



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Estructura y función del complejo apendicular posterior en rapaces diurnas [Falconidae y Accipitridae]

Mosto, María Clelia

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Tambussi, Claudia Patricia

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2014

Acceso en:
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20140603001348>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

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

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

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

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

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	VI
ABSTRACT	IX
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	1
I.1.PRESENTACIÓN DEL PROBLEMA	2
I.2 GENERALIDADES DE LAS AVES RAPACES	4
I.3 OBJETIVO GENERAL	6
I.4 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	6
I.5 HIPÓTESIS	6
I.6 DESARROLLO DE LA TESIS	7
I.7 BIBLIOGRAFÍA	8
 CAPITULO II. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES	 10
II.1 MARCO TEÓRICO	11
II.2 ANTECEDENTES	13
II.3 BIBLIOGRAFÍA	16
 CAPITULO III. MATERIALES	 20
III.1 ABREVIATURAS INSTITUCIONALES	21
III.2 MATERIALES	21
 CAPITULO IV. OSTEOLOGÍA DEL COMPLEJO APEDICULAR POSTERIOR	 22
IV.1 RESUMEN	23
IV.2 MÉTODOS	23
IV.2.1 PELVIS: Morfometría geométrica	23
IV.2.2 FÉMUR, TIBIOTARSO Y TARSOMETATARSO: Morfometría clásica	24
IV.2.2.1 Medidas obtenidas en el Fémur	25
IV.2.2.2 Medidas obtenidas en el Tibiotarso	25
IV.2.2.3 Medidas obtenidas en el Tarsometatarso	26
IV.2.2.4 Medidas obtenidas en las falanges preungueales	26
IV.2.2.5 Medidas obtenidas en las Falanges ungueales	26

IV.2.2.6 Índices	27
IV.2.2.7 Análisis de Componentes Principales (ACP)	27
IV.2.2.8 MANOVA en las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso	29
IV.2.3 FALANGES UNGUEALES: morfometría clásica y geométrica	29
IV.2.3.1 Análisis cualitativo	30
IV.2.3.2 Análisis cuantitativo	30
IV.2.3.3 Morfometría geométrica: análisis elíptico de Fourier	31
IV.3 RESULTADOS	32
IV.3.1 Pelvis: morfometría geométrica, análisis de landmarks	32
IV.3.1.1 Pelvis en vista lateral	32
IV.3.1.2 Pelvis en vista dorsal	33
IV.3.2 FÉMUR, TIBIOTARSO Y TARSOMETATARSO: morfometría clásica	35
IV.3.2.1 Análisis osteológico	35
IV.3.2.2 Análisis osteológico y miológico	37
IV.3.2.3 Índices aplicados a las medidas de los huesos	37
IV.3.2.4 MANOVA de las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso	38
IV.3.3 Falanges ungueales	39
IV.3.3.1 Descripción general de las falanges ungueales (FU)	39
IV.3.3.2 Dedo I	41
IV.3.3.3 Dedo II	41
IV.3.3.4 Dedo III	42
IV.3.3.5 Dedo IV	42
IV.3.3.6 Métodos cuantitativos	43
IV.4 DISCUSIÓN	43
IV.4.1 Pelvis	43
IV.4.2 Fémur, tibiotarso y tarsometatarso	45
IV.4.3 Falanges	48
IV.4.4 Falanges ungueales	48
IV.5 BIBLIOGRAFÍA	51
 CAPITULO V. MIOLOGÍA DEL COMPLEJO APENDICULAR POSTERIOR	 54
V.1 RESUMEN	55

V.2 MÉTODOS	56
V.2.1 Disección de músculos	56
V.2.2 Comparación de los músculos flexores versus extensores	57
V.3 RESULTADOS	58
V.3.1 Descripción de los músculos	58
V.3.1.1 Músculos originados en la pelvis	58
V.3.1.1.1 <i>M. iliotibialis cranialis</i> (IC)	58
V.3.1.1.2 <i>M. iliotibialis lateralis</i> (IL)	58
V.3.1.1.3 <i>M. iliofibularis</i> (IF)	59
V.3.1.1.4 <i>M. iliofemoralis externus</i> (IFE)	59
V.3.1.1.5 <i>M. iliofemoralis internus</i> (IFI)	59
V.3.1.1.6 <i>M. iliotrocantericus caudalis</i> (ITC)	60
V.3.1.1.7 <i>M. iliotrocantericus cranialis</i> (ITCr) y <i>M. iliotrocantericus medius</i> (ITM)	60
V.3.1.1.8 <i>M. ambiens</i> (A)	60
V.3.1.1.9 <i>M. flexor cruris lateralis</i> (FCL)	61
V.3.1.1.10 <i>M. flexor cruris medialis</i> (FCM)	61
V.3.1.1.11 <i>M. ischiofemoralis</i> (ISF)	62
V.3.1.1.12 <i>M. puboischiofemoralis</i> (PIF)	62
V.3.1.1.13 <i>M. obturatorius lateralis</i> (OL)	63
V.3.1.1.14 <i>M. obturatorius medialis</i> (OM)	63
V.3.1.1.15 <i>M. caudofemoralis</i> (CF)	63
V.3.1.1.16 <i>M. femorotibialis lateralis</i> y <i>m. femorotibialis intermedius</i> (FTL y FTI)	63
V.3.1.1.17 <i>M. femorotibialis medialis</i> (FTM)	64
V.3.1.2 Músculos originados en la región distal del fémur y proximal del tibiotarso	65
V.3.1.2.1 <i>M. fibularis longus</i> (FL)	65
V.3.1.2.2 <i>M. fibularis brevis</i> (FB)	65
V.3.1.2.3 <i>M. tibialis cranialis</i> (TC)	66
V.3.1.2.4 <i>M. extensor digitorum longus</i> (EDL)	66
V.3.1.2.5 <i>M. gastrocnemius</i>	66
V.3.1.2.6 <i>M. plantaris</i> (PI)	67
V.3.1.2.7 <i>M. flexor perforans et perforatus digiti II</i> (FPPDII)	68
V.3.1.2.8 <i>M. flexor perforans et perforatus digiti III</i> (FPPDIII)	68

V.3.1.2.9 <i>M. flexor perforatus digiti II</i> (FPDII)	68
V.3.1.2.10 <i>M. flexor perforatus digiti III</i> (FPDIII)	69
V.3.1.2.11 <i>M. flexor perforatus digiti IV</i> (FPDIV)	69
V.3.1.2.12 <i>M. flexor hallucis longus</i> (FHL)	70
V.3.1.2.13 <i>M. flexor digitorum longus</i> (FDL)	70
V.3.1.2.14 <i>M. popliteus</i> (Po)	71
V.3.1.3 Músculos cortos del tarsometatarso	71
V.3.1.3.1 <i>M. extensor hallucis longus</i> (EHL)	71
V.3.1.3.2 <i>M. flexor hallucis brevis</i> (FHB)	71
V.3.1.3.3 <i>M. abductor digiti II</i> (AbDII)	72
V.3.1.3.4 <i>M. adductor digiti II</i> (AdDII)	72
V.3.1.3.5 <i>M. extensor brevis digiti IV</i> (EBDIV)	72
V.3.1.3.6 <i>M. abductor digiti IV</i> (AbDIV)	73
V.3.1.3.7 <i>M. adductor digitii IV</i> (AdDIV)	73
V.3.1.3.8 <i>M. extensor brevis digitii III</i> (EBDIII)	73
V.3.2 Comparación de flexores versus extensores	74
V.3.2.1 Análisis de ACP de los flexores y extensores	75
V.3.2.2 Análisis estadístico de los flexores y extensores (test de Student)	77
V.4 DISCUSIÓN	77
V.4.1 Características anatómicas de las rapaces diurnas	77
V.4.2 El <i>m. flexor cruris lateralis</i>	82
V.4.3 Los músculos agrupados en flexores y extensores	84
V.5 BIBLIOGRAFÍA	85
CAPÍTULO VI. ANÁLISIS BIOMECÁNICO DEL TARSOMETATARSO Y DEDOS	88
VI.1 RESUMEN	89
VI.2 INTRODUCCIÓN	89
VI.3 MÉTODOS	90
VI.3.1 Protocolo para la obtención del área de sección fisiológica transversal (ASFT)	91
VI.3.2 Análisis biomecánico del tarsometatarso y los dedos	92
VI.4 RESULTADOS	93
VI.4.1 Análisis de ASFT	93

VI.4.2 Índice de velocidad	93
VI.4.3 Análisis estadístico de los índices de velocidad	95
VI.5 DISCUSIÓN	96
VI.6 BIBLIOGRAFÍA	97
CAPÍTULO VII. DISCUSIÓN INTEGRAL Y CONCLUSIONES	99
VII.1 RASGOS MORFOLÓGICOS EN UN CONTEXTO FILOGENÉTICO	100
VII.2 PELVIS	101
VII.3 FÉMUR, TIBIOTARSO Y TARSOMETATARSO	102
VII.4 FALANGES PREUNGUEALES	103
VII.5 FALANGES UNGUEALES	104
VII.6 MIOLOGÍA	105
VII.7 ASPECTOS BIOMECÁNICOS	108
VII.8 ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y BIOMECÁNICOS EN RELACIÓN AL HÁBITO ALIMENTICIO	110
VII.9 CONTRASTE DE HIPÓTESIS	112
VII.10 CONCLUSIONES	113
VII.11 PERSPECTIVAS	116
VII.12 BIBLIOGRAFÍA	117

RESUMEN

El objetivo principal de esta tesis fue determinar patrones morfológicos mediante el estudio y comparación de la anatomía del complejo óseo y muscular posterior en aves rapaces diurnas (Falconidae y Accipitridae) de la Argentina. Clásicamente a partir de caracteres morfológicos se han agrupado en un mismo Orden (Falconiformes) a ambas familias pero actualmente se consideran entidades separadas, basándose en caracteres moleculares.

Dentro de las rapaces los hábitos alimenticios y, por tanto, las estrategias de caza, son variados. Para la obtención del alimento, el miembro posterior, principalmente el tarsometatarso y los dedos, juega un papel preponderante. Es por esto que se segregaron diferentes especies en relación a su hábito alimenticio principal y se estudió el esqueleto y la musculatura del complejo apendicular posterior con el fin de encontrar semejanzas y diferencias entre sí.

Con relación al esqueleto, se realizó un análisis de morfometría geométrica para la pelvis, evaluando la forma por medio de landmarks en vista lateral y dorsal.

Sobre el fémur, tibiotarso, tarsometatarso y dedos, se realizaron análisis de morfometría clásica, evaluando variables métricas mediante un análisis de componentes principales. Las falanges ungueales además fueron analizadas mediante otro tipo de análisis de morfometría geométrica, el análisis de contorno de Fourier.

Los músculos fueron estudiados por medio de disecciones en distintos representantes de rapaces diurnas presentes en la Argentina, las cuales poseen hábitos variados, viven en ambientes diversos y desarrollan estrategias de caza distintas.

Finalmente se realizó un análisis biomecánico para estimar el índice de velocidad de los dedos en 26 especies (incluyendo a *Pandion haliaetus*) y la fuerza de los músculos que cumplen una función importante en la obtención de su alimento en cuatro especies.

Con estas metodologías aplicadas en los distintos elementos del CAP se concluyó que:

- Las diferencias morfológicas halladas en la pelvis permiten discriminar taxonómicamente a los representantes de Falconidae y Accipitridae.

- En relación al fémur, tibiotarso y tarsometatarso fue el largo próximo- distal la medida que más información aportó para la segregación de las especies. Ésta segregación estuvo dada, mayormente, por la masa corporal de las rapaces.
- El estudio de las proporciones de los huesos largos fue el más efectivo para determinar grupos de rapaces asociados a los hábitos alimenticios.
- Las falanges y la *trochlea metatarsi I* preungueales permitieron la segregación taxonómica y a su vez fueron útiles para encontrar una relación entre el largo de los dedos y el hábito alimenticio.
- El análisis de las falanges ungueales permitió la distinción en relación a su número de dedo y lado al que pertenecen (izquierdo o derecho) siendo más útiles los caracteres cualitativos que cuantitativos. En el caso de la falange ungueal del dedo IV la segregación fue compleja ya que es una falange más simétrica que las demás, dificultando su asignación al lado de la pata al que pertenece.

Con relación a la musculatura, se realizaron disecciones en 16 especies y se arribaron a las siguientes conclusiones:

- Las disecciones musculares mostraron la presencia un patrón miológico semejante al de otras rapaces estudiadas previamente, aunque con algunas novedades como la presencia del *m. flexor cruris lateralis* en los Polyborinae y un mayor desarrollo del *m. fibularis longus*, características en relación al hábito locomotor terrestre o los tendones de inserción de *mm. ambiens* e *iliofibularis* no están cercanos uno del otro.
- Siempre hubo un predominio de extensores sobre flexores en todas las articulaciones excepto en los dedos en los cuales hubo predominio de flexores.
- En relación al porcentaje de masa muscular, los Accipitridae siempre tuvieron mayor masa muscular que los Falconidae, excepto *Rosthramus sociabilis* que tuvo menor porcentaje de musculatura, incluso menor que en que los Falconidae.
- Los valores obtenidos de área de sección fisiológica trasversal en *Accipiter bicolor* y *Buteogallus urubitinga* muestran que estas especies poseen mayor fuerza relativa en sus dedos con respecto a los Falconidae *Caracara plancus* y *Falco peregrinus*.

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

Finalmente, puede concluirse que las rapaces diurnas pueden caracterizarse morfológica y biomecánicamente según su hábito trófico de la siguiente manera:

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

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

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

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

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

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

ABSTRACT

The main objective of this thesis was to determine morphological patterns through the study and comparison of the anatomy of the posterior osteological and myological complex in diurnal birds of prey (Falconidae and Accipitridae) in Argentina. Based on morphological characters these two families were group together within the same order but, nowadays, they are considered as separate entities based on molecular characters.

Within the birds of prey, their eating habits and, therefore, their hunting techniques are varied. To obtain food, hindlimb, mainly the tarsometatarsus and the toes, play a major role. This is why different species were segregated in relation to their main dietary habit and the skeleton and musculature of the posterior appendicular complex were studied with the aim of finding similarities and differences related with those habits.

For the pelvis a geometric morphometric analysis was performed, evaluating the shape with landmarks both dorsal and lateral view.

In the femur, tibiotarsus, tarsometatarsus and digits classic morphometric analyses were made, assessing metric variables with principal component analysis. The ungual phalanges were also analyzed by other geometric morphometric analysis, the Fourier contour analysis.

