, con una superficie cóncava y el foramen femoral en su interior. Distal a este punto, se desarrolla una única línea intermuscular caudal que, hacia el tercio distal de la diáfisis, se divide en una línea medial y otra lateral: la medial llega hasta la superficie caudal del cóndilo medial, y la lateral hasta el margen craneal del cóndilo caudal, asemejando a *Rhea* en ese aspecto. En la superficie craneolateral del fémur una línea tenue y baja se extiende desde el cóndilo lateral hasta la sección media de la diáfisis.

Las líneas intermusculares de la diáfisis de *Apteryx* son más tenues que en ratites de mayor tamaño (Fig. 4.3.7). La línea intermuscular caudal se vuelve más robusta distalmente y forma una pequeña quilla rugosa proximal al foramen femoral. El foramen femoral está rodeado por suaves líneas y distalmente, la línea intermuscular caudal se divide en la línea lateral y la medial. En la superficie caudal, en la base de la cresta trocantérica se desarrolla otra leve cresta que se extiende distalmente, encontrándose con la línea intermuscular caudal en la sección media de la diáfisis.

En la superficie lateral de la porción proximal de la diáfisis hay un par de líneas intermusculares que corren subparalelas desde la faceta de anclaje del *m. iliotrocantericus*

hasta la línea intermuscular caudal (Picasso, 2010). Esta cresta contacta el extremo distal de la rugosidad caudal del fémur, y distalmente continúa hasta el margen caudal del cóndilo medial. Poco antes de que esta cresta caudal llegue al cóndilo medial, una suave línea intermuscular se dirige laterodistalmente sin contactar al cóndilo lateral.

El extremo distal del fémur de *Struthio*, Rheidae, Casuariiformes, Dinornithiformes y Aepyornithiformes posee cóndilos cuyo desarrollo es asimétrico, siendo el cóndilo lateral significativamente mayor que el medial (Owen, 1879; Monnier, 1913; Cracraft, 1974; Boles, 2001; Picasso 2010; Worthy et al., 2014; Noriega et al., 2017) (Fig. 4.3.3–6, 8). En vista distal, el cóndilo medial tiene un contorno subtriangular, expandiéndose transversalmente hacia su extremo caudal. En Rheidae (Fig. 4.3.4), y sobre todo en *Struthio* (Fig. 4.3.3), el margen distal de este cóndilo es aplanado distalmente en relación a otras ratites (Cracraft, 1974). El margen caudal es más angosto en *Struthio* que en *Rhea* y Casuariiformes, y no presenta una proyección lateral hacia la fosa flexora, sino que es suavemente redondeado y la fosa flexora es poco profunda y de contorno subtriangular. En vista caudal, el cóndilo medial de *Struthio* es redondeado, mientras que en *Rhea* presenta una pequeña proyección lateral que cierra brevemente la fosa extensora. Sobre la superficie caudal del fémur, la cresta proximal del cóndilo medial es muy robusta y rugosa, y su margen caudal se proyecta medialmente, formando un labio que rodea la fosa poplíteica medialmente.

En *Apteryx* los cóndilos distales del fémur son subiguales en extensión distal (Cracraft, 1974; McGowan, 1979) (Fig. 4.3.7), similar a Lithornithiformes (Houde 1988), siendo el cóndilo lateral apenas más distal que el medial. En otros ratites el cóndilo lateral se proyecta notablemente más distalmente que el medial y se expande más craneocaudalmente. Su margen craneal se proyecta más cranealmente que en otras ratites. Su superficie craneal se extiende proximalmente en la cresta supracondilar, continuando con la línea intermuscular craneal. La superficie lateral del cóndilo lateral es cóncava cranealmente a la cresta tibiofibular. En vista distal el cóndilo lateral presenta una gran y profunda fosa tendinosa del *m. tibialis cranialis*. Craneal a esta fosa el cóndilo lateral es de

contorno subtriangular y transversalmente comprimido. Caudalmente el cóndilo lateral es más amplio y se divide en las crestas fibular y tibiofibular.

En *Apteryx*, el cóndilo lateral es más grácil en comparación con otras ratites, con un ancho transversal subigual al del cóndilo medial (Cracraft, 1974) (Fig. 4.3.7). Su margen distal es redondeado. Un surco transversal profundo cruza la superficie distal del cóndilo lateral que, en vista lateral, este surco se observa como una leve escotadura en el margen distal del cóndilo lateral.

En Casuariiformes, el extremo craneal del cóndilo medial se proyecta más proximalmente que en otras ratites (Worthy et al., 2014) (Fig. 4.3.5-6). La superficie medial del cóndilo medial tiene un suave tubérculo de contorno subrectangular que la divide en una porción craneal, que es mayor, y una caudal. En vista medial, el cóndilo medial se extiende caudal y cranealmente. En vista craneal, las expansiones craneal y caudal de este cóndilo se proyectan medialmente.

La cresta tibiofibular de *Apteryx*, Dinornithiformes y Aepyornithiformes es más ancha que en el resto de las ratites, donde su margen distocaudal forma una quilla robusta (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.7-8). En *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes, la cresta tibiofibular se proyecta más caudalmente que la cresta fibular (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.3-6). En vista caudal, la cresta tibiofibular es ancha y de contorno subtriangular, expandiéndose transversalmente hacia su extremo proximal. En vista lateral, su margen caudal es redondeado. La cresta tibiofibular de *Opisthodactylus* se proyecta más lateralmente que en *Rhea* (Noriega et al., 2017).

La cresta fibular está muy desarrollada, y se proyecta distalmente al mismo nivel que el margen distal del cóndilo lateral en *Struthio* y Casuariiformes (Fig. 4.3.3, 5-6), mientras que en Rheidae es más proximal (Cracraft, 1974; Noriega et al., 2017) (Fig. 4.3.4). En vista lateral, es amplia y ovoidal, con una superficie lateral globosa. El margen caudal de la cresta fibular es subparalelo al de la cresta tibiofibular, pero sin alcanzar su extensión caudal. Entre las crestas fibular y tibiofibular, la tróclea fibular es amplia y profunda. En

vista caudal, la cresta fibular es de contorno subrectangular. La superficie lateral proximal de la cresta fibular es rugosa, surcada por numerosas cicatrices para el anclaje del *m. gastrocnemius lateralis*. En Casuariiformes, la cresta fibular es más desarrollada que en *Rhea* y se proyecta más lateralmente que en *Struthio* (Boles, 2001; Worthy et al., 2014) (Fig. 4.3.3-6). En vista distal, la cresta fibular es ovoidea, con una concavidad que la separa del resto de la superficie lateral más craneal del cóndilo lateral, distinguiéndose de otras ratites, donde esta superficie es continua. En *Apteryx*, la cresta fibular se desarrolla más cranealmente que en otras ratites, por lo que la tróclea tibiofibular es más amplia craneocaudalmente (Cracraft, 1974) (Fig. 4.3.7). En Dinornithiformes, el margen caudal de la cresta fibular se curva proximalmente, definiendo un surco proximal (Bourdon et al., 2009; Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.3.8). En Aepyornithiformes, el margen caudal de la cresta fibular es muy caudal y su margen distal coincide con el del cóndilo lateral, de modo que la tróclea tibiofibular es poco profunda (Andrews, 1904; Monnier, 1913). En Aepyornithiformes, el cóndilo lateral tiene una fosa profunda sobre su superficie lateral, justo cranealmente a la cresta tibiofibular.

El surco intercondilar es amplio y muy bien desarrollado, y en *Struthio* define un ángulo de 90° aproximadamente entre el margen distal del cóndilo medial y el margen medial del cóndilo lateral, mientras que en *Rhea* y Casuariiformes es un ángulo un poco menor (Fig. 4.3.3-6). El surco patelar de las ratites es estrecho y profundo, sobre todo en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes, donde está definido lateral y medialmente por crestas supracondilares bien desarrolladas (Cracraft, 1974; Worthy et al., 2014; Noriega et al., 2017). *Palalotis*, Geranoididae (Mayr, 2015; 2019) y Eogruidae (Mayr y Zelenkov, 2021) también presentan un surco patelar profundo, pero al igual que en *Apteryx* y *Aepyornis*, carece de fuertes crestas que lo rodeen. El surco patelar de *Struthio*, *Aepyornis*, *Apteryx* y Eogruidae (Monnier, 1913; Cracraft, 1974; McGowan, 1979; Mayr y Zelenkov, 2021) es subvertical (Fig. 4.3.3, 7), mientras que en Dinornithiformes, Rheidae y Casuariiformes es oblicuo (Fig. 4.3.4-6, 8), con su extremo proximal más lateral que el distal. Sobre la

superficie distal se desarrolla una gran y profunda fosa para la anclaje del *lig. cruciati cranialis*, que perfora la superficie medial del cóndilo lateral.

Sobre la superficie caudal del fémur, proximal al surco intercondilar, hay una muy profunda fosa poplítea. Esta es subtriangular y especialmente amplia en Dinornithiformes, Aepyornithiformes y Rheidae (Fig. 4.3.4, 8). En la superficie caudal, proximal a la tróclea distal del fémur, la fosa poplítea y es obliterada levemente en su margen mediodistal por el cóndilo medial. En *Apteryx*, la fosa poplítea es ovoidal y menos profunda que en otras ratites. Esta fosa es menos profunda en *Struthio* que en *Aepyornis*, *Rhea* y Casuariiformes (Picasso 2010; Worthy et al., 2014; Noriega et al., 2017) (Fig. 4.3.4-6). En *Struthio* (Fig. 4.3.3) y sobre todo en *Pachystruthio*, la fosa es más medial que en Rheidae y Casuariiformes, (Buffetaut, 2023), rasgo que también presenta un Eogruidae indeterminado de Mongolia (Mayr y Zelenkov, 2021). En *Aepyornis* la fosa poplítea del fémur es una concavidad muy grande y profunda, que se extiende proximalmente hasta la mitad de la longitud del fémur. Es cóncava desde su margen proximal, diferente de otras ratites, donde se vuelve gradualmente profunda hacia su extremo distal. Su margen dorsomedial está definido por la cresta caudal medial, que es más rugosa que en otras ratites incluso *Mullerornis* (Andrews, 1904). El cóndilo medial no oblitera caudalmente a la fosa poplítea.

### **Tibiotarso**

Las aves ratites poseen una cresta cnemial craneal fuertemente proyectada proximalmente (Fig. 4.3.9-10). El margen proximal de la cresta cnemial en *Struthio* y Rheidae está levemente expandido lateromedialmente, mientras que sus márgenes craneal y ventral forman una cresta aguda de orientación caudomedial (Fig. 4.3.9-12), la que está ausente en Casuariiformes y *Apteryx* (Fig. 4.3.13-15). En *Apteryx* la proyección craneal de la cresta cnemial craneal es relativamente menor a la presente en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes. En *Apteryx*, Rheidae y Casuariiformes en vista lateral la cresta es de contorno subtriangular, con su margen dorsal levemente cóncavo, mientras que en *Struthio*,

este margen es recto. Distalmente, esta cresta se reduce significativamente y no se extiende más allá de la epífisis proximal del hueso. La superficie medial de la cresta cnemial craneal que constituye el área de anclaje del *m. gastrocnemius pars medialis* (Picasso, 2010) es amplia. Esta superficie es proximodistalmente mayor en *Apteryx* que en *Struthio*, *Rhea* y Casuariiformes. *Opisthodactylus* presenta una cresta cnemial más proyectada proximalmente que *Rhea* (Noriega et al., 2017). En *Apteryx*, Dinornithiformes y *Aepyornis*, la cresta cnemial craneal se proyecta craneolateralmente, de modo que su superficie medial se expone cranealmente y su margen craneal es más lateral que la superficie articular del tibiotarso (Owen, 1879; Monnier, 1913; McGowan, 1979) (Fig. 4.3.9-10, 15-16). *Mullerornis*, también presenta la cresta cnemial proyectada lateralmente, pero en menor medida que en *Aepyornis*, ubicándose en una posición más central en la diáfisis (Andrews, 1904). El margen lateral de la cresta cnemial craneal es suavemente cóncavo en Aepyornithiformes, *Struthio* y *Diogenornis* (Andrews, 1904; Monnier, 1913; Alvarenga, 1983), muy cóncavo en *Rhea* y *Opisthodactylus* (Noriega et al., 2017), y convexo en Casuariiformes, *Apteryx* y Dinornithiformes (Owen, 1879).

La cresta cnemial lateral se proyecta lateralmente y su desarrollo es muy variable dentro de las ratites. En *Struthio* (Fig. 4.3.9-10) y *Apteryx* (Fig. 4.3.15) es un proceso de contorno subrectangular que se proyecta lateroventralmente, se lo observa en vista medial, distal al margen ventral de la cresta cnemial lateral. En *Rhea* (Fig. 4.3.12), esta cresta está menos desarrollada que en *Struthio*, mientras que en Casuariiformes se proyecta lateralmente, hasta alcanzar el nivel del margen lateral del proceso fibular (Fig. 4.3.13-14). En *Apteryx*, Dinornithiformes y Aepyornithiformes, la cresta cnemial lateral se extiende más lateralmente que el proceso fibular (Owen, 1879; Andrews, 1904; Monnier, 1913; McGowan, 1979) (Fig. 4.3.15-16), como ocurre en Tinamidae y Lithornithiformes (Houde, 1988). La cresta cnemial lateral de *Struthio* y *Rhea* está ubicada más caudalmente que en Casuariiformes, mientras que Aepyornithiformes, *Apteryx* y Dinornithiformes, es de posición más craneal (Owen, 1879; Andrews, 1904; Cracraft, 1974) (Fig. 4.3.9-20, 15-16). Esto implica que, en estas últimas aves, el surco patelar sea poco profundo en comparación

con *Struthio* y Rheidae (Fig. 4.3.9-12). En *Opisthodactylus*, la cresta cnemial lateral es más craneal que en *Rhea* (Noriega et al., 2017). En *Apteryx* y Dinornithiformes (Owen, 1897), la cresta cnemial lateral reduce su expansión lateromedial gradualmente hacia la diáfisis, difiriendo del resto de las ratites donde se forma una concavidad (Fig. 4.3.15-16).

El surco intercnemial es cóncavo, sobre todo distalmente. Su expansión transversal se relaciona a la proyección lateral de la cresta cnemial lateral, por lo que es más amplio en *Apteryx*, Dinornithiformes y Aepyornithiformes, donde esta cresta está más desarrollada (Owen, 1879; Andrews, 1904; Monnier, 1913; Cracraft, 1974; McGowan, 1979) (Fig. 4.3.9-12). Caudal a la cresta cnemial lateral, la cresta cnemial es más ancha. Esta porción es muy angosta en *Rhea* y *Opisthodactylus* (Noriega et al., 2017), mientras que en *Struthio* se vuelve más ancha caudalmente. Casuariiformes, *Apteryx* y Dinornithiformes (Owen, 1879) presentan la base de la cresta muy ancha proximalmente, en especial estos dos últimos (Fig. 4.3.9-10, 13-16), asemejando a la condición presente en Tinamidae y Lithornithidae (Cracraft, 1974; Alvarenga, 1983; Bourdon et al., 2009; Worthy y Scofield, 2012).

*Apteryx*, Dinornithiformes y Aepyornithiformes exhiben una cresta patelar bien desarrollada entre las dos crestas cnemiales (Fig. 4.3.9-10, 13-15), como ocurre en Tinamidae y Lithornithiformes (Owen, 1879; Andrews, 1904; Monnier, 1913; Houde, 1988). En el resto de las ratites, esta cresta no está diferenciada, de modo que en vista craneal se define una concavidad proximal entre ambas crestas cnemiales (Cracraft, 1974).

Caudalmente a la cresta cnemial lateral, la incisura tibial es una concavidad craneocaudal corta en *Struthio*, *Rhea* y *Opisthodactylus* (Noriega et al., 2017), mientras que es muy amplia en Casuariiformes, *Apteryx* y Dinornithiformes (Owen, 1879). Cranealmente a la superficie articular proximal del tibiotarso, hay una superficie más distal que el margen proximal de la cresta cnemial lateral que recibe a la cresta tibiofibular del fémur. Esta superficie es cóncava y de contorno subtriangular en *Struthio*, en *Rhea* es un poco más ancha en su mitad caudal, y en Casuariiformes es muy amplia. En *Apteryx* y Dinornithiformes esta superficie no está diferenciada (Owen, 1879; McGowan, 1979).

El proceso fibular es ovoidal en vista proximal. En *Apteryx* y Dinornithiformes (Owen, 1879) es ovoide y se proyecta caudolateralmente (Fig. 4.3.9-10, 15-16), siendo más largo que en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes (Fig. 4.3.9-14). La superficie proximal del proceso fibular es cóncava en *Struthio*, oblicua en Rheidae, y convexa en el resto de las ratites, las que comparten este rasgo con Tinamidae. En vista caudal, el proceso fibular forma un ángulo con la diáfisis en todas las ratites menos *Apteryx*, en el cual se reduce su tamaño gradualmente. También se observa que el margen medial del proceso fibular se proyecta más proximalmente que la superficie articular del tibiotarso.

El proceso fibular y el extremo craneal de la superficie articular del tibiotarso están separados caudalmente por un área interarticular que es poco profunda en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes (Cracraft, 1974; Picasso, 2010; Noriega et al., 2017) (Fig. 4.3.9-14), pero es más profunda en *Apteryx* asemejándose (Fig. 4.3.15) a Tinamidae y Lithornithiformes (Owen, 1879; Monnier, 1913; McGowan, 1979; Houde, 1988). En *Aepyornis*, no hay área interarticular diferenciada (Fig. 4.3.9-10). La superficie articular proximal del tibiotarso es de contorno subcircular y aplanada. Inmediatamente distal a la fosa interarticular hay un área cóncava y neumatizada. La superficie articular proximal del tibiotarso es más amplia transversalmente en *Aepyornis*, *Struthio* y Rheidae que en Casuariiformes, Dinornithiformes y *Apteryx*.

La diáfisis del tibiotarso es recta y en su superficie lateral se ubica la cresta fibular, que es baja, ancha y rugosa y recorre la diáfisis longitudinalmente. La diáfisis de las ratites es subcircular u ovoide en sección, salvo en *Aepyornis* donde es craneocaudalmente comprimida (Andrews, 1904; Monnier, 1913; Hansford y Turvey, 2018). En *Aepyornis* y *Mullerornis*, la diáfisis se expande mucho lateromedialmente hacia su extremo distal hasta tal punto que la tróclea distal es medial al margen lateral de la diáfisis (Andrews, 1904; Monnier, 1913). *Struthio* y *Casuarius* presentan diáfisis más robustas que *Dromaius* y Rheidae (Fig. 4.3.9-10). La cresta fibular se desarrolla sobre la mitad proximal del tibiotarso, siendo más fuerte proximalmente. Un surco suave corre paralelo al margen caudal de la mitad proximal de la cresta fibular. Hacia la mitad de su longitud, el surco que

corre paralelo a la cresta fibular la interrumpe, dirigiéndose craneodistalmente. Es en este punto donde el surco presenta su mayor desarrollo, siendo amplio y cóncavo. Distalmente, el surco continúa paralelamente al margen craneal de la cresta fibular.

Excepto en *Apteryx*, en el resto de las ratites, hay una cresta que se extiende distalmente desde la base de la cresta cnemial (Fig. 4.3.9-10). En *Struthio* y Casuariiformes, esta cresta se extiende hasta casi alcanzar el extremo distal del tibiotarso (Fig. 4.3.11, 13-14). En *Rhea*, en cambio, esta cresta no llega tan distalmente y es menos prominente (Fig. 4.3.12). En Aepyornithiformes y Dinornithiformes, la cresta cnemial craneal se proyecta lateralmente, por lo que la cresta que la continúa distalmente cruza la superficie craneal del tibiotarso hasta el margen medial del surco extensor (Owen, 1879; Andrews, 1904; Monnier, 1913) (Fig. 4.3.9-10). En *Struthio*, hay otra cresta, más tenue, y subparalela a la cresta medial. Cerca del extremo distal, sobre la superficie caudal de la diáfisis, se observa una suave cicatriz oblicua con orientación lateroproximal-mediodistal.

El surco extensor se desarrolla en la mitad medial del cuarto distal de la diáfisis, y se vuelve más profundo distalmente (Fig. 4.3.9-10). En *Apteryx*, este surco es muy profundo distalmente y a sus lados los tubérculos retinaculares están más desarrollados que en otras ratites (Fig. 4.3.15). En *Struthio* y Aepyornithiformes, el surco extensor es menos profundo que en Rheidae y Casuariiformes y los tubérculos retinaculares están menos desarrollados (Andrews, 1904; Monnier, 1913; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009; Agnolín, 2017) (Fig. 4.3.9-14). En Dinornithiformes, Palaeotididae y Eogruidae, el puente supratendinoso está bien desarrollado como ocurre en muchas Neoganthae (Owen, 1879; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009; Worthy y Scofield et al., 2012). El resto de las ratites carece de un puente supratendinoso osificado (Fig. 4.3.9-10, 15, 17).

Proximal a la tróclea distal se define, entre ésta y la diáfisis del tibiotarso, una fosa ovoidal y profunda. Proximal a ésta se desarrolla el proceso pretibial. Su superficie proximal es la más proyectada cranealmente, siendo fuerte y robusta. Este proceso es

subtriangular y transversalmente ancho y en *Struthio* está más desarrollado que en otras ratites (Fig. 4.3.9-11). Lateral al proceso pretibial hay una fosa subcircular muy profunda.

Proximal al cóndilo medial está el epicóndilo medial. Éste es una cresta baja en Dinornithiformes, *Apteryx*, *Palaeotis* y Eogruidae (Owen, 1879; Cracraft, 1974; Houde y Haubold, 1987; McGowan, 1979; Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2021) (Fig. 4.3.9-10, 17). En Aepyornithiformes, *Diogenornis* y *Struthio* es una proyección medial subrectangular baja (Fig. 4.3.9-11, 17), pero en Rheidae y Casuariiformes presenta una expansión proximodistal mucho mayor (Andrews, 1904; Monnier, 2013; Cracraft, 1974; Alvarenga, 1983; Picasso, 2010; Agnolín, 2017; Worthy et al., 2014; Hansford y Turvey, 2018) (Fig. 4.3.9-10, 12-14, 17). En vista medial se observa que caudalmente al epicóndilo se ubica el área de anclaje del *lig. collaterale longum* que tiene forma de gota, cuyo vértice se orienta proximalmente. El cóndilo lateral presenta una fosa colateral poco profunda en su cara lateral. Por otra parte, en la cara medial del cóndilo medial, se observa una fosa colateral falciforme, que sigue la curvatura del cóndilo. Proximal a los cóndilos hay una eminencia intercondilar subcuadrangular.

El extremo distal del tibiotarso muestra una tróclea muy bien definida (Fig. 4.3.9-10, 17). El cóndilo lateral es más alto que el medial y este último se extiende más cranealmente. Esta extensión craneal está más desarrollada en *Apteryx*, Dinornithiformes (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009), y también en Eogruidae (Zelenkov y Kurochkin, 2015) (Fig. 4.3.9-10, 15-17). Asimismo, el cóndilo medial se ubica más medialmente que el margen medial de la diáfisis, mientras que el cóndilo lateral continúa el margen lateral de la misma. La tróclea distal es más baja en *Remiornis* y Aepyornithiformes que en el resto de las ratites (Andrews, 1904; Monnier, 1913; Martin, 1992; Rasmussen et al., 2001; Agnolín, 2017; Hansford y Turvey, 2018) (Fig. 4.3.9-10, 17).

En vistas lateral y medial, los cóndilos están más desarrollados cranealmente que caudalmente (Fig. 4.3.17). El cóndilo lateral presenta una fosa colateral bien definida y subcircular en su cara lateral, sobre todo en su mitad craneal. Por otra parte, en la cara

medial del cóndilo medial, se observa una fosa colateral falciforme muy profunda, que sigue la curvatura del cóndilo, mucho más profunda en Aepyornithiformes, *Struthio*, Rheiformes y Casuariiformes que en otras paleognatas (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.17I-N).

El margen distal del cóndilo medial tiene una escotadura en la mayor parte de las ratites, con la excepción de Rheidae y Casuariiformes, recordando al estado presente en Tinamidae (Fig. 4.3.17B, L-M). Esta escotadura fue señalada por Mayr (2019) como un rasgo compartido entre *Palaeotis*, Geranoididae y Eogruidae. Sin embargo, también está presente, aunque en menor desarrollo, en *Apteryx*, Dinornithiformes, *Diogenornis* (Agnolín, 2017), *Struthio* y *Aepyornis* (Fig. 4.3.17D-E, I-K). En este último taxón, esta escotadura está más desarrollada que en cualquier otra ratite, siendo una concavidad distal craneocaudalmente larga y profunda, que le da un contorno subrectangular o en forma de “bota” al cóndilo medial en vista medial (Fig. 4.3.17).

La superficie caudal de los cóndilos distales forma la tróclea cartilaginosa tibial. Ésta es proximodistalmente baja en *Apteryx*, Dinornithiformes, *Remiornis*, Aepyornithiformes y *Diogenornis* (Owen, 1879; Andrews, 1904; McGowan, 1979; Alvarenga, 1983; Martin, 1992), mientras que es más alta en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes (Cracraft, 1974; Worthy et al., 2014; Noriega et al., 2017) (Fig. 4.3.9-17D-E, H-M). La cresta tibial craneal de *Struthio* y Rheidae se proyecta más caudalmente que en otras ratites, donde la proyección es poca o nula, como ocurre en Tinamidae (Cracraft, 1973; Alvarenga, 1983; Houde, 1988; Worthy et al., 2014; Agnolín, 2017).

La tróclea distal del tibiotarso de *Apteryx* muestra un surco intercondilar craneal muy profundo en comparación con otras ratites (Fig. 4.3.15, 17D). *Palaeotis*, *Galligeranoides* y Eogruidae también presentan una anatomía semejante a la de *Apteryx* (Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2021), que es semejante a la presente en Tinamidae y Lithornithidae (Houde, 1988). Los Dinornithiformes tienen una incisura intercondilar

craneal menos profunda y más amplia, pero más desarrollada que en *Struthionidea* (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009; Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.3.9-10, 16-17). En este último grupo la fosa intercondilar craneal es poco profunda y está expandida lateromedialmente, adoptando un contorno en forma de carretel (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009). El surco intercondilar distal es amplio y poco profundo, siendo más ancho en *Aepyornithiformes* y *Struthio* que en *Casuariiformes*, y *Rhea*.

### **Fíbula**

La cabeza fibular es la porción más proximal y más desarrollada craneocaudal de la fíbula. Su superficie lateral es rugosa e irregular, y su margen caudal se proyecta en sentido proximocaudal. Su margen craneal es de contorno subtriangular y un poco proyectado cranealmente. La parte craneal del margen proximal es más distal que la región caudal. Esto define una concavidad proximal en vista lateral. La parte caudal de la cabeza fibular es redondeada. Distalmente, la superficie lateral de la cabeza fibular presenta dos concavidades: una de menor tamaño y contorno subcircular, ubicada ventral al extremo caudal de la cabeza fibular, y otra mayor, ubicada en la base. En *Struthio*, la cabeza fibular es muy extensa proximodistalmente en comparación con otras aves ratites (Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.11). En *Rheidae*, la porción caudal de la cabeza fibular es masiva y redondeada, siendo la parte más robusta del hueso (Bourdon et al., 2009; Noriega et al., 2017) (Fig. 4.3.12). Craneodistalmente hay un suave tubérculo de contorno subcircular.

En *Casuariiformes*, el margen craneal de la cabeza fibular es de contorno subrectangular, y exhibe un pequeño tubérculo que lo limita distalmente (Bourdon et al., 2009). La superficie craneal de la cabeza fibular es robusto transversalmente, y presenta un tubérculo subtriangular que se proyecta lateralmente (Fig. 4.3.13-14). El extremo caudal de la cabeza fibular se curva ventralmente como un gancho. La superficie lateral de la porción caudal es convexa y redondeada, mientras que la porción craneal es muy cóncava. Distal a la superficie caudal convexa, un suave surco la separa de un proceso caudal amplio que se

proyecta caudalmente. En vista caudal, este proceso define una cresta filosa en el margen caudolateral del hueso.

En *Apteryx* y Dinornithiformes, la superficie proximal de la cabeza fibular es plana, en lugar de ser redondeada como en otras ratites (Fig. 4.3.15-16). En *Apteryx*, el margen craneal de la cabeza fibular presenta un tubérculo craneal aplanado y de contorno subcuadrangular (McGowan, 1979; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.15). Este tubérculo se proyecta lateralmente. En *Apteryx*, el margen caudal de la cabeza fibular se proyecta caudalmente como un proceso subrectangular, mientras que en *Emeus* es un proceso angosto y subtriangular (Fig. 4.3.16). Este proceso se curva distalmente hacia su margen caudal, pero en menor medida que en Casuariiformes. La cabeza fibular de Dinornithiformes es la más ancha lateromedialmente de todas las ratites (Fig. 4.3.16).

En *Struthio*, la superficie medial de la cabeza fibular es muy cóncava. Su superficie proximal es muy rugosa, así como la superficie cercana al margen craneal. Distalmente, la cabeza fibular presenta una profunda concavidad, cruzada transversalmente por varias crestas bajas (Fig. 4.3.11). Una corta cresta transversal se desarrolla sobre la superficie caudal, y limita proximalmente una concavidad subcircular y profunda, más pequeña en *Struthio* que en *Rhea* y Casuariiformes (Fig. 4.3.11-14).

En *Rhea* y Casuariiformes, la superficie medial de la cabeza fibular presenta una gran cresta que se desarrolla oblicuamente en dirección proximocaudal-craneodistal. La cresta es más prominente caudalmente. En *Rhea* es alta, rugosa y se curva un poco ventralmente (Fig. 4.3.11), mientras que en Casuariiformes se proyecta caudalmente formando un proceso digitiforme (Fig. 4.3.13-14). Dorsal a esta cresta se diferencia una amplia área cóncava, que ocupa la mayor parte de la superficie del proceso caudal de la cabeza fibular. Distal a la cresta se desarrolla un área cóncava, que es más profunda en la superficie caudal de la cabeza fibular. El margen lateral de esta concavidad define un labio. Proximalmente, este labio se une a la cresta transversal, limitando el margen ventral de la superficie proximal de la cabeza fibular. Cranealmente, esta cresta transversal se vuelve una

leve muesca, que se curva distalmente hasta contactar con un tubérculo craneal ovoide. La parte craneal de la superficie medial de la cabeza fibular es plana y rugosa.

La superficie medial de la cabeza fibular presenta una suave cresta que se desarrolla oblicuamente desde la expansión caudal hasta el extremo proximal de la faceta tibial. Esta cresta es mayor proximalmente, donde se proyecta caudalmente formando un proceso digitiforme. Entre esta cresta y la cresta caudolateral se ubica la superficie caudal de la cabeza fibular, que es de contorno subrectangular y cóncava. Dorsal y craneal a esta cresta caudal se observa una amplia área subtriangular y suavemente cóncava, que ocupa la mayor parte de la superficie medial de la cabeza fibular. Ésta es de contorno semilunar en vista proximal, como ocurre en *Struthio*.

En *Struthio*, la cabeza fibular es más ancha en su mitad caudal, donde ocurre la mayor proyección proximal (Fig. 4.3.11), distinguiéndose de la condición presente en *Rhea* (Fig. 4.3.12). El margen lateral de la superficie proximal presenta una cresta baja que recorre el segundo cuarto más craneal, sin mostrar el desarrollo presente en *Rhea* y Casuariiformes (Fig. 4.3.12-14).

En *Rhea*, la cabeza fibular es subrectangular en vista proximal (Fig. 4.3.12). El margen lateral de la superficie proximal presenta una cresta que recorre su tercio medio. La cabeza fibular está transversalmente expandida caudalmente, sobre todo por el desarrollo de la cresta medial transversal. La superficie craneal de la cabeza fibular es rugosa, cranealmente subrectangular, y suavemente convexa.

En vista proximal, la fibula de Casuariiformes presenta una constricción transversal que separa el margen craneal de la gran expansión caudal de la cabeza fibular (Fig. 4.3.13-14). Hacia el margen craneal, éste es de contorno subtriangular, siendo plano cranealmente, mientras que la expansión caudal es reniforme, siendo convexa lateralmente y cóncava medialmente.

El tubérculo craneal suboval se ubica distalmente a la cabeza fibular y desde este, se define distalmente el margen craneomedial de la fibula. Este margen es una cresta robusta en la porción más proximal de la diáfisis. En vista lateral se observa que su punto distal forma un margen cuadrangular.

El cuerpo fibular de *Apteryx* y Dinornithiformes es más robusto que en *Struthio*, *Rhea* y Casuariiformes. La superficie lateral del cuerpo fibular presenta el tubérculo del *m. iliofibularis*. En *Struthio*, éste está muy desarrollado, y presenta una gran proyección caudolateral (Fig. 4.3.11). Su superficie lateral es ovoide y rugosa y su margen proximal está proyectado proximalmente, en forma de un gancho corto. Su margen caudal está más proyectado lateralmente que el craneal, que es suave. En *Rhea* y Casuariiformes, este proceso no presenta una gran proyección caudal, pero sí tiene un importante desarrollo longitudinal, abarcando la sección medio-distal del cuerpo fibular (Fig. 4.3.12-14). En *Emeus*, el tuberculo del *m. iliofibularis* es una cicatriz baja y rugosa (Fig. 4.3.16). En *Apteryx*, el tubérculo para el *m. iliofibularis* está en la porción distal del cuerpo fibular. (Fig. 4.3.15). Desde el margen craneal del tubérculo del *m. iliofibularis* se desarrolla una fina cresta que define el margen craneolateral a lo largo de la espina fibular. En Casuariiformes, el cuerpo fibular es liso, sólo portando la cresta que define el contacto con la tibia. En *Casuaris*, el cuerpo fibular es más robusto que en *Dromaius*, sobre todo en la porción que articula con la tibia. En *Apteryx*, el tubérculo para el *m. iliofibularis* se desarrolla en la porción distal del cuerpo fibular. En *Apteryx* y Dinornithiformes, el cambio entre el cuerpo fibular y la espina fibular es más gradual que en otras ratites, donde hay una fuerte constricción (Fig. 4.3.15-16).

### **Tarsometatarso**

El extremo proximal del tarsometatarso de las ratites se expande transversalmente con respecto a la diáfisis (Cracraft, 1974) y, salvo en *Apteryx*, Dinornithiformes y *Remiornis*, es más ancho que el extremo distal (Fig. 4.3.18-19). En el extremo proximal, los

cótilos lateral y medial son ovoides y dorsoplantarmente elongados (Bourdon et al., 2009). Sus márgenes se proyectan proximalmente formando un labio, que es menos prominente en *Struthio* (Fig. 4.3.20). Los márgenes del cótilo medial son más altos proximalmente que los del lateral, salvo en *Dromaius*, donde ocurre lo contrario (Fig. 4.3.21). En *Struthio*, los cótilos son subiguales en vista proximal, siendo el medial levemente más ancho que el lateral. En *Rhea* (Fig. 4.3.22), *Opisthodactylus* (Noriega et al., 2017), Casuariiformes (Fig. 4.3.21, 23) y *Apteryx* (Fig. 4.3.24), el medial es claramente de mayor tamaño y se proyecta más dorsalmente que el lateral. En *Casuarius* y *Apteryx* los cótilos proximales se inclinan dorsodistalmente, de modo que en vista dorsal se observa su margen plantar. En vista proximal, el margen craneal del hueso que se desarrolla entre los cótilos proximales es cóncavo en *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes, mientras que en *Apteryx*, *Palaeotis* y Eogruidae, la cresta intercotilar forma un tubérculo craneal (Cracraft, 1974; McGowan, 1979; Mayr, 2014; 2019; Mayr y Zeleknov, 2021) (Fig. 4.3.18-19).

El cótilo lateral tiene un margen dorsal más cóncavo que el del cótilo medial. El cótilo lateral se proyecta dorsalmente en su extremo más proximal, formando una expansión de contorno subtriangular, con su margen dorsal rugoso y curvado ventralmente. En *Struthio* y Casuariiformes la superficie plantar del cótilo lateral es cóncava (Fig. 4.3.20-21, 23), mientras que *Rhea* (Fig. 4.3.22) y *Opisthodactylus* (Noriega et al., 2017) presenta una tuberosidad rugosa que se extiende entre el cótilo y el hipotarso.

El margen dorsal del cótilo medial se proyecta dorsalmente, sobre todo en *Rhea* y Casuariiformes, donde además muestra una superficie plana subtriangular (Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.21-23). Esta superficie es más medial y más angosta en *Dromaius* que en *Rhea*. En Rheidae y Casuariiformes, el margen dorsal del cótilo medial es tan alto proximodistalmente como el del cótilo lateral, mientras que en *Struthio* y *Apteryx* es más bajo (Fig. 4.3.20, 24). En *Dromaius*, el margen dorsal del cótilo medial es proximalmente convexo, a diferencia del resto de las ratites (Fig. 4.3.22). La superficie medial de Casuariiformes es convexa medialmente, mientras que en Rheidae y *Struthio* es aplanada. El margen plantar del cótilo medial presenta una expansión proximal convexa en su mitad

lateral que forma la pared lateral de área intercotilar. Ésta es un poco más baja en *Casuarius*. *Apteryx* carece de fosa intercotilar bien definida (McGowan, 1979). En Aepyornithiformes, *Struthio* y *Apteryx*, el cótilo medial presenta un margen plantar cóncavo y un pequeño proceso subtriangular en su margen medioplantar (Owen, 1879; Andrews, 1904; McGowan, 1979). En *Rhea* y Dinornithiformes, el margen plantar es subhorizontal, mientras que en Casuariiformes es proximalmente convexo.

La cresta intercotilar de *Apteryx* se proyecta proximalmente, como ocurre también en Tinamidae (Cracraft, 1974) (Fig. 4.3.24). En *Palaeotis* y Eogruidae la cresta intercotilar es un poco menos desarrollada que en *Apteryx* (Houde y Haubold, 1987; Zelenkov y Kurochkin, 2015; Mayr, 2019), mientras que en *Remiornis*, *Diogenornis*, *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes es muy baja, transversalmente amplia y redondeada (Cracraft, 1974; Alvarenga, 1983; Martin, 1992; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.18). El extremo dorsal de la cresta intercotilar es más ancho y redondeado en *Struthio* que en Casuariiformes, mientras que es más angosto y proximalmente proyectado en *Rhea*. *Opisthodactylus* presenta una cresta intercotilar un poco más desarrollada que *Rhea* (Noriega et al., 2017). La cresta intercotilar de *Apteryx* se proyecta proximalmente en su extremo dorsal siendo el punto más proximal del tarsometatarso. Este proceso proximal no está tan desarrollado como en Tinamidae. Plantarmente, la cresta intercotilar es más baja, semejante a la de otras ratites, pero con una cavidad proximal. En Dinornithiformes y Aepyornithiformes la cresta intercotilar casi no se proyecta proximalmente (Andrews, 1904; Monnier, 1913).

Plantar a la cresta intercotilar, el área intercotilar es una concavidad plantar y medial al hipotarso que forma un surco que separa el margen plantar del cótilo medial. La superficie plantar de la cresta intercotilar está muy desarrollada, siendo el punto del tarsometatarso más proyectado proximalmente. La cresta intercotilar de *Rhea* es más corta que en Casuariiformes, donde incluso se continúa con el surco hipotarsal distalmente.

El hipotarso de *Diogenornis* (Alvarenga, 1983), *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes está formado por una cresta hipotarsal lateral muy desarrollada plantarmente,

transversalmente comprimida y proximalmente proyectada, y una cresta hipotarsal medial menos desarrollada (Cracraft, 1974; Worthy y Scofield, 2012; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.18). La cresta hipotarsal lateral es el punto más proximal del tarsometatarso de Rheidae y Casuariiformes (Fig. 4.3.18, 21-23). La cresta hipotarsal lateral se proyecta desde la superficie plantar entre la cresta intercotilar y el cótilo lateral. Su margen plantar se expande transversalmente y se curva medialmente, de manera más pronunciada en Casuariiformes (Fig. 4.3.21, 23), definiendo un surco metatarsal medial más desarrollado que en *Struthio* y *Rhea* (Fig. 4.3.20, 22). Este surco es más ancho y profundo en *Casuarius* que en *Dromaius* (Boles, 1992; 2001; Worthy et al., 2014) (Fig. 4.3.21, 23). La cresta hipotarsal lateral reduce su expansión plantar gradualmente hacia el extremo distal del tarsometatarso, extendiéndose sobre el tercio más proximal en *Struthio* (Fig. 4.3.20), el cuarto proximal en Casuariiformes, siendo un poco más corta en *Dromaius* (Fig. 4.3.21) que en *Casuarius* (Fig. 4.3.23). En *Rhea* (Fig. 4.3.22) y *Opisthodactylus* (Noriega et al., 2017), en cambio, la cresta hipotarsal lateral es muy corta distalmente y reduce su expansión más abruptamente que en *Struthio* y Casuariiformes.

La cresta hipotarsal medial es muy tenue en *Struthio* y *Rhea* (Fig. 4.3.20, 22), mientras que en Casuariiformes, particularmente en *Casuarius*, es una cresta robusta plantarmente, lo que hace que el surco hipotarsal sea más ancho y profundo (Fig. 4.3.21, 23). La cresta hipotarsal medial se extiende más distalmente que la lateral, llegando hasta la mitad del tarsometatarso en *Struthio*, y hasta el tercio distal en *Rhea* y Casuariiformes. En *Struthio*, contacta con la cresta plantar lateral, y entre estas crestas se define una plataforma subtriangular que se angosta distalmente (Fig. 4.3.20). En Casuariiformes se fusiona con la cresta hipotarsal lateral y forma una cresta ancha y prominente plantarmente sobre el tercio medio del tarsometatarso (Fig. 4.3.21, 23). A los lados del hipotarso, se observan los forámenes nutricios del extremo proximal.

En las aves ratites, la cresta plantar lateral está más desarrollada plantarmente que la medial, extendiéndose desde la superficie lateral del cótilo lateral hasta la tróclea distal IV. Su margen plantar es convexo. Por otro lado, la cresta plantar medial está menos

proyectada plantarmente que la cresta hipotarsal medial. En *Struthio* está menos desarrollada distalmente que en otras ratites, dada la reducción de la tróclea distal II (Fig. 4.3.18-20). En Casuariiformes, está más desarrollada plantarmente que en Rheidae (Cracraft, 1974), y distalmente, cuando termina el surco hipotarsal se fusiona a la cresta hipotarsal lateral y forma una única cresta, la cual está mucho más desarrollada en *Casuarius* que en *Dromaius*, formando una plataforma plantar de contorno subrectangular (Fig. 4.3.21, 23). En *Apteryx*, la cresta plantar medial no está tan desarrollada como en el resto de las ratites (Cracraft, 1974; McGowan, 1979; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.24).

En *Aepyornis*, las crestas plantares están poco desarrolladas, de modo que la medial es apenas una línea y la superficie medial del tarsometatarso es redondeada (Fig. 4.3.18-19), como ocurre en Dinornithiformes (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.18-19, 25). Por otro lado, la cresta plantar lateral es más visible, pero se proyecta muy poco plantarmente. Por lo tanto, la superficie lateral es mucho más baja dorsoplantarmente que la medial, ocasionando que el tarsometatarso sea sublamina lateral al hipotarso (Andrews, 1904).

En *Apteryx*, Dinornithiformes y Aepyornithiformes, el hipotarso es transversalmente ancho y está formado por dos crestas hipotarsales bien desarrolladas que definen un surco hipotarsal profundo (Owen, 1879; Andrews, 1904; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009; Worthy y Scofield, 2012) (Fig. 4.3.18-19, 24-25). En *Apteryx*, las crestas del hipotarso reducen su expansión plantar abruptamente dorsal a los forámenes proximales. La cresta central del hipotarso es la más robusta y la que más proximal y plantarmente se proyecta de las tres (Fig. 4.3.24). La cresta central es más corta longitudinalmente que la cresta medial, pero más larga que la lateral. Entre la cresta central y la medial se define un surco hipotarsal medial profundo y angosto, mientras que, entre la central y la lateral, el surco hipotarsal lateral es más amplio transversalmente. La cresta hipotarsal lateral se desarrolla plantar al cótilo lateral. En vista proximal es de contorno subtriangular y se proyecta lateroplantarmente. Esta cresta es la más corta longitudinalmente del hipotarso. Una cresta bien definida une el extremo distal de la cresta lateral con el extremo distal de la central.

En Aepyornithiformes, la cresta hipotarsal medial es más corta proximodistalmente que la lateral (Fig. 4.3.18-19), semejante a lo que ocurre en Dinornithiformes (Fig. 4.3.25). La cresta hipotarsal lateral se extiende distalmente como una cresta robusta y ancha sobre la mitad proximal del tarsometatarso, semejante a lo que ocurre en *Struthio* y Casuariiformes. Esta cresta es suavemente convexa en vista medial.

Los márgenes medial y lateral del tarsometatarso de *Struthio*, *Apteryx* y Dinornithiformes divergen distalmente hacia las trócleas distales (Fig. 4.3.18-20, 24-25), en contraposición a Aepyornithiformes, *Rhea* y Casuariiformes (Fig. 4.3.18-19, 21-23). El tarsometatarso de *Apteryx*, Aepyornithiformes y Dinornithiformes es dorsoplantarmente plano y ancho en comparación con otras ratites (Owen, 1879; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.18-19, 24-25). En la superficie dorsal del tarsometatarso la fosa infracotilar es redondeada y profunda en su extremo proximal, donde se aprecian los forámenes vasculares medial y lateral. Distal a los forámenes en *Struthio* y Rheidae hay un par de tubérculos correspondientes al sitio de anclaje del *m. tibialis cranialis*, con el tubérculo medial tres veces más extenso proximodistalmente que el lateral (Fig. 4.3.20, 22). En Casuariiformes, Aepyornithiformes y *Apteryx* hay un tubérculo único (Andrews, 1904; Monnier, 1913; Boles, 2001) (Fig. 4.3.18-19, 21, 23-25). En *Apteryx*, la fosa infracotilar está levemente ubicada medialmente, de modo que la pared lateral es casi el doble de ancha que la medial. (Fig. 4.3.24). En *Palaeotis*, Eogruidae, *Remiornis*, Aepyornithiformes, *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes el surco extensor es amplio y profundo, con sus márgenes lateral y medial subparalelos entre sí, y se extiende hasta el extremo distal del tarsometatarso (Fig. 4.3.18-23). En *Apteryx* y Dinornithiformes, el surco extensor solo se extiende sobre la mitad proximal y se vuelve más angosto distalmente (Andrews, 1904; Monnier, 1913; Cracraft, 1974; Martin, 1992; Picasso, 2010; Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2021) (Fig. 4.3.18-19, 24-25).

El dedo I está ausente en la mayoría de las ratites, salvo en *Apteryx* y Dinornithiformes (Owen, 1879; Cracraft, 1974), donde está bien desarrollado, como ocurre

en Tinamidae (Fig. 4.3.26). La faceta del dígito I es de contorno ovoide y se ubica medioplantarmente en el tarsometatarso (Fig. 4.3.24-25).

El extremo distal del tarsometatarso de *Apteryx* y Dinornithiformes es más ancho que el proximal, a diferencia del resto de las aves ratites (Cracraft, 1974) (Fig. 4.3.18-19). En Dinornithiformes y *Mullerornis*, la tróclea distal II es más distal que la IV, al contrario de lo que ocurre en otras ratites (Andrews 1904; Cracraft, 1974) (Fig. 4.3.18-19). En el resto de las ratites la tróclea distal II es más pequeña que la del dedo IV, rasgo llevado al extremo en Ergilornithidae y Struthioniformes, donde esta tróclea se reduce a un proceso rudimentario o incluso desaparece (Burchak-Abramovich, 1951; Cracraft, 1974; Feduccia, 1980; Olson, 1985; Bourdon et al., 2009; Mayr y Zelenkov, 2021) (Fig. 4.3.18-20, 26).

En las restantes ratites, el margen distal de la tróclea II se proyecta hasta la mitad de la fosa colateral medial de la tróclea distal III. La tróclea distal II es cuadrangular en vista craneal y tiene un surco troclear bien desarrollado, más profundo en su superficie plantar. En vista distal, el hemicóndilo medial es de extensión más craneal que el lateral. La fosa colateral lateral es más profunda y amplia que la medial. *Casuaris* tiene la tróclea distal II proximodistalmente más larga que en *Rhea*, y en *Dromaius* en donde es más pequeña aún (Fig. 4.3.21-23).

Entre las trócleas III y IV está el foramen distal de contorno subcircular, el cual atraviesa el hueso dorsoplantarmente (Fig. 4.3.18-22, 24). En *Casuaris* y Dinornithiformes, el foramen distal entre las trócleas se abre distalmente al surco entre las trócleas distales III y IV (Owen, 1879; Cracraft, 1974) (Fig. 4.3.18-19, 23, 25).

La tróclea distal III es la de mayor desarrollo, tanto dorsoplantar como distalmente (Bourdon et al, 2009). Es proximodistalmente extensa en vista craneal, expandiéndose levemente hacia su margen distal. El surco troclear es profundo y bien desarrollado a lo largo de toda la superficie articular de la tróclea. Bourdon et al. (2009) señala que proximal al surco troclear III hay una pequeña fosa supratroclear en Rheidae y Casuariiformes, pero también está presente en *Struthio*, *Remiornis* (Buffetaut y Angst, 2014) y

Aepyornithiformes (Andrews, 1904; Rasmussen et al., 2001) (Fig. 4.3.18-23). En *Aepyronis* forma una profunda fosa. El hemicóndilo medial es mayor que el lateral, sobre todo en *Struthio*, donde es más largo y casi el doble de ancho. Sin embargo, el hemicóndilo lateral se proyecta más proximalmente. La tróclea III es cuadrangular en vista distal (Fig. 4.3.18-19). Las fosas colaterales son de contorno semicircular, siendo la lateral más profunda que la medial. Su margen plantar se separa del resto del tarsometatarso por un surco suave en *Struthio*, y más profundo en *Rhea* y Casuariiformes. La superficie plantar de la tróclea distal III de *Opisthodactylus* es más corta proximodistalmente que en *Rhea* (Ameghino, 1891; Noriega et al., 2017).

La superficie plantar de la epífisis distal proximal a la tróclea distal III de *Rhea* y *Opisthodactylus* (Ameghino 1891; Noriega et al., 2017) presenta una quilla longitudinal delimitada por fosas poco profundas a ambos lados, mientras que esta superficie es plana en el resto de las ratites (Fig. 4.3.22).

La tróclea distal IV se proyecta distalmente hasta el margen distal de la fosa colateral de la tróclea III. Su hemicóndilo medial se proyecta más proximalmente que el lateral. El surco troclear está bien definido dorsalmente, y es menos profundo distalmente. En vista distal, el hemicóndilo medial es de posición más dorsal. El margen lateral del hemicóndilo lateral es cóncavo, debido al desarrollo de un breve surco que se extiende distalmente desde la fosa colateral. Dorsal a esta fosa colateral, el hemicóndilo lateral se proyecta lateralmente, formando una cresta ancha y roma. La fosa colateral lateral es redondeada y más pequeña que la medial.

## **Dígitos**

*Apteryx* y Dinornithiformes son las únicas ratites que poseen cuatro dedos en el pie (Owen, 1879; McGowan, 1982) (Fig. 4.3.26). El dígito I es corto y no apoya sobre el suelo, como en Tinaminae (Gray, 1840; Miranda-Ribeiro, 1937), pero diferente del presente en

Lithornithiformes, en donde la falange pre ungueal es muy larga (Houde, 1988; Nesbitt y Clarke, 2016) (Fig. 4.3.26C). En el resto de las aves ratites el dedo I está ausente, como ocurre también en los tinámidos Nothurinae (Gray, 1840; Miranda-Ribeiro, 1937) (Fig. 4.3.26B).

El dígito II está bien desarrollado en la mayor parte de las ratites, y *Casuaris* presenta su falange ungueal hipertrofiada en comparación con otras ratites (Fig. 4.3.26M) (Pycraft, 1900). *Struthio* presenta una reducción total del dígito II, rasgo que comparte con Ergilornithinae (Burchak-Abramovich, 1951; Olson, 1985; Mayr y Zelenkov, 2021) (Fig. 4.3.26G, I).

El dígito IV de *Apteryx* presenta las falanges preungueales mucho más largas craneocaudalmente que el resto de las aves ratites, asemejando en este rasgo a Tinamidae y Lithornithidae (Houde, 1988; Nesbitt y Clarke, 2016) (Fig. 4.3.26). Dinornithiformes y *Palaeotis* presentan las falanges preungueales del dedo IV más cortas que en *Apteryx* (Owen, 1879; Mayr, 2019), pero sin alcanzar el acortamiento presente en Eogruidae y en Struthiones, entre las cuales las falanges más distales están más reducidas (Bourdon et al., 2009) (Fig. 4.3.26). Este acortamiento está especialmente desarrollado en Ergilornithinae (Burchak-Abramovich, 1951; Olson, 1985; Musser et al., 2020), Rheidae y Casuariiformes. En *Struthio*, el dedo IV exhibe una reducción tanto en su tamaño general, notoriamente más grácil y más corto que el dígito III, como también en el número de sus falanges, perdiendo la falange ungueal, y la falange preungeal está reducida a un pequeño hueso rudimentario (e.g. Bourdon et al., 2009; Mayr y Zelenkov, 2022).

## CAPÍTULO 5

### RESULTADOS II

#### NUEVOS CARACTERES MORFOLÓGICOS AGREGADOS A LA MATRIZ FILOGENÉTICA Y SECUENCIAS MOLECULARES

A continuación, se enumeran los 66 caracteres propuestos en esta tesis doctoral. Los mismos son nuevos y se desprenden de las observaciones y comparaciones realizadas en el capítulo 4 (Figuras 5.1-6). También en la tabla 5.1 se expresa el tamaño de las secuencias moleculares y los diferentes tipos de sitios de los análisis de evidencia total. Los caracteres multiestado se consideran como no aditivos. Estos son la continuación directa de los caracteres morfológicos enumerados en el Tomo II de esta tesis:

1. Nasal, repisa supranasal en vista dorsal (**Carácter 548**) (Fig. 5.1): (0) corta, sin extenderse cranealmente a la mitad de la fosa nasal (e.g. Tinamidae, *Ichthyornis*) (Field et al., 2018); (1) se extiende cranealmente hasta la mitad de la fosa nasal (e.g. Lithornithiformes (Houde, 1988; Bourdon y Lindow, 2015; Nesbitt y Clarke, 2016), Ratitae (Pycraft, 1900) y Hesperornithiformes (Marsh, 1880; Bell y Chiappe, 2020; 2022)); (2) larga, hasta el extremo rostral de la fosa nasal (e.g. Neognathae).
2. Nasal, proceso maxilar, contacto con el maxilar (**Carácter 549**) (Fig. 5.2): (0) presente (e.g. Tinamidae, Lithornithiformes y Neognathae); (1) ausente (e.g. Ratitae).
3. Premaxilar, proceso frontal, extremo caudal en vista dorsal (**Carácter 550**) (Fig. 5.1): (0) redondeado (e.g. *Apteryx* y Dinornithiformes); (1) dividido en dos procesos subtriangulares (e.g. Struthiones).
4. Premaxilar, extremo rostral a la fosa nasal (**Carácter 551**) (Fig. 5.2): (0) largo, extremo rostral de la fosa nasal muy caudal (e.g. Tinamidae y Dinornithiformes); (1) corto, la fosa nasal se extiende rostralmente (e.g. *Struthio*, Casuariiformes).
5. Premaxilar, extremo rostral, desarrollo de una estructura globosa y altamente foraminada interpretada como órgano vibrotáctil (**Carácter 552**) (Fig. 5.3): (0) ausente (e.g. Struthiones y

- Tinamidae); (1); presente (e.g. *Apteryx* y *Lithornis*; Cunningham et al., 2007; du Toit et al., 2020).
6. Premaxilar, extremo rostral, expansiones mediales que contribuyen al paladar óseo (**Carácter 553**) (Fig. 5.4-5): (0) ausentes (e.g. *Struthio*, Neognathae, *Ichthyornis* y Hesperornithiformes); (1) presentes (e.g. Tinamidae, Lithornithiformes y Rheidae).
  7. Maxilar, proceso nasal (**Carácter 554**) (Fig. 5.2): (0) ausente (e.g. *Struthio*); (1) presente y en contacto con el proceso maxilar del nasal (e.g. Tinamidae); (2) proceso digitiforme que se proyecta dorsalmente sin contactar con el nasal (e.g. Rheidae).
  8. Maxilar, proceso maxilopalatino (**Carácter 555**) (Fig. 5.4-5): (0) angostos lateromedialmente, sin contactar entre sí (e.g. Neoaves); (1) anchos lateromedialmente, contactando entre sí rostralmente (e.g. *Apteryx* y *Lithornis*); (2) sus márgenes mediales contactan con las alas laterales del vómer (e.g. Ratitae); (3) rostrocaudalmente cortos, contactando entre sí (e.g. Galloanserae).
  9. Yugal, proceso ascendente (**Carácter 556**) (Fig. 5.2): (0) ausente (e.g. Neognathae); (1) presente y bajo (e.g. *Struthio*, Rheidae, Dinornithiformes); (2) presente, subtriangular y puntiagudo (e.g. *Apteryx*, *Casuaris*).
  10. Yugal, expansión medial que continúa el paladar óseo (**Carácter 557**) (Fig. 5.4-5): (0) ausente (e.g. Tinamidae, *Struthio*); (1) presente (e.g. *Rhea* y *Dromaius*).
  11. Lacrimal, contacto con el yugal (**Carácter 558**) (Fig. 5.2): (0) presente (e.g. Tinamidae, *Struthio*); (1) ausente (e.g. *Rhea*, *Dromaius*).
  12. Paraesfenoides, lámina paraesfenoidal (**Carácter 559**) (Fig. 5.4-5): (0) poco pronunciada ventralmente, coplanar con el margen ventral del rostroparaesfenoidal (e.g. Tinamidae y Neognathae); (1) muy pronunciada ventralmente respecto al rostro paraesfenoidal (e.g. Ratitae).
  13. Escamoso, proceso cigomático, margen lateral (**Carácter 560**) (Fig. 5.1): (0) proyectado dorsoventralmente (e.g. Tinamidae; Lithornithiformes, Apteryges); (1) proyectado lateroventralmente (e.g. Struthiones).

14. Escamoso, proceso cigomático, cresta dorsal (**carácter 561**) (Fig. 5.2): (0) ausente (e.g. Neognathae); (1) tenue (e.g. Tinamidae, *Rhea*); (2) muy desarrollada (e.g. Apteryges, Casuariiformes).
15. Parietales, desarrollo dorsal en vista caudal (**Carácter 562**) (Fig. 5.1): (0) marcadamente desarrollados dorsalmente a la cresta nugal transversa (e.g. Tinamidae, *Rhea*); (1) cresta nugal transversa en el margen dorsal de la bóveda craneana o cercana (e.g. Apteryges).
16. Basioccipital, tubérculos basilares, espacio intermedio (**Carácter 563**) (Fig. 5.4-5): (0) amplio, mayor al ancho de uno de estos tubérculos (e.g. Apteryges); (1) angosto, menor al ancho de uno de los tubérculos (e.g. Rheidae).
17. Exoccipital, proceso paroccipital, margen lateral en vista caudal (**Carácter 564**) (Fig. 5.1): (0) lateralmente convexo (e.g. Tinamidae, Lithornithiformes, Apteryges); (1) lateralmente cóncavo (e.g. Struthioniformes).
18. Supraoccipital, márgenes laterales (**Carácter 565**) (Fig. 5.1): (0) márgenes laterales subparalelos (e.g. Tinamidae, Lithornithiformes, Apteryges); (1) margen dorsal más expandido que el ventral (e.g. Struthiones).
19. Foramen de las venas occipitales externas, surco neurovascular ventral (**Carácter 566**) (Fig. 5.1): (0) su extremo se extiende ventral al margen dorsal del foramen magno (e.g. Tinamidae y Struthiones); (1) su extremo ventral termina dorsal al foramen magno (e.g. Apteryges).
20. Foramen de las venas occipitales externas, surco neurovascular que los une con los forámenes de la rama occipital de la arteria oftálmica (**Carácter 567**) (Fig. 5.1): (0) ausente (e.g. Tinamidae, Apteryges); (1) presente (e.g. Struthiones).
21. Fosa temporal, profundidad en vista dorsal (**Carácter 568**) (Fig. 5.1): (0) poco profunda, no se observa en vista dorsal (e.g. Tinamidae, Lithornithiformes, *Apteryx*); (1) profunda, se observa en vista dorsal (e.g. Dinornithiformes, Ratitae).
22. Fosa temporal, longitud rostrocaudal (**Carácter 569**) (Fig. 5.2): (0) menos de la mitad de la longitud de la caja craneana (e.g. Tinamidae y Struthiones); (1) la mitad o más de la longitud rostrocaudal de la caja craneana (e.g. Apteryges).
23. Fosa esfenopterigoidea caudal, vista ventral, separación entre el proceso basipterigoideo y el lateroesfenoides (**Carácter 570**) (Fig. 5.4-5): (0) amplia, el margen posterior del proceso

- basipterigoideo no se solapa con el lateroesfenoides (e.g. *Struthio*; Rheidae); (1) angosta, el margen posterior del proceso basipterigoideo se solapa con el lateroesfenoides (e.g. Tinamidae, Casuariiformes).
24. Cuadrado, proceso orbital, contacto con el pterigoides (**Carácter 571**) (Fig. 5.3): (0) presente (e.g. Palaeognathae, Galliformes); (1) ausente (e.g. Neoaves y Anseriformes).
  25. Cuadrado, cóndilo caudal (**Carácter 572**) (Fig. 5.3): (0) dorsal a la incisura intercondilar (e.g. Tinamidae, *Struthio*); (1) ventral a la incisura intercondilar (e.g. *Rhea*, Dinornithiformes).
  26. Cuadrado, cóndilos distales (**Carácter 573**) (Fig. 5.3): (0) Asimétricos, cóndilo medial notablemente mayor y más ventral que el lateral (e.g. Palaeognathae) (Fig. 5.3); (1) Asimétricos, cóndilo lateral mayor y más ventral que el medial (e.g. Galloanserae); (2) subiguales (e.g. Neoaves).
  27. Vómer, extremo rostral (**Carácter 574**) (Fig. 5.4-5): (0) simple y ancho (e.g. Aptyryges); (1) bífido, contactando a cada lado con los procesos maxilopalatinos (e.g. Struthiones); (2) en forma de espina (e.g. Neognathae).
  28. Vómer, sus lados se proyectan laterodorsalmente, formando un techo dorsomedial a la fosa coanal (**Carácter 575**) (Fig. 5.4-5): (0) ausente (e.g. Tinamidae y Struthiones); (1) presente (e.g. Aptyryges).
  29. Vómer, tubérculo ventral entre los procesos maxilopalatinos (**Carácter 576**) (Fig. 5.4-5): (0) ausente (e.g. Tinamidae; Struthiones); (1) presente, puede formar una placa ventral (e.g. Aptyryges).
  30. Hemipterigoides (**Carácter 577**) (Fig. 5.3): (0) ausente (e.g. paleognatas): (1) presente (e.g. *Ichthyornis*, Hesperornithiformes, Neognathae).
  31. Relación entre el vómer y palatino (**Carácter 578**) (Fig. 5.4-5): (0) fusionados (e.g. Tinamidae, Lithornithiformes; *Aptyryx*); (1) sutura visible (e.g. Struthiones).
  32. Palatino, apertura de la lamela ventral (**Carácter 579**) (Fig. 5.4-5): (0) la lamela ventral expande la coana ventralmente (e.g. Tinamidae, Struthiones, Neognathae); (1) la lamela ventral cierra la coana ventralmente (e.g. Aptyryges).

33. Palatino, contacto con el yugal (**Carácter 580**) (Fig. 5.4-5): (0) ausente (Tinamidae, Apteryges, *Struthio*); (1) presente, el palatino contacta al yugal con su extremo rostral (e.g. *Rhea*); (2) presente, el palatino contacta al yugal ampliamente con su margen lateral (e.g. Casuariiformes);
34. Fenestra coanal (**Carácter 581**) (Fig. 5.4-5): (0) caudalmente angosta (e.g. Tinamidae y Neognathae); (1) caudalmente redondeada (e.g. Ratitae).
35. Pterigoides, extremo rostral (**Carácter 582**) (Fig. 5.2): (0) subcilindrico en sección (e.g. Tinamidae, *Rhea*); (1) comprimido dorsoventralmente y expandido lateromedialmente (e.g. *Struthio*, *Apteryx*).
36. Pterigoides, extremo rostral fusionado con el proceso maxilopalatino del maxilar (**Carácter 583**) (Fig. 5.3): (0) ausente (e.g. Tinamidae y Struthiones); (1) presente (e.g. Apteryges).
37. Pterigoides, faceta basipterigoideas definidas ventralmente por un labio (**Carácter 584**) (Fig. 5.2): (0) ausente (1) presentes.
38. Dentario, extremo sinfisial (**Carácter 585**) (Fig. 5.3): (0) más corto que transversalmente ancho (e.g. Struthiones, Neognathae); (1) más largo que ancho (e.g. Tinamidae, Apteryges).
39. Dentario, fosa lateral (**Carácter 586**) (Fig. 5.3): (0) en la mitad caudal del dentario (e.g. Tinamidae y *Apteryx*); (1) proyectada hasta el extremo rostral del dentario (e.g. Struthiones).
40. Esplénial, extremo rostral (**Carácter 587**) (Fig. 5.3): (0) alto, sin formar una espina (e.g. Tinamidae, *Apteryx*); (1) en forma de espina (e.g. Struthiones).
41. Surangular, cresta tomial, margen dorsal (**Carácter 588**) (Fig. 5.3): (0) dorsalmente convexo (e.g. Apteryges); (1) dorsalmente recto (e.g. Struthiones).
42. Proceso retroarticular, vista dorsal (**Carácter 589**) (Fig. 5.3): (0) relativamente lateral respecto al extremo caudal de la mandíbula (e.g. Apteryges); (1) en la línea media del extremo caudal de la mandíbula (e.g. Struthiones).
43. Vértebras cervicales, lámina que se extiende entre la superficie lateral de la espina neural y la cara costotransversal, definiendo un foramen entre estas (**Carácter 590**) (Fig. 5.6): (0) ausente (e.g. Tinamidae, Apteryges; *Struthio*); (1) presente (e.g. Casuariiformes; Eogruidae; Mayr y Zelenkov, 2021).
44. Escapulocoracoides, orientación del cuello escapular respecto al cuerpo coracoideo (**Carácter 591**) (Fig. 5.6): (0) se proyecta dorsocaudalmente en un ángulo menor a 90°,

- (presente en aves voladoras con escápula y coracoides sin fusionar entre sí e.g. Tinamidae, Lithornithiformes, Neognathae); (1) el cuello escapular se proyecta dorsalmente y su hoja escapular se curva caudolateralmente (*Aepyornis*, *Struthio* y *Rhea*); (2) el cuello escapular se proyecta caudolateralmente desde su base en un ángulo mayor a 90° (e.g. Casuariiformes).
45. Escapulocoracoides, proceso procoracoides (**Carácter 592**) (Fig. 5.6): (0) ausente (e.g. Tinamidae, Neognathae); (1) poco proyectado cranealmente, como una saliencia subcuadrangular dorsoventralmente alta (e.g. *Apteryx*, *Palaeotis*); (2) proyectándose medialmente como un proceso subtriangular (e.g. Struthiones).
46. Cintura pectoral, proceso acromion (**Carácter 593**) (Fig. 5.6): (0) en el extremo craneal de la escápula (e.g. Tinamidae, Neognathae); (1) en el margen medial del escapulocoracoides (e.g. *Apteryx*, *Palaeotis*); (2) sobre la superficie craneal del escapulocoracoides (e.g. Struthiones).
47. Húmero, extremo proximal (**Carácter 594**) (Fig. 5.6): (0) en el mismo plano que el extremo distal (e.g. Tinamidae, Casuariiformes, Neognathae); (1) en un plano diferente formando un ángulo de más de 10°, mostrando una torsión craneolateral de la diáfisis (e.g. *Struthio*, *Rhea*).
48. Ilion, vértices craniolaterales, posición (**Carácter 595**) (Fig. 5.6): (0) caudales respecto al antitrocánter (e.g. Tinamidae, Dinornithiformes, Neognathae); (1); dorsales al antitrocánter (e.g. *Struthio*, Casuariiformes); (2) craneales al antitrocánter (e.g. Rheidae).
49. Ilion, antitrocánter, desarrollo respecto al acetábulo (**Carácter 596**) (Fig. 5.6): (0) superficie craneolateral menor al acetábulo (e.g. Tinamidae, Apteryges); (1) superficie craneolateral igual o mayor al acetábulo (e.g. Struthiones).
50. Sinsacro, margen ventral más ventral que el ala preacetabular y el acetábulo (**Carácter 597**) (Fig. 5.6): (0) ausente (e.g. Tinamidae, Apteryges, Rheidae, Casuariiformes); (1) presente (e.g. Aepyornithiformes; *Struthio*).
51. Fémur, cresta trocánterica (**Carácter 598**) (Fig. 5.7): (0) proyectada proximalmente respecto al trocánter femoral (e.g. *Struthio*, Rheidae); (1) redondeada, sin proyectarse más proximalmente que el trocánter femoral (e.g. *Apteryx*, Casuariiformes).
52. Fémur, líneas intermusculares caudales (**Carácter 599**) (Fig. 5.7): (0) una única línea intermuscular distal al foramen femoral, que se divide distalmente (e.g. Tinamidae,

- Apteryges, *Struthio*); (1) dos líneas que parten distalmente desde el foramen femoral y divergen hacia los cóndilos distales (e.g. Rheidae).
53. Tibiotarso, cresta cnemial, margen medial (**Carácter 600**) (Fig. 5.7): (0) medialmente convexo (e.g. Tinamidae, Apteryges, Aepyornithiformes); (1) medialmente cóncavo (e.g. Struthionioidea).
54. Tibiotarso, cresta cnemial lateral (**Carácter 601**) (Fig. 5.7): (0) más proyectada lateralmente que el proceso fibular (e.g. Tinamidae, Apteryges, Aepyornithiformes); (1) menos proyectado lateralmente que el proceso fibular (e.g. Struthionioidea).
55. Tibiotarso, cresta patelar (**Carácter 602**) (Fig. 5.7): (0) presente, bien desarrollada (e.g. Tinamidae, Apteryges, Aepyornithiformes); (1) ausente, el margen proximal entre las crestas cnemiales craneal y lateral es cóncavo (e.g. *Struthio*, *Rhea*).
56. Tibiotarso, la diáfisis es comprimida craneocaudalmente y se expande transversalmente hacia su extremo distal, llegando a ser casi el doble de ancho que en su longitud media (**Carácter 603**) (Fig. 5.7): (0) ausente (e.g. Tinamidae, Apteryges, Struthionioidea); (1) presente (e.g. Aepyornithiformes).
57. Tibiotarso, tróclea distal, cóndilo lateral (**Carácter 604**) (Fig. 5.7): (0) su margen es coplanar con el margen lateral de la diáfisis (e.g. Tinamidae, Apteryges, Struthionioidea); (1) su margen lateral es medial al margen lateral del extremo distal de la diáfisis (e.g. Aepyornithiformes).
58. Tibiotarso, tróclea distal, incisura sobre el margen distal del cóndilo medial en vista medial (**Carácter 605**) (Fig. 5.7): (0) presente (e.g. *Apteryx*, *Palaeotis*, Eogruidae, Aepyornithiformes); (1) ausente (e.g. Tinamidae, Rheidae, Casuariiformes).
59. Tibiotarso, tróclea distal, incisura intercondilar (**Carácter 606**) (Fig. 5.7): (0) cresta medial que define una concavidad distal en la mitad craneal de la incisura intercondilar (e.g. Tinamidae, *Apteryx*, *Palaeotis*); (1) cresta medial ausente (e.g. Dinornithiformes, Struthiones).
60. Tarsometatarso, superficie entre el cótilo lateral y la cresta hipotarsal lateral (**Carácter 607**) (Fig. 5.8); (0) superficie cóncava (e.g. Tinamidae, *Struthio*, Casuariiformes); (1) presencia de una cresta tuberosa entre el hipotarso y el cótilo lateral (e.g. Rheidae).

61. Hipotarso, cresta medial (**Carácter 608**) (Fig. 5.8): (0) bien desarrollada y separada de la cresta hipotarsal lateral, formando un surco hipotarsal (e.g. Tinamidae, *Apteryx*); (1) reducida en tamaño, pero definiendo un surco hipotarsal poco profundo con la cresta lateral (e.g. Casuariiformes); (2) reducida a una cresta baja en la base de la cresta lateral (e.g. *Struthio*, Rheidae).
62. Tarsometatarso, cresta plantar central plantarmente convexa que es la continuación distal de la cresta hipotarsal lateral (**Carácter 609**) (Fig. 5.8): (0) ausente (e.g. Tinamidae, Struthionioidea); (1) presente (e.g. Aepyornithiformes).
63. Hipotarso, crestas lateral y medial fusionados distalmente formando una plataforma plantar (**Carácter 610**) (Fig. 5.8): (0) ausente (e.g. Tinamidae, *Struthio*, Rheidae); (1) presente (e.g. Casuariiformes).
64. Tarsometatarso, extremo distal, expansión lateromedial (**Carácter 611**) (Fig. 5.8): (0) menor o igual que el extremo proximal (e.g. Tinamidae, *Palaeotis*, Eogruidae, Struthionioidea); (1) más ancho que el extremo proximal (e.g. Apteryges).
65. Tarsometatarso, tróclea distal III, superficie plantar proximal con una quilla longitudinal (**Carácter 612**) (Fig. 5.8): (0) ausente (e.g. Tinamidae, Apteryges, *Struthio*, Casuariiformes); (1) presente (e.g. Rheidae).
66. Tarsometatarso, tróclea distal III, expansión lateromedial en vista dorsal (**Carácter 613**) (Fig. 5.8): (0) igual o mayor a su longitud proximodistal (e.g. Tinamidae, *Palaeotis*, Struthionioidea); (1) menor a su longitud proximodistal (e.g. Eogruidae, Aepyornithiformes).

**Tabla 5.1:** Tamaño de las secuencias codificantes y cantidad de sitios invariantes, únicos e informativos en los análisis de evidencia total. Abreviaturas: AA, aminoácidos; Morf, datos morfológicos.

ID	Tipo	Cantidad de Secuencias	Sitios Concatenados	Sitios Únicos	Sitios Informativos	Sitios Invariables	Nombre	
1	AA	34	1049	566	288	650	gene1	charset gene1 = Paleognatas\gene1_ATPs6cytbNADHs1NADHs3_aln.fas: AA,*;
2	AA	33	1566	894	655	756	gene2	charset gene2 = Paleognatas\gene2_ATPs8NADH2NADH4NADH4LNADHs5_aln.fas: AA,*;
3	AA	33	516	162	42	454	gene3	charset gene3 = Paleognatas\gene3_cytcsi_aln.fas: AA,*;
4	AA	31	230	80	40	173	gene4	charset gene4 = Paleognatas\gene4_cytcsii_aln.fas: AA,*;
5	AA	32	261	133	60	181	gene5	charset gene5 = Paleognatas\gene5_cytcsiii_aln.fas: AA,*;
6	AA	30	174	123	80	68	gene6	charset gene6 = Paleognatas\gene6_NADHs6_aln.fas: AA,*;
7	ADN	32	2783	1389	1078	1447	gene7	charset gene7 = Paleognatas\gene7_12S16S_aln.fas: DNA,*;
8	ADN	31	1623	787	534	883	gene8	charset gene8 = Paleognatas\gene8_22tRNA_aln.fas: DNA,*;
9	Morf	58	551	541	542	0	Morfología_UNORD	charset MORPHO_UNORD = Paleognatas\variant_unordered.phy: MORPH,*;
10	Morf	58	61	61	61	0	Morfología_ORD	charset MORPHO_ORD = Paleognatas\variant_ordered.phy: MORPH,*;

11	AA	28	18254	4455	1427	14900	nuclear	charset nuclear = Paleognatas\concat_nuclear_6.fst: AA,*;
----	----	----	-------	------	------	-------	---------	---

## CAPÍTULO 6

### RESULTADOS III

#### RESULTADOS FILOGENÉTICOS

##### **Resultados filogenéticos basados en datos morfológicos**

La matriz de datos morfológicos (ver tomo II) dio como resultado un árbol más parsimonioso consistente en 2156 pasos (Fig. 6.1A). Se calculó el soporte de Bremer (Fig. 6.2A) y de Jackknife (Fig. 6.2A) con el fin de conocer el sustento de las ramas de la presente propuesta filogenética.

Este árbol recupera a Ratitae como un grupo monofilético, tal como lo soportan análisis previos de los otros autores basados en datos morfológicos (e.g. Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009) constituyendo el grupo hermano a un clado que incluye a Tinamidae y Lithornithidae. Ratitae se encuentra bien soportado por los valores de Bremer (Fig. 6.2A) y muy bien soportado por Jackknife (Fig. 6.2B). Las interrelaciones dentro de Ratitae presentan una topología novedosa, ya que se observa una dicotomía basal, conformada por un lado por las ratites neozelandesas Apterygiformes y Dinornithiformes, y por otro lado al resto de las ratites. En lo referente a Apterygiformes y Dinornithiformes, estos grupos integran un clado que coincide con numerosas propuestas previas basadas en datos morfológicos (e.g. Mivart, 1877; Parker, 1895; Cracraft, 1974). Este clado se encuentra bien sustentado por los soportes de bremer y jackknife (Fig. 6.2)

Por su parte, el clado de ratites no-neozelandesas está constituido por dos clados diferentes: uno conformado enteramente por las familias fósiles Palaeotididae (incluyendo a *Palaeotis weigelti* y *Galligeranoides boriensis*) y Eogruidae (incluyendo *Eogrus*, *Urmiornis*, *Ergiliornis*, así como restos indeterminados de Mongolia; Mayr y Zelenkov, 2021); y, por otro lado, un linaje, aquí llamado Struthiones (Cracraft, 1974), cuyo grupo corona son las

ratites corredoras modernas (Struthioniformes, Rheiformes y Casuariiformes). Los soportes del grupo que incluye Palaeotididae y Eogruidae son bajos (Fig. 6.2), esto posiblemente se deba a la condición fragmentaria de los restos de estas aves. Por lo tanto, la monofilia de este clado debe ser tomada con cautela y es posible que hallazgos a futuro esclarezcan las relaciones de estas aves.

En la base de Struthiones se ubica *Remiornis heberti* (Lemoine, 1881; Martin, 1992) como taxón hermano de un clado que incluye a todas las ratites gondwánicas (excepto las neozelandesas): Aepyornithiformes, (que incluye a *Eremopezus eocaenus*, un resultado totalmente novedoso) se recupera como el grupo hermano de Struthionoidea (Cracraft, 1973), que incluye a *Diogenornis fragilis* (Alvarenga, 1983), y a *Struthio camelus*, como grupos hermanos sucesivos del clado integrado por Rheiformes y Casuariiformes. Haber recuperado a estos dos órdenes hermanados es coincidente con la propuesta de Bourdon et al. (2009). Dentro de Rheiformes se reconoce una politomía entre *Rhea americana*, *Pterocnemia pennata* y *Opisthodactylus kirchneri* (Noriega et al., 2017). Por otro lado, dentro de Casuariiformes, *Casuarius casuarius* se recupera como el taxón hermano de Dromaiidae, que incluye a *Dromaius novaehollandiae* y a *Emuarius gidju* (Patterson y Rich, 1987). El soporte de Aepyornithiformes incluyendo *Eremopezus* es bajo (Fig. 6.2), posiblemente relacionado a la condición muy fragmentaria de este taxón. Por esto, vale aclarar que esta propuesta filogenética debe ser tomada con cautela.

### **Análisis filogenéticos basados en evidencia total**

En ambos análisis (parsimonia y máxima verosimilitud) Ratitae se recupera como un grupo monofilético (Fig. 6.1) en ambos casos con altos valores de soporte (Fig. 6.3). En la reconstrucción mediante máxima verosimilitud, la topología interna de Ratitae es consistente con la reportada en esta tesis en base únicamente a caracteres morfológicos (Fig. 6.1A). Vale la pena destacar que los valores de soporte del clado que incluye Palaeotididae y Eogruidae son altos en comparación con los obtenidos en los análisis

mediante parsimonia (Fig. 6.2-3A) Sin embargo, en el análisis de evidencia total se verifican algunas diferencias cuando se aplica parsimonia (Fig. 6.1B). En primer lugar, las relaciones dentro de Ratitae están menos resueltas en comparación con las topologías resultantes en los dos análisis previamente desarrollados (Parsimonia con datos morfológicos y máxima verosimilitud con datos de evidencia total), observándose varias politomías. En la base aparece una politomía formada por Palaeotididae, Eogruidae, y otro clado que incluye a las ratites restantes. En este último grupo hay una politomía basal que incluye a *Remiornis*, *Diogenornis*, *Struthio*, el clado que incluye a Rheiformes y Casuariiformes y un clado que incluye a Aepyornithiformes y Apteryges. Es importante señalar que el soporte del clado que incluye a Aepyornithiformes y Apteryges es muy bajo (Fig. 6.3A), sobre todo en comparación con los soportes obtenidos mediante máxima verosimilitud (Fig. 6.3B) y en el análisis utilizando únicamente datos morfológicos (Fig. 6.2).

Estas diferencias que se obtienen únicamente con el árbol de parsimonia llevan a pensar que futuros análisis centrados en las relaciones internas de Palaeognathae deberán tener en cuenta la naturaleza de los datos utilizados y contemplar la utilización de fuentes complementarias de información (datos morfológicos de especies extintas y actuales e información molecular) y, por otro lado, evaluar diferentes metodologías de reconstrucción filogenética para determinar las relaciones con mayor sustento.

Con el fin de comparar el sustento entre las topologías obtenidas mediante parsimonia, se forzó la topología obtenida por Mitchell et al. (2014) dentro de Ratitae, con Dinocrypturi y Novaeratitae. Para lograr esta topología se sumaron 175 pasos en el análisis basado únicamente en datos morfológicos, y 142 pasos en el análisis de evidencia total.

Dado que la topología de parsimonia basada en caracteres morfológicos y la topología de máxima verosimilitud basada en evidencia total son consistentes, y que la topología de parsimonia de evidencia total muestra una menor resolución, la discusión de los resultados y sus implicancias de los próximos capítulos se basan en las dos primeras.

Dicha topología da el marco en base al cual se analiza y discute la historia evolutiva de las ratites y sus implicancias, incluyendo aspectos biogeográficos, adaptaciones al ambiente y la evolución de diferentes características de estas aves, como por ejemplo la evolución de su ausencia de vuelo, los cambios evolutivos del paladar, los correlatos osteológicos de las notorias diferencias de tamaño entre miembros del grupo, etc.

## CAPÍTULO 7

### DISCUSIÓN

#### 1.FILOGENIA DE RATITAE SOBRE LA BASE DE DATOS MORFOLÓGICOS Y MOLECULARES

Tal como fuera indicado en capítulos anteriores, las monofilia de las ratites y sus afinidades con el resto de las aves, así como las relaciones internas dentro del grupo, son temas fuertemente debatidos. En este contexto, los resultados filogenéticos más significativos que se desprenden del presente análisis son tratados en detalle más abajo.

El análisis filogenético realizado en la presente tesis doctoral recupera a Ratitae como un grupo monofilético, sostenido por 29 sinapomorfias, las cuales se describen a continuación:

1. Maxilar con un proceso caudal ventral al yugal, corto y sublaminar (car. 316-2; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.1B, E). El maxilar de las ratites es laminar, dorsoventralmente comprimido y se extiende ventralmente al yugal. En Neognathae, el maxilar es más extenso y contacta dorsalmente con el yugal (Musser y Cracraft, 2019), mientras que en Tinamidae no existe dicha expansión posterior del maxilar.
2. Procesos paroccipitales aliformes con su superficie craneal cóncava (car. 487-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.1A, D). Las aves ratites presentan procesos paroccipitales más desarrollados que en Neognathae, Tinamidae y Lithornithiformes. En Rheidae y Casuariiformes, los procesos paroccipitales incluso se expanden aún más lateralmente (Bourdon et al., 2009).
3. Cuadrado con prominencia submeática en forma de cresta transversal (car. 86-2; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.1G). La prominencia submeática de las ratites tiene

forma de cresta transversal baja, menos desarrollada que en Tinamidae (Bertelli et al., 2014), y diferente de la prominencia submeática de Anseriformes (Elzanowski y Stidham, 2010; Worthy et al., 2017). Las aves restantes carecen de prominencia submeática en el cuadrado.

4. Extremo cuadrático del pterigoides dorsoventralmente expandido (car. 329-1; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.1B, E). En ratites este extremo está más expandido dorsoventralmente que en otras paleognatas, como Tinamidae y Lithornithiformes, donde se expande en sentido transversal (Bertelli et al., 2014). Los Anseriformes también poseen un extremo cuadrático expandido dorsoventralmente, mientras que en el resto de las neognatas este extremo está bien reducido (Musser y Cracraft, 2019).
5. Articular neummatizado (car. 6-1; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.1C, F). El proceso medial de la mandíbula presenta un foramen neumático de contorno subcircular sobre su superficie dorsal, un rasgo compartido con Galloanserae. Por otro lado, Tinamidae, Lithornithidae y muchas Neoaves (e.g. Galloanserae, Charadriiformes, Gruiformes) carecen de dicho foramen (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014; Nesbitt y Clarke, 2016; Piro et al., 2022; Álvarez-Herrera et al., 2023).
6. Más de 23 vértebras presacras (car. 105-2,3; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.2A).
7. Vértebras sinsacrales preacetabulares con procesos transversos transversalmente cortos y cresta neural muy alta y craneocaudalmente larga (car. 527-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.2F). Esto se distingue de las vértebras sinsacrales de Tinamidae y Lithornithidae (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014; Bourdon y Lindow, 2015; Nesbitt y Clarke, 2016) donde, al igual que en muchas Neognathae (e.g. Galloanserae, Gruiformes; Charadriiformes) los procesos transversos son mucho más extensos lateralmente y la cresta neural es más baja (Cracraft, 1974; Livezey y Zusi, 2007; Bourdon et al., 2009).

8. Carina esternal ausente (car. 377-2; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.2A). Este es uno de los clásicos rasgos de las aves ratites, siendo la característica que le da nombre a este clado (Merrem, 1813), diferente del esternón con quilla presente en Tinamidae, Lithornithiformes y Neognathae, rasgo estrechamente relacionado al anclaje de la musculatura asociada al vuelo batido (e.g. Jasinowski et al., 2006; Mayr, 2017; Lo Coco et al., 2022). Dentro de Ratitae, el esternón de Apteryges y de Aepyornithiformes tiene su superficie ventral aplanada (Owen, 1879; Monnier, 1913; Lamberton, 1934; McGowan, 1982), diferente del esternón presente en Struthionioidea, el cual es muy convexo ventralmente (Fig. 4.2.1). El ejemplar completo de *Palaeotis* (Peters, 1988) presenta un esternón que, pese a estar claramente comprimido transversalmente por deformación tafonómica, no parece presentar la convexidad ventral presente en Struthionioidea.
9. Escápula y coracoides fusionados formando un escapulocoracoides (car. 139-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.2B). Este es uno de los rasgos más característicos de las aves ratites (Merrem, 1813; Pycraft, 1900; Cracraft, 1974; Feduccia, 1986), que las distingue de las aves voladoras como Tinamidae y Lithornithiformes, quienes presentan su escápula y coracoides sin fusionar entre sí y con relativa capacidad de movimiento entre sí (Pycraft, 1900; Cracraft, 1974; Bertelli et al., 2014; Houde, 1988)
10. Ausencia de fúrcula (car. 144-5; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.2A). Las aves ratites carecen de este hueso, una condición compartida con otras aves no voladoras (Feduccia, 1986), como *Patagopteryx* (Chiappe, 1992). *Dromaius* presenta un hueso al que Fürbringer (1888) llama “clavícula”. *Palaeotis* también presenta una estructura muy semejante y en la misma posición que las “clavículas” de *Dromaius* (Peters, 1988). Sin embargo, estas osificaciones contactan sobre el margen dorsal del proceso precoracoideo, y no se desarrollan sobre el lugar donde contacta la fúrcula en otras aves (proceso acroracoideo) (Ostrom, 1974; 1976; Mayr, 2017; Lo Coco et al., 2022), por lo que su homología con este hueso dista de ser clara.

11. Escapulocoracoides con faceta humeral de posición caudolateral (car. 392-2; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.2B). Esta condición se diferencia de la presente en las aves voladoras, donde se orienta mayormente en sentido lateral (Vasquez, 1992). Dentro de Ratitae, Casuariiformes presentan la fosa glenoidea orientada lateralmente de manera exclusiva, mientras que Dinornithiformes carece de dicha fosa glenoidea (Forbes, 1891).
12. Escápula contactando el extremo omal del coracoides (car. 13-0; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.2B). Este rasgo se distingue de las aves voladoras, donde la escápula contacta caudalmente al extremo omal (O'Connor et al., 2021; Mayr, 2017).
13. Proceso procoracoideo formando una prominencia medial de contorno subcuadrangular (Car. 592-1) (Fig. 5.6H-I). En Apteryges y *Palaeotis*, el proceso procoracoideo es de contorno subcuadrangular (McGowan, 1984; Mayr, 2014), distinguiéndose del contorno subtriangular presente en Struthiones (Monnier, 1913; Worthy et al., 2014; Lo Coco et al., 2022) y del procoracoideo pequeño y subtriangular presente en aves voladoras (Baumel y Witmer, 1993; Livezey y Zusi, 2007).
14. Proceso acromion sobre el margen medial del escapulocoracoides (car 593-1) (Fig. 5.6H-I). Presente en Apteryges y *Palaeotis* (McGowan, 1984; Mayr, 2014), se distingue del acromion en el extremo craneal de la escápula, presente en aves voladoras (Baumel y Witmer, 1993; Livezey y Zusi, 2007), y del acromion de posición más central ubicado sobre la superficie craneal del escapulocoracoides presente en Struthiones (Monnier, 1913; Worthy et al., 2014; Lo Coco et al., 2021).
15. Húmero con incisura capitis poco profunda en vista caudal (car. 404-1; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.2C). Este rasgo distingue a Ratitae de aves voladoras, como Tinamiformes y Lithornithiformes (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014). Dentro de Ratitae, vemos que Casuariiformes presenta la incisura capitis más desarrollada que

- en *Struthio*, *Rhea* y *Apteryx* (McGowan, 1984; Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014; Lo Coco et al., 2022) (Fig. 4.2.8).
16. Húmero con cresta bicipital muy reducida (car. 410-3; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.2C). Las ratites carecen de la cresta bicipital bien definida presente en aves voladoras, como Tinamiformes y Lithornithiformes (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014).
  17. Húmero con cresta deltopectoral muy reducida (car. 412-3; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.2E). La cresta deltopectoral presente en aves ratites como *Apteryx*, *Aepyornis*, *Diogenornis*, *Struthio* y *Rhea* es relativamente baja (McGowan, 1984; Monnier, 1913; Alvarenga, 1983; Lo Coco et al., 2022). Los Casuariiformes exhiben una cresta deltopectoral más extensa que otras ratites, pero sin alcanzar el desarrollo presente en un ave capaz de volar (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014).
  18. Tubérculo ventral del húmero de posición más proximal que la cabeza humeral (car. 520-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.2C). Este rasgo se observa en *Apteryx*, *Aepyornis*, *Diogenornis*, *Struthio* y *Rhea* (McGowan, 1984; Monnier, 1913; Alvarenga, 1983; Lo Coco et al., 2022). En aves voladoras, como Tinamiformes y Lithornithiformes, el tubérculo ventral es de posición más distal que la cabeza humeral (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014; Nesbitt y Clarke, 2016), una condición paralelizada por los Casuariiformes (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014).
  19. Húmero con surco ligamentario transversal poco desarrollado (car. 22-0; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.2D). Este surco es imperceptible en *Apteryx* (McGowan, 1984), mientras que en *Aepyornis*, *Struthio* y *Rhea* es muy suave (Monnier, 1913; Alvarenga, 1983; Lo Coco et al., 2022). En Casuariiformes, en cambio está muy bien definido, a semejanza de las aves voladoras (Maxwell y Larsson, 2007; Worthy et al., 2014) (Fig. 4.2.5, 11-12).