The muscles were studied with dissections with the aim to evaluate the myological pattern and the percentage of muscular mass was analyzed in relation to their main function (flexion or extension) and joints (e.g. pelvis-femur or tibiotarsus-tarsometatarsus).

Finally a biomechanical analysis was performed to estimate the velocity ratio of the tarsometatarsus and the digits in 26 species (including *Pandion haliaetus*) and the force of those muscles that have an important function while obtaining the food in for species.

With all these methodologies applied on the hindlimb it could be concluded that.

- Morphological differences found in the pelvis allow to taxonomically discriminate the representatives of Falconidae and Accipitridae.

- In relation to the femur, tibiotarsus and tarsometatarsus the proximo-distal length was the most informative measure for segregating the species. This segregation was given, mostly, by the body mass of the predators.
- The study of the proportions of the femur, tibiotarsus and tarsometatarsus was the most effective measure to determining prey groups associated with their eating habits.
- The preungueal phalanges and the *trochlea metatarsi I* allowed a taxonomic segregation and were also useful to find a relationship between the length of the digits and the eating habits.
- The ungual phalanges analysis allowed the distinction in relation to the number of digit and foot to which they belong (left or right) being more useful the qualitative than quantitative features. For the ungual phalanx of digit IV, the segregation was not as simple as in the other digits as it is a more symmetric phalanx, hindering their assignment of the side of the foot.

Relative to the musculature, dissections were performed in 16 species and the following was concluded:

- The muscle dissections showed the presence of a myological pattern similar to that of other raptors previously studied, although with some new features like the presence of the *m. flexor cruris lateralis* in the Polyborinae and a greater development of *m. fibularis longus*, features related with the more terrestrial habit of this group or the insertion tendons of the *mm. iliofibularis* and *ambiens* and are not close to each other.
- There was always a predominance of extensors over flexors on the different joints except in the digit joint where the flexors predominate.
- In relation to the percentage of muscle mass, the Accipitridae always had higher muscle mass than Falconidae, except *Rosthramus sociabilis* that had a lower percentage of muscle, even lower than the Falconidae.
- The speed ratios obtained for the digits indicate that both Falconidae and Accipitridae, digit I and III act first on the prey, while subsequently the digits II and IV act more strongly ensuring the gripping of the prey.

- The values obtained with the physiological cross sectional area in *Accipiter bicolor* and *Buteogallus urubitinga* showed that these species had a greater strength on their digits than the Falconidae *Caracara plancus* and *Falco peregrinus*.
- All these data allowed to conclude that the birds of prey can be morphologically and biomechanically characterized, according to their main prey consumed, by:

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

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

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

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

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

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

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

I.1.PRESENTACIÓN DEL PROBLEMA

De todas las actividades que desempeñan los animales, quizás la más importante sea el hallazgo e ingesta del alimento. En adición a esta tarea de nivel individual, el hábito trófico tiene consecuencias a niveles mayores en tanto estructura las cadenas alimenticias. En un sentido amplio, estas cadenas reflejan las interacciones depredador-presa que son cruciales en la caracterización de cualquier ecosistema. A niveles aún mayores, la biosfera está modelada en definitiva por el consumo de un organismo por otro. En este contexto el tipo de estrategias tróficas ha sido extensivamente estudiado en muchos grupos de animales por fisiólogos, etólogos, ecólogos y teóricos de la ciencia. Los avances al respecto son muchos y permiten clarificar cuánto se sabe y fundamentalmente, cuánto no se sabe acerca de determinadas especies o determinados ecosistemas.

La estrategia de búsqueda y la manera de captura de un organismo determinado han sido comúnmente consideradas como rasgos modelados filogenéticamente y no abiertas a modificaciones ante cambios ambientales (O'Brien et al. 1990). En este contexto pudieron enunciarse algunas generalidades medianamente robustas y factibles de ser aplicadas a un universo amplio de animales. En el caso especial de los carnívoros, la captura del alimento se basa en dos tipos de estrategias distintas (Huey y Pianka 1981): aquellos que persiguen activamente a sus presas ("cruise searchers") y aquellos, más sedentarios, que capturan por emboscada (ambush searchers or "sit and wait" en el sentido de Huey y Pianka 1981). Estos tipos, activo y pasivo respectivamente, claramente involucran diferentes estilos de movimientos asociados a la búsqueda del alimento (u otro tipo de objetivo como encuentro de guarida o pareja, "target" en el sentido de Bartumeus et al. 2005). Por dar un ejemplo entre las aves, las águilas representan el primero de los tipos mientras que las garzas, el segundo. Obviamente esos estilos de movimientos dependerán de la conformación estructural del animal.

Entre las aves, las rapaces (Falconiformes, Accipitriformes y Strigiformes) son las principales representantes vivientes del rol carnívoro. Interesante es indicar que un

análisis previo de la diversidad morfológica explicada en base a la definición de grupos funcionales señala el predominio de las aves carnívoras en todos los ambientes de la Argentina respecto a otros hábitos tanto en ecosistemas actuales como Cenozoicos (Tambussi et al. 1993, Tambussi y Degrange 2013).

Tanto águilas y halcones (rapaces diurnas), como búhos y lechuzas (rapaces nocturnas) son voladoras y utilizan las patas para la captura del alimento. En particular, las rapaces diurnas de los género *Accipiter* y *Falco* exhiben dos estrategias diferentes para la captura (Ward et al. 2002, Sustaita 2008): los primeros tienden a acechar a su presa con persecuciones explosivas y finalmente extienden sus patas frente a su cuerpo para aferrarla; los *Falco* vuelan a alta velocidad con sus patas recogidas cerca de su cuerpo e inmovilizan a sus presas golpeándolas con las patas. Mientras los primeros tienden a matar por sofocación, los segundos tienden a hacerlo por mordeduras con ayuda del diente tomial. En ambos casos, la efectividad en la captura depende en última instancia del desarrollo y movilidad de sus patas. Fowler et al. (2009) clasifica las estrategias de caza de todas las rapaces en cinco tipos principales:

1. “Stoop” en que la rapaz se lanza en picada de manera controlada sobre la presa estando en el aire. Típicamente flexiona los dedos II-IV mientras que el I lo mantiene extendido (Goslow 1971).
2. Ataque a nivel (Level attack): la presa es golpeada en el aire
3. Hostigar (harrying): ocurre cuando la presa esta constantemente acosada por el depredador a baja altura.
4. Mirar y golpear: cuando el depredador inspecciona desde una percha, planea una corta distancia y ataca.
5. Ataque en el suelo: la presa es perseguida y capturada en tierra.

Estas estrategias descritas pueden ser atribuidas a veces a determinados géneros o tribus. Por ejemplo, la tribu **Falconini** se caracteriza por su vuelo altamente maniobrable y durante la caza, golpean a la presa en vuelo tanto por “stoop” o por Ataque a nivel. A continuación, generalmente dan golpes y recién después, mantienen a la presa entre las garras (Jonhsgard 1990) o en caso de que ésta se encuentre en el el suelo, la persigue hasta allí. En cambio, los **Accipítridos** suelen cazar a una distancia

más cercana al suelo luego de estar posados sobre una percha o luego de realizar un planeo a altura (Fowler et al. 2009). Finalmente, los **Polyborinae** pueden obtener sus presas realizando el ataque luego de una persecución en tierra mediante la locomoción terrestre (White et al. 1994, Ferguson-lees y Christie 2001).

Como se mencionó anteriormente, la dieta de las diferentes rapaces es variable, dependiendo de factores como la localización geográfica, la estación o la abundancia de presas, entre otros (Fowler 2009). Por ejemplo podemos destacar el caso de *Buteo polyosoma*, que modifica su alimentación durante el período de cría aumentando el porcentaje de insectos que consume (Grin 2013). Pero al igual que con las estrategias de caza, algunas generalizaciones pueden hacerse. La Tabla 1.1 muestra los diferentes hábitos alimenticios en los que se han agrupado las especies estudiadas en esta tesis.

Cuán comprometido está el diseño del complejo apendicular posterior no ha sido aún evaluado en profundidad. Analizar las variaciones en la forma de los huesos, la miología y la biomecánica del miembro pélvico en relación a las diferentes estrategias de caza, constituyen los principales cuestionamientos que se pretenden responder con este trabajo de tesis.

I.2 GENERALIDADES DE LAS AVES RAPACES

“Un **ave de presa** o **rapaz** es un ave que caza presas para alimentarse, utilizando su pico y sus garras afiladas. Sus garras y picos tienden a ser relativamente grandes, potentes y adaptados para desgarrar y/o perforar carne. El término rapaz se deriva de la palabra latina *rapere*, es decir, "apoderarse" o "tomar por la fuerza". Muchas especies de aves pueden considerarse en parte o exclusivamente depredadores, sin embargo, en la ornitología el término "ave de presa" solo se aplica a un grupo de aves de ciertas familias” (Wikipedia 2013). Esta definición encomillada del ámbito popular, no es muy diferente a la empleada en el campo de la ornitología científica. Las rapaces son aves carnívoras de picos muy fuertes, talones (garras) muy desarrollados y excepcionales capacidades de vuelo (Thiollay 1994, White et al. 1994). Depredan sobre

otros animales como mamíferos, aves, peces e invertebrados (Thiollay 1994, White et al. 1994). Las aves rapaces suelen distinguirse en aquellas que son activas de día (rapaces diurnas, como los Falconidae y Accipitridae) o aquellas que son activas de noche (rapaces nocturnas, los Strigiformes).

Otro rasgo elocuente de las rapaces es la disposición anisodáctila de sus dígitos (el dedo I se ubica posterior al tarsometatarso mientras que los dedos II, III y IV son anteriores), pero se diferencian por presentar sus falanges ungueales conspicuamente curvadas, puntiagudas, con un gran desarrollo de los tubérculos extensores y flexores y un cuerpo robusto, que se va estrechando hacia su extremo distal (Richardson 1942 en Pike y Maitland 2004, Mosto y Tambussi 2013).

Las Familias de aves tradicionalmente consideradas rapaces son los Falconidae, Accipitridae, Pandionidae, Strigidae, Tytonidae y Sagittaridae. Algunos autores (e.g. Hudson 1937, 1948, Jollie 1976 1977a,b,c,) incluyen también a los Cathartidae aunque su dieta es estrictamente carroñera y no cuentan con estructuras que les permitan obtener su alimento de manera activa como las rapaces. En tanto no encuadran en la definición que se sigue aquí, esta familia de aves fue excluida en este estudio. En esta tesis las familias Falconidae y Accipitridae son el foco de análisis, consideradas como dos clados según filogenias moleculares recientes (Hackett et al. 2008) que agrupan a los Falconidae junto a los Psittaciformes y Passeriformes y por otro lado a los Accipitridae con los Sagittaridae, Pandionidae y Cathartidae. Propuestas previas y mucho más clásicas, consideran a ambas familias como un clado, basándose principalmente en caracteres morfológicos. En la primera de las propuestas, la similitud se debería a convergencia mientras que en la segunda sería resultado de parentesco.

En la Argentina se registran 63 especies de rapaces diurnas perteneciente a las Familias Accipitridae y Falconidae (Grin 2013), de las 327 especies conocidas en total en todo el mundo (Thiollay 1994, White et al. 1994).

Los Falconidae cuentan con tres subfamilias: *Herpetotherinae*, *Falconinae* y *Polyborinae* (Fuchs et al. 2012), mientras los *Accipitridae* se diferencian en ocho subfamilias: *Elaninae*, *Gypaetinae*, *Gypinae*, *Circaetinae*, *Harpiinae*, *Aquilinae*, *Accipitrinae*, *Buteoninae* siendo los *Elaninae* los más basales y los *Buteoninae* los más derivados (Lerner y Mindel 2005)

I.3 OBJETIVO GENERAL

Determinar patrones morfológicos y funcionales en aves rapaces diurnas (*Falconidae* y *Accipitridae*) evaluando la restricción filogenética, funcional y de tamaño en la diferenciación evolutiva de la forma del complejo apendicular posterior.

I.4 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar patrones morfológicos mediante el estudio y comparación de la anatomía del complejo óseo y muscular posterior en aves rapaces diurnas de la Argentina.
- Establecer niveles de capacidad de prensión estudiando el desarrollo relativo del complejo óseo y muscular posterior entre rapaces con estrategias diferentes de captura y muerte de la presa.
- Construir herramientas morfológicas que permitan discernir entre diferentes diseños y su asociación a un determinado modo de vida que permita realizar interpretaciones ambientales y biológicas a partir de los fósiles.

I.5 HIPÓTESIS

Con este proyecto se pretenden testear las siguientes hipótesis:

H1. Los Falconiformes exhiben diferentes patrones morfológicos y funcionales dado por el desarrollo diferencial muscular y óseo del complejo apendicular posterior (cintura pélvica y miembro posterior) en dependencia de las estrategias de caza.

H2. Existe un nivel de capacidad de prensión diferente entre morfos relacionada con el desarrollo de los flexores de los dedos (*Mm. Flexor perforans et perforatus* y *perforatus*, *m. hallucis longus* y *m. digitorum longus*), disposición de las fibras musculares y presencia de sesamoideos.

H3. La curvatura de las garras es informativa respecto de estas dos estrategias de cazas.

I. 6 DESARROLLO DE LA TESIS

Esta tesis está organizada en dos tomos. El Tomo I contiene el texto distribuido en siete capítulos y el Tomo II incluye la totalidad de las figuras y Tablas ordenadas por capítulos y numeradas correlativamente.

En el capítulo II se presentan los antecedentes y el marco teórico de esta tesis.

El capítulo III incluye la lista de materiales y resume las metodologías con los cuáles fueron estudiados.

En el capítulo IV se aborda el estudio de la osteología de las rapaces diurnas circunscripto a los componentes del módulo locomotor posterior. Se analiza la anatomía y forma de la pelvis y falanges ungueales con morfometría geométrica y las de fémur, tibiotarso y tarsometatarso con morfometría clásica.

En el capítulo V se describe la musculatura apendicular de las rapaces diurnas a través de disecciones y comparaciones de masa muscular según su principal función.

En el capítulo VI se analiza biomecánicamente el tarsometatarso y dedo de las rapaces y se calcula el área de sección fisiológica transversal para estimar las fuerzas de los músculos en cuatro especies en particular.

Los capítulos IV al VI están organizados de tal manera que cierran parcialmente en sí mismos, conteniendo resumen, métodos, resultados, conclusión y bibliografía.

Todos los resultados alcanzados con este trabajo se engloban y discuten en el capítulo VII pretendiendo dar cuenta de las diferencias morfológicas en el complejo apendicular posterior de las rapaces diurnas.

I.7 BIBLIOGRAFÍA

- Bartumeus F, Da Luz MG, Viswanathan GM, Catalan J. 2005. Animal search strategies: a quantitative random-walk analysis. *Ecology*, 86(11) pp. 3078–3087.
- Ferguson-Lees J, Christie DA. 2001. *Raptors of the World*. Houghton Mifflin Company, Boston, New York.
- Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB. 2009. Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilization technique. *PLoS ONE* 4(11):e7999. doi:10.1371/journal.pone.0007999.
- Fuchs J, Johnson JA, Mindell DP. 2012. Molecular systematics of the caracaras and allies (Falconidae: Polyborinae) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Ibis* 154:520-532.
- Goslow GE. 1971. The attack and strike of some North American raptors. *The Auk* 88:815-87.
- Grin (Global Raptor Information Network). Available: <http://www.globalraptors.org/grin/indexAlt.asp>. Acceso septiembre 2013.
- Hackett SJ, Kimball RT, Reddy S, Bowie RCK, Braun EL, Braun MJ, Chojnowski JL, Cox WA, Han KL, Harshman J, Huddleston CJ, Marks BD, Miglia KJ, Moore WA, Sheldon FH, Steadman DW, Witt CC, Yuri T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320(5884):1763-1768.
- Hudson GE. 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendages in birds. *American Midland Naturalist* 18:1-108.
- Hudson GE. 1948. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds II: the heterogeneous Order Falconiformes. *American Midland Naturalist* 39:102-127.
- Huey RB, Pianka ER. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62: 991-999.
- Johnsgard PA. 1990. *Hawks, eagles and falcons of North America*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. 403 p.
- Jollie M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. I. *Evolutionary Theory* 1:285-298.
- Jollie M. 1977a. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. II. *Evolutionary Theory* 2:115-208.
- Jollie M. 1977b. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. III. *Evolutionary Theory* 2:209-300.
- Jollie M. 1977c. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. IV. *Evolutionary Theory* 3:1-142.

- Lerner HRL, Mindell DP. 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37:327-346.
- Mosto MC, Tambussi CP. 2013. Qualitative and quantitative analysis of talons of diurnal bird of prey. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. Doi 10.1111/ahe.12041. Publicado Online 7 de marzo de 2013.
- O'Brien WJ, Browman HI, Evans BI. 1990. Search strategies of foraging animals. *Am. Sci.* 78:152–160.
- Pike AV, Maitland DP. 2004. Scaling of bird claws. *J. Zool. Soc. London* 6, 73–81.
- Sustaita D. 2008. Musculoskeletal underpinnings to differences in killing behavior between North American accipiters (Falconiformes: Accipitridae) and falcons (Falconidae). *Journal of morphology* 269:283-301.
- Tambussi CP, Noriega J, Tonni, E. 1993. Fossil birds of Buenos Aires province (Argentina): an attempt to quantitative faunal changes Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology. Vol. 101 p. 117 – 129.
- Tambussi CP, Degrange FJ. 2013. South American and Antarctic Continental Cenozoic Birds: Paleobiogeographic Affinities and Disparities P. 113.
- Thiollay JM. 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles). En: del Hoyo J, Elliott A, Saragatal J. (eds) *Handbook of the birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea fowl*. Lynx Edicions, Barcelona, pp 52-205.
- Ward A, Weigl A, Conroy P. 2002 Functional morphology of raptor hindlimbs: Implications for resource partitioning. *The Auk* 119:1052-1052.
- White CM, Olsen PD, Kiff LE. 1994. Family Falconidae (Falcons and Caracaras). En: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. (eds) *Handbook of the birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea fowl*. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 216-277.

CAPITULO II.

MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES

II.1 MARCO TEÓRICO

La movilidad de las aves puede ser vista como resultado de la acción de tres módulos morfológicos correspondientes a tres subregiones anatómicas del sistema osteomuscular: los miembros anteriores, los posteriores y la cola (Dial 2003). Estos módulos poseen estructura, forma, desarrollo relativo y patrones de control neuromuscular independientes acordes al estilo de locomoción (Dial 2003, Gatesy y Middleton 1997). El desarrollo diferencial de estos módulos favorece la obtención de determinada habilidad. En las rapaces, el módulo locomotor anterior tiene predominio en la locomoción quedando subordinado el módulo posterior que cumple básicamente función raptora.

El concepto de modularidad está relacionado con el de la **morfología construccional** (Vogel 1991). Esta última entiende que el estudio de un organismo impone el de sus partes integrantes como sistemas y subsistemas coherentes que obedecen estática y dinámicamente (en reposo y en movimiento) a principios y procesos físicos, prestando atención, además, a las potenciales limitaciones que imponen el crecimiento ontogenético y la historia evolutiva (Vogel 1991).

La **morfología funcional** se pregunta cómo funciona (actúa) una estructura en general respecto al medio circundante (factor extrínseco) y la **biomecánica** investiga el modo en el cual operan los sistemas musculoesquelatares sin considerar a menudo la ontogenia o la historia evolutiva. Los límites entre estas áreas disciplinares no son tajantes pero si se puede distinguir el foco de cada uno. La morfología construccional es la disciplina que engloba estas áreas más clásica y fácilmente.

De acuerdo con el paleontólogo Seilacher (1970), la morfología construccional analiza la influencia de tres factores en forma orgánica: el factor histórico-filogenético, el factor ecológico-adaptativo (rol biológico) y el constructivo (arquitectura). En este contexto, los organismos pueden considerarse resultado de procesos de transformación que pueden ser explicados en términos de ancestralidad pero modelados por la adaptación a los distintos ambientes y sus respectivos hábitos de

vida. La construcción de un organismo (bioconstrucción) en definitiva condiciona los nichos ecológicos que pudiera conquistar con éxito.

El estudio de la forma de una estructura determinada y de sus componentes recae en el campo de la morfología (Koehl 1996). La construcción y diseño limita a su vez la función que puede ejercer una estructura dada (Bock 1994). Esta limitación es muy amplia debido a que los organismos, como entidades activas y autónomas, están potencialmente capacitados para utilizar sus estructuras en muy diferentes situaciones y maneras. Como regla se puede suponer a priori qué diseño no podría utilizarse bajo ninguna circunstancia para determinada función, restringiendo el abanico de posibilidades para la cual sí podría. Bajo estos supuestos, la construcción morfológica de determinado sistema osteo-muscular por ejemplo, puede ser usada para predecir el estilo de vida de ese animal. De la misma manera, estilos de vida diferente podrían estar relacionados a estructuras diferentes.

El medio, en primera instancia, pareciera ser un factor extrínseco claramente separado del organismo, sin embargo, conjuga parámetros específicos que son relevantes en la vida del organismo en sí. Este enfoque recae en el campo de la ecomorfología. La **ecomorfología** relaciona morfología con ambiente desde una perspectiva ecológica, siendo el rol biológico el componente fundamental (Bock y von Wahlert 1965, Bock 1994). La idea que las diferencias morfológicas existentes entre especies pueden estar asociadas a la acción de distintas presiones ambientales y biológicas fundamenta los estudios ecomorfológicos (Bock 1994). En este contexto, se estudia la morfología de un rasgo, se hacen inferencias funcionales y se elaboran hipótesis sobre un posible nicho. Los resultados de este abordaje teórico se coteja con los nichos reales y se comparan los resultados con otros organismos, relacionados o no. Este tipo de comparación independientemente del parentesco es el propuesto por Damuth et al. (1992) y se conoce como **aproximación "taxón free"**.

Las adaptaciones estructurales a la captura y prensión del sistema osteo-muscular del módulo apendicular posterior en rapaces diurnas constituyen un objeto de análisis de la morfología funcional y de la biomecánica y en definitiva de morfología

construccional. Entender la naturaleza de y buscar las explicaciones para la variación morfológica es uno de los focos principales en los actuales estudios macroevolutivos y de la biología del desarrollo.

El verdadero valor de las estructuras y de los mecanismos individuales que caracterizan un organismo solo puede ser correctamente interpretado mediante la aplicación de una visión integradora. Con este marco teórico, se plantea una estrategia de análisis sustentada en la integración de estudios funcionales, biomecánicos y ecomorfológicos para enunciar hipótesis sobre patrones morfológicos en aves rapaces de la Argentina.

II.2 ANTECEDENTES

Los primeros trabajos sobre la anatomía del miembro posterior en rapaces se remontan a 1599 de la mano de Aldrovandi y, en 1673, Stenon. En 1781 Merrem realiza la primera ilustración acompañada de una descripción. A partir de entonces varios autores han desarrollado este tópico con diferentes enfoques, dentro de un marco más comparativo como Garrod (1873, 1874) y Shufeldt (1887). Sushkin (1905) realizó un trabajo detallado en la osteología de Falconidae y sus diferencias con la de Accipitridae y lo mismo hizo Hudson (1937, 1948) con la miología de las rapaces. Jollie 1976, 1977a,b,c en su tesis doctoral también hace una exhaustiva labor con el orden Falconiformes, en su clásica acepción en la cual el orden está formado por halcones (Falconidae), águilas (Accipitridae) e incluso jotes (Cathartidae). Las descripciones minuciosas y bien ilustradas, aunque generalmente restringidas en el número de taxones, se abandonaron para dar lugar, muy recientemente, a otro tipo de investigaciones que pretenden la comprensión de las capacidades funcionales a partir de la forma. En general estos trabajos se enfocan en algún rasgo particular o se acotan al testeo de una hipótesis particular.

Csermelly et al. (e.g. 1989, 1991) han analizado el comportamiento de algunas rapaces en cautiverio, investigando la respuesta de las especies frente a presas. Estudios similares con nuestra fauna de rapaces fue realizado por Biondi et al. (2010) y Biondi

(2012) con chimango (*Milvago chimango*). Ward et al. (2002), Einoder y Richardson (2006, 2007), Sustaita (2008), Sustaita y Hertel (2010) y Biondi (2010) abordan aspectos parciales de la osteología y miología relacionadas con el estilo de caza o el hábito alimenticio. Las metodologías aplicadas en estos trabajos son principalmente la morfometría clásica (Einoder y Richardson 2006, 2007) o la biomecánica (Ward 2002, Sustaita 2008, Biondi 2010). De manera novedosa, en algunas contribuciones se mide la fuerza de prensión de las patas por medio de aparatos especiales (Ward 2002, Sustaita y Hertel 2010).

El análisis de la forma del esqueleto de las aves utilizando morfometría geométrica tiene pocos antecedentes. En el caso de las aves y del módulo posterior, se restringen al análisis de la pelvis en *Phorusrhacidae* (Degrange 2012) y de aves acuáticas (Ibañez y Tambussi 2012). En esta tesis se aplica este tipo de enfoque en rapaces.

La morfología de los dígitos en rapaces diurnas y nocturnas fue estudiado por algunos investigadores: Pike y Maitland (2004) analizaron la geometría del dedo III en varias familias con el objetivo de predecir el modo de vida; Einoder y Richardson (2007) analizaron los cuatro dedos de rapaces australianas con un foco también ecomorfológico mientras que Fowler et al. (2009) estudiaron la variación de curvatura interdigital de las falanges ungueales en todas las familias de rapaces en búsqueda de diferencias taxonómicas. Csermely y Rossi (2006) y Csermely et al. (2012) utilizaron un análisis clásico de morfometría para distinguir falanges ungueales semejantes a las de las rapaces en otros órdenes de aves (e.g. *Passeriformes*). Las falanges preungueales también han sido objeto de estudio. Uno de los primeros autores que correlacionó largo de los dedos con comportamiento fue Fisher (1946). En su trabajo concluyó que la variación del largo de los dedos se debe mayoritariamente a la variación en las falanges preungueales distales. También notó que hay un surco más pronunciado en las trócleas del tarsometatarso en asociación a las rapaces y las aves de percha y que longitudes relativas de las falanges que componen cualquier dígito individual, son índices fiables de la modificación de ese dígito. Hopson (2001) demostró un patrón de aumento proporcional del largo de las falanges distales del dedo III en aves que van desde terrestres cursoras (*Ratites*) hasta rapaces, pasando por arbóreas percheras

(paserinos) y trepadoras (carpinteros) y esto lo reafirmó Kambic (2008) con aspectos adicionales de la forma de la falange como ancho vs. alto (Sustaita et al. 2012). Kambic (2008) estudió las falanges preungueales de varios órdenes de aves y encontró diferencias morfológicas en el dedo III entre las aves que agarran presas (denominadas *predatory graspers*) y aquellas que perchan (denominadas *branch graspers*), adicionalmente los primeros muestran unas falanges más robustas (Kambic 2008). Al mismo tiempo, también encontró diferencias en el largo relativo del dedo II entre rapaces diurnas y nocturnas (Kambic 2008).

En todos estos casos, los análisis se efectuaron incluyendo el estuche de queratina, mientras que la estructura ósea aislada no fue estudiada. La estructura ósea sólo ha sido estudiada en algunos trabajos de carácter paleontológico, en los cuales se analizaron falanges fósilizadas aisladas (e.g. Mourer-Chauviré 1983, Tambussi et al. 2003, Mayr 2006, Mosto et al 2007, Jones 2010).

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

Rocha Brito (2008), describe caracteres anatómicos del esqueleto de Accipitridae y Falconidae en el marco de un estudio filogenético de los Cathartidae (e.g. jotes). Harcourt-Brown (2001) por medio de estudios radiográficos encuentra diferencias anatómicas en los esqueletos de Accipitridae y Falconidae las cuales asocia a la estrategia de caza. Otros aportes al conocimiento morfológico del miembro posterior son aquellos de Volkov (2004) y Zinoviev (2012), basados en estudios anatómicos clásicos y biomecánicos.

Los trabajos que analizan la anatomía de las rapaces de la Argentina son escasos. Generalmente tratan sobre ecología o morfología externa (e.g. Bó 1999, Alcalde y

Rosset 2004, Bechard et al. 2004). Como bien describe Trejo (2007), la mayoría de los estudios de aves rapaces está dedicados a las rapaces nocturnas. El trabajo de tesis efectuado por Laura Biondi (2010) es una de las primeras aproximaciones en el estudio de la anatomía funcional de aves rapaces aunque restringido a la morfología funcional de *Milvago chimango* en un contexto comparativo con las rapaces que se encuentran en la misma área de distribución geográfica.