20. Ulna, longitud al menos un tercio menor que el húmero (car. 176-2, modificado del car 62 de Bourdon et al., 2009; car 150 de Worthy et al., 2017; y car 114 de O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.2E). La reducción del ala de las aves ratites es uno de los rasgos más característicos de estas aves. La reducción del antebrazo (y por lo tanto, la ulna) respecto a los otros elementos del miembro anterior es discutida más adelante en esta tesis doctoral.
21. Ulna con diáfisis recta, sin curvatura hacia el olécranon (car. 523-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.2A). Si bien se observa una suave curvatura en algunas aves ratites, como *Struthio* o *Rhea* (Fig. 4.2.15-16), está lejos de ser tan pronunciada como en Tinamidae o Lithornithiformes, donde se retiene la diáfisis bien curvada que caracteriza a los celurosaurios (e.g. Houde, 1988; Bertelli et al., 2014; Nesbitt y Clarke, 2016). *Apteryx* y Casuariiformes presentan lunas rectas proximodistalmente (Fig. 4.2.11-13).
22. Carpometacarpo con proceso extensor poco desarrollado (car. 31-0; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.2F). Dentro de Ratitae, solo *Palaeotis* presenta un proceso extensor comparable en extensión al presente en Tinamidae (Mayr, 2014). Esto puede implicar que *Palaeotis* mantenga el estado plesiomórfico de este carácter, por lo que este rasgo posiblemente esté más ampliamente distribuido que lo supuesto. Entre las ratites restantes, el proceso extensor puede ser muy poco desarrollado (e.g. *Struthio*, *Rhea*) o estar ausente (e.g. *Apteryx*, Casuariiformes).
23. Iliones fusionados al sinsacro (car. 199-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.2G). Este rasgo distingue a las ratites del sinsacro de Tinamidae y Lithornithiformes, donde se observa una clara separación entre el sinsacro y los iliones (Houde, 1988).
24. Fémur con fosa poplítea muy profunda (car. 233-1; Worthy et al., 2017). (Fig. 7.2H)
25. Fémur con fosa poplítea neummatizada (car. 234-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.2H).

26. Cóndilo medial del fémur subtriangular en vista caudal, suavemente convexo distalmente (car. 463-1; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.2H). Este rasgo está presente en Apteriges, Aepyornithiformes, *Struthio*, y Rheidae (Owen, 1879; Monnier 1913; Lamberton, 1934, Picasso, 2010), mientras que en Tinamidae, Lithornithiformes y Casuariiformes, el cóndilo medial es más redondeado y convexo caudalmente (Patterson y Rich, 1987; Boles, 1992; Worthy et al., 2014).
27. El extremo distal de la cresta cnemial anterior termina al mismo nivel que el extremo proximal de la cresta fibular (car 247-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.2I).
28. Tibiotarso con tubérculo del ligamento tibiometatarsiano intercondilar bien desarrollado (car. 482-1; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.2J). En Tinamidae, y Lithornithiformes, este tubérculo es de tamaño mucho menor (Houde, 1988).
29. Dos forámenes vasculares proximales en el tarsometatarso (car. 45-2; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.2K). Todas las aves ratites exhiben dos forámenes proximales en el tarsometatarso. En Dinornithiformes y *Palaeotis* existe una fosa común que contiene los forámenes neumáticos (Worthy y Scofield, 2012; Worthy et al., 2017; Mayr, 2019).

Como se ha mencionado en varios pasajes de esta tesis, diversos autores han obtenido a Ratitae como un grupo monofilético, mientras que análisis más recientes proponen a Ratitae como un grupo parafilético o polifilético, incluyendo a los Tinamiformes como grupo hermano de los Dinornithiformes (e.g. Hackett et al. 2008; Harshman et al., 2008; Phillips et al., 2010; Yuri et al., 2013; Mitchell et al., 2015; Yonezawa et al., 2017; Clouthier et al., 2019; McInerney et a., 2019; Urantowka et al., 2020; Wang et al., 2022) formando el clado Dinocrypturi (Sangster et al., 2022).

Por el contrario, el presente análisis filogenético de evidencia total recupera a los Dinornithiformes como el grupo hermano de Apterygiformes, tal como fue propuesto por

Cracraft (1974) en el trabajo en el que acuñó el término Apterhyges para dicha agrupación. Este clado se encuentra en la base de Ratitae, y es el grupo hermano de todas las ratites restantes. El registro fósil de Apterhyges previo al Pleistoceno se restringe a los materiales asignados a *Proapteryx* (Worthy et al., 2013) y a materiales asignados a Dinornithiformes indeterminados (Tennyson et al., 2010) del Mioceno inferior de Nueva Zelanda.

En el presente análisis Apterhyges (Cracraft, 1974) se encuentra soportado por 21 sinapomorfias, las que se enumeran y comentan a continuación:

1. Cráneo con sutura frontoparietal cerrada (car. 61-1; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.3C-D). Esto se distingue de la sutura frontoparietal visible en ejemplares adultos de muchas paleognatas, incluidas Eogruidae, Rheidae y Casuariiformes (Pycraft, 1900; Cracraft, 1974; Silveira y Hofling, 2007; Mayr y Zelenkov, 2021). Por el contrario, otras ratites, como Aepyornithiformes y *Struthio* también exhiben una sutura frontoparietal fusionada (Pycraft, 1900; Monnier, 1913).
2. Procesos basipterigoideos craneocaudalmente largos y poco proyectados lateralmente (car. 488-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.3A-B). En las aves ratites no Apterhyges, los procesos basipterigoideos son más craneocaudalmente cortos y se proyectan fuertemente en sentido lateral. Tinamidae y Lithornithiformes exhiben procesos basipterigoideos que, si bien son poco extensos lateralmente, son craneocaudalmente cortos, una condición que recuerda a Aepyornithiformes y *Struthio* (Monnier et al., 1913; Wiman, 1926; Silveira y Hofling, 2007; Bourdon et al., 2009; Bourdon y Lindow, 2015)
3. Cámara nasal muy osificada formando la “concha nasalis” (car. 496-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.3C-D). Esta estructura fue descrita en detalle por Parker (1895), y corresponde a una mayor osificación de la cámara nasal que incluye una amplia osificación caudal formada por los mesetmoides en Apterhyges. En *Apteryx* y algunas moas, esta mayor osificación resulta en turbinales osificados. Lee et al., (1997) incluyeron por primera vez este carácter en un análisis filogenético y fue incluido

posteriormente en otras matrices morfológicas (Bourdon et al., 2009; Worthy y Scofield, 2012). En otras paleognatas, el ectetmoides está menos osificado.

4. Proceso cigomático con una cresta dorsal muy desarrollada (car. 561-2) (Fig. 7.3C-D). Este rasgo también es compartido con Casuariiformes, y fue una de las características con las que Bledsoe (1988) sugiere la relación entre éstos y las ratites neozelandesas. Según los resultados de esta tesis, este rasgo se habría adoptado independientemente en cada grupo.
5. La cresta nucal transversa coincide con el margen dorsal del cráneo en vista caudal (car. 562-1) (Fig. 7.3E-F). En el cráneo de *Apteryx* o Dinornithiformes en vista caudal los parietales no se observan dorsalmente a la cresta nucal transversa (Owen, 1879), un rasgo que ocurre también en Tinamidae, Lithornithiformes y Struthiones (Silveira y Hofling, 2007; Houde, 1988; Bertelli et al., 2014; Bourdon y Lindow, 2015).
6. El foramen de las venas occipitales externas se continúa ventralmente como un surco neurovascular que termina dorsal al foramen magno (car. 566-1) (Fig. 7.3E-F).
7. Fosa temporal con una longitud igual o mayor a la mitad de la de la caja craneana (car. 569-1) (Fig. 7.3C-D). Este rasgo se distingue de la fosa temporal más corta craneocaudalmente presente en otras paleognatas. Dentro de Dinornithiformes, la extensión de la fosa temporal varía entre cada género, siendo *Dinornis* el que la tiene más extendida (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012).
8. Vómer con sus márgenes laterales proyectados laterodorsalmente, formando un techo dorsomedial a la fosa coanal (car. 575-1) (Fig. 7.3A-B). En otras aves paleognatas, el vómer no se proyecta lateralmente, y sus márgenes laterales están en amplio contacto con el rostro paraesfenoidal.

9. Vómer con un tubérculo ventral que se ubica ventralmente entre los procesos maxilopalatinos, el cual puede formar una placa ventral (car. 576-1) (Fig. 7.3A-B). En otras paleognatas, como Tinamidae y Struthionidea, hay una superficie cóncava donde se desarrolla el tubérculo ventral de Apteryges (McDowell, 1948).
10. Palatino, lamela ventral cierra ventralmente a la coana (car. 579-1) (Fig. 7.3A-B). En las aves paleognatas no Apteryges la lamela ventral se proyecta lateroventralmente, resultando en una fenestra coanal que se abre ventralmente (McDowell, 1948).
11. Pterigoides con su extremo craneal en contacto con el extremo caudal de los procesos maxilopalatinos (car. 584-1) (Fig. 7.3A-B). En *Apteryx* estos huesos se fusionan cuando el animal llega a la adultez (Pycraft, 1900; McDowell, 1948). En el resto de las paleognatas estos huesos no se contactan entre sí.
12. Pterigoides con una faceta basipterigoidea definida ventralmente por un labio (car. 585-2) (Fig. 7.3): En el resto de las paleognatas, la faceta está menos definida y no presenta un labio ventral.
13. Pterigoides con fosa medial ubicada justo anteriormente a la faceta basipterigoidea (car. 503-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.3A-B). Bourdon y Lindow (2015) señalan que *Lithornis* presenta una fosa en la cara medial del pterigoides. Sin embargo, la fosa presente en Apteryges está limitada ventralmente por una expansión medial del palatino, la cual está ausente en *Lithornis*. En otras paleognatas, la superficie ventral del pterigoides es plana o convexa (Pycraft, 1900; McDowell, 1948).
14. Cuerpo esternal plano, más ancho que largo, con una trabécula mediana (car. 509-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.3G-H). Esta condición distingue a Apteryges de Aepyornithiformes, los cuales pese a tener un esternón subplanar, carecen de una trabécula mediana y en cambio, presentan una escotadura central en su margen caudal (Monnier, 1913; Lamberton, 1934), tal como ocurre con *Struthio*, *Rhea* y Casuariiformes (Mivart, 1877).

15. Esternón con facetas coracoideas transversalmente estrechas, mediales a los procesos craniolaterales y muy separadas entre sí (car. 512-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.3G-H). Este rasgo distingue a *Apteryges* del resto de las aves ratites, donde las facetas coracoideas están más cercanas entre sí (Mivart, 1877; Monnier, 1913; Lamberton, 1934).
16. Tibiotarso, el área lateral a la protuberancia supratendinosa forma una faceta prominente proximal a la incisura intercondilar (car. 258-0; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.3M-N).
17. Tibiotarso, vista distal, proyección craneal de los cóndilos: el cóndilo medial se proyecta de forma marcadamente craneal en relación con el cóndilo lateral (253-0; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.3O-P).
18. Tarsometatarso con cótilo medial dorsoplantarmente alargado y que sobresale dorsal al cótilo lateral (car. 267-1, Worthy et al., 2017) (Fig. 7.3I-J). Si bien en todas las aves ratites, el cótilo medial es dorsoplantarmente más extenso que el lateral, este rasgo es más pronunciado en *Apteryx* y Dinornithiformes.
19. Diáfisis del tarsometatarso proporcionalmente corta y ancha (car. 284-1 (Bourdon et al., 2009; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.3K-L). El tarsometatarso de *Apteryx* y Dinornithiformes (con la excepción de *Dinornis*), es proximodistalmente más corto que el fémur (Owen, 1879). Además, es muy robusto en comparación con otras aves ratites (Owen, 1879; McGowan, 1979), salvo *Aepyornis*, taxón que, según los resultados de esta tesis, habría obtenido esta contextura robusta de forma independiente (Monnier, 1913).
20. Crestas plantares poco desarrolladas (car. 285-0; Bourdon et al., 2009; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.3K-L). Las aves paleognatas no-*Apteryges* presentan crestas plantares conspicuas. *Apteryx* presenta las crestas plantares más desarrolladas que en Dinornithiformes, en donde están presentes, pero muy poco desarrolladas.

En el presente análisis filogenético (morfológico y de evidencia total), Apterygiformes se recupera junto con Dinornithiformes, en lugar de Aepyornithiformes (Fig. 6.1). Estos últimos, por su parte, se recuperan como el taxón hermano de Struthionioidea (que aquí incluye a *Diogenornis*, *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes). Estos resultados son concordantes con algunas propuestas basadas en caracteres morfológicos efectuadas por Cracraft (1974), Bledsoe (1988) y Bourdon et al. (2009).

Por otro lado, Yuri et al. (2013) utilizando ADN mitocondrial, recuperaron a Apterygiformes como el grupo hermano de Casuariiformes, relación que ya había sido propuesta por algunos análisis basados en datos morfológicos (Mivart, 1877; Bledsoe, 1988) y moleculares (e.g. van Tuinen et al., 1998; Cooper et al., 2001; Harshman et al., 2008; Hackett et al., 2008; Phillips et al., 2010; Yuri et al., 2013; Mitchell et al., 2014; Urantowka et al., 2020), y acuñaron el nombre de Novaeratitae para este clado. Posteriormente, Mitchel et al. (2015) incluyeron a Aepyornithiformes dentro de Novaeratitae, proponiéndolos como el taxón hermano de Apterygiformes.

Vale la pena remarcar que *Remiornis*, del Paleoceno medio de Europa, resulta en los análisis de esta tesis, dentro del grupo hermano de Apteryges (Fig. 7.4), lo que implicaría que el ancestro común entre estos dos sería previo al Paleoceno medio, e indicaría la presencia de un gran linaje fantasma en la base de Apteryges. Sin embargo, debido a la naturaleza incompleta de *Remiornis*, su posición filogenética dentro de Ratites debe ser considerada como tentativa.

### **Comentarios sobre *Proapteryx***

Worthy et al. (2013) proponen que *Proapteryx micromeros* es un ancestro volador de *Apteryx* en base a su pequeño tamaño y constitución grácil del fémur que corresponde al holotipo de esta especie. Si bien el fémur de *Proapteryx* es más grácil que el de las especies

vivientes de *Apteryx*, su hueso cuadrado difiere poco del de este último género, mostrando un cuerpo del cuadrado apenas algo más esbelto.

En primer lugar, vale la pena remarcar que la asociación entre el hueso cuadrado y el fémur (Fig. 1.4G-H) a una misma identidad taxonómica es discutible y la única razón por la que Worthy et al. (2013) hacen esto es por sus afinidades de Apterygiformes. Asignar a estos restos aislados a una misma especie solo por pertenecer al mismo clado es una medida precipitada. Estos autores señalan que, debido a que estos son los únicos restos de Apterygiformes de la Fauna de St. Bathans, es muy posible que estos restos representan al único representante de este orden que habitó en Nueva Zelanda durante el Mioceno temprano. Sin embargo, esto no se corresponde con la diversidad de Apterygiformes que vemos hoy en día, puesto que en Nueva Zelanda existen unas 5 especies de *Apteryx*, 4 de las cuales conviven en la isla sur (*A. haastii*, *A. rowi*, *A. australis*, *A. mantelli*).

Respecto a la capacidad de vuelo de *Proapteryx*, es prácticamente imposible saberlo en base a un fémur y un hueso cuadrado aislados, por lo cual la discusión llevada adelante por Worthy et al. (2013) acerca de la capacidad de vuelo del linaje y su posible ancestría no cuenta con evidencia clara que la sustente (Mayr, 2016).

La presente tesis constituye la primera ocasión en la que se incluye a *Proapteryx micromeros* en un análisis filogenético, recuperándose dentro de Apterygiformes, y soportando así la propuesta de Worthy et al. (2013).

### **Las paleognatas voladoras**

El análisis filogenético recupera a Ratitae como el grupo hermano de un clado que incluye a Tinamiformes y Lithornithiformes. Las aves Lithornithiformes se conocen desde el Paleoceno medio al Mioceno temprano de Norteamérica y Europa (Houde, 1988; Kristoffersen, 1999; 2002; Leonard et al., 2005; Mayr, 2008; 2009b; Stidham et al., 2014; Bourdon y Lindow, 2015; Nesbitt y Clarke, 2016) y desde su descripción original han

variado en su posición filogenética (Houde y Olson, 1981; Houde, 1988). Esto se debe a que los taxones integrantes presentan un mosaico de caracteres plesiomórficos en conjunto con rasgos derivados, y que son compartidos con Tinamiformes, e incluso con ciertas ratites como *Apteryx* y *Palaeotis*. Debido a esto, las Lithornithiformes han sido consideradas tanto relacionadas con las ratites (Dyke, 2003), como así también originadas con anterioridad a la divergencia entre Tinamiformes y Ratitae (Houde y Olson, 1981; Houde, 1988; Worthy y Scofield, 2012). Houde (1988) sugiere que los Lithornithiformes podrían ser un grupo polifilético, con algunos de sus integrantes más relacionados con Neognathae que con Palaeognathae. Por otra parte, Clarke y Chiappe (2001) y Livezey y Zusi (2007), recuperan a Lithornithiformes como el grupo hermano de Neornithes. Finalmente, diversos análisis filogenéticos (Clarke y Norell 2002; Grellet-Tinner y Dyke 2005; Bertelli et al. 2014; Worthy y Scofield 2012; Mitchell et al. 2014; Nesbitt y Clarke 2016) recuperan a Lithornithiformes unido con Tinamiformes, un resultado que es soportado por el presente análisis filogenético.

### **Las relaciones filogenéticas de *Palaeotis*, Eogruidae y Ergilornithidae**

*Palaeotis weigelti* es un ave del Eoceno temprano y medio de Alemania (Houde, 1987; Houde y Haubold, 1987; Peters, 1988) (Fig. 1.2C). Esta ave fue considerada originalmente neognato perteneciente a Otididae (Lambrecht, 1928), y luego como un Gruidae (Lambrecht 1935). Más tarde, Houde (1986) y Houde y Haubold (1987) fueron los primeros en considerar a *Palaeotis* como una ratite relacionada con Struthionidae. Peters (1988), por su parte, le asignó su propia familia, Palaeotididae, que consideró más estrechamente relacionada con Rheidae. Mayr (2014) fue el primero en incluirla en un análisis filogenético y la recuperó como la más basal de las ratites. Posteriormente, Mayr (2019) encontró rasgos en el miembro posterior de *Palaeotis* compartidos con *Galligeranoides*, Eogruidae y Ergilornithidae, como ser la presencia de un hipotarso que

cierra un canal hipotarsal, carácter que los distingue de las paleognatas modernas y se asemeja a Gruiformes y a Eogruidae.

Eogruidae es un grupo extinto de aves distribuidas exclusivamente en el hemisferio norte que incluye 7 géneros: *Eogrurus* (Eoceno medio y tardío); *Sonogrurus*, *Proergilornis* y *Ergilornis* (Eoceno tardío); *Sinoergilornis*, *Amphipelargus* y *Urmiornis* (Mioceno) (Olson, 1985; Karhu, 1997; Mayr, 2009; Zelenkov y Kurochkin, 2015; Musser et al., 2020). Burchak-Abramovich (1951) fue el primer autor en señalar que los ergilornítidos podrían estar relacionados a Struthioniformes, hipótesis seguida por varios autores (Brodkorb, 1967; Feduccia, 1980; Olson, 1985). Olson (1985) sugirió que Eogruidae y Struthioniformes habrían derivado de los Geranoideidae de Norteamérica. La propuesta de que Eogruidae podría estar relacionado a Struthioniformes radica en que algunas de estas aves, los ergilornítidos, comparten con *Struthio* la presencia de solo dos dedos funcionales en el pie. Sin embargo, muchos rasgos de la anatomía de estas aves difieren de *Struthio* y recuerdan a ciertos Gruiformes, grupo al cual se los asignó posteriormente (Cracraft, 1973; Feduccia, 1999; Clarke et al., 2005; Mayr, 2009; 2017; Zelenkov y Kurochkin, 2015). A partir de la revisión de Mayr (2019) y más recientemente la de Mayr y Zelenkov (2021) se descubrió que muchos de estos rasgos también están presentes en *Palaeotis*, incluyendo caracteres en el cráneo (región interorbital angosta, presencia de un surco dorsal a las órbitas que aloja las glándulas nasales, presencia de una única y larga cótila cuadrática) y en el miembro posterior (i.e. fémur con cóndilos distales asimétricos y una fosa poplíteica profunda, tibiotarso con un tubérculo pretibial lateral al puente supratendinoso, tarsometatarso esbelto y largo, con trócleas distales cortas, falanges no ungueales del dedo IV muy cortas proximodistalmente). Adicionalmente, Mayr y Zelenkov (2021) han señalado una especial relación entre Ergilornithinae y Struthioniformes soportada por la reducción de la tróclea distal II del tarsometatarso.

Si bien estos trabajos sostienen las relaciones paleognatas de *Palaeotis*, *Galligeranoides* y Eogruidae, estas hipótesis nunca fueron puestas a prueba en un análisis filogenético (Mayr y Zelenkov, 2021). En la presente tesis se incluye por primera vez a

estas aves en un análisis filogenético junto con aves Neognathae y Palaeognathae. Los resultados muestran a *Galligeranoides* y *Palaeotis* como taxones hermanos dentro de Palaeotididae, apoyando la hipótesis de Mayr (2019). El presente análisis filogenético recupera a Palaeotididae soportado por las siguientes 2 sinapomorfias: tibiotarso con una muesca poco profunda entre la cresta de la tróclea del cartílago tibial y el cóndilo medial (car. 255-1; Worthy et al., 2019) (Fig. 7.5G), y tarsometatarso más alto que ancho en su longitud media (car. 286-2; Worthy et al., 2017; rasgo convergente en Struthionioidea; Fig. 7.5I).

Además, Palaeotididae se recupera por primera vez como grupo hermano de Eogruidae. Esta familia (que incluye a Ergilornithinae) está soportada sobre la base de 2 sinapomorfias: abertura distal del surco extensor del tibiotarso parcialmente superpuesta en el plano lateromedial con el cóndilo medial (car. 260-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.5F); y tibiotarso con cóndilo lateral muy proyectado posteriormente (car. 541-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.5G), lo que soporta la hipótesis de que estas aves son ratites (Burchak-Abramovich, 1951; Brodkorb 1967, Feduccia 1980, Olson 1985; Mayr y Zelenkov, 2021). A diferencia de estas últimas propuestas, los presentes análisis recuperan a Palaeotididae y Eogruidae como el grupo hermano de Struthiones en lugar de Struthioniformes.

El grupo que incluye a Palaeotididae+Eogruidae+ Struthiones se encuentra soportado por 7 sinapomorfias:

1. Vértebras cervicales postaxiales muy largas craneocaudalmente (car. 505-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.5C-D). Este rasgo se distingue de las vértebras proporcionalmente más cortas presentes en Apteryges, Tinamidae y Lithornithiformes (Mivart, 1877; Nerbitt y Clarke, 2016). *Casuarinus* exhibe vértebras cervicales postaxiales muy cortas en comparación con otras aves Struthionioidea, semejantes a las de Apteryges (Mivart, 1877; Bledsoe, 1988), pero que aquí se recuperan como un carácter obtenido convergentemente.

2. Tarsometatarso muy expandido lateromedialmente en su extremo proximal (car. 546-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.5I-K). Este rasgo distingue a estas aves de Tinamidae, Lithornithiformes y Apteryges, donde el tarsometatarso no presenta una expansión lateromedial tan desarrollada.
3. Tarsometatarso con un surco extensor profundo, bien definido en la mitad de su longitud, extendiéndose hacia la mitad distal (car. 279-2; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.5I-J). Esto se distingue del surco extensor más corto proximodistalmente presente en Tinamidae, Lithornithiformes y *Apteryx* (Owen, 1879; Houde, 1988; Bertelli et al., 2014). En Dinornithiformes el surco extensor es muy corto y poco profundo (Owen, 1879; Worthy y Scofield, 2012).
4. Tarsometatarso tan alto como ancho en su longitud media (car. 286-1, Worthy et al., 2017) (Fig. 7.5I-J). Este rasgo está presente en *Palaeotis* y *Remiornis* (Martin, 1992; Mayr, 2014; 2019), mientras que en Struthionoidea el tarsometatarso se vuelve más alto que ancho y en Aepyornithiformes la relación es inversa (Rasmussen et al., 2001; Monnier, 1913).
5. Tarsometatarso sin fosa del metatarso I (car. 288-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.5K).
6. Pie con tres dígitos (car. 297-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 4.2.26; 7.5L-M). En estas ratites, se pierde completamente el dedo I, que aún se retiene en Apteryges, Lithornithiformes y Tinaminae (Owen, 1879; Cracraft, 1974; McGowan, 1979; Houde, 1988; Bourdon et al., 2009; Nesbitt y Clarke, 2016). Por otro lado, los Nothurinae, tinámidos de espacios abiertos, pierden su dedo I de manera convergente (Parker, 1862; Bertelli et al., 2014).
7. Falanges del dedo IV muy cortas, rasgo que acentúa gradualmente hacia la falange pre-ungueal, la que es más ancha que larga (car. 298-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 4.2.26; 7.5L, N). Esta condición difiere de la presente en Tinamidae, Lithornithiformes y Apteryges, donde estas falanges son gráciles y

proximodistalmente largas (Fig. 4.3.26). Dinornithiformes presentan estas falanges mucho más cortas que en *Apteryx*, pero sin llegar al grado de acortamiento presente en Eogruidae o Struthiones. *Palaeotis*, presenta un acortamiento proximodistal de las falanges preungueales, pero sin presentar el acortamiento presente en Eogruidae (Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2021). Dentro de Ratitae, Rheidae y Eogruidae (e.g. *Urmionis*, *Sinoergilornis*; Musser et al., 2020) son los taxones que presentan las falanges preungueales más cortas.

El grupo que reúne a Palaeotididae y Eogruidae se encuentra soportado por las siguientes 4 sinapomorfias:

1. Presencia de impresiones de las glándulas nasales (car. 57-1; modificado de Worthy et al., 2017) (Fig. 7.5B). Mayr y Zelenkov (2022) señalaron estas estructuras en *Palaeotis* y en un Eogruidae indeterminado de Mongolia. Estas estructuras también están presentes en *Struthio* (Fig. 4.1.4; 7.5A). En el resto de las ratites no hay impresiones bien desarrolladas donde se encuentran las glándulas nasales, pero en *Dromaius* y Aepyornithiformes esta región presenta muchos forámenes neurovasculares (Fig. 4.1.3,6).
2. Puente supratendinoso osificado en el tibiotarso (car. 43-2; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.5E-F). La presencia de puente supratendinoso es un rasgo plesiomórfico dentro de Aves (Fig. 4.3.15). En Palaeognathae, sin embargo, esta estructura se pierde en varios linajes. A la luz de los resultados de esta tesis doctoral, se observa que la pérdida del puente supratendinoso ocurrió independientemente en Lithornithiformes (Houde, 1988; Nesbitt y Clarke, 2016), *Apteryx* y Struthiones (Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988; Bourdon et al., 2009; Worthy et al., 2017). El clado que incluye Palaeotididae y Eogruidae mantiene un puente supratendinoso bien desarrollado. Vale la pena remarcar que a diferencia de Gruiformes (grupo en el cual alguna vez fueron incluidos; Cracraft 1973; Feduccia, 1999; Clarke et al. 2005;

Mayr 2009, 2017; Zelenkov y Kurochkin 2015) los Eogruidae poseen la superficie craneal del puente supratendinoso cranealmente convexa, tal como ocurre en Tinamidae y Dinornithiformes.

3. Tarsometatarso con un canal hipotarsal para *m. digitorum longus*. (car 277-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.5H).
4. Forámenes proximales del tarsometatarso ubicados dentro de una fosa común sobre la cara dorsal (car. 282-2; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.5I-J). Este rasgo es compartido con Dinornithiformes, los que lo habrían adquirido de forma convergente (Mayr, 2019).

### **Struthiones y las relaciones filogenéticas de *Remiornis***

Struthiones (*Remiornis* + (Aepyornithiformes + Struthinoidea)) está soportado por 5 sinapomorfías, las que se comentan a continuación:

1. Diáfisis del tibiotarso con el margen medial convexo justo proximal al cóndilo distal (car. 256-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6A, D, G). Esto se debe al gran desarrollo proximodistal del epicóndilo medial en Rheidae y Casuariiformes, mientras que en Ratites basales está pobremente extendido (Cracraft, 1974).
2. Tibiotarso con incisura intercondilar amplia y poco profunda, formando una superficie continua entre los cóndilos distales (car. 262-2; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6P-Q). Dentro de Struthiones, la incisura intercondilar es muy poco profunda y le da al extremo distal del tibiotarso un contorno en forma de polea (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009). Esto se distingue de Apteryges, Palaeotididae y Eogruidae, quienes presentan un extremo distal del tibiotarso semejante al de Tinamidae (Owen, 1879; Zelenkov y Averianov, 2015; Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2022) (Fig: 4.3.15; 7.6O).

3. Extremo distal del surco extensor del tibiotarso poco profundo y abierto medialmente (car. 540-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.6A). Este rasgo se distingue del presente en Dinornithiformes, Palaeotididae, Eogruidae y Tinamidae, donde el margen medial del surco extensor es más profundo, rasgo en parte acentuado por la presencia de un puente supratendinoso osificado (Owen 1879; Zelenkov y Averianov, 2015; Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2022) (Fig. 4.3.15). En *Apteryx*, pese a no tener el puente supratendinoso osificado, los márgenes del surco extensor y las eminencias retinaculares están muy desarrolladas cranealmente, semejante a lo que ocurre en Lithornithiformes (Owen, 1879; McGowan, 1979; Houde, 1988),
4. Tarsometatarso con una eminencia intercotilar pobremente desarrollada, con borde lateral más alto que el medial (car. 544-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.6J, T). En *Apteryges*, Palaeotididae y Eogruidae, la eminencia intercotilar está mucho más desarrollada tanto proximal como cranealmente (Owen 1879; Zelenkov y Averianov, 2015; Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2022).
5. Tarsometatarso con eminencia intercotilar poco prominente dorsalmente en vista proximal (car. 271-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6V-Z): Este rasgo distingue a estas ratites de *Apteryges*, Palaeotididae y Eogruidae, donde la eminencia intercotilar emerge dorsalmente como un proceso redondeado cuando se observa al tarsometatarso proximalmente, al igual que en Tinamidae y Lithornithiformes (Owen 1879; Houde, 1988; Bertelli et al., 2014; Zelenkov y Averianov, 2015; Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2022). En *Diogenornis* y Rheidae, la eminencia intercotilar es apenas prominente dorsalmente (Alvarenga, 1973; Noriega et al., 2017), mientras que en Aepyornithiformes, Struthioniformes y Casuariiformes, el margen anterior de la eminencia intercotilar es cóncavo en vista proximal (Monnier, 1913; Bourdon et al., 2009).

*Remiornis heberti* (Lemoine, 1881) es un ave ratite del Paleoceno tardío de Francia conocida por un tibiotarso y tarsometatarso incompletos, a los que recientemente se adicionaron vértebras aisladas y un sacro (Martin, 1992; Buffetaut y Angst, 2014; Buffetaut, 2020). Sus relaciones filogenéticas son poco claras, y Martin (1992), acuñó un orden y familia monotípicos: Remiornithiformes y Remiornithidae respectivamente, con el fin de resaltar las características apomórficas de este taxón. Posteriormente, Mayr (2009) sugirió que *Remiornis* y *Palaeotis* podrían pertenecer a un mismo clado en base a que ambos presentan un tarsometatarso con un surco extensor profundo y una configuración similar de las trócleas distales, por lo que Palaeotidae tendría prioridad sobre Remiornithidae. Buffetaut (2020) y Mayr (2022), pusieron en duda esta hipótesis porque, a diferencia de *Palaeotis*, *Remiornis* carece de puente supratendinoso osificado en el tibiotarso.

En la presente tesis se incluye por primera vez a *Remiornis* dentro de un análisis filogenético cuantitativo. Esto resultó en el anidamiento de *Remiornis* en la base de Struthionidae, quedando bien alejado de *Palaeotis*, tal como fuera propuesto por Martin (1992) y por Buffetaut (2020).

### ***Eremopezus*, el Aepyornithiformes más antiguo**

El presente análisis recupera por primera vez a *Eremopezus eocaenus* dentro de Aepyornithiformes como taxón hermano de Aepyornithidae. Esta relación está soportada sólo por dos sinapomorfias: presencia de una cresta plantar media (Anderson, 1904; Rasmussen et al., 2001) que es la continuación distal de la cresta hipotarsal lateral (car. 609-1K, L-M); y crestas plantares lateral y medial poco desarrolladas (car. 285-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6K-N). Este último rasgo es compartido con Apteryges, aunque las crestas de estos últimos son menos perceptibles que las de Aepyornithiformes (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009).

Si los resultados aquí planteados fueran correctos, entonces *Eremopezus* sería el taxón más antiguo de Aepyornithiformes, así como el primer hallazgo del grupo por fuera de Madagascar (Fig. 7.4). Las relaciones entre *Eremopezus* y Aepyornithidae ya habían sido sugeridas por Lambrecht (1933) (aunque en ese momento se refería a “*Stromeria*”, que luego fue sinonimizado con *Eremopezus*; Moustafa, 1974; Rasmussen et al., 1987). Más recientemente, esta relación fue puesta en duda por Rasmussen et al. (1987; 2001), considerándose a *Eremopezus* como el miembro de una familia monoespecífica independiente de Aepyornithidae: Eremopezidae (Rothschild, 1911; Rasmussen et al., 2001).

El clado que incluye a Aepyornithiformes y a Struthionoidea está soportado, según el análisis cladístico aquí efectuado, por 2 sinapomorfias:

1. Cóndilo medial del tibiotarso con una concavidad colateral muy profunda (car. 251-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6B, E-F). Aptyryges, Eogruidae, Tinamidae y Lithornithiformes carecen de una fosa colateral semilunar profunda. *Palaeotis* exhibe una fosa semilunar profunda, pero angosta y menos profunda que en Aepyornithiformes y Struthiones (Mayr, 2019; Mayr y Zelenkov, 2022). *Aepyornis* presenta la fosa colateral más amplia y profunda dentro de Struthiones.
2. Tibiotarso con una muesca poco profunda entre la cresta de la tróclea del cartílago tibial y el cóndilo medial (car. 255-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6B, E). Esta muesca está ausente en Aptyryges, Lithornithiformes y Tinamidae (Owen, 1879; McGowan, 1979; Bertelli et al., 2014; Nesbitt y Clarke, 2016), mientras que en Eogruidae, *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes, es una muesca muy desarrollada (Cracraft 1974; Bledsoe, 1988; Boles, 1994; Worthy et al., 2014; Zelenkov y Averianov, 2015; Mayr y Zelenkov, 2021).

### Las relaciones de parentesco de los Struthionidea vivientes y *Diogenornis fragilis*

Los presentes análisis filogenéticos recuperan Struthionidea soportado por 8 sinapomorfias, las que se comentan a continuación:

1. La cresta cnemial craneal se continúa distalmente en una línea intermuscular que se desplaza caudomedialmente para separarse estrechamente de la impresión del ligamento colateral medial de modo que la superficie craneal del hueso es visible en vista medial (car. 242-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6E-F). En ratites más basales, la línea intermuscular distal a la cresta cnemial craneal se mantiene sobre la superficie craneal del tibiotarso (Owen, 1879; Martin, 1992; Zelenkov y Averianov, 2015), mientras que en *Apteryx*, Tinamidae y Lithornithiformes esta línea no se proyecta distalmente (McGowan, 1979; Houde, 1988; Nesbitt et al., 2016).
2. Cresta cnemial craneal del tibiotarso alineada con el eje mayor del hueso. 243-0; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6G). Esto se diferencia de la cresta cnemial craneal presente en Tinamidae, Lithornithiformes, Apteryges y Aepyornithiformes, que se proyecta lateralmente.
3. Tibiotarso con cresta patelar reducida de modo que el margen proximal entre las crestas cnemiales es cóncavo (car. 602-1) (Fig. 7.6G). Este rasgo está presente en *Struthio* y Rheidae, mientras que en Casuariiformes, la cresta patelar es menos cóncava, pero sin presentar el desarrollo que se observa en Tinamidae, Lithornithiformes, Apteryges o Aepyornithiformes (Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988; Houde, 1988; Bertelli et al., 2014).
4. Incisura intercondilar del tibiotarso sin impresión del ligamento intercondilar (car. 257-0; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6G).
5. Tarsometatarso, extremo proximal, hipotarso, ancho adyacente a los cótilos: claramente menos de la mitad del ancho proximal (car. 274-0; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6V-W). El hipotarso de Struthionidea reduce su ancho lateromedial

notablemente en comparación con otras paleognatas (Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988; Bourdon et al., 2009).

6. Tarsometatarso, hipotarso, formado por una cresta principal ubicada en el centro del hueso (car. 276-3; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6V-W). En el caso de Struthionioidea, la cresta hipotarsal lateral exhibe un desarrollo mucho mayor que la lateral y se sitúa centralmente en el tarsometatarso. En Casuariiformes, esta es un poco más lateral que en *Struthio* o *Rhea* (Cracraft, 1974; Boles, 1994; Bourdon et al., 2009; Worthy et al., 2014) (Fig. 7.6).
7. Cresta medial del hipotarso reducida a una cresta baja en la base de la cresta hipotarsal lateral (car. 608-2) (Fig. 7.6H-I). En *Diogenornis*, *Struthio* y *Rhea*, la cresta hipotarsal medial está notablemente reducida en comparación con otras ratites (Cracraft, 1974; Alvarenga, 1983; Noriega et al., 2017). En Casuariiformes, la cresta medial está un poco más pronunciada que en *Rhea* y *Struthio*, pero sin llegar al desarrollo presente en Aepyornithiformes o Apteryges (Fig. 4.3.16).
8. Tarsometatarso más alto que ancho en su longitud media (car. 286-2; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6T-U). Según los resultados del presente análisis filogenético, este rasgo fue adquirido convergentemente por Eogruidae (Mayr y Zelenkov, 2021).

*Diogenornis fragilis* (Alvarenga 1985) (Fig. 1.4A-B), de la Formación Itaboraí, del Eoceno inferior de Brasil (Woodbourne et al., 2014) es, según los resultados de esta tesis, la ratite más antigua documentada fuera de Europa (Fig. 7.4). Este taxón fue referido originalmente a Rheidae (Alvarenga, 1983; Tambussi, 1995; Bourdon et al., 2009), pero otros autores sugieren que podría estar relacionado con otras formas del Paleógeno (Peters 1988, Tambussi, 1995; Mayr, 2009; Agnolín, 2016). *Diogenornis* representa un ave no voladora de pequeño tamaño, con un premaxilar angosto, un húmero y huesos del miembro posterior proporcionalmente más robustos que en Rheidae (Tambussi, 1995). Esto llevó a

Alvarenga (2010) a proponer que estos rasgos relacionan a *Diogenornis* con Casuariidae, hipótesis puesta en duda por Mayr (2022). Sin embargo, las relaciones de parentesco de *Diogenornis* nunca fueron puestas a prueba mediante un análisis filogenético.

El presente análisis recupera a *Diogenornis* como el taxón más basal de Struthionioidea (Fig. 6.1), descartando así su inclusión dentro de Rheiformes (Alvarenga 1985; Tambussi, 1995) o Casuariiformes (Alvarenga, 2010). El hecho de que las ratites más antiguas conocidas (*Diogenornis* y *Remiornis*), pertenezcan a Struthiones implica la existencia de un extenso linaje fantasma en la base de Ratitae.

La filogenia aquí obtenida rescata a Struthionioidea como formas derivadas dentro de Struthiones, mientras que ratites más tempranamente divergentes (Aepyornithiformes, *Remiornis*, Aptyryges) son formas más robustas, con la clara excepción de Palaeotididae y Eogruidae. Es importante señalar que los restos de *Diogenornis* indican que se trataba de un animal proporcionalmente más robusto que *Struthio*, *Dromaius* y Rheiformes, asemejando a *Casuarius* (Alvarenga, 2010).

Los análisis filogenéticos llevados a cabo para la presente tesis recuperan a *Struthio* como el taxón hermano de un clado formado por Rheiformes y Casuariiformes (Fig. 6.1), como fuera propuesto por Bourdon et al. (2009). Esto difiere de las propuestas en las que *Struthio* y *Rhea* forman un clado (Mivart, 1874; Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988), o en los que Casuariiformes está más relacionado con *Apteryx* que con *Rhea* (e.g. Mivart, 1874; Bledsoe, 1988).

*Struthio*, Rheidae y Casuariiformes son agrupados en base a la presencia de 5 sinapomorfias:

1. Húmero largo y delgado, ventralmente inclinado en su extremo proximal y con su mitad distal recta, con las líneas intermusculares del *m. latissimus dorsi* bien desarrolladas (car. 521-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.6O). Este rasgo está presente en *Struthio* y *Rhea*. *Diogenornis* preserva la mitad proximal de un húmero

izquierdo, el cual es más robusto que en *Struthio* o *Rhea* (Alvarenga, 1973), pero debido a que está incompleto se los codifica como “?” en la matriz de datos. En *Palaeotis* (Peters, 1988), si bien el húmero está muy deformado, este elemento parece ser elongado y bien desarrollado, por lo que es posible que este rasgo esté más ampliamente distribuido en Ratitae.

2. En vista lateral, el cóndilo lateral del tibiotarso forma una muesca donde se une con la diáfisis (car. 252-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.6).
3. Tróclea distal del tibiotarso craneocaudalmente larga (car. 480-1; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.6).
4. Tibiotarso con su tróclea distal muy prominente caudalmente (car. 541-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.6).
5. Tróclea distal III del tarsometatarso con una depresión justo proximal al surco medio (car. 547-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.6). Bourdon et al (2009), señalan que *Struthio* no presenta esta estructura, pero en los materiales analizados dicha fosa está presente (Fig. 4.3.17). Cabe señalar que *Aepyornis* presenta una fosa en el mismo lugar (Fig. 4.3.16), la cual es muy profunda en comparación con la presente en *Struthio*, Rheidae o Casuariiformes.

Por su parte, el grupo que incluye a Rheidae y Casuariiformes está soportado por 19 sinapomorfias, las que se comentan a continuación:

1. Procesos paroccipitales muy desarrollados, con la superficie anterior orientada rostralmente y con una cresta curva para la unión de la membrana timpánica (car. 487-2; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.1H, L).
2. Procesos basipterigoideos delgados y muy proyectados lateralmente (car. 488-2; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.1I, M). Los procesos basipterigoideos de otras

paleognatas son más robustos, siendo lateralmente cortos y craneocaudalmente más amplios (McDowell, 1948; Cracraft, 1974)

3. Proceso cigomático con cresta lateral aguda (car. 492-1,2; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.1H, L). Esta cresta está más desarrollada que en Rheidae, donde está fuertemente curvada y caudalmente continua con un proceso en forma de cuchilla.
4. Pila ótica delgada, bien definida medialmente, y sobresale ventralmente al foramen neumático caudal (car. 494-2; Bourdon et al., 2009).
5. El vómer se extiende caudalmente de modo que contacta con el pterigoides y el palatino (car. 502-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.1I, M): En otras paleognatas el vómer es más corto caudalmente, y su extremo caudal contacta únicamente con el palatino, como en Tinamidae, Lithornithiformes, Apteryges y *Palaeotis* (Owen, 1879; McDowell, 1948; Cracraft, 1974; Houde y Haubold, 1987; Houde, 1988; Silveira y Hofling, 2007; Bourdon et al., 2009; Bertelli et al., 2009; Mayr, 2014; Bourdon y Lindow, 2015), mientras que en *Struthio* la reducción es tal que el extremo caudal es libre y no contacta con otros huesos palatinos (Pycraft, 1900; McDowell, 1948; Cracraft, 1974).
6. Expansión medial del yugal que continúa el paladar óseo (car. 557-1) (Fig. 7.1I, M): Si bien el proceso orbital del lacrimal, no contacta con el yugal, se observa que su extremo ventral termina sobre la expansión medial continua a los procesos maxilopalatinos. Por ende, esta expansión se considera parte del yugal. Este carácter está mucho más desarrollado en *Rhea* que en Casuariiformes, formando una amplia lámina plataforma ventralmente cóncava, que se distingue fácilmente de los procesos maxilopalatinos, que son ventralmente planos. En Casuariiformes, la expansión medial del yugal es de menor tamaño.

7. El lacrimal no contacta con el yugal (car. 558-1) (Fig. 7.1H, L): En otras paleognatas el lacrimal y el yugal contactan entre sí. En *Struthio* el contacto entre ambos huesos es variable, y en algunos casos puede estar ausente.
8. Vómer con un extremo craneal bífido, contactando a cada lado con los procesos maxilopalatinos (car. 574-1) (Fig. 7.1I, M). Este rasgo es convergentemente compartido con Tinamidae (McGowan, 1947; Silveira y Hofling, 2007).
9. Dentario con una fosa lateral que se extiende hasta su extremo craneal (car. 586-1) (Fig. 7.1H, L): En otras paleognatas, esta fosa es menos extensa y no alcanza el extremo craneal del dentario (Fig. 5.3).
10. Cuerpo esternal más largo que ancho, con un margen caudal redondeado (car. 509-2; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.7C): Esto se diferencia del esternón de Apteryges, Aepyornithiformes y *Struthio* el cual es más ancho que largo (Mivart, 1874; 1877; Monnier, 1913; Lamberton, 1934) (Fig. 4.2.1-2). Tinamidae y Lithornithiformes presentan también un esternón más largo que ancho, pero su margen caudal es subtriangular y anguloso (Houde, 1988; Nesbitt y Clarke, 2016; Bourdon et al., 2009), diferenciándose en este aspecto de Rheidae y Casuariiformes, donde es redondeado.
11. Margen craneal del esternón, dorsal a las facetas coracoideas, grueso y diferenciado de la depresión de la cara visceral del esternón (car. 511-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.7C).
12. Esternón sin trabéculas (car. 18-0; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.7C). Tinamidae, Apteryges, y *Struthio* presentan trabéculas laterales bien desarrolladas (Mivart, 1874; 1877; Bourdon et al., 2009), rasgo que ya está presente en Ornithuromorpha basales (e.g. Chiappe, 1996; 2002; Benito et al., 2022). Dentro de Palaeognathae, la ausencia de trabéculas laterales se obtuvo convergentemente en Lithornithiformes (Houde, 1988; Nesbitt y Clarke, 2016).

13. Esternón sin muescas ni fenestras (car 118-2; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.7C): En relación al rasgo anterior, el esternón carece no solo de trabéculas, sino también de fenestras, al igual que en todas las paleognatas conocidas.
14. Pelvis con foramen ilioisquiático caudalmente cerrado (car. 207-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.7A): El foramen ilioisquiático se mantiene caudalmente abierto en Palaeognathae con excepción de Rheidae y Casuariiformes (Mivart, 1877; Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988; Bourdon et al., 2009). Peters (1988), señala que *Palaeotis* también presenta este foramen cerrado caudalmente, rasgo que utiliza para sugerir una potencial relación de Palaeotididae con Rheidae. Sin embargo, en el material presentado por Peters (1988), el contacto entre el ilion y el isquion es inferido en base a proyecciones óseas en estos huesos y consecuentemente, este rasgo es codificado interrogante (“?”) en la matriz filogenética.
15. Extremo caudal del trocánter femoral continuo con una protuberancia alargada proximodistalmente, bien definida en la superficie caudal del fémur (car. 537-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.7D). Esta estructura está menos definida en otras aves ratites, mientras que en Rheidae y Casuariiformes forma un superficie rugosa y bien definida (Boles, 1997; Bourdon et al., 2009; Picasso, 2010; Picasso y Mosto, 2016).
16. El margen craneal de la cresta cnemial craneal es longitudinalmente recto en vista craneal (car. 244-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.7E). Esto se diferencia del margen craneal lateralmente proyectado presente en Tinamidae, Lithornithiformes, Apteryges y Aepyornithiformes (Cracraft, 1974; Houde, 1988; Bourdon et al., 2009; Bertelli et al., 2014). En *Struthio* la cresta cnemial craneal es relativamente recta, recordando al estado de Rheidae y Casuariiformes (Fig. 4.3.12-14), pero se diferencia de estos en que su extremo proximal se curva lateralmente (Fig. 4.3.11).
17. Tróclea distal del tibiotarso sin una incisura sobre el margen distal del cóndilo medial en vista medial (car. 605-1) (Fig. 7.7F). Este rasgo también está presente de forma convergente en Lithornithiformes y Tinamidae (Fig. 4.3.17). Mayr (2019) y

Mayr y Zelenkov (2021) señalan la presencia de una incisura distal en el cóndilo medial del tibiotarso como un rasgo que relacionaba a *Paleotis* con *Galligeranoides* y Eogruidae, el cual previamente había sido un carácter que relacionaba a Eogruidae con Aramidae y Gruidae (Mayr y Clarke, 2003), aunque también está presente en varios linajes dentro de Neognathae (Mayr y Clarke, 2003; Mayr, 2019). Este carácter está mucho más distribuido a lo largo de Ratitae que lo señalado previamente por Mayr (2019) (Fig. 4.3.17), solo perdiéndose en Rheidae y Casuariiformes.

18. Cótilo medial del tarsometatarso con una faceta subtriangular en su superficie dorsal, separada de la eminencia intercotilar por un surco (car. 268-1; Worthy et al., 2017; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.7G). Esta estructura está ausente en otras aves paleognatas (Bourdon et al., 2009).
19. La cresta lateral del hipotarso se proyecta más proximalmente que los cótilos proximales del tarsometatarso (car. 545-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.7H). En otras paleognatas, el hipotarso no sobrepasa proximalmente los cótilos proximales del tarsometatarso (Bourdon et al., 2009).

Casuariiformes (*Casuarius* + (*Dromaius* + *Emuarius*)) está soportado por 15 sinapomorfías, las que se comentan a continuación:

1. Premaxilar con un proceso frontal muy angosto (car. 500-1; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.1N, Q). Dentro de Ratitae, el proceso frontal también es angosto en Aepyornithiformes (Fig.4.1.2) cuando se lo compara con el presente en *Struthio*, Rheidae y Apteryges (Fig.4.1.2, 4-5). Los resultados del presente análisis filogenético indican que este rasgo se obtuvo de forma independiente de Casuariiformes.

2. Proceso cigomático con una cresta dorsal muy desarrollada (car. 561-2) (Fig. 7.1L, O).
3. Proceso basipterigoideos y lateroesfenoides separados por una fosa esfenopterigoidea estrecha en vista ventral (car. 570-1; Fig. 5.4-5) (Fig. 7.1M, P).
4. El vómer no envuelve el rostro paraesfenoidal (car. 78-1; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.1M, P). En Casuariiformes el vómer se ubica ventralmente al rostro paraesfenoidal en toda su totalidad. Este rasgo fue señalado por diversos autores como un carácter que comparte *Dromaius* con *Casuaris* (e.g. McDowell, 1948; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009), mientras que, en otras ratites, el vómer envuelve lateroventralmente al rostro paraesfenoidal.
5. Vértebrae cervicales con una lámina que se extiende entre la superficie lateral de la espina neural y la cara costotransversal, delimitando un foramen (car. 590-1) (Fig. 5.6B). *Dromaius* presenta esta estructura en la mayor parte de sus vértebras cervicales postaxiales, mientras que en *Casuaris* sólo se desarrolla formando un foramen entre las cervicales 7-9, mientras que entre las cervicales 10-12 esta lámina no está completa, observándose sus bases en la espina neural y la cara costotransversal.
6. Escapulocoracoides, con el cuello escapular se proyectándose caudolateralmente desde su base en un ángulo mayor a 90° (car. 591) (Fig. 5.6K-L). En Casuariiformes, la hoja escapular se proyecta caudolateralmente respecto al cuerpo del coracoides, diferenciándose del resto de las ratites, donde la hoja escapular forma un arco.
7. Fosa neumotricipital presente (car. 24-1; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.8F): Los Casuariiformes presentan una fosa neumotricipital con un gran foramen (Maxwell y Larsson, 2007; Bourdon et al., 2009; Worthy et al., 2014). En *Rhea* y *Apteryx*, en su lugar existe una superficie cóncava poco definida (Fig. 4.2.10, 13), algo más

- profunda en *Struthio*, el cual además presenta pequeños forámenes neumáticos (Fig. 4.2.9).
8. Carpometacarpo sin tubérculo ventral en la sinostosis proximal (car. 428-2; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.8G): Este rasgo es compartido con *Apteryx*, relacionado a la gran reducción de los elementos del miembro craneal (De Beer, 1957; McGowan, 1982; Maxwell y Larsson, 2007).
  9. Pelvis con un acetábulo en forma de copa y con un foramen acetabular pequeño (car. 528-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.8H): Las paredes internas del acetábulo de Casuariiformes están más desarrolladas que en otras paleognatas, de modo que el foramen acetabular es relativamente más pequeño (Bourdon et al., 2009)
  10. Extremo craneal del ala preacetabular del ilion de forma redondeada y sobresale ventralmente (car. 529-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.8H). En *Struthio*, Rheidae y Aepyornithiformes el margen craneal del ala preacetabular del ilion es menos convexo o incluso cóncavo (Fig. 4.3.1-2). *Apteryx* y Dinornithiformes, también presentan un margen craneal redondeado, rasgo que llevó a algunos autores (e.g. Mivart, 1877; Bledsoe, 1988) a sugerir una relación filogenética entre estas aves y Casuariiformes. Los resultados de la presente tesis indican que esta condición se obtuvo de forma convergente en ambos grupos. Tinamidae y Lithornithiformes también presentan un margen craneal del ilion redondeado (Houde, 1988; Bertelli et al., 2014), aunque, a diferencia de Aptyryges y Casuariiformes, sus márgenes laterales no se curvan ventralmente.
  11. Fémur con margen craneal de la cresta trocantérica redondeado, sin proyectarse proximalmente (car. 598-1) (Fig. 7.8I). A diferencia de Casuariiformes la cresta trocantérica se proyecta proximalmente en *Struthio* y *Rhea*. En Aptyryges también existe una cresta trocantérica poco proyectada proximalmente, un rasgo que Bledsoe (1988) interpreta como sinapomorfía de Casuariiformes, *Apteryx* y

Dinornithiformes. El presente análisis filogenético indica que esta característica se obtuvo de forma convergente en Apteryges y Casuariiformes.

12. Cóndilo medial del fémur redondeado en vista medial (car. 231-0; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.8J). Este rasgo fue recuperado como diagnóstico de Casuariiformes por varios análisis filogenéticos previos (Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988; Bourdon et al., 2009). En otras ratites, como *Struthio*, *Rhea* o *Aepyornis*, el cóndilo medial presenta un margen distal recto.
13. Hipotarso con cresta medial reducida en tamaño, pero definiendo un surco hipotarsal poco profundo con la cresta lateral (car. 608-1; 5.7) (Fig. 7.8K). A diferencia de *Struthio* y Rheidae, donde la cresta hipotarsal medial está reducida a una línea intermuscular en la base de la cresta hipotarsal lateral, en Casuariiformes define un surco hipotarsal, aunque sin ser profundo y bien definido como en Apteryges (Fig. 4.3.24-25).
14. Crestas hipotarsales lateral y medial fusionadas distalmente formando una plataforma plantar (car. 610-1) (Fig. 7.8K). Este rasgo está más desarrollado en *Casuarius* que en *Dromaius* y recuerda a la cresta central del tarsometatarso presente en Aepyornithiformes. Sin embargo, en estos últimos la cresta solo está formada por la cresta hipotarsal lateral y no forma una superficie plantarmente plana.
15. Foramen distal del tarsometatarso muy pequeño (car. 296-2; Worthy et al., 2017) (Fig. 7.8K). Esto se diferencia del foramen distal más amplio presente en otras ratites (Fig. 4.3.16);

El presente análisis filogenético recupera Rheiformes (*Rhea* + *Opisthodactylus*) soportado por 11 sinapomorfias, que se comentan a continuación:

1. Maxilar con un proceso digitiforme que se proyecta dorsalmente sin tocar al nasal (car. 554-2) (Fig. 7.1H). Este proceso es único del maxilar de *Rhea* y delimita rostralmente a la fenestra anterorbital, formando una estructura análoga al proceso maxilar del nasal (Fig. 4.1.5).
2. Proceso orbital del lacrimal con un gran foramen neumático (car. 310-1; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.1H). Este foramen está ausente en otras aves ratites.
3. Pterigoides, con extremo anterior subcilíndrico en sección (car. 582-0) (Fig. 7.1J): El pterigoides angosto de Rheidae es semejante al presente en Tinamidae (y aves neognatas), lo que llevó a McDowell (1947) a relacionar a estas dos familias entre sí. Sin embargo, el presente análisis filogenético sugiere que el pterigoides grácil de Rheidae se obtuvo convergentemente.
4. Entre 9 y 25 vértebras caudales libres (car. 12-3; O'Connor et al., 2021) (Fig. 7.8A): Rheidae presenta la cola con la mayor cuenta de vértebras libres en todas las paleognatas, superando a *Struthio*, que tiene 8 caudales libres. A diferencia de este último, Rheidae no presenta un pigostilo bien diferenciado (Fig. 4.2.4).
5. Húmero con entepicóndilo más proximal que el ectepicóndilo (car. 417-0; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.8B): El húmero de *Rhea* exhibe un proceso flexor muy desarrollado que se proyecta más distalmente que los cóndilos distales, un rasgo único dentro de Ratitae (Fig. 4.2.10).
6. Ilión sin proceso marginal caudal en su margen ventral (car. 453-0; Musser y Cracraft, 2019) (Fig. 7.8A). Dada la fusión caudal entre las alas postacetabulares, en Rheidae los procesos marginales no están bien desarrollados, a diferencia de otras aves ratites.
7. Ala postacetabular del ilión se estrecha dorsoventralmente y transversalmente, formando una estructura subcónica (car. 531-1; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.8A). La pelvis de *Rhea* es muy apomórfica, y la fusión entre las alas postacetabulares de

los iliones resulta en una estructura subconica única entre las paleognatas (Mivart, 1877; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009).

8. Ilion con vértices craniolaterales craneales al antitrocánter (car. 595-2) (Fig. 7.8A): Este rasgo fue señalado por Bourdon et al. (2009). Otros Struthiones presentan los vértices craniolaterales dorsales al antitrocánter, mientras que en Apteryges son de posición caudal, tal como ocurre en Tinamidae y Lithornithiformes (Owen, 1879; Houde, 1988; Bertelli et al., 2014; Bourdon y Lindow, 2015).
9. Superficie caudal del fémur con dos líneas que parten distalmente desde el foramen nutricio femoral (car. 599-1) (Fig. 7.8C). El resto de las paleognatas presentan una única línea intermuscular caudal distal al foramen femoral (Fig. 4.3.2, 4-7).
10. Presencia de una cresta tuberosa entre el hipotarso y el cótilo lateral (car. 607-1) (Fig. 7.8D). En otras ratites, esta superficie es cóncava, mientras que en Rheidae, hay una cresta transversal rugosa que hace que la superficie entre el hipotarso y el cótilo lateral resulte suavemente convexa (Fig. 4-5-16).
11. Tróclea distal III con su superficie plantar proximal con una quilla longitudinal (car. 612-1) (Fig. 7.8E). En otras paleognatas, esta superficie es plana o cóncava, mientras que en Rheidae existe una cresta longitudinal bien desarrollada (Noriega et al., 2017) (Fig. 4-5-19).

### **Comentarios sobre Rheidae extintos**

Restos fósiles referidos a Rheidae han sido documentados en diversas formaciones Cenozoicas de Argentina, incluyendo a los géneros *Hinasuri* (Tambussi, 1995), *Opisthodactylus*, “*Pterocnemia*” y *Rhea*.

*Hinasuri nehuensis* es conocido por un fémur incompleto de la Formación Monte Hermoso (Mioceno-Plioceno) de la provincia de Buenos Aires (Fig. 1.3C). Constituye un

ave de mayor porte que *Rhea americana*. Originalmente fue interpretado como perteneciente a la familia Rheidae (Tambussi, 1995). Dado que este taxón se conoce por tan escaso material, no se lo incluye en el análisis filogenético, pero la presencia de dos líneas intermusculares independientes en la superficie caudal del fémur, que divergen desde el foramen femoral hasta el extremo distal (car. 599, recuperado como sinapomorfía de Rheidae), y una diáfisis femoral levemente curvada anteriormente y más grácil que la presente en ratites por fuera de Rheidae, soportan su inclusión dentro de esta familia.

*Heterorhea dabbenei* (Rovereto, 1914) también proviene de capas de la Formación Monte Hermoso de la provincia de Buenos Aires, representado por un extremo distal de tibiotarso izquierdo perteneciente a un Rheidae de mayor tamaño que *Rhea americana*. Lamentablemente este material está extraviado (Noriega et al., 2017). Dada la falta de material solapable, no es posible asignar estos materiales a una misma especie con seguridad, pero teniendo en cuenta que tanto *Heterorhea* como *Hinasuri* representan animales de mayor porte que *Rhea* y que provienen de la misma Formación, no sería inesperado que estos taxones sean sinónimos, siendo *Heterorhea* el nombre con prioridad.

*Opisthodactylus* fue originalmente descrito como un ave fororracoidea (Ameghino, 1891), posteriormente reinterpretado como una ratite (Patterson y Kraglievich, 1960). Brodkorb (1963) le asignó su propia familia dentro de Rheiformes: Opisthodactylidae, pero luego fue asignado a Rheidae por Tambussi y Tonni (1986) (ver Picasso et al., 2022 para un resumen más detallado de la historia del género *Opisthodactylus*).

*Opisthodactylus* es el género extinto de Rheidae con mayor cantidad de especies y más amplia distribución geográfica: *O. patagonicus* (Ameghino, 1891) (Fig. 1.3F), es la especie tipo del género y proviene de capas de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano) de la provincia de Santa Cruz (Vizcaíno et al., 2012; 2015) (Fig. 1.3G). *O. horacioperezi* (Agnolín y Chafraat, 2015) es una especie conocida por restos incompletos, proveniente de la Formación Chinchinales (Mioceno temprano) de la provincia de Río Negro. *O. kirchneri* (Noriega et al., 2017) es la especie más reciente del género,

proveniente de la Formación Andalhuala (Mioceno-Plioceno) de la provincia de Tucumán (Fig. 1.3G-I; 7.4).

*O. kirchneri* es también la especie mejor conocida, representada por varios elementos del miembro posterior de un mismo individuo (Noriega et al., 2017; Tambussi et al., 2021) (Fig. 1.3G-I). Noriega et al. (2017) fueron los primeros en incluir a *Opisthodactylus* en un análisis filogenético, recuperándose como taxón hermano de “*Pterocnemia*”. Sin embargo, sobre la base de datos moleculares se ha considerado a *Pterocnemia* como un sinónimo junior de *Rhea* (Nores, 2008). Si consideramos los resultados obtenidos en el análisis de Noriega et al. (2017) y bajo este esquema taxonómico, *Opisthodactylus* también debería ser incluido como sinónimo junior de *Rhea*. El presente análisis filogenético recupera Rheidae formando una politomía entre *Opisthodactylus*, “*Pterocnemia*” y *Rhea*. Si consideramos que no existe una separación genérica entre estos taxones, implicaría que *Rhea* es el género de Rheidae con mayor representación temporal y taxonómica, contando con: *R. horacioperezi* (Mioceno temprano, Colhuehuapense), *R. patagonicus* (Mioceno temprano, Santacrucense), *R. mesopotamia* (Mioceno tardío, Huayqueriense), *R. kirchneri* (Mioceno tardío, Huayqueriense), *R. americana* y *R. pennata* (Pleistoceno, Ensenadense-Actualidad).

## 2. EVOLUCIÓN Y PALEOBIOGEOGRAFÍA DE RATITAE

### Evolución del paladar en las aves ratites

Pycraft (1900) realizó un exhaustivo estudio osteológico, miológico y de comportamiento reproductivo de Ratitae y Tinamidae, y como resultado reunió a ambos grupos en el superorden Palaeognathae. Pycraft interpretaba de todos modos que parte de esta agrupación estaba más cercanamente emparentada con Neognathae, lo que implica que en términos y conceptos actuales Palaeognathae se trata de un grupo parafilético. Según

Pycraft, Palaeognathae se caracteriza por poseer una superficie articular amplia entre el palatino y el pterigoides, a diferencia de la articulación cóncavo-convexa presente en aves neognatas. McDowell (1948) analizó los paladares de las paleognatas enfatizando en la existencia de cuatro diferentes tipos de paladares paleognatos: el tinamiforme (que incluía a Tinamidae y Rheidae), el casuariforme, el estrutioniforme y el apterygiforme. Las diferencias entre estos paladares eran tan notorias que, según McDowell (1948) no era posible reconocer un único tipo de paladar paleognato, y determinó que no había evidencias claras para agrupar a todas estas aves dentro de un mismo clado.

Si bien son ciertas las diferencias morfológicas reconocidas por McDowell (1948) existen numerosos rasgos osteológicos craneales y postcraneales que sustentan la monofilia de Palaeognathae, tal como viene siendo sustentado por la mayoría de los autores que han tratado el tema. En esta tesis hemos podido sustentar la hipótesis de monofilia de Palaeognathae y Ratitae en base numerosas sinapomorfías, analizadas en páginas previas. Sin embargo, el arreglo filogenético de las ratites propuesto en la presente tesis invita a reconsiderar propuestas previas sobre la evolución del paladar de estas aves. Esto permite sustentar un novedoso esquema acerca de la evolución de los principales rasgos del paladar en los paleognatos que no había sido planteado con anterioridad (Fig. 7.9).

Como fuera indicado anteriormente, la estructura del vómer tiene una gran importancia a la hora de definir el paladar paleognato. A continuación, se enumeran las tendencias en la anatomía del vómer observadas en la filogenia de Palaognathae: En Tinamidae, el vómer presenta un extremo craneal bifurcado, con cada uno de sus lados contactando los procesos maxilopalatinos del maxilar (Fig. 7.9A). Sin embargo, esta condición se recupera en la presente tesis como sinapomórfica del clado que incluye Rheiformes y Casuariiformes (car. 574) (Fig. 7.9G-I), implicando que es un carácter homoplásico. Es posible que la reducción de los procesos maxilopalatinos de *Struthio* conlleve a la reducción también de sus contactos con el vómer, de modo que su contacto con los procesos maxilopalatinos ocurre hacia la mitad de su longitud, mientras que su extremo craneal es simple (Fig. 7.9F).

Por otro lado, *Lithornis*, *Apteryx*, y *Palaeotis* comparten la presencia de un vómer de posición dorsal a los procesos maxilopalatinos, y no los contacta (Fig. 7.9B, C, E). Por su parte, en *Apteryges* el vómer presenta un tubérculo entre los procesos maxilopalatinos, que en *Dinornithiformes* se expande formando una placa que los contacta ventralmente (car. 577) (Fig. 7.9C-D).

En todas las paleognatas, el vómer envuelve el rostro paraesfenoidal, y en *Apteryges*, el margen lateral de este hueso se expande dorsolateralmente, formando un techo dorsal a la fenestra coanal, rasgo recuperado como sinapomorfía de este clado (car. 575). En *Casuariiformes* el vómer es completamente ventral al rostro paraesfenoidal, rasgo recuperado como sinapomorfía de este orden (car. 78) (Fig. 7.1).

En las paleognatas no-struthionoides el vómer y el palatino están fusionados entre sí, aunque la sutura entre estos huesos es conspicua (Fig. 7.9A-E). En el clado que incluye a *Rheiformes* y *Casuariiformes*, el vómer se proyecta caudalmente y contacta tanto al pterigoides como al palatino, lo que resulta un carácter sinapomórfico de este grupo (car. 514) (Fig. 7.9G-I). En *Struthio*, el vómer está tan reducido que no contacta a los palatinos (Fig. 7.9F).

Todos estos rasgos demuestran la gran variabilidad que tiene el vómer en el paladar de las aves ratites, llegando, en algunos casos, a definir caracteres diagnósticos de determinados clados.

El palatino también presenta modificaciones especiales que pueden ser contextualizadas en la filogenia presentada en esta tesis. En todas las palaeognatas, la fenestra coanal se expande lateroventralmente, salvo en *Apteryges*, que se distingue de otras aves por que la lamela ventral del palatino cierra la fenestra coanal ventralmente (car. 595). En el clado que incluye a *Rheiformes* y *Casuariiformes* el palatino contacta con una expansión del yugal, que continúa la superficie ósea formada por el premaxilar y el maxilar (car. 557). Adicionalmente, el palatino en este clado presenta una marcada expansión medial respecto al resto de las aves ratites, en especial en *Rhea* y *Casuaris*.

El pterigoides también presenta grandes cambios a lo largo de la evolución de las paleognatas. En Tinamidae y *Pseudocrypturus* (Houde, 1988; Bourdon y Lindow, 2015) los pterigoides son angostos y subcilíndricos (Fig. 7.9A-B), semejantes a los presentes en Neognathae y Rheidae (Fig. 7.9G). Este rasgo llevó a McDowell (1948) a considerar a Tinamidae y Rheidae como parte de un mismo linaje, aunque la presente propuesta filogenética sugiere que este rasgo se habría adquirido independientemente en Rheidae constituyendo una de sus sinapomorfias (car. 583). Algunos Dinornithiformes, como *Pachyornis* y *Anomalopteryx* (Parker, 1859; Worthy y Scofield, 2012) también presentan pterigoides subcilíndricos, aunque mucho más robustos que en Tinamidae o Rheidae (Fig. 7.9D). El resto de las aves ratites posee pterigoides más anchos transversalmente, como es el caso de Apterygiformes y *Palaeotis*, o bien con una expansión medialmente convexa como ocurre en *Struthio*, y Casuariiformes (Pycraft, 1900; McDowell, 1948; Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009) (Fig. 7.9C, E, F, H-I), siendo diferentes de la expansión medial subtriangular presente en *Lithornis* y *Paracathartes* (Houde, 1988; Bourdon y Lindow, 2015) (Fig. 7.9B). Vale la pena remarcar que la única sinapomorfia de Ratitae referida a un hueso del paladar refiere al extremo cuadrático del pterigoides muy expandido dorsoventralmente (car. 329).

El Apteryges el pterigoides contacta cranealmente con el extremo posterior de los procesos maxilopalatinos (Pycraft, 1900) (car. 583) (Fig. 7.9C). En *Apteryx*, el palatino es de posición medial debido a la fusión entre estos huesos. Asimismo, la superficie ventral del pterigoides presenta una profunda fosa, definida craneoventralmente por la expansión medial del palatino, rasgo recuperado como sinapomorfia de este grupo (car. 503). *Lithornis* presenta una fosa semejante, pero mucho menos desarrollada que en los Apteryges (Bourdon y Lindow, 2015). La faceta basipterigoidea de Apteryges está definida ventralmente por un labio bien desarrollado (car. 584).

Nada conocemos por ahora acerca del paladar de muchas ratites extintas (Eogruidae, Remiornithiformes, *Galligeranoides*, *Diogenornis*), a la par que del paladar de los

Aepyornithiformes se disponen de restos muy fragmentarios, lo que genera ciertas incertidumbres con respecto a la distribución de caracteres del paladar entre estas ratites.

### **Sobre la reducción del miembro anterior en las aves ratites**

La reducción del miembro anterior de las ratites es uno de los rasgos más distintivos de este grupo (Pycraft, 1900; Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988; Bourdon et al., 2009), y varias de las sinapomorfias que sostienen este clado están asociadas a dicha reducción: húmero con cresta deltopectoral reducida (car. 412) y ulna más corta que el húmero (car. 176). Sin embargo, como fuera notado por autores previos (Lowe, 1928; Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988; Bourdon et al., 2009), el grado de reducción del ala así como también la reducción (largo, diámetro) de cada uno de los elementos del miembro anterior, difiere notablemente entre los diferentes taxones que integran Ratitae (Fig. 4.2.16).

Cracraft (1974) señala que algunas de las diferencias en el miembro anterior de las ratites soportan que éstas provienen de distintos orígenes. Posteriormente, considerando a las ratites como un grupo monofilético, se sugirió que la reducción se había dado de forma disímil en diferentes linajes, siendo la misma mayor en Apteriyges, en comparación a su grupo hermano (Cracraft, 1974; Lee et al., 2001; Bourdon et al., 2009). También se propuso una reducción gradual desde un ala más desarrollada, como la presente en *Rhea* y *Struthio*, hasta la gran reducción presente en *Apteryx* y Dinornithiformes, pasando por un estado intermedio semejante al presente en Casuariiformes (Bledsoe, 1988; van Tuinen et al., 1998). Más recientemente, los análisis filogenéticos basados en datos moleculares, sugieren que las diferencias en la reducción del miembro anterior son fruto de pérdidas independientes del vuelo dentro de Palaeognathae (e.g. Harshman et al., 2008; Yuri et al., 2013; Mitchel et al., 2014; Faux y Field, 2017).

El esquema filogenético presentado en esta tesis excluye la presencia de un ancestro volador entre los diferentes linajes de Ratitae e incluye por primera vez a *Palaeotis*, del

cual se conocen materiales del miembro anterior (Peters 1988). Estos resultados invitan a reconsiderar cómo fueron los patrones de reducción del miembro anterior:

El miembro anterior de *Palaeotis* es uno de los más desarrollados entre las Ratitae (Peters, 1988), con un antebrazo subigual al húmero y un tamaño que, si bien no habría posibilitado volar, es mayor que el presente en la mayoría de las ratites (Fig. 4.2.16D). Es comparable en este aspecto a Rheidae, característica que llevó a Peters (1988) a considerarlo relacionado con esta familia. Sin embargo, los resultados de los análisis filogenéticos llevados a cabo en esta tesis no soportan la propuesta de Peters (1988). Adicionalmente, el húmero de *Palaeotis* representa una proporción de 0,9 con respecto a la longitud total de su fémur, demostrando que el miembro anterior de esta ave está proporcionalmente más reducido que en *Rhea*, donde la relación es superior a 1, es decir, el húmero es mayor al fémur. Esto sugiere que el miembro anterior de *Palaeotis* está más reducido que el de *Rhea* y *Struthio*. (Fig. 4.2.16).

Dentro de Aptyryges, *Apteryx* presenta, al igual que *Struthio*, un antebrazo que es más de un tercio menor en longitud al húmero (Fig. 4.2.16C). Sin embargo, a diferencia de *Struthio*, el tamaño del miembro anterior es minúsculo en comparación con el tamaño corporal (Owen, 1879; Pycraft, 1900; McDowell, 1982), con un húmero cuya longitud proximodistal representa una proporción de 0,3 respecto de la longitud del fémur. Dinornithiformes carece de miembro anterior, y consecuentemente, presenta un escapulocoracoides sin fosa glenoidea (Forbes, 1891).

El miembro anterior de Aepyornithiformes se conoce únicamente por el húmero, el cual es un hueso columnar y robusto, relativamente pequeño en relación al tamaño del animal (Monnier, 1913), morfológicamente semejante al húmero de *Casuarius* (Fig. 4.2.16E, I). El húmero de *Aepyornis* tiene una longitud proximodistal que representa una proporción de 0,2 de la longitud del fémur, lo que es una relación menor incluso a la presente en Casuariiformes y *Apteryx*.

Dentro de Struthionioidea, *Diogenornis* sólo preserva la mitad proximal del húmero, el cual es más robusto y proporcionalmente más desarrollado que el de *Struthio* y *Rhea* (Alvarenga, 1987). *Struthio* y *Rhea* presentan una relación de la longitud del húmero con respecto al fémur similar a la presente en Tinamidae y Lithornithidae (1,2 aproximadamente), pero su sección transversal y su tamaño con respecto al cuerpo del animal es menor. Esto sugiere que la longitud del húmero presente en *Struthio* y *Rhea* es una condición plesimórfica en comparación con otras ratites. *Struthio* posee un húmero más robusto que *Rhea*, pero con una mayor reducción de su antebrazo y una mayor simplificación del carpometacarpo, falanges subcilíndricas, y sinostosis distal incompletamente fusionada (Fig. 4.2.16F).

Dentro de Casuariiformes el miembro anterior es notablemente reducido en comparación con *Rhea*. En *Dromaius*, la longitud proximodistal del húmero representa una proporción de 0,39 respecto de la longitud del fémur, mientras que en *Casuarius* la relación es de 0,36, valores semejantes a los de *Apteryx*. *Dromaius* presenta un húmero y un antebrazo subiguales, como ocurre en *Rhea*, pero su carpometacarpo pierde los metacarpianos I y III y sólo el dedo II posee falanges (Fig. 4.2.16H). Los elementos del miembro anterior de *Casuarius* son más robustos que en *Dromaius*, y su antebrazo es más corto respecto al húmero. Su carpometacarpo mantiene los tres metacarpianos y el espacio intermetacarpal está bien definido. Sin embargo, la mano de *Casuarius* carece de falanges (Fig. 4.2.16I).

Partiendo de estas observaciones se puede hipotetizar que la reducción del miembro anterior en ratites ocurrió de manera dispar en los siguientes clados, reconociendo al menos 5 eventos independientes (Fig. 4.2.16): 1- Apteryges (el miembro anterior se pierde completamente en Dinornithiformes); 2- Palaeotididae (donde el miembro anterior es proporcionalmente menor al de *Rhea*); 3- Aepyornithiformes (el miembro anterior está reducido de forma comparable a *Casuarius*); 4- *Struthio* (el antebrazo se reduce notablemente con respecto al húmero, más aún que en *Apteryx*); y 5- el clado integrado por

Rheidae y Casuariiformes (donde *Rhea* retendría la condición plesiomórfica con respecto a la gran reducción presente en Casuariiformes).

### **Hábitos locomotores de las aves ratites**

Todas las aves ratites vivientes son incapaces de volar, y pese a ser aves caminadoras, la anatomía de sus miembros posteriores nos sugieren diferentes hábitos de vida. Autores previos han reconocido entre las aves ratites a formas graviportales y gráciles (Pycraft, 1900; Cracraft, 1974; Abourachid y Renous, 2000).

Las ratites graviportales (Cracraft, 1974) son aves con tarsometatarsos anchos y que pueden ser más cortos que el fémur. Este morfotipo robusto lo encontramos en Apteryges (Owen, 1879; Cracraft, 1974), Aepyornithiformes (Andrews, 1904; Monnier, 1913; Lamberton, 1934; Rasmussen et al., 2001) y en el Struthiones más basal *Remiornis* (Lemoine, 1881; Martin, 1992).

Cracraft (1974) señaló que este morfotipo robusto sería ancestral a todas las paleognatas, y parece estar estrechamente relacionado a la vida en ambientes densamente forestados. Este patrón morfológico lo posee también *Diogenornis fragilis*, un ave que, pese a ser más grácil que los Struthiones más basales, es proporcionalmente más robusta que los Struthionoidea más derivados. Es interesante notar que la Formación Itaboraí (Eoceno medio), de la cual proviene *Diogenornis*, posee características sedimentológicas y contenido fosilífero sugerentes de la existencia de un ambiente boscoso al momento en su depositación, previo a la aparición de los grandes espacios abiertos en América del Sur (Cracraft 1974, Boles 1992, Bertelli y Chiappe 2005; Palazzesi y Barreda 2012, Palazzesi et al. 2014). Las características anatómicas de *Diogenornis*, la edad Paleocena de la Formación Itaboraí, y las evidencias que indican un ambiente boscoso, constituyen datos en favor de la interpretación de Cracraft (1974).

En cambio, los registros fósiles más antiguos de ratites corredoras, como *Struthio*, Rheidae y Casuariiformes coinciden con la aparición de los grandes espacios abiertos entre el Oligoceno y el Mioceno (Cracraft, 1974; Pascual et al. 1996, Palazzesi y Barreda 2012). El *Casuarius* de Oceanía presenta una contextura mucho más robusta que *Dromaius*, *Rhea* o *Struthio* (Mivart, 1877; Pycraft, 1900; Cracraft, 1974). Sin embargo, su posición derivada dentro de Struthionioidea sugiere que esta morfología se habría dado de forma secundaria, probablemente relacionado a que esta ave habita los bosques tropicales de Australia y Nueva Guinea (Cracraft, 1974).

Agnolín (2017) enumeró la diversidad de formas de ratites paleocenas de Patagonia las cuales constituyen, en su mayoría, y al igual que *Diogenornis*, a formas más robustas que Rheidae (Fig. 1.3). Los Rheidae habrían sido las únicas ratites sudamericanas preadaptadas al cambio climático y ambiental que implicó la aparición de espacios abiertos y la pérdida de zonas arboladas, mientras que las formas más robustas desaparecieron en América del Sur durante la transición Oligoceno-Mioceno.

Por otro lado, las ratites del hemisferio norte, Palaeotididae y Eogruidae, son formas de menor tamaño y proporciones mucho más gráciles que Struthionioidea (e.g. Olson, 1985; Houde, 1986; Peters, 1988; Bourdon et al., 2014; Mayr, 2014; 2019), con tibiotarsos y tarsometatarsos proporcionalmente más largos y epífisis proximal y distal menos expandidas lateromedialmente en relación con la diáfisis. Teniendo en cuenta que el origen de estas familias habría sido previo a la aparición de grandes espacios abiertos en Eurasia (e.g. Stromberg et al., 2007; Saarinen et al., 2020; Wang y Lu, 2022) vemos que las aves ratites adquirieron un morfotipo grácil de forma convergente al menos en dos ocasiones: en el clado Palaeotididae + Eogruidae, y en Struthionioidea. Entre las convergencias más notables (además de las proporciones gráciles de sus miembros) está la presencia de los cótilos distales del tibiotarso expandidos caudalmente, y la reducción del dedo II en Eogruidae y Struthioniformes, el cual se pierde en su totalidad durante el Mioceno en ambos clados (Burchak-Abramovich, 1951; Olson, 1985; Zelenkov y Averianov, 2015; Musser et al., 2020).

### **Evolución paleobiogeográfica de las aves ratites**

Cracraft (1974) fue el primero en proponer patrones de dispersión y diversificación biogeográfica de las aves ratites. Debido a su incapacidad para volar, este autor propuso que la diversificación de estas aves se habría dado por vicarianza, un patrón que se acepta en todas las propuestas que consideran a Ratitae como un grupo monofilético (Fig. 7.10A).

Cracraft (1974) consideró a todas las ratites como aves gondwánicas y su hipótesis biogeográfica tiene como supuesto inicial que los ancestros de las paleognatas modernas habrían estado ampliamente distribuidos en Gondwana durante el Cretácico, señalando que la separación de los clados Tinamidae y Ratitae se habría producido en lo que hoy es América del Sur (Fig. 7.10A). El grupo ancestral a partir del cual se originaron Tinamidae y Ratitae también habría atravesado Antártida hasta llegar a Nueva Zelanda, en donde se diferenciaron los Apteryges. Dentro del grupo ancestral de ratites, las Aepyornithiformes se habrían diferenciado en África para luego quedar geográficamente aisladas en Madagascar en algún momento del Cretácico. Posteriormente un grupo se habría diferenciado en Oceanía, dando origen a Casuariiformes. Los Rheidae y Struthioniformes comparten un ancestro común entre América del Sur y África, y al separarse estos continentes, se habrían diferenciado estos dos órdenes de ratites. En el marco de esta propuesta, Cracraft (1974) sugirió que las ratites de Oceanía provinieron de dos invasiones independientes: Apteryges, que representa una invasión de formas tempranamente divergentes, y Casuariiformes posteriormente. El origen de los Apteryges se habría producido entre Antártida occidental y Nueva Zelanda, mientras que el origen de Casuariiformes habría tomado lugar entre Antártida oriental y Australia, indicando siempre como punto de origen a América del Sur.

En años más recientes, van Tuinen et al. (1998) recuperaron a *Struthio* como la ratite más basal, y a *Rhea* como taxón hermano de un clado que incluye taxones de Oceanía, con *Apteryx* como grupo hermano de Casuariiformes. A la luz del hallazgo de Lithornithiformes y *Palaeotis*, estos autores abandonaron la idea de que las ratites (y el

resto de las paleognatas) evolucionaron exclusivamente en continentes gondwánicos. Con estos resultados, estos autores sugieren dos alternativas posibles para los orígenes geográficos y de ulterior dispersión para las ratites: un origen sudamericano o un origen africano. La hipótesis del origen africano (Fig. 7.10D) implica que las paleognatas primitivas se encontraban en la masa continental África-Sudamérica y al separarse estos continentes se diferenciaron los Tinamidae en Sudamérica y las Ratitae en África. El linaje de *Struthio* se habría diferenciado en África, mientras que el resto de las ratites habrían invadido Europa, diferenciándose formas como *Palaeotis*. Posteriormente habrían invadido América del Norte y luego América del Sur, en donde se diferenció el linaje que incluye a *Rhea*, para finalmente invadir Oceanía.

Por otro lado, un origen sudamericano de Ratitae (Fig. 7.10C) implicaría que el linaje de *Struthio* habría invadido América del Norte a través de las proto Antillas y posteriormente a Europa y África, mientras que las ratites sudamericanas se diferencian en el linaje de *Rhea*, por un lado y, por otro lado, invadieron Oceanía vía Antártida. A diferencia de Cracraft (1974), van Tuinen et al., (1998) recuperaron una única invasión de las ratites en Oceanía.

Más recientemente, Bourdon et al. (2009) presentaron un esquema filogenético similar al de Cracraft (1974), con la diferencia de que Rheidae y Casuariiformes se recuperan como grupos hermanos entre sí. De acuerdo a estos resultados, Bourdon et al. (2009) sugieren que estos linajes se originan por vicarianza al separarse Australia de la masa conformada por América del Sur y Antártida durante el Cenozoico temprano (Fig. 7.10B). Luego del trabajo de Bourdon et al. (2009), los trabajos publicados sobre filogenia de aves basados en datos moleculares tomaron mayor importancia (e.g. Hackett et al. 2008; Harshman et al., 2008; Phillips et al., 2010; Yuri et al., 2013; Mitchell et al., 2014; Yonezawa et al., 2017; Clouthier et al., 2019; McInerney et al., 2019; Urantowka et al., 2020; Wang et al., 2022). Estas publicaciones reconocieron a Tinamidae como el grupo hermano de Dinornithiformes, integrando ambos el clado Dinocrypturi, e implicando

sucesivas pérdidas del vuelo dentro de Palaeognathae, y descartando el modelo de diversificación únicamente por vicarianza propuesto originalmente por Cracraft (1974).

Muy recientemente, Mayr y Zelenkov (2022) consideraron a Palaeotidae y Eogruidae como ratites cercanamente relacionados con Struthioniformes, sugiriendo que este grupo habría tenido un origen euroasiático y que desde allí habrían arribado a África (Fig. 7.10E). Según la hipótesis de la presente tesis doctoral, estos linajes son independientes entre sí, por lo que Struthioniformes habría tenido un origen gondwánico, como ocurre con Struthionoidea, posiblemente africano, como sugieren sus registros más antiguos (Burchak-Abramovich y Vekua, 1990; Mlíkovsky, 1996; Hou et al., 2005; Wang, 2008; Boev y Spassov, 2009; Wang et al., 2011; Vekua, 2013; Zelenkov et al., 2019; Buffetaut, 2022)

El análisis filogenético llevado adelante en la presente tesis recupera a Ratitae como un grupo monofilético integrado enteramente por formas no voladoras, implicando que la pérdida del vuelo se habría dado una única vez en su ancestro común. Con la inclusión de diversos taxones fósiles, los análisis que hemos presentado en las páginas previas recuperan a Ratitae con una topología novedosa que invita a sugerir una aproximación biogeográfica acorde. Además, se tiene en cuenta que los modelos de dispersión y diversificación de estas aves no pueden considerar un ancestro volador entre cada uno de sus grupos (contra Mitchel et al., 2014), soportando el modelo de dispersión y diversificación por vicarianza (Cracraft, 1974; van Tuinen et al., 1998; Bourdon et al., 2009).

Es importante aclarar que las aproximaciones que se enumeran a continuación son preliminares y que para soportarlas apropiadamente será necesario realizar análisis biogeográficos cuantitativos, lo que escapa al objetivo de la presente tesis. Las conclusiones a las que hemos arribado son las siguientes:

- Dentro de Ratitae, las formas neozelandesas aparecen en la base del clado, como grupo hermano del resto de las ratites, tanto laurásicas como gondwánicas. El grupo hermano de Ratitae incluye a Lithornithiformes de Europa y Norteamérica, y

Tinamidae de Sudamérica. Debido a esta gran complejidad y a que no se realizan análisis biogeográficos cuantitativos, la zona ancestral de Ratitae o Palaeognathae no puede ser determinada con claridad.

- El clado laurásico tiene un biocrón Eoceno-Mioceno y está constituido por las familias extintas Eogruidae y Palaeotididae. Sin embargo, *Remiornis heberti*, la ratite más antigua conocida procedente del Paleoceno tardío de Francia (Lemoine, 1881; Martin, 1992) se recupera como el taxón más basal de Struthiones. Esta topología sugiere que el origen del grupo que incluye a las ratites no-Apteryges habría sido en Eurasia, y que se habría diferenciado en dos linajes principales: uno que incluye Palaeotididae+Eogruidae por un lado, y Struthiones por otro lado. Este resultado novedoso se obtiene por primera vez, y se sugiere un origen laurásico para el grupo que incluye a *Struthio*, *Rhea*, *Dromaius* y *Casuarius*.
- Struthiones habría invadido Gondwana desde Europa, diversificándose con anterioridad al Eoceno temprano (Fig. 7.10F). De esta manera, Struthiones presenta una distribución espaciotemporal que podría indicar que este es un clado, dentro de Ratitae, con un origen y distribución coherente con la provincia paleobiogeográfica de Antlantogea (Ezcurra y Agnolín, 2012). Sin embargo, estas interpretaciones paleobiogeográficas que derivan directamente de los resultados de los análisis filogenéticos de la presente tesis doctoral deben tomarse con cautela, ya que *Remiornis* es un taxón conocido por materiales escasos y una anatomía muy apomórfica (Martin, 1992; Buffetaut 2020; Mayr, 2009; 2022).
- Struthiones habría arribado a Gondwana a través de la masa África-América del Sur, donde se habrían diferenciado el linaje que dio origen a Aepyornithiformes y a Struthionoidea. *Eremopezus heberti* vivió en el Eoceno de lo que hoy es Egipto (Andrews, 1904), por lo que al incluirla dentro de Aepyornithiformes, constituye el registro más antiguo de este orden y el primero documentado por fuera de Madagascar. Esto sugiere que la región ancestral de los Aepyornithiformes habría

sido África continental y que Aepyornithidae se habría diferenciado dentro de Madagascar, de acuerdo con la propuesta de Cracraft (1974). Agnolín (2017) indicó algunas semejanzas entre algunas ratites del Paleoceno de Patagonia y *Eremopezus*, pero esto no es suficiente como para justificar la presencia de este linaje en América del Sur. Sin embargo, al igual que se señaló más arriba en el caso de *Remiornis*, *Eremopezus* es un taxon muy fragmentario y de anatomía muy apomórfica, distinta de las otras aves ratites (Rasmussen et al., 1987; 2001; Mayr, 2022), por lo que, estas interpretaciones paleogeográficas que derivan directamente de los resultados de los análisis filogenéticos de la presente tesis doctoral deben tomarse como tentativas.