II.3 BIBLIOGRAFÍA

- Alcalde L, Rosset SD. 2004. Observation of the Chimango Caracara (*Milvago chimango*) feeding on common lesser toads (*Bufo fernandezi*). *Journal of Raptor Research* 38:190–191.
- Aldrovandi U. 1599. De musculis aquile. *Ornithologiae hoc est de avibus historiae*. Bononiae 1: 117-121.
- Bechard MJ, Sarasola JH, Helbig AJ. 2004. Morphometric measures of male and female Spot-winged Falconets *Spiziapteyx circumcinctus* sexed using PCR amplification methods. Pp. 451–458 en: Chancellor RD, Meyburg BU (eds) *Raptors worldwide*. WWGBP/ MME, Berlín.
- Biondi ML. 2010. Morfología funcional y comportamiento de innovación del chimango, *Milvago chimango* (Aves: Falconiformes): Implicancias para su éxito ecológico. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 148 p.
- Bó MS. 1999. Dieta del Halcón Plomizo (*Falco femoralis*) en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 10:95–99
- Bock WJ. 1994. Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences* 19(4): 403-413.
- Bock WJ, Von Wahlert YG. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19:269-299.
- Csermely D, Gaibani G. 1998. Is food squeezing pressure by two raptor species sufficient to subdue their prey? *Condor* 100:757-763.
- Csermely D, Berte L, Camoni R. 1998. Prey killing by Eurasian Kestrels: the role of the foot and the significance of bill and talons. *Journal of Avian Biology* 29:10-16.
- Csermely D, Mainardi D, Agostini D. 1989. The predatory behaviour of captive wild kestrel, *Falco tinnunculus* L. *Bollettino di Zoologia* 56:317-320.
- Csermely D, Mainardi D, Agostini N. 1991. Predatory behaviour in captive wild buzzards (*Buteo buteo*). *Birds of Prey Bulletin* 4:133-142.
- Csermely D, Rossi O. 2006. Bird claws and bird of prey talons: where is the difference? *Italian Journal of Zoology* 73:43-53.
- Csermely D, Rossi O, Nasi F. 2012. Comparison of claw geometrical characteristics among birds of prey and non-raptorial birds. *Italian Journal of Zoology* 79:410–433.

- Damuth JD, Jablonski D, Harris JA, Potts R, Stucky RK, Sues HD, Weishampel DB. 1992. Taxon-free characterization of animal communities. Pp 183-203. En: Behrensmeyer AK, Damuth JD, DiMichele WA, Potts R, Sues HD, Wing SL (eds). *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Degrange FJ. 2012. Morfología del cráneo y complejo apendicular posterior en aves fororracoideas: implicancias en la dieta y modo de vida. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 390 p. Buenos Aires, Argentina.
- Dial KP. 2003. Evolution of avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight. *The Auk* 120(4):941-952.
- Einoder LD, Richardson A. 2006. An ecomorphological study of the raptorial digital tendon locking mechanism. *Ibis* 148:515–525. doi:10.1111/j.1474-919X.2006.00541.x
- Einoder L, Richardson A. 2007. Aspects of the hindlimb morphology of some Australian birds of prey: a comparative and quantitative study. *The Auk* 14:773-788.
- Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB. 2009. Predatory functional morphology in raptors: Interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique. *PLoS ONE* 4:e7999.
- Fisher HI. 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures. *Am Midl Nat* 35:545-727.
- Garrod AH. 1873. On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London* 41(1):626-644.
- Garrod AH. 1874. On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part II. *Proceedings of the Zoological Society of London* 42(1):111-123.
- Gatesy SM, Middleton K. 1997. Bipedalism, flight, and the evolution of theropod locomotor diversity. *Journal of Vertebral Paleontology* 17(2):308-329.
- Goslow GE. 1971. The attack and strike of some North American raptors. *The Auk* 88:815-87.
- Grin (Global Raptor Information Network). Available: <http://www.globalraptors.org/grin/indexAlt.asp>. Acceso septiembre 2013.
- Harcourt-Brown N. 2001. Radiographic morphology of the pelvic limb of Falconiformes and its taxonomic implications. *Netherlands Journal of Zoology* 51:155-178.
- Harris T. 1984. Prey immobilisation by the Black-shouldered Kite *Elanus caeruleus*. En: Mendelson JM, Sapford CW (eds). *Proceedings of the Second Symposium on African Predatory Birds*. Durban, Australia: Natal Bird Club. pp 195-207.
- Hopson JA. 2001. Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight. In *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom* (eds J. Gauthier and L. F. Gall), pp. 211–235. Yale University, New Haven.
- Hudson GE. 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendages in birds. *American Midland Naturalist* 18:1-108.

- Hudson GE. 1948. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds II: the heterogeneous Order Falconiformes. *American Midland Naturalist* 39:102-127.
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120615010555>
- Ibáñez B, Tambussi CP. 2012. Foot-propelled aquatic birds: pelvic morphology and locomotor performance. *Italian Journal of Zoology* 79(3):356-362.
- Jollie M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. I. *Evolutionary Theory* 1:285-298.
- Jollie M. 1977a. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. II. *Evolutionary Theory* 2:115-208.
- Jollie M. 1977b. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. III. *Evolutionary Theory* 2:209-300.
- Jollie M. 1977c. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. IV. *Evolutionary Theory* 3:1-142.
- Jones WW. 2010. Nuevos aportes sobre la paleobiología de los fororrácidos (Aves: Phorusrhacidae) basados en el análisis de estructuras biológicas. Tesis Doctoral. Universidad de Ciencias, Uruguay, 213 pp. Inédita.
- Kambic RE. 2008. *Multivariate analysis of avian and non-avian theropod pedal phalanges*. MS Thesis: Montana State University.
- Koehl M. 1996. When does morphology matter? *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 27:501-542.
- Mayr G. 2006. An osprey (Aves: Accipitridae: Pandioninae) from the early Oligocene of Germany. *Senckenberg Lethaea* 86, 93–96.
- Merrem B. 1781. Beinmuskeln (des weißköpfigen Adlers). *Vermischte Abhandlungen aus der Thiergeschichte*. Göttingen: Victorinus Bossiegel. S.:158-161.
- Mosto MC, Degrange FJ, Tambussi CP, Urrutia J. 2007. Falanges ungueales de Accipitridae (Aves Falconiformes) de Arroyo Chasicó (Mioceno Tardío), Argentina. XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología Vertebrados. Trelew, Provincia de Chubut, 21 a 24 de Mayo de 2007. Publicado en *Ameghiniana* 44 (4) Suplemento 2007- Resúmenes (30R).
- Mourer-Chauvire C. 1983: *Minerva antiqua* (Aves, Strigiformes), an owl mistaken for an edentate mammal. *American Museum Novitates* 2773:1-11.
- Rocha Brito GR. 2008. Análise filogenética de Cathartidae (Aves) com base em caracteres osteológicos. (Phylogenetic analysis of Cathartidae based on osteological characters). Tesis de doctorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento Zoologia 331p.
- Seilacher A. 1991. Self-Organizing Mechanisms in Morphogenesis and evolution. En *Contructiona Morphology and Evolution*, ed: Schimidt-Kittler N y Vogel K, 251-271. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Shufeldt RW. 1887. A review of the muscles used in the classification of birds. *J. Comp. Med. Surg.* 8:321-344.
- Stenon N. 1673. Historia musculorum aquilae. *Acta Medica & Philosophica Hafniensia Ann 1671/1672* 2:320-345.

- Sushkin P. 1905. Zur Morphologie des Vogelskelets: vergleichende Osteologie der normalen Tagraubvögel (Accipitres) und die Fragen der Classification. Teil I. Grundeinteilung der Accipitres. Teil II. Falken und ihre nächsten Verwandten. *Nouv. Mem. Soc. Imp. Natural. Moscou* 16:iv-247.
- Sustaita D. 2008. Musculoskeletal underpinnings to differences in killing behavior between North American accipiters (Falconiformes: Accipitridae) and falcons (Falconidae). *Journal of morphology* 269:283-301.
- Sustaita D, Hertel F. 2010. In-vivo bite and grip forces, morphology, and prey-killing behavior of North American accipiters (Accipitridae) and falcons (Falconidae). *Journal of Experimental Biology* 213:2617-2628.
- Sustaita D, Pouydebat E, Manzano A, Abdala V, Hertel F, Herrel A. 2012. Getting a grip on tetrapod grasping: form, function, and evolution. *Biol. Rev.* 26p. doi: 10.1111/brv.12010
- Tambussi CP, Agnolin F, Cozzuol M. 2003. Un nuevo predator en el elenco de aves de los ecosistemas miocénicos patagónicos. XIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 40(4) Suplemento Resúmenes. 72R.
- Trejo A. 2007. Bibliografía comentada sobre aves rapaces de Argentina. *Hornero* 22:185-217.
- Vogel K. 1991. Concepts of Constructional Morphology. 55-68. In Schmidt-Kittler, N. and Vogel, K. (eds). *Constructional Morphology and Evolution*. Springer, Heidelberg.
- Volkov SV. 2003. The hindlimb musculature of the true owls (Strigidae, Strigiformes): morphological peculiarities and general adaptations. *Орнитология. Вып.* 31:154-174.
- Thiollay JM. 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles). En: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. (eds) *Handbook of the birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea fowl*. Lynx Edicions, Barcelona, pp 52-205.
- Ward A, Weigl A, Conroy P. 2002 Functional morphology of raptor hindlimbs: Implications for resource partitioning. *The Auk* 119:1052-1052.
- White CM, Olsen PD, Kiff LE. 1994. Family Falconidae (Falcons and Caracaras). En: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. (eds) *Handbook of the birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea fowl*. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 216-277.
- Zinoviev AV. 2012. Apparatus of bipedal locomotion of hawks (Accipitridae, Falconiformes): History of study and morpho-functional peculiarities. *Proceedings of the meeting commemorating the 150th anniversary of the birth of Nikolay N. Somov (1861-1923)*, Kharkov, Ukraine.

CAPITULO III. MATERIALES

III.1 ABREVIATURAS INSTITUCIONALES

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

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

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

III.2 MATERIALES

Se estudiaron materiales óseos (pelvis, huesos largos, dedos) de 38 especies de rapaces diurnas pertenecientes a las colecciones del MLP, MACN, MC y Bar. De estas 38 especies, 27 pertenecen a la familia Accipitridae y 10 a la familia Falconidae. Asimismo la mayoría de las especies estudiadas (33) son nativas de nuestro país, mientras que las cinco especies restantes son rapaces de otras regiones geográficas (Tabla 1). Se incluyó también materiales óseos de dos ejemplares de la Familia Pandionidae, una rapaz diurna piscívora. Los ejemplares sobre los cuales se efectuaron las disecciones musculares fueron obtenidos mediante capturas en la provincia de Buenos Aires y Formosa bajos los permisos correspondientes. Algunos especímenes proceden del intercambio con el Centro Regional Universitario Bariloche (Universidad Nacional del Comahue). Una vez finalizadas las disecciones, los esqueletos fueron incorporados a la colección anexa de la Sección de Ornitología del Museo de La Plata (OR). La totalidad de los materiales estudiados en esta tesis se listan en la Tabla III.1. En la misma se marca con una X en cuales de los análisis los materiales fueron utilizados (mediciones lineales de los huesos, falanges ungueales, disección muscular, cálculo de índice de velocidad, morfometría geométrica o análisis estadístico).

CAPITULO IV.

OSTEOLOGÍA DEL COMPLEJO APENDICULAR POSTERIOR

IV.1 RESUMEN

Se aplicó morfometría clásica al fémur, tibiotarso, tarsometatarso y falanges. Se encontró una segregación sistemática clara en la morfología de la pelvis, tanto en vista dorsal como lateral, el índice alto/largo de algunas falanges (falange 1 del DII, falange 2 del DIII y falanges 1 y 3 del dedo IV) y en la musculatura del miembro pélvico. Los distintos ACP de los huesos largos mostraron que la distribución en el eje de coordenadas estaba dada principalmente por la masa de las especies. El análisis de las proporciones de los huesos largos permitió hacer algunas inferencias en relación al hábito alimenticio.

El objetivo del análisis de las falanges ungueales fue el de establecer diferencias y similitudes cualitativas y cuantitativas entre las falanges ungueales de rapaces diurnas. Entre las metodologías, se utilizaron descripciones anatómicas clásicas, análisis estadístico (test de T) de medidas e índices y morfología geométrica con el análisis de Contorno (Fourier). Se intentó discriminar el número de dedo (I-IV) y el miembro al cual pertenecen (izquierdo o derecho) las falanges ungueales (FU) de las rapaces. Las descripciones cualitativas resultaron más efectivas que los análisis cuantitativos para evaluar la identidad. Por medio de las descripciones se pudieron identificar con certeza el lado al que pertenece y los dedos I, II y III. La asignación del dedo IV es dificultosa dada la simetría de la falange. Las medidas e índices evaluados con el test de T mostraron que los dígitos I y II no difirieron en ningún caso mientras que si hubo diferencia entre los otros dedos. El análisis de Fourier fue útil solo cuando fue aplicado en la evaluación intraespecífica.

IV.2 MÉTODOS

IV.2.1 PELVIS: Morfometría geométrica

Se aplicó un análisis de morfometría geométrica únicamente a la pelvis y a las falanges ungueales (ver más adelante). En investigaciones previas, la pelvis ha sido utilizada para resolver cuestiones taxonómicas y para discriminar ecomorfos (Degrange y Picasso 2010, Ibañez y Tambussi 2012). Un total de 82 especímenes pertenecientes a

29 especies de rapaces diurnas fueron fotografiadas en vista dorsal y lateral. Se seleccionaron nueve landmarks y diez semi-landmarks para la vista lateral (Fig. IV.1.a) y trece landmarks para ser estudiados en vista dorsal (Fig. IV.1.b). La lista completa de landmarks y su descripción se explicita en la Tabla IV.2.

El conjunto de programas empleados pertenece al paquete de libre acceso TPS desarrollado por Rohlf y su equipo. De este paquete se utilizaron las subrutinas del (1) tpsUtil para crear archivos tps; (2) TpsDig 1.4 (Rohlf 2005) con el cual se colocan los landmarks (puntos anatómicos de referencia) en las imágenes, se obtienen coordenadas de cada uno, se aplican escalas y se salvan los datos en archivos tps y (3) tpsRelw que permite alinear las muestras y calcular las deformaciones parciales y relativas. Se aplicó un análisis de procruster (Generalized Procrustes Analysis) sobre las coordenadas resultantes de cada landmark para eliminar toda la información no relacionada con la forma (Rohlf y Slice 1990, Zelditch et al. 2004). Los cambios localizados de forma fueron estimados por los partial warp scores (Bookstein 1991); sobre los valores obtenidos se aplicó un análisis de componentes principales (relative warps analysis, RWA, Rohlf 1993) para examinar los cambios de forma utilizando los programas TpsRelw 1.35 (Rohlf 2003). Los relative warps obtenidos fueron utilizados para analizar si los grupos morfológicos son consistentes con la dieta y estrategias de caza de los ejemplares.

IV.2.2 FÉMUR, TIBIOTARSO Y TARSOMETATARSO: Morfometría clásica

Se tomaron un total de siete medidas en el fémur (Fig. IV.2), ocho en el tibiotarso (Fig. IV.3), diez en el tarsometatarso (Fig. IV.4.a-e), tres en las falanges preungueales (Fig. IV.4.e.f) y doce en las falanges ungueales (Fig. IV.5) en 181 ejemplares (Tabla III.1). Para la toma de medidas se utilizó un calibre digital de 200 mm. y 0,01 mm. de precisión. El promedio para cada especie de las mediciones obtenidas se encuentran en la Tabla IV.2. La nomenclatura osteológica sigue a Baumel y Witmer (1993).

IV.2.2.1 Medidas obtenidas en el Fémur (Fig. IV.2)

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

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

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

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

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

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

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

IV.2.2.2 Medidas obtenidas en el Tibiotarso (Fig. IV.3)

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

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

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

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

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

BL cf. Largo de la *crista fibularis*.

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

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

IV.2.2.3 Medidas obtenidas en el Tarsometatarso (Fig. IV.4.a-e)

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

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

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

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

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

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

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

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

ML trI. Largo *trochlea metatarsi I*.

MA trI. Ancho *trochlea metatarsi I*.

IV.2.2.4 Medidas obtenidas en las falanges preungueales (Fig. IV.4.e.f)

DA. Largo / distancia próximo-distal

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

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

IV.2.2.5 Medidas obtenidas en las falanges ungueales (Fig. IV.5)

La descripción detallada de las medidas tomadas en esta estructura en particular se incluye en el apartado **IV.2.3.2.**

IV.2.2.6 Índices

Con la finalidad de estudiar su variación conjunta y facilitar la comparación en la muestra, se calcularon 12 índices con las medidas directas descriptas en los apartados anteriores. Estos índices fueron explorados posteriormente con Análisis de componentes principales (ACP).

FÉMUR

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

TIBIOTARSO

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

TARSOMETATARSO

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

TROClea METATARSI I

- a- ML trI / MA trI

FALANGES UNGUEALES

- a- DD I-m / DA

FALANGES UNGUEALES

- a- Ancho carilla de articulación / Largo

IV.2.2.7 Análisis de Componentes Principales (ACP)

El análisis de componentes principales (ACP) es un análisis exploratorio que pretende condensar la información contenida en una variable cuantitativa p-dimensional de respuesta en un número reducido de nuevas variables no correlacionadas entre sí. Es

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

En esta tesis, se realizaron diferentes ACP de las medidas e índices obtenidas de los huesos del CAP y de los pesos de los músculos, evaluando diferentes combinaciones de los mismos. La descripción de la miología se encuentra en el capítulo V mientras que aquí los valores de peso de cada músculo y su análisis por medio del ACP. Los músculos y las medidas obtenidas en los huesos del miembro pélvico fueron explorados mediante un análisis multivariado (ACP). Se utilizó varianza-covarianza en todos los casos excepto cuando se evaluaron los huesos junto con los músculos donde se utilizó correlación dada la diferente naturaleza de las variables (medida de peso en gramos y de longitud en centímetros). En muchos casos también se evaluaron las variables logaritmizadas en base diez a los efectos de facilitar la ponderación. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software PAST (Hammer et al. 2001).

Las diferentes ACP evaluados son los siguientes:

➤ **Valores crudos de**

- Fémur.
 - Tibiotarso.
 - Tarsometatarso.
 - Tarsometatarso + tróclea I.
 - Falanges.
 - Los tres huesos largos juntos.
- Todas las medidas.
 - Solo la medida de los huesos largos.

- Fémur, tibiotarso, tarsometatarso, dedos.
- o Músculos del miembro pélvico.
- o Solo los músculos aplicados para estimar ASFT.
 - Proporción del fémur, tibiotarso, tarsometatarso (para esto se sumó el largo de los tres huesos y por ese valor se dividió cada elemento en las diferentes especies).

➤ Promedio de

- Todos los huesos del miembro pélvico.
- Músculos aplicados para estimar ASFT.
- Largo de todos los huesos del miembro posterior y los músculos relativamente más grandes (Tabla IV.2).

➤ Índice de

- Todos los huesos de miembro pélvico.

IV.2.2.8 MANOVA en las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso

De las diferentes medidas de los huesos, se eligió la de las proporciones para realizar un análisis estadístico multivariado (MANOVA). Las medidas se logaritizaron y testearon por medio de la prueba de Kormoronov-Smirnof para evaluar normalidad (Tabla IV.10) y la prueba de Levene para evaluar homogeneidad (Tabla IV.12).

IV.2.3 FALANGES UNGUEALES: Morfometría clásica y geométrica

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

IV.2.3.1 Análisis cualitativo

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

IV.2.3.2 Análisis cuantitativo

Se tomaron seis medidas diferentes en la falange ungueal para este apartado en particular (Fig. IV.5).

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

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

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

Al mismo tiempo y con fines comparativos, las medidas fueron convertidas a índices.

1. Alto/ancho de la carilla de articulación

2. Largo de la falange/largo del tubérculo flexor
3. Largo de la falange/radio de curvatura
4. Largo de la falange/ángulo de curvatura

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

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

IV.2.3.3 Morfometría geométrica: Análisis elíptico de Fourier

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

se utilizan para estandarizar la translación, el tamaño y el primer punto digitalizado, por lo cual representa el mismo valor para todos los individuos.

IV.3 RESULTADOS

IV.3.1 EN LA PELVIS: Morfometría geométrica, análisis de landmarks

IV.3.1.1 Pelvis en vista lateral

Se analizaron 78 individuos mediante 9 landmarks y 10 semilandmarks. Los tres primeros componentes explican el 67.33% (CP1= 40.69, CP2=18, CP3=8.65). La figura IV.28 muestra el individuo consenso.

El **Componente Principal 1** muestra en los valores **positivos** un *ala postacetabularis ilii* relativamente más elongada, con un contorno más recto del borde posterior del *ala ischii* y el *ala postacetabularis ilii* (Fig. IV.29).

Los valores **negativos** corresponden a pelvis con el *ala postacetabularis ilii* levemente más acortada y un contorno más circular del borde posterior del *ala ischii* y el *ala postacetabularis ilii* (Fig. IV.29).

El **Componente Principal 2** muestra una pelvis en los valores **positivos** con la porción de la *extremitas cranialis synsacri* más anterior que la *cresta iliaca lateralis y dorsalis*, un ángulo relativamente pequeño (67,39° el valor más extremo) entre la porción más posterior que contacta con el pubis del *foramen obturatorium*, el *antitrochanter* y el *tuberculum preacetabulare* y un borde posterior del *ala ischii* y el *ala postacetabularis ilii* levemente convexo (Fig. IV.29).

Los valores **negativos** muestran una pelvis con la porción de la *extremitas cranialis synsacri* mas posterior que la *cresta iliaca lateralis y dorsalis*, un ángulo relativamente grande (87,36° el valor más extremo) entre los puntos anteriormente descritos y un borde posterior con una hendidura entre el límite de las alas *ischii* y *postacetabularis ilii* (Fig. IV.29).

Si bien no de forma completa, se evidencia una segregación de las familias de manera tal que en el cuadrante I y IV se ubican los representantes de los Falconidae y en los cuadrantes II y III de los Accipitridae (Figura IV.30). Dentro de Falconidae hay un predominio de especies del género *Milvago* en el componente I y de *Falco* en el IV. En el caso de los Accipitridae, las especies de *Buteo* se ubican principalmente en el cuadrante II y *Accipiter* y *Rupornis* en el III.

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

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

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

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

IV.3.1.2 Pelvis en vista dorsal

En este caso los individuos analizados fueron 82, con 13 landmarks. El porcentaje de varianza explicada por los tres primeros componentes fue de 65.54%, un valor también bajo (CP1=37.62, CP2=15.77 y CP3=12.15). La figura IV.25 muestra el individuo consenso.

El **CP1** en sus valores **positivos** mostró que las dos *cristas iliacas dorsalis* se encontraron bien cercanas entre sí en el punto de máxima curvatura. El extremo más anterior y lateral de la *crista iliaca dorsalis* estuvo más anterior que el punto más anterior del *synsacrum*. El extremo más lateral del *ala ischii* se encontró más lateral que el *antitrochanter* (Fig. IV.27).

En los valores **negativos** muestra una pelvis con las dos *cristas iliacas dorsalis* alejadas entre sí en el punto de máxima curvatura. El extremo más anterior y lateral de la *crista iliacas dorsalis* se encuentra aproximadamente a la misma línea que el punto medio y anterior del *symsacrum* y el extremo más lateral del *ala ischii* se encuentra casi a la misma línea que el *antitrochanter* (Fig. IV.27).

El **Componente Principal 2** nuclea en sus valores **positivos** una pelvis con las *cristas iliacas dorsalis* bien alejadas entre sí en el punto de máxima curvatura que se manifiesta bien anteriormente. El punto más lateral del *ala ischii* se ubica más lateral que el *antitrochanter* y el punto más posterior de la *spina dorsolateralis ilii* está ubicado en la misma línea que el punto medio y más posterior del *symsacrum*. Los dos landmarks anteriores (el 1 y 11), ubicados en el *ala preacetabularis ilii*, están muy alejados entre sí (Fig. IV.27).

En sus valores **negativos** la pelvis muestra las dos *cristas iliacas dorsalis* bien cercanas entre sí en el punto de máxima curvatura y esta máxima curvatura ocurre muy caudalmente. El punto más lateral del *ala ischii* se ubica en la misma línea que el *antitrochanter*. El punto más posterior de la *spina dorsolateralis ilii* está ubicado más posterior que el punto medio y más posterior del *symsacrum*. Los dos landmarks anteriores, ubicados en el *ala preacetabularis ilii* están muy cercanos entre sí (Fig. IV.27).

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

Los Accipitridae se encuentran en su mayoría sobre el CP1 en los valores positivos, tanto en el cuadrante I como IV. Sobre el III encontramos a *Elanus leucurus*, *Ictinia plumbea*, este último bien separado del resto de Accipitridae; en una posición entre

medio de este género y el resto de los Accipitridae se ubican los *Accipiter*. Dentro de esa familia no se evidencia ninguna otra segregación (Fig. IV.26).

Finalmente, *Pandion haliaetus* se encuentra sobre el cuadrante III, más cercano a los Falconidae (Fig. IV.26).

IV.3.2 FÉMUR, TIBIOTARSO Y TARSOMETATARSO: Morfometría clásica

IV.3.2.1 Análisis osteológico

En términos generales se apreció que la masa fue responsable de la segregación observada en las diferentes combinaciones evaluadas. A lo largo del CP1 las especies se ordenaron en un gradiente de masa en los tres huesos largos, esto es fémur (Fig. IV.31,47), tibiotarso (Fig. IV.32) y tarsometatarso (Fig. IV.33,34). En el caso de *Pandion haliaetus* se separa a lo largo del CP2.

El análisis de los dedos separó las dos familias, ya sea cuando se aplicó o no logaritmo en base 10 (Fig. IV.35); particularmente fueron las medidas de las falanges las responsables de esta segregación que a su vez manifestó un gradiente en los distintas familias. Esta segregación se evidenció más claramente cuando se analizaron los índices (Fig. IV.42,48). Finalmente no hubo demasiada diferencia entre utilizar los índices crudos o con logaritmos (e.g. Fig. IV.31,47). Cuando se evaluó los valores crudos de los dedos, sin estandarización ni índices, se observó a las especies dispuestas de menor a mayor masa a lo largo del CP1.

En el caso de los huesos largos, fémur, tibiotarso y tarsometatarso, evaluando todas las medidas (Fig. IV.36), los dos primeros componentes presentaron casi el 100 por ciento de la variabilidad; evaluando solo los largos de estos huesos también se encontró un alto valor de los primeros componentes que fueron los que más aportaron a la variabilidad (Fig. IV.37). Los índices presentaron un valor relativamente más bajo de variabilidad en los primeros dos componentes pero, de todas maneras, con un porcentaje muy alto (91.54%, Tabla IV.5). La evaluación de los valores logaritmizados dieron agrupaciones similares, el valor total de los componentes fueron

similares pero el CP1 tuvo un valor relativamente más bajo y el CP2 uno más alto (Tabla IV.5).

El análisis de las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso (Fig. IV.38,39) mostró un panorama diferente en tanto no reflejó ninguna agrupación sistemática. Se observaron especies aisladas o grupos conformados por pocas especies mientras que en otros casos las agrupaciones contuvieron hasta ocho (Fig. IV.38,39). Con un fémur (Fe) corto, tibiotarso (TBT) largo y tarsometatarso (TMT) corto se encuentra *Neophron percnopterus* un buitre del nuevo mundo caracterizado por alimentarse de carroña, de manera muy semejante a los cathartidos. *Pandion haliaetus*, el águila pescadora se caracterizó por tener el Fe y TMT cortos y el TBT largo. Con similares características pero un TBT relativamente más corto se encontraron agrupados a *Rostrhamus sociabilis* y *Herpetotheres cachinnans*, dos accipítridos que tienen, cada uno, un hábito alimenticio distintivo. *Rostrhamus* se alimenta de caracoles dulceacuícolas que toma de cuerpos de agua y consume la presa en un apoyo (Thriollay 1994) mientras que *Herpetotheres* suele consumir culebras que encuentra en el piso y les da un golpe con la pata incluso acompañado por el ruido del golpe (Haverschmidt 1962, Skutch 1971) y utilizan en consecuencia dos estilos de caza diferentes. Con un Fe y un TMT aún más corto se encuentran dos especies principalmente insectívoras o que pueden obtener su alimento en el suelo, *Ictinia plumbea* y *Polihieax semitorquatus*. Con Fe muy largo, TMT corto y TBT corto se encontró a *Elanus leucurus*, que se alimenta principalmente de mamíferos y *Falco peregrinus* y *F. femoralis*, estos últimos avívoros. Un Fe largo, TBT corto y TMT cada vez más largo se observó en las especies con hábitos alimenticios variados como *Geranoaetus melanoleucus*, *F. sparverius*, *Spizapteryx circumcinctus*, *Circus cinereus* y las especies de los géneros *Buteo* y *Accipiter*. Un Fe corto, TBT y TMT largo caracterizó a *C. bufonni*, *Milvago chimachima*, *Rupornis magnirostris*, *Spizaetus ornatus*, *Geranospiza caerulecens*, *Busarellus nigricollis* y *Harpyhaliaetus coronatus*. Finalmente, los dos Polyborinos, *M. chimango* y *Caracara plancus*, *Buteogallus meridionalis* y *B. urubitinga* presentaron el Fe corto, TBT largo y el TMT más largo. Estas últimas cuatro especies comparten un hábito de alimentación generalista u oportunista en el caso de los Polyborinos y comportamientos que los localizan en el suelo durante la búsqueda del alimento.