- Struthionioidea muestra una gran diversidad de formas en lo que hoy es América del Sur. Allí es donde se diferenció el clado que incluye a *Diogenornis* (ver Agnolín, 2017; Picasso et al., 2022; Mayr, 2023) y el que incluye a Struthioniformes, Rheidae y Casuariiformes. Struthioniformes se habría diferenciado en África luego de su separación del resto de Gondwana, de acuerdo con las propuestas de Cracraft (1974) (Fig. 7.10A) y el modelo del origen sudamericano propuesto por van Tuinen et al. (1998) (Fig. 7.10C). Si bien Struthioniformes cuenta con un amplio registro fósil en Eurasia, sus registros más antiguos provienen de África (Burchak-Abramovich y Vekua., 1990; Mlíkovský, 1996; Hou et al., 2005; Wang, 2008; Boev y Spassov, 2009; Wang et al., 2011; Vekua, 2013; Zelenkov et al., 2019; Buffetaut, 2022), implicando que este clado habría invadido Eurasia secundariamente. Esto se diferencia de la propuesta de Mayr y Zelenkov (2022), quienes proponen que Struthioniformes habría tenido un origen euroasiático y que habría invadido África secundariamente (Fig. 7.10E).
- El linaje que incluye Rheiformes y Casuariiformes habría estado presente a lo largo de la masa Sudamérica-Antártica-Oceanía. El hallazgo de aves ratites en el Eoceno de la Antártida soporta esta propuesta (Cenizo, 2012; Picasso et al., 2022). No obstante, los restos disponibles no son lo suficientemente informativos como para

reconocer sus relaciones filogenéticas. Una vez que Oceanía se separó de Antártida durante el Paleoceno, se diferenciaron los linajes que condujeron al origen de Casuariiformes, quedando aquel que origina a Rheiformes en América del Sur, siguiendo las propuestas de Bourdon et al. (2009) (Fig. 7.10B) y en parte aquellas de Cracraft (1974) (Fig. 7.10A) y de Van Tuinen et al. (1998) (Fig. 7.10C-D). La presente tesis doctoral también soporta la idea de que las ratites de Oceanía provienen de dos invasiones independientes (Cracraft, 1974; Bourdon et al., 2009), al contrario de la propuesta de van Tuinen et al. (1998).

## CAPÍTULO 8

### CONCLUSIONES

En las secciones anteriores se describió, comparó y figuró la anatomía ósea de las aves ratites, abarcando taxones vivientes y fósiles, cumpliendo con el objetivo 1 de la presente tesis doctoral. Esto permitió el reconocimiento de 66 caracteres morfológicos nuevos con potenciales implicancias filogenéticas, los cuales fueron agregados a una matriz que abarcó caracteres previamente publicados (Bourdon et al., 2009; Worthy et al., 2017; Musser et al., 2020; O'Connor et al., 2021). De esta forma se cumplen los objetivos 2 y 3. No obstante, en pos de alcanzar una aproximación integral a las relaciones filogenéticas de las aves ratites, se realizaron análisis de evidencia total, resultantes de la unión entre la matriz morfológica presentada en esta tesis con datos moleculares disponibles en GenBank®. De esta manera se alcanzan los objetivos 4 y 3. Los análisis filogenéticos permitieron arribar a resultados novedosos en relación con diversos aspectos de la historia evolutiva de Ratitae, cumpliendo el objetivo 6 de la presente tesis doctoral. Dichos resultados comprenden desde aspectos específicos de la evolución de ciertas estructuras óseas, cuestiones puntuales de ciertos grupos taxonómicos hasta reinterpretaciones generales relacionadas con el tiempo y modo de evolución de las aves modernas, cumpliéndose el objetivo 7 de esta tesis.

A partir de todos estos resultados se desprenden las siguientes conclusiones:

1. **Ratitae es un grupo monofilético, implicando que la pérdida del vuelo ocurrió solamente una vez dentro de Palaeognathae:**

Los análisis filogenéticos de la presente tesis doctoral, tanto el morfológico como los de evidencia total, recuperan Ratitae como un clado (Fig. 6.1), soportando las

hipótesis previas basadas únicamente en datos morfológicos (Mivart; 1877; Cracraft, 1974; Bledsoe, 1988; Bourdon et al., 2009), y dando sustento a la hipótesis 1 de la presente tesis. Esto descarta la propuesta de consecutivas pérdidas del vuelo en Palaeognathae y la presencia un clado que incluye únicamente a Tinamidae y Dinornithiformes, llamado Dinocrypturi (Phillips et al., 2010; Yuri et al., 2013; Mitchell et al., 2015; Clouthier et al., 2019; McInerney et a., 2019; Wang et al., 2022). Sin embargo, la reducción del miembro anterior aparentemente ocurrió de manera paralela en cada linaje. *Palaeotis* y Rheidae tienen un miembro anterior relativamente bien desarrollado, y es aquí considerado como el menos modificado dentro de Ratitae. Se identifican al menos 4 eventos diferentes de reducción del miembro anterior en Ratitae (Fig. 4.2.16): 1- en Apteryges, donde el miembro se perdió completamente en Dinornithiformes; 2- en Aepyornithiformes, donde el miembro anterior está reducido de forma comparable a *Casuarius*; 3- en *Struthio*, donde el antebrazo está reducido notablemente con respecto al húmero, (más aún que en *Apteryx*); y 4- la reducción en Rheidae y Casuariiformes.

## **2. Apterygiformes y Dinornithiformes conforman el clado Apteryges (Cracraft, 1974):**

Apteryges se recupera como grupo monofilético en los análisis filogenéticos de la presente tesis (Fig. 6.1). En el análisis basado únicamente en datos morfológicos, así como en el de evidencia total mediante máxima verosimilitud, Apteryges se recupera como el grupo hermano del resto de las aves ratites, soportando la propuesta de Bourdon et al (2009). Por otro lado, el análisis de evidencia total por parsimonia recupera a Apteryges como el grupo hermano de Aepyornithiformes. De esta forma se soporta la hipótesis 2, y se falsea la hipótesis 3, rechazando las propuestas filogenéticas basadas sólo en datos moleculares, en las cuales Apterygiformes aparece como el grupo hermano de Aepyornithiformes, y

filogenéticamente distantes de Dinornithiformes (e.g. Mitchel et al., 2014; Prum et al., 2015) (Fig. 1.5D).

**3. Palaeotididae y Eogruidae son grupos de Ratitae diversificados tempranamente, y forman un clado exclusivamente laurásico, el cual es grupo hermano de Struthiones:**

En la presente tesis doctoral se incluyen por primera vez en un análisis filogenético con gran representación de aves paleognatas, a *Galligeranoides* y a las Eogruidae *Eogrurus*, *Ergiliornis* y *Urmiornis*. *Galligeranoides* se recuperó dentro de Palaeotididae como el taxón hermano de *Palaeotis* (Fig. 6.1), soportando la propuesta de Mayr (2019). Eogruidae se recuperó como el grupo hermano de Palaeotididae, soportando su inclusión dentro de Ratitae, de acuerdo a la hipótesis 5 de la presente tesis (Burchak-Abramovich, 1951; Olson, 1985; Mayr y Zelenkov, 2022). Así se recupera por primera vez un clado formado por Palaeotididae y Eogruidae, conformando un linaje de ratites exclusivamente laurásico, que resulta ser el grupo hermano de Struthiones. Con estos resultados, se soporta parte de la hipótesis 4 de la presente tesis.

**4. *Remiornis heberti*, constituye el taxón más basal conocido de Struthiones (Cracraft, 1974):**

En la presente tesis doctoral se incluye por primera vez en un análisis filogenético a *Remiornis heberti*. Este taxón se recupera como el Struthiones más basal (Fig. 6.1), soportando la hipótesis 4 de la presente tesis. *Remiornis* es entonces la ratite más antigua conocida y el único Struthiones descubierto fuera de Gondwana. Este resultado, sumado a que el grupo hermano de Struthiones (Palaeotididae+Eogruidae) está conformado exclusivamente por aves laurásicas,

sugiere que Struthiones podría haber tenido un origen laurásico (Fig. 7.4), y que posteriormente invadió y se diversificó en los continentes gondwanicos (Fig. 7.10), soportando la hipótesis 6 de la presente tesis doctoral. La ocurrencia de *Diogenornis* en el Eoceno temprano de Brasil (Alvarenga, 1983), y posibles formas afines en el Paleoceno de Patagonia (Agnolin, 2016), indican que la llegada de Struthiones a Gondwana habría ocurrido previamente al Eoceno (Fig. 7.4). Esta propuesta de dispersión puede corresponder a la provincia paleobiogeográfica de Atlantogea (Ezcurra y Agnolín, 2012).

#### **5. *Diogenornis fragilis* constituye el Struthionoidea (Cracraft, 1974) más tempranamente divergente:**

En la presente tesis doctoral se incluye por primera vez en un análisis filogenético a *Diogenornis fragilis*. *Diogenornis* se recupera como el taxón más basal de Struthionoidea (Fig. 6.1). De esta forma, se descarta la inclusión de este taxón dentro de Rheiformes y Casuariiformes como fuera previamente propuesto (Alvarenga, 1987; 2010). Esta ave constituye el paleognato más antiguo de Gondwana (Alvarenga 1987; Agnolín, 2016) y soporta la propuesta de una diversificación atlantogéica de Struthiones (Fig. 7.4, 10). Adicionalmente, el hecho de recuperar a *Diogenornis* como filogenéticamente distante de Rheiformes, soporta la idea de la existencia de múltiples linajes de ratites en el Cenozoico de América del Sur (Agnolín, 2016), y a la par que se restringe el biocrón de los Rheiformes al lapso Mioceno-Reciente (Noriega et al., 2017; Picasso et al., 2022).

## **Mis eternos agradecimientos**

Esta tesis doctoral es la culminación de un proceso de varios años que excede a un sencillo avance en mi carrera. No soy el mismo hoy, que cuando comencé este doctorado y por eso, le agradezco a muchísimas personas que no solo me ayudaron en lograr este trabajo, sino que también me acompañaron en un enorme crecimiento personal. Si hoy soy más sabio o mejor profesional, no necesariamente es por conocer más sobre el esqueleto de algunas aves.

Quiero agradecer siempre a mi familia, a quienes va dedicado todo este trabajo. Agradezco eternamente a mis viejos Miguel y Gabriela, por el acto heroico y delirante de darme vida en este, el mejor planeta de todos. Por enseñarme a recorrerlo desde pequeño y hacerme entender que soy parte de un mundo natural, de lenguajes sutiles. Por todas esas caminatas en el campo, en la sierra, en el bosque, en la playa... Gracias por enseñarme a caminar, hablar y leer. Por siempre fomentar mi pasión, por llevarme incontables veces al Museo de la Plata, y por regalarme todos esos libros. Gracias también a mi hermana Candela, y claramente a mis abuelos, que deben de estar celebrando esto en alguna parte. Gracias a todos, sobre todas las cosas, por tanto amor.

Quiero agradecer a mi director Fernando Novas, quien confió en mí y me hizo parte de su enorme laboratorio cuando apenas era un chico que comenzaba a estudiar paleontología en la facultad hace ya muchos años. Gracias Fer, por tu guía, por siempre incentivar mis ideas y entusiasmo por el estudio de la vida del pasado, y por defenderme a capa y espada siempre que las papas quemaron.

Agradezco a mi codirector Darío Lijtmaer, por toda su ayuda a lo largo de todo este proceso de doctorado, en especial en introducirme en el mundo de la biología molecular y en su enorme apoyo a la hora de sacar adelante la finalización de este doctorado.

Quiero agradecer al fundamental Federico Agnolín. Gracias Fede, por ser un heróico guía. Por todas las enseñanzas, por la enorme ayuda y por la amistad. Gracias por hacer que nuestro laboratorio manifieste todas aquellas cosas que, de niño, yo imaginaba de la paleontología, y por recordarme siempre que la pasión por la naturaleza y el descubrimiento es la mejor forma de comprender el pasado.

Muchísimas gracias a Marcelo “El Chelo” Isasi, por abrirme las puertas del taller de preparación todas aquellas tardes que llegaba de estudiar en la facu. Por enseñarme el camino de los fósiles: como buscarlos y extraerlos en el campo, como prepararlos en el laboratorio, como comunicar lo que los paleontólogos hacemos. Gracias Chelo por todos esos viajes, enseñanzas y anécdotas que mucho tienen que ver con todo esto.

Quiero agradecer a mis jurados, los Dres. Diego Pol, Bettina Mahler y Juan Martín Leardi, que con sus constructivas sugerencias, acompañaron la finalización y perfeccionamiento de este manuscrito.

Agradezco enormemente a Martín Ramirez y Martín Carboni por su enorme ayuda a la hora de realizar el muestreo de datos moleculares y los análisis de evidencia total. Gracias a Martín Ezcurra por su paciencia y asistencia a la hora de realizar los análisis filogenéticos.

Quiero agradecer a los curadores de las colecciones que me permitieron observar y estudiar de primera mano los materiales presentados en esta tesis doctoral: Yolanda Davies

(Colección de Ornitología del MACN), Sergio Bogan (Fundación Azara), Diego Montalti y Mariana Picasso (Colección de Ornitología del MLP), Martín Ezcurra y Agustín Martinelli (Colección de Paleontología de Vertebrados del MACN) Marcelo Reguero y Susana Bargo (Colección de Paleontología de Vertebrados del MLP), Kimball L. Garrett (Colección de Ornitología del LACMNH).

Le agradezco a Luis Chiappe por su enorme ayuda a la hora de ir a revisar las colecciones del LACMNH, por las valiosas charlas y por la confianza en los futuros proyectos. Gracias a Agustín Martinelli, Guillermo Aguirrezabala y Jonatan Kaluza por inspirarme garra y aguante.

Quiero agradecer a mis compañeros del Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados: Nicolás Chimento, Gabriel Lio, Federico Brisson Egli, Julia D'Angelo, Jordi García Marsà, Gerardo Alvarez Herrera, Mauricio Cerroni, Adriel Gentil, Ana Moreno, Gastón Lo Coco, Carolina Thompson, David Piazza, Rodrigo Alvarez Nogueira y Eric del Campo por la invaluable compañía, historias, debates y enorme ayuda a lo largo de tantos años y experiencias. Entre mis amigos de laboratorio quiero agradecer especialmente a Mauro Aranciaga Rolando, Gonzalo Muñoz, Matías Motta y Santiago Miner, quienes fueron los hermanos que encontré mientras transitaba esta senda paleontológica. Gracias a todos los miembros del LACEV por hacerme parte de esta tribu tan apasionada y maravillosa que hace de las aventuras una parte troncal de la ciencia.

Muchísimas gracias a Stefany Ocampo Hernandez por su amor, empuje, compañía y ánimos. Por ser una llama inspiradora en los momentos más difíciles.

Les agradezco a mis amigos de la vida, en especial a Martín “Pipi” Colombo, Sebastián Gola, Alejandro “Mister” Lamarque, Julián “Tulio” Vanucci, Macarena Lanchas, Javier “Rulo” Rezza, Katya Sambeth y Rodolfo Disalvo. A mis amigos queridos que me regaló la FCNyM, Florencia Dosil, Julieta Vigliano, Daniela Zaffignani, Camila Abarca, Juan Martín Paredes, Julieta Municoy, Facundo Rodríguez Cravero, Yanina Ciriani, Irene Negri y Anahí Autino. A Ailín Delvitto por su contención y profundas conversaciones. Gracias a todos por tantos momentos maravillosos, viajes, y enseñanzas.

Quiero agradecerle hondamente a Camila Blanco, por el camino que recorrimos juntos, por su amor, paciencia y contención, acompañándome en estos años y procesos tan importantes.

Gracias a Catalina Velasco, Armando Vega, Diego Peralta, Gael Almeida, Damián Moyano Paz, Lautaro Rodríguez Blanco, Emilia Marozzi, Alejandra Sosa, Sofía Calla, Agustín Scanferla, Santiago Reuil, Juan Escobar, Karen Panzeri, Sergio Lucero, Guillermo Navalón y Rocío Abella, que hicieron de este largo camino una aventura con amigos.

Gracias a mi psicóloga Evelyn Caneto, por guiarme en mi búsqueda de calma, autoconocimiento y reflexión.

Agradezco profundamente a las chicas de la subcomisión de doctorado del EGE (Ecología, Genética y Evolución) Graciela Chiappini, Verónica Lia, Carla Cécere y Viviana Adler por la gigantesca ayuda a la hora de permitirme llevar esta tesis doctoral a buen puerto.

Quiero darle las gracias a los Dres. Federico Degrange, Juan Martín Leardi y Julieta Carril quienes en su momento oficiaron de jurados en esta tesis. Agradezco los comentarios

que permitieron perfeccionar este trabajo, pero sobre todo agradezco el aprendizaje, no profesional, sino humano. No solo me mostraron un modo de hacer ciencia, sino también una forma de ser como profesional y como persona que yo nunca podría compartir, convenciendome así de continuar con mi camino en una dirección diametralmente opuesta a la suya.

Yo soy solo uno de los muchos que hizo realidad su sueño gracias al sistema educativo argentino, que me dio siempre una educación gratuita y de calidad, y por eso quiero demostrar mi eterno orgullo y agradecimiento. Le agradezco a la UNLP, que desde mi secundaria hasta mi licenciatura me permitió formarme como un profesional en la biología, con ese enfoque pasional y naturalista de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, que hoy es parte de quien soy. Quiero agradecerle a la UBA y a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, por permitirme realizar mis estudios de doctorado entre sus históricos muros.

Agradezco al Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, que desde ya hace varios años es mi segundo hogar, siendo el escenario de elucubraciones y momentos inolvidables. Agradezco al CONICET, quien me otorgó la beca doctoral que me permitió realizar este trabajo y muchos otros, y por ser parte de ese increíble abanico de bendiciones que me recuerdan día a día que este es el mejor país del mundo.

Por eso y más, también le agradezco a mi Argentina, que heroicamente, desde hace muchos años ya, se encargó de ser fuente e inspiración de científicos que, desde el sur del globo, ponen su cuerpo y corazón para, humildemente, comprender un poco más de esta realidad. Y como paleontólogo, le agradezco a todos aquellos que a lo largo de los años

hicieron que este suelo sea el escenario de increíbles epopeyas para lograr que nuestro país sea uno de los principales actores en la búsqueda tan humana de comprender y escribir la historia de la vida en este, nuestro mundo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abourachid, A., & Renous, S. (2000). Bipedal locomotion in ratites (Paleognatiform): examples of cursorial birds. *Ibis*, 142(4), 538-549.
- Acosta Hospitaleche, C. I. A., Piro, A., & Sosa, M. A. (2020). The mandibulosphenoidal joint in penguins, albatrosses, and petrels: comparative anatomy and functional implications. *Vertebrate Zoology*, 70 (3), 263–274
- Agnolín, F. L. & Noriega, J.I. (2012). Una nueva especie de ñandú (Aves: Rheidae) del Mioceno Tardío de la Mesopotamia Argentina. *Ameghiniana*, 49, 236–246.
- Agnolin, F. L., & Chafrat, P. (2015). New fossil bird remains from the Chichinales Formation (Early Miocene) of northern Patagonia, Argentina. *Annales de paléontologie*, 101 (2), 87-94.
- Agnolin, F. L. (2017). Unexpected diversity of ratites (Aves, Palaeognathae) in the early Cenozoic of South America: palaeobiogeographical implications. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 41(1), 101-111.
- 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.
- Allentoft, M. E., & Rawlence, N. J. (2012). Moa's Ark or volant ghosts of Gondwana? Insights from nineteen years of ancient DNA research on the extinct moa (Aves: Dinornithiformes) of New Zealand. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*, 194(1), 36-51.
- Alvarenga, H. (1983). Uma ave ratite do Paleoceno Brasileiro: bacia calcária de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 41, 1–7.
- Alvarenga, H. (2010). *Diogenornis fragilis* Alvarenga, 1985, restudied: a South American ratite closely related to Casuariidae. 25th International Ornithological Congress, Abstracts. P. 143.
- Álvarez-Herrera, G. P., Rozadilla, S., Agnolín, F. L., & Novas, F. E. (2023). Jaw anatomy of *Vegavis iaai* (Clarke et al., 2005) from the Late Cretaceous Antarctica, and its phylogenetic implications. *Geobios*.
- Ameghino, F. (1891). Enumeración de las aves fósiles de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1(6), 441-453.
- Ameghino, F. (1895). Sur les oiseaux fossiles de Patagonie. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 25, 501–602.
- Andrews, C. W. (1894). A new species of *Aepyornis* (*AE. titan*). *Geological Magazine*, 1, 18–20.

- Andrews, C. W. (1904). On the Pelvis and Hind-limb of *Mullerornis betsilei* M.-Edw. & Grand.; with a Note On the Occurrence of a Ratite Bird in the Upper Eocene Beds of the Fayurn, Egypt. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1904, 163–171.
- Angst, D., Buffetaut, E., Corral, J. C., & Pereda-Suberbiola, X. (2017). First record of the Late Cretaceous giant bird *Gargantuavis philoinos* from the Iberian Peninsula. En: *Annales de Paléontologie*, 103(2), 135-139). Elsevier Masson.
- Baker, A. J., Haddrath, O., McPherson, J. D. & Cloutier, A. (2014). Genomic support for a moa-tinamou clade and adaptive morphological convergence in flightless ratites. *Molecular Biology and Evolution*, 31: 1686–1696.
- Baumel, J. J., & Witmer, L. M. (1993). Osteologia. *Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. Second edition. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cambridge, MA.*
- Bell, A., & Chiappe, L. M. (2020). Anatomy of *Parahesperornis*: evolutionary mosaicism in the Cretaceous Hesperornithiformes (Aves). *Life*, 10(5), 62.
- Bell, A., & Chiappe, L. M. (2022). The Hesperornithiformes: A Review of the Diversity, Distribution, and Ecology of the Earliest Diving Birds. *Diversity*, 14(4), 267.
- Benito, J., Chen, A., Wilson, L. E., Bhullar, B. A. S., Burnham, D., & Field, D. J. (2022b). Forty new specimens of *Ichthyornis* provide unprecedented insight into the postcranial morphology of crownward stem group birds. *PeerJ*, 10, e13919.
- Bertelli, S. (2017). Advances on tinamou phylogeny: an assembled cladistic study of the volant palaeognathous birds. *Cladistics*, 33(4), 351-374.
- Bertelli, S., & Chiappe, L. M. (2005). Earliest tinamous (Aves: Palaeognathae) from the Miocene of Argentina and their phylogenetic position. *Natural History Museum of Los Angeles County*.
- Bertelli, S., Chiappe, L.M., & Mayr, G. (2014) Phylogenetic interrelationships of living and extinct Tinamidae, volant palaeognathous birds from the New World. *Zoological Journal of the Linnean Society* 172, 145–184.
- Bibi, F., Shabel, A. B., Kraatz, B. P., & Stidham, T. A. (2006). New fossil ratite (Aves: Palaeognathae) eggshell discoveries from the Late Miocene Baynunah Formation of the United Arab Emirates, Arabian Peninsula. *Palaeontologia Electronica*, 9(1), 1-13.

- 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. (1963). The cranial evidence for ratite affinities. In *Proceedings of the XIII International Ornithological Congress* (Vol. 1, pp. 39-54). Allen Press.
- Boev, Z., & Spassov, N. (2009) First record of ostriches (Aves, Struthioniformes, Struthionidae) from the late Miocene of Bulgaria with taxonomic and zoogeographic discussion. *Geodiversitas* 31, 493–507.
- Boles, W. E. (1992). En: Campbell, K. E. Jr. (Ed.). *Papers in Avian Paleontology Honoring Pierce Brodkorb. Natural History Museum Los Angeles County Sciences Series*, 36, 195–208.
- Boles, W. E. (1997). Hindlimb proportions and locomotion of *Emuarius gidju* (Patterson & Rich, 1987) (Aves: Casuariidae). *Memoirs of the Queensland Museum*, 41, 235–240.
- Boles, W. E. (2001). A new emu (Dromaiinae) from the late Oligocene Etadunna Formation. *Emu*, 101(4), 317-321.
- Bonaparte, C. L. (1853) Classification ornithologique par series. *Annales des Sciences Naturelles*, 1, 139.
- Bourdon, E., de Ricqlès, A., & Cubo, J. (2009). A new transantarctic relationship: morphological evidence for a Rheidae–Dromaiidae–Casuariidae clade (Aves, Palaeognathae, Ratitae). *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 156, 641–663.
- Bourdon, E., & Lindow, B. (2015). A redescription of *Lithornis vulturinus* (Aves, Palaeognathae) from the Early Eocene Fur Formation of Denmark. *Zootaxa*, 4032(5), 493-514.
- Bourdon, E., Mourer-Chauviré, C., & Laurent, Y. (2014). Early Eocene birds from La Borie, southern France. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61(1), 175-190.
- Brodkorb, P. (1963). Birds from the Upper Cretaceous of Wyoming. *International Ornithological Congress, Proceedings*, 19 55–70.
- Brodkorb, P. (1967). Catalogue of fossil birds. Part 3 (Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 11:99–220.
- Buffetaut, E. (2022). The First-Named Fossil Ostrich: A Revision of *Struthio asiaticus*, from the Siwaliks of India. *Diversity*, 14(10), 860.

- Buffetaut, E. (2023). The Missing Late Pleistocene Ostrich Femur from Zhoukoudian (China): New Information Provided by a Rediscovered Old Cast. *Diversity*, 15(2), 265.
- Buffetaut, E., & Angst, D. (2014). Stratigraphic distribution of large flightless birds in the Palaeogene of Europe. En: *STRATI 2013*, Pp. 1005-1008. Springer, Cham.
- Buffetaut, E., & Angst, D. (2021). A giant ostrich from the Lower Pleistocene Nihewan Formation of North China, with a review of the fossil ostriches of China. *Diversity*, 13(2), 47.
- Burchak-Abramovich, N. I., & Vekua, A. K. (1971). The fossil ostrich from the Akchagil Layers of Georgia. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 16 (1): 1–26.
- Burchak-Abramovich, N. I., & Vekua, A. K. (1990). The fossil ostrich *Stuthio dmanisensis* sp. n. from the Lower Pleistocene of eastern Georgia. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 33(1-14), 121-132.
- Burchak-Abramovich, N.I. (1951). *Urmiornis* (*Urmiornis maraghanus* Mecq.) an ostrich-like bird from the *Hipparion* fauna of Transcaucasia and south Ukraine [in Russian]. *Izvestiâ Akademii Nauk Azerbajdžanskoj SSR* 6: 83–94.
- Caspers, G. J., Wattle, J., & De Jong, W. W. (1994). Alfa A-Crystallin sequences group tinamou with ratites. *Molecular Biology and Evolution* 11: 711–713.
- Cenizo, M. M. (2012). Review of the putative Phorusrhacidae from the Cretaceous and Paleogene of Antarctica: new records of ratites and pelagornithid birds. *Polish Polar Research*, 239-258.
- 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. Ph.D. dissertation. Universidad de Buenos Aires, Argentina, 424 pp.
- Chiappe, L. M. (1996). Late Cretaceous birds of southern South America: anatomy and systematics of Enantiornithes and *Patagopteryx deferrariisi*. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30, 203–244.

- Chiappe, L. M. (2002). Osteology of the flightless *Patagopteryx deferrariisi* from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). En: Chiappe, L. M., Witmer, L. M. (Eds.), *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley: University of California Press. Pp. 281-316.
- 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 AMNH*; no. 242.
- Claramunt, S., & Cracraft, J. (2015). A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds. *Science Advances*, 1, e1501005.
- Clarke, J. A. (2004). Morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of *Ichthyornis* and *Apatornis* (Avialae: Ornithurae). *Bulletin of the American museum of natural history*, 2004(286), 1-179.
- Clarke, J. A., & Norell, M. A. (2002). The morphology and phylogenetic position of *Apsaravis ukhaana* from the Late Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, 2002(3387), 1-46.
- Clarke, J. A., Norell, M. A., & Dashzeveg, D. (2005a). New avian remains from the Eocene of Mongolia and the phylogenetic position of the Eogruidae (Aves, Gruoidea). *American Museum Novitates* 3494: 1-17.
- Clarke, J. A., Tambussi, C. P., Noriega, J. I., Erickson, G. M., & Ketchum, R. A. (2005b). Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. *Nature*, 433(7023), 305-308.
- Cloutier, A., Sackton, T. B., Grayson, P., Clamp, M., Baker, A. J., & Edwards, S. V. (2019). Whole-genome analyses resolve the phylogeny of flightless birds (Palaeognathae) in the presence of an empirical anomaly zone. *Systematic Biology*, 68(6), 937-955.
- Cooper, A., Mourer-Chauvire, C., Chambers, G. K., Haeseler, A., Wilson, A. C. & Paabo, S. (1992). Independent origins of New Zealand moas and kiwis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89, 8741-8744.
- Cooper, A., Lalueza-Fox, C., Anderson, S., Rambaut, A., Austin, J., & Ward, R. (2001). Complete mitochondrial genome sequences of two extinct moas clarify ratite evolution. *Nature* 409, 704-707.

- Cracraft, J. (1973). Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 151: 1–127.
- Cracraft, J., (1974). Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis* 115, 494–521.
- Cracraft, J. (1986). The origin and early diversification of birds. *Paleobiology*, 12(4), 383-399.
- Cracraft, J. (2001). Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous–Tertiary mass extinction event. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1466), 459-469.
- Cracraft, J., Barker, F. K., Braun, M., Harshman, J., Dyke, G. J., Feinstein, J., ... & Mindell, D. P. (2004). Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes). *Assembling the tree of life*, 468-489.
- Crome, F. H. J. (1976). Some observations on the biology of the cassowary in northern Queensland. *Emu*, 76(1), 8-14.
- Cunningham, S., Castro, I., & Alley, M. (2007). A new prey-detection mechanism for kiwi (*Apteryx* spp.) suggests convergent evolution between paleognathous and neognathous birds. *Journal of Anatomy*, 211(4), 493-502.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: Murray. 502 pp.
- de Beer, F. R. S. (1956) The Evolution of Ratites. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 4, II, 57-70.
- de Boer, L. E. (1980). Do the chromosomes of the kiwi provide evidence for a monophyletic origin of the ratites?. *Nature*, 287(5777), 84-85.
- du Toit, C. J., Chinsamy, A., & Cunningham, S. J. (2020). Cretaceous origins of the vibrotactile bill-tip organ in birds. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1940), 20202322.
- Dyke, G. J. (2003). The fossil record and molecular clocks: basal radiations within the Neornithes. *Telling the evolutionary time: molecular clocks and the fossil record*, 263-277.

- Elzanowski, A., & Stidham, T. A. (2010). Morphology of the quadrate in the Eocene anseriform *Presbyornis* and extant galloanserine birds. *Journal of Morphology*, 271(3), 305-323.
- Ezcurra, M. D., & Agnolín, F. L. (2012). A new global palaeobiogeographical model for the late Mesozoic and early Tertiary. *Systematic Biology*, 61(4), 553-566.
- Faux, C., & Field, D. J. (2017). Distinct developmental pathways underlie independent losses of flight in ratites. *Biology Letters*, 13(7), 20170234.
- Feduccia, A. (1980). *The Age of Birds*. Harvard University Press, Cambridge. 199 pp.
- Feduccia, A. (1986). The scapulocoracoid of flightless birds: a primitive avian character similar to that of theropods. *Ibis*, 128(1), 128-132.
- Feduccia, A. (1999). *The origin and evolution of birds*. Yale University Press.
- Felice, R. N., & O'Connor, P. M. (2014). Ecology and caudal skeletal morphology in birds: the convergent evolution of pygostyle shape in underwater foraging taxa. *PLoS One*, 9(2), e89737.
- Field, D. J., Hanson, M., Burnham, D., Wilson, L. E., Super, K., Ehret, D., ... & Bhullar, B. A. S. (2018a). Complete *Ichthyornis* skull illuminates mosaic assembly of the avian head. *Nature*, 557(7703), 96-100.
- Field, D. J., Benito, J., Chen, A., Jagt, J. W., & Ksepka, D. T. (2020). Late Cretaceous neornithine from Europe illuminates the origins of crown birds. *Nature*, 579(7799), 397-401.
- Forbes, H. (1891). On avian remains found under a lava-flow near Timaru, in Canterbury. En: *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute*, 23, 366-372.
- Fürbringer, M. (1888). *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik ser Vogel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stuts-und Bewegungsorgane*. T. van Jolkema, Amsterdam, 40pp.
- Gadow, H. A. (1898). *A classification of vertebrata recent and extinct*. London: Adam and Charles Black. 82 pp.
- García-Moreno, J. (2004). Is there a universal mtDNA clock for birds?. *Journal of Avian Biology*, 35(6), 465-468.

- Gauthier, J. (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds. En: Padian, K. (Ed.). *The origin of birds and the evolution of flight*. San Francisco: Memories of the California Academy of Sciences. Pp. 1–55. (Mem.Calif.Acad. Sci. 8.)
- Gauthier, J., & De Queiroz, K. (2001). Feathered Dinosaurs, Flying Dinosaurs, Crown Dinosaurs and the Names "Aves". En: *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the international symposium in honor of John H. Ostrom*. Peabody Museum of Natural History, Yale University.
- Goloboff, P. A. (2003). Parsimony, likelihood, and simplicity. *Cladistics*, 19(2), 91-103.
- Goloboff, P., & Pol, D. (2005). Parsimony and Bayesian phylogenetics. En: Victor Albert (Ed.). *Parsimony, phylogeny, and genomics*. Oxford: Oxford University Press. Pp. 148–159.
- Goloboff, P. A., & Morales, M. E. (2023). TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics*, 39(2), 144-153.
- Gray, G. R. (1840). A list of the genera of birds: With their synonyma and an indication of the typical species of each genus: London, United Kingdom, R. and J.E. Taylor, Pp. 404.
- Grealy, A., Miller, G. H., Phillips, M. J., Clarke, S. J., Fogel, M., Patalwala, D., ... & Bunce, M. (2023). Molecular exploration of fossil eggshell uncovers hidden lineage of giant extinct bird. *Nature communications*, 14(1), 914.
- Grellet-Tinner, G. (2000). Phylogenetic interpretation of eggs and eggshells. En: *First International Symposium on Dinosaur Eggs and Babies*. Bravo, A. M. & Reyes, T. (Eds.). Pp. 61-75. España: Isona I Conca Dellà Catalonia.
- Grellet-Tinner, G., & Dyke, G. J. (2005). The eggshell of the Eocene bird *Lithornis*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50(4), 831-835.
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C., Braun, E. L., Braun, M. J., ... & Yuri, T. (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320(5884), 1763-1768.

- Haddrath, O., & Baker, A. J. (2001). Complete mitochondrial DNA genome sequences of extinct birds: ratite phylogenetics and the vicariance biogeography hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1470), 939-945.
- Haddrath, O., & Baker, A. J. (2012). Multiple nuclear genes and retroposons support vicariance and dispersal of the palaeognaths, and an Early Cretaceous origin of modern birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 279, 4617–4625
- Hansford, J. P., & Turvey, S. T. (2018). Unexpected diversity within the extinct elephant birds (Aves: Aepyornithidae) and a new identity for the world's largest bird. *Royal Society Open Science*, 5(9), 181295.
- Harris, J. M., & Leakey, M. G. (2003). Lothagam birds. En: Leakey, M.G., & Harris, J.M. (Eds.). *Lothagam: the Dawn of Humanity in Eastern Africa*. Columbia University Press, New York. Pp.161-166.
- Harrison, C. J. O. (1979). A new cathartid vulture from the lower Eocene of Wyoming. *Tertiary Research Special Papers*, 5: 29–39.
- Harrison, G. L., McLenachan, P. A., Phillips, M. J., Slack, K. E., Cooper, A., & Penny, D. (2004). Four new avian mitochondrial genomes help get to basic evolutionary questions in the late Cretaceous. *Molecular Biology and Evolution*, 21(6), 974-983.
- Harshman, J., Braun, E. L., Braun, M. J., Huddleston, C. J. & Bowie, R. C. K. (2008). Phylogenomic evidence for multiple losses of flight in ratite birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 13462–13467.
- Hertel, F., & Campbell Jr, K. E. (2007). The antitrochanter of birds: form and function in balance. *The Auk*, 124(3), 789-805.
- Hou, L., Zhou, Z., Zhang, F., & Wang, Z. (2005) A Miocene ostrich fossil from Gansu Province, northwest China. *Chinese Science Bulletin* 50, 1808–1810.

- Houde, P., & Olson, S. L. (1981). Paleognathous carinate birds from the early Tertiary of North America. *Science*, 214(4526), 1236-1237.
- Houde, P. (1986). Ostrich ancestors found in the northern hemisphere suggest new hypothesis of ratite origin. *Nature*, 324: 563–565.
- Houde, P. (1988). Paleognathous birds from the early Tertiary of the Northern Hemisphere. *Publications of the Nuttall Ornithological Club*, 22, 1–148.
- Houde, P., & Haubold, H. (1987). *Palaeotis weigelti* restudied: A small Middle Eocene ostrich (Aves: Struthioniformes). *Palaeovertebrata*, 17, 27–42.
- Hu, H., Sansalone, G., Wroe, S., McDonald, P. G., O'Connor, J. K., Li, Z., ... & Zhou, Z. (2019). Evolution of the vomer and its implications for cranial kinesis in Paraves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(39), 19571-19578.
- Hu, H., O'Connor, J. K., McDonald, P. G., & Wroe, S. (2020). Cranial osteology of the early cretaceous *Sapeornis chaoyangensis* (Aves: Pygostylia). *Cretaceous Research*, 113, 104496.
- Huxley, T. H. (1867). On the classification of birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in the class. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1867:415-472.
- Huynen, L., Suzuki, T., Ogura, T., Watanabe, Y., Millar, C. D., Hofreiter, M., Smith, C., Mirmoeini, S., & Lambert, D. M. (2014). Reconstruction and in vivo analysis of the extinct *tbx5* gene from ancient wingless moa (Aves: Dinornithiformes). *BMC Evol Biol*, 14, 75.
- Jarvis, E. D., Mirarab, S., Aberer, A. J., Li, B., Houde, P., Li, C., Ho, S. Y. W., Faircloth, B. C., Nabholz, B., Howard, J. T., et al. (2014). Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346, 1320–1331.

- Jasinoski, 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.
- Karhu, A. A. (1997). A new species of *Urmiornis* (Gruiformes: Ergilornithidae) from the Early Miocene of western Kazakhstan. *Paleontological Journal*, 31:102–107.
- Kretzoi, M. (1954). Ostrich and camel remains from the central Danube Basin. Akadémiai Kiadó.
- Kristoffersen, A. V. (1999) Lithornithid birds (Aves, Palaeognathae) from the lower Palaeogene of Denmark. *Geologie en Mijnbouw*, 78:375–381.
- Kristoffersen, A. V. (2002). The avian diversity in the latest Paleocene-earliest Eocene Fur Formation: a synopsis. Unpublished Ph.D. Thesis, Geological Institute University of Copenhagen.
- Kurochkin, E. N. (1976). A survey of the Paleogene birds of Asia. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 27:75–86.
- Kurochkin, E. N. (1981). New representatives and evolution of two archaic gruiform families in Eurasia [in Russian]. *Trudy Sovmestnoj Sovetsko- Mongolskoj Paleontologičeskoj Ekspedicii* 15: 59–85.
- Lamberton, C. (1934). Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar: lémuriens et ratites: *Archæoindris, Chiromys, Megaladapis*, omoplates des lémuriens subfossiles, *les Mullerornis*. (No Title).
- Lambrecht, K. (1928). *Palaeotis weigelti* n. g. sp., eine fossil trappe aus der mitteleozanen Braunkohle des Geiseltales. *Jahrbuch hallesch. Verband.*, Halle, n.s., 7:11.
- Lambrecht, K. (1929). Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Aegyptens. V. Tertiäre Wirbeltiere, 4. *Stromeria fajumensis* n. g., n. sp., die kontinentale Stammform der Aepyornithidae, mit einer Übersicht über die fossilen Vögel Madagaskars und Afrikas. — Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Neue Folge 4, p. 2—18, 2 pl.
- Lambrecht, K. (1933). Handbuch der palaeornithologie. (No Title).

- Lambrecht, K. (1935). Drei neue Vogelformen aus dem Lutétian des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina, Neue Folge* 3: 361–367.
- Lavinia, P. D., Kerr, K. C., Tubaro, P. L., Hebert, P. D., & Lijtmaer, D. A. (2016). Calibrating the molecular clock beyond cytochrome b: assessing the evolutionary rate of COI in birds. *Journal of Avian Biology*, 47(1), 84-91.
- Lee, K., Feinstein, J. & Cracraft, J. (1997). The phylogeny of ratite birds: resolving conflicts between molecular and morphological data sets. En: *Avian Molecular Evolution and Systematics*. Mindell, D. P. (Ed.). New York, Academic Press, Pp. 173–211.
- Lemoine, V. (1881). Sur le *Gastornis edwardsii* et le *Remiornis heberti* de l'éocène inférieur des environs de Reims. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 93, 1157-1159.
- Leonard, L., Dyke, G. J., & Van Tuinen, M. (2005). A new specimen of the fossil palaeognath *Lithornis* from the Lower Eocene of Denmark. *American Museum Novitates*, 2005(3491), 1-11.
- Livezey, B. C., & Zusi, R. L. (2001). Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. *Netherlands Journal of Zoology*, 51(2), 179-205.
- Livezey, B. C. & Zusi, R. L. (2007). Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149, 1–95.
- 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*, 283(8), 1015-1047.
- Lo Coco, G. E. (2023) Morfología de la cintura escapular en terópodos paravianos mesozoicos y su comparación con grupos avianos vivientes: sus implicaciones en el origen del vuelo batido
- 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.

- Manegold, A., Louchart, A., Carrier, J., & Elzanowski, A. (2013) The Early Pliocene avifauna of Langebaanweg (South Africa): A review and update. En: Göhlich, U. B. & Kroh, A. (Eds.). *Paleornithological Research 2013 – Proceedings of the 8th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. Vienna: Natural History Museum Vienna. Pp. 135–152.
- Marsh, O. C. (1880): *Odontornithes, a Monograph on the Extinct Toothed Birds of North America*. Government Printing Office, Washington DC.
- Martin, L. D. (1992). The status of the late Paleocene Birds *Gastornis* and *Remiornis*. En: Campbell, K. E. (Ed.). *Papers in Avian Paleontology honouring Pierce Brodkorb*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series, 36: 97–108.
- 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.
- Mayr, G. & Clarke, J. (2003). The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics* 19, 527–553.
- Mayr, G. (2007). First substantial Middle Eocene record of the Lithornithidae (Aves): A postcranial skeleton from Messel (Germany). En: *Annales de paléontologie* (Vol. 94, No. 1, pp. 29-37). Elsevier Masson.
- Mayr, G. (2008). A skull of the giant bony-toothed bird *Dasornis* (Aves: Pelagornithidae) from the Lower Eocene of the Isle of Sheppey. *Palaeontology*, 51(5), 1107-1116.
- Mayr, G. (2009) *Paleogene Fossil Birds*. Heidelberg: Springer
- Mayr, G. (2014). The middle Eocene European “ratite” *Palaeotis* (Aves, Palaeognathae) restudied once more. *Paläontologische Zeitschrift* 89(3), 503-514.
- Mayr, G. (2016). Avian evolution: The fossil record of birds and its paleobiological significance. Wiley-Blackwell, Chichester, 293 pp.

- Mayr, G. (2017). Pectoral girdle morphology of Mesozoic birds and the evolution of the avian supracoracoideus muscle. *Journal of Ornithology*, 158: 859–867.
- Mayr, G. (2019). Hindlimb morphology of *Palaeotis* suggests palaeognathous affinities of the Geranoididae and other “crane-like” birds from the Eocene of the Northern Hemisphere. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64(4).
- Mayr, G., & Zelenkov, N. (2021). Extinct crane-like birds (Eogruidae and Ergilornithidae) from the Cenozoic of Central Asia are indeed ostrich precursors. *The Auk*, 138(4), ukab048.
- Mayr, G. (2022) *Paleogene Fossil Birds*-2d edition. Heidelberg: Springer Nature. pp. 239.
- McDowell, S. (1948). The bony palate of birds. Part I. The Palaeognathae. *The Auk*, 520-549.
- McGowan, C. (1979). The hind limb musculature of the brown kiwi, *Apteryx australis mantelli*. *Journal of Morphology*, 160(1), 33-73.
- 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.
- McInerney, P. L., Lee, M. S., Clement, A. M., & Worthy, T. H. (2019). The phylogenetic significance of the morphology of the syrinx, hyoid and larynx, of the southern cassowary, *Casuarius casuarius* (Aves, Palaeognathae). *BMC evolutionary biology*, 19(1), 1-18.
- Meise, W. (1963). Verhalten der Straussartigen Vogel und Monophyle der Ratitae. Proc. 13 int. orn. Congr. 1.115-125.
- Merrem, B., (1813). Tentamen systematis naturalis avium. Abhandlungen Konigel Akademie Wissenchaften Berlin, 1813, 237–259.
- Milne-Edwards A, & Grandidier A. (1869), Nouvelles observations sur les caractères zoologiques et les affinités naturelles de l'*Aepyornis* de Madagascar. *Journal of Academy of Natural Sciences*. 69, 83–87.
- Miranda-Ribeiro A. (1937). Notas ornitológicas, Tinamidae. *Revista do Museo Paulista*, 23: 667–788.

- 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, 898–900.
- Mivart, S. G. (1874). On the axial skeleton of the ostrich (*Struthio camelus*). *The Transactions of the Zoological Society of London*, 8(7), 385-451.
- Mivart, S. G. (1877). I. On the Axial Skeleton of the Struthionidae. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 10(1), 1-52.
- Mlíkovský, J. (1996). Tertiary avian faunas of Europe. *Tertiary avian localities of Europe. Acta Universitatis Carolinae. Geologica*, 39(3-4), 777-818.
- Monnier, L. (1913). Paléontologie de Madagascar. VII. Les Aepyornis. En: *Annales de Paléontologie*, 8, 125-172.
- Mourer-Chauviré, C. & Geraads, D. (2008): The Struthionidae and Pelagornithidae (Aves: Struthioniformes, Odontopterygiformes) from the late Pliocene of Ahl al Oughlam, Morocco. *Oryctos*, 7:169–187.
- Mourer-Chauviré, C. (2008). Birds (Aves) from the Early Miocene of the Northern Sperrgebiet, Namibia. *Memoir Geol. Surv. Namibia*, 20, 147-167.
- Mourer-Chauviré, C., Senut, B., Pickford, M., & Mein, P. (1996). Le plus ancien représentant du genre *Struthio* (Aves, Struthionidae), *Struthio coppensi* n. sp., du Miocène inférieur de Namibie. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes*, 322(4), 325-332.
- Moustafa, Y. S. (1974). Studies on the palaeopathology and taxonomic problems of some Fayum fossil vertebrates. Part II. Palaeornithological taxonomy and the Ærst Fayum fossil eggshell. *Annals of the Geological Survey of Egypt*, 4,142-145.
- Musser, G. M., & Cracraft, J. (2019). A new morphological dataset reveals a novel relationship for the adzebills of New Zealand (*Aptornis*) and provides a foundation for total evidence neoavian phylogenetics. *American Museum Novitates*, 2019(3927), 1-70.

- Musser, G., Li, Z., & Clarke, J. A. (2020). A new species of Eogruidae (Aves: Gruiformes) from the Miocene of the Linxia Basin, Gansu, China: Evolutionary and climatic implications. *The Auk*, 137(1), ukz067.
- Naish, D., & Perron, R. (2014). Structure and function of the cassowary's casque and its implications for cassowary history, biology and evolution. *Historical Biology*, 28(4), 507-518.
- Nesbitt, S. J., & Clarke, J. A. (2016). The anatomy and taxonomy of the exquisitely preserved Green River formation (early Eocene) Lithornithids (Aves) and the relationships of Lithornithidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2016(406), 1-91.
- Nguyen, L. T., Schmidt, H. A., Von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2015). IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular biology and evolution*, 32(1), 268-274.
- Nores, M. (2008). Proposal #348. South American Classification Committee, American Ornithologists' Union. [www.museum.lsu.edu](http://www.museum.lsu.edu)
- Noriega, J. I., Jordan, E. A., Vezzosi, R. I., Areta, J. I. (2017). A new species of *Opisthodactylus* Ameghino, 1891 (Aves, Rheidae), from the late Miocene of northwestern Argentina, with implications for the paleobiogeography and phylogeny of rheas. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 37, e1278005.
- 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.
- O'Connor, J. K., and Zhou, Z. H. (2013). A redescription of *Chaoyangia beishanensis* (Aves) and a comprehensive phylogeny of Mesozoic birds. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11:7, 889-906.
- O'Connor, J. K., Stidham, T. A., Harris, J. D., Lamanna, M. C., Bailleul, A. M., Hu, H., ... & You, H. L. (2021). Avian skulls represent a diverse ornithuromorph fauna from the Lower Cretaceous Xiagou Formation, Gansu Province, China. *Journal of Systematics and Evolution*.

- Olson, S. L. (1985). The fossil record of birds. En: Farner, D. S., King, J. R., & Parkes, K. C. (Eds.). *Avian Biology, Volume 8*, 79–238. Academic Press, New York.
- Ostrom, J. H. (1974). *Archaeopteryx* and the origin of flight. *The Quarterly Review of Biology*, 49(1), 27-47.
- Ostrom, J. H. (1976). Some hypothetical anatomical stages in the evolution of avian flight. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 1–21.
- Owen, R. (1875). On *Dinornis* (Part XX): containing a restoration of the skeleton of *Cnemiornis calcitrans*, Ow., with remarks on its affinities with the lamellirostral group. *Transactions of the Zoological Society of London*, 9:253–272.
- Owen, R. (1879). Memoirs on the extinct wingless birds of New Zealand, with an appendix on those of England, Australia, Newfoundland, Mauritius, and Rodriguez. John van Voorst, London.
- Palazzesi, L., & Barreda, V. (2012). Fossil pollen records reveal a late rise of open-habitat ecosystems in Patagonia. *Nature communications*, 3(1), 1-6.
- Palazzesi, L., Barreda, V. D., Cuitiño, J. I., Guler, M. V., Telleria, M. C., & Ventura Santos, R. (2014). Fossil pollen records indicate that Patagonian desertification was not solely a consequence of Andean uplift. *Nature communications*, 5(1), 1-8.
- Parkes, K. C., & Clark, G. A. (1966). An additional character linking ratites and tinamous, and an interpretation of their monophyly. *The condor*, 68(5), 459-471.
- Parker, W. K. (1862). V. On the Osteology of Gallinaceous Birds and Tinamous. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 5(3), 149-241.
- Parker, T. J. (1892). III. Additional observations on the development of *Apteryx*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. (B.), (183), 73-84.
- Parker, T. J. (1895). On the cranial osteology, classification and phylogeny of Dinornithidae. *Zoological Society of London*, 374-445.

- Pascual, R. E., Ortiz-Jaureguizar, E. & Prado, J. L. (1996). Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30, 265–318.
- Paton, T., Haddrath, O., & Baker, A. J. (2002). Complete mitochondrial DNA genome sequences show that modern birds are not descended from transitional shorebirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1493), 839-846.
- Patterson, B., & Kraglievich, J. L. (1960). Sistemática y nomenclatura de las Aves Fororracoideas del Plioceno Argentino. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata* 1, 1–52
- Patterson, C., & Rich, P. V. (1987). The fossil history of the emus, *Dromaius* (Aves: Dromaiinae). *Records of the South Australian Museum* 21, 85–117.
- Pereira, S. L., & Baker, A. J. (2006). A mitogenomic timescale for birds detects variable phylogenetic rates of molecular evolution and refutes the standard molecular clock. *Molecular biology and evolution*, 23(9), 1731-1740.
- Peters, D. S. (1988). Ein vollständiges Exemplar von *Palaeotis weigelti* (Aves, Palaeognathae). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 107: 223–233.
- 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, 90–107.
- Picasso, M. B. J. (2010). The hindlimb muscles of *Rhea americana* (Aves, Palaeognathae, Rheidae). *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 39(5), 462-472.
- Picasso, M. B., & Mosto, M. C. (2016). New insights about *Hinasuri nehuensis* (Aves, Rheidae, Palaeognathae) from the early Pliocene of Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 40(2), 244-250.

- Picasso, M. B., Hospitaleche, C. A., & Mosto, M. C. (2022). An overview and update of South American and Antarctic fossil Rheidae and putative ratitae (Aves, Palaeognathae). *Journal of South American Earth Sciences*, 115, 103731.
- Picasso, M. B., Tambussi, C. P., & Degrange, F. J. (2011). Virtual reconstructions of the endocranial cavity of *Rhea americana* (Aves, Palaeognathae): postnatal anatomical changes. *Brain Behavior and Evolution*, 76(3-4), 176-184.
- Pol, D., & Goloboff, P. A. (2020). The impact of unstable taxa in coelurosaurian phylogeny and resampling support measures for parsimony analyses. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 97-115.
- Prager, E. M., Wilson, A. C., Osuga, D. T., & Feeney, R. E. (1976). Evolution of flightless land birds on southern continents: transferrin comparison shows monophyletic origin of ratites. *Journal of Molecular Evolution*, 8(3), 283-294.
- Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015) A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature* 526, 569–573.
- Pycraft, W. P. (1900). On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae). *Transactions of the Zoological Society* 15, 149–290.
- Rasmussen, D. T., Olson, S. L. & Simons, E. L. (1987). Fossil Birds from the Oligocene Jebel Qatrani Formation, Fayum Province, Egypt. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 62:1–20.
- Rasmussen, D. T., Simons, E. L., Hertel, F., & Judd, A. (2001). Hindlimb of a giant terrestrial bird from the Upper Eocene, Fayum, Egypt. *Palaeontology*, 44(2), 325-337.
- Remes, K. (2008). Evolution of the pectoral girdle and forelimb in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia): osteology, myology and function (Doctoral dissertation, München, Univ., Diss., 2008).
- Romer, A. S. (1956). Osteology of the Reptiles. *University of Chicago Press*. 772 pp.

- Rothschild, W. (1911). On the former and present distribution of the so-called Ratitae or ostrich-like birds with certain deductions and a description of a new form by C. W. Andrews. *Verhandlungen des V Internationalen Ornithologen-Kongresses in Berlin*, 30. Mai bis 4. Juni, 1910, 144-174.
- Rovereto, C. (1914). Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural*, 25:1–249.
- Saarinen, J., Mantzouka, D., & Sakala, J. (2020). Aridity, cooling, open vegetation, and the evolution of plants and animals during the Cenozoic. *Nature through Time: Virtual field trips through the Nature of the past*, 83-107.
- Saber, A. S. M., & Hassanin, A. (2014). Some morphological studies on the wing and foot of the Southern Cassowary (*Casuarius casuarius*). *Journal of Veterinary Anatomy*, 7(2), 17-32.
- Saiff, E. (1988). The anatomy of the middle ear of the Tinamiformes (Aves: Tinamidae). *Journal of Morphology*, 196(1): 107-116.
- Saint-Hilaire, G. I. (1851). Note sur des ossements et des œufs trouvés à Madagascar, dans des alluvions modernes, et provenant d'un oiseau gigantesque. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 32: 101-107.
- Sanchez, J. (2010). Late Cretaceous (Cenomanian) Hesperornithiformes from the Pasquia Hills, Saskatchewan, Canada (Doctoral dissertation, Carleton University).
- Sangster, G., Braun, E. L., Johansson, U. S., Kimball, R. T., Mayr, G., & Suh, A. (2022). Phylogenetic definitions for 25 higher-level clade names of birds. *Avian Research*, 13, 100027.
- Sauer, E. F. (1976). Aepyornithoide eierschalen aus dem Miozän und Pliozän von Anatolien, Türkei. *Palaeontographica Abteilung, A*, 62-115.
- Sauer, E. F. (1978). Standard measurements for comparative investigations of Aepyornithid eggshells: Size and shape. *Journal für Ornithologie*, 119, 412-420.
- Sauer, E. F., & Rothe, P. (1972). Ratite eggshells from Lanzarote, Canary islands. *Science*, 176(4030), 43-45.

- Seeley, H. G. (1876). On the British fossil Cretaceous birds. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 32(1-4), 496-512.
- Sibley, C. G., & Ahlquist, J. E. (1990). Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution (Vol. 10). New Haven: Yale University Press.
- Silveira, L. F., & Höfling, E. (2007). Osteologia craniana dos Tinamidae (Aves: Tinamiformes), com implicações sistemáticas. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, 2(1), 15-54.
- Slack, K. E., Jones, C. M., Ando, T., Harrison, G. L., Fordyce, R. E., Arnason, U., & Penny, D. (2006). Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Molecular Biology and Evolution* 23, 1144–1155.
- Smith, J. V., Braun, E. L. & Kimball, R. T. (2013). Ratite nonmonophyly: independent evidence from 40 novel loci. *Systematic Biology* 62, 35–49.
- Stapel, S. O., Leunissen, J. A., Versteeg, M., Wattle, J., & de Jong, W. W. (1984). Ratites as oldest offshoot of avian stem—evidence from  $\alpha$ -crystallin A sequences. *Nature*, 311(5983), 257-259.
- Stidham, T. A., Lofgren, D., Farke, A. A., Paik, M., & Choi, R. (2014) A lithornithid (Aves: Palaeognathae) from the Paleocene (Tiffanian) of southern California. *PaleoBios*, 31, 1-7.
- Strömberg, C. A., Werdelin, L., Friis, E. M., & Saraç, G. (2007). The spread of grass-dominated habitats in Turkey and surrounding areas during the Cenozoic: phytolith evidence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 250(1-4), 18-49.
- Tambussi, C. P. (1995). The fossil Rheiformes from Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181, 121–129.
- Tambussi, C. P., & Degrange, F. J. (2013). South American and Antarctic continental Cenozoic birds. Paleobiogeographic affinities and disparities. *Springer, Dordrecht*, 114 pp.
- Tambussi, C. P., Noriega, J. I., Gaździcki, A., Tatur, A., Reguero, M. A., & Vizcaíno, S. F. (1994). Ratite bird from the Paleogene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Polish Polar Research*, 15-20.

- Tambussi, C. P., Degrange, F. J., Cicciooli, P. L., & Prevosti, F. (2020). Avian remains from the Toro Negro Formation (Neogene), Central Andes of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, *105*, 102988.
- Tennyson, A. J., Worthy, T. H., Jones, C. M., Scofield, R. P., & Hand, S. J. (2010). Moa's Ark: Miocene fossils reveal the great antiquity of moa (Aves: Dinornithiformes) in Zealandia. *Records of the Australian Museum*, *62*(1), 105-114.
- Tennyson, A. J. D., & Tomotani, B. M. (2022). A new fossil species of kiwi (Aves: Apterygidae) from the mid-Pleistocene of New Zealand. *Historical Biology*, *34*(2), 352-360.
- Tokaryk, T. T., Cumbaa, S. L., & Storer, J. E. (1997). Early Late Cretaceous birds from Saskatchewan, Canada: the oldest diverse avifauna known from North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *17*(1), 172-176.
- Tonni, E. P., & Tambussi, C. P. (1986). Las aves del Cenozoico de la República Argentina. *Simposio, Evolución de los vertebrados Cenozoicos. Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, *2*, 131-142.
- Torres, C. R., Norell, M. A., & Clarke, J. A. (2021). Bird neurocranial and body mass evolution across the end-Cretaceous mass extinction: The avian brain shape left other dinosaurs behind. *Science Advances*, *7*(31), eabg7099.
- Urantowka, A. D., Krocak, A., & Mackiewicz, P. (2020). New view on the organization and evolution of Palaeognathae mitogenomes poses the question on the ancestral gene rearrangement in Aves. *BMC genomics*, *21*(1), 1-25.
- Van Tuinen, M., & Hedges, S. B. (2001). Calibration of avian molecular clocks. *Molecular Biology and Evolution*, *18*(2), 206-213.
- Van Tuinen, M., Sibley, C. G., & Hedges, S. B. (1998). Phylogeny and biogeography of ratite birds inferred from DNA sequences of the mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology and Evolution*, *15*(4), 370-376.

- Vanden Berge, J. C., & Zweers, G. A. (1993). Myologia. En: Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. 2nd edn (Ed. Baumel, J. J.), 189–250. Cambridge, MA: Nuttall Ornithological Society.
- Vazquez, R. J. (1992). Functional osteology of the avian wrist and the evolution of flapping flight. *Journal of Morphology*, 211(3), 259-268.
- Vekua, A. (2013). Giant ostrich in Dmanisi fauna. *Bulletin of the Georgian Natural Academy of Sciences*, 7(2), 143.
- Vizcaíno, S. F., Kay, R. F., & Bargo, M. S. (2012). Early Miocene paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press.
- Wang, S. (2008). Re-examination of taxonomic assignment of “*Struthio linxiaensis* Hou et al., 2005.” *Acta Palaeontologica Sinica*, 47, 362–368.
- Wang, Z., Young, R. L., Xue, H., & Wagner, G. P. (2011) Transcriptomic analysis of avian digits reveals conserved and derived digit identities in birds. *Nature*, 477, 583–586.
- Wang, W., & O’Connor, J. K. (2017). Morphological coevolution of the pygostyle and tail feathers in Early Cretaceous birds. *Vertebrata Palasiatica*, 55(3), 1.
- 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.
- Wang, H., & Lu, H. (2022). Climate controls on evolution of grassland ecosystems since late Cenozoic: A phytolith perspective. *Earth-Science Reviews*, 231, 104059.
- Widrig, K., & Field, D. J. (2022). The evolution and fossil record of Palaeognathous birds (Neornithes: Palaeognathae). *Diversity*, 14(2), 105.
- Wiman, C. (1942). Sur les cranes et les encéphales d'*Aepyornis* et de *Mullerornis*. *Bulletin de l'Academie Malgache*, 24, 1–49.

- Witmer, L. M., & Martin, L. D. (1987). The primitive features of the avian palate, with special reference to Mesozoic birds. *Travaux et Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 99(1), 21-40.
- Woodburne, M. O., Goin, F. J., Raigemborn, M. S., Heizler, M., Gelfo, J. N., & Oliveira, E. V. (2014). Revised timing of the South American early Paleogene land mammal ages. *Journal of South American Earth Sciences*, 54, 109-119.
- Worthy, T. H., & Holdaway, R. N. (2002). *The lost world of the moa: prehistoric life of New Zealand*. Indiana University Press.
- 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 diagnoses revised. *New Zealand Journal of Zoology*, 39, 87-153.
- Worthy, T. H., Worthy, J. P., Tennyson, A. J., Salisbury, S. W., Hand, S. J., & Scofield, R. P. (2013). Miocene fossils show that kiwi (*Apteryx*, Apterygidae) are probably not phyletic dwarves. En: *Paleornithological Research 2013—Proceedings of the 8th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. Vienna: Natural History Museum Vienna (pp. 63-80).
- Worthy, T. H., Hand, S. J., & Archer, M. (2014). Phylogenetic relationships of the Australian Oligo-Miocene ratite *Emuarius gidju* Casuariidae. *Integrative Zoology*, 9(2), 148-166.
- Worthy, T. H., Degrange, F. J., Handley, W. D., & Lee, M. S. (2017). The evolution of giant flightless birds and novel phylogenetic relationships for extinct fowl (Aves, Galloanseres). *Royal Society open science*, 4(10), 170975.
- Yonezawa, T., Segawa, T., Mori, H., Campos, P. F., Hongoh, Y., Endo, H., ... & Hasegawa, M. (2017). Phylogenomics and morphology of extinct paleognaths reveal the origin and evolution of the ratites. *Current Biology*, 27(1), 68-77.
- Yuri, T., Kimball, R. T., Harshman, J., Bowie, R. C., Braun, M. J., Chojnowski, J. L., Han, K. L., Hackett, S. J., Huddleston, C. J., Moore, W. S., Reddy, S., Sheldon, F. H., Steadman, D. W., Witt, C. C., & Braun, E. L.

- (2013) Parsimony and model-based analyses of indels in avian nuclear genes reveal congruent and incongruent phylogenetic signals. *Biology*, 2, 419–444.
- Zelenkov, N. V., & Averianov, A. O. (2015). A historical specimen of enantiornithine bird from the Early Cretaceous of Mongolia representing a new taxon with a specialized neck morphology. *Journal of Systematic Palaeontology*, 14(4), 319-338.
- Zelenkov, N. V., & Kurochkin, E. N. (2015). Class Aves. En: Fossil Vertebrates of Russia and Adjacent Countries, Fossil Reptiles and Birds, Part 3. Kurochkin, E. N., Lopatin, A. V. & Zelenkov, N. V. (Eds). GEOS, Moscow, Russia. Pp. 86–290.
- Zelenkov, N. V., Averianov, A. O., & Popov, E. V. (2017). An *Ichthyornis*-like bird from the earliest Late Cretaceous (Cenomanian) of European Russia. *Cretaceous Research*, 75, 94-100.
- Zelenkov, N. V., Lavrov, A. V., Startsev, D. B., Vislobokova, I. A., & Lopatin, A. V. (2019). A giant early Pleistocene bird from eastern Europe: unexpected component of terrestrial faunas at the time of early *Homo* arrival. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(2), e1605521.



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en  
el área Ecología, Genética y Evolución

**Filogenia de aves Ratites: estudio del origen y diversificación mediante el  
análisis de especies fósiles y actuales**

**Tomo II**

Sebastián Rozadilla

Director: Fernando E. Novas

Co-Director: Darío A. Lijtmaer

Consejero de Estudios: Pablo A. Tubaro

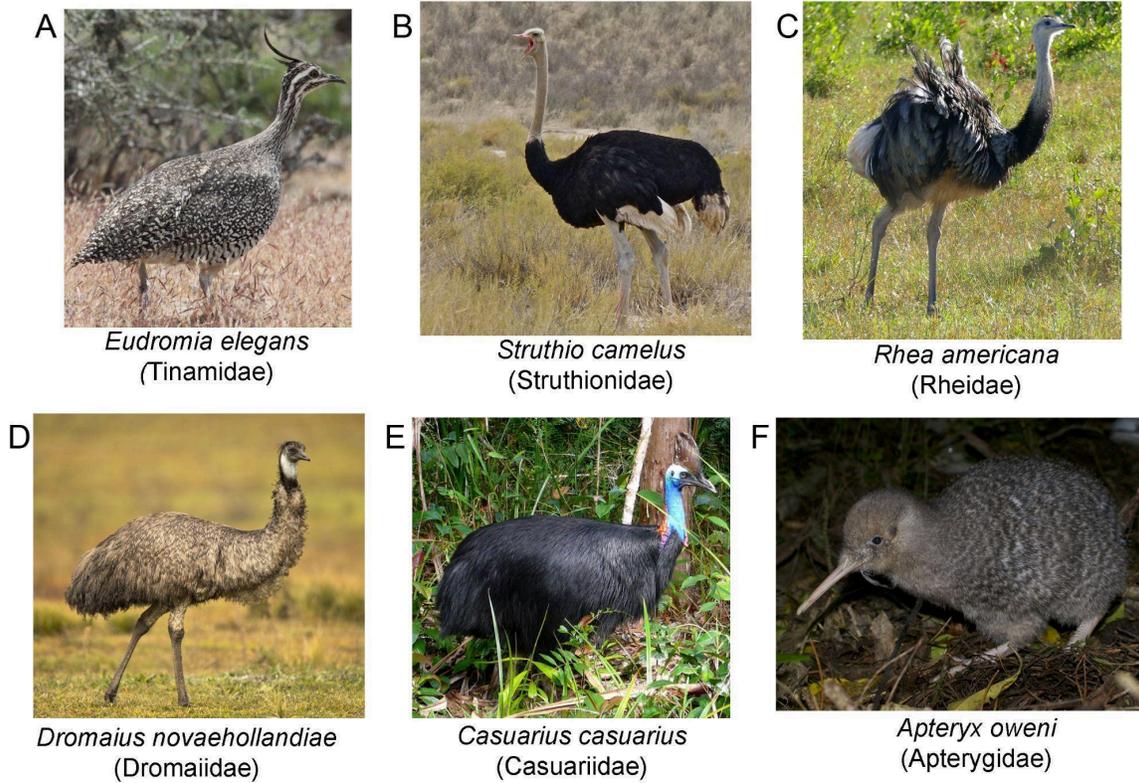
Lugar de trabajo: Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, MACN

Fecha de Defensa: 25 de julio de 2024

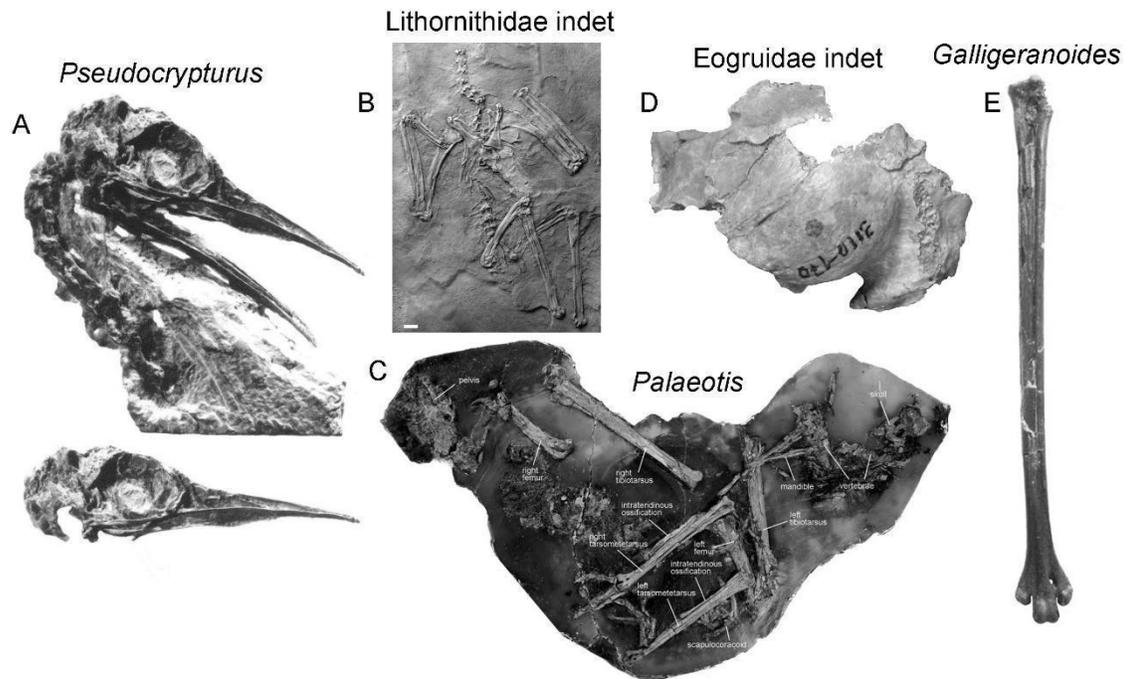
## ÍNDICE

<b>1.</b>	<b>FIGURAS.....</b>	<b>2</b>
<b>2.</b>	<b>LISTA DE CARACTERES MORFOLÓGICOS.....</b>	<b>97</b>
<b>3.</b>	<b>MATRIZ FILOGENÉTICA.....</b>	<b>156</b>

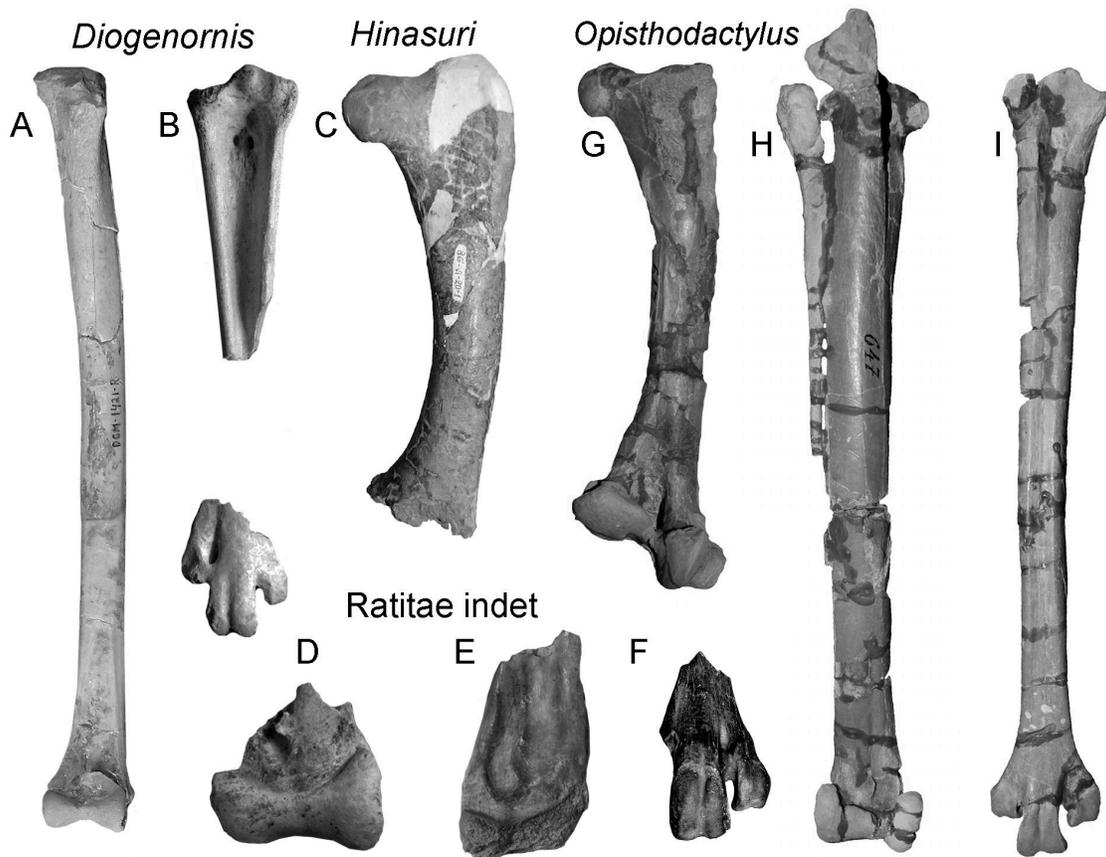
## 1. FIGURAS



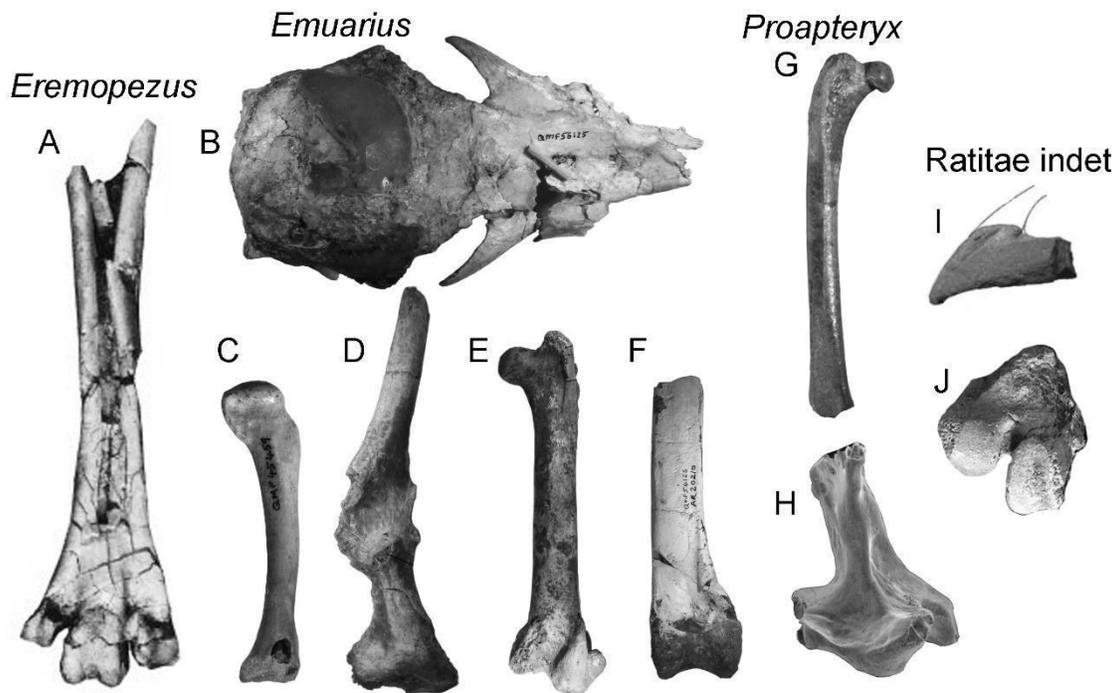
**Figura 1.1:** Representantes de Paleognathae vivientes tratados en esta tesis: A, *Eudromia elegans* (Foto de Dominic Sherony); B, *Struthio camelus* (Foto de Bernard Dupont); C, *Rhea americana* (Foto de Bernard Dupont); D, *Dromaius novaehollandiae* (Foto de John Harrison); E, *Casuarius casuarius* (Foto de Dave Kimble); F, *Apteryx oweni* (Foto de Kimberley Collins). Todas las fotografías fueron tomadas de Wikipedia commons.



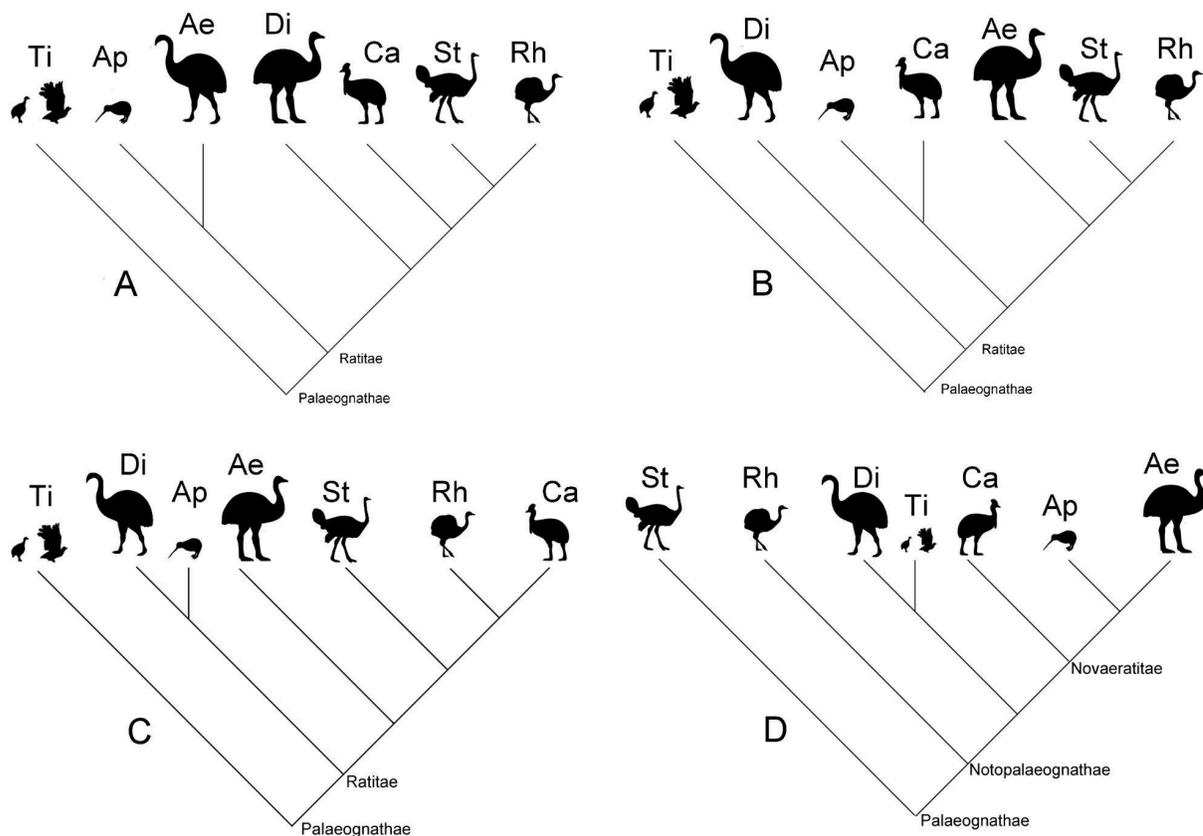
**Figura 1.2:** Palaeognatas del hemisferio norte: A, cráneos de *Pseudocrypturus* del Eoceno de Norteamérica (USNM 3366103; modificado de Houde, 1988); B, postcráneo de *Lithornithidae* indet, del Eoceno de Alemania (SGPIMH MEV1a; modificado de Mayr, 2008); C, Esqueleto de *Palaeotis* del Eoceno de Alemania Alemania (GMH 4362; modificado de Mayr, 2019); D, techo craneano de un *Eogruidae* indet de Mongolia (PIN 3110-170; modificado de Mayr y Zelenkov, 2021); tarsometatarso de *Galligeranoides* del Eoceno de Francia (MHNT.PAL.2013.16.2; modificado de Mayr, 2019). No a escala.



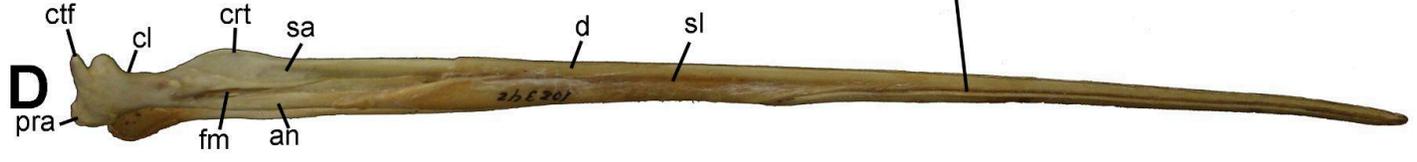
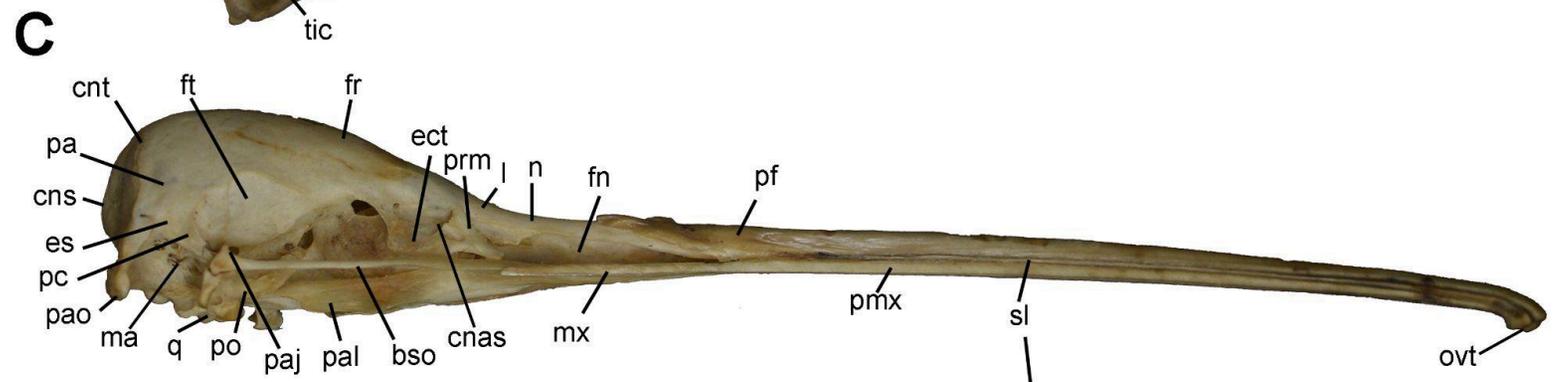
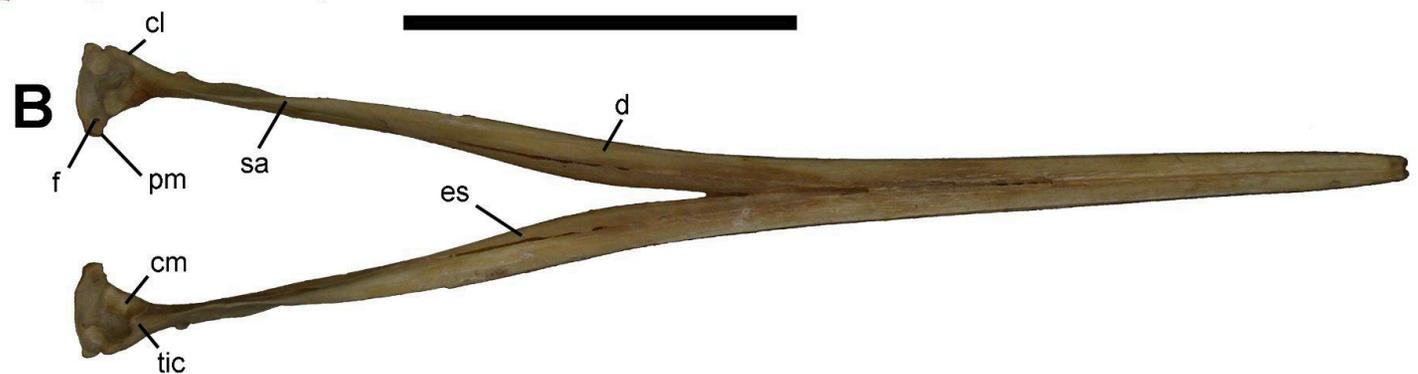
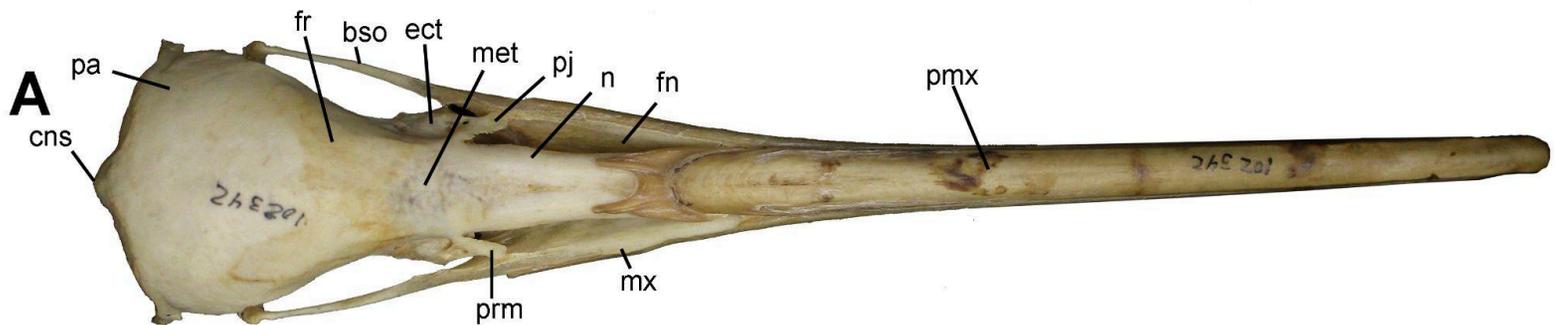
**Figura 1.3:** Algunos representantes fósiles de Ratitae sudamericanas: A, tibiotarso y B, tarsometatarso de *Diogenornis fragilis* del Paleoceno de Brasil (DGM-1421-R; DGM, 1424-R; Modificado de Mayr, 2009); C, fémur de *Hinasuri nehueni*, del Mioceno de Argentina (MLP 86-VI-21-1; modificado de Picasso y Mosto, 2016); D-E, tibiotarsos de Ratitae indeterminados del Paleoceno de Argentina (MLP 10-X-15-4; MLP 10-X-20-1; modificado de Agnolín, 2016); F, tarsometatarso de fémur *Opisthodactylus patagonicus* (NHMUK A-586; modificado de Buffetaut, 2014); G, fémur; H, tibiotarso y fibula; I, tarsometatarso de *Opisthodactylus kirchenri* del Mioceno de Argentina (MUFYCA-647 modificado de Noriega et al., 2017). No a escala.



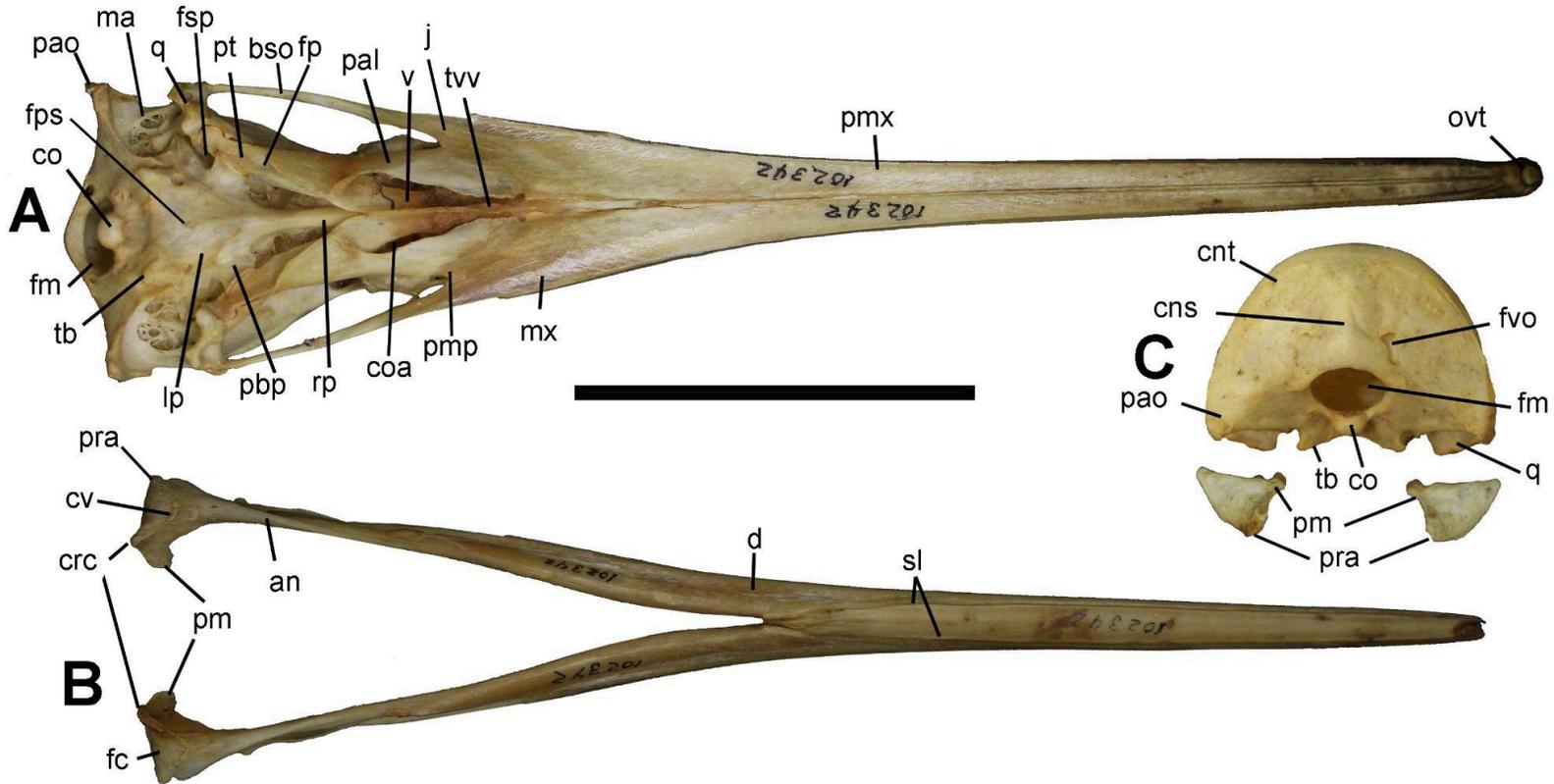
**Figura 1.4:** Representantes fósiles de Ratitae gondwánicos: A, tarsometatarso de *Eremopezus eocaenus* del Eoceno de Egipto (DPC 5555; modificado de Rasmussen et al., 2001); B, cráneo; C, húmero; D, escápulocoracoides; E, fémur y; F, tibiotarso de *Emuarius gidju* del Mioceno de Australia (QM F56125; QM F45459; QM F45460; QM F56124; QMF 56126; modificado de Worthy et al., 2014); G, fémur y; H, cuadrado de *Proapteryx micromeros* del Pleistoceno de Nueva Zelanda (NMNZ S.53324; NMNZ S.53209; modificado de Worthy et al., 2013); I, premaxilar de Ratitae indeterminado del Eoceno de Antártida (UCR 22175; modificado de Cenizo, 2012); J, fragmento distal de tarsometatarso de un Ratitae indeterminado del Eoceno de Antártida (MLP 94-III-15-1; modificado de Picasso et al., 2022). No a escala.



**Figura 1.5:** Representación de las hipótesis filogenéticas basadas en datos morfológicos: A, Cracraft (1974); B, Bledsoe (1988); C, Bourdón et al. (2009) donde Ratitae es monofilético. Y D, representación de las hipótesis filogenéticas basadas en datos moleculares (e.g. Mitchell et al., 2014) donde Ratitae es parafilético, con Apterygiformes relacionados a Aepyornithiformes y Tinamiformes con Dinornithiformes. Abreviaturas: Ae, Aepyornithiformes; Ap, Apterygiformes; Ca, Casuariiformes; Di, Dinornithiformes; Rh, Rheiformes; St, Struthioniformes; Ti, Tinamiformes.