IV.3.2.2 Análisis osteológico y miológico (Fig. IV.41,43,44,46,49-51)

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

El ACP que evaluó los músculos del ASTF, dividido su masa corporal y a la vez logaritmizados, separó las dos familias Accipitridae y Falconidae y a su vez las dos subfamilias dentro de los Falconidae. Cabe aclarar que este análisis se basó en un número escaso de especies de Accipitridae, pero igualmente no hubo solapamiento. Cuando se analizaron los músculos sin la estandarización con el logaritmo en base 10, los resultados no evidenciaron esta segregación. Los *mm. flexor perforans et perfotus digiti II et III* influyeron de la misma manera; lo mismo ocurrió entre los *mm. Flexor hallucis longus et brevis*.

IV.3.2.3 Índices aplicados a las medidas de los huesos (Fig. IV.42,48; Tabla IV.5)

El análisis de los índices de los huesos segregó a los accipítridos de los falcónidos principalmente por la relación entre algunas falanges.

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

Se realizó un ACP (Fig. IV.42) solamente con aquellas tres variables que más aportaron en el ACP de los índices del fémur, tibiotarso, tarsometatarso y falanges. Estos fueron tres índices:

- MAD/MT_{III} ; esto es el ancho distal del TMT / ancho de la tróclea III

- Alm/L D-II, f-1; El alto medial, sobre el largo total de la falange 1 del dedo II.
- Alm/L D-IV, f-3; Alto medial sobre el largo de la falange IV.

Estos índices también se estandarizaron aplicando sobre ellos logaritmo en base 10 y se exploró con el ACP (Fig IV.48). La discriminación en familias y especies fue similar aunque con una participación diferente de las variables estudiadas en tanto en este último caso el tarsometatarso no tuvo la misma influencia que en la Figura IV.42. Las variables que en este análisis tuvieron mayor influencia fueron únicamente pertenecientes a las falanges: el Alm/L de la falange 1 (dedo II), falange 2 (dedo III) y falanges 1 y 3 (dedo IV).

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

IV.3.2.4 MANOVA de las proporciones del fémur, tibiotarso y tarsometatarso

La Tabla IV.13 de análisis de contrastes multivariados compara las variables (proporciones de fémur, tibiotarso y tarsometatarso) según su hábito alimenticio y sistemática, con el fin de saber si existen diferencias entre ellas y cuál de los factores influye en mayor o menor grado. Pudo observarse que los dos factores y la interacción entre ambos influyen en las variables, aunque el hábito fue el factor más influyente.

Se encontraron diferencias en cuanto a los tres huesos largos tanto en familia como en el hábito, lo mismo ocurrió con la interacción; excepto el fémur que no mostró diferencias en la interacción familia/hábito (Tabla IV.14).

Finalmente se comparó qué variables diferían entre sí en los distintos hábitos, siempre comparando con el hábito generalista (Tabla IV.15). Los resultados se resumieron en la

Tabla IV.16. Las proporciones de los huesos cuando se comparan los hábitos entre sí mostraron que con aquellos que se alimentan de aves, peces y R-A no existen diferencias en ninguno de sus huesos. Con respecto al Fe, se manifestaron diferencias entre aquellos que comen caracoles y mamíferos, siendo más corto que en los generalistas. Las mayores diferencias se encontraron con el largo del TBT, difiriendo con los que se alimentan de insectos-mamíferos, los oportunistas, los carroñeros y los insectívoros, mostrando un TBT más largo en todos mientras que el de los generalistas es más corto. Finalmente el TMT solo difirió significativamente en taxones que se alimentan de mamíferos, donde fue más largo que en los generalistas.

Por último, la Tabla IV.17 muestra que no existieron diferencias significativas entre las variables dependientes en Falconidae vs. Accipitridae y lo mismo ocurrió con el Fémur de Accipitridae vs. Pandionidae. En cambio, se identificaron diferencias entre el TBT y TMT de estas dos últimas familias.

IV.3.3 Falanges ungueales

IV.3.3.1 Descripción general de las falanges ungueales (FU)

Comúnmente las FU de las aves rapaces diurnas muestran asimetría. Las FU se caracterizan por ser marcadamente curvas y tener un tubérculo extensor y flexor bien desarrollado que se orienta distalmente. El tamaño relativo de las falanges disminuye desde el dígito I al IV (Fig. IV.21,22,23), más notablemente en el dedo II al III mientras que los pares I-II y III-IV son más similares entre sí. La sección transversal del cuerpo (*corpus*) exhibe una región dorsal marcadamente convexa, los laterales son planos al igual que la base y una arista marcada divide estas dos caras. Esta arista es más evidente en Accipitridae que en Falconidae siendo esta característica la única diferencia existente entre estas dos familias a nivel macroanatómico. Un caso particular es el de *Elanoides forficatus* cuyas FU no tienen la cara ventral tan delimitada como el resto de los Accipitridae.

La carilla de articulación es cóncava, profunda, con una cresta dorsoventral que delimita las cótilas. Esta cresta puede o no estar desarrollada entre los dígitos, puede

encontrarse ausente (*e.g. Falco sparverius*) o solo suavemente desarrollada (*e.g. Caracara plancus*). En otros casos, como *Accipiter striatus*, ambas cótilas están bien delimitadas solo en los dedos I y II pero no en los III y IV. Donde la cresta contacta con el borde ventral de la carilla, se delimita una prominencia –referida aquí como PM– (Fig. IV.52) y la carilla de articulación está lateralmente rotada con respecto al cuerpo en algunos dedos. El contorno de la carilla de articulación puede ser dorsoventralmente rectangular, circular o con forma de pera por lo cual es un carácter variable entre las rapaces diurnas analizadas.

En ambos lados del tubérculo flexor se ubica un par de forámenes ventrales para el pasaje de nervios y vasos (Fig. IV.23.c). En algunos especímenes, dos forámenes adicionales más pequeños se ubican en el medio del margen lateral de la carilla de articulación. Estos forámenes más pequeños se encuentran en algunos individuos de diferentes especies, aunque no en todos, pero cuando presentes, están en todos los dedos. Un par de rebordes dorsales a los forámenes ventrales se extienden desde el margen lateral de la carilla de articulación hasta el tubérculo flexor; se corresponde con la porción ventro-proximal del estuche de queratina.

Una característica de pocas especies, como de *Geranoaetus melanoleucus* o *Buteo jamaicensis*, es la presencia de unas pequeñas marcas redondeadas en la porción ventral de cada cótila, localizadas a diferente altura entre sí (Fig. IV.23.c,d). Estas marcas corresponden al contacto con la falange preungueal. Las FU de *Rostrhamus sociabilis* son diferentes a las del resto de las rapaces en tanto son relativamente más largas y delgadas, con el tubérculo flexor menos desarrollado. *Ictinia plumbea* también muestra unas FU relativamente largas en los dedos I y II.

Varios caracteres resaltan la asimetría bilateral de la FU: (a) las cótilas de la carilla de articulación pueden diferir en tamaño y posición relativa, (b) una cótila puede estar más proximal que la otra o (c) puede estar más desplazada dorsoventralmente con respecto a la *facies plantaris*. En vista ventral, la prominencia media puede encontrarse desplazada medial o lateralmente y la orientación del tubérculo flexor puede ser medial o lateral. Además, los forámenes ventrales del tubérculo flexor están

localizados en posiciones diferentes entre sí tanto con respecto al margen ventral de la carilla de articulación como con respecto al corpus de la falange. Estos caracteres serán considerados especialmente en la descripción comparada que sigue.

IV.3.3.2 Dedo I

La cótila medial es más distal y ventral que la lateral. En Falconidae, la cótila medial es mayor en la pata derecha. La prominencia media está más desplazada lateralmente. El foramen medial se encuentra más distal y ventral que el lateral y el tubérculo flexor se orienta medialmente (Fig. IV.23).

En *Caracara plancus*, la cótila derecha es mayor a la izquierda, indistintamente si corresponde a la pata derecha o izquierda; también la cótila medial tiene el margen dorsolateral recto. Este último carácter es importante en tanto permitió la asignación de dedo y lado de pata para esta especie. Una prominencia medial debajo del foramen ventral también es característico de *C. plancus*.

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

IV.3.3.3 Dedo II

La carilla de articulación es simétrica excepto porque la cótila lateral es más distal. La prominencia media se encuentra medial y el foramen medial está más distal y dorsal que el lateral, aunque en los Accipitridae estos forámenes se encuentran a la misma altura. El tubérculo flexor se orienta lateralmente. En vista dorsal, la FU de *C. plancus* muestra una protrusión lateral distintiva de este tubérculo que permite la discriminación tanto de dedo como de lado de pata (Fig. IV.22,23).

IV.3.3.4 Dedo III

La presencia de una arista a lo largo de la cara medial del cuerpo distingue el D-III, permitiendo la identificación inequívoca tanto de lado como de número de dedo. Esta arista se encuentra en el medio del margen medial de la carilla de articulación, en vista proximal. Esto ocurre en todas las especies con alguna excepción como *Falco peregrinus*. Como consecuencia, se amplía la carilla de articulación derivando en un contorno más circular a diferencia de los otros dígitos en los cuales la carilla es más alta que ancha. La cótila medial es también la más distal y ventral que la lateral. La prominencia media usualmente no está desplazada y cuando esto ocurre, es lateral como ocurre en la mayoría de los accipítridos estudiados. El foramen medial es más distal y más dorsal que el lateral. En la mayoría de los casos, aunque no siempre, el tubérculo flexor puede estar orientado lateralmente (Fig. IV.22,23).

IV.3.3.5 Dedo IV

No es posible una generalización morfológica de las falanges del dedo IV porque la variabilidad de algunos rasgos es grande, en otros casos las diferencias no son conspicuas e incluso en algunos individuos no hay diferencia alguna. Como resultado se dificultó la asignación tanto de número como de lado al cual perteneciera el elemento analizado. En líneas generales, la falange del dedo IV es la más simétrica de los dedos. Cuando observamos una FU asimétrica en este dedo, la prominencia media es lateral, la cótila medial está localizada más ventralmente con respecto a la lateral y solo en la pata derecha, es más distal. El foramen medial en la pata izquierda puede encontrarse más dorsal que el lateral. La orientación del tubérculo flexor es lateral aunque solo para la pata izquierda (Fig. IV.22,23).

La Tabla IV.6 concentra los caracteres comparados de las FU de los cuatro dígitos.

IV.3.3.6 Métodos cuantitativos

El resultado de los test de T puede verse en las Tablas IV.7,8,9. A grandes rasgos, el ancho de la carilla de articulación, el largo del tubérculo, el radio de curvatura y el índice largo de falange / largo de curvatura no mostró diferencias significativas entre dedos. El dedo I no mostró ninguna diferencia significativa con el dedo II mientras que la mayor cantidad de variables con diferencia significativa fue con el dígito IV: el alto de la carilla de articulación, el largo de la falange, el ángulo de curvatura y el índice largo de la falange / radio de curvatura difirieron entre estos dos dedos.

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

Para el ACP donde se evaluó el contorno de las falanges entre especies, el resultado fue el mismo no obteniéndose ninguna segregación. En cambio, analizando solo una especie con muchos individuos el resultado fue diferente. En este trabajo se analizó la variación para *Geranoaetus melanoleucus* y *Caracara plancus*. En *G. melanoleucus* el DIII se segrega del DI, DII y DIV (Fig. IV.53.a), los primeros dos CP explicaron el 76,62%. En *C. plancus* hubo una buena agrupación de los dedos I y II por un lado y III y IV por otro (Fig. IV.53.b) con un 70,19% de varianza explicada por los primeros dos componentes.

IV.4 DISCUSIÓN

IV.4.1 Pelvis

El análisis de landmarks en la pelvis segregó claramente las dos Familias de rapaces diurnas (Fig. IV.26,29). Ambos componentes del análisis de la pelvis en vista dorsal también segregaron los distintos géneros tanto de Falconidae como de Accipitridae. El primer componente separó a *Falco*, *Milvago*, *Ictinia* y *Accipiter* que se alimentan

principalmente de otras aves o insectos del resto de las especies estudiadas que exhiben una dieta que incluye mamíferos y son más generalistas. Esta diferenciación se ve a nivel de la morfología de la pelvis en un *ala preacetabularis illi* que se va posicionando más anterior que el punto medio y anterior de la pelvis, el extremo lateral del *ala preacetabularis illi* pasa de recto a curvo, las *crestas iliacas dorsalis* se van acercando cada vez más entre sí. En la porción postacetabular el cambio se ve en el punto más lateral del *ala postacetabularis illi* que está más medial o en la misma línea que el *antitrochanter* en los Falconidae mientras que se ubica más lateral en los Accipitridae.

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

Asimismo en su tesis, Jollie (1976 1977a,b,c) enuncia ciertas diferencias dentro de las rapaces que él estudia dado por los márgenes, el ancho de la pelvis, el tamaño preacetabular en relación al postacetabular aunque finaliza su trabajo afirmando que las diferencias son menores y que la pelvis tiene valor taxonómico exclusivamente en categorías de rango superior. Por otra parte y más recientemente, la tesis de Rocha Brito (2008) señala algunos caracteres como la presencia de un tubérculo preacetabular que podrían tener valor discriminante. Destaca también las diferencias entre pelvis con las *crestas iliacas dorsalis* cercanas (*Caracara*, *Herpetotheres*, *Milvago*) y separadas (*Falco*) entre sí aunque afirma que en Accipitridae las crestas están en general separadas, con algunas excepciones. En las especies analizadas en esta tesis, la proporción de especies con las crestas alejadas o separadas es aproximadamente de la mitad. Otra diferencia que destaca Rocha Brito (2008) entre Falconidae y Accipitridae es la presencia de la *crista espinosa* y de la *sutura iliosinsacral*.

Se puede ver entonces que hay numerosos rasgos que permiten diferenciar este elemento óseo a nivel taxonómico pero no en relación al hábito alimenticio.

IV.4.2 Fémur, tibiotarso y tarsometatarso

Se exploró con análisis de componentes principales una gran cantidad de combinaciones entre las medidas de los elementos del miembro posterior y los músculos asociados. Los largos de los huesos largos del miembro posterior fueron los de máximo aporte en el componente 1 asociado indudablemente a la masa de las especies.

El análisis de las variables estandarizadas o no mediante logaritmos dio resultados semejantes para las aves rapaces diurnas (Fig. IV.31-37,47). Los músculos por sí solo o correlacionados con los huesos no mostraron ninguna segregación (Fig. IV.41,43,44,46,51). Por el contrario, cuando se estandarizaron estos valores se produjo una segregación que refleja categorías taxonómicas. De igual manera, un mismo resultado se obtuvo cuando se analizaron los músculos en los que se estudió el área de sección transversal (Fig. IV.50).

De todas las combinaciones efectuadas, el análisis de los índices fue el más afectivo en la segregación de ambas familias (Fig. IV.42,48). A su vez, las especies del género *Accipiter* se ubicaron próximas a las de Falconidae por el componente 1, un resultado similar al que se obtuvo en el análisis morfogeométrico de la pelvis en vista dorsal (Fig. IV.26). *Geranospiza caerulecens* también se separa de todos los Accipitridae y finalmente se agrupan las restantes especies de esa familia. Por su parte dentro de los representantes de Falconidae, se segregaron claramente los *Falco*, *Milvago* y *Caracara*. En este caso, Pandionidae se encontró más cercano a los Accipitridae, contrario a lo observado en el análisis de la pelvis. Este ACP en particular se separó principalmente por valores en algunas de las falanges. Entre los dos componentes principales, las falanges que tuvieron mayor influencia fueron la primera de los dedos II, III y IV, la segunda de los dedos III y IV y la cuarta del dedo IV. Finalmente, todos los ACP mostraron un porcentaje de variabilidad acumulado muy altos en los dos primeros componentes.

El fémur de las rapaces diurnas no presenta grandes diferencias entre las distintas especies, una situación previamente observada por Jollie (1976 1977a,b,c) y Rocha Brito (2008). Este último señala solamente la variación en el desarrollo de la *crista trochanterica* y el foramen adyacente el grado de desarrollo de la línea intermuscular craneal y de la *fossa poplitea*. Los análisis cuantitativos efectuados aquí, aplicados aisladamente a las medidas del fémur o en relación a los restantes huesos del miembro locomotor posterior, dieron los mismos resultados respecto al fémur.

El tibiotarso tampoco presenta profundas diferencias entre las especies estudiados. Pycraft (1902), Jollie (1976 1977a,b,c) y Rocha Brito (2008) describieron esencialmente la presencia (Falconidae) o ausencia (Accipitridae) del foramen lateral al puente supratendinoso. Otros caracteres que han considerado estos autores es la *crista cnemialis cranialis* levemente desarrollada en las rapaces (Pycraft 1902), la ausencia del *sulcus m. fibularis* en Falconidae o presencia en Accipitridae (Rocha Brito 2008).

El tarsometatarso es el elemento con valor discriminante más alto entre las rapaces tal como fue sido observado previamente (e.g. Pycraft 1902, Jollie 1976 1977a,b,c y Rocha Brito 2008). La cantidad, posición y desarrollo de las *cristae hypotarsi*, la forma triangular o rectangular del área transversal de la diáfisis, la posición y desarrollo de las *trochleas metatarsi* son altamente variables entre las rapaces aunque no las únicas estructuras con valor discriminante.

Basado en características del hipotarso, por ejemplo en la forma del corte transversal de la diáfisis o la disposición de las trócleas entre otros caracteres, Jollie (1976 1977a,b,c) construyó cinco subgrupos dentro de los Accipitridae: un grupo con *Elanus* y *Gampsonyx*, un segundo grupo conformado por *Pernis*, *Elanoides*, *Aviceda*, *Chondrohierax* y *Leptodon*, el tercero con los vulturinos, el cuarto con *Pandion* y finalmente el quinto donde ubicó a los restantes accipítridos. Entre los Falconidae, Jollie (1976 1977a,b,c) distinguió cuatro subgrupos conformados por las especies de *Polyborus*, *Falco*, *Micrastur* y *Herpetotheres* respectivamente. El mismo autor (Jollie 1976 1977a,b,c) y posteriormente Becker (1987) y Rocha Brito (2008) señalan que el tarsometatarso de los Falconidae estaría menos especializado que el de los Accipitride,

asociado a una musculatura fuertemente desarrollada relacionada con la fuerza necesaria para asir a sus presas mientras que dicha musculatura tendría menor desarrollo en los Falconidae. *Milvago* tipificaría el estilo poliborino, caracterizado por un TMT largo adecuado para el desplazamiento en tierra. Por otro lado, las variaciones en la morfología de este elemento estarían vinculadas a distintas maneras de emplear el miembro posterior. Kirkwood et al. (1989) and Campbell y Marcus (1992) destacan que el largo y forma general del TMT es el elemento del miembro posterior que más influenciado está en relación a los hábitos y hábitats del aves.

Los tres componentes analizados en su conjunto con el ACP de las proporciones (Fig. IV.24,38,39) mostraron que rapaces con similares hábitos alimenticios comparten caracteres a nivel de los huesos del MLP. Un fémur relativamente corto, tibiotarso largo y tarsometatarso corto caracterizan a rapaces con hábitos de captura o de alimentación muy especializado (e.g. carroñero, *ictiofagia*, *malacofagia* y *herpetofagia* representado por *Neophorn percnopterus*, *Pandion haliaetus*, *Rostrhamus sociabilis* y *Herpetotheres cachinnans* respectivamente). *Elanus leucurus*, que se alimenta prácticamente de mamíferos, presenta el fémur más largo y el tarsometatarso relativamente más corto de todas las especies aquí estudiadas y un tibiotarso largo. Generalistas y oportunistas que permanecen lapsos prolongados o breves en el suelo tienen un fémur corto, un tibiotarso de medio a largo y un tarsometatarso largo (e.g. *Caracara plancus*, *Milvago chimango*, *Buteogallus meridionales* y *B. urubitinga*). Otros generalistas, como *Circus* o *Buteo ventralis* tienen en común el tarsometatarso largo. Los avívoros como *Falco* y *Accipiter* comparten el fémur largo, el tibiotarso corto pero difieren en el tarsometatarso, siendo largo en los *Accipiter* y corto en los *Falco*. Finalmente, con proporciones aproximadamente similares entre los tres huesos encontramos a los insectívoros, algunos generalistas y aquellos que se alimentan de mamíferos.

IV.4.3 Falanges

Las falanges de las rapaces diurnas discriminaron claramente las dos familias de rapaces (Fig.IV.21-23,35,42). Los elementos del autopodio en particular tienen un rol preponderante a la hora de la captura en tanto es la porción del miembro locomotor posterior que contacta particularmente con la presa, tanto para darle el golpe como para tomarla. Numerosos trabajos científicos han analizado el funcionamiento de los dedos intentando discriminar la acción de los mismos durante la captura. De la lectura de la literatura referida a este tema pueden distinguirse dos enfoques: (1) el que otorga mayor importancia a los dedos I y III (siendo este último el de mayor longitud) y en consecuencia se concentran en estudiar estos dos dedos (Biondi 2010, Csermesly y Rossi 2006, Csermesly et al. 2012) y (2) el que se concentra en el estudio del dedo II en tanto presenta un agrandamiento similar al del dedo I que en los Accipítridos permite sujetar y hacer más afectivo el golpe a la presa (Fowler 2009, Zinoviev 2012). En esta tesis se propuso trabajar con los cuatro dedos ya que cada dedo tiene una importancia sustancial en la toma de las presas y la correcta función de la pata también ocurre por la presencia de todo el conjunto.

Aparte de las diferencias en el tamaño de las falanges en las dos familias, se ha destacado la fusión que existe en las primeras falanges del dedo II en los Accipitridae (Olson 1982). Esto se apreció en el espécimen de *Spizaetus ornatus*.

IV.4.4 Falanges ungueales

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

El análisis cuantitativo tiene una utilidad limitada para discriminar falanges, especialmente analizándolo con componentes principales; los test de T, tanto con

medidas e índices no mostraron diferencias significativas entre el D-I y II, concordando con la anatomía homogénea descrita cualitativamente.

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

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

En este trabajo no encontramos ninguna característica, cualitativa o cuantitativa, que con certeza contribuya lograr determinaciones taxonómicas tanto a nivel genérico

como específico. Solo en *Rostrhamus sociabilis*, las FU se distinguen inequívocamente tanto en el análisis con ACP de los índices como en la descripción cualitativa. El caracolero es un especialista extremo en su dieta, basando su alimentación en caracoles de agua dulce, del género *Pomacea* (Thiollay 1994). No es sorprendente que la morfología de sus FU difieran notoriamente de la de otras rapaces: falanges largas y estrechas, relativamente menos robustas que en las restantes rapaces dan cuenta de un hábito diferente de obtención de su alimento.

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

En conclusión, con diferentes técnicas en esta tesis se buscó determinar la identidad de la falange en el número de dedo y miembro al que pertenecen. Los métodos cualitativos permitieron la discriminación de ambos con excepción del dígito IV. Con los métodos cuantitativos, por otro lado, las diferenciaciones fueron parciales ya que solo fue factible discriminar algunos dedos entre sí con algunas medidas (Test de T) o el número de dedo pero a nivel intraespecífico (análisis de Fourier). Desde el punto de vista cuantitativo no fue posible diferenciar FU aisladas. Desde el punto de vista cualitativo, algunos atributos permiten esta discriminación. Por ejemplo, el desplazamiento relativo de la cótila, la prominencia media en la carilla de articulación y la orientación del tubérculo flexor (Tabla IV.6).

Los resultados aquí descritos son parcialmente parte de ese Mosto y Tambussi, 2013.

IV.5 BIBLIOGRAFÍA

- Baumel J, Witmer LM. 1993. Osteologia. En: Baumel J, King A, Breazile J, Evans H, Vanden Berge J (eds). Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium, Publications of the Nuttall Ornithological Club, Massachusetts, pp 45-132.
- Becker JJ. 1987. Neogen avian localities of North America. Washington D.C. Smithsonian Institution Press pp 171.
- Biondi LM. 2010. Morfología funcional y comportamiento de innovación del chimango, *Milvago chimango* (Aves: Falconiformes): Implicancias para su éxito ecológico. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 148 p. Buenos Aires, Argentina.
- Bookstein EL. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, New York, 456 pp.
- Campbell KE, Marcus L. 1992. The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in birds. In Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb: 395–412. Campbell KE. (Ed.). Los Angeles: Natural History Museum of Los Angeles County.
- Costa C, Aguzzi J, Menesatti P, Antonucci F, Rimatori V, Mattoccia M. 2008. Shape analysis of different populations of clams in relation to their geographical structure. J. Zool. 276, 71–80.
- Costa C, Menesatti P, Aguzzi J, D'Andrea S, Antonucci F, Rimatori V, Pallotino F, Mattoccia M. 2010. External shape differences between sympatric populations of commercial clams *Tapes decussatus* and *T. philippinarum*. Food Biopr. Technol. 3, 43–48.
- Crampton JS. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. Lethaia 28:179-186.
- Csermely D, Rossi O. 2006. Birds claws and bird of prey talons: where is the difference? Italian Journal of Zoology 73:43-53.
- Csermely D, Rossi O, Nasi F. 2012. Comparison of claw geometrical characteristics among birds of prey and non-raptorial birds. Italian Journal of Zoology 79(3):410-433. DOI:10.1080/11250003.2012.663003.
- Degrange FJ, Picasso MJB. 2010. Skull geometric morphometrics of the Tinamidae (Aves, Palaeognathae). Zoology 113(6): 334-338.
- Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB. 2009. Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique. PLoS ONE 4:e7999. doi:10.1371/journal.pone.0007999.
- Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB, Kambic RE. 2011. The predatory ecology of *Deinonychus* and the origin of flapping in birds. PLoS ONE 6(12):e28964. doi:10.1371/journal.pone.0028964.
- Glen CL, Bennett MB. 2007. Foraging modes of Mesozoic birds and non-avian theropods. Current Biology 17:R911-R912.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontología Electrónica 4(1):9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

- Haverschmidt F. 1962. Notes on the feeding habits and food of some hawks in Surinam. *Condor* 64:154-158
- Ibáñez B, Tambussi CP. 2012. Foot-propelled aquatic birds: pelvic morphology and locomotor performance. *Italian Journal of Zoology* 79(3):356-362.
- Iwata H, Ukai Y. 2002. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity* 93:384-385. <http://wheat.ab.a.u-tokyo.ac.jp/~iwata/shape>.
- Jollie M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. I. *Evolutionary Theory* 1:285-298.
- Jollie M. 1977a. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. II. *Evolutionary Theory* 2:115-208.
- Jollie M. 1977b. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. III. *Evolutionary Theory* 2:209-300.
- Jollie M. 1977c. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. IV. *Evolutionary Theory* 3:1-142.
- Kirkwood JK, Duignan PJ, Kembern F, Bennett PM, Price DJ. 1989. The growth rate of the tarsometatarsus bone in birds. *Journal of Zoology of London* 217, 403- 416.
- Kuhl FP, Giardina CR. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics Image Processing* 18:236-258.
- Mayr G, Clarke J. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics* 19:527-553.
- Mosto MC, Tambussi CP. 2013. Qualitative and quantitative analysis of talons of diurnal bird of prey. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. Doi 10.1111/ahe.12041. Publicado Online 7 de marzo de 2013.
- Mourer-Chauvire C. 1983: *Minerva antiqua* (Aves, Strigiformes), an owl mistaken for an edentate mammal. *American Museum Novitates* 2773:1-11.
- Olson SL. 1982. The distribution of fused phalanges of the inner toe in the Accipitridae. *Bull. Brit. Orn. Cl.* 102 (1): 8-12.
- Pike AV, Maitland DP. 2004. Scaling of bird claws. *Journal of the Zoological Society of London* 6:73-81.
- Pycraft WP. 1902. Contributions to the osteology of birds. Part V. Falconiformes. In *Proceedings of the Zoological Society of London*, Vol. 1902, pp. 277-319.
- Rocha Brito GR. 2008. Análise filogenética de Cathartidae (Aves) com base em caracteres osteológicos. (Phylogenetic analysis of Cathartidae based on osteological characters). Tesis de doctorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento Zoologia 331p.
- Rohlf FJ. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. Pp 131-158 en L.F. Marcus, E. Bello y A. Garcia-Valdecasas (eds.) *Contributions to Morphometrics*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Rohlf FJ. 2003. TpsRelw, version 1.35. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York.