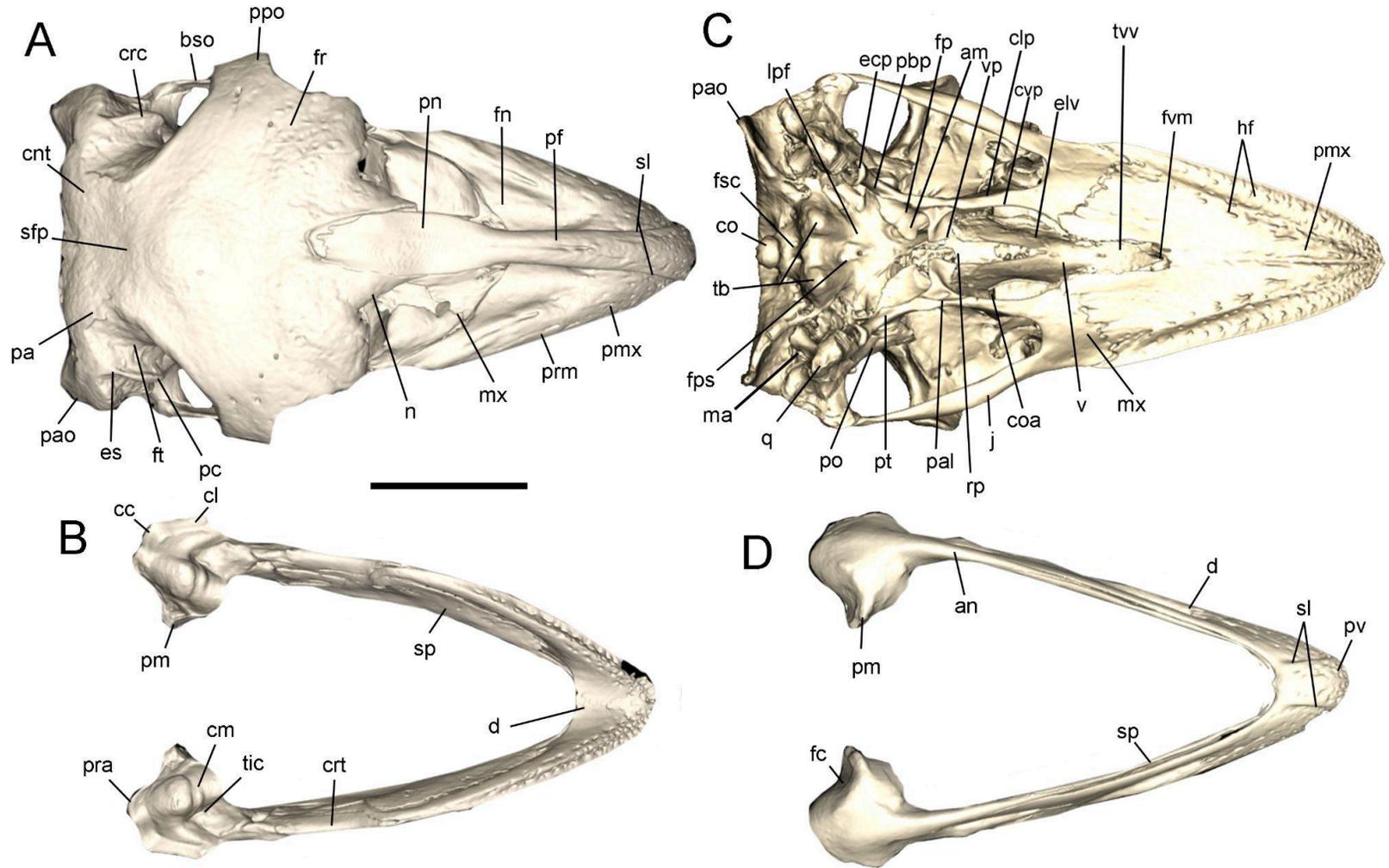


**Figura 4.1.1:** Neurocráneo y mandíbula de *Apteryx oweni* (LACM-Or 102342) en vista dorsal (A y B); lateral derecha (C y D). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; cnas, canal orbitonasal; cns, cresta nugal sagital; cnt, cresta nugal transversa; crt, cresta tomial; d, dentario; ect, ectetmoides; es, escamoso; f, foramen; fm, fosa lateral mandibular; fn, fosa nasal; fr, frontal; ft, fenestra temporal; l, lacrimal; ma, meato acústico; met, mesetmoides; mx, maxilar; n, nasal; ovt, órgano vibrotáctil; pa, parietal; pal, palatino; pao, proceso paroccipital; pc, proceso cigomático; pf, proceso frontal del premaxilar; pa, parietal; paj, proceso ascendente del yugal; pj, proceso yugal del lacrimal; pm, proceso medial; pmx, premaxilar; po, proceso orbital; pra, proceso retroarticular; q, cuadrado; sa, surangular; sl, surcos laterales; tic, tubérculo intercotilar. Escala: 10 cm.

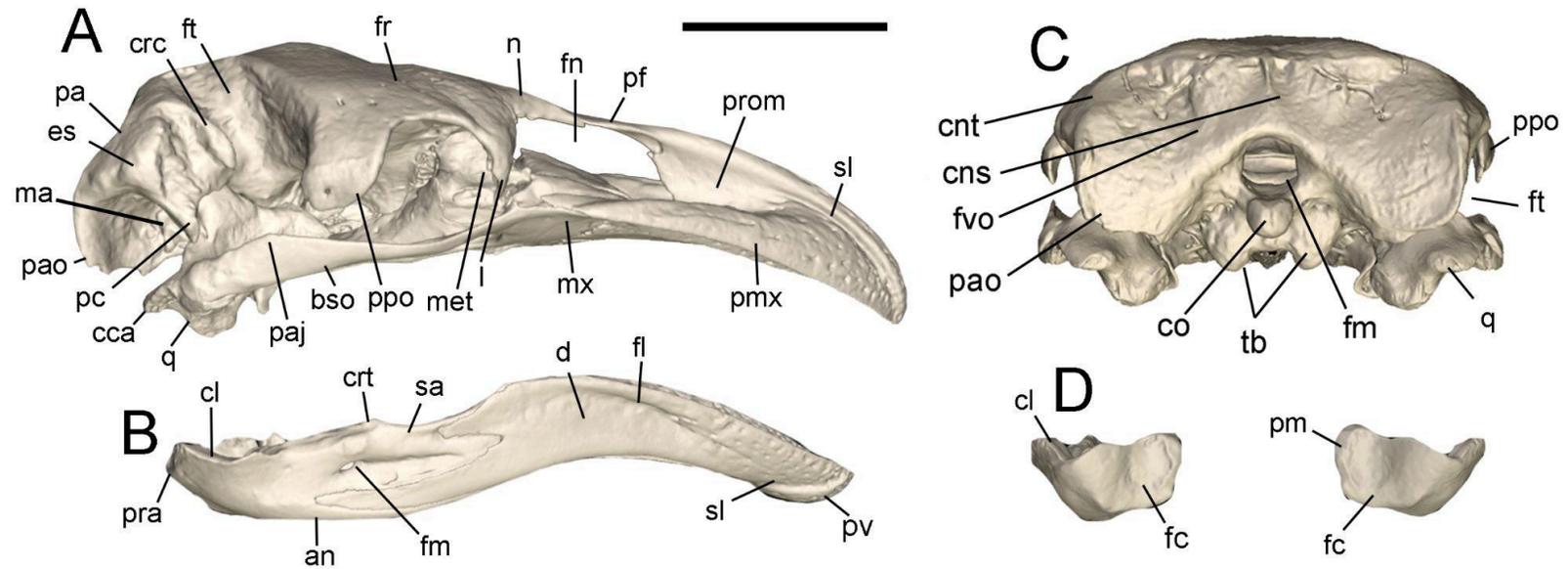


**Figura 4.1.2:** Neurocráneo y mandíbula de *Aptyryx oweni* (LACM-Or 102342) en vista ventral (A y B); y caudal (C). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; cns, cresta nugal sagital; cnt, cresta nugal transversa; co, cóndilo occipital; coa, coana; crc, cresta caudal; cv, cresta ventral; d, dentario; fc, fosa caudal; fm, foramen magno; fp, fosa ventral del pterigoides; fps, foramen ventral de la lamina paraesfenoidal; fsp, fenestra esfenopterigoidea; fvo, foramen de las venas occipitales; j, yugal; lp, lámina paraesfenoidal; ma, meato acústico; mx, maxilar; ovt, órgano vibrotáctil; pal, palatino; pao, proceso paroccipital; pbp, proceso basipterigoideo; pm, proceso medial; pmp, procesos maxilopalatinos; pmx, premaxilar; pra, proceso retroarticular; pt,

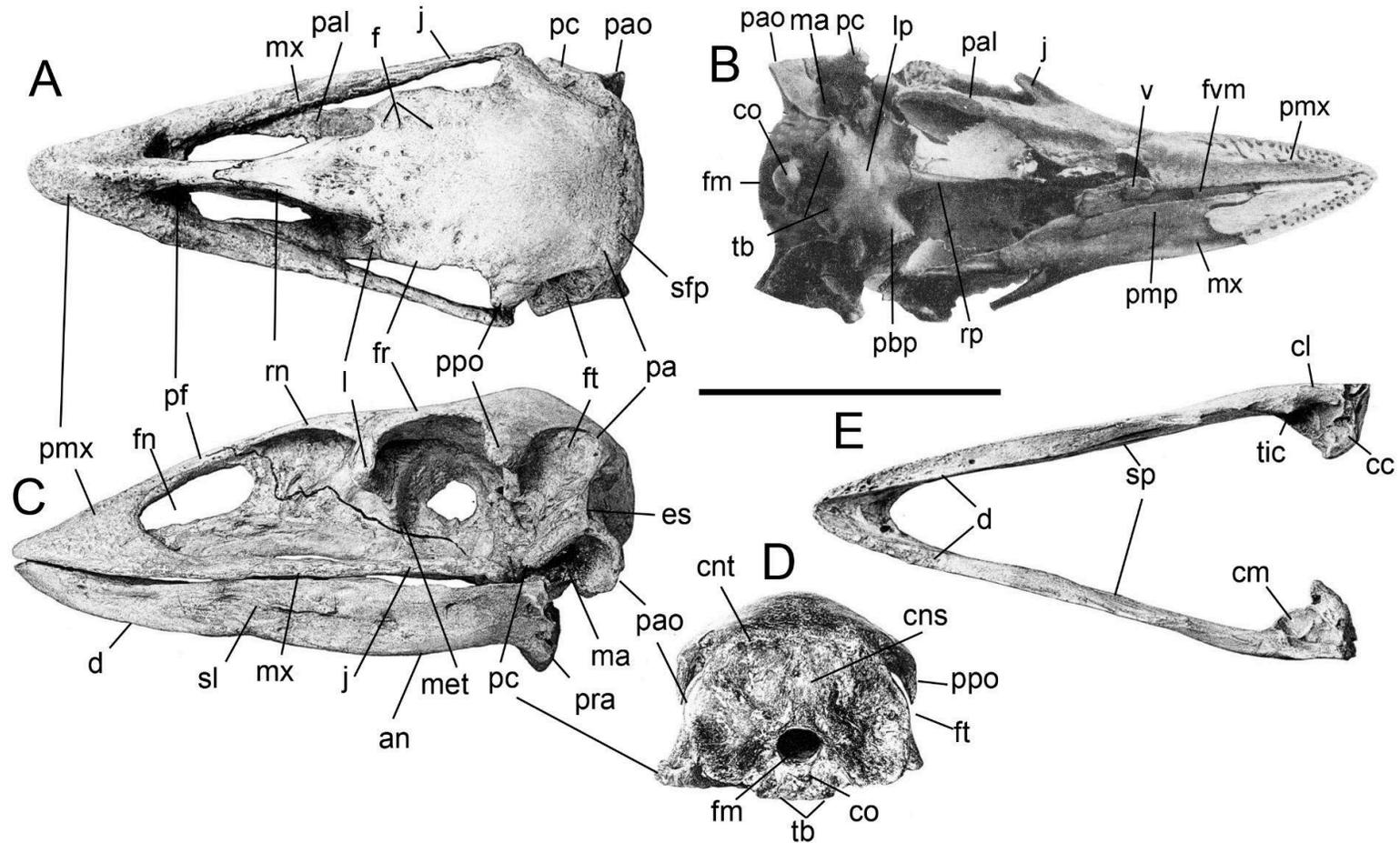
pterigoides; q, cuadrado; rp, rostro paraesfenoidal; sl, surcos laterales; tb, tubérculos basilares; tvv, tubérculo ventral del vómer; v, vómer. Escala: 10 cm.



**Figura 4.1.3:** Cráneo y mandíbula de *Dinornis robustus* (Escaneo en 3D de FMNH PA 35) en vista dorsal (A y B); ventral (C y D). Abreviaturas: am, ángulo medial del pterigoides; an, angular; bso, barra suborbital; cc, cótilo caudal; cl, cótilo lateral; clp, cresta lateral del palatino; cm, cótilo medial; cnt, cresta nucal transversa; crc, cresta dorsal al proceso cigomático; crt, cresta tomial; co, cóndilo occipital; coa, coana; cvp, cresta ventral del palatino; d, dentario; ecp, extremo cuadrático del pterigoides; elv, expansión lateral del vómer; es, escamoso; fc, fosa caudal; fn, fosa nasal; fp, fosa ventral del pterigoides; fps, foramen ventral de la lamina paraesfenoidal; fr, frontal; fsc, fosa cubcotilar; ft, fenestra temporal; fvm, fenestra ventromedial; hf, hilera de forámenes; j, yugal; lpf, lámina paraesfenoidal; ma, meato acústico; mx, maxilar; n, nasal; pa, parietal; pal, palatino; pao, proceso paroccipital; pc, proceso cigomático; pbp, proceso basipterigoideo; pf, proceso frontal del premaxilar; pm, proceso medial; pmx, premaxilar; pn, placa nasal po, proceso orbital; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; pt, pterigoides; pv, plataforma ventral; q, cuadrado; rp, rostro paraesfenoidal; sfp, sutura frontoparietal; sl, surcos laterales; sp, esplenial; tb, tubérculos basilares; tic, tubérculo intercotilar; tvv, tubérculo ventral del vómer; v, vómer; vp, unión vomeropalatina. Escala: 10 cm.

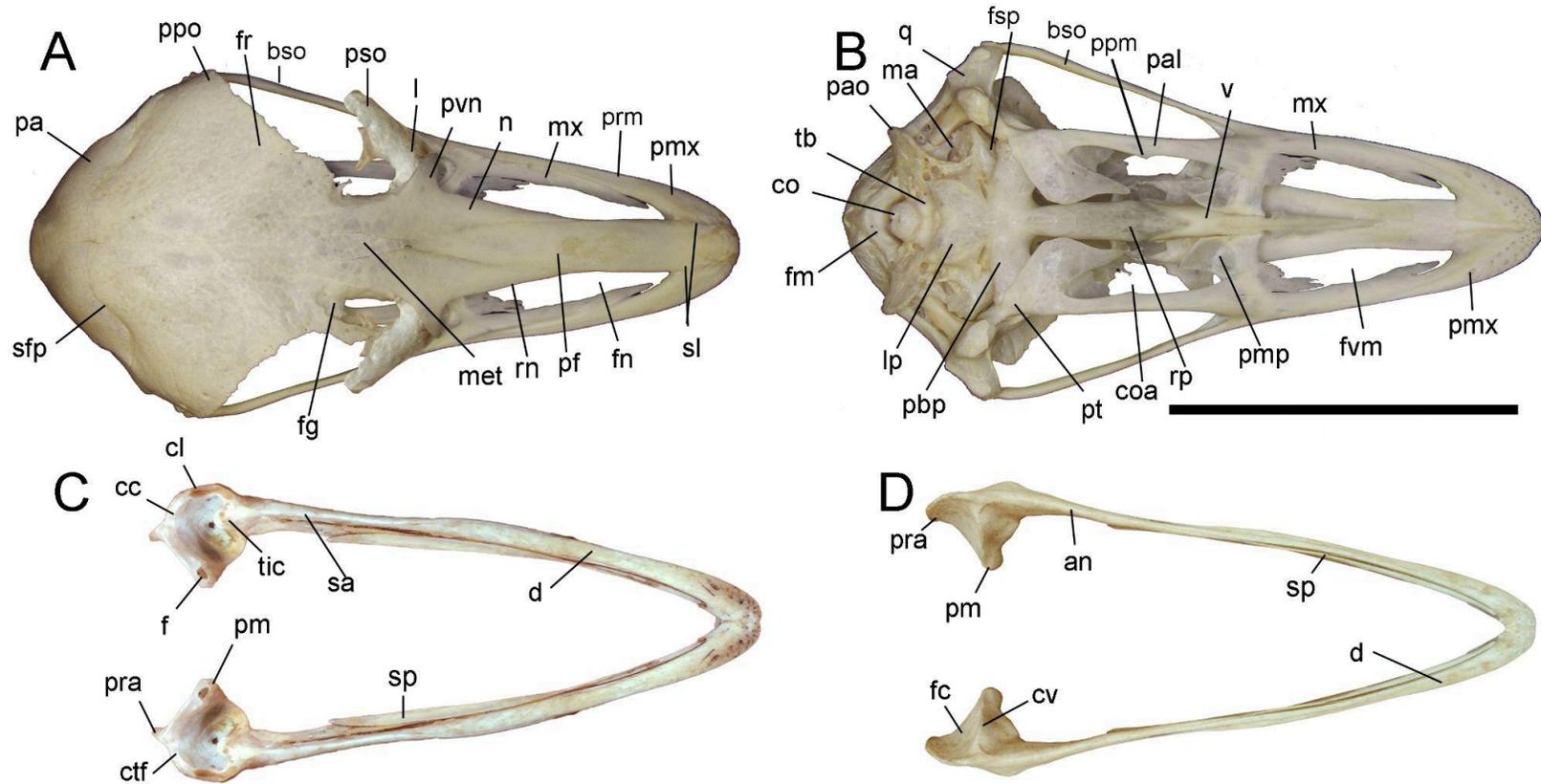


**Figura 4.1.4:** Cráneo y mandíbula de *Dinornis robustus* (Escaneo en 3D de FMNH PA 35) en vista lateral (A y B); y caudal (C y D). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; cc, cótilo caudal; cl, cótilo lateral; cns, cresta nugal sagital; cnt, cresta nugal transversa; crc, cresta dorsal al proceso cigomático; crt, cresta tomial; co, cóndilo occipital; d, dentario; es, escamoso; fc, fosa caudal; fl, fosa lateral mandibular; fm, foramen magno; fm, fenestra mandibular; fn, fosa nasal; fr, frontal; ft, fenestra temporal; fvo, foramen de las venas occipitales; l, lacrimal; ma, meato acústico; met, mesetmoides; mx, maxilar; n, nasal; pa, parietal; paj, proceso ascendente del yugal; pao, proceso paroccipital; pc, proceso cigomático; pf, proceso frontal del premaxilar; pm, proceso medial; pmx, premaxilar; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; prom, promontorio nasal; pv, plataforma ventral; q, cuadrado; sa, surangular; sl, surcos laterales; tb, tubérculos basilares. Escala: 10 cm.

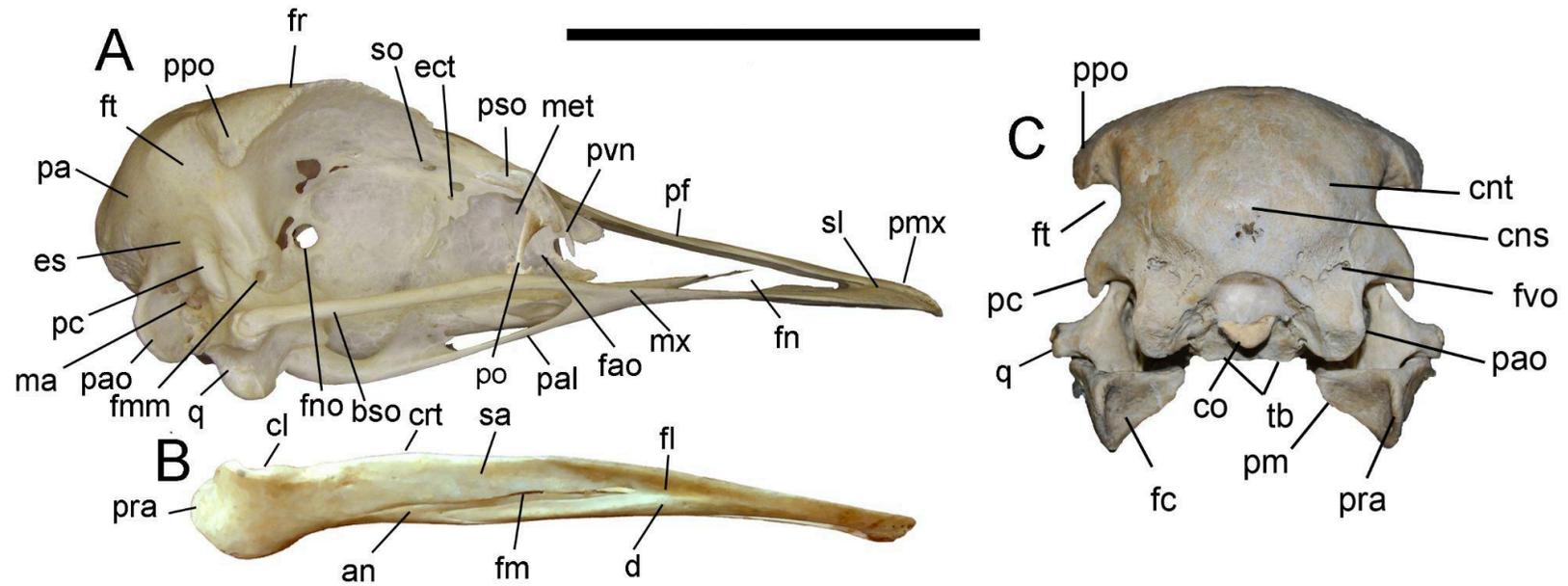


**Figura 4.1.5:** Cráneo y mandíbula de *Aepyornis hildebrandti* (modificado de Monier, 1913: A, C-D; y de Wiman, 1926: B) en vistas A dorsal; B, ventral; C, lateral D, caudal; y E, mandíbula en vista dorsal. Abreviaturas: an, angular; cc, cótilo caudal; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; cns, cresta nugal sagital; cnt, cresta nugal transversa; co, cóndilo occipital; d, dentario; es, escamoso; f, forámenes; fm, foramen magno; fn, fosa nasal; fr, frontal; ft, fenestra temporal; fvm, fenestra ventromedial; j, yugal;

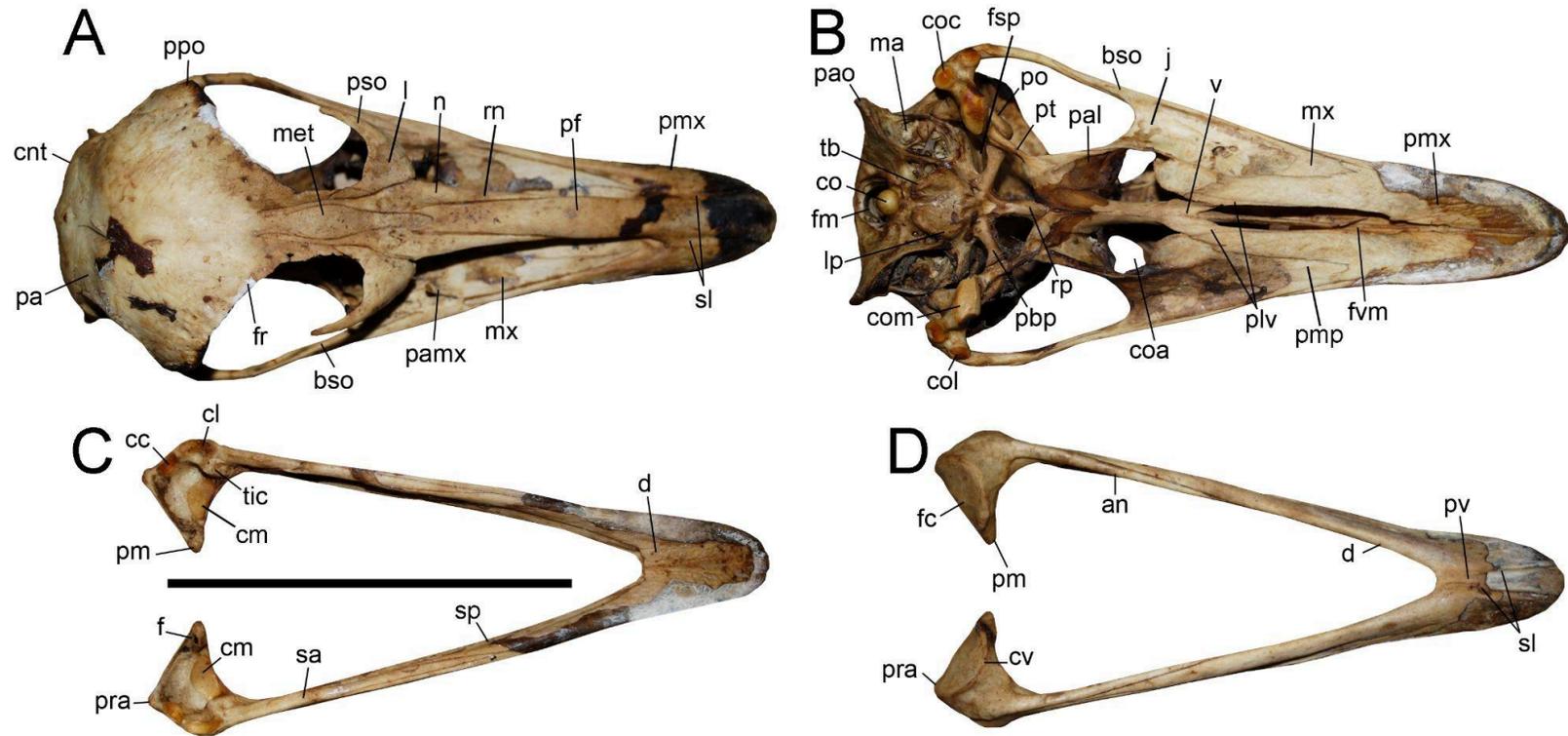
l, lacrimal; lp, lámina paraesfenoidal; ma, meato acústico; met, mesetmoides; mx, maxilar; pa, parietal; pal, palatino; pao, proceso paroccipital; pc, proceso cigomático; pbp, proceso basiptergoideo; pf, proceso frontal del premaxilar; pmp, procesos maxilopalatinos; pmx, premaxilar; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; rn, repisa nasal; rp, rostro paraesfenoidal; sfp, sutura frontoparietal; sl, surco lateral; sp, esplenial; tb, tubérculos basilares; tic, tubérculo intercotilar; v, vómer. Escala: 10 cm.



**Figura 4.1.6:** Neurocráneo y mandíbula de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vista dorsal (A y C); ventral (B y D). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; cc, cótilo caudal; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; co, cóndilo occipital; coa, coana; ctf, cresta transversa a la fosa glenoidea; cv, cresta ventral; d, dentario; f, foramen; fc, fosa caudal; fg, fosa de la glandula supraorbital; fm, foramen magno; fn, fosa nasal; fr, frontal; fsp, fosa esfenopecterigoidea; fvm, fenestra ventromedial; l, lacrimal; lp, lámina paraesfenoidal; ma, meato acústico; met, mesetmoides; mx, maxilar; n, nasal; pa, parietal; pal, palatino; pao, proceso paroccipital; pbp, proceso basipterigoideo; pf, proceso frontal del premaxilar; pm, proceso medial; pmp, procesos maxilopalatinos; pmx, premaxilar; ppm, proceso medial del palatino; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; pso, proceso supraorbital; pt, pterigoides; q, cuadrado; rn, repisa nasal; rp, rostro paraesfenoidal; sa, surangular; sfp, sutura frontoparietal; sl, surcos laterales; sp, esplenial; tb, tubérculos basilares; tic, tubérculo intercotilar; v, vómer. Escala: 10 cm.

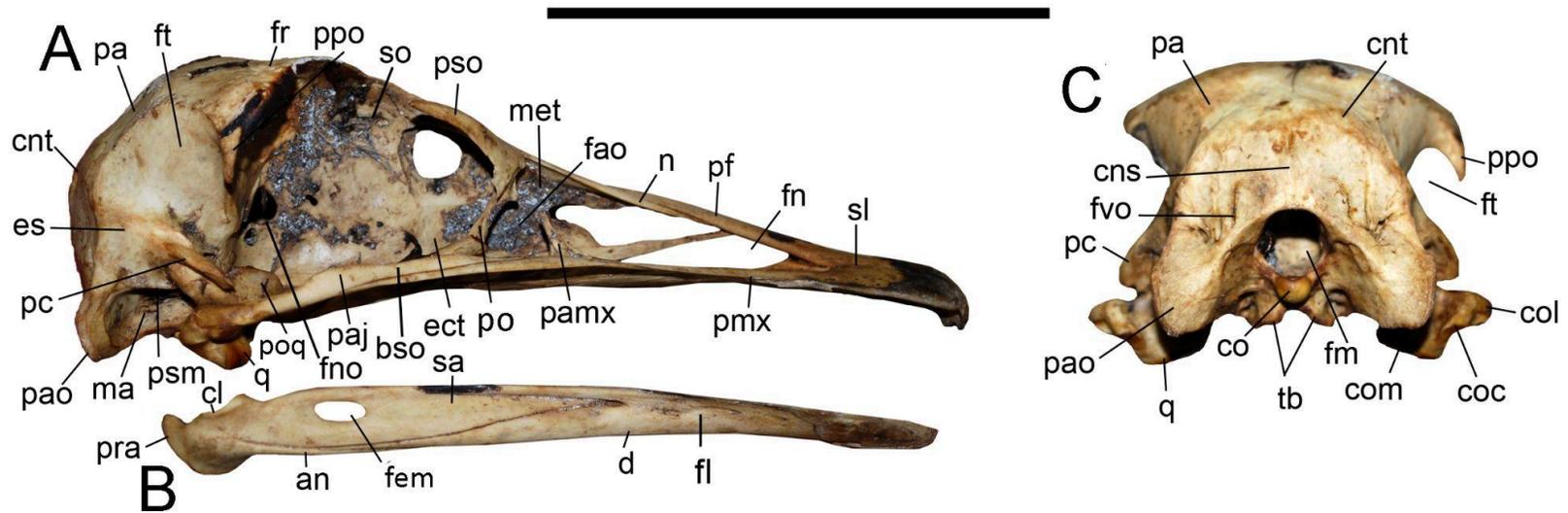


**Figura 4.1.7:** Neurocráneo y mandíbula de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vista dorsal (A y C); ventral (B y D); lateral (A y C); y caudal (C). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; cl, cótilo lateral; cns, cresta nugal sagital; cnt, cresta nugal transversa; co, cóndilo occipital; crt, cresta tomial; d, dentario; ect, ectetmoides; es, escamoso; fc, fosa caudal; fl, fosa lateral mandibular; fm, fenestra mandibular; fmm, foramen del nervio maxilomandibular; fn, fosa nasal; fno, foramen del nervio óptico; fr, frontal; ft, fenestra temporal; fvo, foramen de las venas occipitales; ma, meato acústico; met, mesetmoides; mx, maxilar; pa, parietal; pal, palatino; pao, proceso paroccipital; pc, proceso cigomático; pf, proceso frontal del premaxilar; pm, proceso medial; pmx, premaxilar; po, proceso orbital del lacrimal; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; pso, proceso supraorbital; pvn, proceso ventral del nasal; q, cuadrado; sa, surangular; sl, surcos laterales; so, surco del foramen orbitonasal medio; tb, tubérculos basilares. Escala: 10 cm.



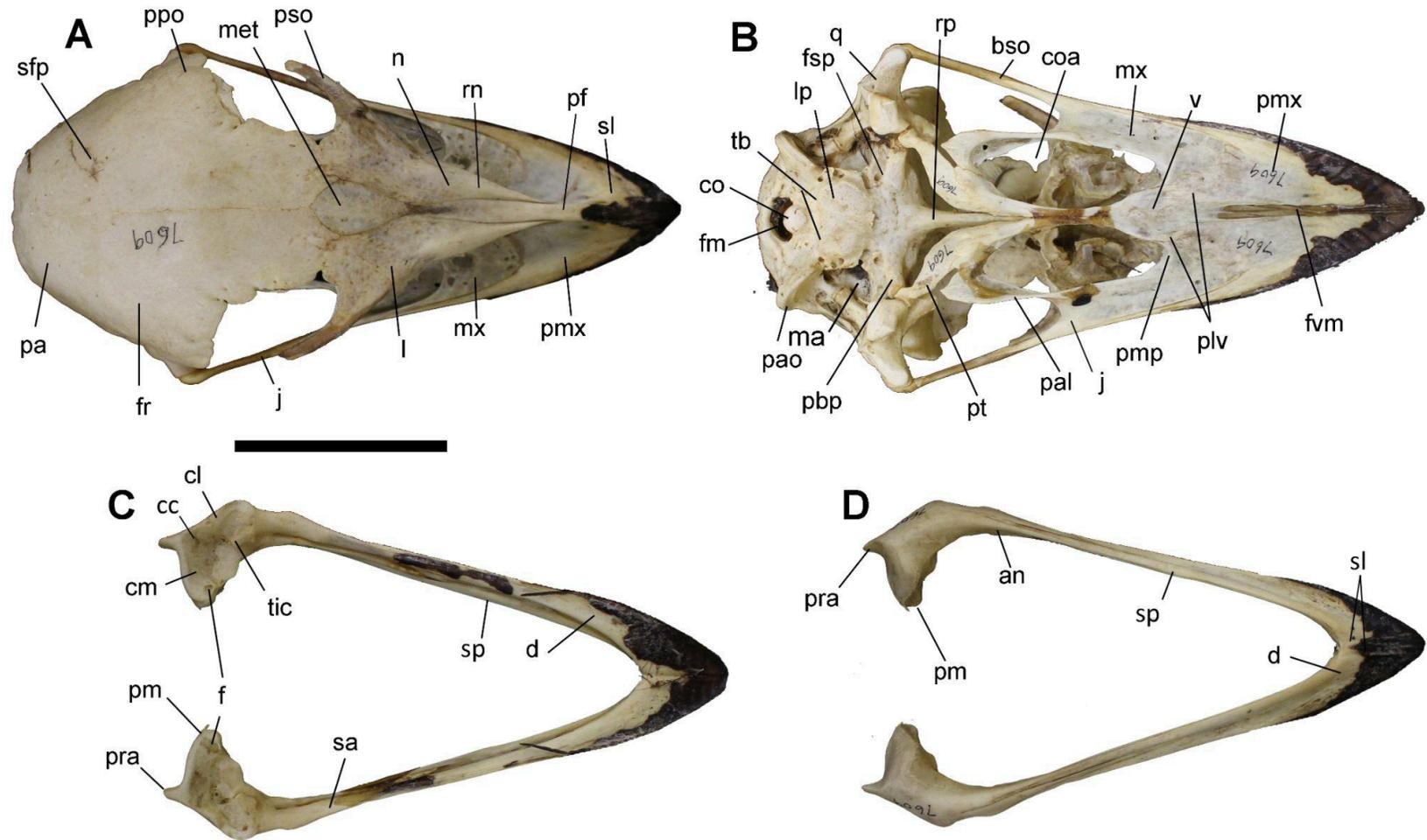
**Figura 4.1.8:** Neurocráneo y mandíbula de *Rhea americana* (MACN-Or 74193) en vista dorsal (A y C); ventral (B y D). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; cc, cótilo caudal; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; cnt, cresta nugal transversa; co, cóndilo occipital; coa, coana; coc, cóndilo caudal; col, cóndilo lateral; com, cóndilo medial; cv, cresta ventral; d, dentario; f, foramen; fc, fosa caudal; fm, foramen magno; fr, frontal; fsp, fosa esfenopterigoidea; fvm, fenestra ventromedial; j, yugal; l, lacrimal; lp, lámina paraesfenoidal; ma, meato acústico; met, mesetmoides; mx, maxilar; n, nasal; pa, parietal; pal, palatino; pamx, proceso ascendente del maxilar; pao, proceso paroccipital; pbp, proceso basipterigoideo; pf, proceso frontal del

premaxilar; plv, procesos laterales del vomer; pm, proceso medial; pmp, procesos maxilopalatinos; pmx, premaxilar; po, proceso orbital; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; pso, proceso supraorbital; pt, pterigoides; pv, plataforma ventral; rn, repisa nasal; rp, rostro paraesfenoidal; sa, surangular; sl, surcos laterales; so, surco del foramen orbitonasal medio; sp; esplenial; tb, tubérculos basilares; tic, tubérculo intercotilar; v, vómer. Escala: 10 cm.

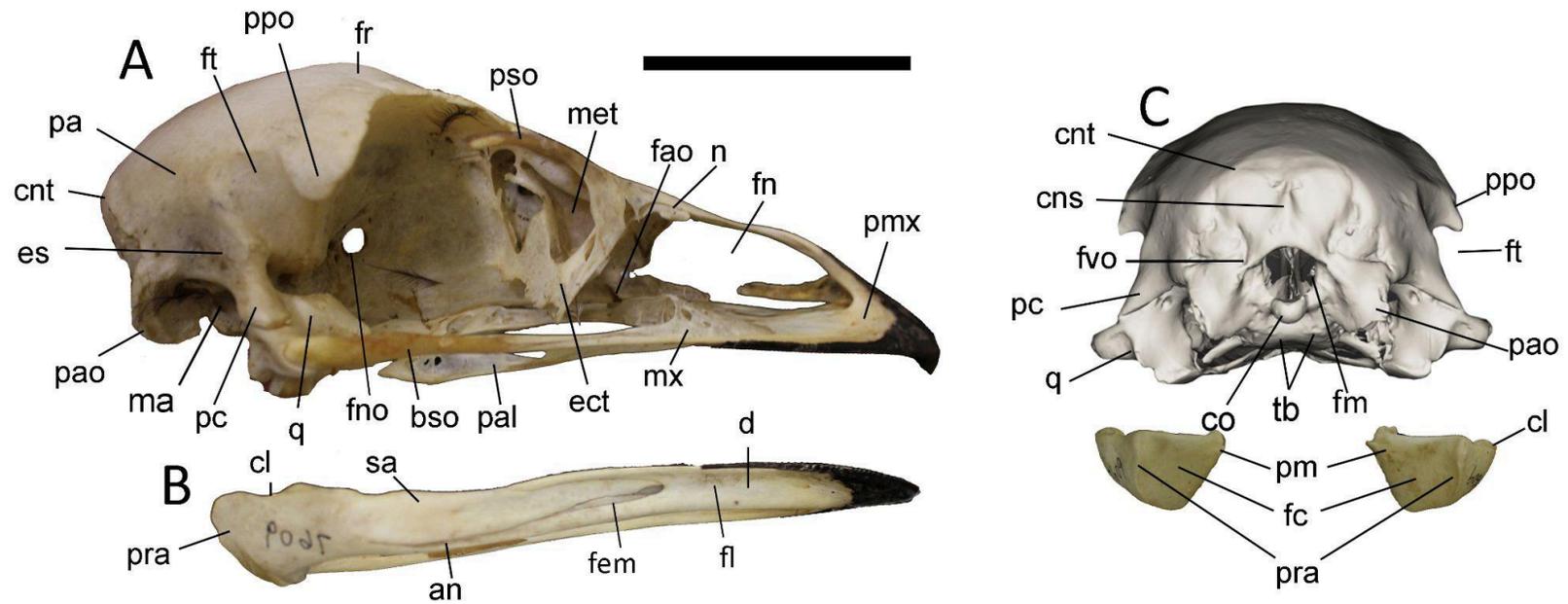


**Figura 4.1.9:** Neurocráneo y mandíbula de *Rhea americana* (MACN-Or 74193) en vista lateral (A y B); y caudal (C). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; cl, cótilo lateral; cns, cresta nugal sagital; cnt, cresta nugal transversa; co, cóndilo occipital; coc, cóndilo caudal; col, cóndilo lateral; com, cóndilo medial; d, dentario; ect, ectetmoides; es, escamoso; fao, fenestra anterior orbital; fl, fosa lateral mandibular; fm, foramen magno; fem, fenestra mandibular; fn, fosa nasal; fr, frontal; ft, fenestra temporal; fvm, fenestra ventromedial; fvo, foramen de las venas occipitales; j, yugal; l, lacrimal; lpf, lámina paraesfenoidal; ma, meato acústico; met, mesetmoides; n, nasal; pa, parietal; pamx, proceso ascendente del maxilar; paj proceso ascendente del yugal; pao, proceso paroccipital; pc, proceso cigomático; pf, proceso frontal del premaxilar; pmx, premaxilar; po,

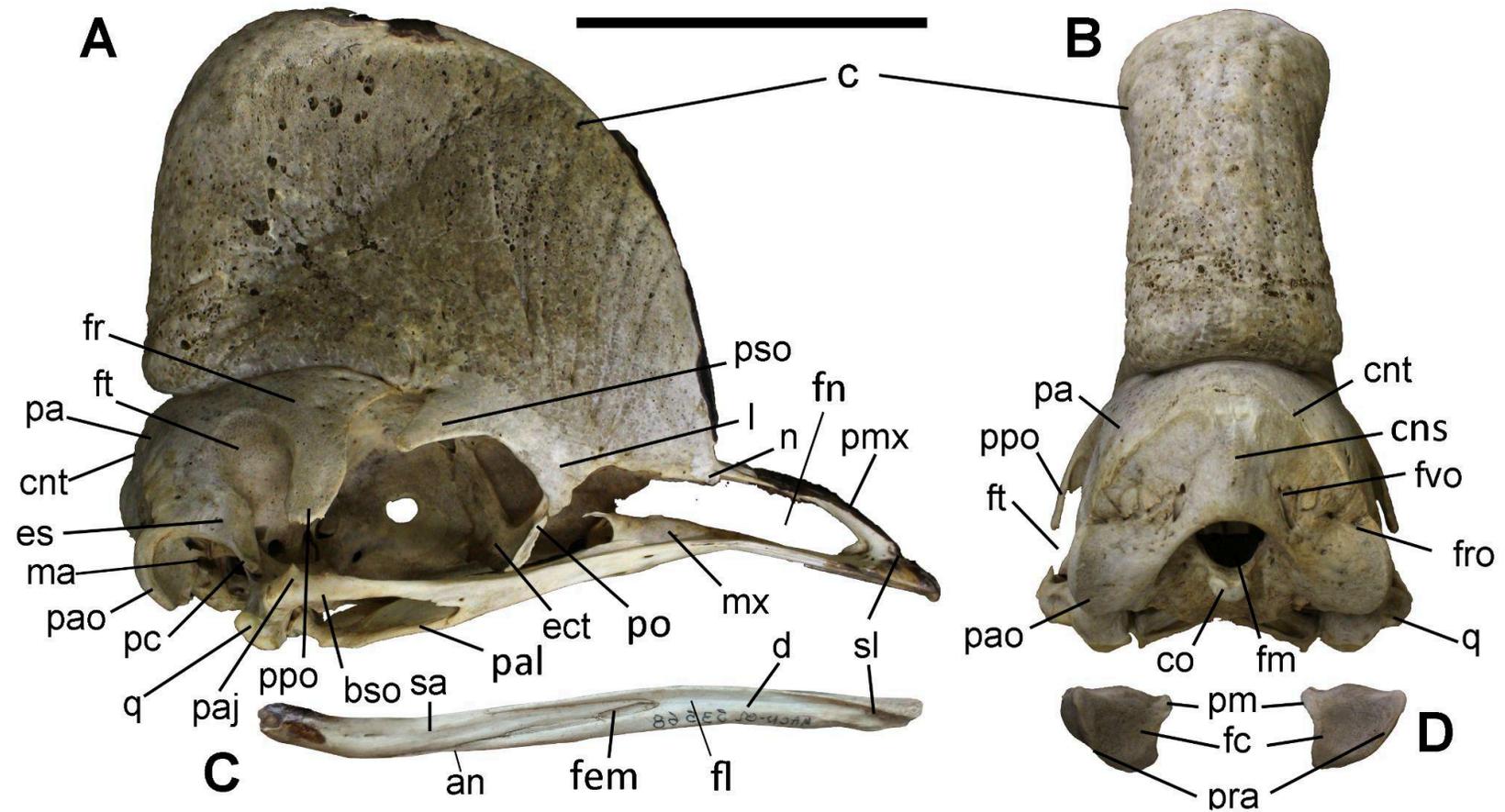
proceso orbital del lacrimal; poq, proceso orbital del cuadrado; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; psm, proceso supraorbitario; psq, proceso supraorbital; q, cuadrado; sa, surangular; sl, surcos laterales; tb, tubérculos basales. Escala: 10 cm.



**Figura 4.1.10:** Neurocráneo y mandíbula de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vista dorsal (A y C); ventral (B y D). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; co, cóndilo occipital; coa, coana; d, dentario; f, foramen; fm, foramen magno; fr, frontal; fsp, fosa esfenopterigoidea; fvm, fenestra ventromedial; j, yugal; l, lacrimal; lp, lámina paraesfenoidal; ma, meato acústico; met, mesetmoides; mx, maxilar; n, nasal; pa, parietal; pal, palatino; pao, proceso paroccipital; pbp, proceso basipterigoideo; pf, proceso frontal del premaxilar; procesos laterales del vomer; pm, proceso medial; pmp, procesos maxilopalatinos; pmx, premaxilar; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; pso, proceso supraorbital; pt, pterigoides; q, cuadrado; rn, repisa nasal; rp, rostro paraesfenoidal; sa, surangular; sfp, sutura frontoparietal; sl, surcos laterales; sp, esplenial; tb, tubérculos basilares; tic, tubérculo intercotilar; v, vómer. Escala: 10 cm.

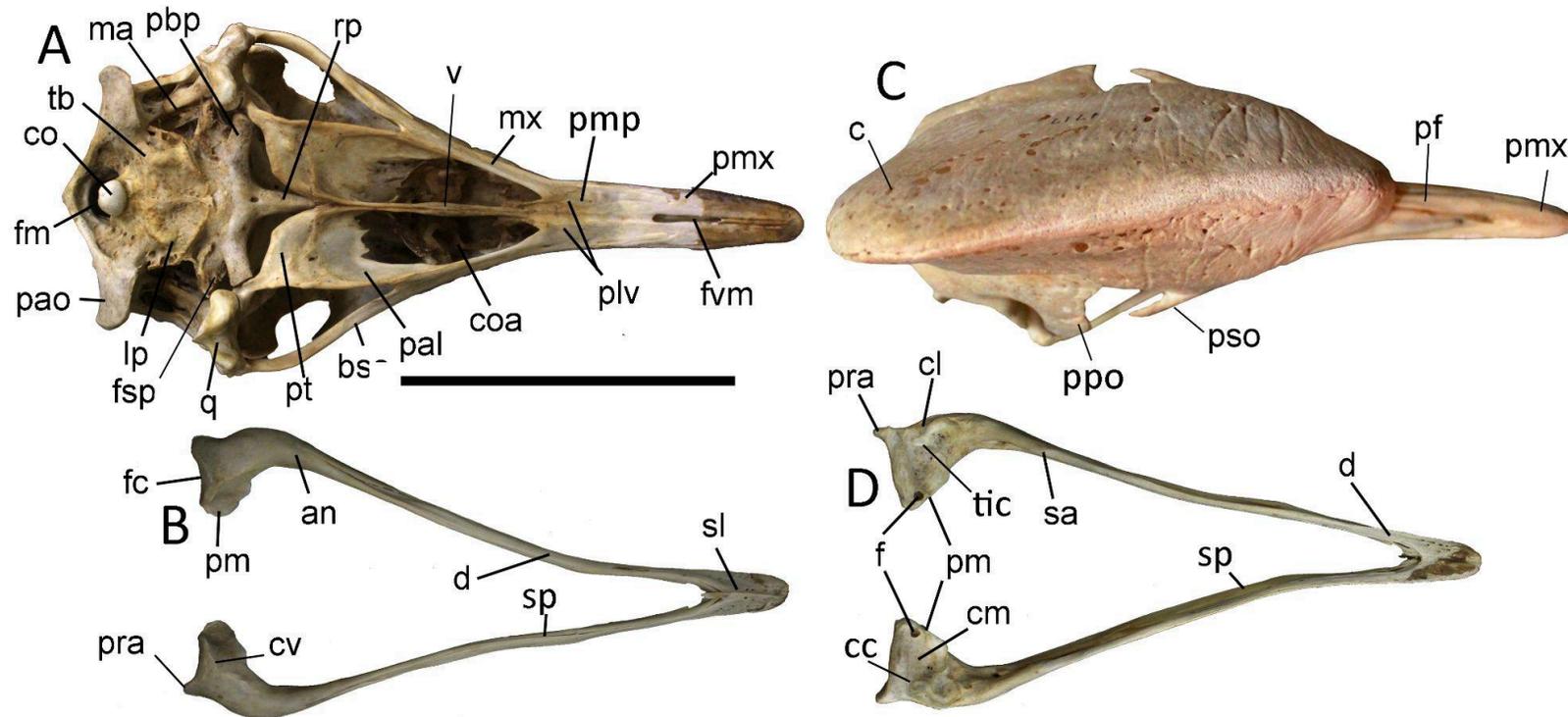


**Figura 4.1.11:** Neurocráneo y mandíbula de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vista lateral (A y B); y caudal (escaneo 3D de USNM 500379) (C). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; cl, cótilo lateral; cns, cresta nucal sagital; cnt, cresta nucal transversa; co, cóndilo occipital; d, dentario; ect, ectetmoides; es, escamoso; fao, fenestra anterorbital; fc, fosa caudal; fem, fenestra mandibular; fl, fosa lateral mandibular; fm, foramen magno; fn, fosa nasal; fno, foramen del nervio óptico; fr, frontal; ft, fenestra temporal; fvo, foramen de las venas occipitales; ma, meato acústico; met, mesetmoides; mx, maxilar; n, nasal; pa, parietal; pal, palatino; pao, proceso paroccipital; pc, proceso cigomático; pm, proceso medial; pmx, premaxilar; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; pso, proceso supraorbital; q, cuadrado; sa, surangular; tb, tubérculos basilares. Escala: 10 cm.

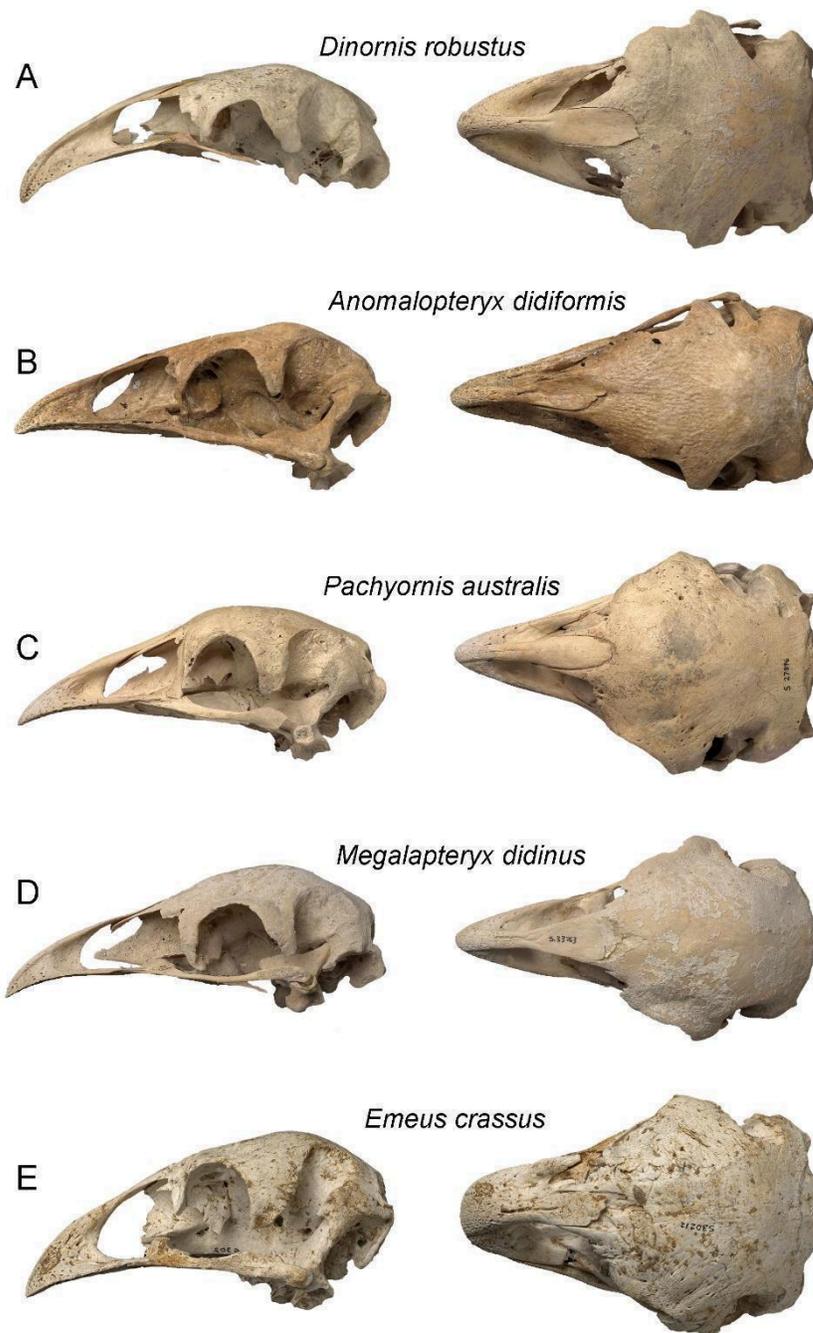


**Figura 4.1.12:** Neurocráneo y mandíbula de *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342) en vista lateral (A y C); caudal (B y D). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; c, cresta craneana; cns, cresta nugal sagital; cnt, cresta nugal transversa; co, cóndilo occipital; d, dentario; ect, ectetmoides; es, escamoso; fc, fosa caudal; fem, fenestra mandibular; fl, fosa lateral mandibular; fm, foramen magno; fn, fosa nasal; fr, frontal; ft, fenestra temporal; fvo, foramen de las venas occipitales; l, lacrimal; ma, meato acústico; mx, maxilar; n, nasal; pa, parietal; paj, proceso ascendente del yugal; pal, palatino; pao, proceso

paroccipital; pc, proceso cigomático; pm, proceso medial; pmx, premaxilar; po, proceso orbital del lacrimal; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; pso, proceso supraorbital; q, cuadrado; sa, surangular; sl, surcos laterales; vro, foramen de la rama oftálmica. Escala: 10 cm.

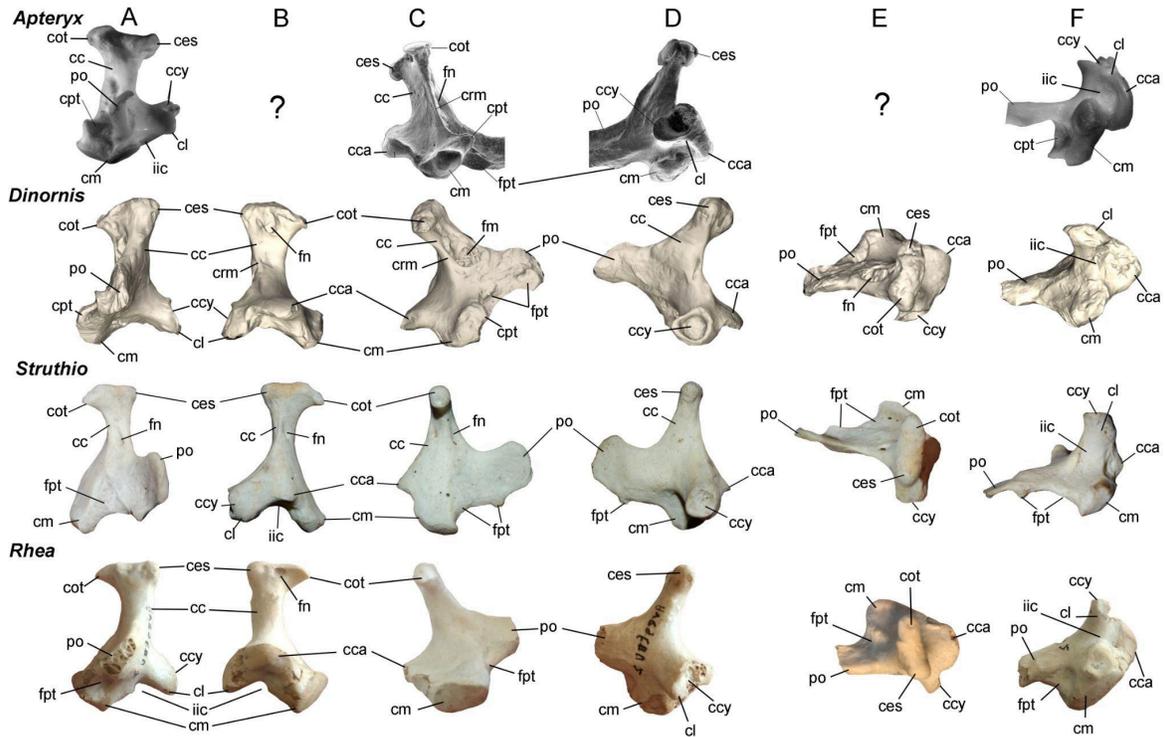


**Figura 4.1.13:** Neurocráneo y mandíbula de *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342) en vista ventral (A y B) y dorsal (D). Cráneo en vista dorsal (AMNH 1717) (C). Abreviaturas: an, angular; bso, barra suborbital; c, cresta craneana; cc, cóndilo caudal; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; co, cóndilo occipital; coa, cv, cresta ventral; coana; d, dentario; f, foramen; fc, fosa caudal; fm, foramen magno; fvm, fenestra ventromedial; lp, lámina paraesfenoidal; ma, meato acústico; mx, maxilar; pal, palatino; pao, proceso paroccipital; pbp, proceso basipterigoideo; pf, proceso frontal del premaxilar; pm, proceso medial; pmp, procesos maxilopalatinos; pmx, premaxilar; ppo, proceso postorbital; pra, proceso retroarticular; pso, proceso supraorbital; pt, pterigoides; q, cuadrado; rp, rostro paraesfenoidal; sa, surangular; sl, surcos laterales; sp; esplenial; tb, tubérculos basilares; tic, tubérculo intercotilar; v, vómer. Escala: 10 cm.

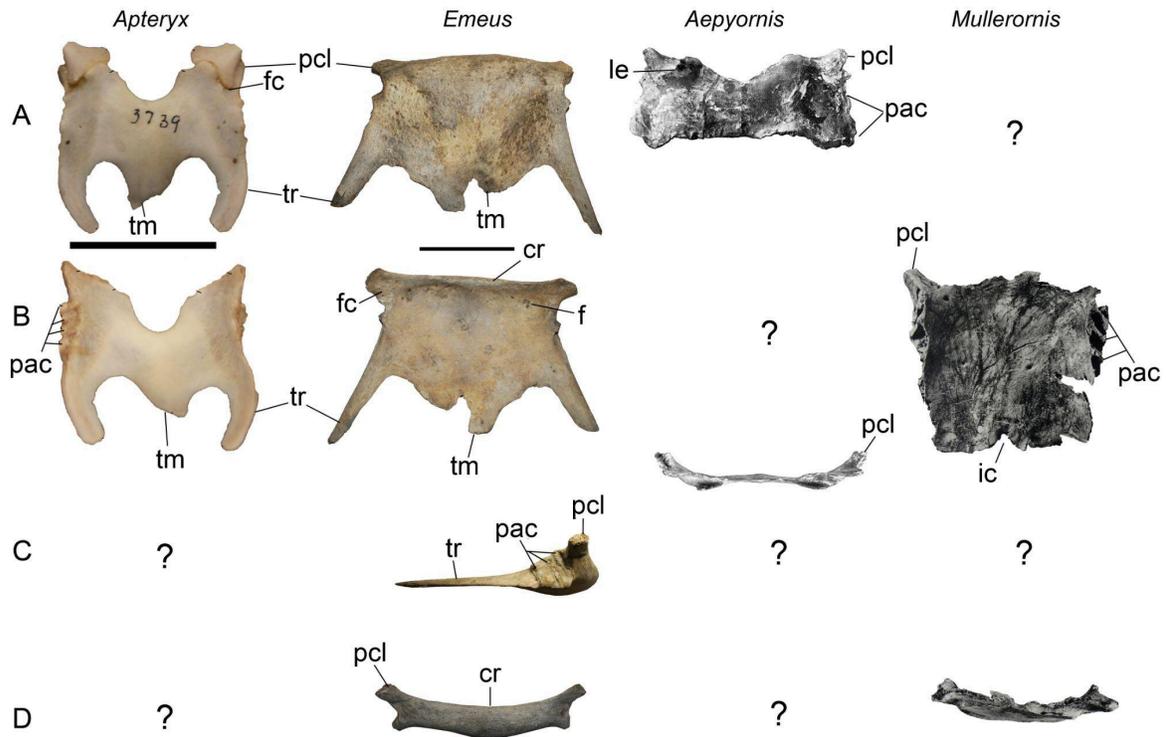


**Figura 4.1.14:** Cráneos de algunas moas (Dinornithiformes) seleccionadas, en vistas lateral y dorsal (modificado de Worthy y Scofield 2012), donde se observa la diversidad en las formas de la quijada superior de estas aves. A, *Dinornis robustus* (NMNZ S.28225); B,

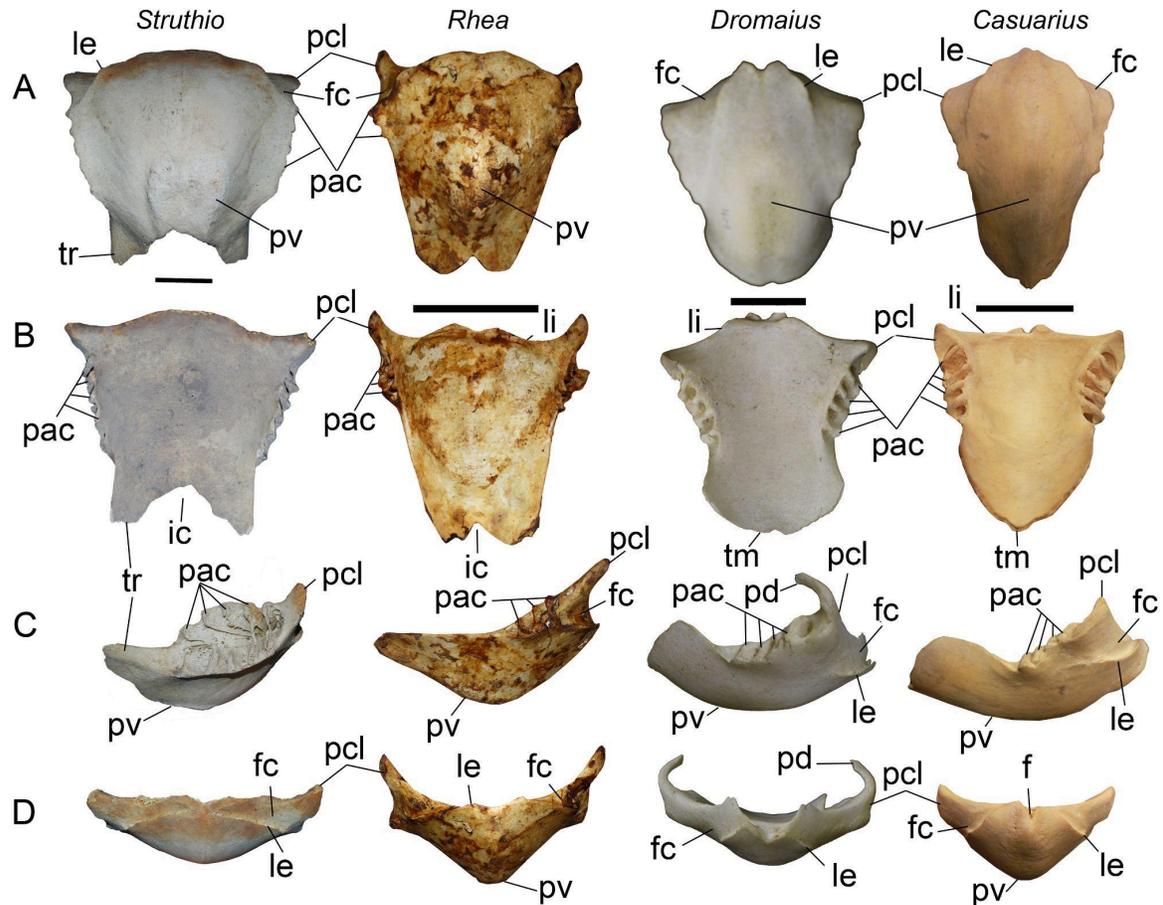
*Anomalopteryx didiformis* (NMNZ S.35274); C, *Pachyornis australis* (NMNZ S.27896); D, *Megalapteryx didinus* (NMNZ S.33763); E, *Emeus crassus* (NMNZ S.30212). No a escala.



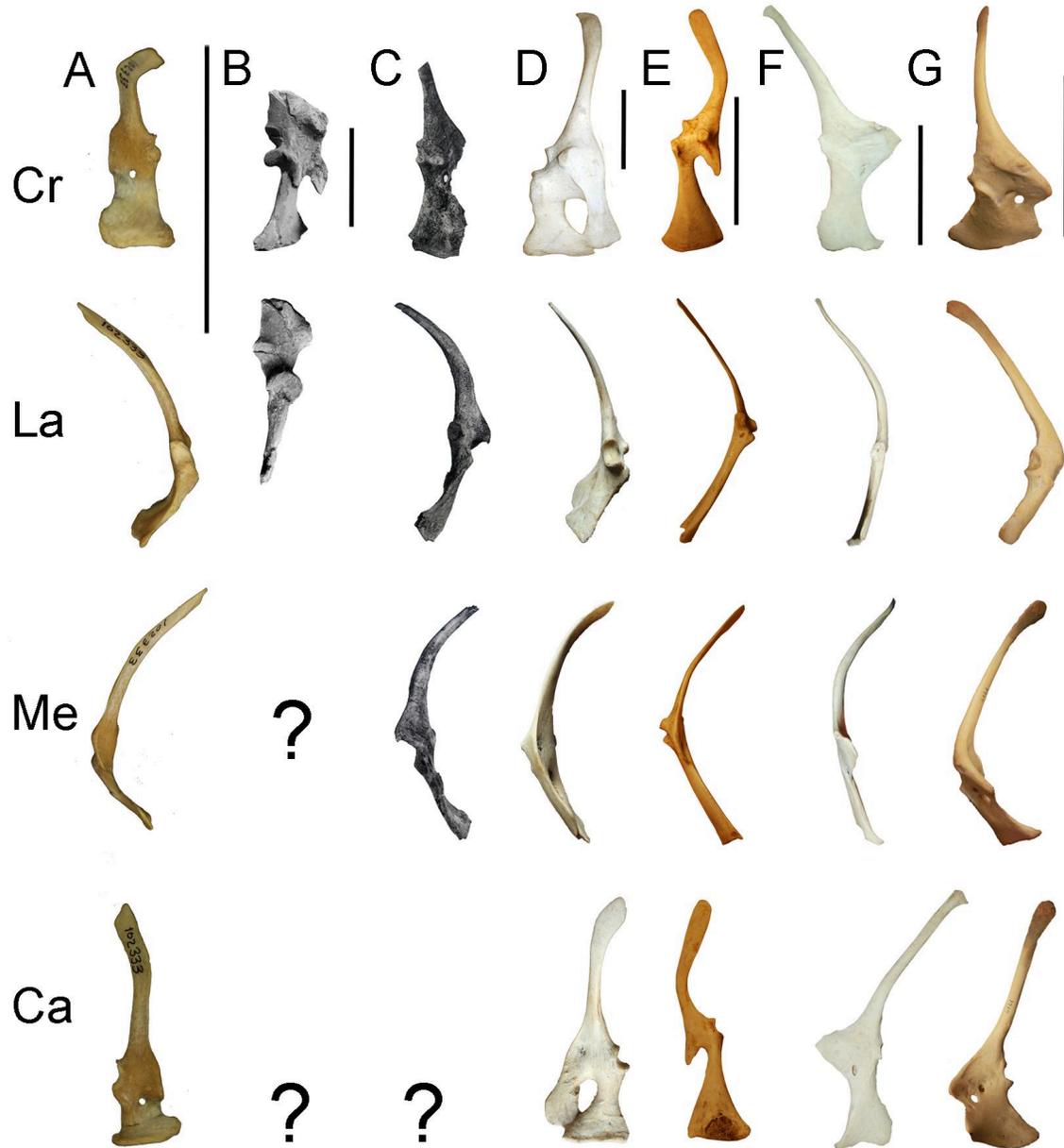
**Figura 4.1.15:** Cuadrados selectos de Ratitae: *Apteryx owenii* (SAM 5051; modificado de Worthy et al., 2013), *Dinornis robustus* (FMNH PA 35), *Struthio camelus* (MLP-Or 1647) y *Rhea americana* (LACEV S/N) en vistas A, rostral, B, caudal; C, medial; D, lateral; E, dorsal; y F, ventral. Abreviaturas: cc, cuerpo del cuadrado; cca, cóndilo caudal; ccy, cóta cuadradoyugal; ces, cóndilo escamoso; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cot, cótilo ótico; cpt, cóndilo pterigoideo; crm, cresta medial; fn, foramen neumático; fm, fosa neumática medial; fpt, faceta pterigoidea; iic, incisura intercondilar; po, proceso orbital; psm, proceso submeático. El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. No a escala.



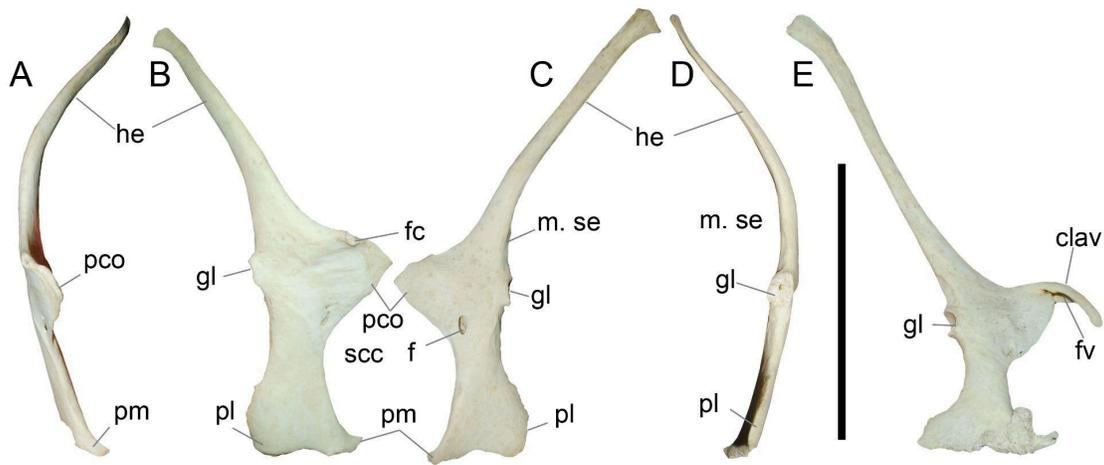
**Figura 4.2.1:** Comparativa de esternones de Ratitae: *Apteryx oweni* (LACM Or 3738); *Emeus crassus* (MACN Pv S/N); *Aepyornis maximus* (modificado de Monnier, 1913); *Mullerornis agilis* (modificado de Lambertson, 1934). Esternones en vistas A, ventral; B, dorsal; C, lateral; D, craneal. Abreviaturas: fc, faceta coracoidea; ic, incisura caudal; pac, proceso de articulación costal; pcl, proceso craniolateral; tm, trabécula medial; tr, trabécula lateral. El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. Escalas: en *Apteryx*, la escala es de 5 cm; y en los géneros restantes es de 10 cm.



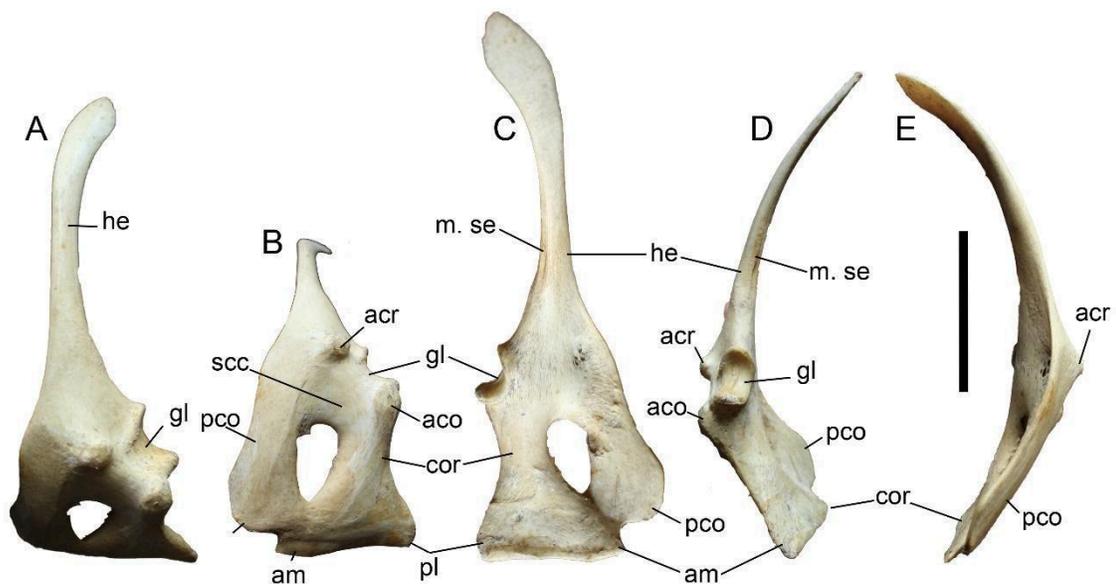
**Figura 4.2.2:** Comparativa de esternones de Ratitae: *Struthio camelus* (MLP Or 1647); *Rhea americana* (MACN-Or 17892); *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609); *Casuarius casuarius* (AMNH 1717); en vistas A, ventral; B, dorsal; C, lateral; D, craneal. Abreviaturas: f, foramen; fc, faceta coracoidea; ic, incisura caudal; le, labio externo; pac, proceso de articulación costal; pcl, proceso craniolateral; pv, plataforma ventral; tm, trabécula medial; tr, trabécula lateral. El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. Escalas: en *Apteryx*, la escala es de 5 cm; y en los géneros restantes es de 10 cm.



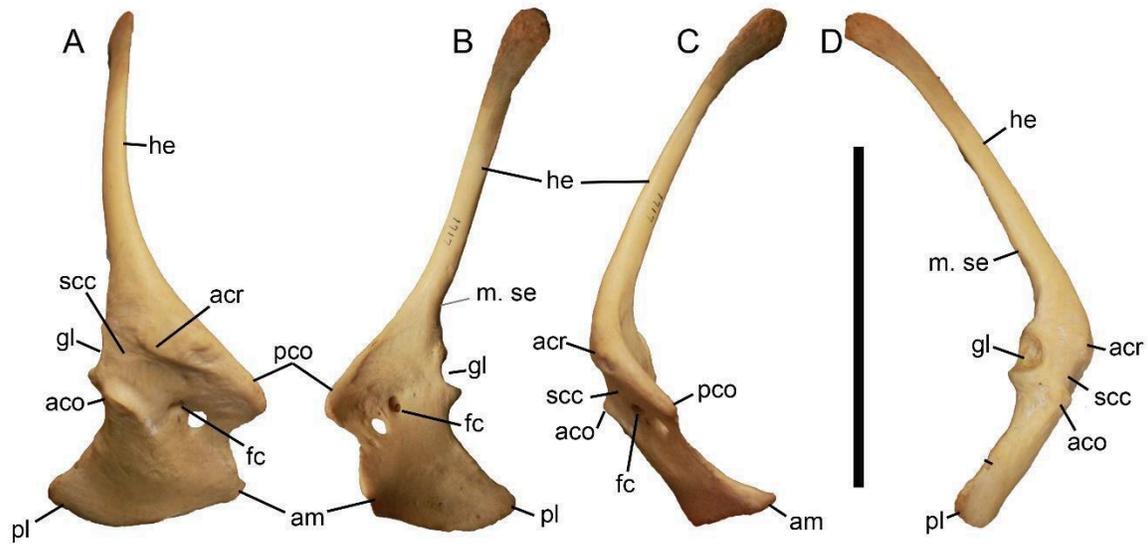
**Figura 4.2.3:** Comparativa de los escápulocoracoides de diferentes Ratitae ordenados según un esquema filogenético simplificado del obtenido en la presente tesis en vistas Cr, craneal; La, lateral; Me, medial; Ca, caudal. A, *Apteryx*; B, *Palaeotis* (HLMD Me 771; modificado de Mayr, 2014); C, *Mullerornis* (modificado de Lamberton, 1934); D, *Struthio*; E, *Rhea*; F, *Dromaius*; G, *Casuarius*. El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. Escalas: *Apteryx* y *Palaeotis*: 3 cm; *Struthio*, *Rhea*, *Dromaius* y *Casuarius*: 10 cm.



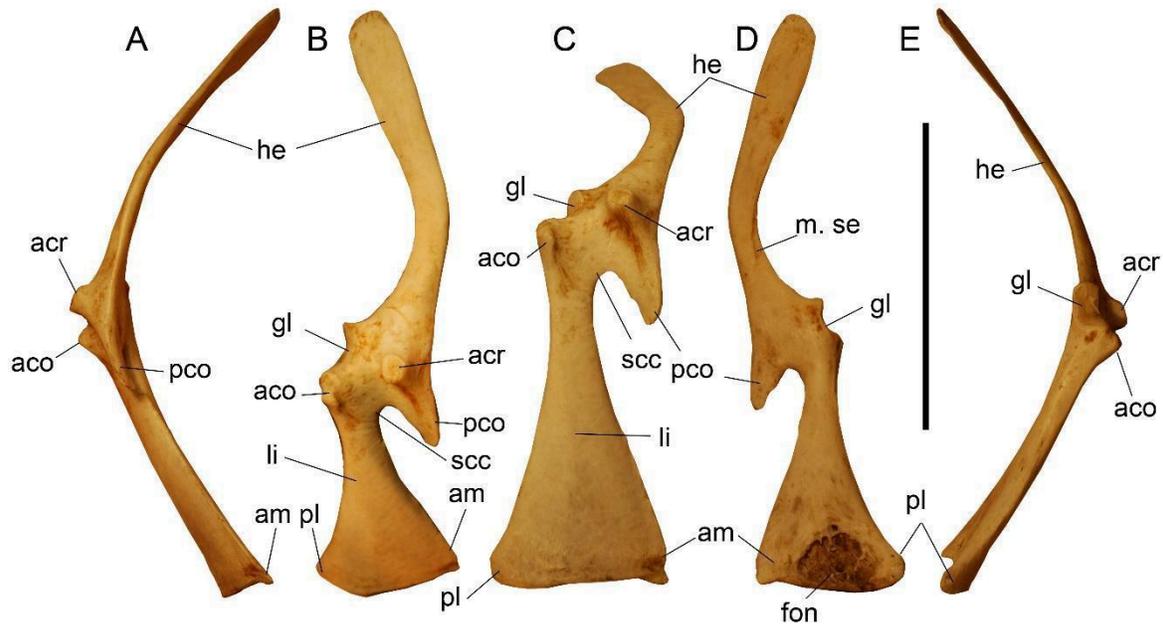
**Figura 4.2.4:** Escápuloacoracoides derecho de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vistas A, medial; B, craneal; C, caudal; D, lateral. E, escápuloacoracoides y clavícula izquierdos de *Dromaius novaehollandiae* (MLP-Or 516) en vista caudal. Abreviaturas: am, ángulo medial; clav, clavícula; cor, cuerpo coracoideo; f, foramen coracoideo; fv, fosa ventral; gl, fosa glenoidea; he, hoja escapular; m. se, cicatriz del *m. serratus superficialis pars caudalis*; pco, procoracoides; pl, proceso lateral; scc, surco del *m. supracoracoidei*. Escala: 10 cm.



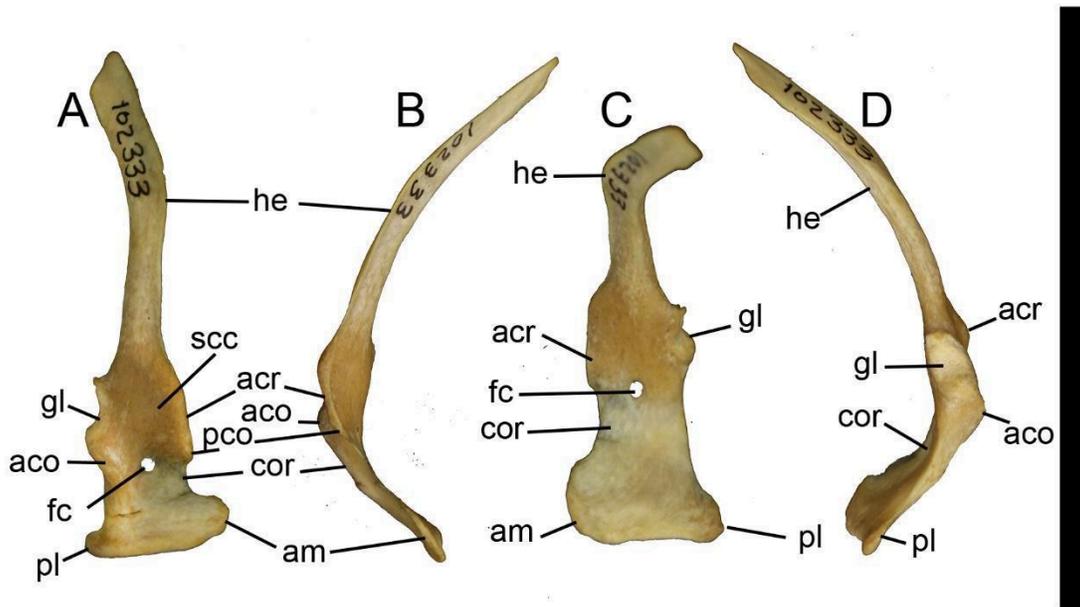
**Figura 4.2.5:** Escápulocoracoides izquierdo de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vistas A, craneal, con énfasis en la hoja escapular; B, craneal, con énfasis en el coracoides; C, caudal; D, lateral; E, medial. Abreviaturas: aco, proceso acrocoracoideo; acr, acromion; am, ángulo medial; cor, cuerpo coracoideo; gl, fosa glenoidea; he, hoja escapular; m. se, cicatriz del *m. serratus superficialis pars caudalis*; pco, proceso procoracoides; pl, proceso lateral; scc, surco del *m. supracoracoidei*. Escala: 10 cm.



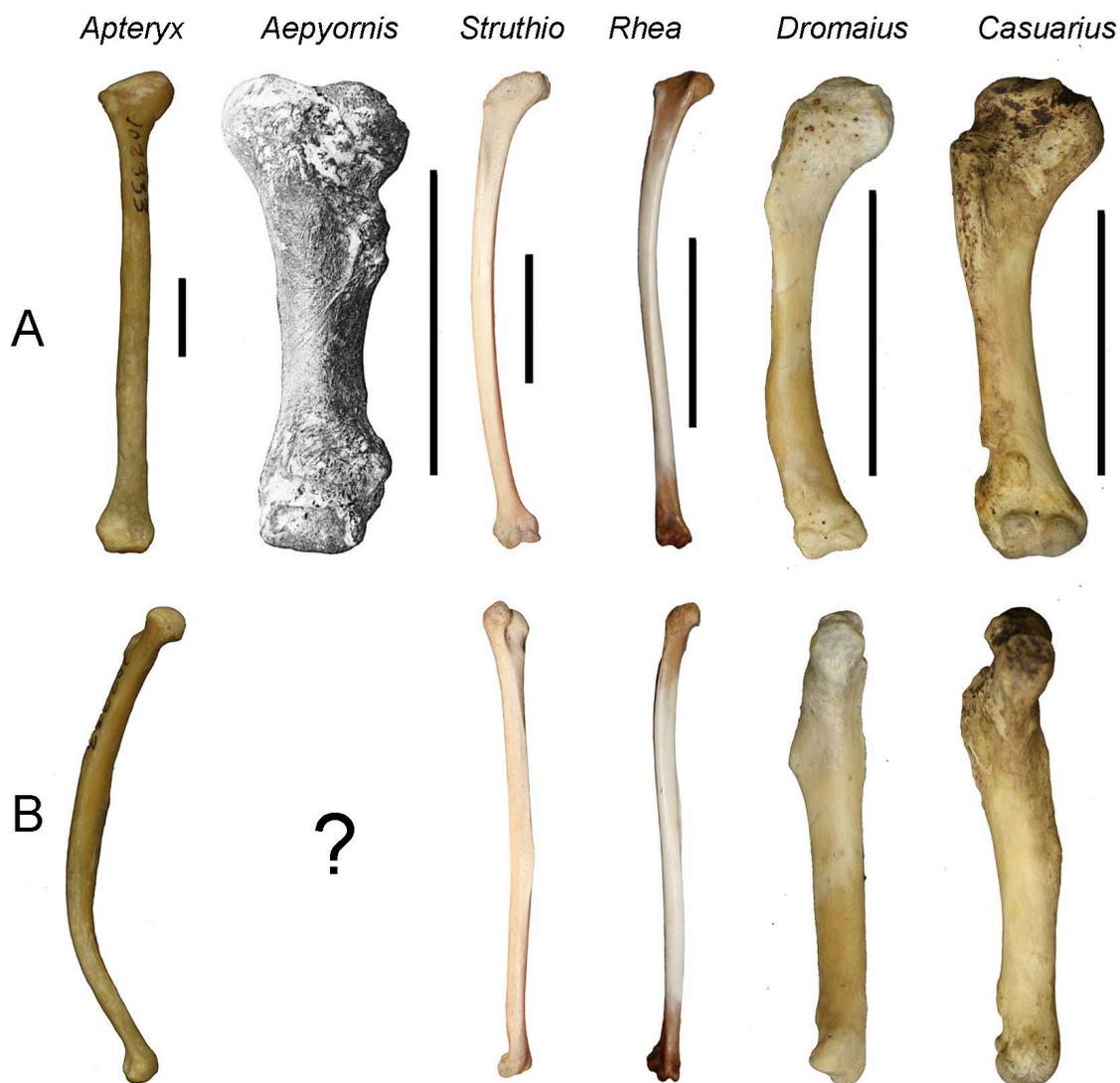
**Figura 4.2.6:** Escápulocoracoides derecho de *Casuaris casuaris* (AMNH 1717) en vistas A, craneal; B, caudal; C, medial; D, lateral. Abreviaturas: aco, proceso acrocoracoideo; acr, acromion; am, ángulo medial; cor, cuerpo coracoideo; fc, foramen coracoideo; gl, fosa glenoidea; he, hoja escapular; m. se, cicatriz del *m. serratus superficialis pars caudalis*; pco, procoracoides; pl, proceso lateral; scc, surco del *m. supracoracoidei*. Escala: 10 cm.



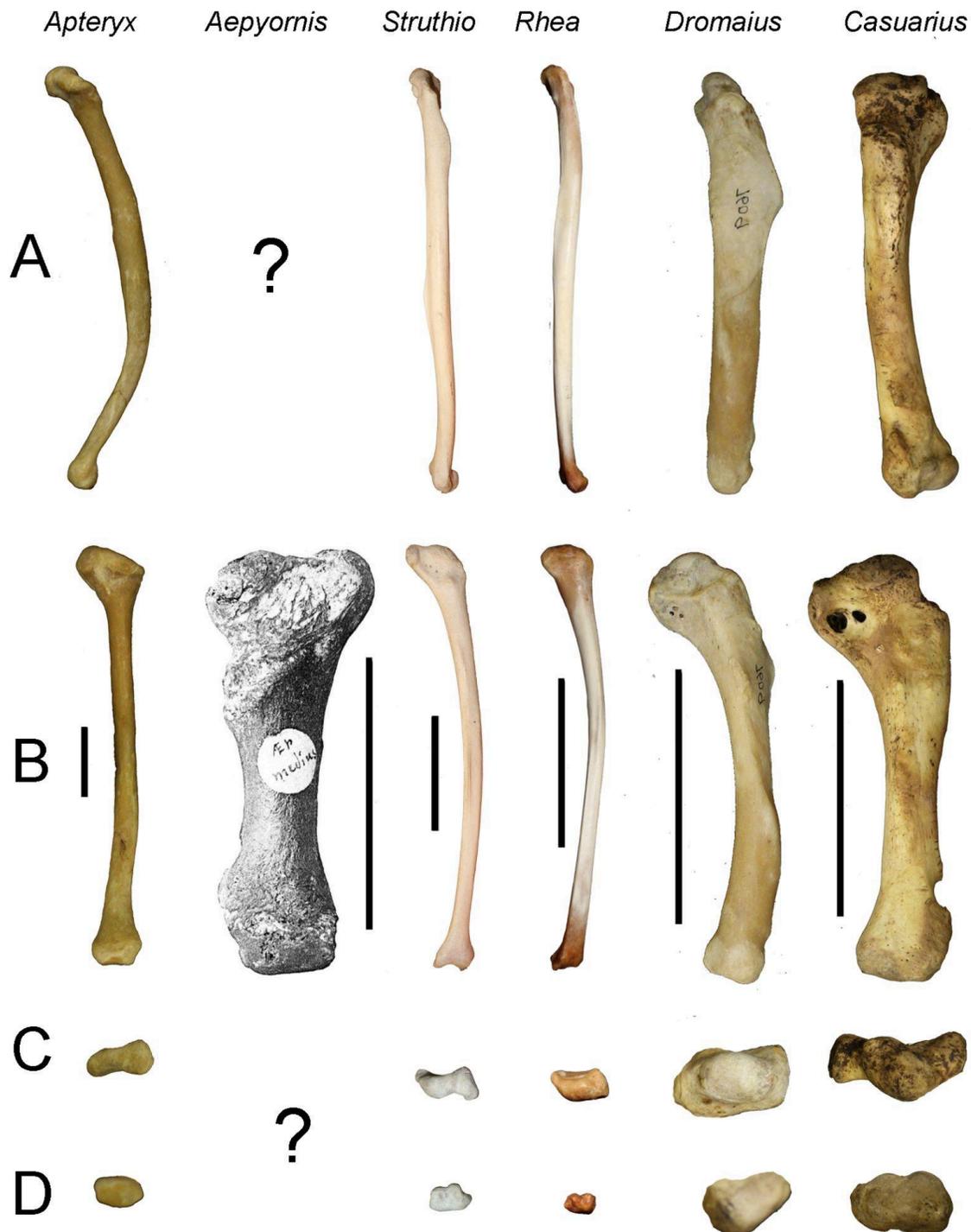
**Figura 4.2.7:** Escápuloacoracoides derecho de *Rhea americana* (MACN-Or 17892) en vistas A, medial; B, craneal, con énfasis en la hoja escapular; C, craneal, con énfasis en el coracoides; D, caudal; E, lateral. Abreviaturas: aco, proceso acroacoracoides; acr, acromion; am, ángulo medial; cor, cuerpo coracoides; fon, fosa neumática; gl, fosa glenoidea; he, hoja escapular; li, línea intermuscular; m. se, cicatriz del *m. serratus superficialis pars caudalis*; pco, proacoracoides; pl, proceso lateral; scc, surco del *m. supracoracoides*. Escala: 10 cm.



**Figura 4.2.8:** Escápulocoracoides derecho de *Apteryx australis* (LACM-Or 102333) en vistas A, craneal; B, medial; C, caudal; D, lateral. Abreviaturas: aco, proceso acrocoracoideo; acr, acromion; am, ángulo medial; cor, cuerpo coracoideo; fc, foramen coracoideo; gl, fosa glenoidea; he, hoja escapular; pco, procoracoides; pl, proceso lateral; scc, surco del *m. supracoracoidei*. Escala: 2 cm.

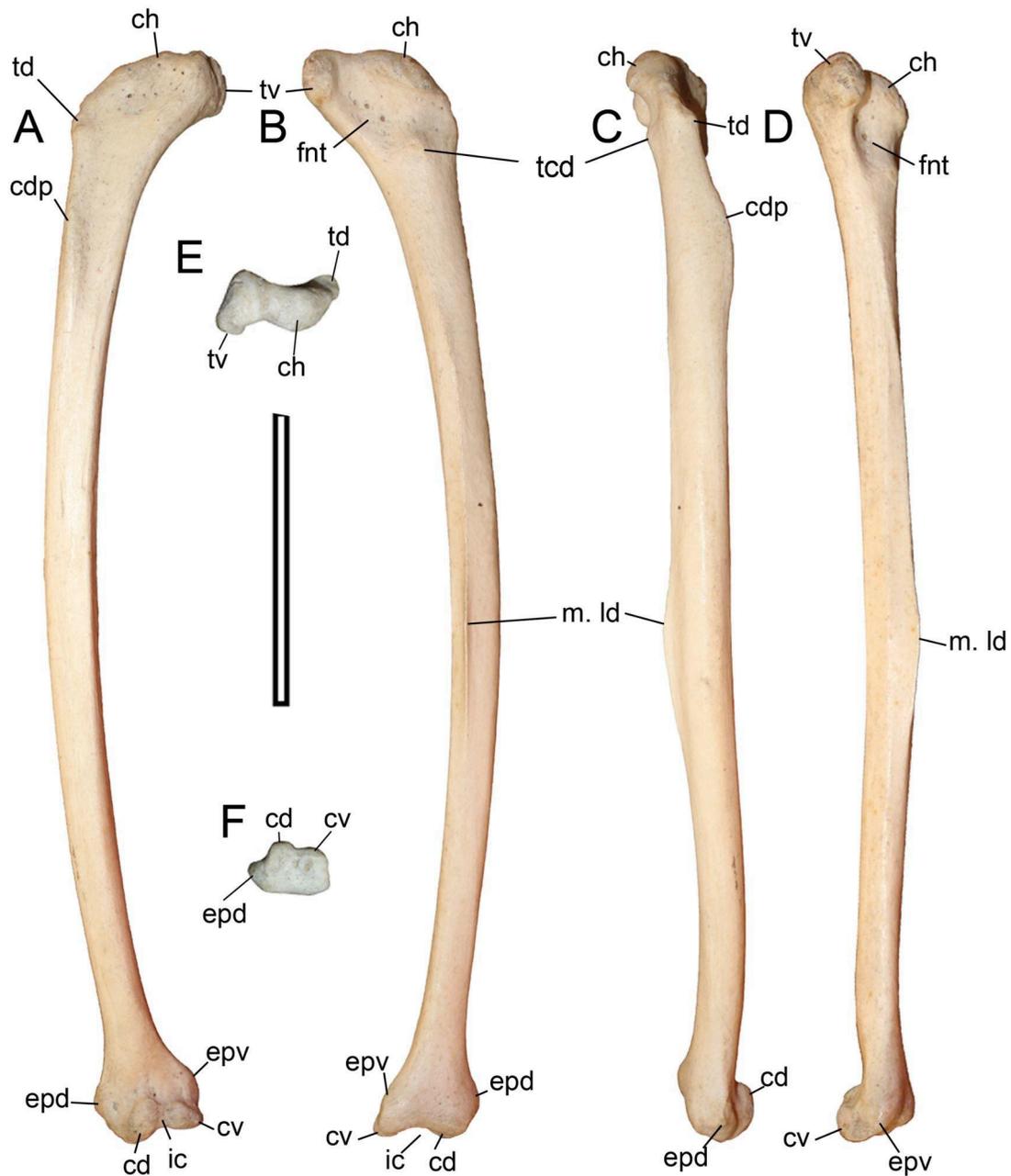


**Figura 4.2.9:** Comparativa de húmeros de Ratitae en vistas A, craneal; y B, medial. El húmero de *Aepyornis* se tomó de Monnier (1913). El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. Escalas: en *Aptyx*, la escala es de 1 cm; en *Aepyornis*, *Dromaius* y *Casuarius* es de 5 cm; en *Struthio* y *Rhea* es de 10 cm.



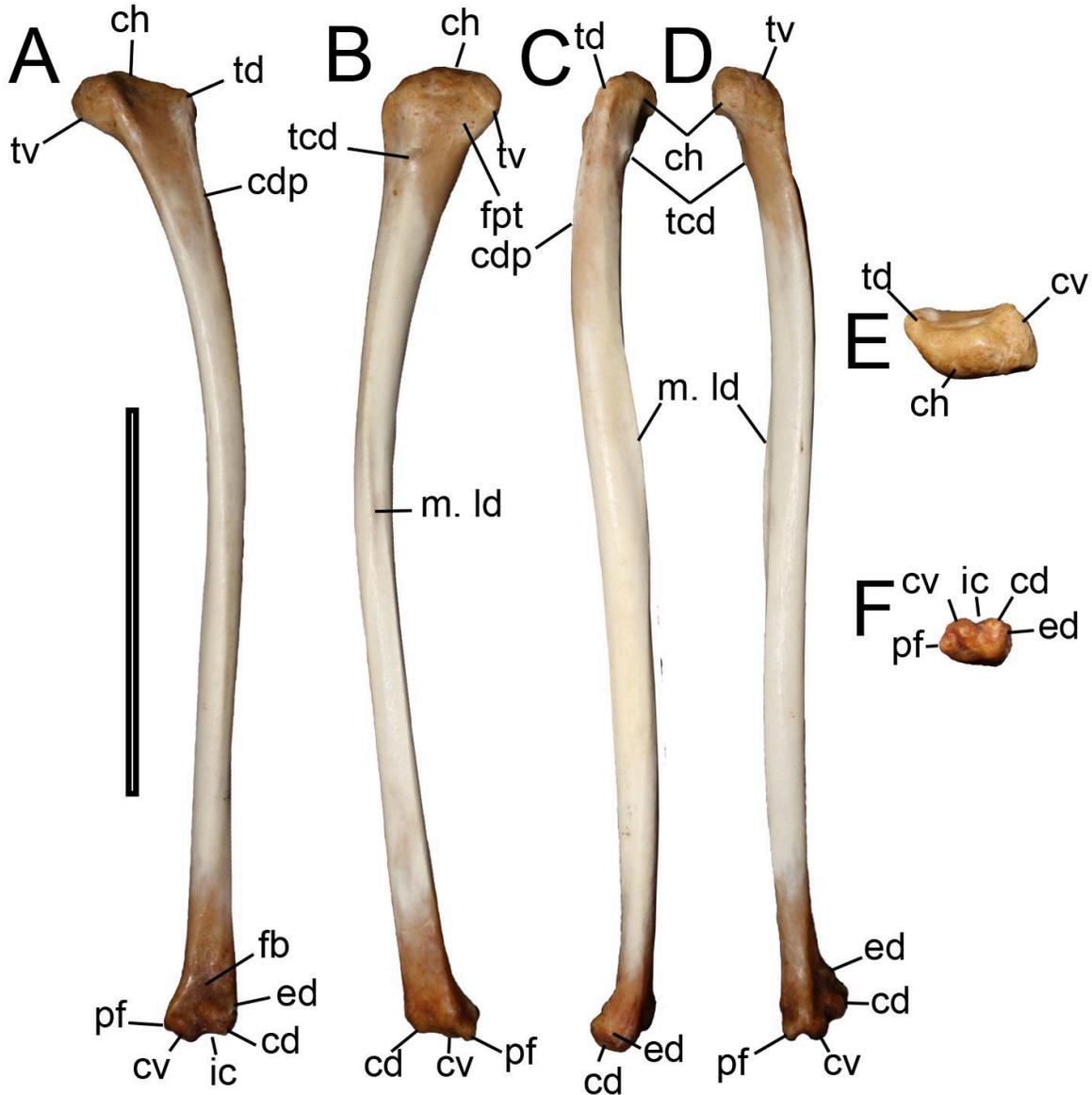
**Figura 4.2.10:** Comparativa de húmeros de Ratitae en vistas A, lateral; B, caudal; C, proximal; D, distal. El húmero de *Aepyornis* se tomó de Monnier (1913). El signo “?”

indica que no está disponible esa vista del material. Escalas: en *Apteryx*, la escala es de 1 cm; en *Aepyornis*, *Dromaius* y *Casuarius* es de 5 cm; en *Struthio* y *Rhea* es de 10 cm.



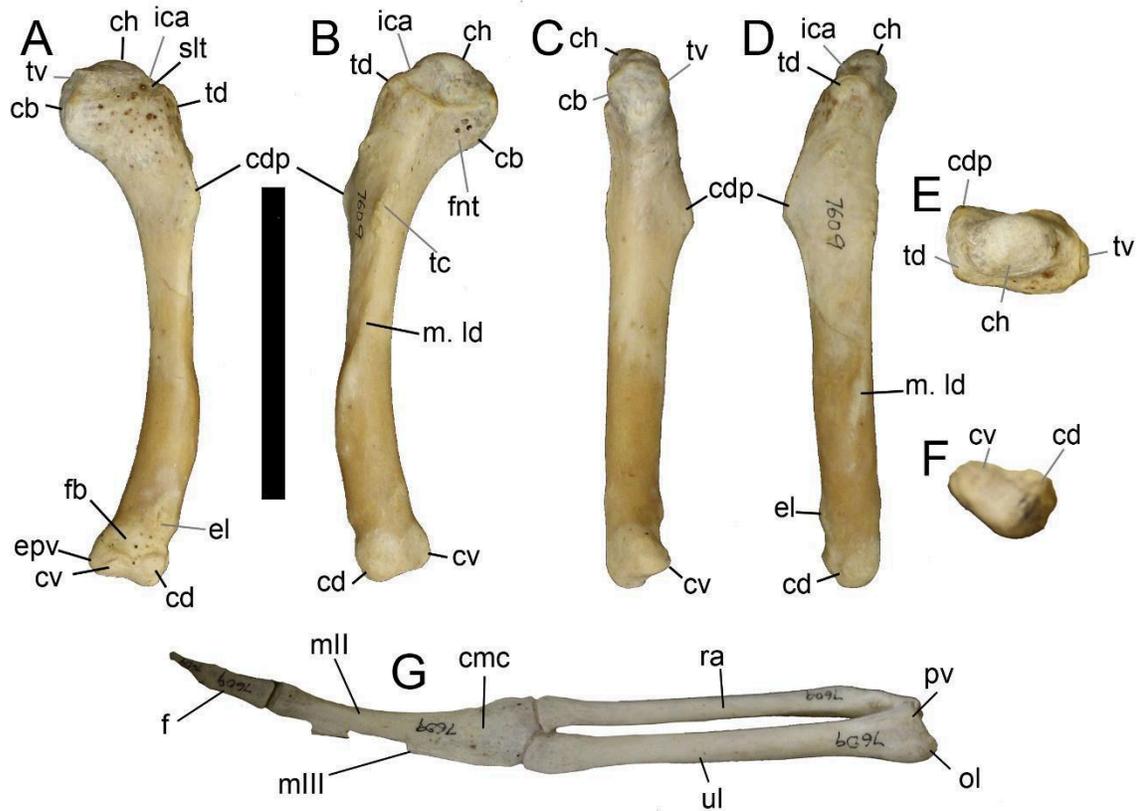
**Figura 4.2.11:** Húmero derecho de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: cb, cresta bicipital; cd, cóndilo dorsal; cdp, cresta deltopectoral; ch, cabeza humeral; cv, cóndilo ventral; epd, epicóndilo dorsal; epv, epicóndilo ventral; fnt, fosa neumotricipital; ic,

incisura intercondilar; ica, incisura capital; m. ld, líneas intermusculares del *m. latissimus dorsi p. caudalis*; slt; surco del ligamento transverso; tcd, tubérculo caudodistal; td, tubérculo dorsal; tv, tubérculo ventral. Escala: 10 cm.

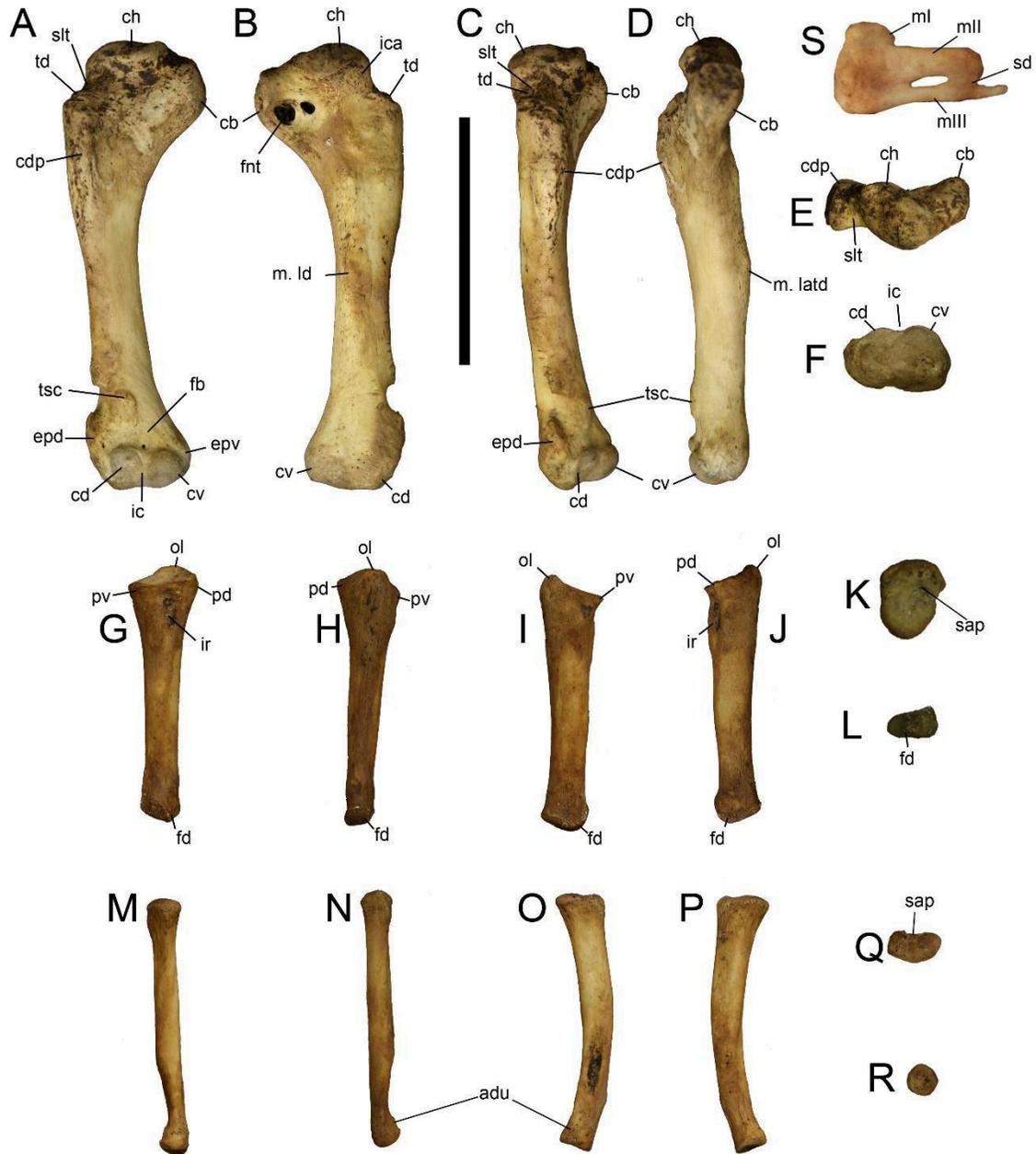


**Figura 4.2.12:** Húmero derecho de *Rhea americana* (MACN-Or 17892) en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: cd, cóndilo dorsal; cdp, cresta deltopectoral; ch, cabeza humeral; cv, cóndilo ventral; epd, epicóndilo dorsal; epv, epicóndilo ventral; fb, fosa braquial; fnt, fosa neumotricipital; ic, incisura

intercondilar; m. ld, líneas intermusculares del *m. latissimus dorsi p. caudalis*; pf, proceso flexor; tcd, tubérculo caudodistal; td, tubérculo dorsal; tv, tubérculo ventral. Escala: 10 cm.

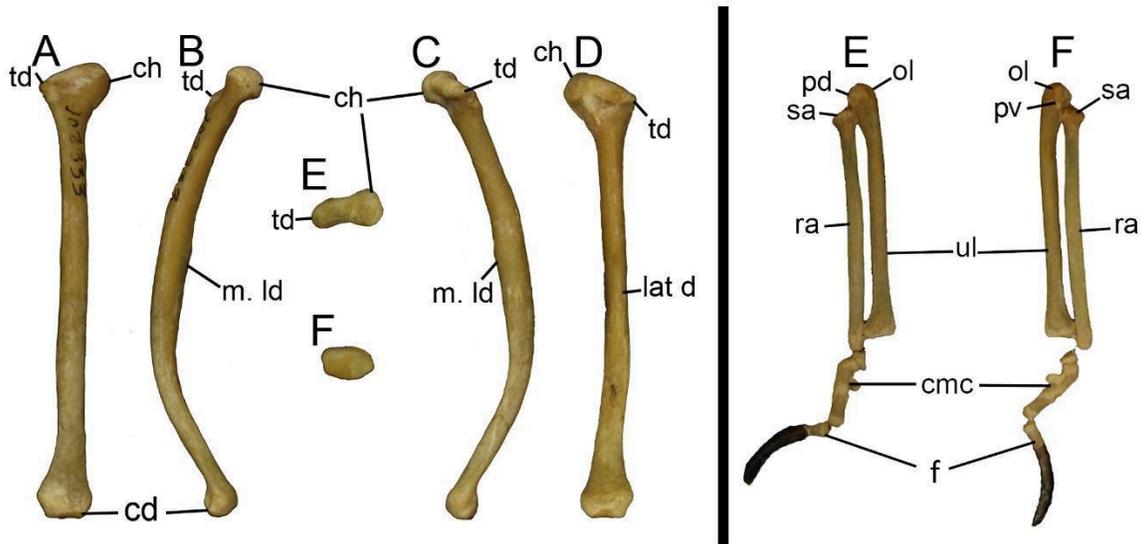


**Figura 4.2.13:** *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609): húmero izquierdo en vistas A, craneal; B, caudal; C, medial; D, lateral; E, proximal, F, distal. G, antebrazo y mano en vista palmar. Abreviaturas: cd, cóndilo dorsal; cdp, cresta deltopectoral; ch, cabeza humeral; cmc, carpometacarpo; cv, cóndilo ventral; epd, epicóndilo dorsal; epv, epicóndilo ventral; f falange; fb, fosa braquial; fnt, fosa neumotricipital; ic, incisura intercondilar; mII, metacarpal II; mIII, metacarpal III; m. ld, líneas intermusculares del *m. latissimus dorsi p. caudalis*; ol, olécranon; pv, proceso ventral; ra, radio; tc, tubérculo caudal; td, tubérculo dorsal; tp, tubérculo caudal, tv, tubérculo ventral; ul, ulna. Escala: 10 cm.

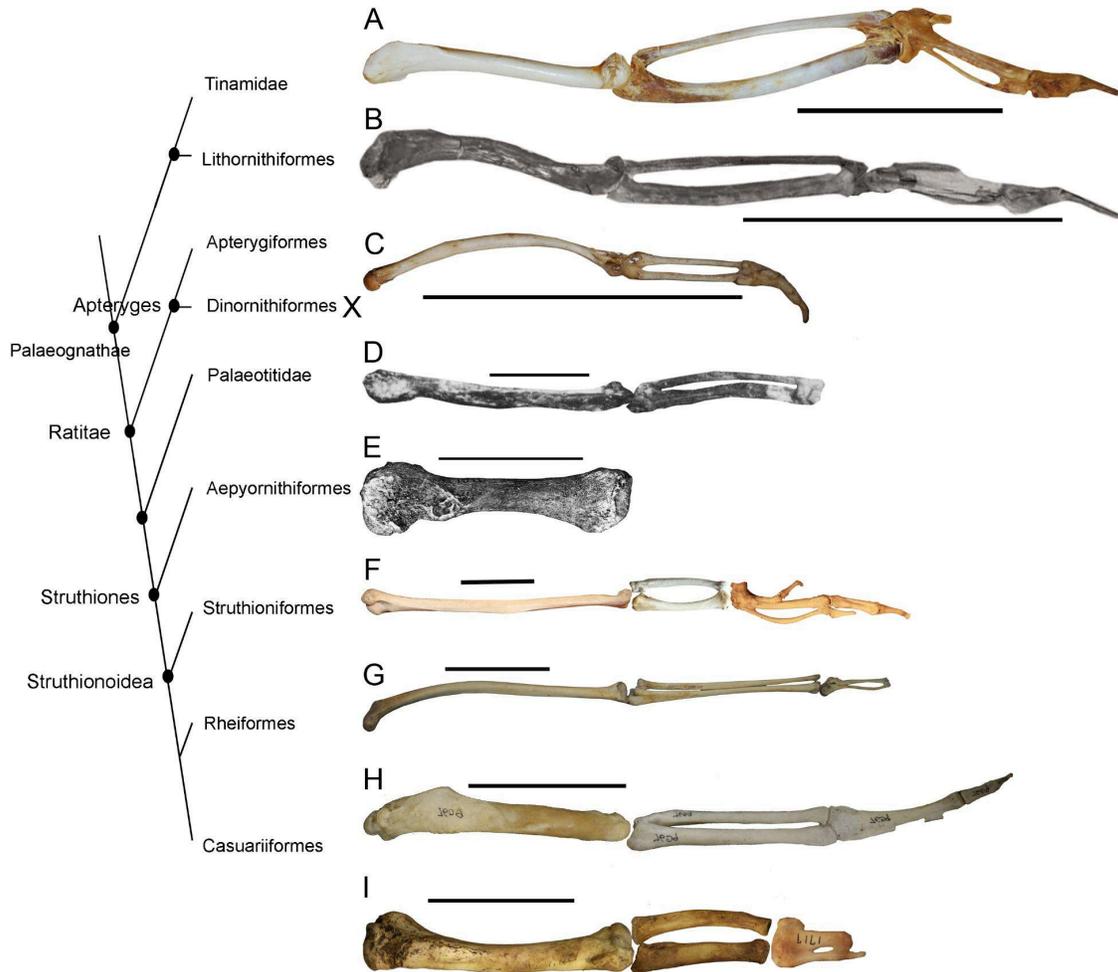


**Figura 4.2.14:** *Casuarius casuarius* (MACN-Or 53568): húmero derecho en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Ulna derecha en vistas G, craneal; H, caudal; I, lateral; J, medial; K, proximal, L, distal. Radio derecho en vistas M, craneal; N, caudal; O, lateral; P, medial; Q, proximal, R, distal. S, carpometacarpo derecho en vista palmar. Abreviaturas: adu, faceta distal para la ulna; cd, cóndilo dorsal; cdp, cresta deltopectoral; ch, cabeza humeral; cv, cóndilo ventral; epd, epicóndilo dorsal; epv, epicóndilo ventral; fb, fosa braquial; fd, faceta distal; fnt, fosa neumotricipital; ic, incisura

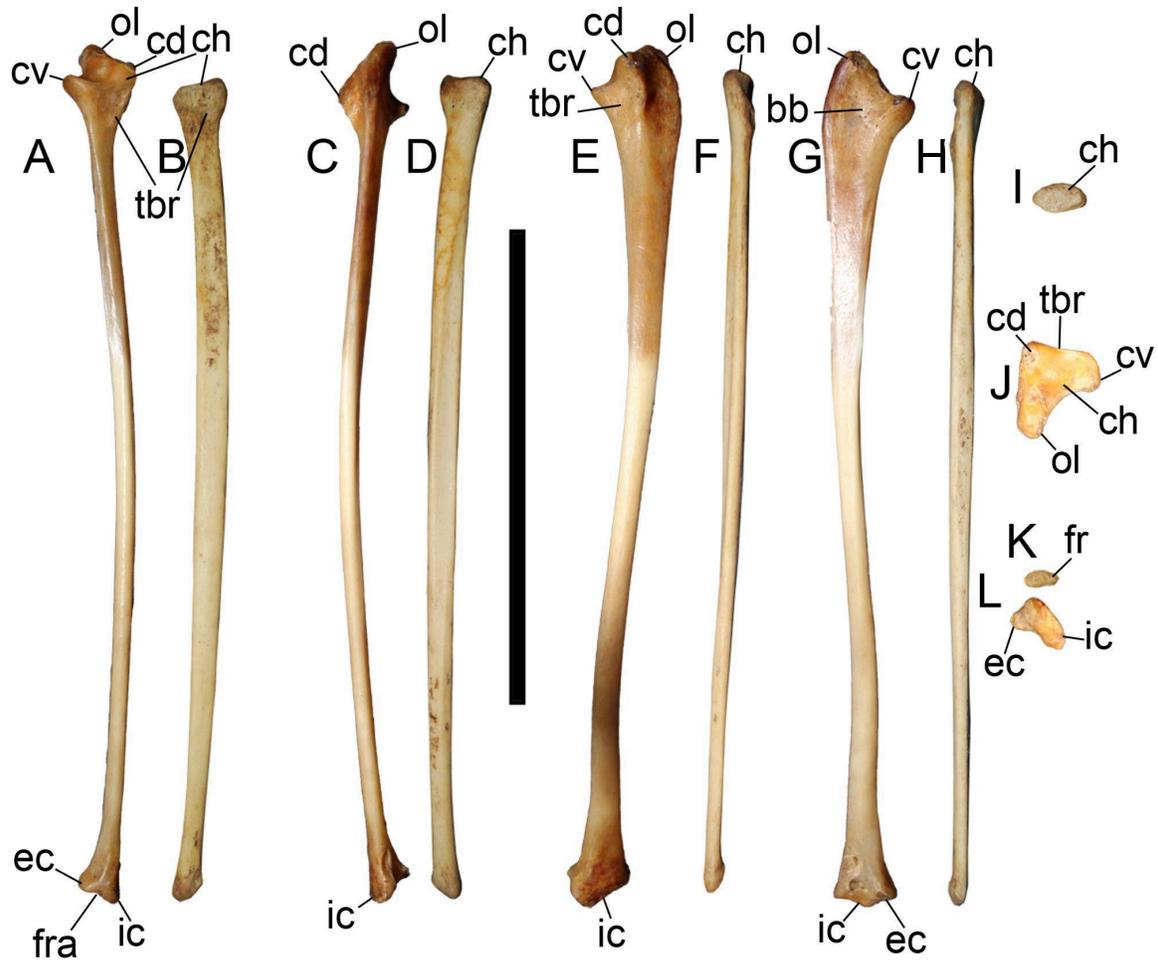
intercondilar; ica, incisura capital; mI, metacarpal I; mII, metacarpal II; mIII, metacarpal III; m. ld, líneas intermusculares del *m. latissimus dorsi p. caudalis*; ol, olécranon; pd, proceso dorsal; pv, proceso ventral; slt, surco ligamentario transverso; td, tubérculo dorsal; tsc, tubérculo supracondilar. Escala: 5 cm.



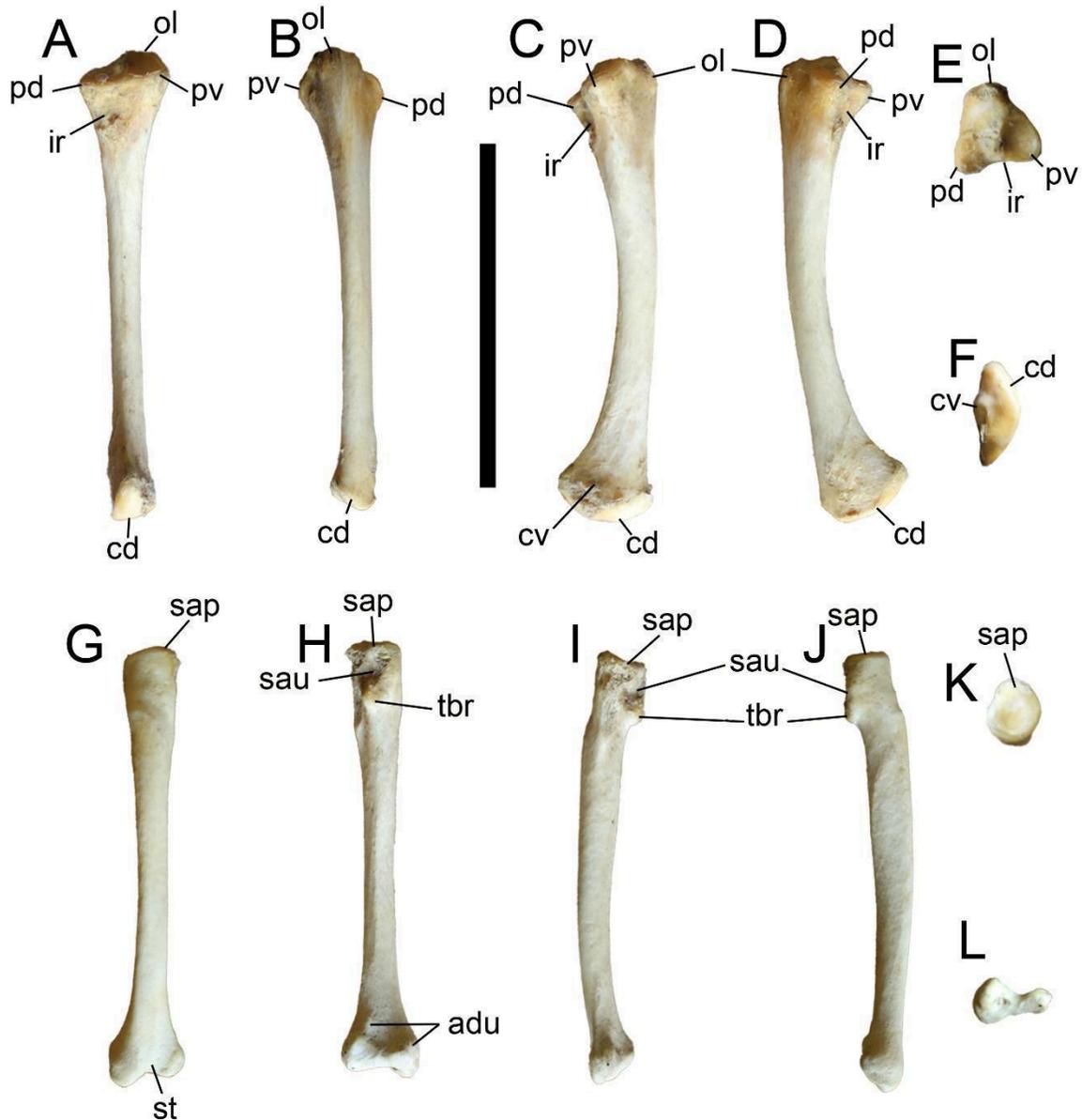
**Figura 4.2.15:** *Apteryx australis* (LACM-Or 102333): húmero derecho en vistas A, craneal; B, medial; C, lateral; D, caudal; E, proximal, F, distal. Antebrazo y mano en vistas G, dorsal; H, palmar. Abreviaturas: cd, cóndilo distal; ch, cabeza humeral; cmc, carpometacarpo; f, falange; m. ld, líneas intermusculares del *m. latissimus dorsi p. caudalis*; ol, olécranon; pd, proceso dorsal; pv, proceso ventral; rad, radio; td, tubérculo dorsal; ul, ulna. Escala: 3 cm.



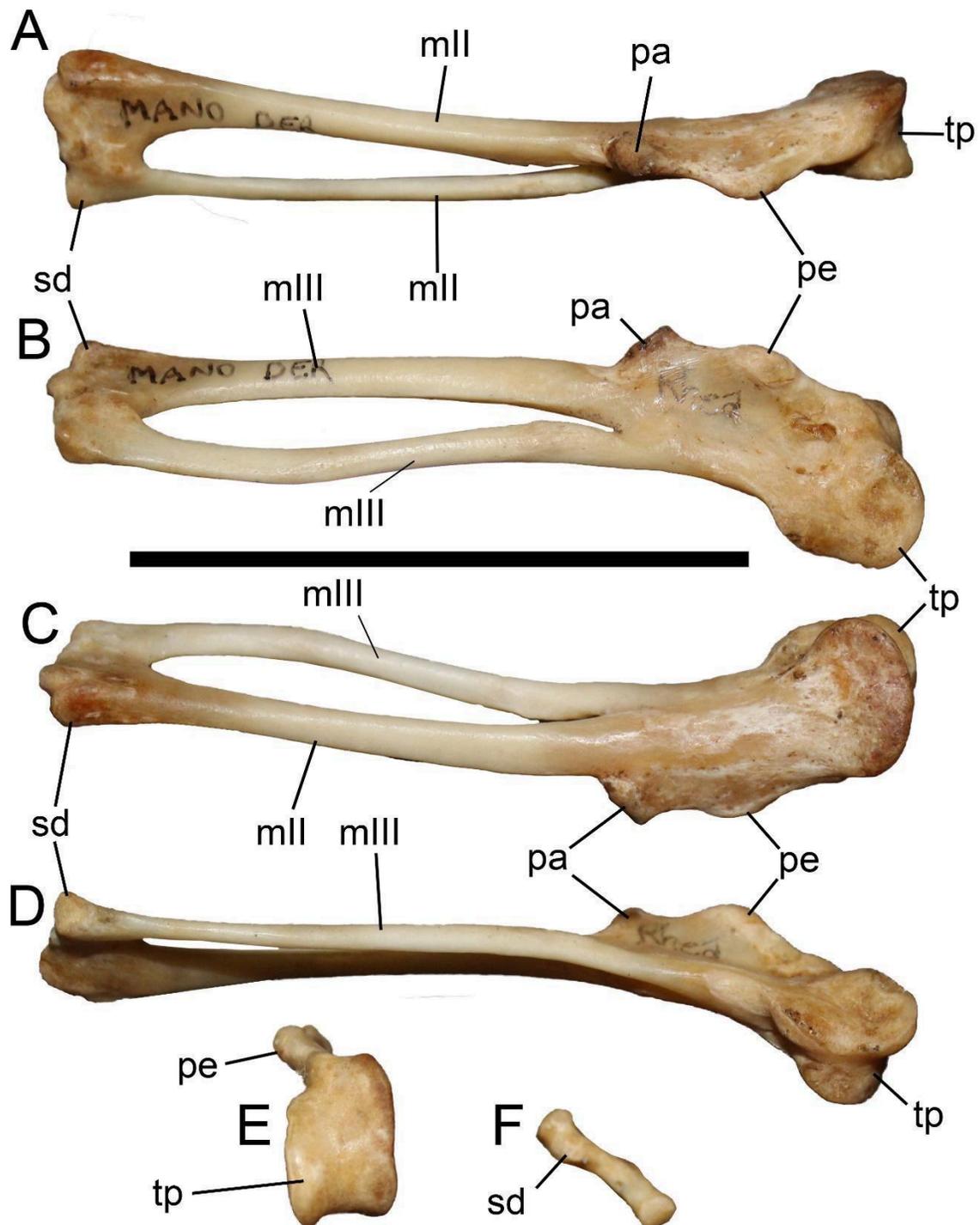
**Figura 4.2.16:** Miembros anteriores de diferentes taxones de Paleognathae ordenados según un esquema filogenético simplificado del obtenido en la presente tesis. A, *Eudromia elegans* escala 5 cm; B, *Lithornis plebeius* (FMNH PA 729, modificado de Nesbitt y Clarke, 2016), escala 5 cm; C, *Apteryx mantelli*, escala 5 cm; D, *Palaeotis weigelti* (SMF ME 1578; modificado de Peters, 1988), escala 5 cm; E, *Aepyornis maximus* (modificado de Monnier, 1913), escala 5 cm; F, *Struthio camelus*, escala 10 cm; G, *Rhea americana*, escala 10 cm; H, *Dromaius novaehollandae*, escala 2 cm; I, *Casuaris casuaris*, escala 2 cm. La reducción del miembro anterior de Dinornithiformes es tal que este se pierde por completo, por lo que se marca con una X.



**Figura 4.2.17:** *Rhea americana* (MACN-Or 17892): ulna izquierda en vistas A, craneal; C, caudal; E, dorsal; G, ventral; J, proximal; L, distal. Radio izquierdo en vistas B, craneal; D, caudal; F, ventral; H, dorsal; I, proximal; K, distal. Abreviaturas: bb, impresión del *m. biceps brachii*; cd, cóndilo dorsal; ch, contacto humeral; cv, cóndilo ventral; ic, cóndilo interno; ir, incisura radial; ol, olécranon; pd, proceso dorsal; pv, proceso ventral; sap, superficie articular proximal; sar, superficie articular radial; sau, superficie articular ulnar; tbr, tubérculo bicipital radial; td, tubérculo dorsal; tp, tubérculo caudal, tv, tubérculo ventral. Escala: 10 cm.

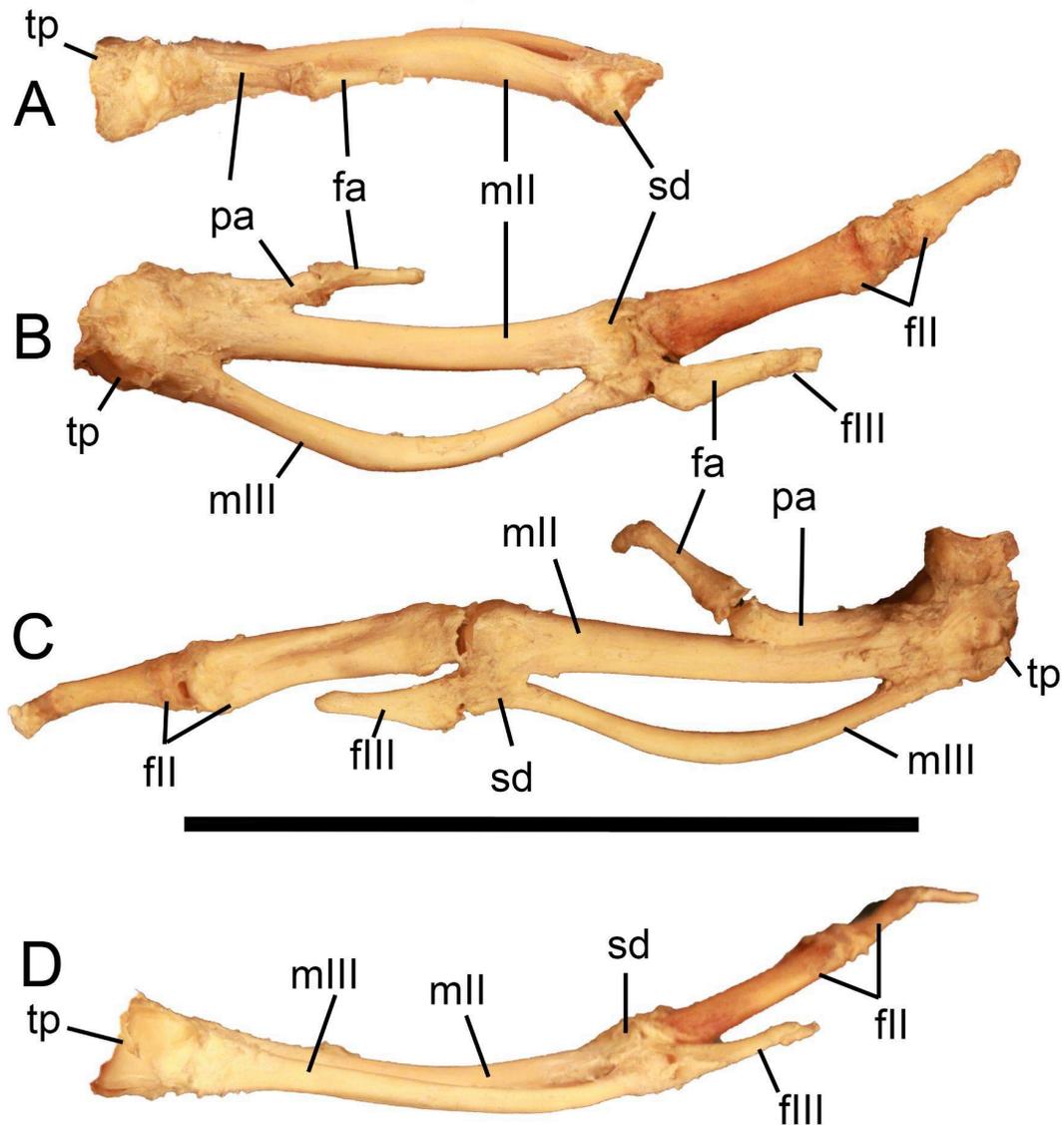


**Figura 4.2.18:** *Struthio camelus* (MACN-Or 74196): Ulna derecha en vistas A, craneal; B, caudal; C, ventral; D, dorsal; E, proximal; F, distal. Radio derecho en vistas G, craneal; H, caudal; I, ventral; J, dorsal; K, proximal; L, distal. Abreviaturas: adu, articulación distal ulnar, cd, cóndilo dorsal; cv, cóndilo ventral; ir, incisura radial; ol, olécranon; pd, proceso dorsal; pv, proceso ventral; sap, superficie articular proximal; sau, superficie articular ulnar; st, surco tenidoso; tbr, tubérculo bicipital radial; td, tubérculo dorsal; tp, tubérculo caudal; tv, tubérculo ventral. Escala: 10 cm.

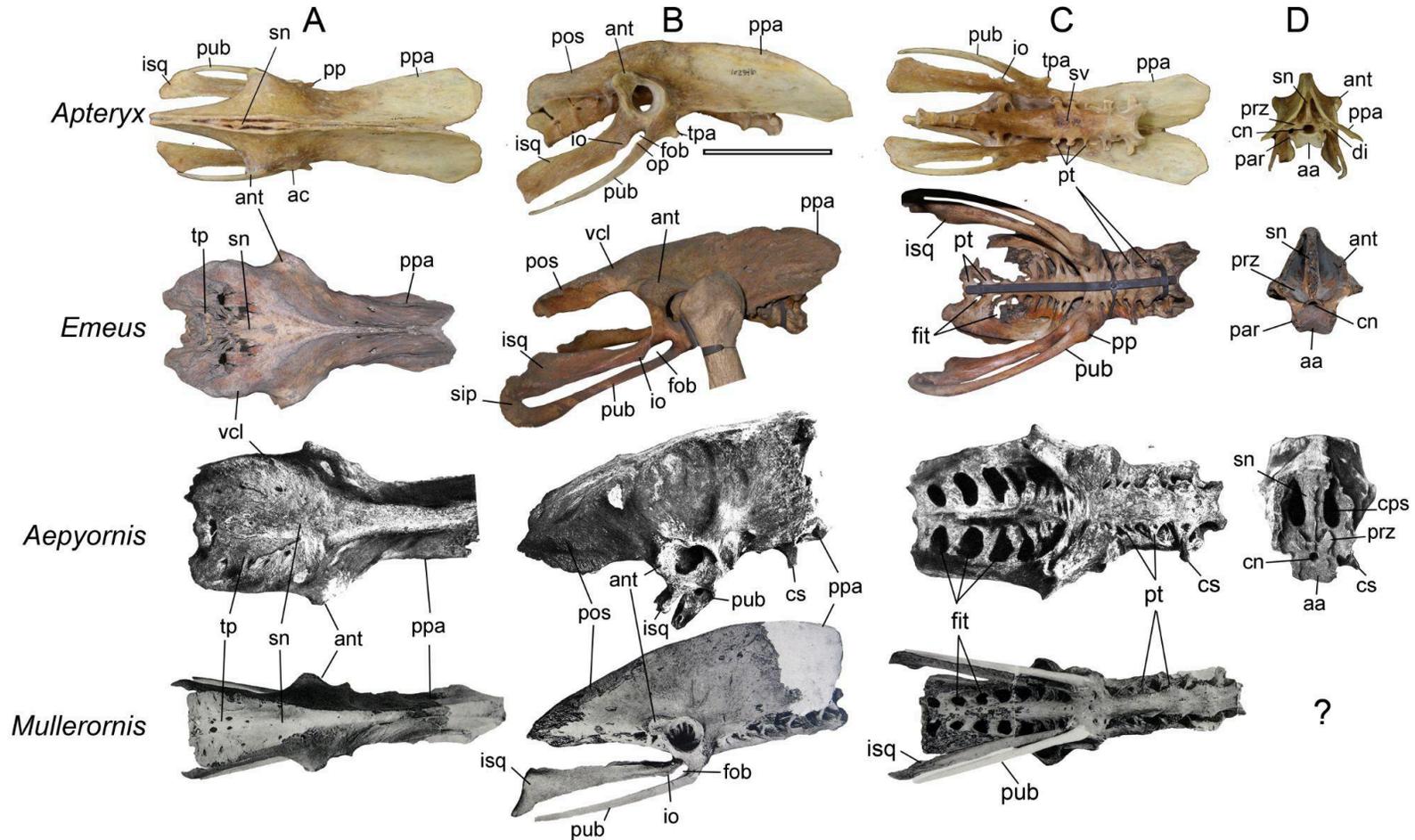


**Figura 4.2.19:** Carpometacarpo derecho de *Rhea americana* (MACN-Or 17892) en vistas A, craneal; B, palmar; C, dorsal; D, caudal; E, proximal; F, distal. Abreviaturas: mII,

metacarpal II; mIII, metacarpal III, pa, proceso alular; pe, proceso extensor; sd, sinostosis distal; tp, tróclea proximal. Escala: 5 cm.

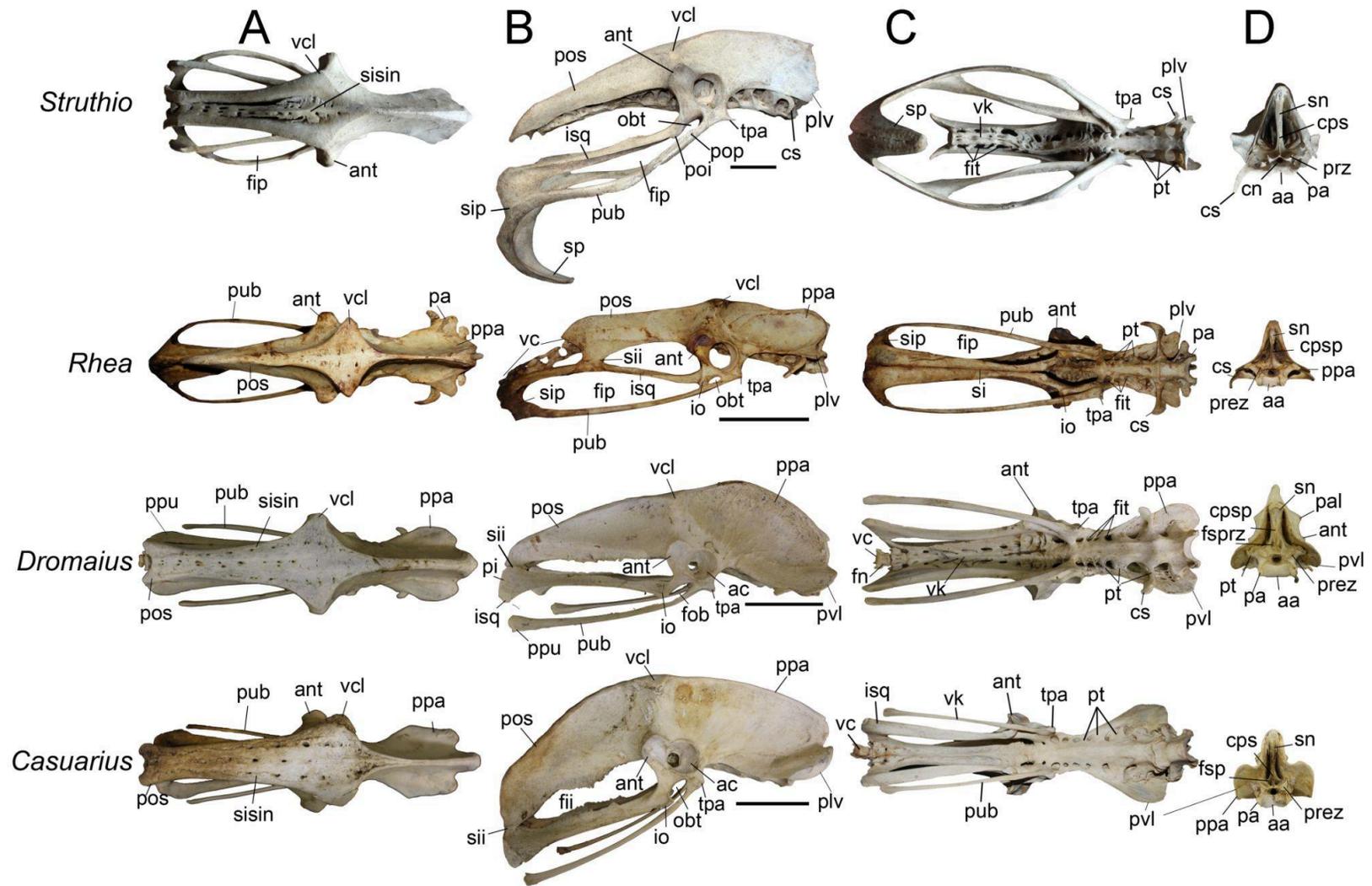


**Figura 4.2.20:** Autopodio izquierdo de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vistas A, craneal; B, palmar; C, dorsal; D, caudal. Abreviaturas: fa, falange alular; fII, falanges del dedo II; fIII, falange del dedo III; mII, metacarpal II; mIII, metacarpal III, pa, proceso alular; sd, sinostosis distal; tp, tróclea proximal. Escala: 5 cm.



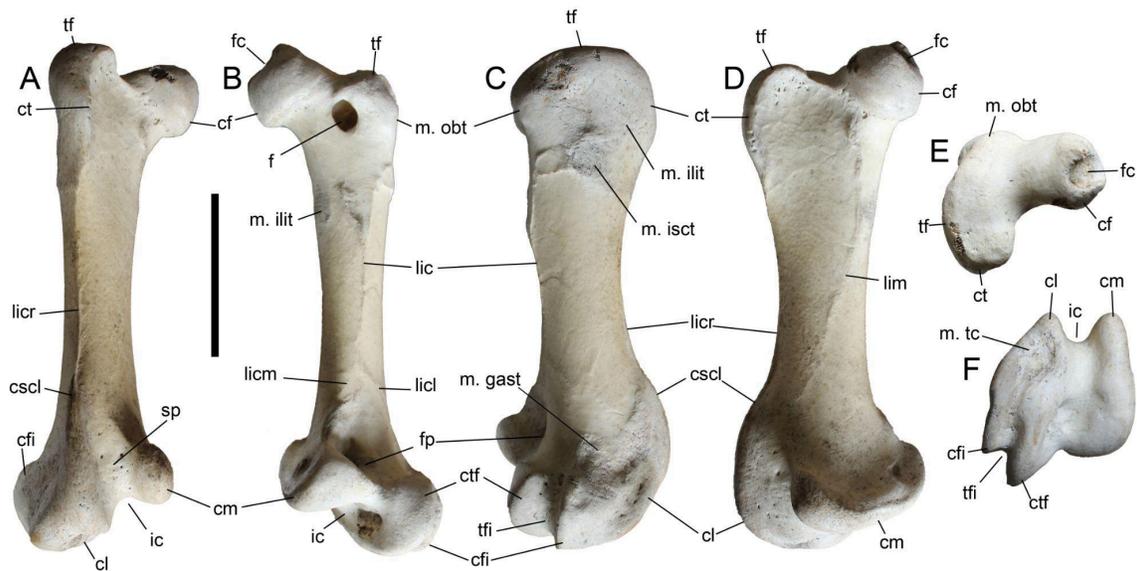
**Figura 4.3.1:** Comparativa de las pelvis de Ratitae (*Apteryx oweni* LACM Or 3738; *Emeus crassus* MACN Pv S/N; *Aepyornis* sp (modificado de Monnier, 1913), *Mullerornis agilis* (modificado de Lamberton, 1934)) en vistas A, dorsal; B, lateral derecha; C, ventral; D, craneal. Abreviaturas: aa, faceta articular craneal; ac, acetábulo; ant, antitrocánter; cn, canal neural; cpsp, cresta spinoprezigapofiseal; cs, costilla sacra; di, diapofisis; fit, fenestra intertransversaria; fip, fenestra isquiopúbica; fob, foramen obturador; fspr, fosa spinoprezigapofiseal; io, proceso obturador del isquion; isq, isquion; pos, proceso postacetabular; pa,

parapófisis; ppa, proceso preacetabular; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pub; pubis; pvl, proceso lateroventral; si, sinostosis interisquiática; sii, sinostosis ilioisquiática; sn, espina neural del sinsacro; sp, sinostosis interpúbica; sv, surco ventral; tpa, tubérculo preacetabular; vc, vértebras caudales; vcl, vértice craniolateral. El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. Escalas: en *Apteryx*, la escala es de 5 cm; y en los géneros restantes es de 10 cm. La escala de la pelvis de *Aepyornis* es desconocida (Monier, 1913).

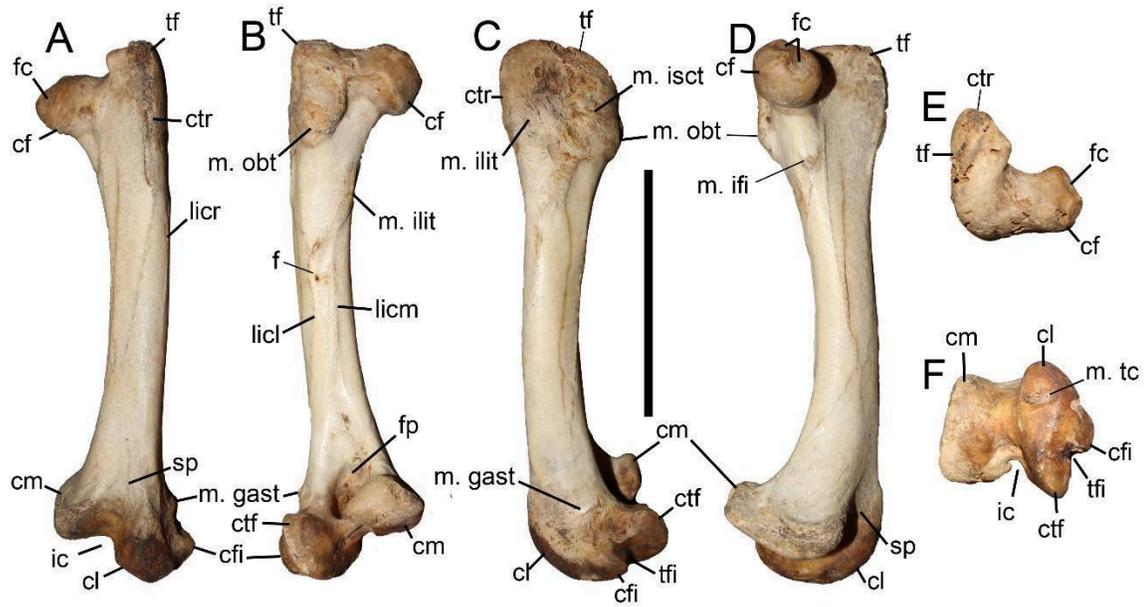


**Figura 4.3.2:** Comparativa de las pelvis de Ratitae (*Struthio camelus* MACN-Or 74196; *Rhea americana* MACN-Or 17892; *Dromaius novaehollandiae* LACM-Or 7609; *Casuarius casuarius* MACN-Or 53568) en vistas A, dorsal; B, lateral derecha; C,

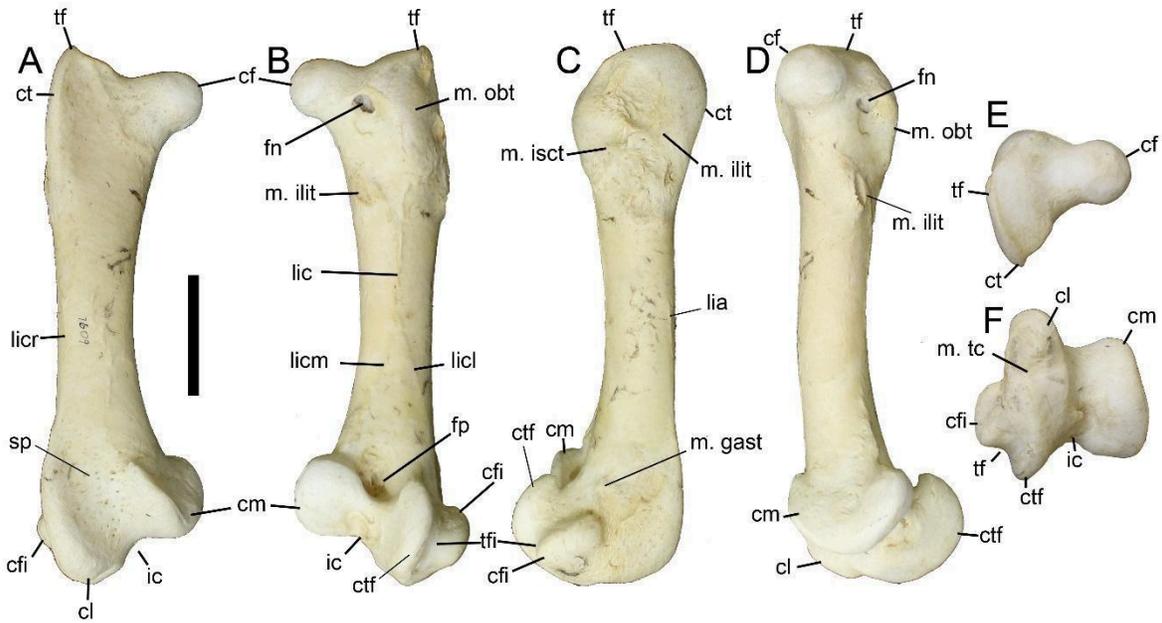
ventral; D, craneal. Abreviaturas: aa, faceta articular craneal; ac, acetábulo; ant, antitrocánter; cn, canal neural; cpsp, cresta spinoprezigapofiseal; cs, costilla sacra; di, diapofisis; fit, fenestra intertransversaria; fip, fenestra isquiopúbica; fob, foramen obturador; fspr, fosa spinoprezigapofiseal; io, proceso obturador del isquion; isq, isquion; pos, proceso postacetabular; pa, parapófisis; ppa, proceso preacetabular; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pub; pubis; pvl, proceso lateroventral; si, sinostosis interisquiática; sii, sinostosis ilioisquiática; sn, espina neural del sinsacro; sp, sinostosis interpúbica; sv, surco ventral; tpa, tubérculo preacetabular; vc, vértebras caudales; vcl, vértice craniolateral. Escalas: 10 cm.



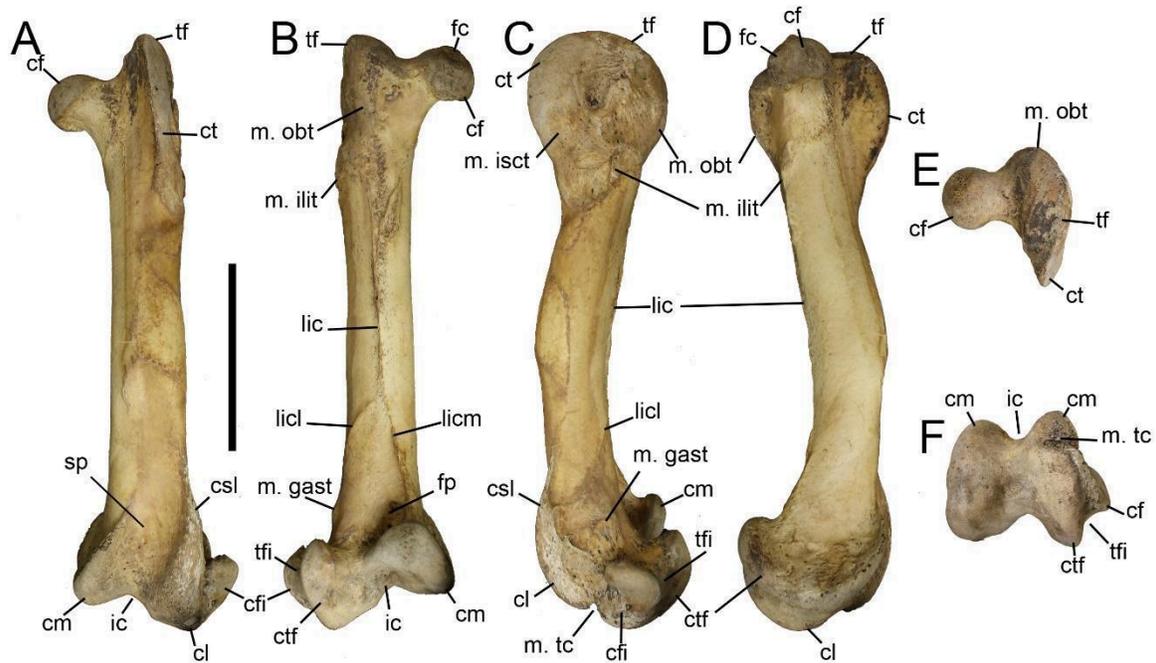
**Figura 4.3.3:** Fémur derecho de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: cf, cabeza femoral; cfi, cresta fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cscl, cresta subpracondilar lateral; ct, cresta trocantérica; ctf, cresta tibiofibular; f, fosa neumática; fc, fovea capital; fp, fosa poplítea; ic, incisura intercondilar; lic, línea intermuscular caudal; licl, línea intermuscular lateral; licm, línea intermuscular medial; licr, línea intermuscular craneal; m. gast, anclaje del *m. gastrocnemius lateralis*; m. ilit, anclaje del *m. ilirotrochantericus*; m. obt, anclaje serción del *m. obturator*; m. tc, anclaje del *m. tibialis cranialis*; sp, surco patelar; tf, trocánter femoral; tffi, tróclea fibular. Escala: 10 cm.



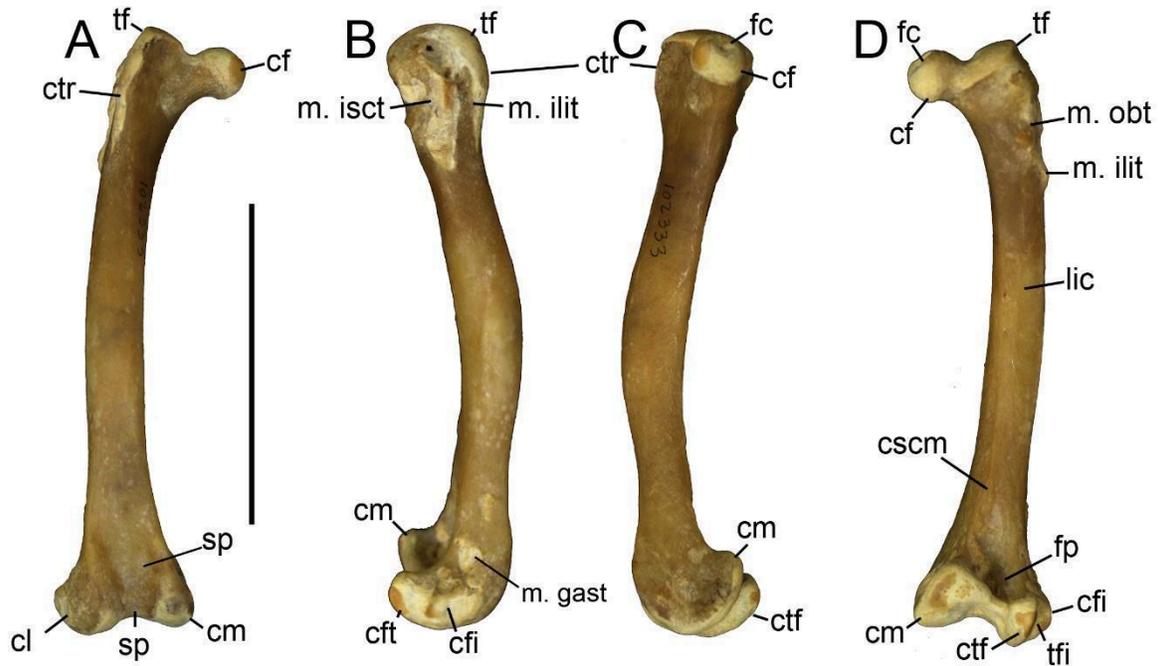
**Figura 4.3.4:** Fémur izquierdo de *Rhea americana* (MACN-Or 17892) en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: cf, cabeza femoral; cfi, cresta fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; ct, cresta trocantérica; ctf, cresta tibiofibular; f, foramen femoral; fc, fovea capital; fp, fosa poplítea; ic, incisura intercondilar; lic, línea intermuscular caudal; licl, línea intermuscular lateral; licm, línea intermuscular medial; licr, línea intermuscular craneal; m. gast, anclaje del *m. gastrocnemius lateralis*; m. ilit, anclaje del *m. ilirotrochantericus*; m. obt, anclaje del *m. obturator*; m. tc, anclaje del *m. tibialis cranialis*; sp, surco patelar; tf, trocánter femoral; tfi, tróclea fibular. Escala: 10 cm.



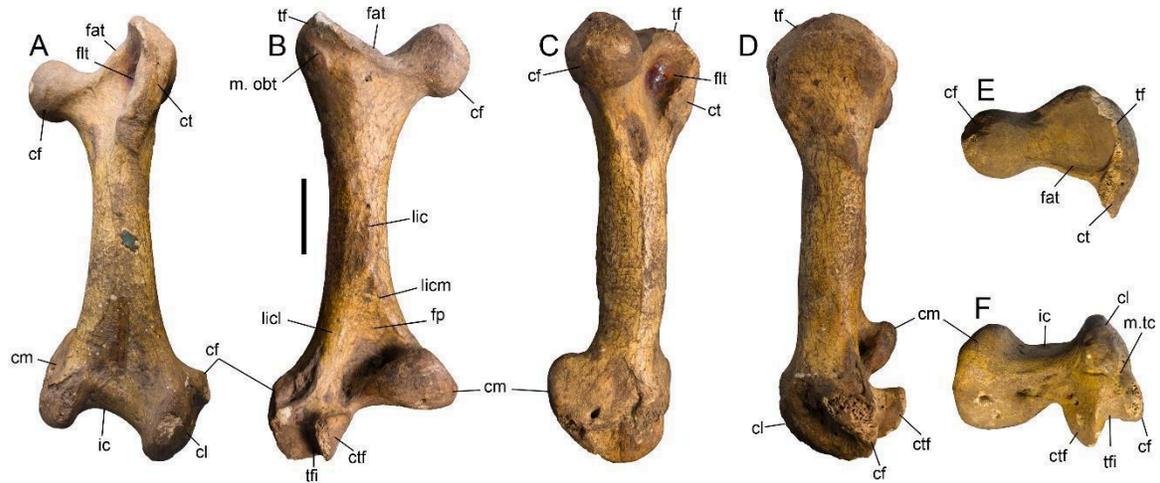
**Figura 4.3.5:** Fémur derecho de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: cf, cabeza femoral; cfi, cresta fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; ct, cresta trocantérica; ctf, cresta tibiofibular; f, foramen femora; fp, fosa poplítea; ic, incisura intercondilar; lic, línea intermuscular caudal; licl, línea intermuscular lateral; licm, línea intermuscular medial; licr, línea intermuscular craneal; m. gast, anclaje del *m. gastrocnemius lateralis*; m. ilit, anclaje del *m. ilioprochantericus*; m. obt, anclaje del *m. obturator*; m. tc, anclaje del *m. tibialis cranialis*; sp, surco patelar; tf, trocánter femoral; tfi, tróclea fibular. Escala: 10 cm.



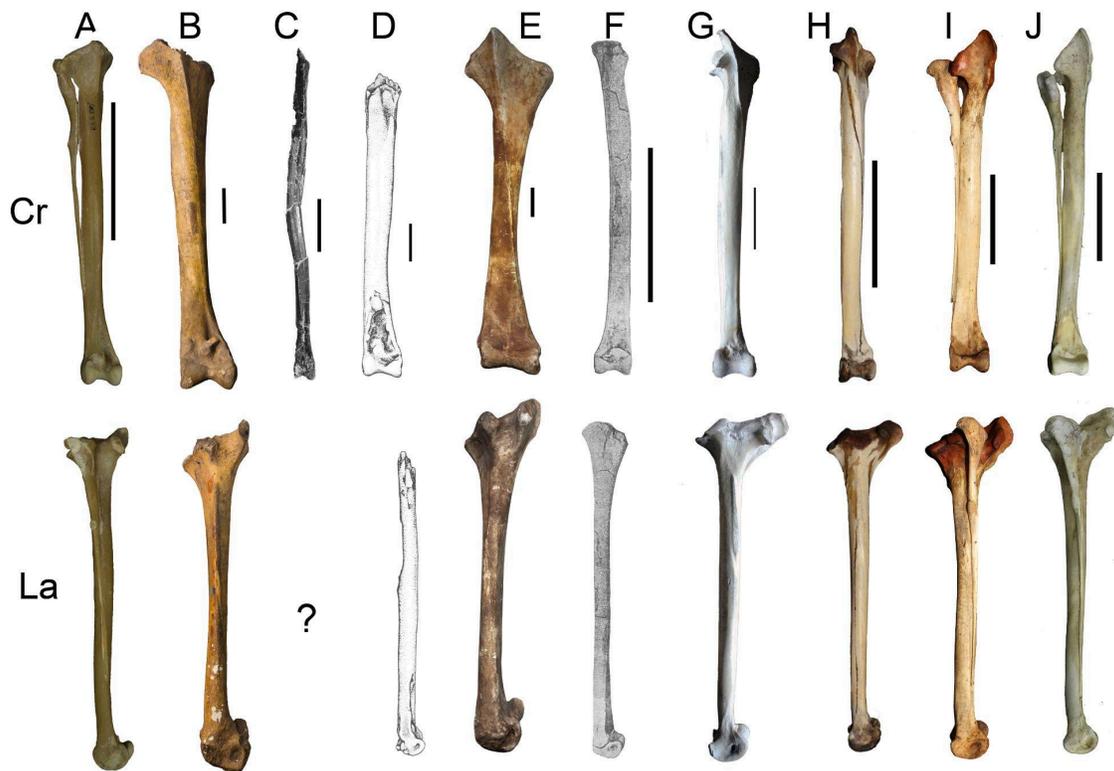
**Figura 4.3.6:** Fémur derecho de *Casuarius casuarius* (MACN-Or 53568) en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: cf, cabeza femoral; cfi, cresta fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; ct, cresta trocantérica; ctf, cresta tibiofibular; fp, fosa poplíteica; ic, incisura intercondilar; lic, línea intermuscular caudal; licl, línea intermuscular lateral; licm, línea intermuscular medial; licr, línea intermuscular craneal; m. gast, anclaje del *m. gastrocnemius lateralis*; m. ilit, anclaje del *m. ilirotrochantericus*; m. obt, anclaje del *m. obturator*; m. tc, anclaje del *m. tibialis cranialis*; sp, surco patelar; tf, trocánter femoral; tfi, tróclea fibular. Escala: 10 cm.



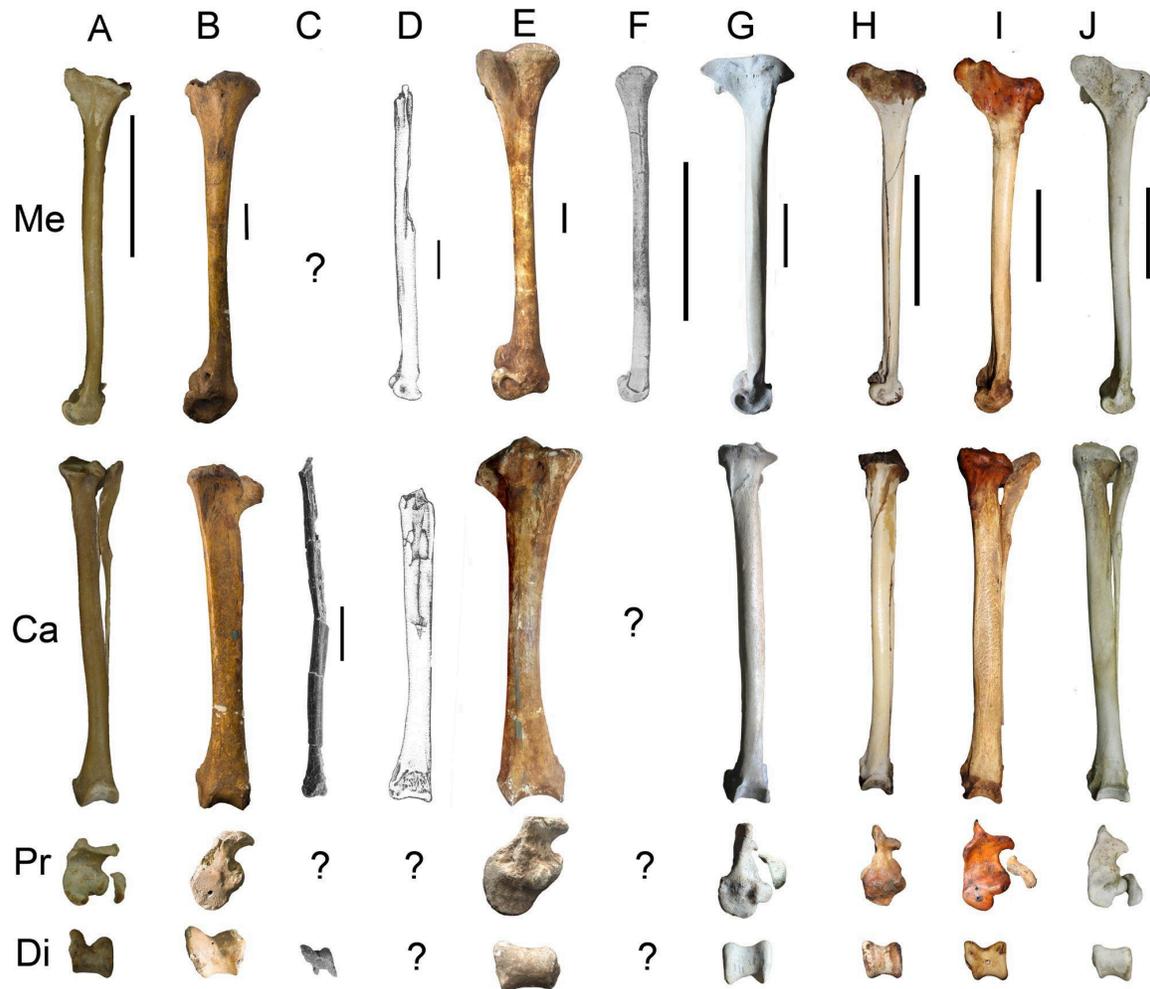
**Figura 4.3.7:** Fémur derecho de *Apteryx australis* (LACM-Or 102333) en vistas A, craneal; B, lateral; C, medial; D, caudal. Abreviaturas: cf, cabeza femoral; cfi, cresta fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; ct, cresta trocantérica; ctf, cresta tibiofibular; flt, cresta lateral a la cresta trocantérica; fp, fosa poplíteica; ic, incisura intercondilar; lic, línea intermuscular caudal; m. gast, anclaje del *m. gastrocnemius lateralis*; m. ilit, anclaje del *m. iliotrochantericus*; m. obt, anclaje del *m. obturator*; sp, surco patelar; tf, trocánter femoral; tfi, tróclea fibular. Escala: 5 cm.



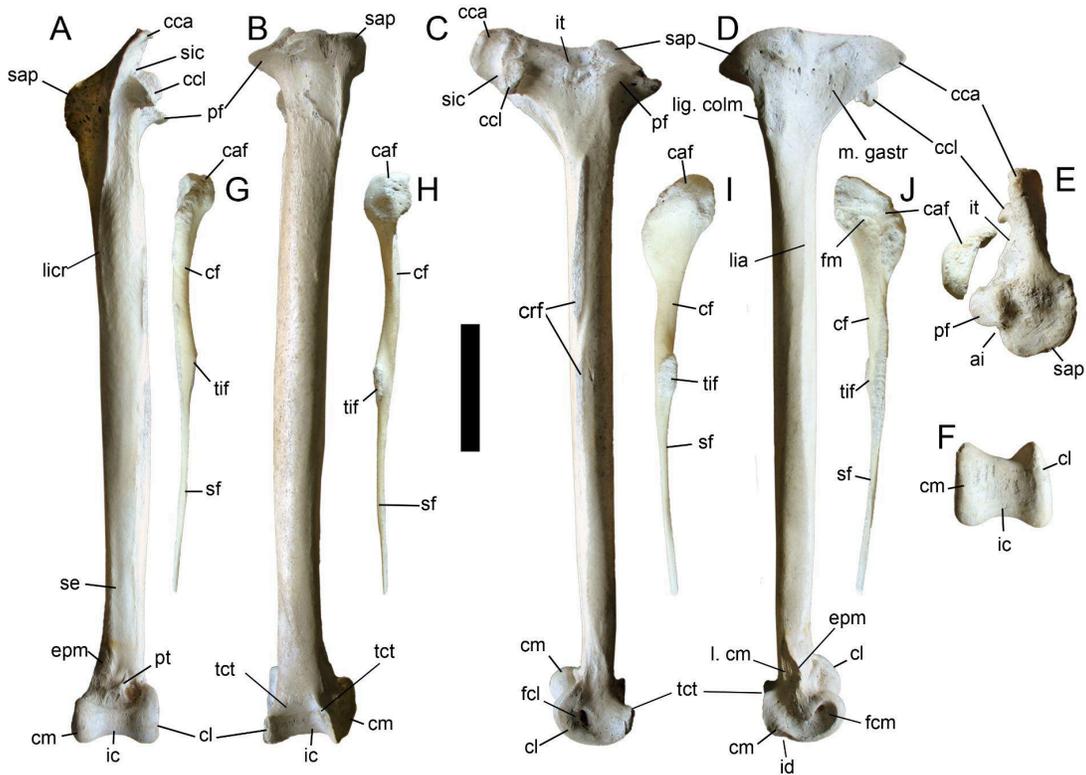
**Figura 4.3.8:** Fémur derecho de *Emeus crassus* (MLP-86-VI-15-1b) en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: cf, cabeza femoral; cfi, cresta fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; ct, cresta trocantérica; ctf, cresta tibiofibular; fat, faceta antitrocantérica; fp, fosa poplítea; ic, incisura intercondilar; lic, línea intermuscular caudal; licl, línea intermuscular lateral; licm, línea intermuscular medial; m. obt, anclaje del *m. obturator*; m. tc, anclaje del *m. tibialis cranialis*; sp, surco patelar; tf, trocánter femoral; tfi, tróclea fibular. Escala: 10 cm.



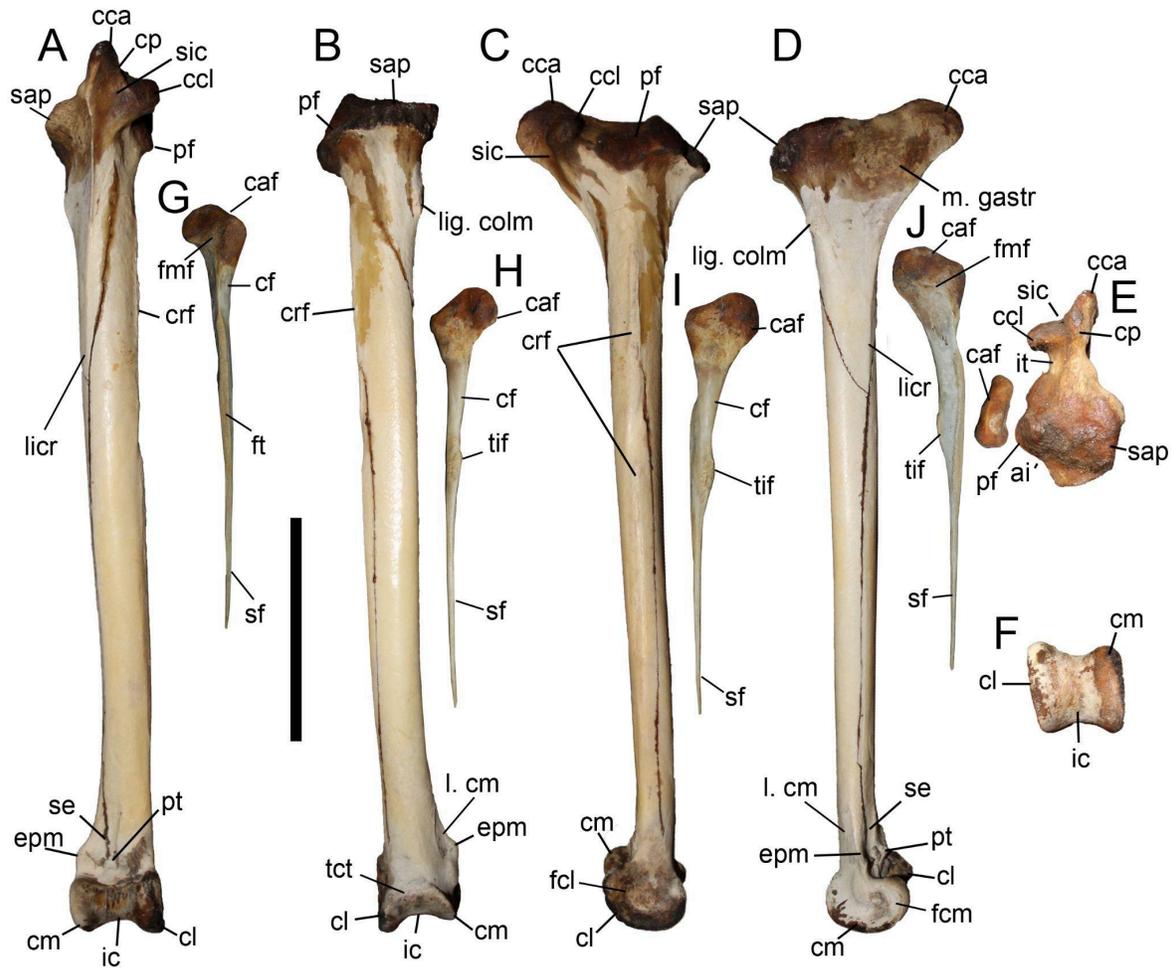
**Figura 4.3.9:** Comparativa de los tibiotarsos de Ratitae: A, *Apteryx australis*; B, *Emeus crassus*; C, *Galligeranoides boriensis* (modificado de Bourdon et al., 2016); D, *Remiornis heberti* (modificado de Martin, 1992); E, *Aepyornis maximus*; F, *Diogenornis fragilis* (modificado de Alvarenga, 1983); G, *Struthio camelus*; H, *Rhea americana*; I, *Casuarius casuarius*; J, *Dromaius novaehollandae*; en vistas Cr, craneal; La, lateral derecha; Escalas: 10 cm.



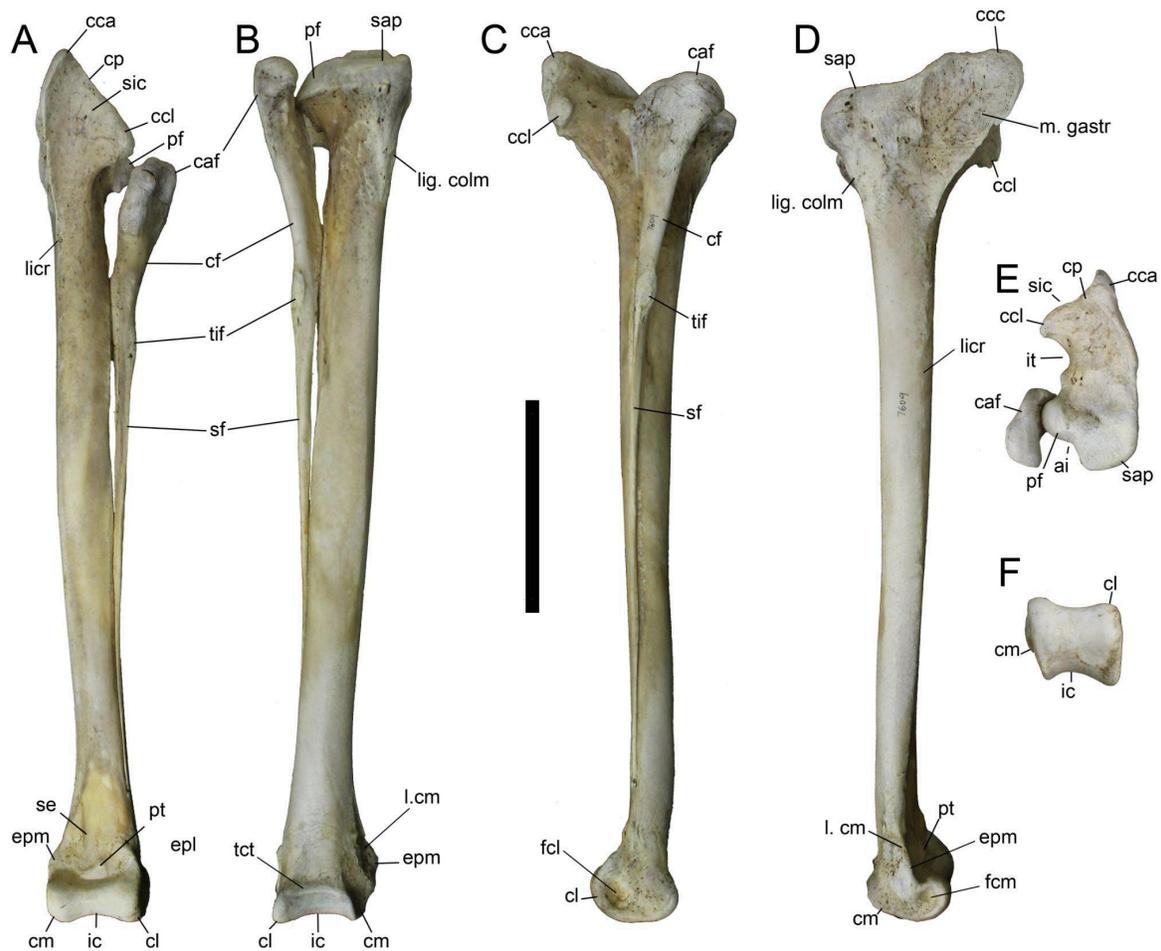
**Figura 4.3.10:** Comparativa de los tibiotarsos de Ratitae: A, *Apteryx australis*; B, *Emeus crassus*; C, *Galligeranoides boriensis* (modificado de Bourdon et al., 2016); D, *Remiornis heberti* (modificado de Martin, 1992); E, *Aepyornis maximus*; F, *Diogenornis fragilis* (modificado de Alvarenga, 1983); G, *Struthio camelus*; H, *Rhea americana*; I, *Casuaris casuaris*; J, *Dromaius novaehollandae*; en vistas: Me, medial; Ca, caudal; Pr, proximal; Di, distal. El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. Escalas: 10 cm.



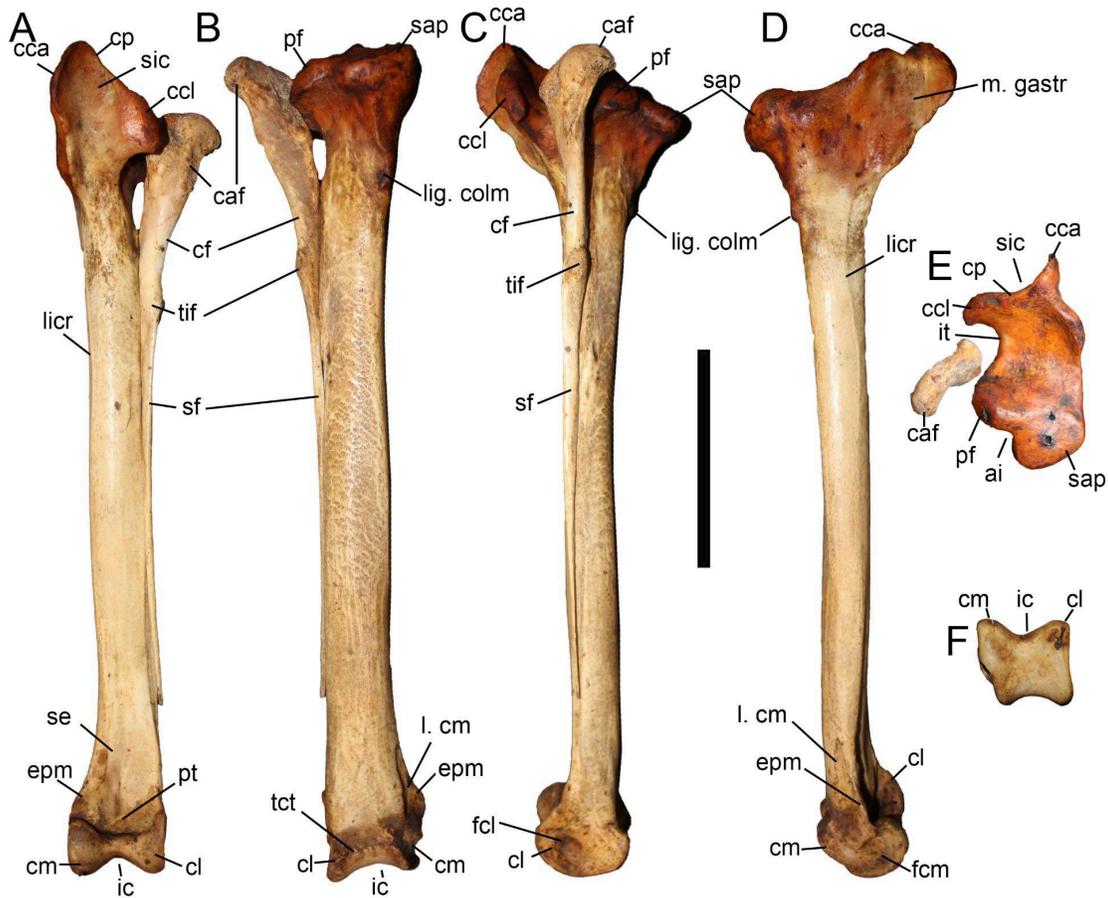
**Figura 4.3.11:** *Struthio camelus* (MACN-Or 74196): Tibiotarso izquierdo en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Fíbula izquierda en vistas G, craneal; H, caudal; I, lateral; J, medial; E, proximal. Abreviaturas: ai, área interarticular; caf, cabeza fibular; cca, cresta cnemial craneal; ccl, cresta cnemial lateral; cf, cuerpo fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; crf, cresta fibular; epm, epicóndilo medial; fcl, fosa colateral lateral; fcm, fosa colateral medial; ic, incisura intercondilar; id, incisura distal; it, incisura tibial; l. cm, anclaje del ligamento *lig. collaterale longum*; licr, línea intermuscular craneal; lig. colm, anclaje del *lig. collaterale minus*; m. gastr, anclaje del *m. gastrocnemius*; pf, proceso fibular; pt, proceso pretibial; sap, superficie articular proximal; se, surco extensor; sf, espina fibular; sif, surco intercnemial; tct, tróclea del cartílago tibial; tif, tubérculo iliofibular. Escala: 10 cm.



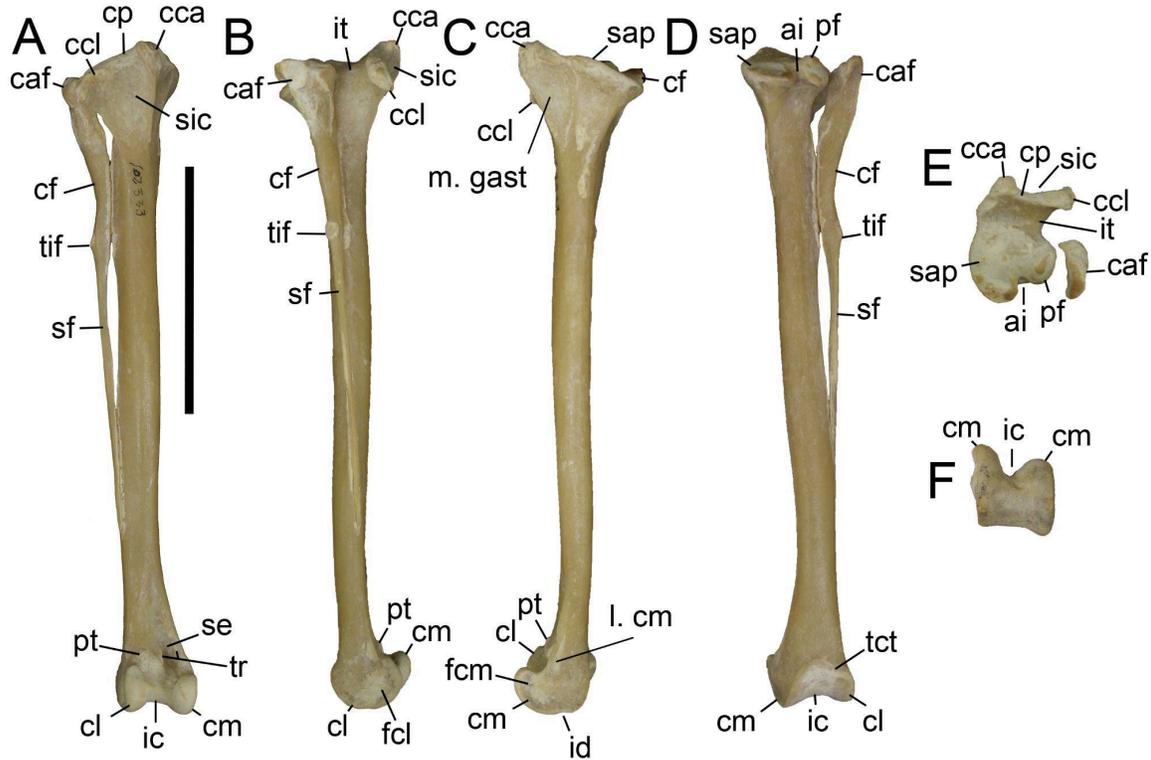
**Figura 4.3.12:** *Rhea americana* (MACN-Or 17892): Tibiotarso izquierdo en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Fíbula izquierda en vistas G, craneal; H, caudal; I, lateral; J, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: ai, área interarticular; caf, cabeza fibular; cca, cresta cnemial craneal; ccl, cresta cnemial lateral; cf, cuerpo fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cp, cresta patelar; crf, cresta fibular; epm, epicóndilo medial; fcl, fosa colateral lateral; fcm, fosa colateral medial; fmf, fosa medial de la fibula; ic, incisura interocondilar; id, incisura distal; it, incisura tibial; l. cm, anclaje del ligamento *lig. collaterale longum*; licr, línea intermuscular craneal; lig. colm, anclaje del *lig. collaterale minus*; m. gastr, anclaje del *m. gastrocnemius*; pf, proceso fibular; pt, proceso pretibial; sap, superficie articular proximal; se, surco extensor; sf, espina fibular; sic, surco intercnemial; tif, tubérculo iliofibular; tct, tróclea del cartílago tibial. Escala: 10 cm.



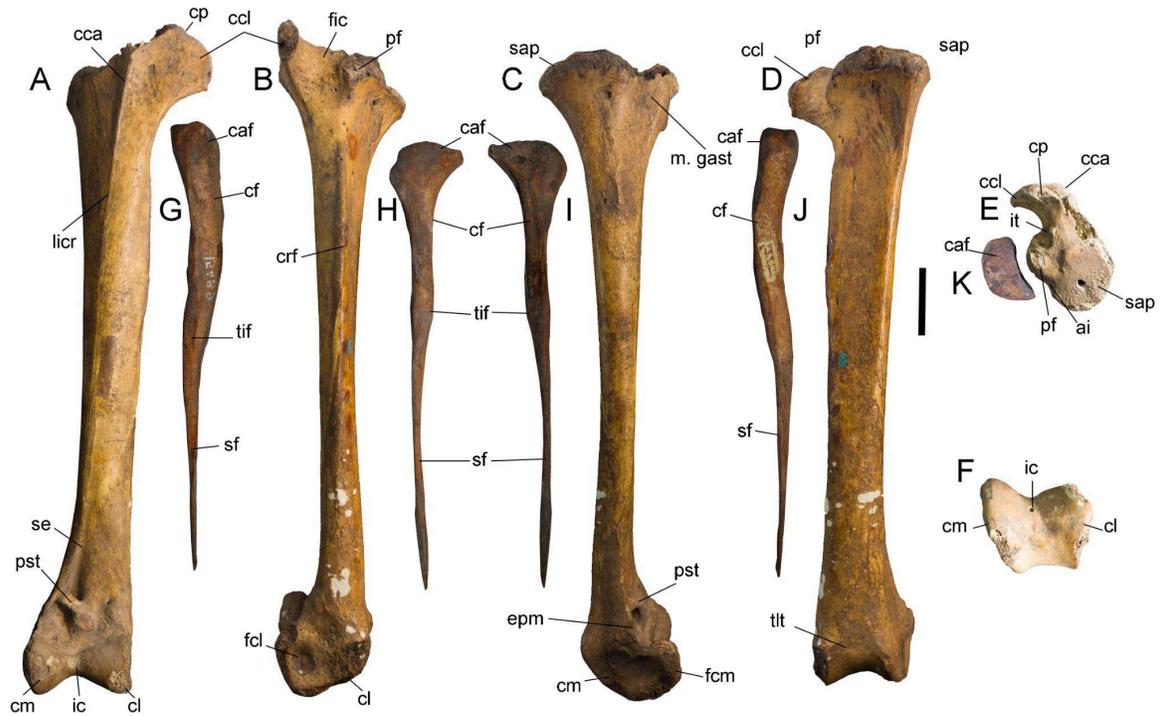
**Figura 4.3.13:** *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609): Tibiotarso y fibula izquierdos en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: ai, área interarticular; caf, cabeza fibular; cca, cresta cnemial craneal; ccl, cresta cnemial lateral; cf, cuerpo fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cp, cresta patelar; crf, cresta fibular; epl, epicóndilo medial; fcl, fosa colateral lateral; fcm, fosa colateral medial; ic, incisura intercondilar; id, incisura distal; it, incisura tibial; l. cm, anclaje del ligamento *lig. collaterale longum*; ligr, línea intermuscular craneal; lig. colm, anclaje del *lig. collaterale minus*; m. gastr, anclaje del *m. gastrocnemius*; pf, proceso fibular; pt, proceso pretibial; sap, superficie articular proximal; se, surco extensor; sf, espina fibular; tif, surco intercnemial; tct, tróclea del cartílago tibial; tif, tubérculo iliofibular. Escala: 10 cm.



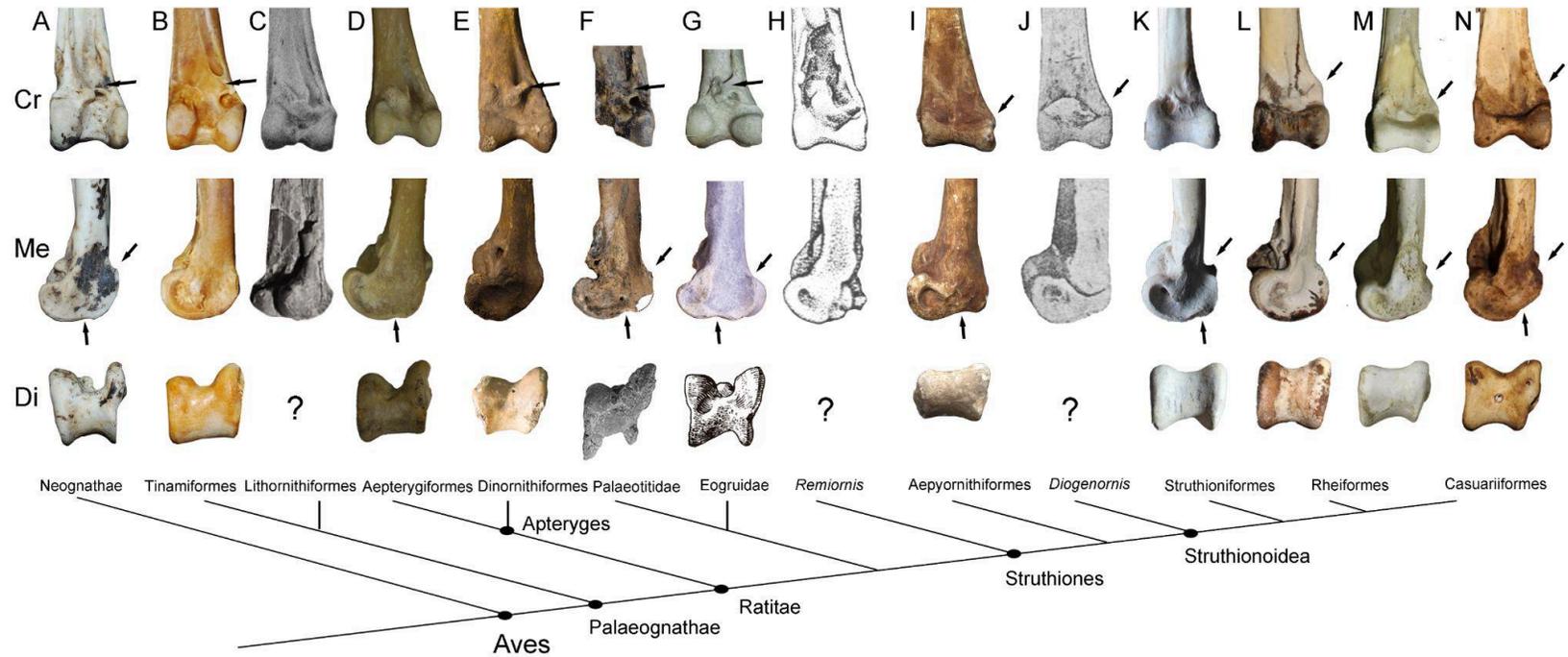
**Figura 4.3.14:** *Casuarius casuarius* (MACN-Or 53568): Tibiotarso y fibula izquierdos en vistas A, craneal; B, caudal; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: ai, área interarticular; caf, cabeza fibular; cca, cresta cnemial craneal; ccl, cresta cnemial lateral; cf, cuerpo fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cp, cresta patelar; crf, cresta fibular; epm, epicóndilo medial; fcl, fosa colateral lateral; fcm, fosa colateral medial; ic, incisura intercondilar; id, incisura distal; it, incisura tibial; l. cm, anclaje del ligamento *lig. collaterale longum*; licr, línea intermuscular craneal; lig. colm, anclaje del *lig. collaterale minus*; m. gastr, anclaje del *m. gastrocnemius*; pf, proceso fibular; pt, proceso pretibial; sap, superficie articular proximal; se, surco extensor; sf, espina fibular; sif, surco intercnemial; tif, tubérculo iliofibular; tct, tróclea del cartílago tibial. Escala: 10 cm.



**Figura 4.3.15:** *Apteryx australis* (LACM-Or 102333): Tibiotarso y fibula derechos en vistas A, craneal; B, lateral; C, medial; D, caudal; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: ai, área interarticular; caf, cabeza fibular; cca, cresta cnemial craneal; ccl, cresta cnemial lateral; cf, cuerpo fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cp, cresta patelar; crf, cresta fibular; epm, epicóndilo medial; fcl, fosa colateral lateral; fcm, fosa colateral medial; ic, incisura intercondilar; id, incisura distal; it, incisura tibial; l. cm, anclaje del ligamento *lig. collaterale longum*; licr, línea intermuscular craneal; lig. colm, anclaje del *lig. collaterale minus*; m. gastr, anclaje del *m. gastrocnemius*; pf, proceso fibular; pt, proceso pretibial; sap, superficie articular proximal; se, surco extensor; sf, espina fibular; sif, surco intercnemial; tif, tubérculo iliofibular; tct, tróclea del cartílago tibial; tr, tubérculo retinacular. Escala: 5 cm.

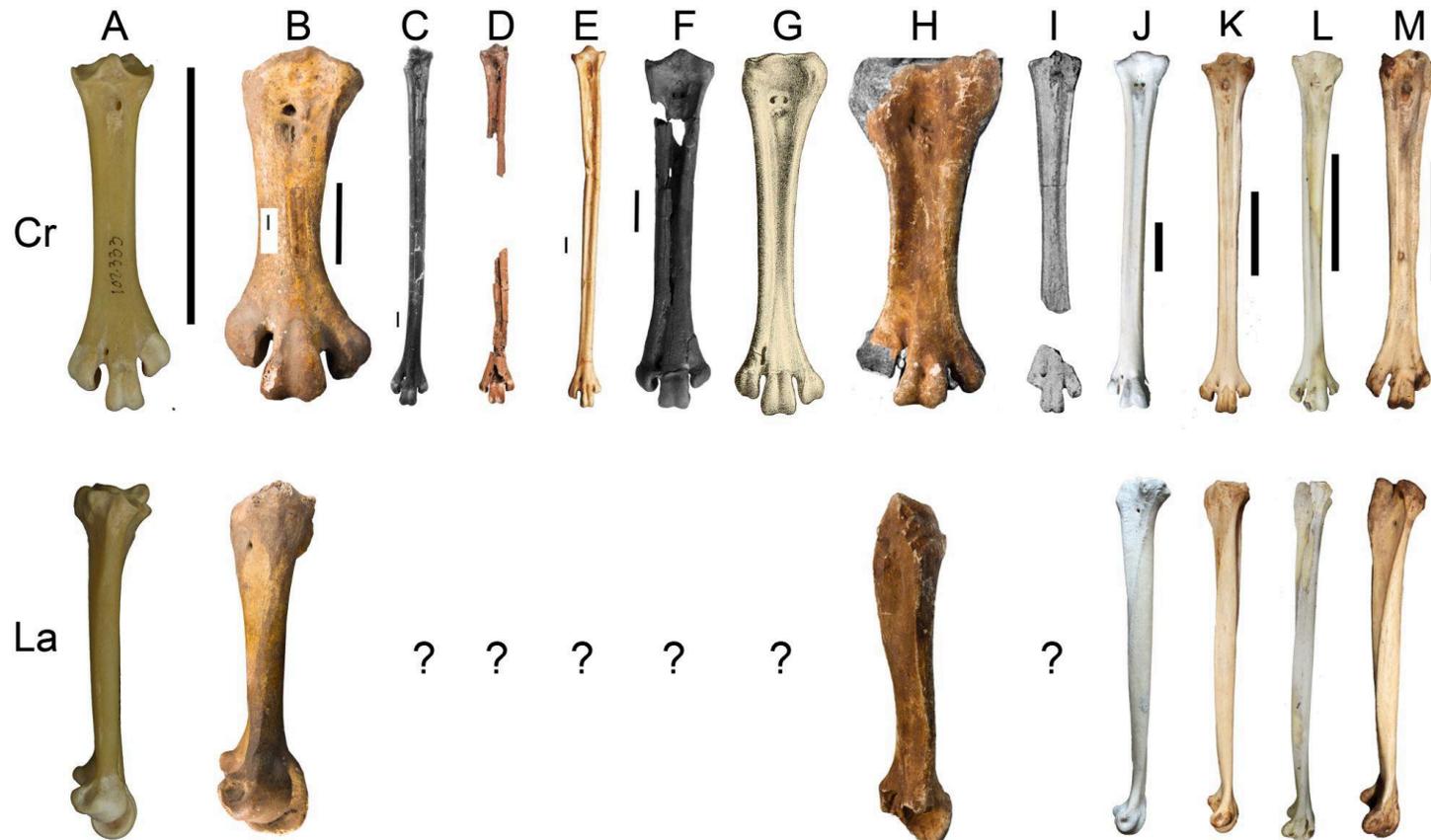


**Figura 4.3.16:** *Emeus crassus* (MLP-86-VI-15-1b): Tibiotarso izquierdo en vistas A, craneal; B, lateral; C, medial; D, caudal; E, proximal, F, distal. Fíbula izquierda en vistas G, craneal; H, lateral; I, medial; J, caudal; K, proximal. Abreviaturas: ai, área interarticular; caf, cabeza fibular; cca, cresta cnemial craneal; ccl, cresta cnemial lateral; cf, cuerpo fibular; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cp, cresta patelar; crf, cresta fibular; epm, epicóndilo medial; fcl, fosa colateral lateral; fcm, fosa colateral medial; ic, incisura intercondilar; it, incisura tibial; licr, línea intermuscular craneal; m. gastr, anclaje del *m. gastrocnemius*; pf, proceso fibular; pst, puente supratendinoso; sap, superficie articular proximal; se, surco extensor; sf, espina fibular; tif, tubérculo iliofibular; tct, tróclea del cartílago tibial. Escala: 10 cm.



**Figura 4.3.17:** Comparativa de los extremos distales de los tibiotarsos de diversas aves en el marco de la hipótesis filogenética resultante en la presente tesis en vistas Cr, craneal; Me, medial; Di, distal. A, *Aramus*; B, *Eudromia*; C, *Paracathartes* (modificado de Houde, 1988); D, *Apteryx*; E, *Emeus*; F, *Palaeotis* (modificado de Mayr y Zelenkov, 2022); G, *Ergilornis* (modificado de Mayr y Zelenkov, 2022); H, *Remiornis* (Modificado de Martin, 1992); I, *Aepyornis*; J, *Diogenornis* (modificado de Alvarenga, 1983); K, *Struthio*; L, *Rhea*; M, *Dromaius*; N, *Casuaris*. En vista craneal, las flechas indican la presencia de puente supratendinoso (A-B, E-G); y la presencia de un epicóndilo medial expandido proximalmente (I-J, L-N). En la vista medial, las flechas indican la expansión caudal de los cóndilos distales (A, F-G, K-N); y la presencia de una incisura en el

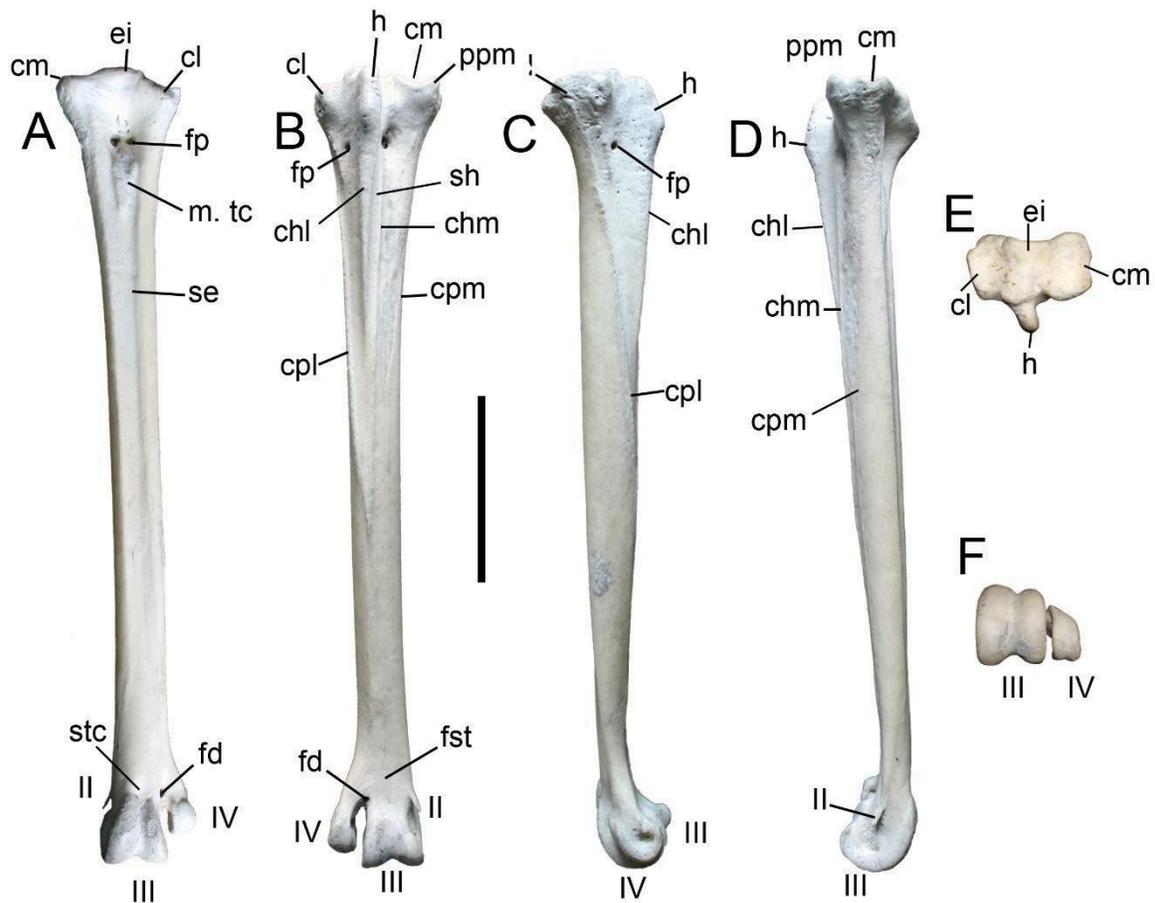
margen distal del cóndilo medial (A, D, F-G, I, K, N). El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. No a escala.



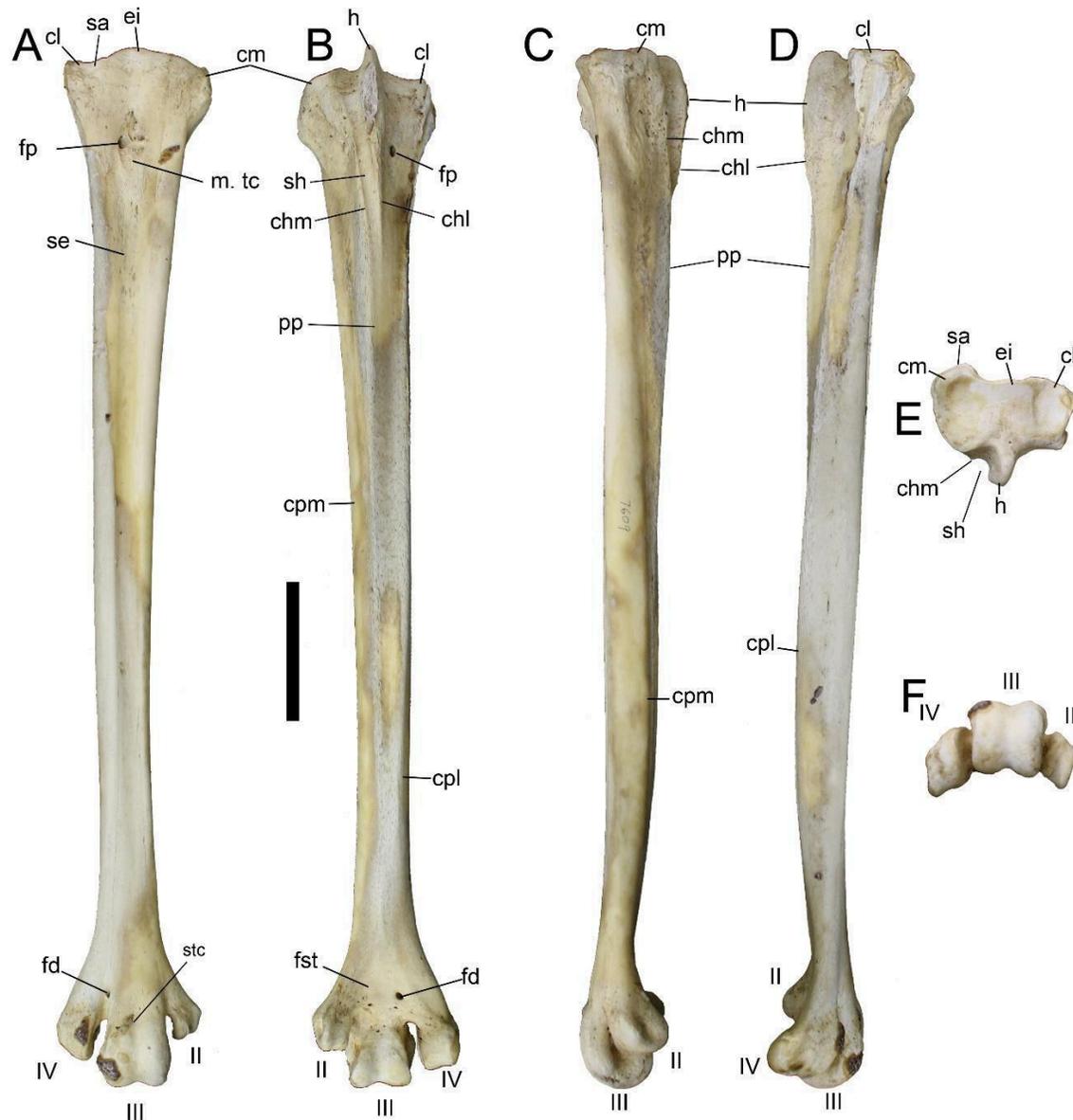
**Figura 4.3.18:** Comparativa de los tarsometatarsos de Ratitae: A, *Apteryx*; B, *Emeus*; C, *Galligeranoides* (modificado de Bourdon et al., 2016); D, *Palaeotis* (modificado de Mayr y Zelenkov, 2022); E, *Urmiornis* (modificado de Mayr y Zelenkov, 2022); F, *Remiornis* (modificado de Buffetaut y Angst, 2014); G, *Mullerornis* (modificado de Lamberton, 1934); H, *Aepyornis*; I, *Diogenornis* (modificado de Alvarenga, 1983); J, *Struthio*; K, *Rhea*; L, *Casuarus*; M, *Dromaius*; en vistas Cr, craneal; La, lateral derecha. El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. Escalas: 10 cm. 1 cm en *Galligeranoides*, *Palaeotis* y *Urmiornis*.



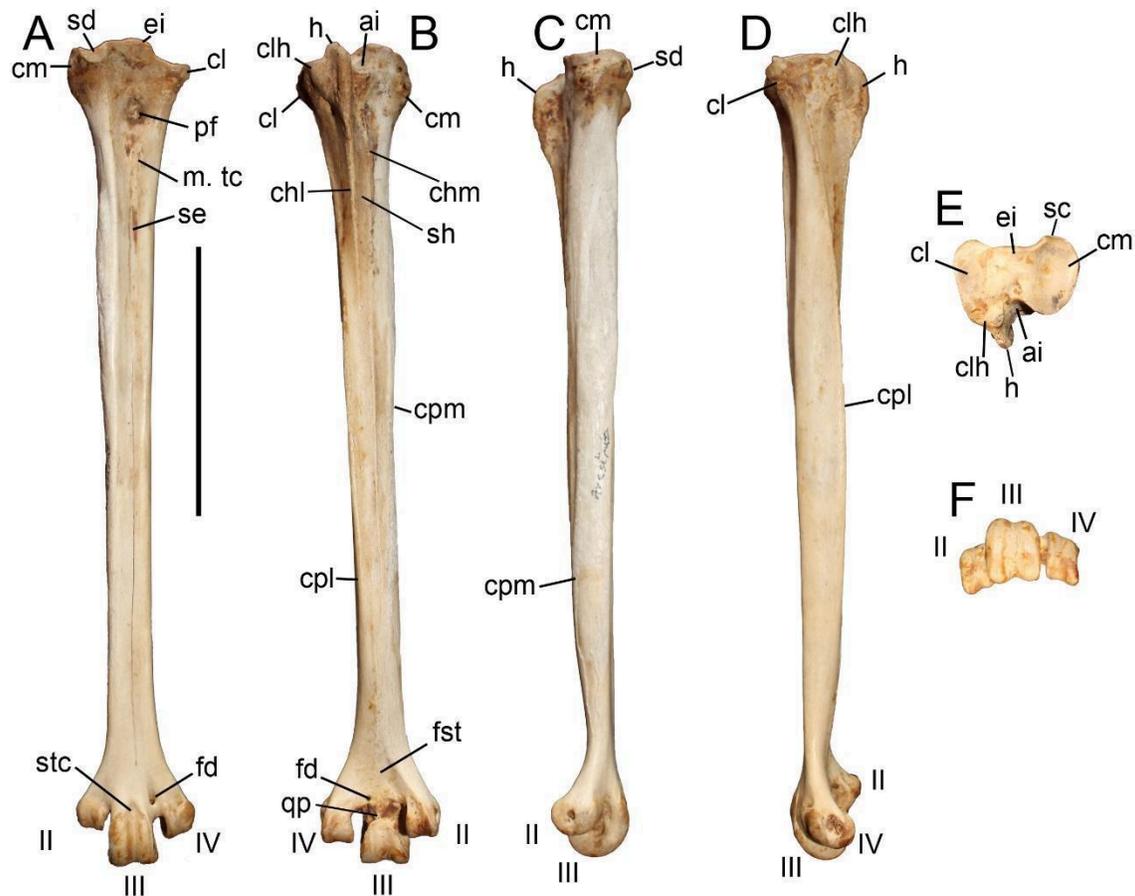
**Figura 4.3.19:** Comparativa de los tarsometatarsos de Ratitae: A, *Apteryx*; B, *Emeus*; C, *Galligeranoides* (modificado de Bourdon et al., 2016); D, *Palaeotis* (modificado de Mayr y Zelenkov, 2022); E, *Urmiornis* (modificado de Mayr y Zelenkov, 2022); F, *Remiornis* (modificado de Buffetaur y Angst, 2014); G, *Mullerornis* (modificado de Lamberton, 1934); H, *Aepyornis*; I, *Diogenornis* (modificado de Alvarenga, 1983); J, *Struthio*; K, *Rhea*; L, *Casuarus*; M, *Dromaius*; en vistas: Me, medial; Ca, caudal; Pr, proximal; Di, distal. El signo “?” indica que no está disponible esa vista del material. Escalas: 10 cm. 1 cm en *Galligeranoides*, *Palaeotis* y *Urmiornis*.



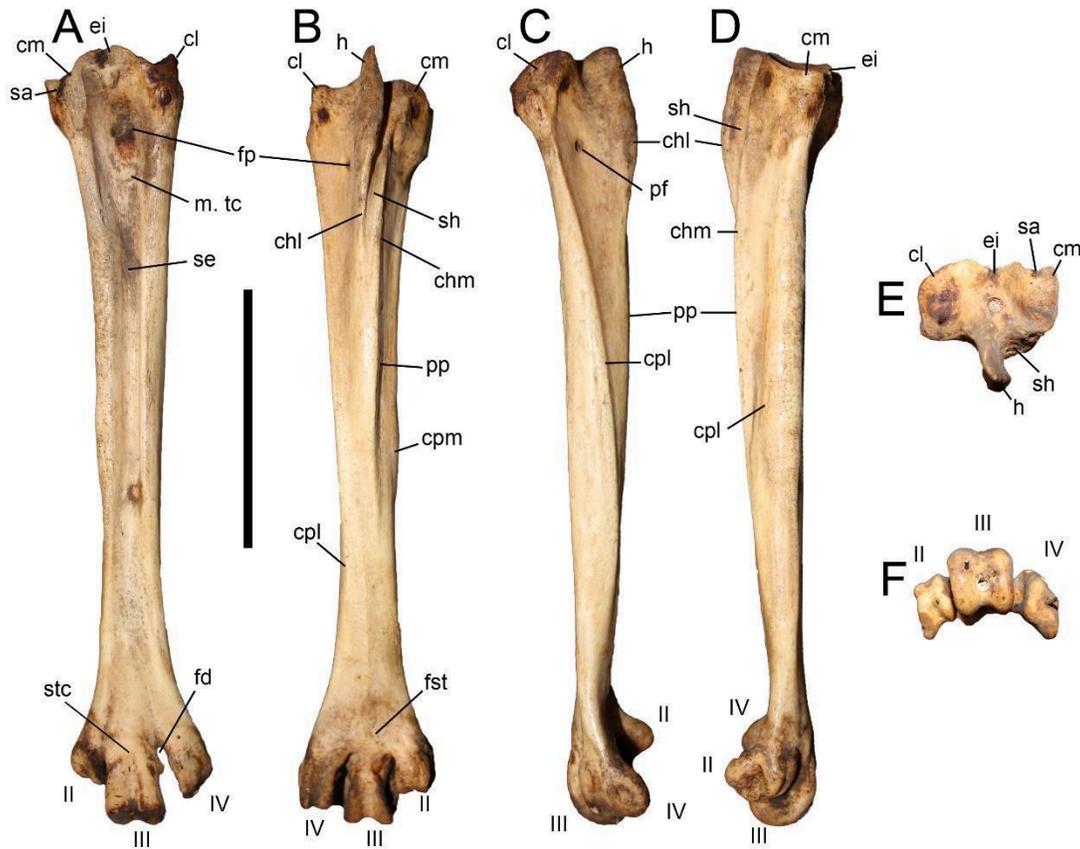
**Figura 4.3.20:** Tarsometatarso izquierdo de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vistas A, dorsal; B, plantar; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: chl, cresta hipotarsal lateral; chm, cresta hipotarsal medial; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; cpl, cresta plantar lateral; cpm, cresta plantar medial; ei, eminencia intercotilar; fd, foramen distal; fp, foramen proximal; fst, fosa supratroclear; h, hipotarso; II, tróclea distal II; III, tróclea distal III; IV, tróclea distal IV; m. tc, tuberosidades del *m. tibialis cranialis*; se, surco extensor; sh, surco hipotarsal; stc, cavidad supratroclear. Escala 10 cm.



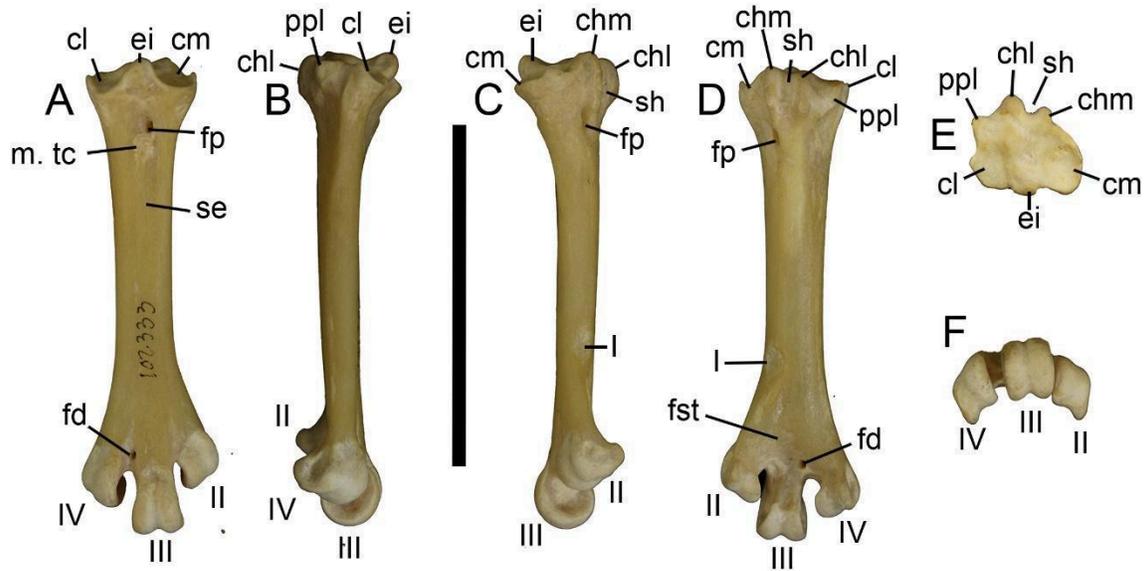
**Figura 4.3.21:** Tarsometatarso derecho de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vistas A, dorsal; B, plantar; C, medial; D, lateral; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: chl, cresta hipotarsal lateral; chm, cresta hipotarsal medial; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; cpl, cresta plantar lateral; cpm, cresta plantar medial; ei, eminencia intercotilar; fd, foramen distal; fp, foramen proximal; fst, fosa supratroclear; h, hipotarso; II, tróclea distal II; III, tróclea distal III; IV, tróclea distal IV; m. tc, tuberosidades del *m. tibialis cranialis*; pp, plataforma plantar; sd, superficie dorsal al cótilo medial; se, surco extensor; sh, surco hipotarsal; stc, cavidad supratroclear. Escala 10 cm.



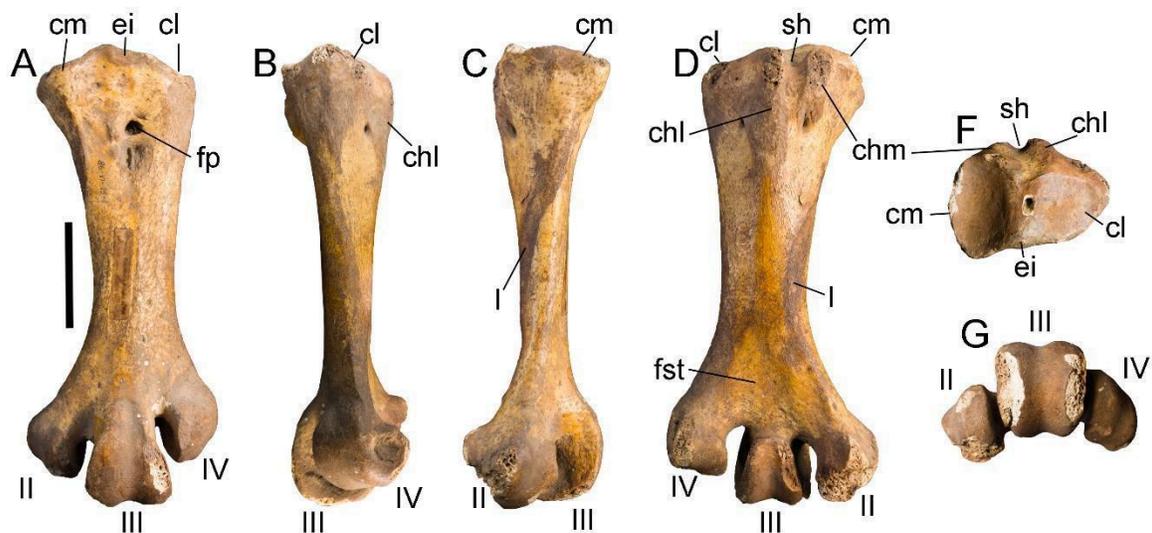
**Figura 4.3.22:** Tarsometatarso izquierdo de *Rhea americana* (MACN-Or 17892) en vistas A, dorsal; B, plantar; C, medial; D, lateral; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: ai, area intercotilar; chl, cresta hipotarsal lateral; chm, cresta hipotarsal medial; cl, cótilo lateral; clh, cresta lateral al hipotarso; cm, cótilo medial; cpl, cresta plantar lateral; cpm, cresta plantar medial; ei, eminencia intercotilar; fd, foramen distal; fp, foramen proximal; fst, fosa supratrocLEAR; h, hipotarso; II, tróclea distal II; III, tróclea distal III; IV, tróclea distal IV; m. tc, tuberosidades del *m. tibialis cranialis*; qp, quilla plantar, surco extensor; sd, superficie dorsal al cótilo medial; sh, surco hipotarsal; stc, cavidad supratrocLEAR. Escala 10 cm.



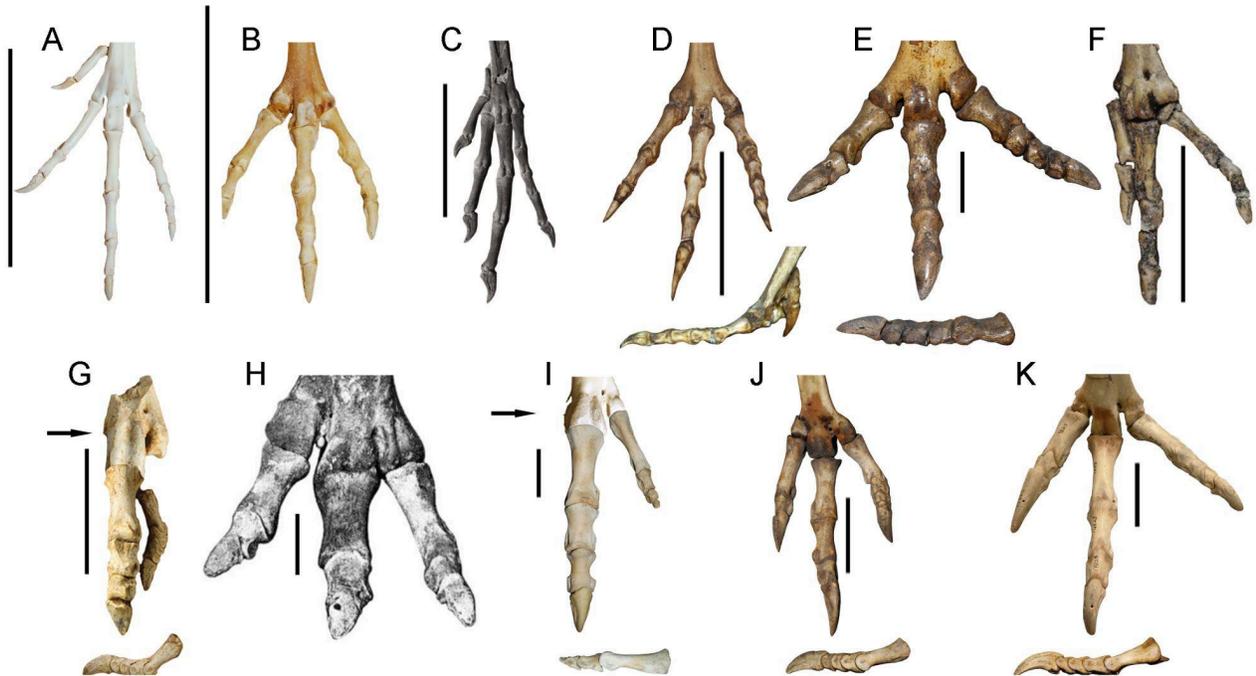
**Figura 4.3.23:** Tarsometatarso izquierdo de *Casuarius casuarius* (MACN-Or 53568) en vistas A, dorsal; B, plantar; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: chl, cresta hipotarsal lateral; chm, cresta hipotarsal medial; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; cpl, cresta plantar lateral; cpm, cresta plantar medial; ei, eminencia intercotilar; fd, foramen distal; fp, foramen proximal; fst, fosa supratrocLEAR; h, hipotarso; II, tróclea distal II; III, tróclea distal III; IV, tróclea distal IV; m. tc, tuberosidades del *m. tibialis cranialis*; pp, plataforma plantar; sd, superficie dorsal al cotilo medial; se, surco extensor; sh, surco hipotarsal; stc, cavidad supratrocLEAR. Escala 10 cm.



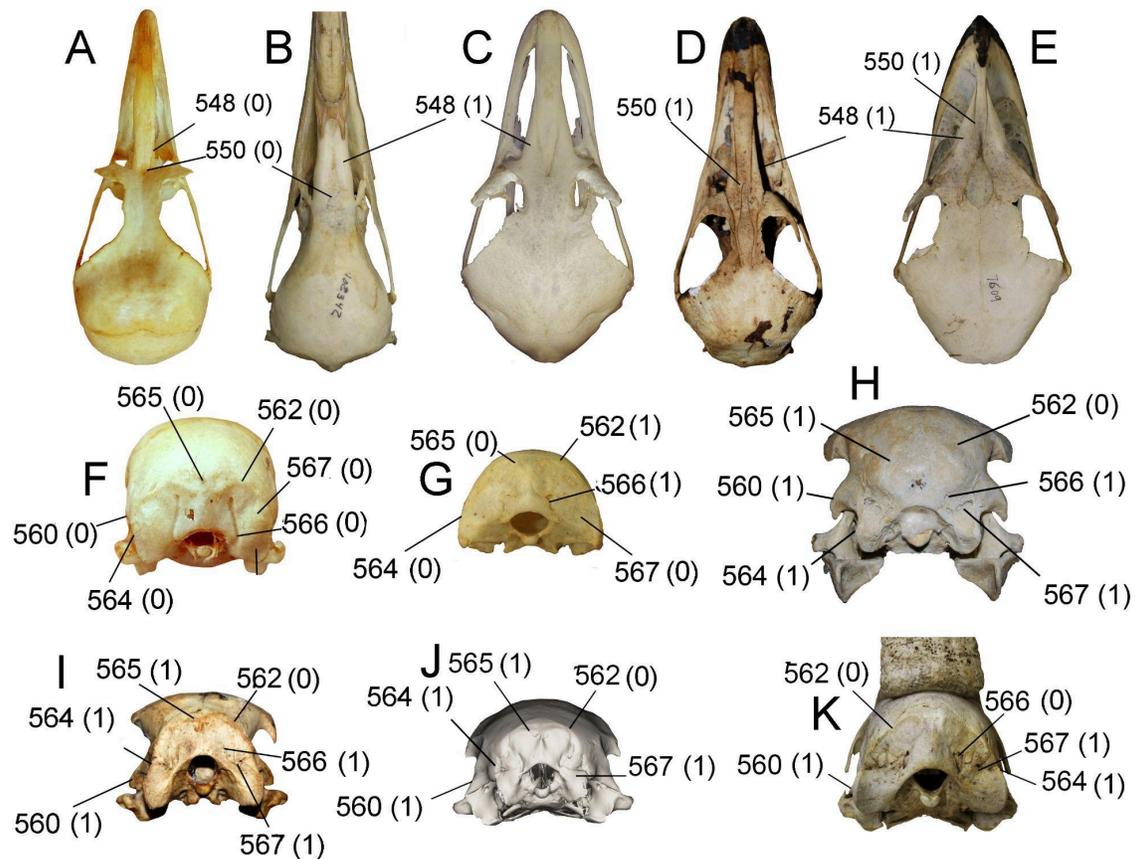
**Figura 4.3.24:** Tarsometatarso derecho de *Apteryx australis* (LACM-Or 102333) en vistas A, dorsal; B, plantar; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: chl, cresta hipotarsal lateral; chm, cresta hipotarsal medial; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; chl, cresta plantar lateral; cpm, cresta plantar medial; ei, eminencia intercotilar; fd, foramen distal; fp, foramen proximal; fst, fosa supratroclear; h, hipotarso; I, superficie de articulación con el dedo I, II, tróclea distal II; III, tróclea distal III; IV, tróclea distal IV; m. tc, tuberosidades del *m. tibialis cranialis*; ppl, proceso plantar lateral; se, surco extensor; sh, surco hipotarsal. Escala 5 cm.



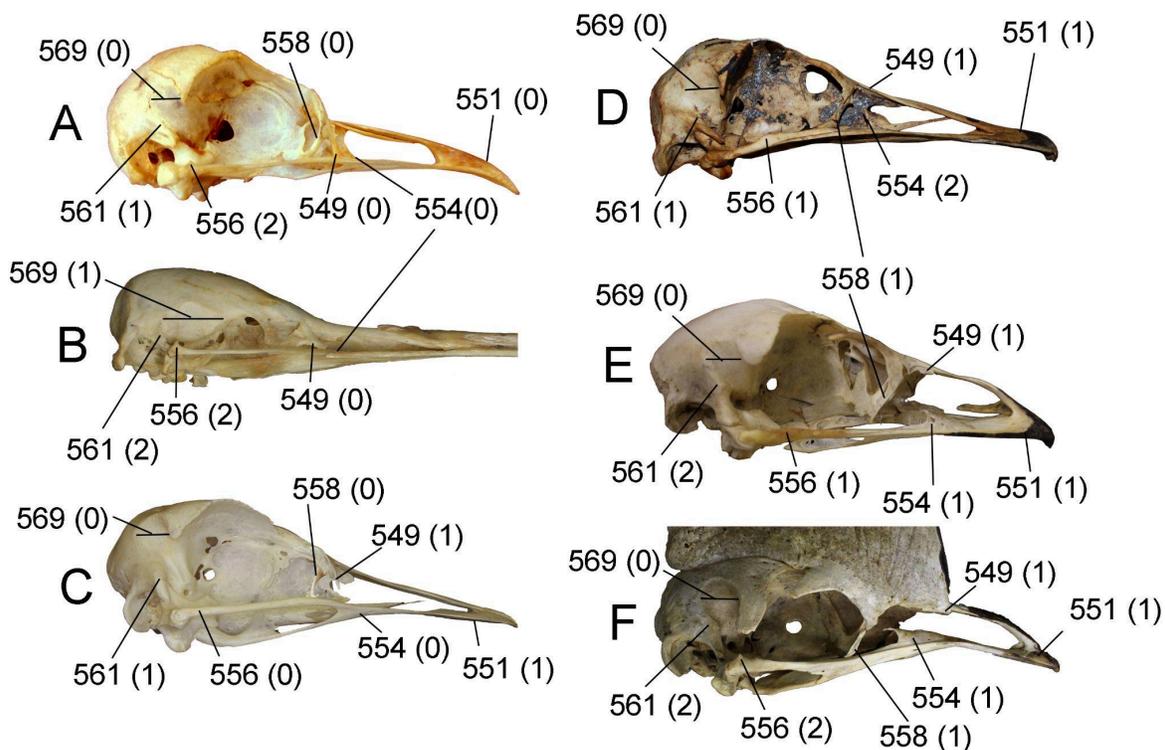
**Figura 4.3.25:** Tarsometatarso derecho de *Emeus crassus* (MLP-86-VI-15-1b) en vistas A, dorsal; B, plantar; C, lateral; D, medial; E, proximal, F, distal. Abreviaturas: chl, cresta hipotarsal lateral; chm, cresta hipotarsal medial; cl, cótilo lateral; cm, cótilo medial; ei, eminencia intercotilar; fp, foramen proximal; fst, fosa supratroclear; I, superficie de articulaciòn con el dedo I, II, tróclea distal II; III, tróclea distal III; IV, tróclea distal IV; sh, surco hipotarsal. Escala 10 cm.



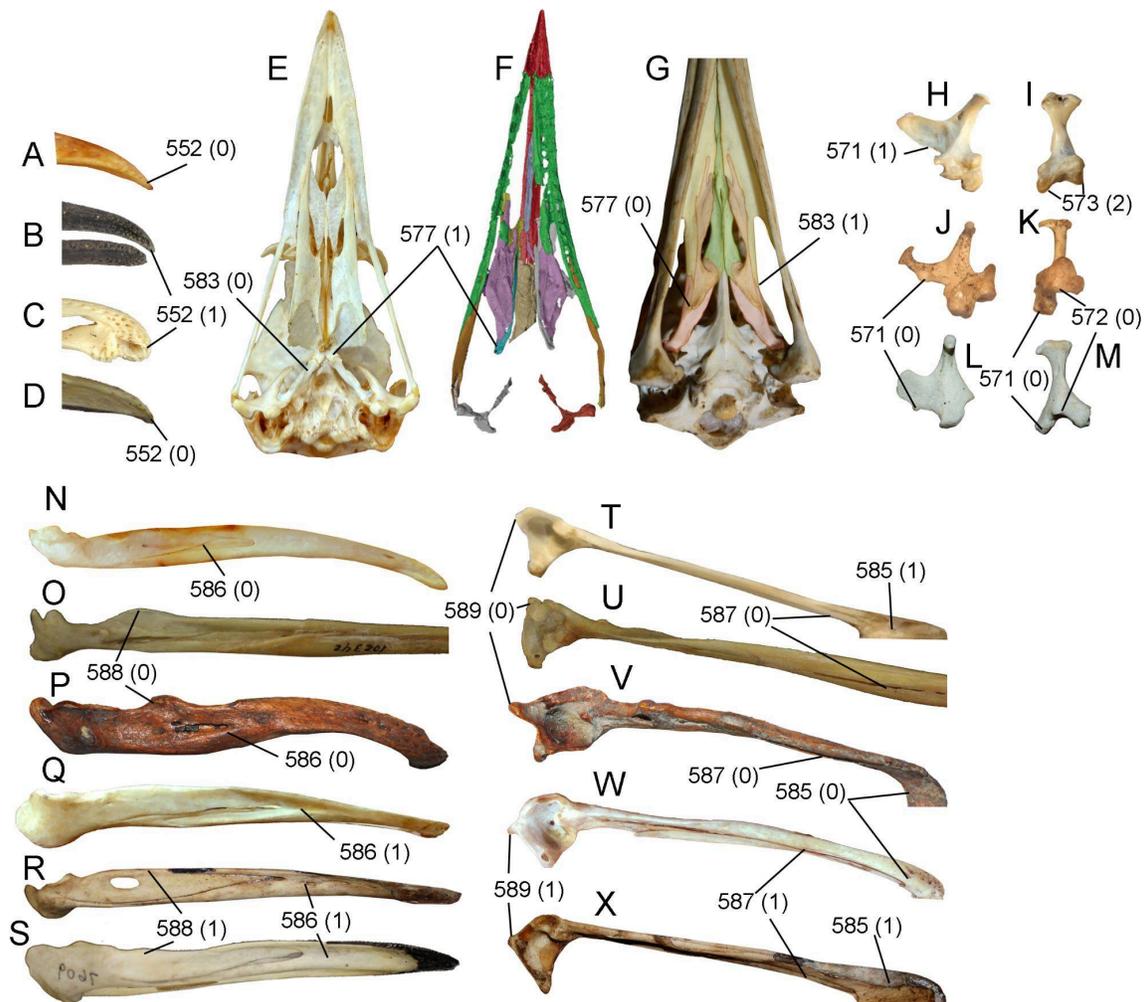
**Figura 4.3.26:** Comparativa de los dígitos de diversas Palaeognathae: A, *Tinamus* en vista dorsal; B, *Eudromia* en vista dorsal; C, Lithornithidae indet. FMNH PA 739 en vista dorsal (modificado de Nesbitt y Clarke, 2016); D, *Apteryx* en vista dorsal y lateral del dígito IV; E, *Emeus* en vista dorsal y lateral del dígito IV; F, *Palaeotis* en vista dorsal (modificado de Mayr y Zelenkov, 2022); G, *Sinoergilornis* en vista dorsal y lateral del dígito IV (modificado de Musser et al., 2019); H, *Aepyornis* en vista dorsal(modificado de Monnier, 1913); I, *Struthio* en vista dorsal y lateral del dígito IV; J, *Rhea* en vista dorsal y lateral del dígito IV; K, *Casuaris* en vista dorsal y lateral del dígito IV. Las flechas indican la reducción de la tróclea metatarsal II (G, I). Escala: 5 cm.



**Figura 5.1:** Caracteres de elementos craneales adicionales en la presente tesis indicados en los cráneos de distintas paleognatas: *Eudromia elegans* (MACN-Or 27863) en vistas A, dorsal; y F, caudal. *Apteryx australis* (LACM-Or 102342) en vistas B, dorsal; y G, caudal. *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vistas C, dorsal; y H, caudal. *Rhea americana* (MACN-Or 74193) en vistas D, dorsal; y I, caudal. *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vistas E, dorsal; y J, caudal. K, *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342) en vista caudal. No a escala.

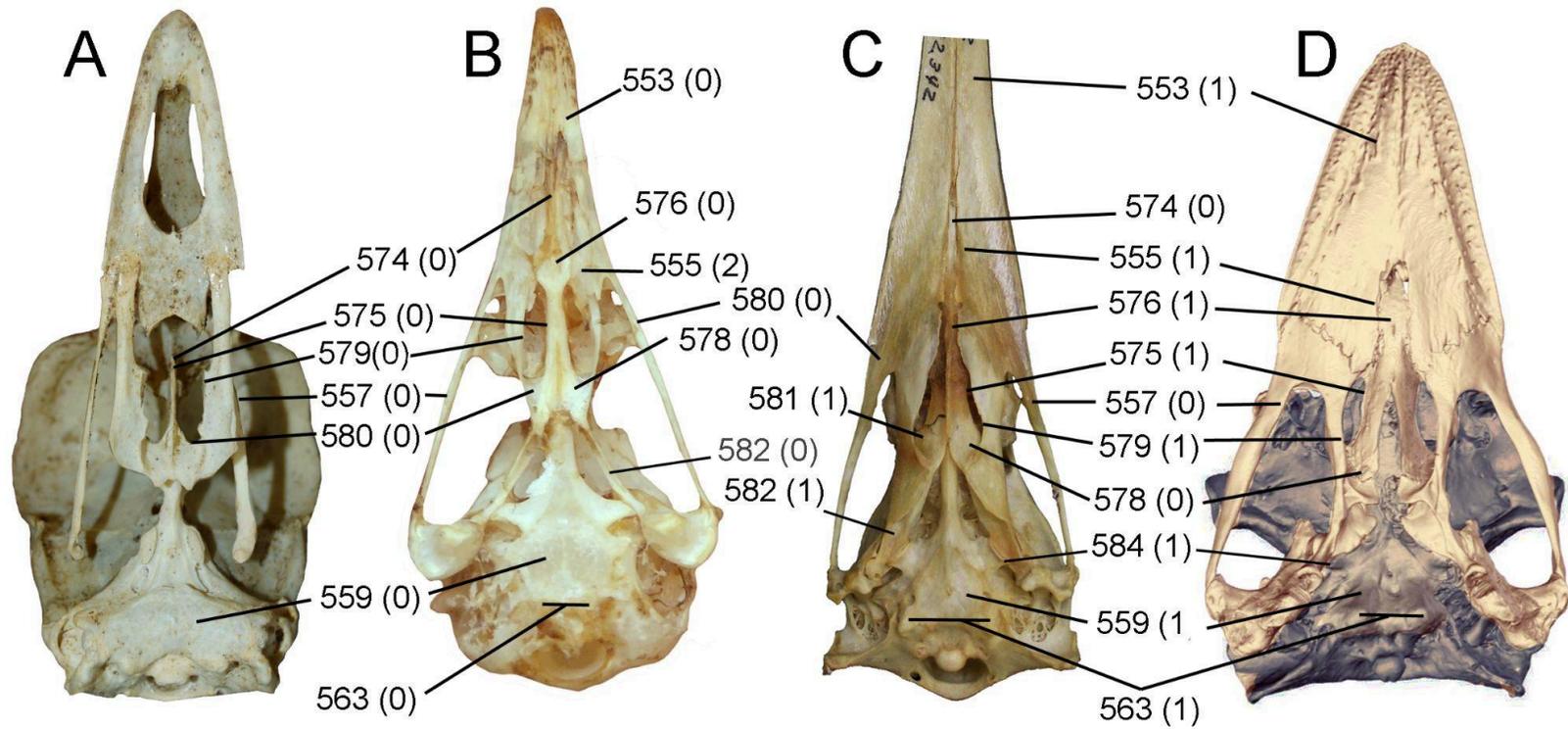


**Figura 5.2:** Caracteres de elementos craneales adicionales en la presente tesis indicados en los cráneos en vista lateral de distintas paleognatas: A, *Eudromia elegans* (MACN-Or 27863); B, *Apteryx australis* (LACM-Or 102342); C, *Struthio camelus* (MACN-Or 74196); D, *Rhea americana* (MACN-Or 74193); E, *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609); F, *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342). No a escala.

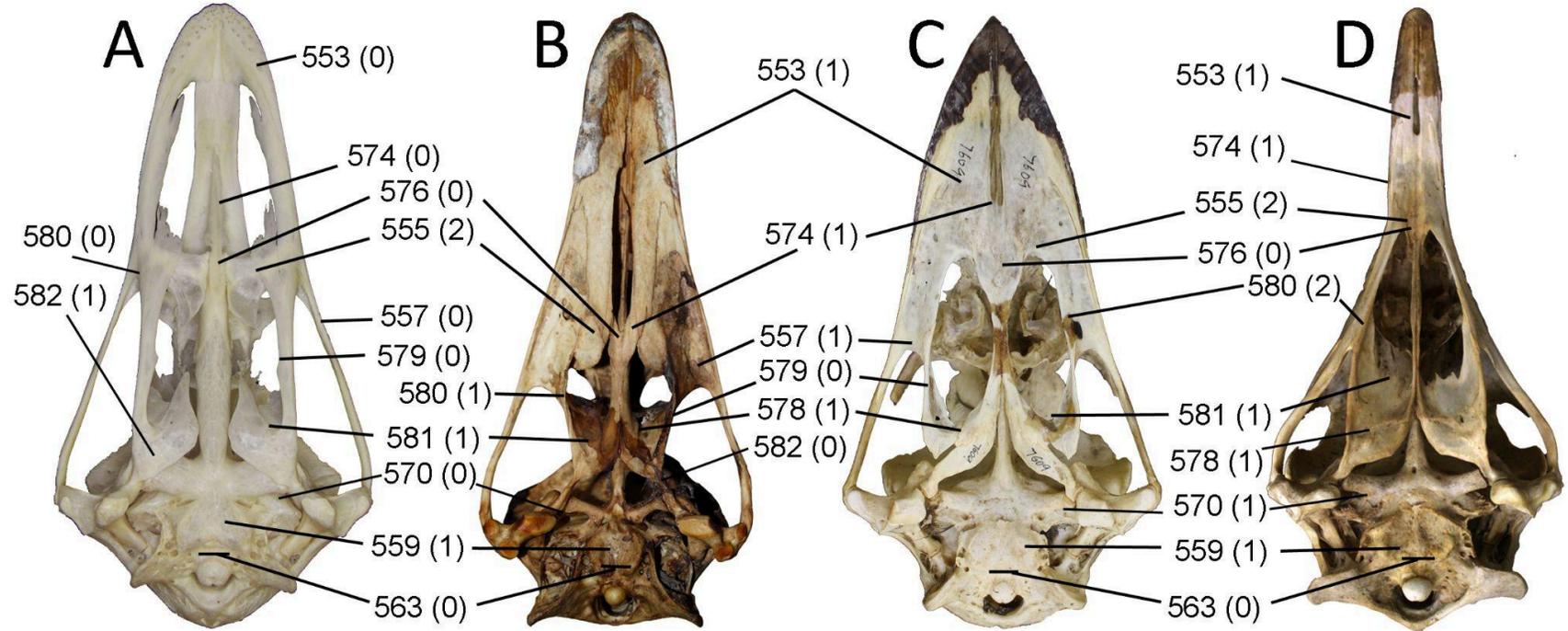


**Figura 5.3:** Caracteres de elementos craneales adicionales en la presente tesis indicados en los cráneos de distintas aves. Extremo rostral del premaxilar en vista lateral de A, *Eudromia elegans* (MACN-Or 27863); B, *Lithornis promiscuus* (Modificado de du Toit et al., 2020); C, *Apteryx australis* (LACM-Or 102342); D, *Struthio camelus* (MACN-Or-74196). Vista palatal de E, *Chauna torquata* (LACEV S/N); F, *Ichthyornis dispar* (Modificado de Field et al., 2018); G, *Apteryx mantelli* (MLP Or 664). Cuadrado de: *Aramides ypekaha* (LACEV S/N) en vistas H, medial; I, caudal; *Rhynchotus rufescens* (LACEV S/N) en vistas J, medial; K, caudal; *Struthio camelus* (MLP-Or 1647) en vistas L, medial; M, caudal. Mandíbula de *Eudromia elegans* en vistas N, lateral; y T, dorsal; *Apteryx australis* en vistas O, lateral; y U, dorsal; *Emeus crassus* (MLP-86-VI-16-1) en vistas P, lateral; y V, dorsal; *Struthio camelus* en vistas Q, lateral; y W, dorsal; *Rhea americana* (MACN-Or 74193) en

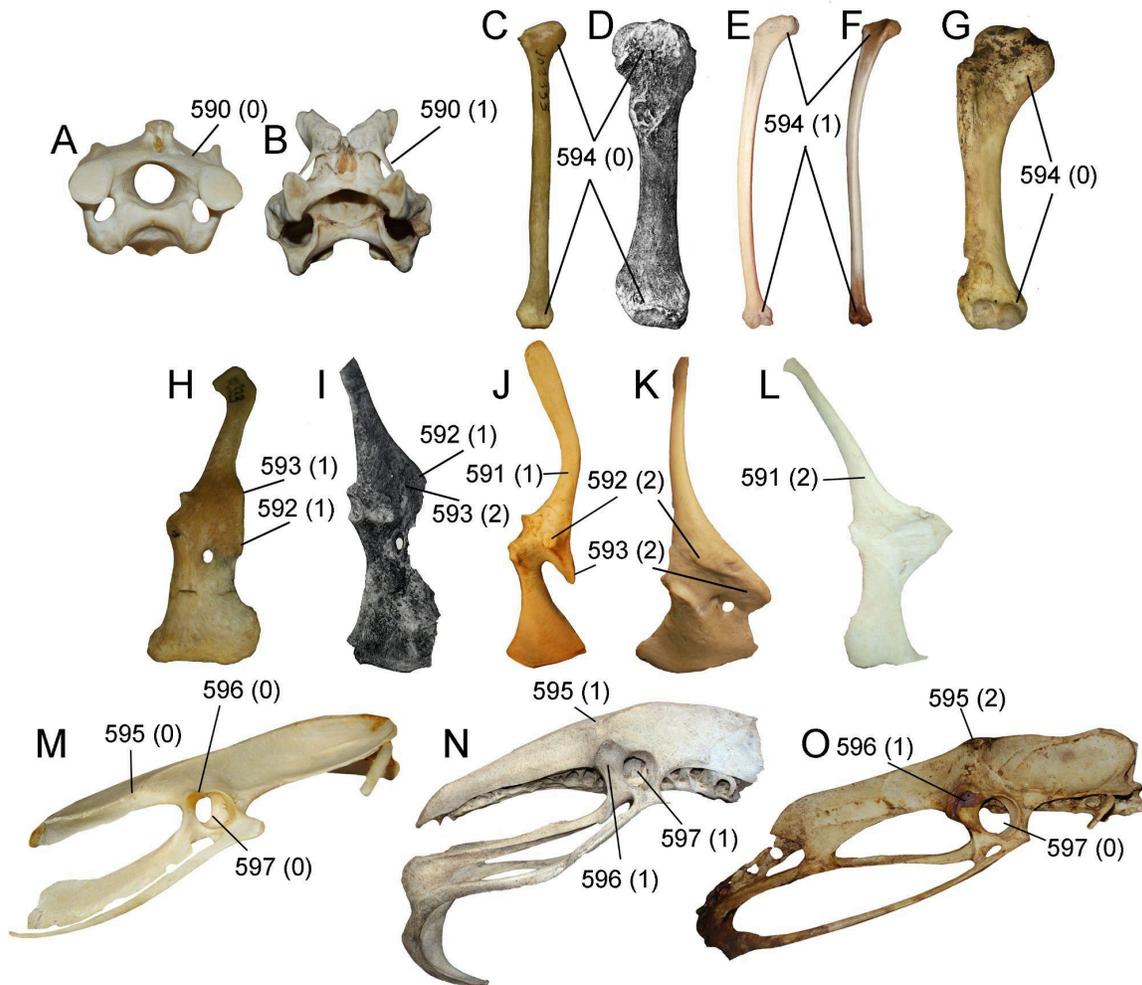
vistas R, lateral; y X, dorsal; S, *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vista lateral. No a escala.



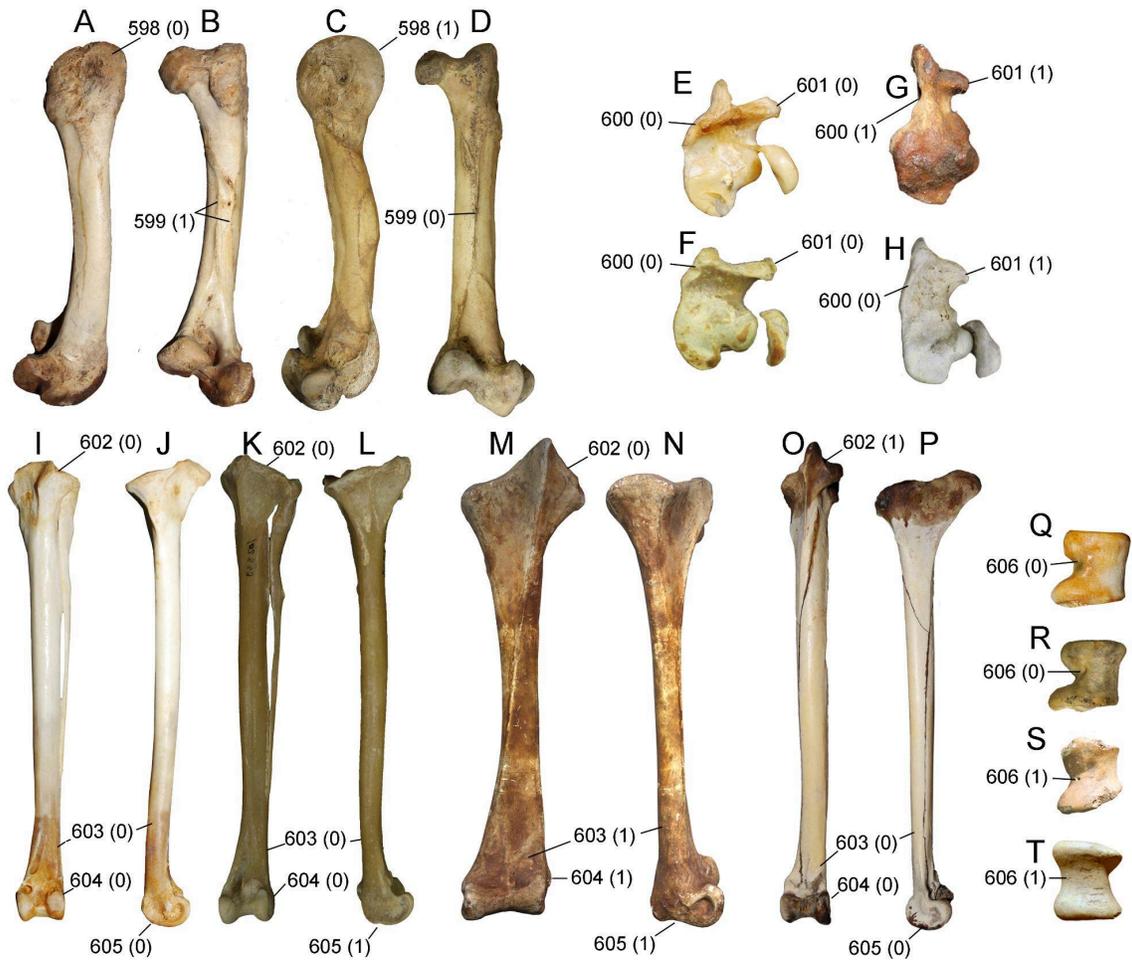
**Figura 5.4:** Caracteres de elementos craneales en vista palatal adicionados en la presente tesis indicados en los cráneos de distintas aves: A, *Chauna torquata* (LACEV S/N), B, *Eudromia elegans* (MACN-Or 27863); C, *Apteryx australis* (LACM-Or 102342); D *Dinornis robustus* (FMNH-PA 35). No a escala.



**Figura 5.5:** Caracteres de elementos craneales en vista palatal adicionados en la presente tesis indicados en los cráneos de distintas aves: A, *Struthio camelus* (MACN-Or 74196); B, *Rhea americana* (MACN-Or 74193); C, *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609); D, *Casuaris casuaris* (LACM-Or 6342). No a escala.

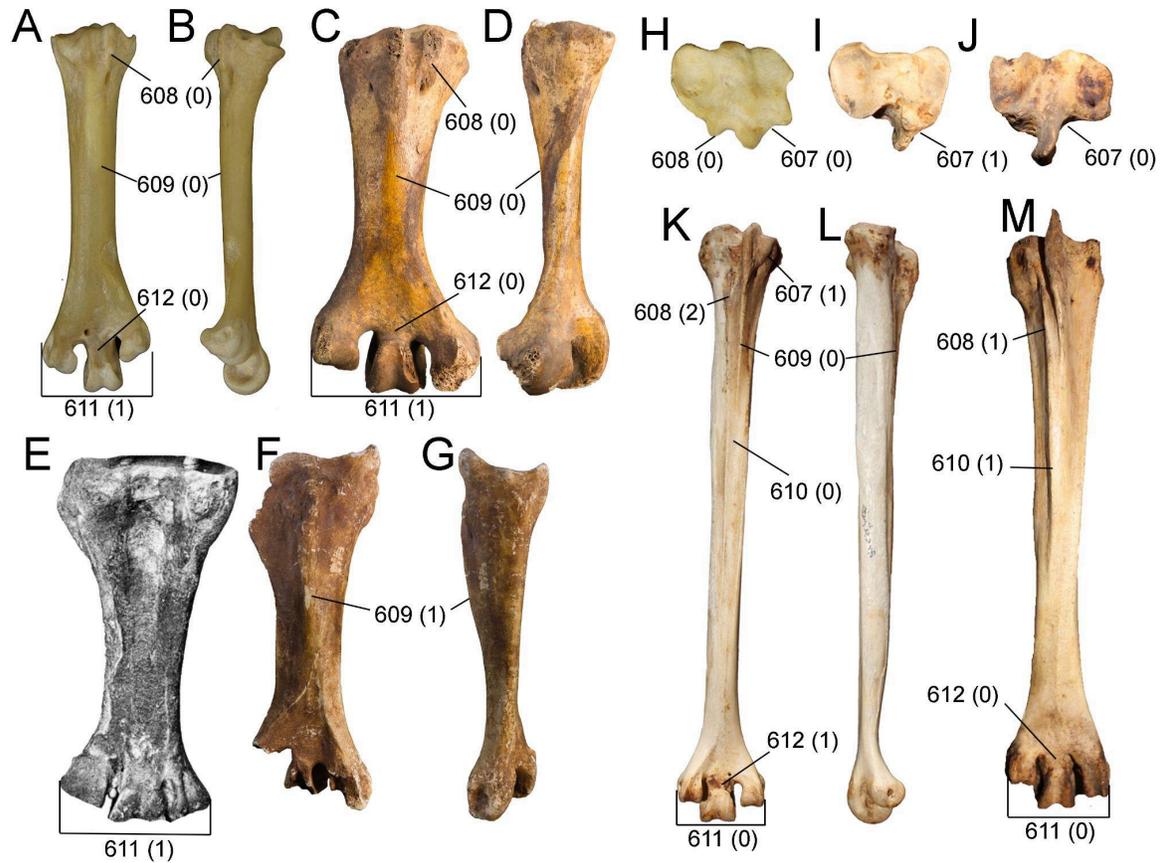


**Figura 5.6:** Caracteres de elementos postcraneales adicionados en la presente tesis indicados en distintas paleognatas: vértebra cervical postaxial en vista craneal de A, *Struthio camelus* (MACN-Or 74248); B, *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609). Húmero en vista craneal de C, *Apteryx australis* (LACM-Or 102342); D, *Aepyornis maximus* (modificado de Monnier, 1913); E, *Struthio camelus* (MACN-Or 74196); F, *Rhea americana* (MACN-Or 17992); G, *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342). Escapulocoracoides en vista lateral de H, *Apteryx australis* (LACM-Or 102342); I, *Mullerornis agilis* (Modificado de Lamberton, 1934); J, *Rhea americana* (MACN-Or 17992); K, *Casuarius Casuarius* (LACM-Or 6342); L, *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609). Pelvis en vista lateral de P, *Eudromia elegans* (MACN-Or 27863); Q, *Struthio camelus* (MACN-Or 74196); R, *Rhea americana* (MACN-Or 17992). No a escala.

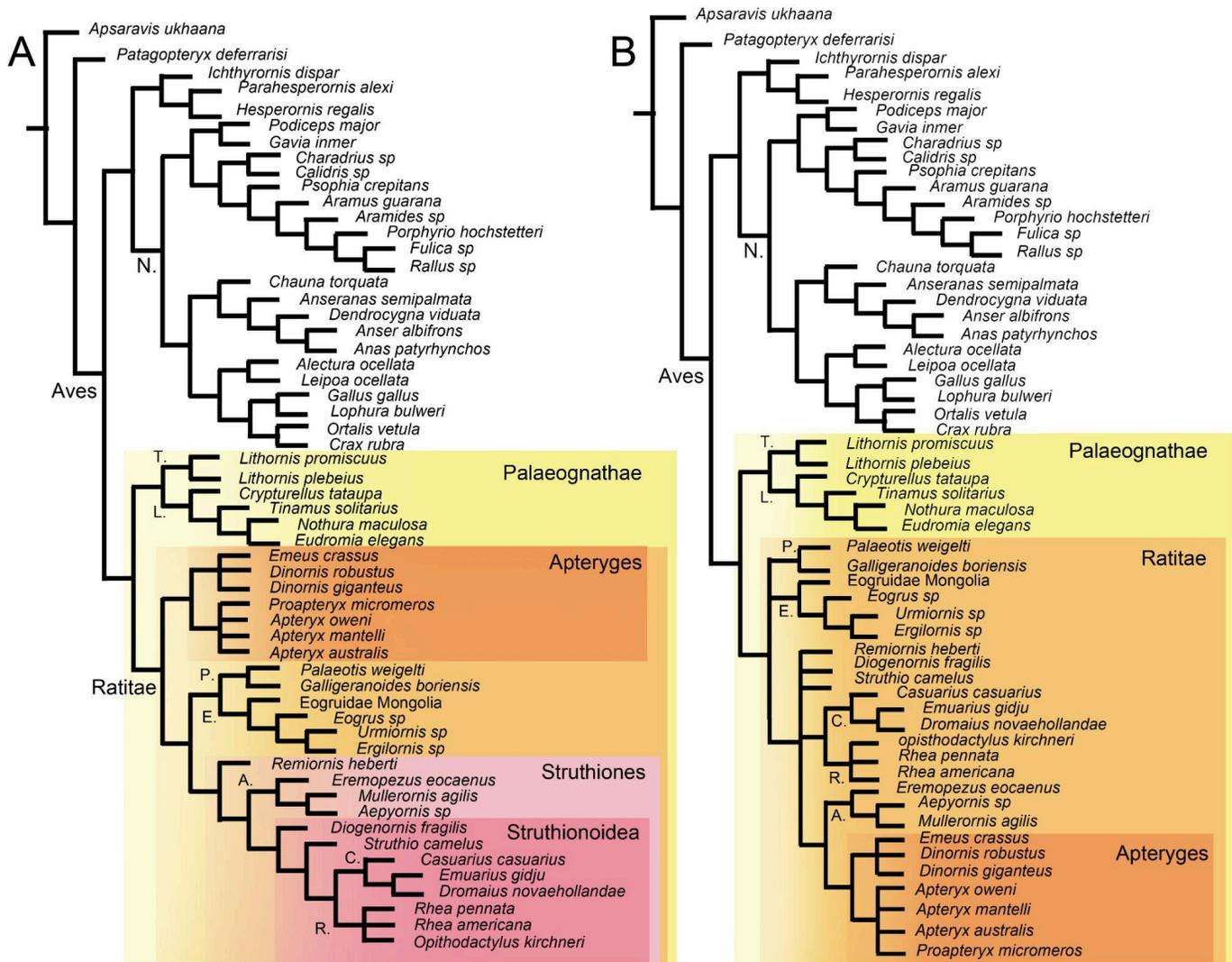


**Figura 5.7:** Caracteres del miembro posterior adicionados en la presente tesis indicados en distintas paleognatas: Fémur de *Rhea americana* (MACN-Or 17992) en vistas: A, lateral; y B, caudal. Fémur de *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342) en vistas: C, lateral; y D, caudal. Tibiotarsos en vista proximal de E, *Eudromia elegans* (MACN-Or 27863); F, *Apterix australis* (LACM-Or 102342); *Rhea americana* (MACN-Or 17992); *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609). Tibiotarso de *Eudromia elegans* (MACN-Or 27863) en vista I, craneal y J, medial. Tibiotarso de *Apterix australis* (LACM-Or 102342) en vista K, craneal y L, medial; *Aepyornis maximus* (MLP-7-67) en vista M, craneal y N, medial. *Rhea americana* (MACN-Or 17992) en vista O, craneal; y P, medial. Tibiotarsos en vista distal

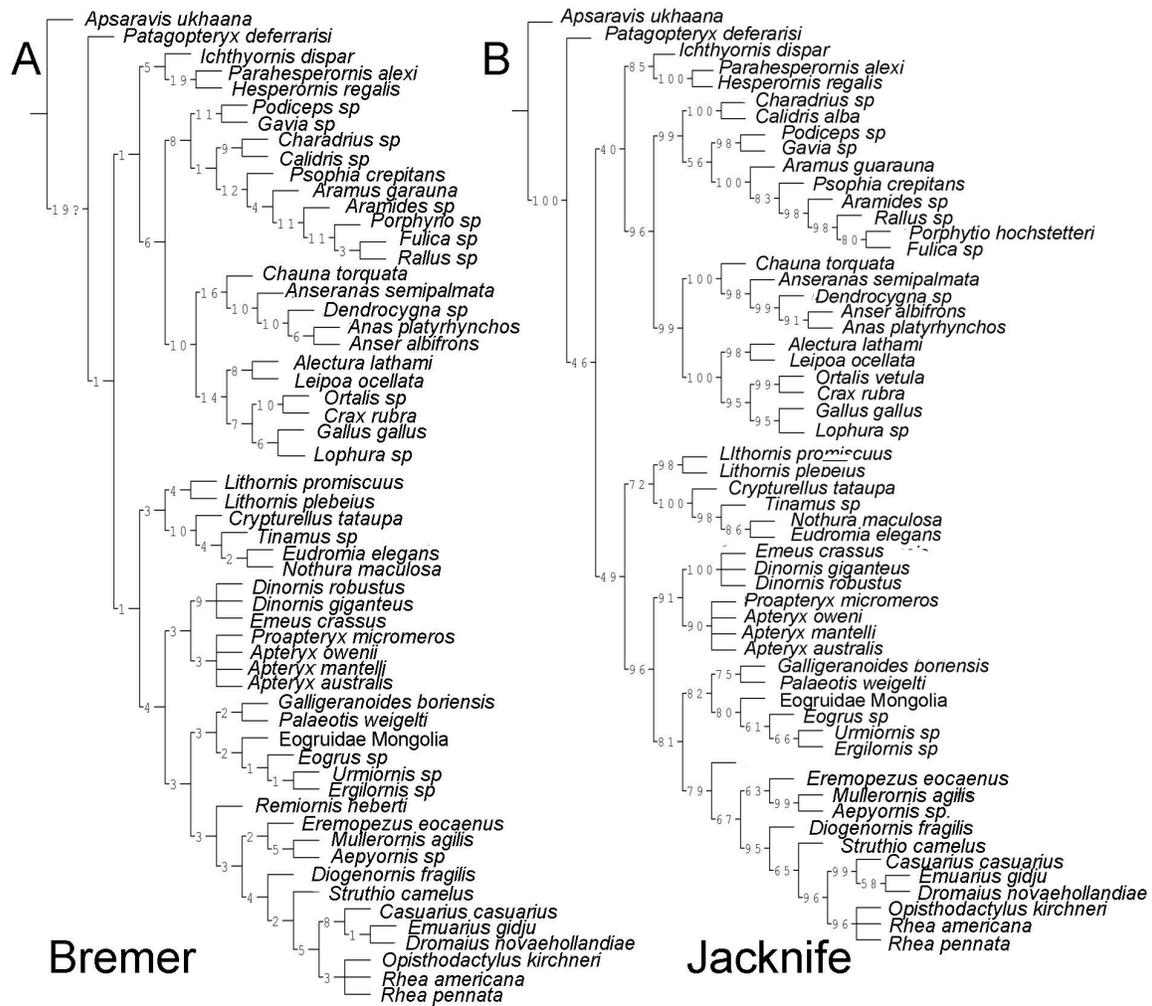
de Q, *Eudromia elegans* (MACN-Or 27863); R, *Apteryx australis* (LACM-Or 102342); S, *Emeus crassus* (MLP-86-VI-16-1); T, *Rhea americana* (MACN-Or 17992). No a escala.



**Figura 5.8:** Caracteres del tarsometatarso adicionados en la presente tesis indicados en distintas paleognatas: *Apteryx australis* (LACM-Or 102342) en vistas A, plantar; B, medial; H, proximal. *Emeus crassus* (MLP-86-VI-16-1) en vistas C, plantar; y D, medial. *Rhea americana* (MACN-Or 17992) en vistas I, proximal; K, plantar; y L, medial. *Casuarius casuarius* (MACN-Or 53568) en vistas J, proximal; y M, plantar. *Aepyornis maximus* en vistas E, dorsal (modificado de Monnier, 1913); F, plantar; y G, medial (MLP-7-67). No a escala.

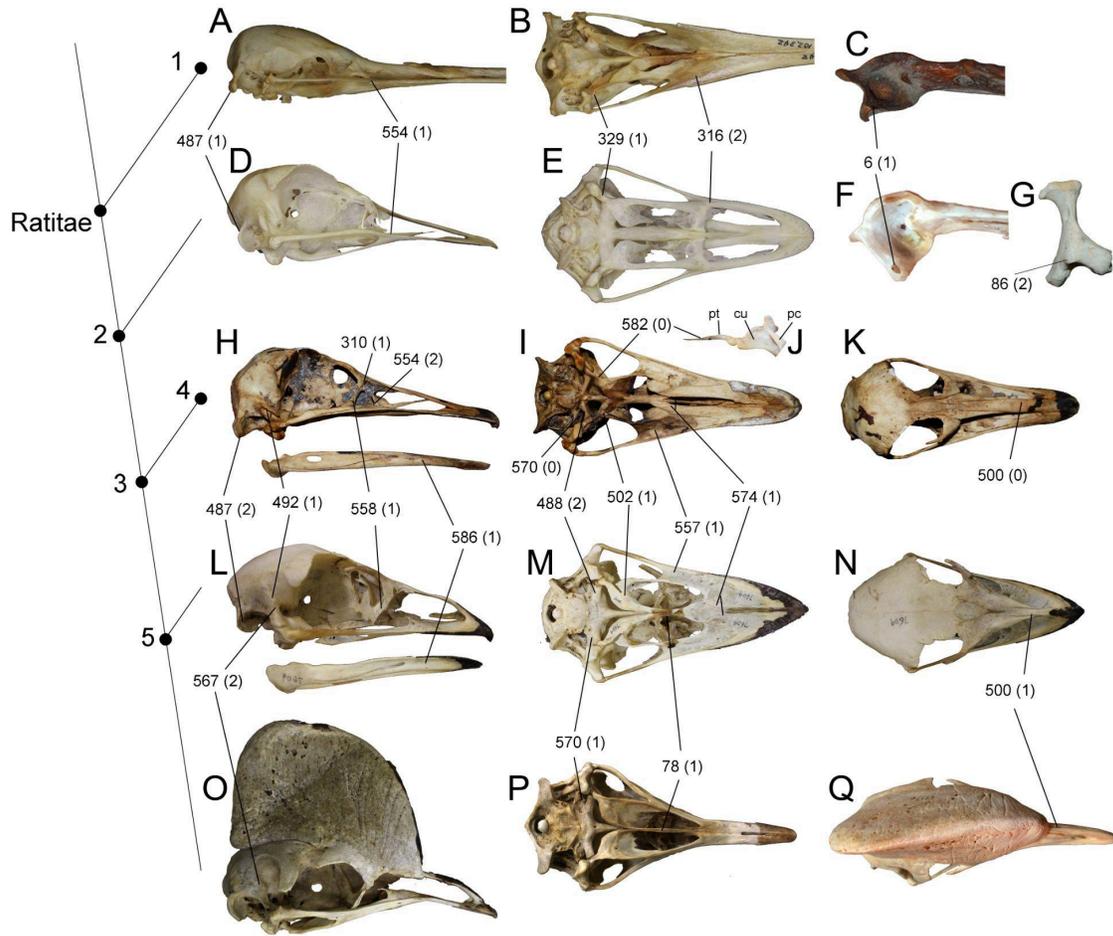


**Figura 6.1:** Topologías resultantes de los análisis filogenéticos realizados, mostrando la distribución de algunos de los clados discutidos en la presente tesis doctoral: A, árbol resultante del análisis filogenético mediante datos morfológicos y del análisis filogenético de evidencia total mediante máxima verosimilitud; B, árbol resultante del análisis filogenético de evidencia total mediante parsimonia. Abreviaturas. A, Aepyornithiformes, C, Casuariiformes; E, Eogruidae; L, Lithornithidae; N, Neognathae, P, Palaeotididae; Rheiformes; T, Tinamidae.

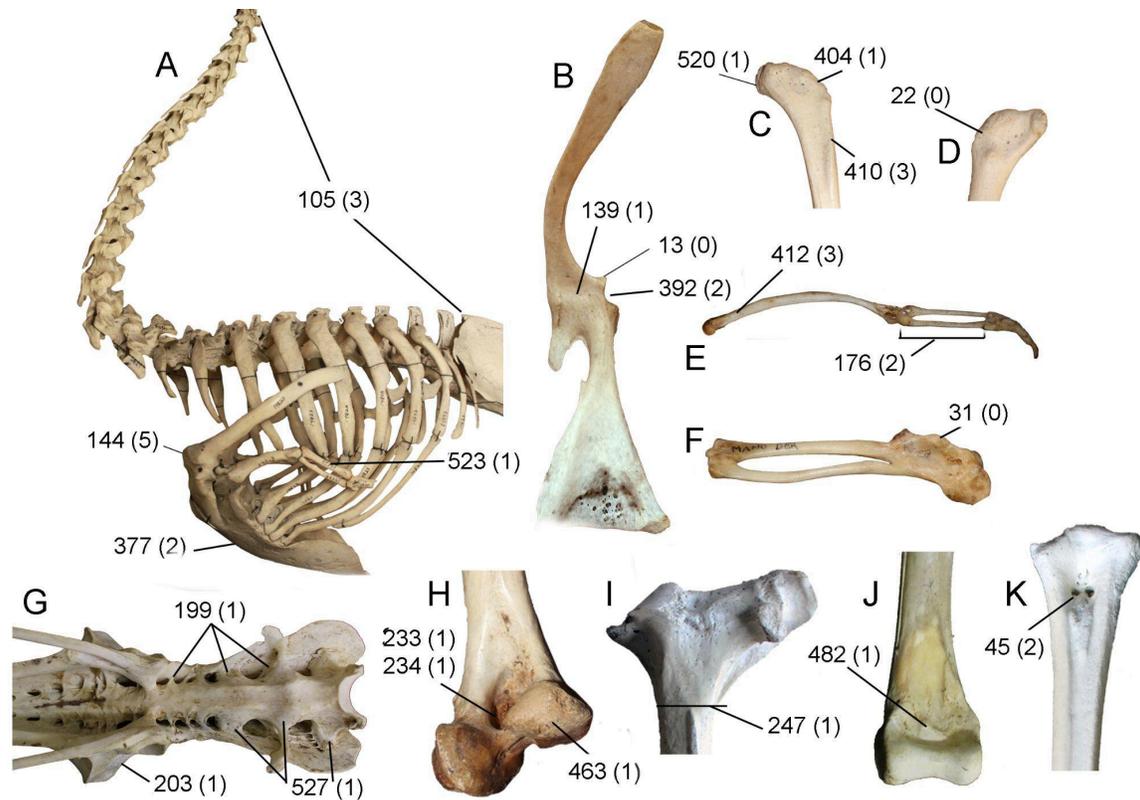


**Figura 6.2:** Soporte de ramas del análisis filogenético utilizando únicamente datos morfológicos por: A, soporte de Bremer; y B, soporte de Jackknife.

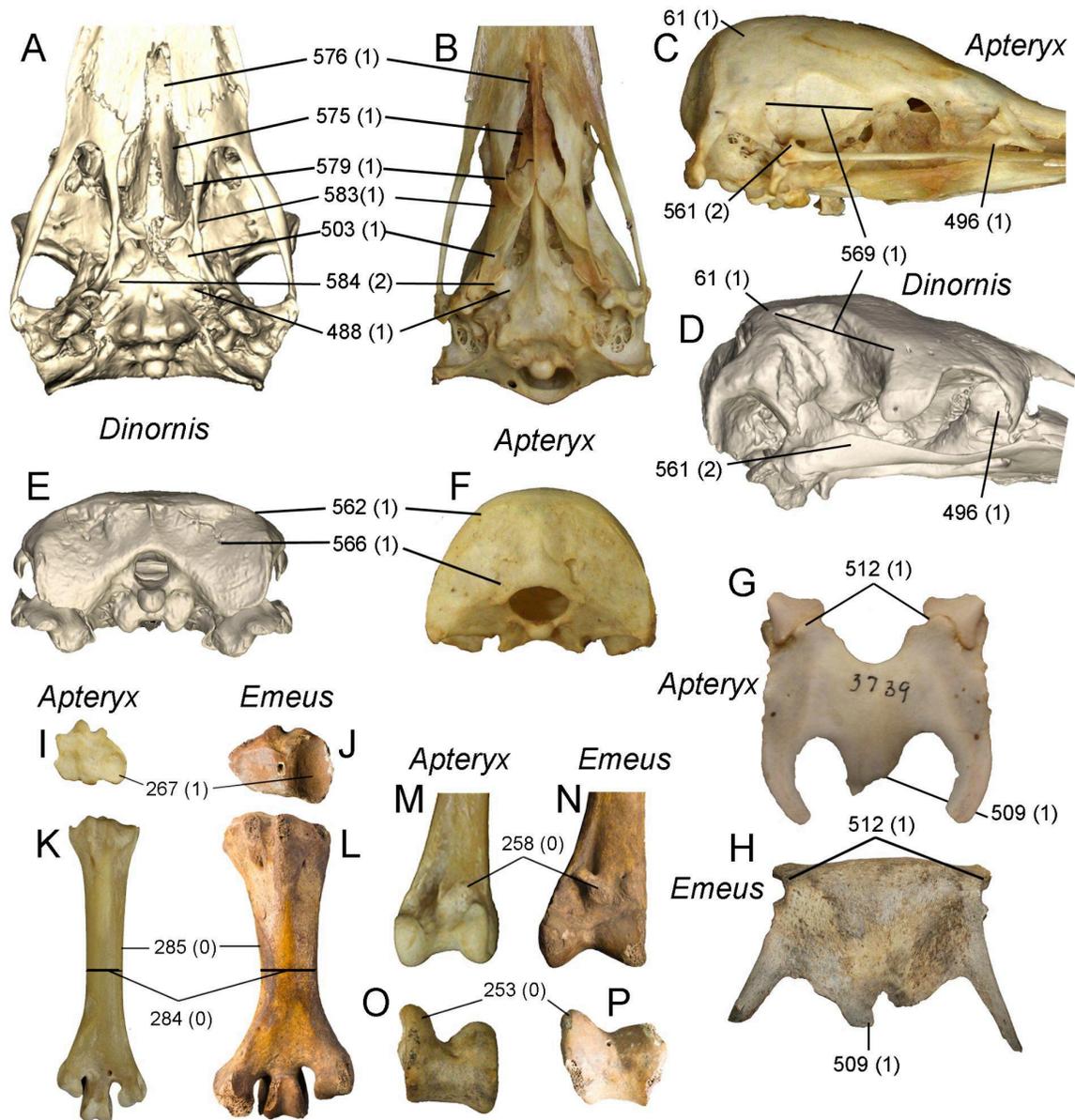




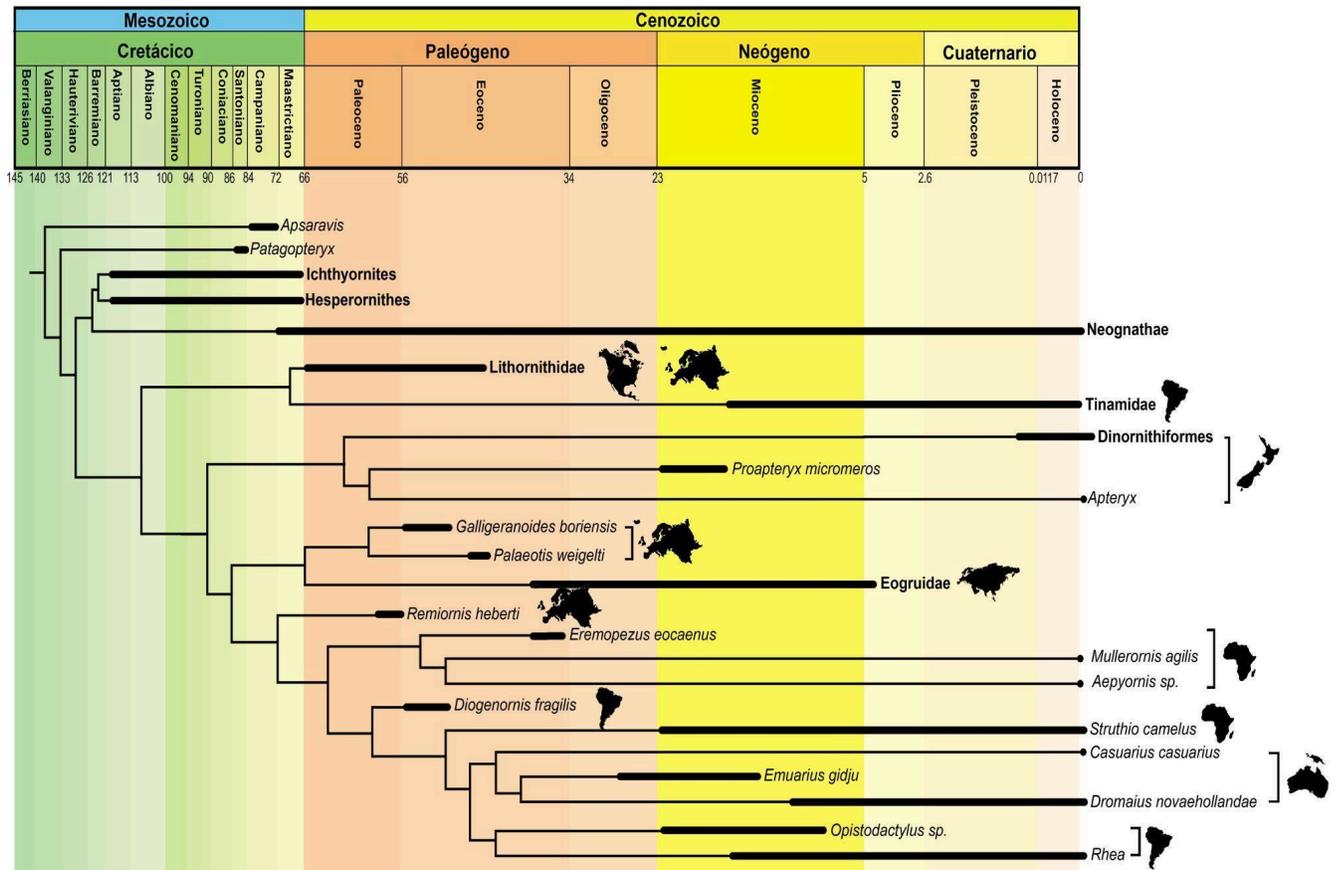
**Figura 7.1:** Caracteres sinapomórficos de diferentes grupos de Ratitae: 1, Apteryges; 2, Struthionioidea; 3, Rheiformes+Casuariiformes; 4, Casuariiformes; 5, Casuariiformes. *Apteryx australis* (LACM-Or 102342) en vistas A, lateral; y B, ventral. C, porción glenoidea de la mandíbula de *Emeus crassus* (MACN-PV 15500). *Struthio camelus* (MACN-Or 74196): cráneo en vistas D, lateral y E, ventral; F, porción glenoidea de la mandíbula; G, cuadrado izquierdo (MLP-Or 1647) en vista caudal. Cráneo de *Rhea americana* (MACN-Or 74193) en vistas H, lateral, I, ventral; y K, dorsal; J, pterigoides en vista ventral. Cráneo de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vistas L, lateral, M, ventral y N, dorsal. Cráneo de *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342) en vistas O, lateral; P, ventral; y Q, dorsal. No a escala.



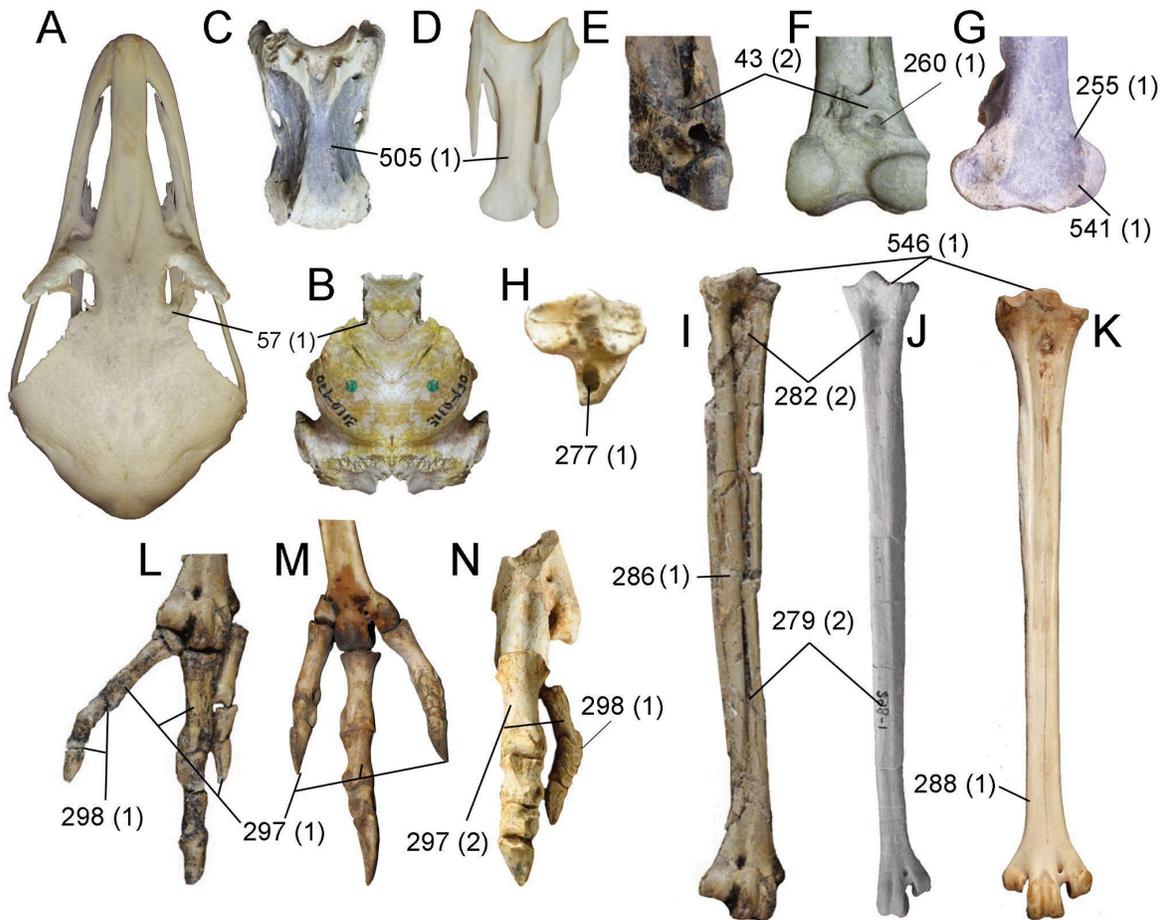
**Figura 7.2:** Caracteres sinapomórficos del postcráneo de Ratitae: A, serie cervical y torso de *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342) en vista lateral izquierda; B, escapulocoracoides derecho de *Rhea americana* (MACN-Or 74193) en vista caudal; extremo proximal del húmero izquierdo de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vistas C, craneal; y D, caudal; E, miembro anterior de *Apteryx mantelli* (MLP-Or 664) en vista lateral; F, carpometacarpo derecho de *Rhea americana* (MACN-Or 74193) en vista ventral; G, parte preacetabular de la pelvis *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vista ventral; H, extremo distal del fémur de *Rhea americana* (MACN-Or 74193) en vista caudal; I, extremo proximal del tibiotarso derecho de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vista lateral; J, extremo distal del tibiotarso derecho de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vista craneal; K, extremo proximal del tarsometatarso de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vista craneal. No a escala.



**Figura 7.3:** Caracteres sinapomórficos de Apteryges: *Dinornis robustus* (FMNH PA 35): cráneo en vistas A, ventral; D, lateral; y E, caudal. *Apteryx australis* (LACM-Or 102342) cráneo en vistas B, ventral; C, lateral; y F, caudal. G, esternón en vista ventral. Tarsometatarso derecho en vistas I, proximal; y K, plantar; M, extremo distal del tibiotarso izquierdo en vista craneal. *Emeus crassus*: H, (MACN-PV S/N) esternón en vista ventral; (MLP-86-VI-16-1) Tarsometatarso derecho en vistas J, proximal; y L, plantar; N, extremo distal del tibiotarso izquierdo en vista craneal. No a escala.

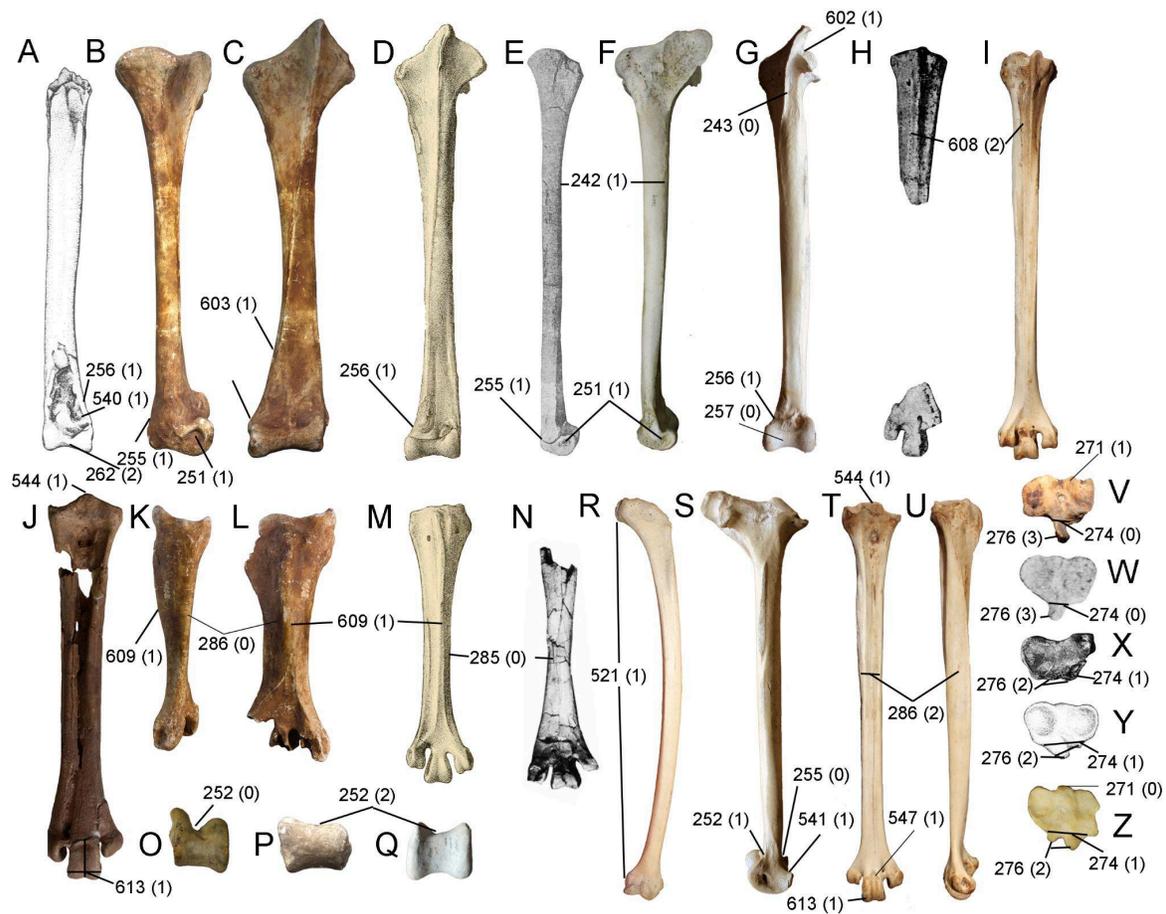


**Figura 7.4:** Árbol resultante de los análisis filogenéticos (morfológico y de evidencia total por máxima verosimilitud) mostrando el biocrón y las distribuciones de los grupos de aves ratites analizados en la presente tesis doctoral. La longitud de las ramas es ilustrativa, no muestra grados de divergencia entre cada taxón.



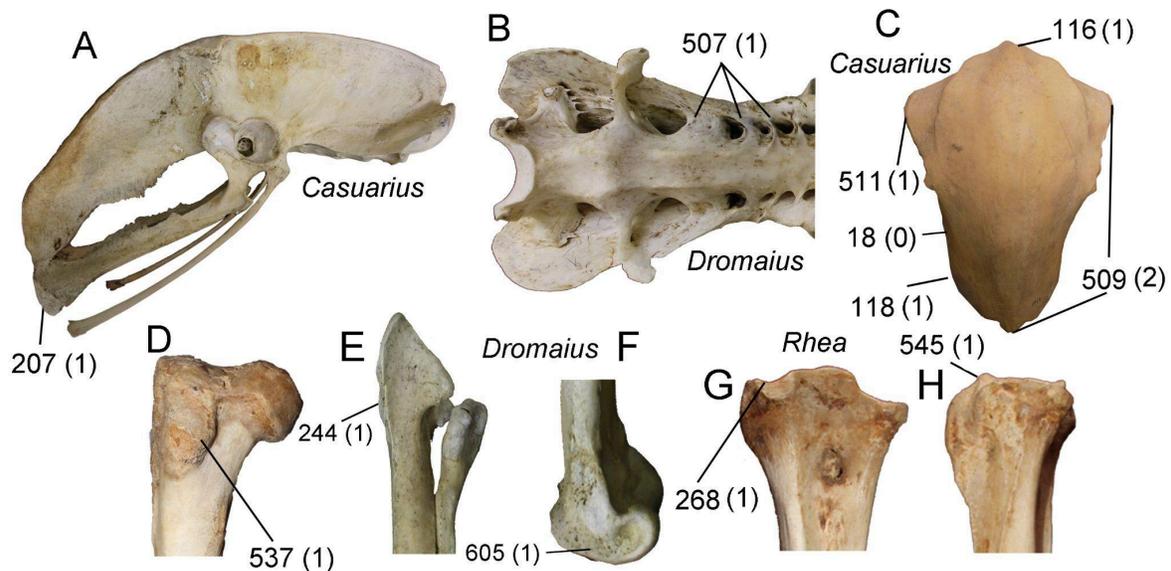
**Figura 7.5:** Caracteres sinapomórficos de diferentes grupos de Ratitae, haciendo énfasis en Palaeotididae y Eogruidae. A, cráneo de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vista dorsal; B, cráneo (reconstruido) de Eogruidae intereminado (PIN 3110-170) en vista dorsal (modificado de Mayr y Zelenkov, 2021); C, vértebra cervical de Eogruidae indeterminado (PIN 3110-1431) en vista ventral (modificado de Mayr y Zelenkov, 2021); D, vértebra cervical de *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vista ventral. Extremo distal del tibiotarso de: E, *Palaotis weigelti* en vista craneal (modificado de Mayr, 2019); F, *Eogrusa aeola* (AMNH 2946) en vista craneal (modificado de Mayr y Zelenkov, 2021); G, Ergilornithinae indeterminado (PIN 3109-260) en vista medial (modificado de Mayr y Zelenkov, 2021). H, Tarsometatarso en vista proximal de *Eogrusa aeola* (AMNH 2937) en

vista craneal (modificado de Mayr y Zelenkov, 2021). Tarsometatarso en vistadorsal de: I, *Palaeotis weigelti* (modificado de Mayr, 2019); J, *Urmiornis ukrainus* (modificado de Mayr y Zelenkov, 2021); K, *Rhea americana* (MACN-Or 17992). Dedos del pie en vista dorsal de L, *Palaeotis weigelti* (modificado de Mayr y Zelenkov, 2021); M, *Rhea americana* (MACN-Or 17992); N, *Sinoergilornis guangheensis* (IVPP V24968) (modificado de Musser et al., 2019). No a escala.

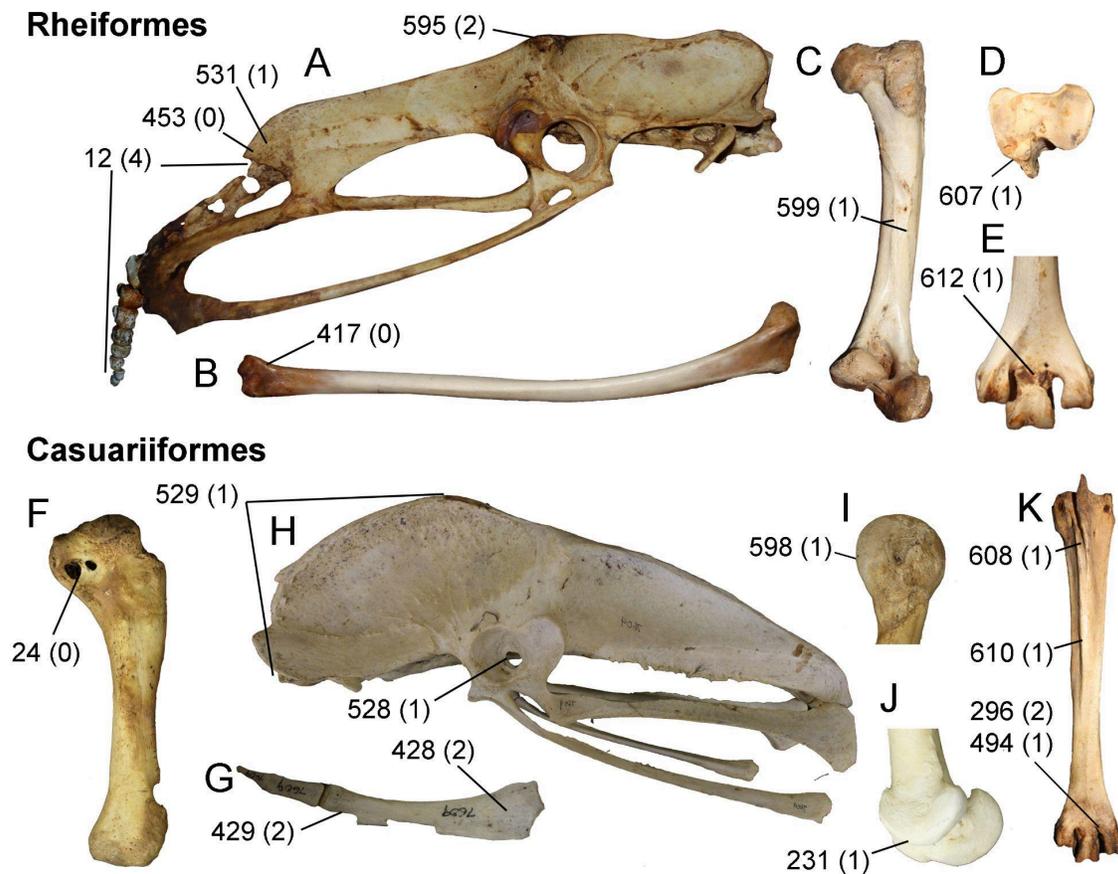


**Figura 7.6:** Caracteres sinapomórficos de diferentes grupos de Struthionidae. Tibiotarsos de: A, *Remiornis heberti* en vista craneal (modificado de Martin, 1992); *Aepyornis maximus* (MLP-7-67) en vistas B, medial; C, craneal ; y P, distal; D, *Mullerornis agilis* en vista craneal (Modificado de Lamberton, 1934); *Diogenornis fragilis* en vista medial (Modificado de Alvarenga, 1983); *Struthio camelus* (MACN-Or 74196) en vistas F, medial; G, craneal ; Q, distal; y S, lateral; O, *Apteryx australis* (LACM-Or 102342) en vista distal.

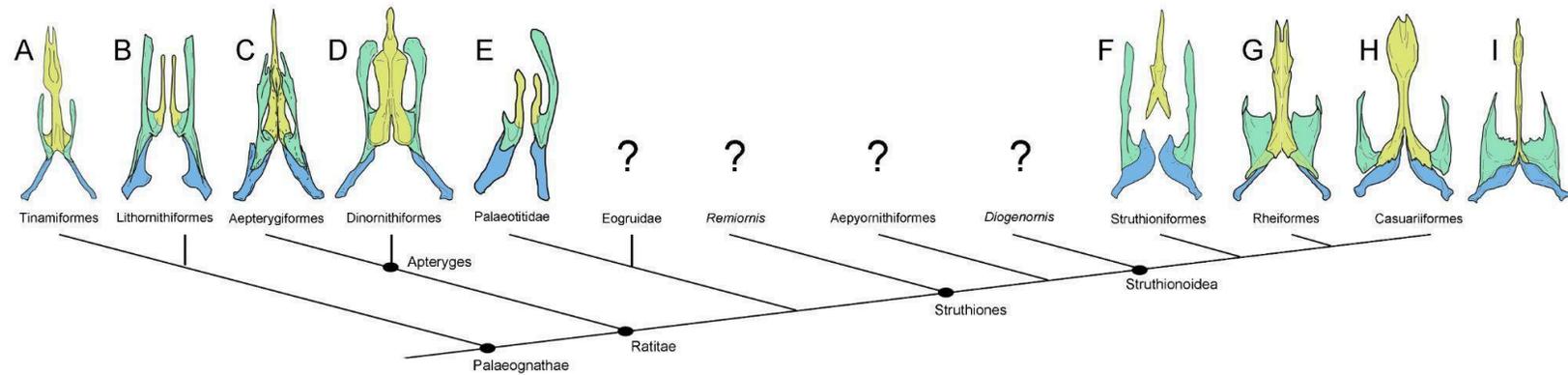
Tarsometatarsos de: *Diogenornis fragilis* en vistas H, plantar; y W, proximal (Modificado de Alvarenga, 1983); *Rhea americana* (MACN-Or 17992) en vistas I, plantar; T, dorsal; y U, medial; *Remiornis heberti* en vista J, dorsal (modificado de Buffetaut, 2020); y Y, proximal (Modificado de Martin, 1992); *Aepyornis maximus* (MLP-7-67) en vistas K, medial; L, plantar; y X, proximal (modificado de Monnier, 1913); M, *Mullerornis agilis* en vista plantar (Modificado de Lamberton, 1934); N, *Eremopezus eocaenus* en vista plantar (Modificado de Rasmussen et al., 2001); Z, *Apteryx australis* (LACM-Or 102342) en vista proximal. R, húmero de *Struthio camelus* (MACN-Or 74248). No a escala.



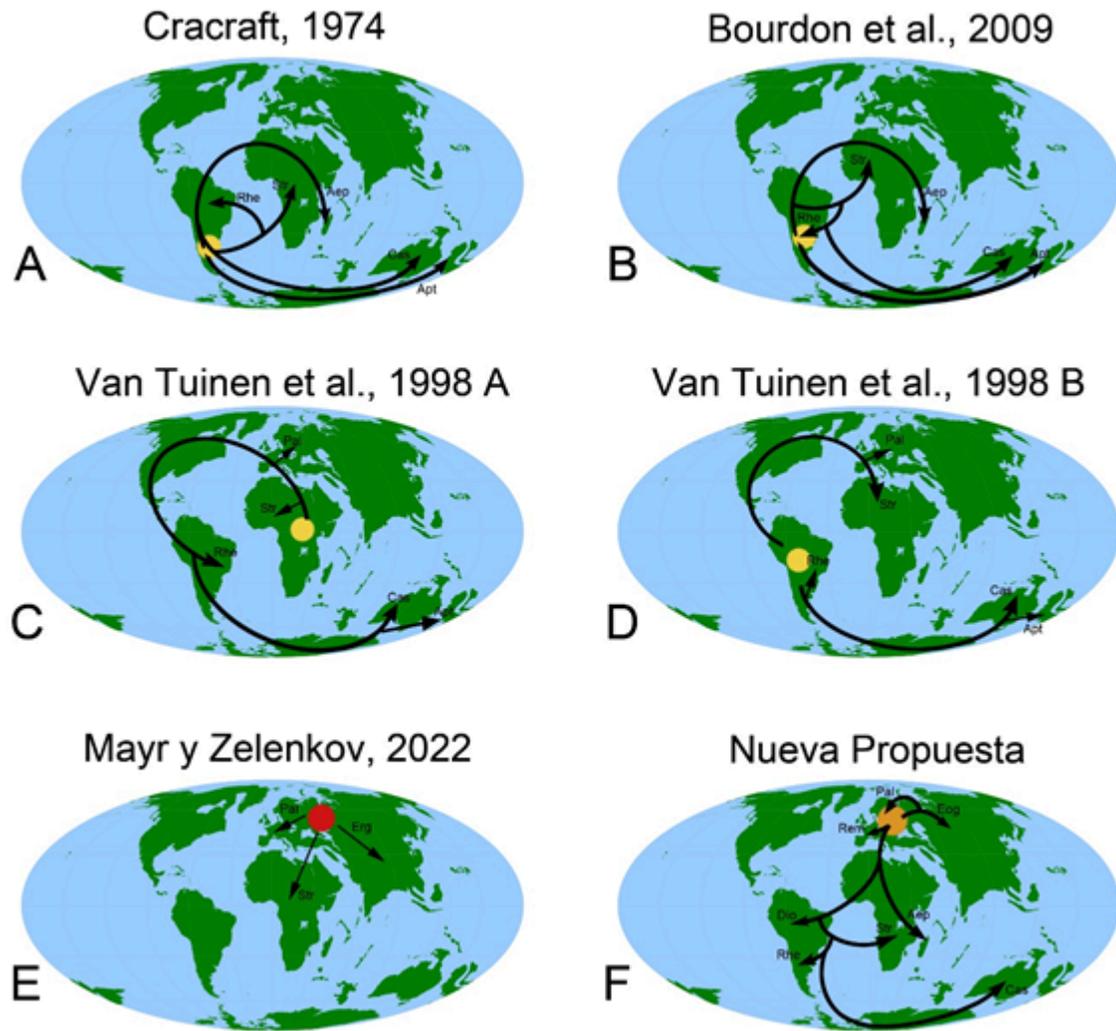
**Figura 7.7:** Caracteres sinapomórficos de diferentes del grupo que incluye Rheiformes y Casuariiformes. A, Pelvis de *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342) en vista lateral derecha; B, parte preacetabular de la pelvis de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vista ventral; C, esternón de *Casuarius casuarius* (LACM-Or 6342) en vista ventral; D, extremo proximal del fémur derecho de *Rhea americana* (MACN-Or 17992) en vista caudal; E, extremo proximal del tibiotarso izquierdo de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vista craneal; F, extremo distal del tibiotarso izquierdo de *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609) en vista medial; G, extremo proximal del tarsometatarso izquierdo de *Rhea americana* (MACN-Or 17992) en vistas G, dorsal; y H, lateral. No a escala.



**Figura 7.8:** Caracteres sinapomórficos de Rheiformes y Casuariiformes. *Rhea americana* (MACN-Or 17992). A, pelvis en vista lateral derecha; B, húmero izquierdo en vista craneal; C, fémur derecho en vista caudal; D, extremo proximal del tarsometatarso derecho; E, extremo distal del tarsometatarso derecho en vista plantar. *Casuaris casuaris*: F, húmero en vista caudal (LACM-Or 6342); I, extremo proximal del fémur izquierdo en vista lateral; K, tarsometatarso derecho en vista plantar (MACN-Or 53568). *Dromaius novaehollandiae* (LACM-Or 7609): G, carpometacarpo en vista palmar; H, pelvis en vista lateral izquierda; J, fémur derecho en vista medial. No a escala.



**Figura 7.9:** Diferentes anatomías del paladar a la luz del esquema filogenético presentado en la presente tesis. El vómer se indica en color amarillo, el palatino en verde y el pterigoides en azul. A, *Eudromia elegans*; B, *Lithornis plebeius* (modificado de Bourdon et al. 2015); C, *Apteryx mantelli*; D, *Dinornis robustus*; E, *Palaeotis weigelti* (modificado de Mayr, 2014); F, *Struthio camelus*; G, *Rhea americana*; *Dromaius novaehollandae*; I, *Casuaris casuaris*. Aquellos taxones de los que se desconoce el paladar apropiadamente se figuran con un signo de pregunt



**Figura 7.10:** Diferentes hipótesis paleobiogeográficas propuestas por autores previos (A-E) y la aproximada en la presente tesis (F). El círculo amarillo (A-D) representa el área de origen propuesta para Ratitae; el círculo naranja representa el área de origen propuesta para el clado que incluye a ((Palaeotididae+Eogruidae)+Struthionones) (F); y el círculo rojo representa el área de origen propuesta para el clado que incluye Palaeotididae+Eogruidae+Struthioniformes (E). Cabe aclarar que las flechas no indican la dirección de los eventos dispersivos y son utilizadas exclusivamente a modo explicativo de las diferentes hipótesis paleobiogeográficas.

## 2. LISTA DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

1. Dientes maxilares: presentes (0); ausentes (1) (carácter 7 de O'Connor et al., 2021).
2. Contacto entre palatino y pterigoideo: contacto largo, superpuesto craneocaudalmente (0); contacto corto, principalmente dorsoventral (1) (carácter 14 de O'Connor et al., 2021).
3. Proceso orbital del cuadrado (rama pterigoideo): ancho (0); afilado y puntiagudo (1) (carácter 25 de O'Connor et al., 2021).
4. Extremo distal del cuadrado: con dos cóndilos alineados transversalmente (0); con un patrón condilar triangular, generalmente compuesto por tres cóndilos distintos (1) (carácter 29 de O'Connor et al., 2021).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Ichthyornis* propuesta en O'Connor et al. (2021) de ? a 0 en base a que el extremo mandibular del cuadrado de *Ichthyornis* exhibe una anatomía bicondilar, como fue publicado por Clarke (2004), Field et al. (2018) y Torres et al. (2021)

5. Dientes mandibulares: presente (0); ausente (1) (carácter 34 de O'Connor et al., 2021).
6. Neumaticidad en el articular: ausente (0); presente (1) (carácter 47 de O'Connor et al., 2021).
7. Superficie ventral en forma de quilla del centro cervical: ausente (0); presente (1) (carácter 54 de O'Connor et al., 2021).
8. Procesos ventrales prominentes (50% o más de la altura de la superficie articular craneal del centro) de las vértebras cervicotorácicas: ausente (0); presente (1) (carácter 55 de O'Connor et al., 2021).
9. Lateral del centro vertebral torácico: sin excavar o débilmente excavado (0); profundamente excavado por un surco (1); excavado por una amplia fosa (2), cuerpo con forámenes neumáticos (3) (modificado de los caracteres 61 de O'Connor et al., 2021 y 71 de Worthy et al., 2017).
10. Número de vértebras anquilosadas formando el sinsacro: menos de 7 (0); 7 (1); 8 (2); 9 (3); 10 (4); 11 o más (5); 15 o más (6) (carácter 64 de O'Connor et al., 2021). (Ordenado).
11. Grado de fusión de las vértebras caudales distales: fusión ausente (0); pocas vértebras parcialmente anquilosadas (los elementos intermedios son bien discernibles) (1); vértebras completamente fusionadas en un pigóstilo (2) (carácter 69 de O'Connor et al., 2021). (Ordenado).
12. Recuento de vértebras caudales libres: más de 35 (0); 35-26 (1); 25 - 20 (2); 19-9 (3); 8 o menos (4) (carácter 70 de O'Connor et al., 2021). (Ordenado).
13. Escápula: articulada en el extremo omal (proximal) del coracoides (0); caudal al extremo omal (1) (carácter 84 de O'Connor et al., 2021).

14. Fosa ancha y profunda en la superficie dorsal de la coracoides (fosa coracoidea dorsal): ausente (0); presente (1) (carácter 91 de O'Connor et al., 2021).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Ichthyornis* propuesta en O'Connor et al. (2021) de 0 a 1, en base a los materiales publicados por Benito et al. (2022), donde se observa una fosa coracoidea bien desarrollada.

15. Coracoides, esquina esternolateral: sin expandir (0); expandido (1); proceso lateral subcuadrado y bien desarrollado (proceso esternocoracoidal) (2); presente y con una proyección omal distinta (en forma de gancho) (3) (carácter 95 de O'Connor et al., 2021).
16. Escápula, longitud: más corta que el húmero (0); tanto o más larga que el húmero (1) (carácter 97 de O'Connor et al., 2021).
17. Carina esternal: cerca del borde craneal del esternón o proyectándose cranealmente desde él (0); sin llegar al borde craneal del esternón (1) (carácter 110 de O'Connor et al., 2021).
18. Esternón, margen caudal, número de trabéculas caudales emparejadas: ninguna (0); uno (1); dos (2) (carácter 111 de O'Connor et al., 2021).
19. Esternón, trabécula más externa, forma: su extremo termina craneal al extremo caudal del esternón (0); su extremo termina en el extremo caudal del esternón o se acercan a él (1); su extremo se extiende caudalmente más allá de la terminación de la línea media esternal (2) (carácter 112 de O'Connor et al., 2021).
20. Línea media esternal, extremo caudal: forma de W roma (0); en forma de V (1); proyección alargada de márgenes subparalelos (apófisis xifoides) (2); plano (3); redondeado (4) (carácter 118 de O'Connor et al., 2021).
21. Extremos proximal y distal del húmero: en diferente plano, mostrando una torsión respecto al eje mayor del hueso (0); expandidos casi en el mismo plano (1) (carácter 121 de O'Connor et al., 2021).
22. Húmero con surco ligamentario transverso bien definido: ausente (0); presente (1) (carácter 125 de O'Connor et al., 2021).
23. Húmero, tubérculo ventral, separado de la cabeza humeral por una incisión capital profunda: ausente (0); presente (1) (carácter 126 de O'Connor et al., 2021).
24. Excavación en la esquina caudoventral del extremo proximal del húmero: ausente o rudimentaria (0); bien desarrollado (1) (carácter 127 de O'Connor et al., 2021).

25. Húmero, extremo distal de la cresta bicipital, fosa en forma de fosa para inserción muscular: ausente (0); craneodistal en la cresta bicipital (1); directamente ventrodistal en el extremo de la cresta bicipital (2); caudodistal, variablemente desarrollado como fosa (3) (carácter 132 de O'Connor et al., 2021).
26. Húmero, surco m. humerotricipitalis: ausente (0); presente como una depresión ventral bien desarrollada contigua a la fosa del olécranon (1) (carácter 138 de O'Connor et al., 2021).
27. Cresta semilunar en el cóndilo dorsal de la ulna: ausente (0); presente (1) (carácter 150 de O'Connor et al., 2021).
28. Carpometacarpo, superficie ventral proximal: plana (0); proyección ventral elevada contigua al metacarpal menor (1); el proceso pisiforme forma una proyección en forma de clavija (2) (carácter 156 de O'Connor et al., 2021).
29. Carpometacarpo, superficie ventral, fosa supratroclear que excava profundamente la superficie proximal del proceso pisiforme: ausente (0); presente (1) (carácter 157 de O'Connor et al., 2021).
30. Metacarpal alular, redondeado (I): ausente (0); presente (1) (carácter 158 de O'Connor et al., 2021).
31. Metacarpal alular (I), proceso extensor: ausente, sin proceso muscular proyectado craneoproximalmente (0); presente, el extremo del proceso extensor sobrepasa la faceta articular distal de la falange 1 en extensión craneal (1); el extremo del proceso extensor supera notablemente la faceta articular proximal en aproximadamente la mitad del ancho de la faceta articular, formando un bulto pronunciado (2); el extremo del proceso extensor supera notablemente la faceta articular en aproximadamente el ancho de la faceta, produciendo una protuberancia pronunciada (3) (carácter 159 de O'Connor et al., 2021). (Ordenado).
32. Metacarpal alular (I), articulación distal con falange I: gínglimoide (0); plana (1); en forma de bola (2) (carácter 160 de O'Connor et al., 2021).
33. Metacarpal III, diámetro craneocaudal en relación al diámetro craneocaudal del metacarpal II: aproximadamente igual o mayor al 50% (0); menos del 50 % (1) (carácter 161 de O'Connor et al., 2021).
34. Espacio intermetacarpal: ausente o muy estrecho (0); al menos tan ancho como el ancho máximo del eje del metacarpal menor (III) (1) (carácter 164 de O'Connor et al., 2021).
35. Metacarpal menor (III) que se proyecta distalmente más que el metacarpal mayor (II): ausente (0); presente (1) (carácter 167 de O'Connor et al., 2021).

36. Índice inter-miembro = (longitud del húmero + ulna)/(longitud del fémur + tibiotarso): menos de 0,7, (no volador) (0); entre 0,7 y 0,9 (1); entre 0,9 y 1,1 (2); superior a 1,1 (3) (carácter 177 de O'Connor et al., 2021).
37. Ilión preacetabular: línea media abierta o con conexión cartilaginosa (0); margen dorsal coosificado de los “canales iliosinsacros” (1) (carácter 181 de O'Connor et al., 2021).
38. Proceso postacetabular poco profundo, menos del 50% de la profundidad del ala preacetabular: ausente (0); presente (1) (carácter 186 de O'Connor et al., 2021).
39. Isquion con proceso proximodorsal (o proximocaudal): ausente (0); presente (1) (carácter 191 de O'Connor et al., 2021).
40. Trocánter menor femoral: separado del trocánter mayor (0); fusionado al trocánter mayor, formando una cresta trocántérica con un borde lateralmente curvado (1); fusionado al trocánter mayor, formando una cresta trocántérica, con un borde aplanado (2) (carácter 201 de O'Connor et al., 2021).
41. Fémur, surco rotular: ausente (0); presente como una extensión continua sobre el eje distal (1); presente y separado del eje por una ligera cresta, dándole una apariencia de bolsillo (2) (carácter 204 de O'Connor et al., 2021).
42. Tibiotarso, superficie articular proximal: plana (0); inclinada de modo que el margen medial queda elevado con respecto al margen lateral (1) (carácter 211 de O'Connor et al., 2021).
43. Canal extensor del tibiotarso: ausente (0); presente como un surco emarginado (1); surco con un puente supratendinal osificado (2) (carácter 214 de O'Connor et al., 2021). (Ordenado).
44. Cóndilos tibiotarsales, ancho mediolateral: cóndilo medial más ancho (0); aproximadamente iguales (1); cóndilo lateral más ancho (2) (carácter 216 de O'Connor et al., 2021). (Ordenado).
45. Foramen vascular proximal del tarsometatarso: ausente (0); uno entre los Metatarsales III y IV (1); dos (2) (carácter 226 de O'Connor et al., 2021).
46. Posición relativa de las trócleas metatarsianas: tróclea III más distal que las trócleas II y IV (0); tróclea III al mismo nivel que la tróclea IV, ambas más distales que la tróclea II (1); tróclea III al mismo nivel que las trócleas II y IV (2); extensión distal de la tróclea III intermedia a la tróclea IV y II donde la tróclea IV se proyecta más distalmente (3) (carácter 235 de O'Connor et al., 2021).
47. Tarsometatarso distal, tróclea en vista distal: alineado en un solo plano (0); metatarso II levemente desplazado plantarmente con respecto a III y IV (1); metatarso II fuertemente desplazado plantarmente con respecto a III y IV, de modo que hay poca o ninguna superposición en la vista medial (2) (carácter 237 de O'Connor et al., 2021).

48. Premaxilar, longitud relativa a la bóveda craneana: más largo (0); igual a la longitud de la bóveda craneana (1); más corto que la longitud de la bóveda craneana (2) (carácter 1 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
49. Premaxilar, longitud de la apertura nasal en comparación con el ancho de la bisagra craneofacial, que en los paleognatos se interpreta como el lado rostral del lagrimal: largo, mayor que el ancho de la bisagra craneofacial (0); intermedia, aproximadamente igual al ancho de la bisagra craneofacial (1); más corta que el ancho de la bisagra craneofacial (2) (carácter 2 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
50. Premaxilla: lados divergentes caudalmente (0); espátulada (1). (carácter 3 de Worthy et al., 2017).
51. Premaxilar, sección rostral curvada ventralmente de modo que el perfil ventral se curva hacia abajo: sí (por ej. *Anseranas*) (0); no, margen ventral recto (1) (carácter 4 de Worthy et al., 2017).
52. Premaxilar, con el culmen formando una cresta amplia y aplanada distinta que se extiende hasta la punta definida por surcos laterales, con una estructura paralela ventralmente en la mandíbula: sí (0); no (1) (carácter 5 de Worthy et al., 2017).
53. Pico superior, láminas para alimentación por filtración: ausentes (0); vestigiales (1), bien desarrolladas (2) (carácter 6 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
54. Premaxila, superficie palatina, fusión de los procesos maxilopalatinos: no fusionados medialmente, fenestra ventromedialis abierta caudalmente (por ej. Galliformes) (0); fusionados medialmente pero de forma incompleta, es decir, paladar directamente desmognato, que encierra caudalmente la fenestra ventromedial alargada (por ej., *Anseranas*, anátidos) (1); fusionados medialmente y completamente, sin fenestras en el paladar (2) (carácter 7 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
55. Cráneo, zona flexora craniofacial: zona ausente o indistinta, sin surco transverso, superposición del proceso frontal del premaxilar y frontales y os nasales continuos sobre la zona (por. ej. paleognatos) (0); zona bien desarrollada presente marcada por surcos transversos, nasales y zona cruzada del proceso frontal (por. ej. *Anseranas*) (1); zona flexoria formando una bisagra (2) (carácter 8 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
56. Cráneo, lacrimal, sinostosis con el frontal y el nasal: ausente (0); presente pero restringida al área caudal de la bisagra craneofacial (1); presente, adyacente al nasal, rostral a la articulación craneofacial y fusionado caudal a esta (2) (carácter 9 de Worthy et al., 2017)
57. Cráneo, frontal, superficie dorsal, fossa glandulae nasalis (impresiones de glándulas de sal): ausente (0); presente, típicamente lateral (1) (carácter 11 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Tinamus* y *Struthio camelus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a lo expuesto por Mayr y Zelenkov (2022) y a la observación de primera mano de material óseo (Fig. 4.1.4).

58. Cráneo, lacrimal, proceso orbital: ausente, (por ej. *Leipoa*) (0); dorsoventralmente corto, subcónico (1); dorsoventralmente largo (2) (carácter 12 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
59. Cráneo, complejo lacrimal – ectetmoides: ectetmoides no osificado, o solo una cresta incipiente dorsalmente debajo de las nasales (0); ectetmoides osificado y pequeño, no fusionado con lacrimal (1); ectetmoides osificado y grande, fusionado con el complejo lacrimal-ectetmoides formando un complejo lagrimal-ectetmoideo (por. ej., *Malacorhynchus*) (2) (carácter 13 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
60. Cráneo, superficie interorbital, depresión frontal: ausente (0); surco alargado y poco profundo, que se extiende de forma variable hasta el área entre los lacrimales o a través del área interorbitaria (1); marcada concavidad que se extiende desde entre las lacrimales a través del área interorbitaria (2) (carácter 14 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Tinamus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a la observación de primera mano del material óseo.

61. Cráneo, sutura fronto-parietal: abierta (0); cerrada(1) (carácter 15 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio* y *Dromaius novaehollandiae* propuesta por Worthy et al. (2021) de 0 a 2, en base a la observación de primera mano de material óseo (Fig. 4.1.4, 6).

62. Cráneo, proceso cigomático, aponeurosis cigomática: sin osificar (0); osificada, y a menudo se extiende hacia o converge con proceso postorbital, pero separada en su base por la impresión del *m. adductoris mandibulae externus pars coronoidea* en la parte lateral del cráneo en adultos (1); osificada, y se fusiona con proceso postorbital en toda su longitud (2) (carácter 18 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
63. Cráneo, impresión del *m. adductoris mandibulae externus pars coronoidea et pars articularis* (ver, Zusi y Livezey (2000), ambos presentes lateralmente en el cráneo, pequeños: sí (por. ej. *Leipoa*) (0); no, solo pars articularis presente lateralmente en el cráneo con pars coronoidea restringida a la superficie medial del proceso postorbital (por ej. Anseriformes) (1) (carácter 19 de Worthy et al., 2017).
64. Cráneo, receso timpánico (=cavidad timpánica), pestaña lateral del ala paraesfenoidal o una proyección lateral de la lámina paraesfenoidal, y conexiones caudales con el proceso paroccipital del exoccipital: receso timpánico no limitado ventralmente por proyección lateral del ala paraesfenoidal (0); receso timpánico limitado ventralmente por proyección lateral del ala paraesfenoidal que se une caudalmente al proceso. paroccipital lateral a la fosa parabasal (1). (carácter 20 de Worthy et al., 2017)

65. Cráneo, tuba auditiva communis, separación de las ostia (Livezey y Zusi 2006: char. 126): muy separadas (0); cerca de la línea media del cráneo que se abre hacia el ostium pharyngeale o la tuba auditiva communis (1) (carácter 22 de Worthy et al., 2017).
66. Cráneo, lámina paraesfenoidal inflada ventralmente debajo de la tuba auditiva communis y el ostium pharyngeale, con foramen asociado al rami palatinus et sphenomaxilaris, redondeada y ancha: no (0); si (1) (carácter 24 de Worthy et al., 2017).
67. Cráneo, lámina paraesfenoidal, desarrollo de tubérculos basilares: ausentes (0); presentes (1); presentes y notoriamente prominentes (2) (modificado del carácter 12 de Bourdon et al., 2009 y el carácter 25 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Este carácter es producto de la fusión de los caracteres 12 de Bourdon et al. (2009) y el carácter 25 de Worthy et al. (2017) Se cambia la codificación de *Tinamus*, *Struthio camelus* y *Dromaius novaehollandiae* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a la observación de primera mano de materiales óseos. Se cambia también la codificación de *Dinornis robustus* de 0 a 2, en base a la evidencia expuesta por Owen (1879); Parker (1895), Bourdon et al. (2009) y Worthy y Scofield (2012), así como en base al escaneo en 3D de FMNH PA 35.

68. Cráneo, opistotico/prootico, pila ótica con aberturas neumáticas laterales o caudolaterales: no (0); si (1) (carácter 26 de Worthy et al., 2017).
69. Cráneo, basiesfenoides (os parasphenoidale), posición de los procesos basipterigoideos: en la esquina rostrolateral de la plataforma basitemporal, caudal al rostro paraesfenoidal (0); rostral a la plataforma basitemporal en el extremo caudal del amplio rostro paraesfenoidal (1); a los lados del rostro paraesfenoidal, rostral al extremo caudal del rostro, generalmente separados de forma estrecha, (por ej. Anátidae) (2) (carácter 28 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
70. Cráneo, procesos basipterigoideos, faceta para articulación el pterigoideos pedicelada: sí, y alargado (0); sí, corta, es decir, la faceta está bien elevada por encima de facies (1); no (2) (carácter 29 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
71. Cráneo, región occipital, fontanelas: ausentes (0); presentes (0) (carácter 30 de Worthy et al., 2017).
72. Cráneo, vista ventral, muesca paroccipital, es decir, entre el proceso paroccipital y el basilar, ubicación del foramen n. vagi (foramen vago para los nervios IX y X): en la muesca (0); caudal o mesial de la escotadura (1) (carácter 31 de Worthy et al., 2017).

73. Cráneo, vista ventral, ubicación de la abertura externa del canal carotídeo: caudal a la muesca paroccipital (0); en la muesca paroccipital, (por ej. *Leipoa*) (1); craneal a la muesca paroccipital (2) (carácter 32 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
74. Cráneo, vista ventral, posición de proc. yugal del maxilar en relación con los procesos maxilopalatinos del maxilar: dorsal o en el mismo plano (0); ventral (1) (carácter 33 de Worthy et al., 2017).
75. Cráneo, palatino, ángulo caudolateral: ausente o muy pequeño (0); presente y prominente (1) (carácter 34 de Worthy et al., 2017).
76. Cráneo, palatinos completamente fusionados a lo largo de la línea media caudalmente, con o sin vómer: no (0); si (1) (carácter 36 de Worthy et al., 2017).
77. Cráneo, vómer, extremos caudales no fusionados: sí (0); no (1) (carácter 37 de Worthy et al., 2017).
78. Cráneo, vómer, extremo caudal envuelve el rostro paraesfenoidal: sí (0); no, puede o no fusionarse con el proceso rostral de la ossa palatina (1) (carácter 38 de Worthy et al., 2017).
- Comentarios: Se cambia la codificación de *Dromaius novaehollandiae* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1 en base a la observación de primera mano de material óseo (Fig. 4.1.6).
79. Cráneo, vómer mediolateralmente ancho: sí (0); no (1) (carácter 39 de Worthy et al., 2017).
80. Cráneo, vómer forma una lámina estrecha y dorsoventralmente alta en la línea media: no (0); si (1) (carácter 40 de Worthy et al., 2017).
81. Cráneo, palatino y pterigoides fusionados: sí (0); no (1) (carácter 41 de Worthy et al., 2017).
82. Cráneo, pterigoides, articulación con palatino: un pilar simple (0) (*Anhima*); una articulación esférica con 1 cóndilo principal (*Alectura*, *Megapodius*) (1); una articulación esférica con cóndilo dorsal adicional prominente (*Anseranas*, anátidos) (2); pterigoideo fusionado con palatino (3) (carácter 43 de Worthy et al., 2017).
83. Cráneo, pterigoides, ubicación de la faceta basipterigoidea: sin faceta (0); faceta separada del extremo rostral por la mitad de la longitud de la faceta (*Anhima*) (1); faceta más cercana al extremo rostral que (1) y puede apoyarse en la articulación palatina (1); faceta cerca del extremo caudal (3) (carácter 44 de Worthy et al., 2017).
84. Cráneo, exoccipital, proceso paroccipital, que sobresale fuertemente caudoventralmente, caudalmente convexo: no (0); si (1) (carácter 45 de Worthy et al., 2017).
85. Cuadrado, proceso mandibular en vista lateral, perfil sobre la cótila cuadratojugal: subparalelo al plano de los márgenes ventrales de los cóndilos lateral y medial, formando un ángulo recto con la rama

ascendente del proceso ótico (0); asciende para encontrarse con la rama ascendente del proceso ótico formando un ángulo amplio (1) (carácter 47 de Worthy et al., 2017).

86. Cuadrado, Cóndilo caudal, prominencia submeática: ausente (0); formando un tubérculo proyectado caudalmente (1). formado por una cresta transversal poco prominente (2); formado por una cresta transversal proyectada dorsalmente (3) (modificado del carácter 48 de Worthy et al., 2017).
87. Cuadrado, capítulos proximales: forman una única cabeza elongada con facetas indistintas entre los capítulos (0); presentan facetas bien definidas y están bien separados por una incisura intercapitular (1) (carácter 49 de Worthy et al., 2017).
88. Cuadrado, proceso ótico, tubérculo subcapitular (=eminencia articularis): ausente (0); presente (1) (carácter 50 de Worthy et al., 2017).
89. Cuadrado, foramen neumático caudal a la cresta medial en el proceso ótico, foramen neumático caudomedial, *sensu* Elzanowski y Stidham (2010): no (0); si (1) (carácter 51 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a la observación de primera mano de material óseo.

90. Foramen neumático cuadrado en la superficie rostromedial del proceso ótico, igual al foramen neumático rostromedial (Elzanowski y Stidham 2010), rostral a la crista medialis: no (0); si (1) (carácter 52 de Worthy et al., 2017).
91. Cuadrado, crista orbitalis del proceso orbital (Elzanowski y Stidham 2010): crista orbitalis débil y lateralmente protuberante en el proceso orbital (0); crista orbitalis prominente y sobre un abultamiento lateral en el proceso orbital (1); crista principalmente en la punta del proceso orbital, sin protuberancia lateral (2). (carácter 53 de Worthy et al., 2017).
92. Cuadrado, foramen neumático basiorbital (ver Elzanowski y Stidham 2010) ventralmente en la superficie medial del proceso ótico: no (0); si (1)(carácter 54 de Worthy et al., 2017).
93. Cuadrado, proceso ótico, capítulo ótico, foramen neumático bajo el capítulo: no (0); si (1) (carácter 55 de Worthy et al., 2017).
94. Cuadrado, articulación pterigoidea, cóndilo pterigoideo y superficies articulares. pterigoideos del proceso orbital: adyacentes o fusionados entre sí (0); faceta distinta y muy separada del proceso orbital (1). (carácter 56 de Worthy et al., 2017).
95. Cuadrado, el capítulo escamoso sobresale por encima de la superficie lateral del proceso ótico: sí (0); no (1) (carácter 57 de Worthy et al., 2017).

96. Cuadrado, el margen dorsolateral que se extiende desde el proceso ótico hasta la punta dorsal de la cresta orbital: forma una línea recta (por ej. *Dendrocygna*) o ligeramente cóncava (0); marcadamente cóncava (1) (carácter 58 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a la observación del escaneo en 3D de FMNH PA 35 (Fig. 4.1.2).

97. Cuadrado, cótila cuadradoyugal, incisura caudal (ver Elzanowski y Stidham 2010): ausente (0); presente (1) (carácter 59 de Worthy et al., 2017).
98. Mandíbula: cótilos articulares: 0, tres cótilos, con cótilo medial y lateral separadas por un surco intercondilar poco profundo, la cresta intercondilar está restringida a la parte rostral del área de articulación, el cótilo caudal está separado o fusionado con cótilo lateral (0); 1, dos cótilos, cótilo medial y lateral grandes y separados por una cresta intercotilar orientada rostrocaudalmente (1) (carácter 60 de Worthy et al., 2017).
99. Mandíbula, surco profundo en la superficie ventral de la porción rostral de las ramas mandibulares: ausente (0); presente (1)(carácter 62 de Worthy et al., 2017).
100. Mandíbula, profundidad dorsoventral de la región coronoidea: más baja o ligeramente más profunda que el extremo caudal del dentario (0); marcadamente más profunda (>1.5x profundidad) que el extremo caudal del dentario (1); marcadamente reducida, profundidad mucho menor que la profundidad en el ángulo mandibular en el extremo caudal del dentario, asociado con un desplazamiento rostral en las inserciones ligamentosas (2) (carácter 63 de Worthy et al., 2017).
101. Mandíbula, proceso retroarticular, presencia y extensión: ausente (0); presente, corto, proyección caudal no mayor que la profundidad dorsoventral de su base (1); presente, proyección total larga > pero <2 veces la profundidad de su base (2); presente, muy larga, longitud superior a 2x la profundidad de su base (3) (carácter 64 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
102. Mandíbula, impresión del *musculi depressor mandibulae*, receso conical: ausente (0); presente, poco profundo (por ej. *Anseranas*) o profundo (1) (carácter 65 de Worthy et al., 2017).
103. Mandíbula, esplenial fusionado con el dentario en adultos: sí (0); no (1) (carácter 67 de Worthy et al., 2017).
104. Mandíbula, proceso medial, largo, angosto y orientado dorsalmente: no (0); si (1) (carácter 68 de Worthy et al., 2017).
105. Vértebras: número total de vértebras cervicales y torácicas: 20 o menos (0); 21-22 (1); 23-25 (2); 26-30 (3) (carácter 70 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

106. Atlas, forámenes transversales: ausente (0); presente (1) (carácter 72 de Worthy et al., 2017).
107. Axis, processus costales: presente (0); ausente (1) (carácter 74 de Worthy et al., 2017).
108. Tercera vértebra cervical, puente óseo desde el proceso transversal hasta el proceso articular caudal que encierra un foramen: ausente (0); presente (1) (carácter 76 de Worthy et al., 2017).
109. Vértebras caudales con procesos hemales bien desarrollados ventralmente, se proyecta cranealmente fuera del pigostilo: no (0); sí (1) (carácter 77 de Worthy et al., 2017).
110. Vértebras torácicas fusionadas/coosificadas formando un notario: no (0); sí, dos vértebras se fusionan (por ej. *Anseranas*) (1); sí, tres o cuatro vértebras se fusionan formando notario (2) (carácter 78 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
111. Esternón, cuerpo del esternón, presencia de forámenes neumáticos en el sulcus medianus sterni (línea media): sí, múltiples, extendiéndose caudalmente (por ej., *Anseranas*) (0); foramen único bien definido cranealmente (1); sin foramen (2); foramen grande bien definido en la línea media, centrado entre los procesos costales, puede tener forámenes más pequeños asociados (3) (carácter 79 de Worthy et al., 2017).
112. Esternón, cuerpo esternal, margen costal, número de proceso costales: ausentes (0) siete u ocho (1); cinco o seis (2); tres o cuatro (3) (modificado de car 81 Worthy et al., 2017 y car 116 de O'Connor et al., 2021).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 2 a 3, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

113. Esternón, cuerpo esternal, margen caudal con cresta engrosada: presente (0); ausente (1) (carácter 82 de Worthy et al., 2017).
114. Esternón, rostro esternal, spina interna rostri (espina manubrial dorsal): ausente, o una muesca medial ancha y poco profunda delimitada por prominencias en el labrum internum, incluye una situación en la que una muesca ancha tiene una prominencia medial (0); 1, presente, ya sea un ala subrectangular o una protuberancia triangular (1) (carácter 83 de Worthy et al., 2017).
115. Esternón, rostro esternal, pila coracoidea: cresta engrosada y robusta (0); delgado, nada espesado (1) (carácter 84 de Worthy et al., 2017).
116. Esternón, rostro esternal, espina externa rostri (espina manubrial ventral): faltante (0); presente, robusta, de longitud variable, con extremo craneal bífido o puntiagudo, pero que no se conecta a la espina

- interna (1); presente y en forma de cuchilla, que se conecta a la espina interna (2) (carácter 85 de Worthy et al., 2017).
117. Esternón, margo costalis, ubicación del proceso costal más caudal: en la mitad caudal del cuerpo del esternón, medido desde el surco coracoideo del labio dorsal y longitud costal  $>1/2$  longitud de la cuenca (0); 1, en la mitad caudal de la cuenca pero longitud costal  $<1/2$  longitud de la cuenca (1); en o craneal al punto medio de la longitud de la cuenca, longitud costal  $<1/2$  longitud de la cuenca (2) (carácter 86 de Worthy et al., 2017).
118. Esternón, margen caudal, número de muescas o fenestras: cuatro (0); dos (1); ninguna (2). (carácter 87 de Worthy et al., 2017).
119. Escápula, hoja escapular, altura dorsoventral: uniforme o disminuye sobre los primeros  $2/3$  de la longitud (0); aumenta distalmente desde el cuello escapular hasta un máximo de aproximadamente  $1/2$  a  $3/4$  de la longitud de la hoja (1) (carácter 88 de Worthy et al., 2017).
120. Escápula, acromion, extensión craneal con el cuello escapular horizontal: igual o caudal a tubérculo coracoideo (0); se extiende claramente craneal al tubérculo coracoides (1) (carácter 89 de Worthy et al., 2017).
121. Escápula, extremo craneal, foramen neumático: presente lateralmente, de forma variable (0); ausente (1) (carácter 90 de Worthy et al., 2017).
122. Escápula, facies ventral bajo la faceta de articulación humeral, fosa neumática presente: no (0); sí (1) (carácter 91 de Worthy et al., 2017).
123. Escápula, acromion, inserción del ligamento acrocoraco-procoracoideum: cresta ausente o poco desarrollada (0); tubérculo bien desarrollado que se proyecta costalmente (1) (carácter 92 de Worthy et al., 2017).
124. Coracoides, presencia de foramen o incisura supracoracoidea: presente, el foramen abre en el cuerpo (0); presente, pero no abre en el cuerpo (1); ausente (2) (carácter 93 de Worthy et al., 2017).
125. Coracoides, extremo omal, faceta articular scapular: cótilo profundo presente (0); cótilo poco profundo (1); forma una articulación subplana a subcondílea convexa (2) (carácter 95 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
126. Coracoideo, extremo omal, proceso acrocoracoideo con foramens neumáticos debajo de la faceta articular clavicular : ausente (0); presente, en fosa bien definida debajo de la parte dorsal de la faceta de la clavícula solamente (1); presente, en un área amplia debajo de la faceta de la clavícula (2); foramens

- presentes bajo la parte ventral de la faceta de la clavícula solamente (3). (carácter 96 de Worthy et al., 2017).
127. Coracoides, extremo omal, facies ventral, proceso acrocoracoideo, profundidad del surco medial a la faceta humeral y esternal a impresión del ligamento acrocoracohumeralis: surco poco profundo (0); ranura profunda (1) (carácter 97 de Worthy et al., 2017).
128. Coracoides, extremo omal, proceso acrocoracoideo, faceta clavicular, lóbulos dorsal y ventral: no proyectados sobre el surco m. supracoracoideo (0); no proyectados igualmente, solo el lóbulo dorsal sobresale del surco (1); ambos lóbulos sobresalen ligeramente del surco supracoracoideo (2); ambos lóbulos sobresalen pronunciadamente sobre el surco supracoracoideo (3) (carácter 98 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
129. Coracoides, extremo omal, proceso acrocoracoideo, orientación relativa a la faceta humeral en vista dorsal: acrocoracoideo principalmente dirigido cranealmente, formando un gran ángulo con la faceta humeral (0); dirigido principalmente medialmente, formando un ángulo casi recto con el margen medial de la faceta humeral (1) (carácter 99 de Worthy et al., 2017).
130. Coracoides, extremo omal, faceta humeral: superficie articular cóncava en el plano dorsoventral (0); plana o convexa (1) (carácter 100 de Worthy et al., 2017).
131. Coracoides, extremo omal, proceso acrocoracoideo, proyección del extremo craneal sobre el margen medial del surco m. supracoracoidei en la cara dorsal: poco o nada (0); significativamente proyectado (1) (carácter 101 de Worthy et al., 2017).
132. Coracoides, extremo omal, surco m. supracoracoidei, excavado bajo faceta humeral: ausente (0); presente (1). Para taxones no voladores con coracoides reducidos, este carácter se codifica como datos faltantes (carácter 102 de Worthy et al., 2017).
133. Coracoides, extremo omal, surco m. supracoracoidei, cuerpo en margen ventromedial: redondeado, relativamente grueso (0); comprimido y con quilla (1) (carácter 103 de Worthy et al., 2017).
134. Coracoides, cuerpo, cara dorsal, foramen neumático en impressio m. esternocoracoidei: presente (0); ausente (1) (carácter 104 de Worthy et al., 2017).
135. Coracoides, cuerpo, cara dorsal, con varias estrías de cicatrices musculares que lo atraviesan en diagonal: no (0); si (1) (carácter 105 de Worthy et al., 2017).
136. Coracoides, cuerpo, cara ventralis, impressio m. supracoracoidei bien definida limitada lateralmente por una línea muscular y caudalmente por el margen esternal: plano o convexo ventralmente (0); presente,

- definido pero poco profundo (1); presente y profundo (2) (carácter 106 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
137. Coracoides, cara ventral de la articulación esternal: faceta ventral definida, con margen craneal redondeado, puede o no estar elevada con respecto a la facies adyacente, separada de la faceta dorsal por una cresta distintiva (0); faceta ventral no prominente ventralmente, dirigida hacia el esternón, continua a través de una cresta redondeada hasta la faceta dorsal (1); faceta ventral ausente o indistinta (2) (carácter 107 de Worthy et al., 2017).
138. Coracoides, cuerpo, orientación, proceso acroracoides y el ángulo medial forman un ángulo que une los extremos lateral y medial de la faceta esternal: ángulo marcadamente mayor que 90-100° (0); aproximado entre 90-100° (1) (carácter 108 de Worthy et al., 2017).
139. Coracoides fusionado con la escápula: no (0); si (1) (carácter 109 de Worthy et al., 2017).
140. Fúrcula, proceso acromial: ampliamente redondeado (0); puntiagudo (1) (carácter 110 de Worthy et al., 2017).
141. Fúrcula, clavícula, curvatura lateromedial: poca (0); curvatura significativa (1) (carácter 111 de Worthy et al., 2017)..
142. Fúrcula, apófisis furcular (o hipocleideo) que se proyecta dorsocaudalmente: obsoleta, sin estructura visible (0); presente como cresta baja, ya sea sola o en pares (1); presente como una cresta o lóbulo prominente (2); proyectado ventralmente como una espina (3) (modificado del carácter 112 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
143. Fúrcula, cuerpo clavicular, cara lateral: sin forámenes neumáticos (0); con forámenes neumáticos (1) (carácter 113 de Worthy et al., 2017).
144. Fúrcula, apófisis furcular: robusta en una fúrcula en forma de V (0); robusta y con forma de U (1); grácil y con forma de amplia U (2); grácil y con forma de V (3); furcula ausente (4) (modificado de carácter 114 de Worthy et al., 2017 y carácter 104 de O'Connor et al., 2021).
- Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio camelus* propuesta en Worthy et al. (2021) de - a 4, en base a la observación de primera mano de material óseo.
145. Húmero, margen caudal, cresta de la diáfisis capital presente y que se extiende a lo largo y proximal a la fosa pneumotricipitalis: sí (0); no (1) (carácter 115 de Worthy et al., 2017).
146. Húmero, cresta de la diáfisis capital, cuando está presente y prominente: dirigido hacia la cabeza (0); dirigida hacia la zona entre la cabeza y el tubérculo. dorsal (1); dirigida hacia la tuberosidad dorsal (2) (carácter 116 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

147. Húmero, margen caudal, área adyacente y distal al extremo de la cresta deltopectoral comprimida en una cresta que no se extiende más proximalmente: sí (0); no (1) (carácter 117 de Worthy et al., 2017).
148. Húmero, extremo proximal, fosa pneumotricipital dorsal entre incisura capitis (surco capital) y el tubérculo dorsal: ausente (0); la cabeza dorsal de *M. humerotriceps* se inserta en una fosa plana poco profunda que se extiende hasta la base de la cabeza cuyo ancho < fosa pneumotricipitalis ventralis (1); fosa ancha y poco profunda  $\geq$  ancho fosa pneumotricipital ventral (2); fosa pneumotricipital dorsal profunda (3) (carácter 118 de Worthy et al., 2017).
149. Húmero, fosa pneumotricipital dorsal excavada debajo de la cabeza humeral: no (0); si (1). Los taxones que carecen de dicha fosa no son aplicables (carácter 119 de Worthy et al., 2017).
150. Húmero, relación de la incisura capitis humeri a la superficie articular de la cabeza humeral en su extremo dorsal: se abre dorsalmente al mismo nivel (0); el surco se eleva por encima (más caudal) de la faceta articular (1); separados de la faceta articular caudal por una clara crista incisurae capitis distalis que cierra el surco (2) (carácter 120 de Worthy et al., 2017).
151. Húmero, extremo proximal, cresta deltopectoral: caudalmente (anconalmente) cóncava, perfil de cresta redondeado en longitud (0); caudalmente plano o convexo, perfil angular (1) (carácter 121 de Worthy et al., 2017).
152. Húmero, extremo proximal, cresta deltopectoral, en vista craneal/palmar, longitud relativa a la unión de la cresta bicipital con la diáfisis: alrededor del 50 % de la longitud de la cresta deltopectoral se extiende lejos de la cresta bicipital (0); alrededor del 30-40% de la longitud de la cresta deltopectoral se extiende lejos de la cresta bicipital (1); significativamente menos del 30% de la cresta deltopectoral se extiende lejos de la cresta bicipital (2) (carácter 122 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
153. Húmero, extremo proximal, cresta deltopectoral, en vista craneal, vértice de la cresta marcadamente desviado ventralmente de modo que sobresale a la superficie craneal: no (0); sí (1) (carácter 123 de Worthy et al., 2017).
154. Húmero, extremo proximal, tubérculo dorsal: prominente, reforzado, elevado desde la superficie del eje (0); esencialmente coplanar con eje (1) (carácter 124 de Worthy et al., 2017).
155. Húmero, tubérculo dorsal forma: el ancho es aproximadamente igual al largo (0); alargado, ovoide (1); cicatriz lenticular estrecha y alargada que se fusiona con la faceta proximolateral de la cresta deltopectoral (1) (carácter 125 de Worthy et al., 2017).

156. Húmero, extremo proximal, inserción de la parte principal del tendón de *M. supracoracoideus*: restringido al tubérculo dorsal (0); forma una cicatriz alargada que se extiende distal al tubérculo dorsal (1) (carácter 126 de Worthy et al., 2017).
157. Húmero, extremo proximal, sitio de unión de *M. scapulohumeralis cranialis* (véase Hiroshige y Yoshikazu 2007), ubicación relativa a la fosa dorsal de la cruz: parcialmente sobre la cruz o dorsalmente a ella (0); ventral a la cruz (1) (carácter 127 de Worthy et al., 2017).
158. Húmero, extremo proximal, tubérculo ventral, en vista caudal: redondeado y poco prominente (0); dirigido proximalmente, de modo que no sobresale de la fosa pneumotricipitalis ventralis (2); dirigido craneocaudalmente, de modo que su margen distal forma un ángulo recto con el plano fosorial o solape a la fosa pneumotricipitalis ventralis (2) (modificado del carácter 128 de Worthy et al., 2017 y del carácter 214 de Musser y Cracraft, 2020).
159. Húmero, extremo proximal, fosa pneumotricipitalis ventralis: abierta, muy neumática, con pilares óseos que se extienden bajo el margen caudal (0); cerrada internamente por una pared ósea, formando un bolsillo o fosa de forma cónica, con su ápice extendiéndose debajo de la cabeza humeral. En vista caudal el margen medial de esta fosa forma una superficie plana que se extiende desde el vértice de la fosa hasta la unión de la cresta bicipital y la diáfisis (1) (carácter 129 de Worthy et al., 2017).
160. Húmero, extremo proximal, incisura capitis, vista caudal o craneal: perfil proximal no interrumpido o apenas interrumpido por la incisura (0); perfil proximal con muesca muy poco profunda (1); perfil proximal con muesca definida creada por la incisura (2) (carácter 130 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
161. Húmero, extremo proximal, cresta bicipital, forma en vista caudal: ancho a través de la fosa pneumotricipitalis ventralis desde la fosa dorsal de la cruz hasta la fosa ventral de la cruz claramente menor que la longitud desde el tubérculo ventral hasta la unión de la cresta bicipitalis y el eje (0); el ancho es aproximadamente igual al largo (1); ancho claramente mayor que longitud (2) (carácter 131 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
162. Húmero, inserción para *M. coracobrachialis caudalis*: situado en el tubérculo ventral y separado de la cabeza por la incisura capitis (0); forma una depressio insertii *m. coracobrachialis caudalis* bien definida (1) (carácter 132 de Worthy et al., 2017).
163. Húmero, anclaje del *m. latissimus dorsi pars cranialis* (=latissimus dorsi anterioris) es: ubicado dorsal al margen caudal (0); ventral al margen caudal (1) (carácter 134 de Worthy et al., 2017).

164. Húmero, diáfisis con lados esencialmente paralelos en vistas craneal o caudal: sí (0); no, se estrecha distalmente (al menos 10 % de reducción en el ancho de la mitad de la longitud), punto más estrecho en el tercio distal (1); no, más estrecho cerca del punto medio del eje (2) (carácter 135 de Worthy et al., 2017).
165. Húmero, extremo proximal, cicatriz de inserción de *m. latissimus dorsi pars cranialis* (=anterioris ver Howard 1929: fig 20) (a diferencia del accesorio para *m. latissimus dorsi posterioris*), ubicación, vista caudal: adyacente y superpuesto proximalmente con el extremo distal de la cresta deltopectoral (0); marcadamente caudal y distal a la cresta deltopectoral (1); marcadamente caudal y ampliamente superpuesta en el plano proximodistal cresta deltopectoral (2) (carácter 136 de Worthy et al., 2017).
166. Húmero, extremo distal, extensión distal relativa del proceso flexor (= entepicóndilo) y el margen distal de los cóndilos distales: corto, extremo distal muy próximo a los cóndilos (0); extensión igual o mayor a distancia entre los cóndilos distales (1) (carácter 137 de Worthy et al., 2017).
167. Húmero, extremo distal, tubérculo supracondilar ventral (inserción del ligamento articular anterior): faceta de inserción paralela a la diáfisis, sin engrosamiento proximal (0); faceta engrosada proximalmente, distal y/o medialmente inclinada (1) (carácter 139 de Worthy et al., 2017).
168. Húmero, extremo distal, surco scapulotricipitalis (surco tricipital externo): ausente o apenas definido (0); presente en la cara caudal, pero sin extenderse alrededor del extremo distal del epicóndilo dorsal (1); presente, se extiende distalmente alrededor del epicóndilo dorsal, forma una muesca distal en vista caudal (2) (carácter 140 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
169. Húmero, extremo distal, inserción del *pronator brevis*, sensu Howard (1929), origen de la cabeza proximal del *M. pronador superficialis*: fosa en la cara ventral, separada de la faceta del tubérculo supracondilar ventrale (0); fosa incorporada en el margen ventral de la faceta del tubérculo supracondilar ventral (1) (carácter 141 de Worthy et al., 2017).
170. Húmero, extremo proximal, tubérculo ventral, proyección caudal, vista medial o proximal: proyección más caudal que la cabeza humeral (0); poca proyección casi igual que la cabeza humeral (1) (carácter 142 de Worthy et al., 2017).
171. Húmero, extremo distal, cara ventral, cicatriz para *M. flexor carpi ulnaris* en el proceso flexor: una cicatriz grande (0); dos cicatrices de aproximadamente igual profundidad (1); dos cicatrices, una caudal superficial, una craneal profunda (2) (carácter 143 de Worthy et al., 2017).

172. Húmero, ancho de espacio entre las facetas del tubérculo supracondilar ventral y el vértice proximoventral del cóndilo dorsal: estrecho, espacio igual o más estrecho que el ancho de la faceta (0); ancho, espacio más ancho que la faceta (1) (carácter 144 de Worthy et al., 2017).
173. Ulna, extremo proximal, vista craneal, ancho: ancho dorsoventral mayor que el ancho desde el olécranon hasta el margen craneal de cótila ventral (0); ancho dorsoventral menor que el ancho desde el olécranon hasta el margen craneal de la cótila ventral (1) (carácter 146 de Worthy et al., 2017).
174. Ulna, extremo proximal, cara ventral, tubérculo del *lig. colateralis ventralis* e inserción para trochlea humeroulnar lateral al olécranon: tubérculo *lig. colateralis ventralis* grande, ventralmente convexo, separado por un surco de la inserción de la tróclea humeroulnaris, que está alineada craneocaudalmente a través del olécranon (0); tubérculo *lig. colateralis ventralis* plano en la cara ventral, sin surco entre él y la inserción de la tróclea humeroulnaris, que está alineada proximalmente en el olécranon (1); tubérculo *lig. colateralis ventralis* plano sobre la cara ventral, claramente separado distalmente de la inserción de la tróclea humeroulnaris, alineada craneocaudalmente a través del olécranon (2) (carácter 147 de Worthy et al., 2017).
175. Ulna, extremo proximal, vista craneal (palmar), tubérculo. bicipitale ulnae (para la inserción de M. biceps brachii): forma un tubérculo alargado prominente único que se extiende diagonalmente desde el extremo distal de la cotyla ventralis hacia un punto distal al processus cotylaris dorsalis, aunque dos inserciones pueden formar cicatrices contiguas (por ej. *Anseranas*) (0); dos inserciones separadas, una comienza adyacente a cotyla ventralis y se extiende disto-ventralmente hasta el margen distal de la cotyla dorsalis; el segundo se encuentra más distalmente, distal al proceso cotilar dorsal (1); dos inserciones separadas: una comienza junto a la cótila ventral y se extiende a través de la incisura radial y termina proximal al extremo distal de la cótila dorsal; el segundo se encuentra distal a cotyla dorsalis (por ej. *Anser*) (2); forma una cicatriz única que se extiende desde distal a la cótila ventral hasta una cresta que se extiende distoventralmente desde la cótila dorsal y encierra una marcada incisura radial (3). (carácter 148 de Worthy et al., 2017).
176. Ulna, longitud: 0, aproximadamente igual o mayor al húmero (0); más de un 5% menor al húmero (1); al menos un tercio menor que el húmero (2) (modificado del car 62 de Bourdon et al., 2009; car 150 de Worthy et al., 2017; y car 114 de O'Connor et al., 2021)
177. Ulna, diáfisis comprimida dorsoventralmente con anchura dorsoventral marcadamente menor que la profundidad craneocaudal y lado ventral aplanado adyacente al extremo distal de la fosa braquial: sí (0); no (1) (carácter 151 de Worthy et al., 2017).

178. Ulna, extremo distal, cóndilo ventral bajo, no prominente ventralmente, con surco intercondilar ancho y poco profundo: sí (0); no (1) (carácter 152 de Worthy et al., 2017).
179. Ulna, extremo distal con una marcada depresión radial: no (0); sí (1) (carácter 153 de Worthy et al., 2017).
180. Ulna, extremo distal, tubérculo carpiano, proyección craneoventral: tubérculo carpiano grande, se proyecta más de la mitad del ancho craneocaudal de los cóndilos dorsal y ventral (0); tubérculo carpal pequeño, se proyecta menos de la mitad del ancho craneocaudal de los cóndilos dorsal y ventral (1) (carácter 154 de Worthy et al., 2017).
181. Carpometacarpo, extremo proximal, en vistas dorsal y caudal, borde externo de la trochlea carpalis con muesca marcada caudalmente: no, borde extenso con perfil incluso convexo que se extiende caudalmente hasta fovea carpalis caudalis (0); sí, borde extenso con muesca marcada caudalmente en el borde que se extiende hasta la fovea carpalis caudalis (1); borde corto, termina distalmente en la posición de la muesca en el estado 1 (2) (carácter 155 de Worthy et al., 2017).
182. Carpometacarpo, extremo proximal, vista caudal, extensión distal del borde dorsal trochlea carpalis: terminando considerablemente por debajo del borde ventral (0); solo un poco por debajo del borde ventral (1); iguala o excede el borde ventral (2) (carácter 156 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
183. Carpometacarpo, extremo proximal, fovea carpalis cranialis (fosa craneal del carpo): ausente, margen craneal de la tróclea del carpo plano o ligeramente convexo (0); presente, margen craneal de la tróclea carpalis claramente cóncava, pero sin foramen neumático (1); presente y contiene foramen neumático (2) (carácter 157 de Worthy et al., 2017).
184. Carpometacarpo, extremo proximal, fovea carpalis caudalis (fosa cuneiforme): presente y neumática (0); presente y no neumática, con margen dorsal alto y profundo que lo limita, fosa que se extiende marcadamente por debajo del plano del hueso metacarpal mayor (1); presente y aneumática, poco profunda, no fuertemente marginada dorsalmente (2) (carácter 158 de Worthy et al., 2017).
185. Carpometacarpo, extremo proximal, vista caudal, posición del borde ventral de la tróclea carpal en relación con el área de sinostosis del metacarpal menor y el metacarpal mayor: el metacarpal menor se extiende dorsal al borde ventral (0); metacarpal menor completamente ventral al borde ventral de trochlea carpalis (1) (carácter 159 de Worthy et al., 2017).
186. Carpometacarpo, extremo proximal, cara ventral, fossa infratrochlearis (fosa ligamentosa interna): ausente, región plana o convexa (0); superficial (1); profundo, se extiende al nivel o por debajo de la cara ventral del proceso extensor (2) (carácter 160 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

187. Carpometacarpo, extremo proximal, cara ventral, cresta que une el borde ventral de trochlea carpalis y el proceso piciforme, relación con la cara ventral del proceso extensor: perfil redondeado, poco elevado (0); forma una caída brusca (1); sobresale la facies ventral del proceso extensor con la fovea resultante debajo de la cornisa (2) (carácter 161 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
188. Carpometacarpo, extremo proximal, processus extensor, margen proximal: perpendicular o proximalmente dirigido en relación con el eje (0); claramente dirigido distalmente (1) (carácter 162 de Worthy et al., 2017).
189. Carpometacarpo, extremo proximal, longitud craneocaudal del proceso extensor en vista ventral: corto, menos ancho trochlea carpalis (0); largo, igual o mayor que el ancho de la tróclea carpal (1) (carácter 163 de Worthy et al., 2017).
190. Carpometacarpo, extremo proximal, longitud del metacarpiano II desde el proceso alular hasta el inicio del espacio intermetacarpiano en relación con el ancho craneocaudal (vista ventral) de los metacarpianos II y III fusionados: largo,  $\geq$  ancho (0); corto,  $<$  ancho (1) (carácter 165 de Worthy et al., 2017).
191. Carpometacarpo, extremo proximal, cara dorsal, anclaje del ligamento en la tróclea carpal para la inserción de lig. dorsal cubito-metacarpal (ligamento externo), ubicación relativa al margen proximal del proceso extensor: principalmente se encuentra más proximal (0); más distal (1) (carácter 167 de Worthy et al., 2017).
192. Carpometacarpo, extremo proximal, vista dorsal, M. extensor metacarpiano ulnaris o accesorio flexor (sensu Howard 1929): dos rugosidades distintas, una adyacente a la sinostosis intermetacarpal metacarpiano II y III), la otra más próxima (0); una rugosidad, aproximadamente adyacente a la sinostosis de los metacarpianos II y III (1); una rugosidad, distal a la sinostosis (2) (carácter 168 de Worthy et al., 2017)..
193. Carpometacarpo, extremo proximal, vista dorsal, proceso intermetacarpal para el *M. extensor metacarpi ulnaris*: ausente (0); presente (1) (carácter 169 de Worthy et al., 2017).
194. Carpometacarpo, extremo proximal, vista ventral, inserción para lig. ulnocarpo-metacarpale ventralis: no prominente (0); un tubérculo prominente (1) (carácter 170 de Worthy et al., 2017).
195. Carpometacarpo, extremo distal, sinostosis de los metacarpos II y III, longitud máxima medida desde el extremo distal del espacio intermetacarpal hasta la superficie articular del dígito III: corto, largo menor que el ancho medido justo antes del espacio intermetacarpal (0); largo, largo  $\geq$  ancho de la sinostosis (1) (carácter 171 de Worthy et al., 2017).

196. Carpometacarpo, extremo distal, facetas para los dígitos II y III: la faceta para el dígito III se extiende más lejos que la del dígito II (0); facetas para los dedos III y II de igual extensión distal (1); la faceta del dígito III termina próxima a la faceta del dígito II (2) (carácter 172 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
197. Pelvis, región preacetabular de longitud relativa del sinsacro: larga, longitud preacetabular > 40% longitud sinsacral (0); corto, longitud preacetabular < 40% longitud sinsacral (1) (carácter 173 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

198. Pelvis, cuerpo de la primera vértebra sinsacro-torácica: casi igualmente comprimido mediolateralmente que el cuerpo de la siguiente vértebra (0); considerablemente más comprimido que la siguiente vértebra (1) (carácter 174 de Worthy et al., 2017).
199. Pelvis, iliones fusionados al sinsacro en adultos: no o solo débilmente fusionados, y solo cranealmente (0); sí, ampliamente fusionado (1) (carácter 175 de Worthy et al., 2017).
200. Pelvis, fenestras intertransversarias bien definidas, caudales al acetábulo: ausente (0); fenestras solo en la mitad distal de la longitud (1); fenestras presentes en toda la longitud caudal al acetábulo (2) (carácter 176 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
201. Pelvis canales iliosinsacrales: ausentes, ilion completamente fusionado con el proceso espinoso de las vértebras sinsacras y entre sí dorsalmente (0); fusión parcial de ilion, dejando aberturas pares pequeñas y estrechas dirigidas caudalmente (1); grandes aberturas pareadas caudalmente (2) (carácter 177 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 2, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

202. Pelvis, cara lateral del isquion, con foramen neumático debajo del antitrocánter en la unión del isquion y el acetábulo: no (0); sí (1) (carácter 178 de Worthy et al., 2017).
203. Pelvis, antitrocánter: con forámenes neumáticos mediales a la fosa renal, o caudales al foramen ilioischadicum (0); ausentes (1) (carácter 179 de Worthy et al., 2017).
204. Pelvis, recessus caudalis fossae (=receso iliaco): profundo (0); poco profundo y neumático (1); ausente (2) (carácter 180 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

205. Pelvis, espacio isquiopúbico: dorsoventralmente alto, el pubis solo se acerca al isquion inmediatamente caudal del foramen obturador y en el proceso terminal del isquion (0); estrecho, pubis a menudo parcialmente fusionado con el isquion (1) (carácter 181 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a la observación de primera mano de material óseo.

206. Pelvis, foramen ilioisquiático: muy corto, foramen ilioisquiático 1/2 del largo del isquion desde el acetábulo (0); aproximadamente 1/2 longitud del isquion desde el acetábulo (1); largo, mayor al 1/2 de la longitud del isquion desde el acetábulo (2) (carácter 182 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

207. Pelvis, foramen iliosiquiático caudalmente abierto: no (0); sí (1) (carácter 183 de Worthy et al., 2017).

208. Pelvis, tubérculo preacetabular: prominente, forma una concavidad con el ilion (0); ausente o muy pequeño, sin formar una concavidad con el ilion (1) (carácter 184 de Worthy et al., 2017).

209. Pelvis, pubis: dorsalmente cóncavo (0); recto o plano (1) (carácter 185 de Worthy et al., 2017).

210. Pelvis, pubis, sección distal de la articulación con el isquion distal con expansión caudal aplanada, típicamente redondeada en vista lateral y con un diámetro significativamente mayor que el área inmediatamente craneal: el pubis carece de dicha expansión caudal (0); expansión presente (1) (carácter 186 de Worthy et al., 2017).

211. Fémur, constricción del cuello femoral en vista caudal: ausente o leve (0); constreñido, cuello más angosto que la cabeza femoral (1) (carácter 187 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

212. Fémur, extremo proximal, faceta antitrocantérica, plano lateromedial: superficie cóncava (0); superficie convexa (1) (carácter 188 de Worthy et al., 2017).

213. Fémur, presencia de una fosa trocantérica definida: sí (0); no (1) (carácter 189 de Worthy et al., 2017).

214. Fémur, extremo proximal, crista trocantérica y cara craneal adyacente: cara craneal adyacente a la cresta plana o poco cóncava; cara craneal profundamente cóncava (1) (carácter 190 de Worthy et al., 2017).

215. Fémur, extremo proximal, cara craneal, cresta trocantérica, penetrada por forámenes neumáticos: no (0); sí (1) (carácter 191 de Worthy et al., 2017).

216. Fémur, cara caudal de la parte proximal medial, cicatriz para la inserción de *M. puboischiofemoralis pars medialis*: ausente o con una cresta débil (0); una cresta rugosa, elevada, fuertemente desarrollada, redonda o alargada (1) (carácter 195 de Worthy et al., 2017).

217. Fémur, extremo proximal, vista craneal, *linea intermuscularis cranialis* (línea intermuscular craneal) en la mitad proximal: la línea se fusiona con el extremo distal de cresta trocantérica; la línea pasa por el extremo distal de la cresta trocantérica y es discreta y paralela a la crista en la superficie pretrocantérica (1) (carácter 196 de Worthy et al., 2017).
218. Fémur, extremo proximal, cara craneal, trocánter: alargado, se extiende distalmente más allá del nivel de la cabeza femoral una distancia que excede el ancho proximodistal de la cabeza femoral (0); corto, termina distalmente en un punto ligeramente alejado de la cabeza (1) (carácter 197 de Worthy et al., 2017).
219. Fémur, extremo proximal, cara craneal, impresión de *m. iliofemoralis internus*: ausente o débilmente marcado (0); rugosidad bien marcada (1) (carácter 198 de Worthy et al., 2017).
220. Fémur, curvatura dorsoventral del eje, vista lateral: recto o leve (0); curvatura moderada del tercio distal (1); fuerte curvatura (2) (carácter 200 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
221. Fémur, extremo proximal, facies lateral, área de inserción de *m. iliotrochantericus caudalis*: situado a media profundidad (0); en la mitad dorsal de profundidad, pero separada del margen dorsal (1); en el margen dorsal (2) (carácter 202 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
222. Fémur, cara caudal, presencia de tuberosidad en el área de convergencia de la *crista supracondylaris medialis* y la *linea intermuscularis caudalis*, generalmente en la mitad distal de la longitud, sin inserción de *M. caudofemoralis* más proximalmente: ninguno o pequeño, no se distingue de la crista (incluidos aquí taxones donde la cresta lateral y medial no convergen) (0); sí, se define una tuberosidad que puede ser compleja (1) (carácter 203 de Worthy et al., 2017).
223. Fémur, cara caudal, mitad distal, ubicación de la tuberosidad o parte más prominente de la cresta medial: centrada en la diáfisis (0); en el margen medial de la diáfisis (1); en el margen lateral la diáfisis (2) (carácter 204 de Worthy et al., 2017).
224. Fémur, extremo distal, aspecto craneal, orientación del cóndilo lateral: no divergente o solo ligeramente divergente de la diáfisis (0); marcadamente divergente (1) (carácter 205 de Worthy et al., 2017).
225. Fémur, extremo proximal, cara lateral, área para la inserción del *m. obturatorius medialis* (Zinoviev 2013) proximalmente y área de inserción del *m. ischiofemoralis* más distalmente: muy separados con un espacio más amplio que la longitud de inserción del m. obturatorio lateral (0); adyacentes o estrechamente separados con un espacio menor que la longitud de inserción del m. obturatorio lateral (1) (carácter 206 de Worthy et al., 2017).

226. Fémur, extremo distal, tubérculo. *m. gastrocnemialis lateralis*, forma: cicatriz redonda, cerca o colindando con la tróclea fibularis en la cara caudal (0); cicatriz redondeada, bien separada de la tróclea fibular en la facies caudal (1); una cicatriz/cresta alargada con una curvatura medial definida, y orientada medialmente, en la cara caudal, puede extenderse próxima al surco de la rótula (2); cicatriz rugosa alargada en una fosa profunda o superficial, que atraviesa la cara caudal desde el borde lateral de la tróclea fibular hasta el extremo proximal de la cresta tibiofibular, puede fusionarse con el *ansa m. iliofibularis caudalis* (3); una cicatriz rugosa o fosa poco profunda en la cara lateral proximocraneal al condilo fibular (4) (carácter 207 de Worthy et al., 2017).
227. Fémur, extremo distal, *impressio ansa m. iliofibularis caudalis*, generalmente distal y lateral al tubérculo *m. gastrocnemialis lateralis*: cicatriz completamente en la cara lateral dorsal a la tróclea fibular (0); cicatriz en la cara lateral pero que también envuelve el margen caudolateral en el lado proximal de la tróclea fibular (1); cicatriz en la cara caudal por encima de la tróclea fibular y fusionada con el tubérculo *m. gastrocnemialis* (2) (carácter 208 de Worthy et al., 2017).
228. Fémur, cara caudal, tróclea fibular con clara depresión inmediatamente proximal a la superficie articular: no tanto (0); si (1) (carácter 209 de Worthy et al., 2017).
229. Fémur, extensión distal en vista caudal del cóndilo medial: aproximadamente igual al del cóndilo lateral (0); claramente menor que la del cóndilo externo (1) (carácter 210 de Worthy et al., 2017).
230. Fémur, cóndilo medial, proporción respecto al ancho distal máximo del hueso: aproximadamente la mitad (0); claramente mayor que la mitad (1) (carácter 211 de Worthy et al., 2017).
231. Fémur, condilo medial, perfil en aspecto medial: uniformemente redondeado (0); subangular entre la superficie articular del cóndilo y su superficie craneal (1); dorsoventralmente más profundo que largo, por lo que se aplana proximalmente (2) (carácter 212 de Worthy et al., 2017).
232. Fémur, extremo distal, ancho del surco rotular en vista craneal, tomado a la mitad de la profundidad de los cóndilos distales: ancho y poco profundo, más ancho que el cóndilo lateral (0); estrecho y profundo, menos del ancho del cóndilo lateral más la tróclea fibular (1) (carácter 213 de Worthy et al., 2017).
233. Fémur, extremo distal, fosa poplítea: poco profunda, menos de la mitad de profundidad del cóndilo medial (0); profunda (1) (carácter 215 de Worthy et al., 2017).
- Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio camelus* y *Dromaius novaehollandiae* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a la observación de primera mano de material óseo.
234. Fémur, extremo distal, fosa poplítea, neumática: no (0); sí, hay foramens neumáticos grandes (1) (carácter 216 de Worthy et al., 2017).

235. Fémur, crista supracondylaris medialis, distinto de su continuación proximal como *linea intermuscularis ventralis* a lo largo de la diáfisis, longitud: largo, mayor que el ancho del cóndilo medial (0); corto, menor que el ancho del cóndilo medial (1); falta la cresta supracondilar medial (2) (carácter 217 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
236. Fémur, cara caudal, vista medial, borde interno del extremo distal de la diáfisis: suavemente curvo, continuo al cóndilo (0); interrumpido por la cresta supracondilar medial caudalmente prominente (1); cresta supracondilar medial corta y perfil medial con muescas (2) (carácter 218 de Worthy et al., 2017).
237. Fémur, extremo distal, vista caudal, tróclea fibular, extensión distal: igual al cóndilo lateral (0); más corto, se fusiona distalmente con el lado lateral del cóndilo proximal al extremo distal del cóndilo formando una muesca (1) (carácter 219 de Worthy et al., 2017).
238. Fémur, tróclea fibular, forma y orientación de la superficie articular: dirigida caudalmente, aproximadamente paralela a la diáfisis, con el margen lateral fusionándose proximalmente con la facies lateral de la diáfisis suavemente craneal a la *impressio ansa m. iliofibularis caudalis* (0); la parte proximal girada cranealmente y la faceta dirigida proximalmente en un ángulo bajo con respecto al eje, y forma una prominencia marcadamente desplazada de la facies lateral (1); globosa y oval (2) (modificado del carácter 88 de Bourdon et al., 2009 y del carácter 220 de Worthy et al., 2017).
- Comentarios: Se cambia la codificación de *Dromaius novaehollandiae* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 2 en base a la observación de primera mano de material óseo.
239. Fémur, extensión *impressio ligamenti cruciati cranialis*: bien marcado y excavado en cara caudodistal del cóndilo lateral (0); pobremente definido y sin extenderse sobre cóndilo lateral (1) (carácter 221 de Worthy et al., 2017).
240. Tibiotarso, extremo proximal, proyección proximal de la cresta cnemial craneal: igual o ligeramente proximal a la cresta rotular (0); que se extiende bien proximal a la cresta rotular (1) (carácter 222 de Worthy et al., 2017).
241. Tibiotarsus, extremo proximal, *impressio lig. colateralis medialis*: bajo, no prominente (0); prominente en facies (1) (carácter 223 de Worthy et al., 2017).
242. Tibiotarso, extremo proximal, facies medial en vista medial, línea intermuscular que se extiende desde la cresta cnemial craneal, posición relativa a *impressio lig. colateralis medialis*: línea intermuscular recta desde cresta cnemial craneal hasta cerca de la mitad de la longitud, separa las facies lateral y craneal, está bien separada de la *impressio* (0); proximalmente, la línea intermuscular se desplaza caudalmente para separarse estrechamente de la impresión, de modo que la facies craneal es visible en la vista medial

y la cara craneal entre la inserción del ligamento y la cresta fibular es marcadamente convexa (1) (carácter 224 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dromaius novaehollandiae* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1 en base a la observación de primera mano de material óseo.

243. Tibiotarso, extremo proximal, base de alineación de cresta cnemial craneal: alineado con el eje del eje (0); desviado lateralmente del eje (1) (carácter 225 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a la observación de primera mano de material óseo. Se cambia la codificación de *Dromaius novaehollandiae* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0 en base a la observación de primera mano de material óseo.

244. Tibiotarso, cresta cnemial craneal, extremo proximal: enrollado o doblado lateralmente en relación con el resto de la cresta (0); recto (1) (carácter 226 de Worthy et al., 2017).

245. Tibiotarso, extremo proximal, constricción lateromedial entre las crestas cnemiales y las facetas articulares, amplitud de la cresta rotular: no constreñida, cresta rotular ancha (0); algo constreñida, cresta rotular corta (1); marcadamente constreñida, cresta rotular indistinta (2) (carácter 227 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

246. Tibiotarso, aspecto craneal, ángulo formado por los márgenes lateral y ventral de la cresta cnemial lateral: ángulo  $>100^\circ$  (0); ángulo  $<100^\circ$  y ángulo aproximadamente recto (1); ángulo  $< 60$  grados y claramente agudo (2) (carácter 228 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

247. Tibiotarso, cresta cnemial craneal (sin contar la línea intermuscular que puede continuar desde su extremo distal), extensión distal y ubicación en el eje: la cresta se extiende distal al extremo proximal de la cresta fibular (0); los extremos de la cresta están a la altura o justo proximales al extremo proximal de la cresta de la fíbula (1) (modificado del carácter 229 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

248. Tibiotarso, longitud de cresta fibularis: 0, menos de  $<20\%$  de la longitud de tibiotarsus; 1,  $20-25\%$  de la longitud del tibiotarso; 2,  $> 25\%$  de la longitud del tibiotarso. (carácter 230 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

249. Tibiotarso, extremo distal, epicóndilo medial con prominencia del ligamento interno: pronunciado, visible en vista craneal (0); presente, no pronunciado, ocluido por el borde del cóndilo medial en vista craneal (1); ausente (2) (carácter 231 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

250. Tibiotarso, epicondilo medial, forma: prominencia redondeada sin márgenes afilados (0); agrandada y en forma de placa, delimitada distalmente por una depresión profunda del epicondilo medial (1) muy reducido o ausente (2) (carácter 232 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio camelus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0, en base a la observación de primera mano de material óseo.

251. Tibiotarso, condilo medialis, presencia de hoyo ligamentoso cranealmente en la cara lateral: ninguno o poco profundo (0); sí y profundo (1) (carácter 233 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

252. Tibiotarso, vista lateral, lado craneal cóndilo lateral: se fusiona con la diáfisis suavemente en un ángulo amplio (0); se une bruscamente a la diáfisis, puede formar una muesca (1) (carácter 234 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dromaius novaehollandiae* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0 en base a la observación de primera mano de material óseo.

253. Tibiotarso, vista distal, proyección craneal de los cóndilos: el cóndilo medial se proyecta de forma marcadamente craneal en relación con el cóndilo lateral (0); el cóndilo medial tiene una proyección aproximadamente similar a la lateral, es decir, = o <10% más alto (1) (carácter 235 de Worthy et al., 2017).

254. Tibiotarso, cicatriz conspicua para el *lig. colaterale medialis* proximocaudal al epicóndilo medial: ausente (0); presente y corto (1); presente y alargado (2) (carácter 236 de Worthy et al., 2017).

255. Tibiotarso, extremo distal, unión de la *crista trochlea cartilaginosa tibialis* y el borde del cóndilo medial marcados por una muesca poco profunda, generalmente a media profundidad: no (0); sí (1) (carácter 237 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dromaius novaehollandiae* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1 en base a la observación de primera mano de material óseo.

256. Tibiotarso, vista craneal, unión de forma de la cara medial de la diáfisis y el cóndilo medial: eje con perfil medial recto o cóncavo inmediatamente proximal a cóndilo medial (0); eje medialmente convexo justo proximal al cóndilo, debido a una proyección similar a un reborde (1) (carácter 238 de Worthy et al., 2017).

257. Tibiotarso, extremo distal, área intercondilar, presencia de *impressio ligamenti intercondylaris* (= *impressio* para lig. anticum): ausente, cóndilos fusionados (0); presente de tamaño variable (1) (carácter 239 de Worthy et al., 2017).
258. Tibiotarso, extremo distal, área intercondilar, lateral a la protuberancia supratendinosa, *impressio ligamentum meniscotibiale*, = *lig. meniscotibiale intertarsi* de Zinoviev (2013): forma una faceta prominente proximal a la fosa intercondilar (0); faceta baja bien definida, contigua la fosa intercondilar (1); la inserción no forma faceta o es indistinta (2) (carácter 240 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
259. Tibiotarso, extremo distal, área intercondilar, ancho de la *impressio ligamenti intercondylaris* (para *lig. tibiometatarsale intercondylare*): confinado entre los cóndilos, ya sea esencialmente ubicado en el centro, o ligeramente medial (0); se extiende medialmente por una excavación caudal al condilo medial (1) (carácter 241 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio camelus*, *Dromaius novaehollandiae* y *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de - a 2, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

260. Tibiotarso, extremo distal, abertura distal del canal extensor se abre hacia la *impressio ligamenti intercondylaris* entre el cóndilo lateral y el cóndilo medial: no, dirigido hacia el cóndilo medial, sobre el cual se superpone ampliamente en el plano lateromedial (0); no, se superpone parcialmente en el plano lateromedial con el cóndilo medial (1); 2, sí, sin superposición en el plano lateromedial con el cóndilo medial (2) (carácter 243 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
261. Tibiotarso, desplazamiento medial del cóndilo medial relativo a la cara medial del eje: ligero (0); pronunciado (1) (carácter 244 de Worthy et al., 2017).
262. Tibiotarso, extremo distal, ancho de la incisura intercondilar: ancho (0); estrecho, ancho inferior al canal extensor (1); incisura amplia y poco profunda, formando una superficie continua entre los cóndilos distales (2) (modificado del carácter 107 de Bourdon et al., 2009 y del carácter 245 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 2 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

263. Tibiotarso, extremo distal, surco *m. fibularis* (surco para el fibular profundo): se expone cranealmente (0); se expone lateralmente (1) (carácter 246 de Worthy et al., 2017).

264. Tibiotarso, extremo distal, inserción lateral del ligamento transverso (= *retinaculum extensorium tibiotarsi*) adyacente a la protuberancia supratendineus/canalis extensorius: sí (0); no, ubicado más lateralmente y alineado más transversalmente (1) (carácter 247 de Worthy et al., 2017).
265. Tibiotarsus, extremo distal, abertura distal del canal extensor, plano del eje largo: alineado a través del eje (0); alineado transversalmente (1) (carácter 248 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 2 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

266. Tarsometatarso, longitud relativa: menos del 95% de la longitud del fémur (0); aproximadamente igual al fémur ( $\sim \pm 5\%$ ) (1); más del 105% de longitud del fémur (2) (carácter 249 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
267. Tarsometatarso, cotilo medial dorsoplantariamente alargado, que sobresale dorsal al cotilo lateral: no (0); si (1) (carácter 250 de Worthy et al., 2017).
268. Tarsometatarso, cara dorsal y cotilo medial: el margen dorsal es una cresta que separa el cótilo de la cara dorsal (0); el cótilo se superpone a la cara dorsal, formando una faceta que se articula con una faceta opuesta en el tibiotarso cuando el ave está sentada, con un surco distintivo entre esta faceta y la eminencia intercotilar (1) (carácter 251 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio camelus* y *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

269. Tarsometatarso, proceso definido en forma de ala en el borde plantaromedial del cotilo medial: no (0); si (1) (carácter 252 de Worthy et al., 2017).
270. Tarsometatarso, extremo proximal, lado plantarolateral del cotilo medial: borde elevado proximalmente (0); sin elevación proximal del borde en este punto (1) (carácter 253 de Worthy et al., 2017).
271. Tarsometatarso, eminencia intercotilar en vista proximal, es dorsalmente prominente respecto a los cótilos adyacentes: sí (0); no (1) (carácter 254 de Worthy et al., 2017).
272. Tarsometatarso, eminencia intercotilar en vista lateral, proximalmente prominente respecto a los cótilos proximales: si (0); no (1) (carácter 255 de Worthy et al., 2017).
273. Tarsometatarso, extremo proximal, cresta medial del hipotarso (o el más profundo), extensión caudal en vista proximal: profundidad del lado medial de la cresta  $\geq$  profundidad del cotilo medial (0); profundidad notablemente  $<$  profundidad de cotilo medial (1) (carácter 256 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

274. Tarsometatarso, extremo proximal, hipotarso, ancho adyacente a los cótilos: claramente menos de la mitad del ancho proximal (0); aproximadamente la mitad del ancho proximal (1); claramente más de la mitad del ancho proximal (2) (carácter 257 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
275. Tarsometatarso, hipotarso, cresta hipotarsal mayor, extremo distal: marcadamente ganchudo caudodistalmente, formando muesca distal (0); la cresta termina abruptamente, desciende abruptamente hasta la diáfisis (1); la cresta termina bajando gradualmente hasta el eje (2) (carácter 258 de Worthy et al., 2017).
276. Tarsometatarso, hipotarso, número de crestas hipotarsales: cuatro (0); tres crestas (1); dos crestas (2); una cresta principal ubicada en el centro (3) (carácter 259 de Worthy et al., 2017).
277. Tarsometatarso, hipotarso, número de canales hipotarsianos: ninguno (0); un canal, para *m. digitorum longus* (fdl) (1); dos canales, es decir, para fdl y uno para tendones para *m. flexor perforatus digiti II* y *m. flexor perforans et perforatus digiti II* (pII-ppII), ubicado plantarolateralmente a fdl (2) (carácter 260 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
278. Tarsometatarso, extremo proximal, fosa parahipotarsiana medial: muy grande, profunda y ancha,  $>1/2$  ancho en el extremo distal del hipotarso (0); profunda pero angosta,  $<1/2$  ancho en el extremo distal del hipotarso (1); superficial, superficie desde la cresta calcaneana medial hasta el margen craneal del cóncavo de la diáfisis medial (2); ausente, superficie desde la cresta calcánea medial hasta el margen craneal de la diáfisis de la cara medial plana o convexa (3) (carácter 261 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
279. Tarsometatarso, cuerpo del tarsometatarso, surco extensor: ausente (0); poco profundo y ancho proximalmente, se aplanan distalmente (1); profundo, bien definido en la mitad de su longitud, extendiéndose hacia la mitad distal (2) (carácter 262 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
280. Tarsometatarso, tuberosidades del *M. tibialis cranialis*; una tuberosidad única distal al foramen medial que puede tener indicaciones del tendón más lateral como una cicatriz mucho más pequeña en su borde (0); dos tuberosidades distintas (1); dos tuberosidades distintas fusionadas como una en la base del surco extensor, con foramen que lo atraviesa (2) (carácter 263 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 2 a 1, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

281. Tarsometatarso, tuberosidades *M. tibialis cranialis*; confinado dentro del surco extensor (0); dorsalmente prominente (1) (carácter 264 de Worthy et al., 2017).
282. Tarsometatarso, forámenes vasculares proximales, tamaño: forámenes medial y lateral de aproximadamente el mismo tamaño (0); foramen medial considerablemente más grande que el lateral (1); una sola fosa con forámenes en ella (2) (carácter 265 de Worthy et al., 2017).
283. Tarsometatarso, impresiones del retináculo extensor: forman dos crestas cortas proximales a los forámenes vasculares proximales (0); dos crestas alargadas con impresiones del retináculo extensor medial extendiéndose distalmente sobre la diáfisis, distal del foramen vascular proximal medial (1) (carácter 266 de Worthy et al., 2017).
284. Tarsometatarso, cuerpo del tarsometatarso, vista dorsal: diáfisis larga, lados esencialmente paralelos sobre el tercio medio de su longitud (0); diáfisis relativamente más corta respecto el ancho del hueso, más angosta en el tercio distal de la longitud y más ancha proximalmente (1) (carácter 267 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

285. Tarsometatarso, cara plantar, desarrollo de la cresta plantar medial y lateral: poco o ningún desarrollo (0); bien desarrollado, especialmente lateralmente (1) (carácter 268 de Worthy et al., 2017).
286. Tarsometatarso, eje, ancho en la mitad de la longitud: más ancho que profundo (0); ancho aproximadamente igual a la profundidad (1); la profundidad excede el ancho (2) (carácter 269 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
287. Tarsometatarso, cara dorsal, diáfisis distal: convexo dorsalmente (0); plano o cóncavo (1) (carácter 270 de Worthy et al., 2017).
288. Tarsometatarso, fosa del metatarso I: presente, bien marcada (0); ausente o poco desarrollada (1). (carácter 271 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

289. Tarsometatarso, faceta del metatarso I, faceta articular del metatarso: ausente (0); presente, no sobresale medial a la diáfisis (1); presente, grande y sobresale mesada del eje (2) (carácter 272 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

290. Tarsometatarso, vista dorsal, tróclea distal II, extensión distal: igual o mayor a la tróclea distal IV (0); 1, proximal a la tróclea distal IV, pero se solapa con la incisura intertroclear lateral (1); proximal a la incisura intertroclear lateral (2); reducida a una espina o ausente (3) (modificado del carácter 273 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 0 a 1, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo. Se cambia la codificación de *Struthio camelus* propuesta en Worthy et al. (2021) de - a 3, en base a la observación de primera mano de material óseo.

291. Tarsometatarso, extremo distal, tróclea del metatarso II, surco central dorsal y distalmente: surco ausente (0); surco presente, por lo que el margen distal presenta una muesca (1); tróclea distal II reducida a una espina o ausente (2) (carácter 274 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo. Se cambia la codificación de *Struthio camelus* propuesta en Worthy et al. (2021) de - a 2, en base a la observación de primera mano de material óseo.

292. Tarsometatarso, extremo craneal del canal interóseo distal: cubierto enteramente de hueso, no visible en vista dorsal (0); en gran parte o completamente expuesto dorsalmente por reducción de la cubierta ósea (1). (carácter 275 de Worthy et al., 2017).

293. Tarsometatarso, extremo distal, borde exterior del metatarso de la tróclea II: expandido medial y/o caudalmente como un ala (0); cara medial aplanada, sin formar un ala (1); tróclea distal II reducida a una espina o ausente (2) (carácter 276 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio camelus* propuesta en Worthy et al. (2021) de - a 2, en base a la observación de primera mano de material óseo.

294. Tarsometatarso, extremo distal, abertura plantar del foramen vascular distal: se abre al ras de la superficie plantar (0); dirigido distoplantarmente, por lo que está parcialmente incluido en la incisura intertroclear lateral (1) (carácter 277 de Worthy et al., 2017).
295. Tarsometatarsus, tróclea del metatarso II, vista dorsal, punto de máxima proyección medial: distal a máxima extensión proximal de la incisura intertroclear medial (0); al mismo nivel de la máxima extensión proximal de la incisura (1); proximal a la incisura (2) tróclea distal II reducida a una espina o ausente (3). (carácter 278 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Struthio camelus* propuesta en Worthy et al. (2021) de - a 3, en base a la observación de primera mano de material óseo.

296. Tarsometatarso, foramen vascular distal: grande (0); pequeño y distinto (1); diminuto e indistinto (2); ausente (3) (carácter 279 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
297. Pié, número de dígitos: cuatro dígitos (0); tres dígitos, II, III y IV (1); dos dígitos (III y IV) (2) (carácter 280 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
298. Dígito IV, las falanges intermedias se acortan gradualmente hacia la falange ungueal, de modo que la falange justo proximal a esta última es más ancha que larga o casi de forma cuadrada: no (0); si (1) (carácter 281 de Worthy et al., 2017).

Comentarios: Se cambia la codificación de *Dinornis robustus* propuesta en Worthy et al. (2021) de 1 a 0, en base a lo publicado por Owen (1879) y la publicación y a la observación de primera mano de material óseo.

299. Falanges ungueal, dígito 3, ancho y profundidad en la mitad de su longitud: profundidad > ancho (0); profundidad aproximadamente = a profundidad (+5%) (1); profundidad < ancho (2) (carácter 283 de Worthy et al., 2017). (Ordenado).
300. Hueso sesamoideo intertarsal (dentro del cartílago tibial) presencia y forma: ausente (0); presente y se extiende a lo ancho de la articulación tarsometatarso-tibiotarso y es mucho más ancho que proximalmente largo (1); presente y restringido al lado medial de la articulación tarsometatarso-tibiotarso y generalmente proximodistalmente alargada (2) (carácter 286 de Worthy et al., 2017).
301. Húmero, superficie caudal proximal con fosa en el lado dorsal de la incisura capitatis que está unida distalmente por una fosa transversa de la cruz dorsal y dorsalmente por la cresta de la diáfisis capital: ausente (0); presente (1) (carácter 290 de Worthy et al., 2017).

302. Rostro, narinas externas, forma: esquizorrinal, margen caudal acuminado (0); holorrinal, margen caudal redondeado (1) (carácter 6 de Musser y Cracraft 2019).
303. Rostro, aspecto ventral, fenestra ventromedial, estado y forma: presente y confluyente con la fenestra coanal, ocurre en aproximadamente la mitad o menos del rostro (0); presente y prominente, como el estado 1 pero se extiende por todo o casi todo el rostro (1). (carácter 11 de Musser y Cracraft 2019).
304. Rostro, aspecto ventral, fenestra ventrolateral, estado: ausente, sin lámina caudal (0); presente, cerrada caudalmente por la protuberancia maxiloyugal (1). (carácter 12 de Musser y Cracraft 2019).
305. Cráneo postorbital, forma general: alargado craneocaudalmente (0); comprimido craneocaudalmente (1). (carácter 16 de Musser y Cracraft 2019).
306. Proceso postorbital, aspecto lateral, estado y forma: obsoleto o ausente (0); presente y truncado (1); presente y extremadamente alargado, a veces anquilosado al proceso cigomático (2) proceso postorbital robusto y proyectando rostroventralmente debajo de la órbita (3)(carácter 26 de Musser y Cracraft 2019).
307. Foramen nervi facialis, forma: esencialmente circular (0); ovoide, craneocaudalmente alargado (1) (carácter 29 de Musser y Cracraft 2019).
308. Lacrimal, anquilosis al yugal, estado: ausente (0); presente (1). No comparable si el lacrimal está ausente o es imperceptible (carácter 30 de Musser y Cracraft 2019).
309. Lacrimal, proceso supraorbital, forma: semicircular (a veces ligeramente acuminado en su extremo terminal), proyectándose lateralmente (0); extremo terminal delgado que se proyecta laterocaudalmente, fenestra en forma de V creada entre el extremo terminal de la proyección y el cráneo (1); en línea con el cráneo, sin crear fenestra entre el lagrimal y el cráneo, el margen lateral puede ser pronunciado (2). No comparable si el lacrimal está ausente (carácter 31 de Musser y Cracraft 2019).
310. Lacrimal, proceso orbital, receso y/o foramen neumático/poros neumáticos, estado: ausente (0); presente, solo poros neumáticos y/o foramen neumático (1); poros neumáticos presentes, pero también un receso profundo (2). No comparable si el lacrimal está ausente (carácter 32 de Musser y Cracraft 2019).
311. Forma del lacrimal, especialmente del proceso orbital: extremadamente delgado o mínimamente engrosado (0); relativamente grueso (1). No comparable si el lacrimal está ausente (carácter 33 de Musser y Cracraft 2019).

312. Lacrimal, extremo más ventral del proceso orbital, forma: extremo terminal que se proyecta caudalmente (0); extremo terminal que se proyecta cranealmente (1). No comparable si el lacrimal está ausente (carácter 36 de Musser y Cracraft 2019).
313. Ectetmoides, foramen neumático exclusivo del foramen orbitonasal lateral, estado y número: ausente (0); presente (1). No comparable en ausencia del ectetmoide o si este es indiscernible (modificado del carácter 37 de Musser y Cracraft 2019).
314. Ectetmoides, forma: extremadamente grueso y bien desarrollado (0); moderadamente desarrollado (1). No comparable si el ectetmoides está ausente o es indiscernible (carácter 38 de Musser y Cracraft 2019).
315. Ectetmoides, posición relativa al tabique interorbitario: anquilosado al tabique interorbitario (0); no anquilosado al tabique interorbitario (1). No comparable si el ectetmoides está ausente o es indiscernible (carácter 39 de Musser y Cracraft 2019).
316. Maxilar, cara lateral, triangular, proyección caudal que se extiende desde el maxilar, justo debajo del yugal, puede estar formado tanto por el yugal como por el maxilar: ausente (0); presente y prominente (1); presente pero adelgazado y truncado (2) (carácter 41 de Musser y Cracraft 2019).
317. Ectetmoides, reforzado por el proceso inferior del lacrimal, estado: presente (1); perdido (2) (carácter 44 de Musser y Cracraft 2019).
318. Palatinos, forma: palatinos en contacto con los maxilares solamente (0); los palatinos contactan con los premaxilares (1) (carácter 46 de Musser y Cracraft 2019).
319. Palatinos, altura de las crestas ventral y lateral entre sí: altura de la cresta lateral mayor que la de la cresta medial (0); alturas subiguales o crestas apenas visibles (1); altura de la cresta medial mayor que la de la cresta lateral (2) (carácter 46 de Musser y Cracraft 2019).
320. Palatinos, porción lateral, estado: bien desarrollado (0); rudimentario o vestigial (1) (carácter 47 de Musser y Cracraft 2019).
321. Cráneo, cara ventral, palatino, coana, lámina ventral, estado: rudimentario o vestigial (0); prominente (1) (carácter 52 de Musser y Cracraft 2019).
322. Palatines, coana, laminilla ventral, separación medial de laminillas bilaterales, forma: moderada (0); amplia (1).(carácter 53 de Musser y Cracraft 2019).
323. Palatines, coana, lamella ventral, posición del ángulo caudomedial en relación con la de la porción lateral, margen caudal, sitio rostrocaudal, forma: coincidente (0); rostral (1); caudal (2) (carácter 54 de Musser y Cracraft 2019).

324. Palatinos, proceso pterigoideo, foramen neumático, estado y número: presente, 2 o más (0); presente, 1 foramen (1); ausente (2). No comparable en ausencia del proceso pterigoideo (carácter 57 de Musser y Cracraft 2019).
325. Unión pterigopalatina, forma: sindesmosis y pterigopalatina propia rostrocaudalmente extensa con el extremo caudal acercándose al proceso cuadrático pterigoideo (0); articulación de mesopterigopalatina con gonfosis rudimentaria intrapterigoidea (1); articulación de pterigopalatina simple (2) (carácter 58 de Musser y Cracraft 2019).
326. Pterigoides, pie pterigoideo, porción rostral, forma: lineal, a menudo con una proyección lateral a lo largo del cuerpo del pterigoideo que tiene forma semicircular o tiene proyecciones variables (0); claramente ensanchado lateralmente (1) (carácter 60 de Musser y Cracraft 2019).
327. Pterigoides, sitio dorsoventral de la unión pterigopalatina en relación con la tribuna paraesfenoidal: ligeramente ventral, articulación pterigorostrorparaesfenoidal ausente (0); en la tribuna, articulación pterigo-rostrorparaesfenoidalis presente (1) (carácter 61 de Musser y Cracraft 2019).
328. Pterigoides, cuerpo del pterigoideo, pie pterigoideo, cara articular del palatino, separación lateromedial de extremos caudales emparejados bilateralmente (en vista ventral) y la correspondiente unión interpterigoideo, forma: moderada o ligeramente separada, unión ligeramente lateral a tribuna o apenas alcanzando el plano de la tribuna paraesfenoidal (0); no separada, articulación interpterigoideo o sutura presente (1) (carácter 62 de Musser y Cracraft 2019).
329. Pterigoides, margen cuadrático del pterigoides, cara articularis quadratica, forma: solo moderadamente agrandada en relación con el cuerpo del pterigoides, subcondilar (0); marcadamente ensanchado y dorsalmente alargado (1) (carácter 63 de Musser y Cracraft 2019).
330. Unión cuadrapterigoidea, forma: articulación doble, extensión dorsal moderada en la cara medial del proceso orbital combinado con cóndilo pterigoideo (0); articulación simple, limitada al cóndilo pterigoideo (1), articulación con el proceso orbital (2) (carácter 65 de Musser y Cracraft 2019).
331. Fosa temporal, forma: en su mayoría solo visible desde una vista lateral, extremo terminal ubicado ventrocranealmente a la cresta nugal (0); bordes de las fosas temporales casi juntándose o juntándose por encima de la cresta nugal (1) (carácter 66 de Musser y Cracraft 2019).
332. Cresta de la fosa temporal, forma: poco profunda, al mismo nivel que la parte superior del cráneo (0); cresta distintiva prominentemente elevada (1) (carácter 67 de Musser y Cracraft 2019).
333. Proceso cigomático, estado y forma: presente, corto, típicamente más largo que el proceso suprameático, romo o acuminado (0); obsoleto o ausente, aunque a menudo asociada con aponeurosis

- cigomática osificada (1); presente, corto y puntiagudo, casi idéntico en tamaño y forma al proceso suprameático (2); presente, alargado y robusto (3) (modificado del carácter 68 de Musser y Cracraft 2019).
334. Proceso cigomático, dividido por una cresta dorsolateral prominente que corre a lo largo del proceso y termina caudalmente en o cerca del margen caudal de la fosa temporal, estado: ausente (0); presente (1). No comparable en ausencia de proceso cigomático. (carácter 69 de Musser y Cracraft 2019).
335. Proceso suprameático, estado: ausente como proceso diferenciado, en la mayoría o en todos los casos el hueso homólogo es continuo como margen rostral del meato acústico externo (0); presente como proceso postorbital variablemente prominente (1) (carácter 71 de Musser y Cracraft 2019).
336. Cresta nugal transversal, forma: poco profunda o apenas visible (0), distinta y prominente (1) (carácter 73 de Musser y Cracraft 2019).
337. Hueso occipital, foramen v. occipitalis externo, estado: presente o muy claramente visible (0); perdido o alisado hasta el punto de ser apenas o no visible (1) (carácter 76 de Musser y Cracraft 2019).
338. Hueso occipital, cóndilo occipital, forma: esencialmente circular (0); claramente bilobado o reniforme, lóbulos divididos por una muesca condilar medial, alargados lateromedialmente (1); esencialmente redondo pero aplanado a lo largo del margen ventral del foramen magnum (2) (carácter 80 de Musser y Cracraft 2019).
339. Hueso occipital, cóndilo occipital, posición rostrocaudal relativa a exoccipital, proceso paroccipital: rostral (0); aproximadamente igual o caudal (1) (carácter 81 de Musser y Cracraft 2019).
340. Hueso occipital, fosa subcondilar, forma: profunda (0); superficial (1); ausente (2) (carácter 82 de Musser y Cracraft 2019).
341. Hueso occipital, proceso paroccipital, cresta lateral, forma: poco desarrollada, aplanada (0); muy prominente, orientada relativamente caudal (1); muy prominente, orientada relativamente cranealmente (2) (carácter 84 de Musser y Cracraft 2019).
342. Lateroesfenoides, cara orbital, proceso postorbital, extensión ventral (aspecto lateral) en relación con los cótilos ótico y escamoso del cuadrado, forma: dorsal (0); aproximadamente igual (1) (carácter 85 de Musser y Cracraft 2019).
343. Esfenoides, forma: comprimido medialmente (0); extendido lateralmente (1) (carácter 86 de Musser y Cracraft 2019).

344. Paraesfenoides, cresta de la fosa parabasal, estado y forma: presente, prominente, cresta lateromedialmente comprimida (0); presente, protuberancia comparativamente robusta pero no crestada o lateromedialmente comprimida (1) ( modificado del carácter 87 de Musser y Cracraft 2019).
345. Paraesfenoides, proceso lateral del paraesfenoides, anillo timpanico, estado: ausente (0); presente (1) (carácter 88 de Musser y Cracraft 2019).
346. Paraesfenoides, lámina, proceso lateral del paraesfenoides, estado y forma: obsoleto (0); moderadamente desarrollado (1) (modificado del carácter 89 de Musser y Cracraft 2019).
347. Rostro paraesfenoidal, fosa de las trompas de Eustaquio, estado y forma: ausente o imperceptible porque la porción craneal del esfenoides está anquilosada con el rostro paraesfenoidal (0); profunda (1); superficial (2) (carácter 94 de Musser y Cracraft 2019).
348. Cuadrado, cara lateral del cuerpo y base del proceso orbital, forma: convexa (0); cóncavo (1) (carácter 96 de Musser y Cracraft 2019).
349. Cuadrado, proceso orbital, elongación (excediendo el proceso ótico en longitud) y expansión rostral hacia el término espatulado (este último al menos tan ancho como cualquier otra parte del proceso orbital) en el que el margen rostral es redondeado, estado y forma: ausente (0 ); presente, terminal espatulado con margen rostral redondeado (1); presente, terminal subrectangular con margen rostral aplanado (2) (carácter 104 de Musser y Cracraft 2019).
350. Cuadrado, cóndilo pterigoideo, forma: aplanado lateralmente, relativamente grande, ancho, craneocaudal y lateromedialmente alargado (0); pequeño, en forma de bola, extremadamente pequeño en comparación con los otros cóndilos del cuadrado (1) ausente (2) (modificado del carácter 106 de Musser y Cracraft 2019).
351. Cuadrado, cóndilo medial, forma: orientado craneocaudalmente (0); orientado mediolateralmente (1) (carácter 107 de Musser y Cracraft 2019).
352. Cuadrado, cóndilo medial, forma: convexa y bulbosa, indivisa (0); bilobulado, dos lóbulos aproximadamente del mismo tamaño (1); bilobulado, lóbulo lateral claramente más pequeño que el lóbulo medial (2) (carácter 108 de Musser y Cracraft 2019).
353. Cuadrado, proceso mandibular, cara articular pterigoidea (cara ventral en aquellos taxones que tienen dos), forma: faceta articular, con ligera eminencia rostromedial en base (0); condilar, tuberosa o jugosublineal (1) (carácter 109 de Musser y Cracraft 2019).
354. Cuadrado, proceso mandibular del cóndilo lateral de la cotla quadratoyugal, sitio caudolateral en relación con el proceso mandibular: lateral (0); caudal (1) (carácter 111 de Musser y Cracraft 2019).

355. Cuadrado, cóndilo mandibular lateral: se expone cranealmente (0); se expone caudalmente (1) (carácter 112 de Musser y Cracraft 2019).
356. Cuadrado, proceso mandibular, cóndilo caudal (típicamente asociado con una fosa articular cuadrada opuesta, surco intercondilar de la mandíbula), estado: presente, bien definido (0); obsoleto o perdido (1) (carácter 113 de Musser y Cracraft 2019).
357. Cuadrado, proceso mandibular, cótila quadratoyugal, forma: fóvea y cótila, comparativamente poco profundas y con una incisura rostral y un proceso subcotilar variablemente profundos para acomodar el quadratoyugal (0); margen elevado, cóncavo, en forma de canal (1); fóvea y cótila: cóncava, orbiculada, con un borde elevado de forma variable (2) (carácter 114 de Musser y Cracraft 2019).
358. Mandíbula, sínfisis, longitud como proporción de la longitud total de la mandíbula: corta, menos de un quinto (0); medio, entre un quinto y un tercio (1); de largo, entre un tercio y la mitad (2) (carácter 116 de Musser y Cracraft 2019).
359. Mandíbula, rama, ángulo mandibular ventral, estado: ausente o indistinto (0); distinto (1) (carácter 120 de Musser y Cracraft 2019).
360. Mandíbula, rama mandibular, fenestra rostral mandibular, estado: esencialmente ausente (0); sustancial y transversal, completamente o en gran parte perforada (1) (carácter 121 de Musser y Cracraft 2019).
361. Mandíbula, angular, proceso retroarticular, curvatura dorsal, estado y forma: ausente, región típicamente poco distinguida o como mucho tuberculosa (0); presente, un hamulus pequeño pero distinto (1); presente, típicamente muy grande, comprimido lateromedialmente, con el margen ventral monotónicamente curvo y una longitud al menos tan grande como la longitud rostrocaudal de la fosa articular quadratica mandibular (2) (modificado del carácter 122 de Musser y Cracraft 2019).
362. Mandíbula, superficie craneal, dentario, desarrollo caudal, forma: fuertemente bifurcada (0); débilmente bifurcado caudalmente en las ramas dorsal y ventral (1); solo con una rama ventral que forma la mitad craneal del ángulo ventral (2) (modificado del carácter 123 de Musser y Cracraft 2019).
363. Mandíbula, aspecto caudal, fosa articular cuadrática, cótilo lateral, forma: orientado laterocaudalmente, delgado y alargado craneocaudalmente, elevado dorsalmente sobre la cresta lateral, convexo (0); porción craneal ancho típicamente acuminado (1); grande, ancho, confluyente con el cótilo medial para formar un cótilo semicircular más grande, convexo (2); pequeño y casi circular, cóncavo (3) (modificado del carácter 124 de Musser y Cracraft 2019).

364. Mandíbula, porción caudal, fosa articular quadratica, cotilos articulares, tubérculo intercotilar, forma: variablemente tuberculada (0); jugum único, de posición central, orientado rostrocaudalmente (1) (carácter 127 de Musser y Cracraft 2019).
365. Mandíbula, porción caudal, proceso medial, forma: relativamente más corta, más robusta y triangular (0); proyección digitiforme larga y delgada, a menudo de igual longitud que el proceso retroarticular (1) (carácter 128 de Musser y Cracraft 2019).
366. Mandíbula, aspecto caudal, proceso retroarticular, proyección accesoria orientada dorsalmente, estado y forma: ausente o indistinguible del proceso retroarticular, ausente (0); presente (1); presente y muy alargado (2) (carácter 129 de Musser y Cracraft 2019).
367. Mandíbula, zona flexora intramandibular rostral, afectada por adelgazamiento y aplanamiento localizado variablemente distinto de las ramas mandibulares inmediatamente proximales a la sínfisis, estado: ausente, flexibilidad variable pero generalizada en toda la rama (0); presente, localizado (1) (carácter 130 de Musser y Cracraft 2019).
368. Axis, centro, proceso ventral, estado y forma: esencialmente ausente (0); presente, representado por una cresta de grosor variable, redondeado o subangular (1); presente, representado por una espina redondeado ventralmente alargado y caudalmente desviada (2); presente, representado por una lámina ventralmente alargado, comprimido bilateralmente y craneocaudalmente restringido (3) (carácter 133 de Musser y Cracraft 2019).
369. Arcos vertebrales, procesos transversos, alargamiento craneocaudal gradual pero desarrollado en el *seratium* entre los elementos presinsacros, estado: ausente, procesos transversales esencialmente de ancho uniforme en todos los elementos presinsacros o moderadamente invertidos (0); presente, los procesos transversales claramente aumentan de ancho a lo largo de los elementos presinsacros (1) (carácter 147 de Musser y Cracraft 2019).
370. Vértebra 16, extensión craneocaudal del proceso espinoso en comparación con la vértebra 15, forma: subigual (0); el de 16 es más corto que el de 15 (1) (carácter 147 de Musser y Cracraft 2019).
371. Cuerpo del esternón, margen craneal, proceso craneolateral, forma: larga, creando fenestra (0); extensión robusta pero sin crear fenestra (1) (modificado del carácter 164 de Musser y Cracraft 2019).
372. Cuerpo del esternón, margen craneal, proceso craneolateral con respecto al eje majoris de la carina, ángulo: extendiéndose lateralmente (0); extendiéndose rostralmente (1) (carácter 165 de Musser y Cracraft 2019).

373. Cuerpo del esternón, cara visceral, base del proceso craneolateral y/o *processus craniolateralis proprius*, *impressio origii m. sternocoracoidei*, estado: presente (0); ausente (1) (carácter 166 de Musser y Cracraft 2019).
374. Cuerpo del esternón, cara visceral, poros neumáticos, excluyendo los incluidos dentro del foramen neumático, estado y sitio: ausentes (0); presentes en margen craneal (1); presente en el surco medial (2); presente en el margen craneal y el surco medial (3) (carácter 169 de Musser y Cracraft 2019).
375. Cuerpo del esternón, cara ventral, facies muscularis, surco ventrolateral (canal longitudinal en la superficie ventral del elemento inmediatamente medial al proceso costal), forma: ausente o tan poco profundo que no se distingue (0); definido, típicamente a lo largo del margen costal (1) (carácter 171 de Musser y Cracraft 2019).
376. Cuerpo del esternón, margen costal, incisuras intercostales, perforaciones neumáticas, estado: presentes (0); ausentes (1) (carácter 174 de Musser y Cracraft 2019).
377. Carina esternal, estado y forma: porción distal extremadamente comprimida medialmente, de modo que la porción dorsal delineada por las líneas intermusculares es extremadamente pequeña (0); porción distal menos comprimida medialmente o no comprimida, de modo que la porción dorsal delineada por las líneas intermusculares es grande (1); sin quilla, plana o suavemente convexa (2); sin quilla, muy curvada ventralmente, con una plataforma ventral rugosa (3) (modificado del carácter 175 de Musser y Cracraft 2019).
378. Carina esternal, margen craneal, crestas laterales de carina, estado: presente (0); ausente (1). No comparable para taxones sin carena. (carácter 176 de Musser y Cracraft 2019).
379. Carina esternal, margen craneal, *sulcus carinae*, estado: ausente (0); presente (1). No comparable para taxones sin carina. (carácter 177 de Musser y Cracraft 2019).
380. Carina esternal, margen craneal de carina, *sulcus carinae* o sitio homólogo, foramen neumático, estado y forma: ausente (0); presente, de tamaño y forma variables (1). No comparable para taxones sin carina (carácter 178 de Musser y Cracraft 2019).
381. Carina esternal, vértice, sitio en relación con la espina externa o el punto más proximal del esternón, forma: craneal a la espina externa o el punto más proximal del esternón (0); ubicado un poco caudalmente (1); localizado extremadamente cranealmente (2) (carácter 179 de Musser y Cracraft 2019).

382. Carina esternal, margen craneal, sitio y grado de engrosamiento: engrosamiento dorsal (0); engrosada ventralmente (1); ancho de ambas porciones subigual (1). No comparable para taxones sin carina (carácter 181 de Musser y Cracraft 2019).
383. Carina esternal, profundidad máxima ventral y normal al cuerpo del esternón, facies muscularis, en relación con el ancho mínimo del cuerpo del esternón (excluidos los procesos laterales, si los hay) a través de puntos en el margen costal directamente lateral a la profundidad máxima de la carina, forma: altura igual o mayor que el ancho del cuerpo esternal, sin incluir el proceso craneolateral (0); altura menor que el ancho del cuerpo esternal (1) (carácter 182 de Musser y Cracraft 2019).
384. Esternón caudal, incisuras y fenestras caudolaterales (si están presentes), extensión craneal, forma: alargada, es decir, longitud de la incisura y la fenestra mayor que dos tercios de la longitud craneocaudal del cuerpo del esternón, acercándose al extremo caudal del proceso costal del esternón (0); intermedio, es decir, longitud de la incisura y la fenestra entre un tercio y dos tercios de la longitud craneocaudal del cuerpo del esternón (1); reducido, es decir, longitud de la incisura y la fenestra inferior a un tercio de la longitud craneocaudal del cuerpo del esternón (2). No comparable en ausencia de incisura (fenestra) y/o trabécula (modificado al carácter 184 de Musser y Cracraft 2019).
385. Esternón caudal, margen costal, proceso caudolateral (si está presente), orientación relativa al cuerpo del esternón reflejado (en parte) por el ángulo definido por la incisura caudolateral, vértice craneal angulae, forma: ángulo indefinido, el proceso no es paralelo al margen costal y “vértice” es elipsoidal (0); entre 15° y 45°, parabólica (1); aproximadamente 45° (2); paralelo, ángulo indefinido, “vértice” es puntiagudo y triangular (3). No comparable por ausencia de proceso o incisura, u orientación indeterminada (modificado del carácter 185 de Musser y Cracraft 2019).
386. Esternón caudal, trabécula caudolateral (si está presente), margen terminal caudal, forma: redondeada o subrectangular, a menudo oblicua (0); subrecta, con una expansión terminal transversal (1); subacuminada, variablemente orientada (2). No comparable cuando la presencia de trabécula es incierta o se sabe que está ausente (carácter 186 de Musser y Cracraft 2019).
387. Esternón craneal, labio ventral, margen lateral, limitado craneocaudalmente, proceso redondeado en forma de reborde que sobresale dorsocraniolateralmente o dorsolateralmente, estado y forma: ausente (0); presente pero truncado, reducido a pequeñas eminencias redondeadas (1); prominente, alargada y delgada (2) (carácter 187 de Musser y Cracraft 2019).
388. Esternón caudal, trabécula mediana, margen y terminal caudal, forma definitiva: no cónico o débilmente cónico, transversalmente ancho, lineal o redondeado (0); claramente aguzado, redondeado o

- subrectangular (1); claramente aguzado, cruzado (2); claramente aguzado, irregularmente invaginado o cóncavo (3) (carácter 189 de Musser y Cracraft 2019).
389. Cabeza de costilla esternal, cara medial, foramen neumático, estado: presente (0); ausente (1) (carácter 191 de Musser y Cracraft 2019).
390. Extremo omal del coracoides, proceso acrocoracoideo, orientación dorsoventral principal en relación con el eje craneocaudal mayor de coracoides, forma: claramente ventral (0); esencialmente coplanar (1) (carácter 193 de Musser y Cracraft 2019).
391. Extremo omal del coracoides, processus acrocoracoideo, *impressio ligamenti acrocoracohumeralis*, estado y forma: presente, bien desarrollada (0); presente, rudimentaria o vestigial, representada por diversas indicaciones vagas de límite (1); ausente (2) (carácter 195 de Musser y Cracraft 2019).
392. Extremo omal del coracoides, vista dorsal, proceso glenoideo, faceta humeral y margen glenoideo, posición dorsoventral y lateromedial en relación con el proceso acrocoracoideo, forma: laterodorsal (0); dorsolateral (1) laterocaudal (2) (modificado del carácter 196 de Musser y Cracraft 2019).
393. Extremo omal del coracoides, vista dorsal, proceso procoracoideo, estado y prominencia: presente pero rudimentario, formando un ángulo, cótila superficial o cristula (0); presente, moderadamente prominente, un tubérculo típicamente curvado, término propio (sin contar los tubérculos auxiliares) que se aproxima al margen medial del cuerpo (1); un proceso alargado, *terminus proprius* claramente extendido medialmente y/o dorsal al cuerpo, algunos manifiestan la condición anterior curvándose mediodorsalmente alrededor del margen medial del cuerpo (2) (modificado del carácter 197 de Musser y Cracraft 2019).
394. Eje de coracoides, forma general de acuerdo a la longitud relativa al ancho de la faceta esternal: moderadamente alargada, longitud entre tres y cuatro veces al ancho (0); típicamente proporcionado, largo entre dos y tres veces el ancho (1); truncado, menos de dos veces el ancho (2) (carácter 199 de Musser y Cracraft 2019).
395. Coracoides esternal, *impressio musculi sternocoracoidei* en la superficie dorsal del margen esternal, profundidad y forma general: lisa, poco profunda o difícil de discernir (0); estriado y típicamente profundo (1) (carácter 200 de Musser y Cracraft 2019).
396. Coracoides esternal, margen medial, forma: cresta solo parcialmente existente o sin cresta medialis (0); con cresta medial variablemente prominente, continuada cranealmente por la cresta procoracoidea (1) (carácter 202 de Musser y Cracraft 2019).

397. Coracoides esternal, proceso lateral, forma relativa a faceta esternal, forma: sobresale laterocaudalmente, sin estar en línea con la faceta esternal (0); proyectado cranealmente (1); se proyecta lateralmente, en línea con la faceta esternal (2) (carácter 203 de Musser y Cracraft 2019).
398. Cuello escapular, vista medial, acuminado, ventralmente orientado, estado y forma: ausente (0); presente (1); cicatriz vestigial presente como un tubérculo elevado que a veces es acuminado (2) (carácter 206 de Musser y Cracraft 2019).
399. Escapula, curvatura ventral monótona de la hoja escapular, forma: moderada, el cuerpo y el margen distal de la escápula son de ligera a moderadamente convexos (0); pronunciado, cuerpo y margen distal de la escápula notoriamente convexos (1) (carácter 207 de Musser y Cracraft 2019).
400. Hoja escapular, vista lateral, concavidad longitudinal, estado: presente, claramente cóncava en toda su extensión, acentuada por el desplazamiento lateral del margen dorsal de la hoja (0); perdida, hoja esencialmente plana en toda su extensión o concavidad poco profunda limitada a las porciones craneal y medial (1) (carácter 208 de Musser y Cracraft 2019).
401. Hoja escapular, vista ventrolateral, tubérculo de tamaño variable ubicado cranealmente, a menudo acompañado de una cresta ornamentada con foramens que se extiende distalmente, estado: presente (0); ausente (1) (carácter 209 de Musser y Cracraft 2019).
402. Húmero proximal, tubérculo ventral, elevación proximal independiente de la exposición de la fosa pneumotricipitalis: inferior al tubérculo dorsal, se proyecta cranealmente (0); de elevación inferior a la del tubérculo dorsal, se proyecta cranealmente (1); elevado inmediatamente proximalmente al tubérculo dorsal, se proyecta cranealmente o craneoproximalmente (2) (carácter 213 de Musser y Cracraft 2019).
403. Húmero proximal, tuberculo dorsal, forma: lisa y redondeada (0); acuminado (1) (carácter 214 de Musser y Cracraft 2019).
404. Húmero proximal, vista caudal, incisura capitis, forma: extremadamente profunda y prominente (0); superficial (1) (carácter 215 de Musser y Cracraft 2019).
405. Húmero proximal, fosa pneumotricipital, foramen neumático, estado: presente y neumático (0); ausente (1) fosa neumatizada por numerosos y pequeños foramenes (2) ( modificado del carácter 216 de Musser y Cracraft 2019).
406. Húmero proximal, fosa pneumotricipital, cruz *dorsale fossae*, forma: dorsoventralmente estrecha (0); dorsoventralmente ancha (1) (carácter 219 de Musser y Cracraft 2019).
407. Húmero proximal, cabeza, tuberosidad triangular y distal anquilosada al tubérculo ventral, estado: ausente (0); presente (1) (carácter 221 de Musser y Cracraft 2019).

408. Húmero proximal, aspecto craneal, surco ligamentoso transverso, estado y forma en términos de extensión dorsoventral: extremadamente reducido, casi imperceptible, como máximo sugerido por una depresión abreviada y poco profunda o una fóvea restringida dorsalmente (0); presente, superficial y, a menudo, abreviado, típicamente limitado a aproximadamente todo el margen proximal de la cara bicipital y alcanzando el punto medio de la porción proximal del húmero, superficie craneal (1); presente, profundo y largo, se extiende dorsoventralmente a través de la porción proximal del húmero para intersectar las bases tuberculum dorsale y ventrale humeri (2) (carácter 223 de Musser y Cracraft 2019).
409. Húmero proximal, vista craneal, surco ligamentoso transverso, sección ventral, marcada región subtriangular elevada y supplantar, delimitada por crestas marginales pronunciadas y que encierra 2 fóveas ventrales profundas, estado: ausente (0); presente (1) (carácter 224 de Musser y Cracraft 2019).
410. Húmero proximal, cresta bicipital, forma: muy prominente, con margen redondeado (0); poco prominente, típicamente redondeado (1); prominente pero "cuadrada", es decir, la porción distal ubicada mucho más proximal (2); extremadamente reducida, esencialmente perdida (3) (carácter 225 de Musser y Cracraft 2019).
411. Húmero proximal, cresta bicipital, término en la diáfisis, margen ventral, forma: abruptamente interrumpido proximalmente en la diáfisis humeral (0); continúa distalmente gradualmente, bajo pero bien definido a lo largo de la diáfisis humeral (1) (carácter 227 de Musser y Cracraft 2019).
412. Húmero proximal, cresta deltopectoral, extensión lateral y forma general: prominencia variable, redondeada, orientada cranealmente (0); muy prominente, redondeada, acampanada ventralmente (1); atípica, de modo que la porción proximal de la cresta está marcadamente reducida y la porción distal de la cresta aparece como un proceso triangular orientado cranealmente (2); muy reducida (3) (modificado del carácter 229 de Musser y Cracraft 2019).
413. Húmero proximal, cresta deltopectoral, aspecto caudal oblicuo, extensión proximodistal relativa a la de la cresta bicipital, magnitud: extremo de la cresta deltopectoral distal al de la cresta bicipital (0); términos aproximadamente subiguales en extensión (1) (carácter 231 de Musser y Cracraft 2019).
414. Diáfisis del húmero, sección proximal del eje con sección transversal triangular, estado: ausente (0); presente (1) (carácter 232 de Musser y Cracraft 2019).
415. Húmero distal, cara caudal, fosa olecraneana, forma: profundidad y ancho proximodistal limitado (0); presente, muy profundo, proximodistalmente ancho y claramente delimitado (1) (modificado del carácter 236 de Musser y Cracraft 2019).

416. Húmero distal, aspecto caudal, *sulcus tendinis m. scapulothoracalis*, estado y forma: ausente (0); presente, débilmente definido, típicamente ancho, poco profundo y truncado (1); presente, claramente definido, generalmente angosto, profundo y alargado (2) (carácter 237 de Musser y Cracraft 2019).
417. Húmero distal, aspecto caudal, epicóndilo ventral (entepicondylus), sitio proximodistal en relación con los del epicóndilo dorsal (ectepicondylus) y cóndilo ventral, forma: del primero proximal al último (0); el primero aproximadamente igual o distal al segundo (1) (carácter 238 de Musser y Cracraft 2019).
418. Húmero distal, aspecto craneal, fosa braquial, posición dorsoventral relativa al eje medio del húmero: ventral (0); medio (1) (carácter 239 de Musser y Cracraft 2019).
419. Húmero distal, aspecto craneal, impresión del *m. brachialis anticus* (depresión braquial), forma: poco profunda y pequeña, ovoide o depresión braquial inexistente (0); profunda y parte de la depresión braquial, la porción distal del húmero tiende a estar especialmente deprimida (1) (carácter 240 de Musser y Cracraft 2019).
420. Húmero distal, aspecto craneal, epicóndilo dorsal (ectepicondilo), estado y forma respecto a la prominencia dorsal, estado y forma: ausente o prácticamente coplanar con la cara dorsal del húmero, intersección vertical de las curvas terminales de los cóndilos en el vértice dorsodistal del elemento (0); presente, de prominencia variable (1) (carácter 242 de Musser y Cracraft 2019).
421. Húmero distal, aspecto craneal, cóndilo dorsal y ventral del húmero, forma general: comprimido craneocaudalmente (0); grueso, redondeado (1) (carácter 243 de Musser y Cracraft 2019).
422. Húmero distal, aspecto craneal, cóndilo dorsal del húmero, extensión proximal relativa al margen distal de la fosa braquial, forma: cóndilo distal al extremo distal de la fosa braquial y típicamente separado de su margen distal por un área lisa (0); cóndilo (margen proximal) que normalmente se extiende al menos proximal al margen distal de la fosa braquial (1); cóndilo marcadamente proximal a la fosa braquial, incluyendo el extremo proximal del cóndilo dorsal y ventral (2) (carácter 244 de Musser y Cracraft 2019).
423. Ulna proximal, proceso cotilar dorsal, cótila dorsal, cara articular en relación con la cótila ventral, forma: menos expandida (0); subigual (1) (carácter 246 de Musser y Cracraft 2019).
424. Ulna proximal, proceso cotilar dorsal, cresta intercotilar, forma: cresta rudimentaria pero evidente a pesar de los cótilos conformados más típicamente (0); variablemente prominente, cótila dorsal y ventral bien definida (1) (carácter 247 de Musser y Cracraft 2019).

425. Ulna proximal, aspecto dorsal, incisura radial, estado y forma: ausente o indistinto, surco angosto, cótilo estrechamente yuxtapuesto y proceso redondeado a triangular con ápice definido (0); presentes y de pronunciación variable (1) (carácter 249 de Musser y Cracraft 2019).
426. Carpometacarpo proximal, tróclea carpal, surco troclear, forma: superficial, redondeada en vista craneal o caudal, o algo profunda lateralmente pero no cranealmente (0); profundo, subangular en vista craneal o caudal (1) (carácter 251 de Musser y Cracraft 2019).
427. Carpometacarpo proximal, vista dorsal, tróclea carpal, labio dorsal, extremo proximal del borde dorsal de la tróclea, forma: débilmente angular (0); redondeado (1); fuertemente angular, casi puntiaguda, alargada proximalmente (2) (carácter 252 de Musser y Cracraft 2019).
428. Carpometacarpo proximal, vista ventral, metacarpal I, tubérculo pequeño inmediatamente distal a la sinostosis metacarpal proximal, estado y forma: alargado (0); bien definido y redondeado (1); obsoleto (2) (modificado del carácter 253 de Musser y Cracraft 2019).
429. Carpometacarpo distal, aspecto dorsal, sinostosis metacarpal distal, surco interóseo ventral, estado y forma: presente, superficial (0); ausente (1); presente y profundo (2) (carácter 254 de Musser y Cracraft 2019).
430. Ilión preacetabular y postacetabular, cara dorsal, longitud craneocaudales relativa, forma: ilión preacetabular mayor en longitud craneocaudal que el ilión postacetabular (0); subigual (1); ilión posacetabular mayor en longitud craneocaudal que el ilión preacetabular (2) (carácter 255 de Musser y Cracraft 2019).
431. Ilión preacetabular, cara dorsal, margen dorsomedial, cresta iliaca dorsal, sinostosis dorsomedial que forma carina iliaca dorsalis, estado y forma: presente, carina es rudimentaria o vestigial, las crestas son dorsalmente prominentes y se acercan medialmente, pero están claramente separadas de la cresta espinosa sinsacral por surcos iliosinsacrales variablemente estrechos pero definidos (0); ausente, crestas limitadas a la lámina ventral que no se acercan medialmente, por lo general se exponen las fenestras intertransversarias (1); presente, carina definida y sinostótica (2) (carácter 256 de Musser y Cracraft 2019).
432. Ilión preacetabular y sinsacro, cara dorsal, cresta iliaca dorsal, altura: poco profunda o plana, el arco de la cresta (o la porción más alta de las crestas separadas) no excede la altura de la porción postacetabular del sinsacro (0); extremadamente prominente, el arco de la cresta (o la porción más alta de las crestas separadas) excede la altura postacetabular del sinsacro (1) (carácter 257 de Musser y Cracraft 2019).

433. Ilion acetabular, cara dorsal, ancho interacetabular relativo a la longitud sinsacral, magnitud: grande, superior a la mitad de la longitud sinsacral posacetabular (0); moderado, de la mitad a un tercio de longitud sinsacral (1); pequeño, aproximadamente un cuarto de longitud sinsacral (2); extremadamente pequeño, aproximadamente un sexto de longitud sinsacral (3) (carácter 260 de Musser y Cracraft 2019).
434. Ilion acetabular, cara dorsal, margen dorsomedial del ilion, fenestras intertransversarias synsacrales, estado: presentes (0); ausentes (1) (carácter 261 de Musser y Cracraft 2019).
435. Acetábulo, ubicado inmediatamente lateral o lateroventral al sinsacro debido a una compresión bilateral extrema de la pelvis, estado: ausente (0); presente (1). (carácter 262 de Musser y Cracraft 2019).
436. Ilion acetabular y concavidad infracristalis caudal al acetábulo, cara lateral, foramen ilioisquiatico, extensión craneocaudal dentro de la concavidad infracristalis (incluido el propio foramen): limitada a la mitad craneal pero superior a un tercio (0); abarca al menos la mitad de la concavidad caudal al acetábulo (1); limitado a un tercio craneal o menos (2). No comparable para Tinamiformes (carácter 266 de Musser y Cracraft 2019).
437. Pelvis, ilion posacetabular, cara lateral, lámina infracristalis, margen del foramen ilioisquiatico (excluido el vestigio de la membrana ossificans ilioischiadica, si está presente), estado y forma: ausente, falta lámina infracristalis (0); presente, delimitando un margen profundo (eje menor al menos la mitad del eje mayor) elíptico a circular (1); presentes, delimitando un margen subangular atenuado ventrocaudalmente (2) (carácter 267 de Musser y Cracraft 2019).
438. Pelvis, ilion posacetabular, cara dorsal, compresión bilateral extrema de los elementos que hace que la porción caudal de la pelvis sea lateromedialmente más estrecha que el ilion preacetabular, estado: ausente (0); presente (1) (carácter 270 de Musser y Cracraft 2019).
439. Pelvis, ilion postacetabular, cara lateral, cresta ilíaca dorsolateral, ángulo caudolateral (si está presente), forma: marcada por una prominencia comparativamente pequeña, redondeada y dirigida lateralmente (0); marcado por un reborde curvado ventralmente prominente, socavado por una profunda concavitas infracristalis (1). No comparable para taxones con una pelvis extremadamente comprimida bilateralmente (carácter 272 de Musser y Cracraft 2019)..
440. Pelvis, ilion postacetabular, cara lateral, lámina infracristalis, concavidad infracristalis, estado: ausente o apenas perceptible (0); presente (1) (carácter 274 de Musser y Cracraft 2019).
441. Ilion e isquion postacetabulares, cara lateral, sincrondrosis ilioisquiatica, forma: extremadamente suave, apenas visible o ausente (0); linear y claramente grabada craneocaudalmente o craneoventralmente (1) (carácter 275 de Musser y Cracraft 2019).

442. Ilion e isquion posacetabulares, cara lateral, incisura profunda en el margen caudal, estado: ausente (0); presente (1). No comparable para Tinamiformes (carácter 276 de Musser y Cracraft 2019).
443. Ilion e isquion posacetabulares, cara lateral, incisura en el margen caudal de la pelvis, altura dorsoventral en relación con el diámetro del acetábulo, estado y forma: ausente o imperceptible donde la incisura es menor que la del acetábulo (0); presente, estrecha, altura dorsoventral máxima igual al diámetro del acetábulo (1); presente, ancho, altura dorsoventral máxima mayor que el diámetro del acetábulo (2). No comparable para Tinamiformes (carácter 277 de Musser y Cracraft 2019).
444. Ilion e isquion posacetabulares, cara lateral, margen caudal, extensión caudal del ilion en relación con la del isquion, forma: ilion claramente craneal al isquion, caracterizado por una marcada indentación angular próxima al extremo caudal de la sutura ilioisquiática (0); isquion claramente craneal al ilion, definiendo colectivamente un margen caudal inclinado oblicuamente de la pelvis excluyendo la espina dorsolateral del ilion y la incisura del margen caudal, si está presente (1); subigual (2). No comparable para Tinamiformes. (carácter 278 de Musser y Cracraft 2019).
445. Sinsacro acetabular, anquilosis del proceso transversal acetabular (a menudo sinostótico) al área acetabular más allá del margen lateral del sinsacro, estado y sitio: ausente, el proceso transversal no anquilosado al área acetabular (0); presente, anquilosis en el margen dorsal del acetábulo, a menudo dentro del margen dorsocaudal del acetábulo (1); presente, anquilosis del borde craneodorsal del foramen ilioisquiático con separación variable entre el acetábulo y la anquilosis, acompañada de concavidad sésil entre la anquilosis y el borde del acetábulo (2); presente, anquilosada al sitio ventral entre el margen acetabular caudal y el margen craneal del foramen ilioisquiático, anquilosada a pila que se extiende desde la anquilosada entre el foramen ilioisquiático hacia el margen dorsal del foramen obturador (3). No comparable para Tinamiformes (carácter 280 de Musser y Cracraft 2019).
446. Isquion posacetabular, cara ventral, foramen en la cresta ilíaca oblicua, estado: presente (0); perdido (1) (Carácter 283 de Musser y Cracraft 2019).
447. Sinsacro posacetabular y fosa renal, aspecto ventral, grado de depresión: porción posacetabular del sinsacro deprimida dorsalmente, fosa renal poco profunda (0); porción posacetabular del sinsacro elevada ventralmente, fosa renal claramente más profunda (1) (Carácter 284 de Musser y Cracraft 2019).
448. Sinsacro postacetabular, cara ventral, proceso transversal, en la articulación con el ala postacetabular, margen medial, estado y forma: sin vértebras modificadas como en los estados 2-4 (0); tres o más vértebras ensanchadas craneocaudalmente, ventralmente prominentes, acomodándose dorsalmente (con

margen medial) en una extensión caudal de fosa renal, receso iliaco (1); dos vértebras ensanchadas craneocaudalmente, ventralmente prominentes, acomodándose dorsalmente (con margen medial) en una extensión caudal de fossa renalis, receso iliaco (2); una vértebra ensanchada craneocaudalmente, ventralmente prominente, acomodándose dorsalmente (con margen medial) en una extensión caudal de fosa renal, receso iliaco (3). El recuento no incluye la vértebra caudal casi cranealmente sinostótica de forma variable (carácter 285 de Musser y Cracraft 2019).

449. Ilion e isquion posacetabulares, cara ventral, fosa renal y receso caudal, fosa, forma: ausente (0); relativamente superficial, sin extenderse más allá del margen caudal del ilion (1); profundamente empotrado, que se extiende más allá del margen caudal del ilion (2) (carácter 286 de Musser y Cracraft 2019).
450. Ilion postacetabular, aspecto ventral, especialmente margen caudal, grado de compresión lateromedial: algo comprimido lateromedialmente, creando una fenestra medial estrecha con un ilion modestamente arqueado, típicamente creando una fenestra semicircular (0); extremadamente extendido lateralmente, de modo que la fenestra medial es ancha debido al margen caudal del isquion arqueado lateralmente (1); extremadamente lateromedialmente comprimida, creando una fenestra medial estrecha restringida por márgenes caudales de casi 180° del ala iliaca más o menos en línea con la porción caudal del sinsacro (2) (carácter 288 de Musser y Cracraft 2019).
451. Sinsacro e isquion posacetabulares, aspecto ventral, margen caudal del isquion, en relación con la porción caudal del sinsacro, forma: porción caudal del sinsacro separándose y continuando caudalmente más allá del margen caudal del isquion y extendiéndose lateralmente hacia el ápice (0); porción caudal del sinsacro fusionada completamente con el margen caudal del isquion, terminando con el isquion (1); porción caudal del sinsacro que se separa y continúa caudalmente más allá del margen caudal del isquion y se estrecha hacia el ápice (2) (carácter 289 de Musser y Cracraft 2019).
452. Sinsacro posacetabular, aspecto ventral, porción más caudal del sinsacro, forámenes, estado y forma: grandes y ovoides (0); pequeños y circulares (1); ausentes (2) (carácter 290 de Musser y Cracraft 2019).
453. Ilion postacetabular, cara ventral, proceso marginal caudal, estado y forma: ausente u obsoleto (0); presente, de prominencia variable, a menudo presente como un eminencia redondeada (1); presente, prominente, pero incrustado como pila dentro de la membrana osificante (2) (carácter 291 de Musser y Cracraft 2019).
454. Ápice del pubis, forma: proyección dorsal (0); proyección ventral (1) (carácter 296 de Musser y Cracraft 2019).

455. Fémur y tibiotarso, osificación intratendinosa, estado: ausente (0); presente (1) (Carácter 298 de Musser y Cracraft 2019).
456. Fémur proximal, cresta trocantérica, proyección craneal: marcadamente proyectada cranealmente (0); superficial, algo proyectada cranealmente (1); poco profunda, lateralmente comprimida (2) (carácter 299 de Musser y Cracraft 2019).
457. Fémur proximal, aspecto caudal, cresta trocantérica, distal a faceta antitrocantérica, forma: engrosamiento débilmente desarrollado (0); sin engrosamiento distal definido (1) (carácter 300 de Musser y Cracraft 2019).
458. Fémur proximal, cuello femoral, faceta antitrocantérica, margen caudal, forma: ubicado en un ángulo de 90° con respecto al cuerpo femoral (0); proyectándose proximalmente (1) (carácter 303 de Musser y Cracraft 2019).
459. Fémur distal, aspecto craneal, surco patelar, región proximal, subfosa accesoria ovalada, estado: ausente (0); presente (1) (carácter 305 de Musser y Cracraft 2019).
460. Fémur distal, aspecto caudal, *impressio anae m. iliofibularis*, forma: ovoide (0); circular (1) (carácter 310 de Musser y Cracraft 2019).
461. Fémur distal, aspecto craneal, epicóndilo medial, término craneoproximal en el cuerpo femoral, sitio: prominentemente elevado, típicamente tubercular (0); no prominentemente elevado, con una gradación suave (1) (carácter 311 de Musser y Cracraft 2019).
462. Fémur distal, aspecto caudal, cóndilo lateral, posición proximodistal relativa de los extremos proximales de la cresta tibiofibular y de la tróclea fibular, forma: extremo proximal de la cresta tibiofibular ubicado más proximalmente que el de la tróclea del fibular (0); subigual (1) (carácter 315 de Musser y Cracraft 2019).
463. Fémur distal, aspecto caudal, cóndilo medial, forma general: porción distal esférica muy redondeada, extremadamente convexa (0); subtriangular, porción distal algo redondeada (1) (carácter 316 de Musser y Cracraft 2019).
464. Fémur distal, caras medial y craneal, cóndilo medial, extremo proximal, forma: abrupta, subperpendicular o acuminada (0); comparativamente gradual (1). (carácter 317 de Musser y Cracraft 2019).
465. Fémur distal, aspecto craneal, *fóvea tendineus m. tibialis cranialis*, forma: grande, redonda u ovoide (0); pequeño, ovoide (1); pequeño, subcircular (2) (carácter 319 de Musser y Cracraft 2019).

466. Fémur distal, aspecto craneal, sitio de *fóvea tendineus m. tibial craneal*: craneal (0); caudal (1) (carácter 320 de Musser y Cracraft 2019).
467. Tibiotarso proximal, cabeza, fosa retropatelar, estado: presente, superficial (0); presente, profundo (1); ausente (2) (carácter 321 de Musser y Cracraft 2019).
468. Tibiotarso proximal, cabeza, fosa retropatelar o sitio homólogo, foramen neumático: receso y/o foramens (poros) neumáticos, estado y forma: presente, limitado a foramens y/o poros (0); ausentes, ni el receso ni los forámenes/poros son evidentes (1) (carácter 322 de Musser y Cracraft 2019).
469. Tibiotarso proximal, aspecto caudal, foramen neumático debajo del yugum entre la faceta articular lateral y el área interarticular, estado y número: presente, 1 (0); presente, 2 o más (1); ausentes (2) (carácter 324 de Musser y Cracraft 2019).
470. Tibiotarso proximal, cabeza, crestas cnemiales craneal y lateral, márgenes craneal y lateral, respectivamente, reforzados con jugae engrosada, estado: ausente (0); presente (1) (carácter 327 de Musser y Cracraft 2019).
471. Tibiotarso proximal, cabeza, crestas cnemiales craneal y lateral, cresta cnemial lateral, margen dorsal de la cresta, lateral a la intersección con la cresta cnemial craneal, forma marginal: sigmoidea, convexa lateralmente y cóncava medialmente (0); lineal y de pendiente variable (1); esencialmente convexa (2) (carácter 328 de Musser y Cracraft 2019).
472. Tibiotarso proximal, cresta cnemial, relación con el extremo proximal de la cresta fibular: extremo proximal de la cresta fibular proximal al extremo distal de la cresta cnemial (0); extremo proximal de la cresta fibular distal a la porción más distal de la cresta cnemial (1); extremo proximal de la cresta fibular al mismo nivel que el extremo distal de la cresta cnemial (2) (Carácter 330 de Musser y Cracraft 2019).
473. Tibiotarso proximal, cabeza, cresta cnemial lateral, prominencia lateral relativa a la fibula articulada: no lateral a la cabeza fibular (0); lateral a la cabeza del fibular (1) (carácter 331 de Musser y Cracraft 2019).
474. Tibiotarso proximal, cabeza, crestas cnemiales craneal y lateral, extensiones distales en el cuerpo del tibiotarsus, forma: cresta cnemial craneal que termina distal a la cresta lateral (0); crestas subiguales en extensión distal (típicamente truncadas), ambas sin jugae (1) (carácter 332 de Musser y Cracraft 2019).
475. Fíbula proximal, cabeza, forma y posición en relación con la cabeza del tibiotarso: alargada y que se extiende más allá del área interarticular (0); esencialmente circular, desde una vista proximal que no se extiende más allá del área interarticular (1) (carácter 333 de Musser y Cracraft 2019).

476. Tibiotarso proximal, cabeza, faceta articular fibular, estado y forma: presente, incisura poco profunda (0); jugum corto presente que se extiende distalmente desde el margen de la cabeza y/o una extensión lateral distinta del borde de la cabeza (1) (carácter 334 de Musser y Cracraft 2019).
477. Diáfisis del tibiotarso, margen lateral, foramen interóseo proximal, forma: sublineal e excavada, relativamente estrecha (0); aproximadamente aovada, relativamente espaciosa (1) (carácter 335 de Musser y Cracraft 2019).
478. Diáfisis del tibiotarso, margen lateral, foramen interóseo distal, longitud en comparación con la longitud del tibiotarso: más de un cuarto de la longitud del tibiotarso (0); menos de un cuarto de la longitud del tibiotarso (1); exactamente un cuarto de la longitud del tibiotarso (2) (carácter 336 de Musser y Cracraft 2019).
479. Tibiotarso distal, aspecto caudal, tróclea cartilaginosa tibial, márgenes lateral y medial: extendido lateralmente (0); comprimido medialmente (1) (carácter 338 de Musser y Cracraft 2019).
480. Tibiotarso distal, aspecto caudal, tróclea cartilaginosa tibial, altura, forma: craneocaudalmente corto (0); craneocaudalmente alargada (1) (carácter 339 de Musser y Cracraft 2019).
481. Tibiotarso distal, aspecto distal, cóndilo medial y cóndilo lateral, incisura intercondilar, fóvea (surco) transcondilar medial y lateral, estado: presente (0); perdido (1) (carácter 344 de Musser y Cracraft 2019).
482. Tibiotarso distal, aspecto craneal, tuberculum del ligamento tibiometatarsiano intercondilar, estado: ausente (0); presente (1) (carácter 345 de Musser y Cracraft 2019).
483. Tarsometatarso proximal, cara plantar, hipotarso, lámina medial hipotarsal (se refiere a la lámina dorsoplantar total, incluida la cresta expuesta, plantar al cuerpo tarsometatarso, facies plantaris), prominencia plantar relativa al cuerpo tarsometatarso, magnitud: mayor o igual a la prominencia plantar de lámina lateral del hipotarso (0); menor a la prominencia plantar de la lámina lateral del hipotarso (1) (carácter 349 de Musser y Cracraft 2019).
484. Tarsometatarso proximal, cara plantar, crestas hipotarsales medial y lateral, forma: fusionadas, de modo que se formaron foramens hipotarsales en lugar de un surco (0); separadas (1) (carácter 350 de Musser y Cracraft 2019).
485. Tarsometatarso proximal, hipotarso, tendón del hipotarso del *m. flexor perforatus digiti II* surco/canal para el tendón del *m. flexor perforatus digiti II*, forma: cresta hipotarsal medial de mayor altura que la cresta lateral (0); esencialmente iguales en tamaño (1); marcada y rodeada lateralmente por una cresta lateral proximalmente larga y que sobresale plantarmente (2) (carácter 352 de Musser y Cracraft 2019).

486. Os exoccipitale, cara externa, foramen de la rama occipital de la arteria oftálmica externa ubicado en una concavidad cercana a la cresta nual lateral, y justo dorsal al proceso paroccipital; la rama occipital de la arteria oftálmica externa corre sobre el occipucio en surcos bien definidos: no (0); sí (1) (carácter 5 de Bourdon et al., 2009).
487. Procesos paroccipitales: distinto al estado 1 (0); aliforme, con superficie rostral cóncava (1); muy desarrollado con la superficie rostral orientada completamente rostralmente y con una cresta curva para la unión de la membrana timpánica (2) (Carácter 6 de Bourdon et al., 2009).
488. Procesos basipterigoideos, proporción: longitud rostrocaudal y proyección lateral subiguales (0); lateralmente cortos, rostrocaudalmente largos y dorsoventralmente planos (1); lateralmente alargados y delgados (2); sésiles, muy poco proyectados lateralmente (3); ausentes (4) (modificado de los caracteres 8 y 9 de Bourdon et al., 2009).
489. Rostro paraesfenoidal semicilíndrico, que termina bien rostral a la órbita y fusionado de manera incompleta con el septo interorbital más el septo nasal: no (0); sí (1) (carácter 10 de Bourdon et al., 2009).
490. Rostro paraesfenoidal corto y fuertemente comprimido lateromedialmente: no (0); sí (1) (carácter 11 de Bourdon et al., 2009).
491. Fosa temporal, *origo musculi pseudotemporalis superficialis*: no como sigue (0); profundo, mirando completamente lateralmente (sin extensión dorsal), y delimitado por una cresta temporal distinta (1) (carácter 16 de Bourdon et al., 2009).
492. Proceso cigomático: no como sigue (0); lado ventral plano con cresta lateral afilada (1); cresta lateral fuertemente curvada y caudalmente continua con un proceso en forma de cuchilla (2) (carácter 18 de Bourdon et al., 2009).
493. Proceso cigomático, parte rostral de la base con prominencia suave: no (0); sí (1) (carácter 19 de Bourdon et al., 2009).
494. Pila otica: no como sigue (0); delgado, bien definido medialmente, que sobresale ventralmente al foramen neumático caudal (1) (carácter 20 de Bourdon et al., 2009).
495. Cavum nasi: cavum nasi olfactorii triangular profundo (Livezey y Zusi, 2006) delimitado caudalmente por un orificio ectetmoidal hinchado, que está unido al orificio mesetmoidal y la base del proceso orbital ossis lacrimale: ausente (0); presente (1) (carácter 22 de Bourdon et al., 2009).
496. Concha nasalis caudalis de gran tamaño, formada en una cámara olfativa: no (0); sí (1) (carácter 23 de Bourdon et al., 2009).

497. Mandíbula, parte caudal ensanchándose gradualmente y curvándose medialmente justo rostral a fosa glenoidea: no (0); sí (1) (carácter 24 de Bourdon et al., 2009).
498. Mandíbula, partes intermedia y sinfisaria claramente curvada ventralmente: no (0); sí (1) (carácter 25 de Bourdon et al., 2009).
499. Mandíbula, fosa caudal: mediorostralmente inclinada, recta, con un proceso retroarticular puntiagudo y un proceso medial que sobresale rostralmente; crista transversa fossae afilada y recta: no (0); sí (1) (carácter 29 de Bourdon et al., 2009).
500. Premaxilar con proceso frontal angosto: no (0); sí (1) (Carácter 30 de Bourdon et al., 2009).
501. Maxilar, proceso maxilopalatino formando bolsillo con diminuta abertura caudal; este bolsillo encierra completamente el divertículo maxilar del seno antorbital (ver Witmer, 1990): no (0); sí (1) (carácter 41 de Bourdon et al., 2009).
502. Vomer: no como sigue (0); extendiéndose muy caudalmente, contactando el pterigoides y una amplia poco profunda parte coanal del palatino (1); ventralmente plano, sin abrazar el rostro parasfenoidal (2) (carácter 34 de Bourdon et al., 2009).
503. Pterigoides con fosa medial conspicua justo rostral a la faceta basipterigoidea: no (0); sí (1) (Carácter 35 de Bourdon et al., 2009).
504. Atlas, arco atlantal pendiendo rostralmente: no (0); sí (1) (carácter 36 de Bourdon et al., 2009).
505. Vértebras postaxiales muy largas rostrocaudalmente: no (0); sí (1) (carácter 37 de Bourdon et al., 2009).
506. Vértebras torácicas, eminencias costolaterales forman un pedúnculo que se proyecta rostrolateralmente, cuyo borde rostral es convexo: no (0); sí (1) (carácter 38 de Bourdon et al., 2009).
507. Vértebras sinsacrales, sección I (Livezey y Zusi, 2006): procesos transversos cortos, craneocaudalmente gruesos, en posición ventral y proyectados horizontalmente, de modo que el margen ventral del ala preacetabular del ilion está nivelado con la cara ventral del centro vertebral: no (0); sí (1) (carácter 39 de Bourdon et al., 2009).
508. Vértebras sinsacrales lumbares, sacrales y caudales (Livezey y Zusi, 2006), proceso transverso ensanchado, fusionado entre sí y con el ilion para formar una placa ventral: no (0); sí (1) (carácter 40 de Bourdon et al., 2009).
509. Esternón, cuerpo esternal: no como sigue (0); de forma aplanada, más ancho que largo, subcuadrado, con trabécula mediana, una convexidad suavemente curvada que no excede la longitud del cuerpo del esternón (1) más largo que ancho con margen caudal redondeado(2); (modificado de los caracteres 43 y 44 de Bourdon et al., 2009).

510. Esternón, margen craneal con una cresta recta que sobresale fuertemente dorsalmente: no (0); sí (1) (carácter 47 de Bourdon et al., 2009).
511. Esternón, margen craneal dorsal a las facetas coracoides, grueso, curvo, liso y distinto de la depresión de la cara visceral del esternón: no (0); sí (1) (carácter 48 de Bourdon et al., 2009).
512. Esternón, margen craneal esternal, facetas coracoideas lateromedialmente estrechas, muy separadas entre sí y ubicadas justo medial al proceso craneolateral: no (0); sí (1) (carácter 49 de Bourdon et al., 2009).
513. Esternón, margen craneal, proceso craniolateral convexo en la base de la cara craneal y orientado dorsalmente: no (0); sí (1) (carácter 50 de Bourdon et al., 2009).
514. Escapulocoracoides, extremidad craneal de la escápula fuertemente protuberante medialmente: no (0); sí (1). En *Struthio*, la cresta ósea que une la extremidad proximal de la escápula con la extremidad esternal del coracoides; por lo tanto, este taxón se codifica en el estado 1. Los taxones que carecen de escapulocoracoides se codifican como inaplicables para este carácter (carácter 52 de Bourdon et al., 2009).
515. Escapulocoracoides, proceso coracoidal (Cracraft, 1974) pronunciado, en forma de botón y que se proyecta hacia la fosa glenoidea: no (0); sí (1). Los taxones que carecen de escapulocoracoides se codifican como inaplicables para este carácter (carácter 53 de Bourdon et al., 2009).
516. Escapulocoracoides, cuerpo coracoideo alargado, delgado y de forma triangular, con una cresta en la cara ventral que se extiende desde un prominente proceso procoracoides romo: no (0); sí (1). Los taxones que carecen de escapulocoracoides se codifican como inaplicables para este carácter (carácter 54 de Bourdon et al., 2009).
517. Escapulocoracoides, fosa glenoidea orientada dorsolateralmente: no (0); sí (1). Los taxones que carecen de escapulocoracoides se codifican como inaplicables para este carácter (carácter 55 de Bourdon et al., 2009).
518. Escapulocoracoides: fosa glenoidea en forma de copa, orientada lateralmente y aproximadamente paralela al eje largo del cuerpo coracoideo: no (0); sí (1). Los taxones que carecen de escapulocoracoides se codifican como inaplicables para este carácter. (Carácter 56 de Bourdon et al., 2009).
519. Húmero, cabeza humeral muy separado del tuberculo dorsal más la cresta deltopectoral: no (0); sí (1) (Carácter 57 de Bourdon et al., 2009).

520. Húmero, tubérculo ventral en forma de botón, ventralmente prominente, que sobresale muy proximalmente y se continúa con la cabeza humeral: no (0); sí (1) (Carácter 58 de Bourdon et al., 2009).
521. Húmero, cuerpo humeral: alargado, delgado, recto en la parte distal, ventralmente inclinado en la parte proximal y con una *línea musculi latissimi dorsi* bien desarrollada: no (0); sí (1) (Carácter 59 de Bourdon et al., 2009).
522. Húmero, cuerpo humeral, margen ventral: cresta afilada que se extiende desde el extremo distal hasta el foramen nutricio: ausente (0); presente (1) (carácter 60 de Bourdon et al., 2009).
523. Ulna, cuerpo recto con margen caudal sin curvatura hacia el olécranon: no (0); sí (1) (carácter 40 de Bourdon et al., 2009).
524. Ulna, extremo proximal de margen caudal muy afilado: no (0); sí (1) (carácter 64 de Bourdon et al., 2009).
525. Carpometacarpo, tróclea carpal: márgenes internos y externos esencialmente nivelados entre sí y bien redondeados: no (0); sí (1) (carácter 65 de Bourdon et al., 2009).
526. Carpometacarpo, número de metacarpales con facetas articulares distales: tres (0); uno (1) (carácter 66 de Bourdon et al., 2009).
527. Pelvis, vértebras sinsacrales con transversos poco desarrollados, un proceso espinoso muy alto y alargado: ausente (0); presente (1) (modificado del carácter 67 de Bourdon et al., 2009).
528. Pelvis, acetábulo en forma de copa con foramen acetábular pequeño: no (0); sí (1) (carácter 68 de Bourdon et al., 2009).
529. Ilion, parte rostral del ala preacetabular de forma redondeada y que sobresale ventralmente: no (0); sí (1) (carácter 69 de Bourdon et al., 2009).
530. Ilion, vértices craniolares: ausentes (0); presentes, poco desarrollados (1); presentes, bien desarrollado (2) (carácter 70 de Bourdon et al., 2009).
531. Ilion, ala postacetabular estrechándose dorsoventralmente y mediolateralmente, estrechándose hasta una forma cónica: no (0); sí (1) (carácter 73 de Bourdon et al., 2009).
532. Ischium, isquion angosto, delgado, lateralmente cóncavo, paralelo con el borde ventral del ala postacetabular del ilion y perpendicular al borde caudal del acetábulo: no (0); sí (1) (carácter 75 de Bourdon et al., 2009).
533. Sínfisis isquiática: ausente (0); presente (1) (carácter 76 de Bourdon et al., 2009).

534. Pelvis, superficie formada por los extremos rostrales fusionados del isquion y el pubis, en el borde caudal de las vértebras sinsacrales de la sección I (Livezey y Zusi, 2006): ancha, medialmente convexa, en un plano vertical: no (0); sí (1) (carácter 78 de Bourdon et al., 2009).
535. Pelvis, isquion y pubis marcadamente proyectados lateralmente de manera que el acetábulo es oblicuo con respecto al sinsacro: no (0); sí (1) (carácter 79 de Bourdon et al., 2009).
536. Sutura ischiopubica distalis: ausente (0); presente (1) (carácter 80 de Bourdon et al., 2009).
537. Fémur, extremo caudal del trocánter femoral continuo con una protuberancia alargada proximodistalmente bien definida en cara caudal: no (0); sí (1) (carácter 83 de Bourdon et al., 2009).
538. Fémur, *línea intermuscularis caudalis* irregular y engrosada, dirigida medialmente distalmente para unirse al borde medial de la fosa poplítea: no (0); sí (1) (carácter 85 de Bourdon et al., 2009).
539. Fémur, cóndilo medial aplanado distalmente y continuo con una crista medialis sulci rotuliana corta, gruesa y proximalmente roma: no (0); sí (1) (carácter 90 de Bourdon et al., 2009).
540. Tibiotarso, extremo distal del surco extensor poco profundo, medialmente abierto, con borde medial bajo (esta característica está relacionada con la ausencia de puente supratendinoso): no (0); sí (1) (carácter 98 de Bourdon et al., 2009).
541. Tibiotarso, cresta troclear lateral sobresale fuertemente caudalmente: no (0); sí (1) (carácter 108 de Bourdon et al., 2009).
542. Fíbula, cabeza fibular: no como sigue (0); redondeada y proximocaudalmente sobresaliente (1); con marcada extensión caudal (2) (carácter 109 de Bourdon et al., 2009).
543. Fíbula, prominencia suave que continúa distalmente a la esquina rostral de la cabeza fibular: ausente (0); presente (1) (carácter 110 de Bourdon et al., 2009).
544. Tarsometatarso, eminencia intercotilar: no como sigue (0); pobremente desarrollada, con borde lateral alargado y borde medial corto (1); muy poco desarrollado, en la sección media del extremo proximal, y dorsalmente cóncava (2) (carácter 114 de Bourdon et al., 2009).
545. Tarsometatarso, hipotarso, cresta lateral del hipotarso: no como sigue (0); expandido proximalmente (1); que sobresale fuertemente proximalmente en forma de un borde afilado (2) (carácter 117 de Bourdon et al., 2009).
546. Tarsometatarso, parte proximal del cuerpo del tarsometatarso que se ensancha a ambos lados hacia el extremo proximal: no (0); sí (1) (carácter 120 de Bourdon et al., 2009).
547. Tarsometatarso, cara dorsal de tróclea metatarsal III con una depresión definida justo proximal al surco medio: no (0); sí (1) (carácter 124 de Bourdon et al., 2009).

**Los siguientes 67 caracteres de la matriz morfológica corresponden a los caracteres novedosos enumerados y figurados en el Capítulo 5 (Resultados II) del Tomo I de esta tesis doctoral.**

### 3. MATRIZ FILOGENÉTICA

*Apsaravis ukhaana*

????1?1?042411110???11001111001111??01011?02100????????????????????????????  
????????????????????????????????00?????????????????????????1??1??0?????00?????????????01  
?????????????????0?????????????00?????0?000?2???1?11?0000?????0?????????????????????  
?????????0001??0????010????11?0????3??1000?001???1011?11?????????????????????????  
???0?????????????????????001?00?????0  
002000010000?????????10?0?2????????????????????????????0000?????????????????????011?  
?????????????????0??????00100?????????01000000?00000?0000?????????????????????????  
?????????????????????-?????0-----?-----00---0-00-

*Patagopteryx deferraris*

??0?00103??1011????1????0?????01?0000?0000100?????????0??1?0?????????????????  
?????????????????????????????????????0?????0??1010?2200??10????00?0?????????????????????  
??0?????????????1?????????????????????????00????2021?000?10000??2?000????01?00?10??  
0000?0?00?0010?00??-?00??-0?001110?2?03?????00010111?11?30?200??00?????????????  
??????????-?20????0??2?????000?????????000?111001--?0??0?????????100?0?0?001?00  
?00?0012?-000000?00100-00000-?????????0--????-???-??1020?001?00?????0?0?000?  
00???1?????0000?0?0?0??0??0?-0??????0000000000000000001010000000?????????  
??00000?????????0?????????????-?????0-000-0?100??00110-0000-

*Ichthyornis dispar*

0?1001012[34]24112100??11102112101210030?1110112000000000?002??00??????12???  
?00????1??101010?00010010010011??00??11010100??1?003101001000?0?01?[12]???  
??000000??112??0?110?0?1010011100102010011????010??2?020211000110000000000  
0?0000000001100?0?????0?0?120010?00????00??01000001012??1000??0?10121110?00??  
??0??01??1??0??0?0?0000?10?-??001??1?0??0?????1001010012010021100?---1--0100  
0000?30?0010101200100100001--002020?0-10000100101000?????0--?000----??0-01002  
0?001100??01?0??100??000001??04??0000000000??0000000000?????00000000000000  
000000000??000000000011000?0000?????021-????1?00??0?0000?00000-00100-000-100  
00000

*Hesperornis regalis*

0111000124130000?0?????0?0?????????000221112320000000?002?00?????????????00?  
???1??101000?01010000010102?0?00?????????????????0?????1??1000?0?????????????????  
?????????0?????????????????????????????????????1??2?0212101000100011000001?000000000  
0100?10?1?0?02020112?10??10??0000100102??1000?11010121110?00?????0?01??11  
20??2?0?0000?10?-01001??1?0??0??0?1000010000010001100?---1-??120000-??????  
?121?2002001?0012--00413??001?0-?????????2?13?1--0?00----??0-?10020?001100000  
1?0?101000?0010?1?0040000000000000000001000000?????0000??0000010000000000  
000001000001100001001????102101?????00?10?0000?0---0-00100-000-10-00000

