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

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

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

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

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

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

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

CAPITULO V.

MIOLOGÍA DEL COMPLEJO APEDICULAR POSTERIOR

V.1 RESUMEN

En este capítulo se describe detalladamente la musculatura del miembro pélvico de aves rapaces. Se tomó a *Milvago chimango* como modelo base para hacer la descripción y luego se comparó con las otras especies diseccionadas a fin de distinguir similitudes y diferencias. Fueron descritos un total de 37 músculos de los cuales 17 pertenecen a la pelvis y fémur, 14 corresponden al tibiotarso y seis al tarsometatarso.

Numerosas diferencias entre los Falconidae y Accipitridae ya fueron descritas por otros autores como los dos vientres del *m. flexor cruris medialis* en *Falco* y uno en Accipitridae, la presencia del *m. plantaris* sólo en Falconidae; el *m. extensor hallucis longus* con tres vientres, el *m. abductor digiti II* extendido hasta la porción proximal del tarsometatarso y la presencia del *m. extensor proprius* digiti III en Accipitridae mientras que en Falconidae presenta dos vientres, la extensión ocurre a la altura de la *throclea metatarsi I* y el último músculo mencionado está ausente, entre otras. En esta tesis se encontró que los Polyborinae presentan *m. flexor cruris lateralis*, con un vientre en el género *Milvago* y dos en *Caracara*, un carácter considerado ausente en las rapaces diurnas. Este rasgo estaría asociado al hábito más terrestre de este grupo. A su vez también se diferenciaron estas especies de Falconidae, por tener un solo vientre en el *m. flexor cruris medialis*. Otra diferencia que se identificó por primera vez aquí es la relación entre los tendones del *m. ambiens* y *m. iliofibularis*, que pueden estar distanciados entre sí como en *M. chimango* o *Caracara plancus*.

El análisis del porcentaje de musculatura agrupada según su función principal (flexión o extensión) por articulación resultó en un predominio de los músculos extensores sobre los flexores en la articulación cintura-fémur, fémur-tibiotarso, tibiotarso-tarsometatarso. Mientras que en la articulación los dedos, los flexores predominan por sobre los extensores.

V.2 MÉTODOS

V.2.1 Disección de músculos

Para la descripción miológica se tomó como modelo al chimango *Milvago chimango* (18 especímenes diseccionados) y posteriormente se comparó este modelo con las restantes 14 especies aquí estudiadas.

Fueron descritos un total de 37 músculos de los cuales 17 pertenecen a la pelvis y fémur, 14 corresponden al tibiotarso y seis al tarsometatarso. La Tabla V.1 muestra la lista de los músculos, con su abreviatura y función principal, este último aspecto siguiendo a Goslow (1967), Jacobson y Hollyday (1982) y Gatesy (1999).

En cuanto a la orientación anatómica, craneal indica hacia la cabeza, caudal hacia la cola, ventral hacia la parte frontal del cuerpo, dorsal hacia la parte posterior, proximal indica posición más cerca del centro del cuerpo, distal indica más lejos del centro del cuerpo, medial indica más cerca de la línea media del cuerpo, lateral indica lejos de la línea media del cuerpo y rostral hacia el pico o punta del pico.

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

La masa de cada músculo fue obtenida con una balanza digital de 0.01 g de precisión. Los músculos más pequeños fueron desestimados: *iliofemoralis externus*, *iliofemoralis internus*, *obturatorius lateralis* en las especies pequeñas (*Falco sparverius*, *Milvago chimango*, *Milvago chimachima*). La Tabla V.2 muestra los valores de masa de los músculos obtenidos en cada especie diseccionada y el promedio de aquellas especies con más de un individuo. La nomenclatura anatómica siguió a Baumel et al. (1993).

Los valores de peso de cada músculo y las medidas obtenidas en los huesos del miembro pélvico fueron explorados mediante un análisis multivariado (ACP); los resultados obtenidos fueron incluidos en el capítulo IV.

Para el caso del *m. flexor cruris lateralis* se realizaron análisis más profundos que con el resto de los músculos. Se obtuvo el dato del ASTF cuya metodología fue descrita en detalle en el capítulo de biomecánica (Capítulo VI).

La descripción detallada de la musculatura de *Milvago chimango* así como el análisis parcial de los ASFT de los principales músculos que fueron obtenidos durante el desarrollo de esta tesis están parcialmente incluidos en el trabajo “The hindlimb myology of *Milvago chimango* (Polyborinae, Falconidae)” (Mosto et al. 2013). Este capítulo contiene información más detallada de la musculatura general de las rapaces en un contexto comparativo.

V.2.2 Comparación de los músculos flexores versus extensores

Se agruparon los diferentes músculos en flexores y extensores de las diferentes articulaciones: pelvis-fémur, fémur-tibiotarso, tibiotarso-tarsometatarso y dedos. Para ello se seleccionaron aquellos músculos cuya acción cumpla prevalentemente con estas funciones (Tabla V.1). Estos grupos de músculos se compararon entre sí en todas las especies diseccionadas; en los casos en que se contó con más de un individuo por especie, se obtuvo el promedio. Se estandarizaron los valores dividiendo cada músculo por la masa corporal de la especie a fin de facilitar las comparaciones. Los valores de masa se obtuvieron de los individuos diseccionados o de la bibliografía (Dunning 1993). Los valores de los flexores y extensores por articulación de cada familia, Falconidae (n=5) y Accipitridae (n=10), fueron a su vez, analizados con un test de T para evaluar si existían diferencias significativas entre sus medias.

V.3 RESULTADOS

V.3.1 Descripción de los músculos

V.3.1.1 Músculos originados en la pelvis.

V.3.1.1.1 *M. iliotibialis cranialis* (IC) (Fig. V.1, V.4.a-j; V.6.a-e,g,i,j,l,m)

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

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

V.3.1.1.2 *M. iliotibialis lateralis* (IL) (Fig. V.1; V.2.h; V.4.a-j)

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

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

V.3.1.1.3 M. iliofibularis (IF) (V.1; V.2.e,g; V.4.a-j)

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

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

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

V.3.1.1.4 M. iliofemoralis externus (IFE) (Fig. V.1; V.2.c; V.3; V.5.b,f-h,n q,o)

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

V.3.1.1.5 M. iliofemoralis internus (IFI) (Fig. V.1; V.2.d; V.13.c)

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

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

V.3.1.1.6 *M. iliotrocantericus caudalis* (ITC) (Fig. V.1; V.2.c; V.5.b,f-h,j,m-p,q)

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

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

V.3.1.1.7 *M. iliotrocantericus cranialis* (ITCr) y *M. iliotrocantericus medius* (ITM) (Fig. V.1; V.2.c; V.5.b,f-h,j,l,m,ñ-p,q)

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

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

V.3.1.1.8 *M. ambiens* (A) (Fig. V.1; V.6.a-c,f-h,k-m)

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

V.3.1.1.9 *M. flexor cruris lateralis* (FCL) (V.1; V.2.f; V.4; V.5.c-e; V.6.a,c; V.10.c; V.11.a)

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

El FCL estuvo presente solo en las tres especies de Polyborinae (géneros *Caracara* y *Milvago*) y ausente en los dos Falconinae (*Falco* spp.) y Accipitridae. Tuvo un origen carnoso postacetabular y se insertó por un pequeño tendón en la cara próximo-medial del tibiotarso, caudal a la *impressio ligamentum collaterale medialis*. La inserción de este músculo fue más proximal que la del *m. flexor cruris medialis*. En las dos especies de *Milvago* el vientre fue único mientras que en *Caracara plancus* el vientre fue doble (Fig. V.15). El resultado de los ASTF (Tabla V.3) muestra que los valores de las especies de *Milvago* son similares entre sí mientras que *Caracara plancus* es levemente mayor (ver más abajo).

V.3.1.1.10 *M. flexor cruris medialis* (FCM) (Fig. V.1; V.2.f; V.4.a,b,e-j; V.5.c,d,f-o,q; V.6.a-m; V.7.a,b; V.8.c; V.10.b,c,e-i,k)

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

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

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

sparverius; ambas porciones poseyeron un mismo origen e inserción en ambas especies.

V.3.1.1.11 M. ischiofemoralis (ISF) (Fig. V.1; V.2.c; V.5.b,e-g,i,l,m,ñ,o,q)

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

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

V.3.1.1.12 M. puboischiofemoralis (PIF) (Fig. V.1; V.2.b,d; V.5.a,c-i,k,m-o; V.6.a-m; V.7.a,b; V.8.d,e; V.10.b,c,e,h,i)

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

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

V.3.1.1.13 *M. obturatorius lateralis* (OL) (Fig. V.1; V.2.c; V.13.e,f)

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

V.3.1.1.14 *M. obturatorius medialis* (OM) (Fig. V.1; V.2.c; V.5.a; V.6.a,c-e,g-j,l,m)

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

V.3.1.1.15 *M. caudofemoralis* (CF) (Fig. V.2.d; V.5.d-i,k-p,q; V.4.b,d,e,j)

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

V.3.1.1.16 *M. femorotibialis lateralis* y *m. femorotibialis intermedius* (FTL y FTI)

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

Estos dos músculos se encontraron fusionados en toda su extensión excepto proximalmente en donde pudieron diferenciarse. En este sector proximal se ubicó un

pequeño tendón sobre el cuerpo femoral, inmediatamente ventral a la región del trocánter mientras que el *femorotibialis intermedius* tuvo un origen carnoso. Ambos músculos ocuparon la cara craneal y lateral del fémur y la inserción se efectuó por una amplia aponeurosis.

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

V.3.1.1.17 M. femorotibialis medialis (FTM) (Fig. V.2.b,h; V.6.a,c-h,j-m; V.7.a,b; V.10.e,i,k; V.13.b)

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

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

V.3.1.2 Músculos originados en la región distal del fémur y proximal del tibiotarso**V.3.1.2.1 *M. fibularis longus* (FL) (Fig. V.2.h; V.3.b; V.4.a; V.9.c)**

Es el músculo más superficial de la cara craneal del tibiotarso; se originó a lo largo de la diáfisis del tibiotarso por una amplia aponeurosis entre la *cristae cnemialis cranialis* y *lateralis*. En el extremo distal del tibiotarso, el músculo se dirigió hacia la cara lateral del hueso donde se bifurcó en dos tendones. Uno de ellos se insertó en el cartílago tibial mientras que el otro, lo hizo lateralmente y se conectó con el tendón del *m. flexor perforatus digiti III*. Presentó un origen aponeurótico y luego carnoso sobre el *m. tibialis cranialis* (TC).

Esta última condición era similar en *Milvago chimachima*. En *Rostrhamus sociabilis* este músculo (FL) se limitó a la porción posterior de la fíbula. Fue llamativo su desarrollo en *Caracara plancus* a comparación de las demás especies (Tabla V.2); poseía un origen carnoso y el vientre era muy ancho cubriendo toda la mitad distal del MTC. *Buteogallus urubitinga*, por su parte, tenía un vientre muy desarrollado, alargado y fino adherido a la fíbula, sin extenderse sobre el TC. El resto de las especies presentaban un FL alargado, sin aponeurosis, variando solamente en el lugar proximal en el cual se produjo el origen.

V.3.1.2.2 *M. fibularis brevis* (FB) (Fig. V.2.h, V.3,b)

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

V.3.1.2.3 *M. tibialis cranialis* (TC) (Fig. V.2.a,h; V.3.a; V.4.d; V.6.a,c-f,h; V.8.c-f; V.9.c-e,h; V.10.a-h,j,k; V.11.a-c,e)

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

V.3.1.2.4 *M. extensor digitorum longus* (EDL) (Fig. V.2.h; V.3.a; V.11.b,d; V.14.b,c)

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

V.3.1.2.5 *M. gastrocnemius* (Fig. V.2.c,d,f; V.4.a-h,j; V.5.g; V.6.a-f,h,k; V.7.a,b; V.8.a,c-f; V.9.c; V.10.c-g,i-k; V.11.a)

Fue un músculo grande, bien desarrollado y el más superficial de la superficie caudal del tibiotarso. Sus tres porciones fueron fusiformes, la *pars lateralis* se originó por un tendón muy corto ubicado en una pequeña fosa en el cóndilo lateral del fémur; la *pars*

intermedia (GI) fue la más pequeña y presentó un origen carnoso sobre el *epicondylus medialis*. La *pars medialis* (GM) fue la más desarrollada, con un origen carnoso a lo largo de la cara medial de la *crista cnemialis cranialis*. A nivel de la inserción, las tres *pars* del *gastrocnemius* convergieron en un tendón común que se insertó en el cartílago tibial.

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

V.3.1.2.6 *M. plantaris* (PI) (Fig. V.2.e; V.3.b; V.11.a)

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

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

V.3.1.2.7 *M. flexor perforans et perforatus digiti II* (FPPDII) (Fig. V.2.g; V.3.d; V.4.a,d,f,h; V.9.a)

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

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

V.3.1.2.8 *M. flexor perforans et perforatus digiti III* (FPPDIII) (Fig. V.2.g; V.3.c,d; V.4.h; V.9.a,c,e)

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

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

V.3.1.2.9 *M. flexor perforatus digiti II* (FPDII) (Fig. V.2.d; V.3.d)

Fue el más pequeño de los músculos *perforatus*. Con un origen carnoso en la región intercondilar del fémur. El vientre se continuó con el tendón de inserción hacia la mitad del tibiotarso, atravesando la articulación tibiotarso-tarsometatarso y se insertó

en la primera falange del dedo II sobre el margen próximo-lateral. *Spizaetus ornatus* presentó un origen mixto, tendinoso y carnoso; en *Caracara plancus* el origen también fue mixto y se unió, a su vez, con el tendón del *m. ambiens*. Esta última disposición también estuvo presente en *Rostrhamus sociabilis* y *Accipiter bicolor*. Solamente en *Busarellus nigricollis* y *Buteogallus urubitinga* se observaron dos vientres del MFPDII.

V.3.1.2.10 *M. flexor perforatus digiti III* (FPDIII) (Fig. V.2.d; V.3.c,d; V.9.f,i)

Fue el músculo más grande de los *perforatus*. Poseía dos vientres de distinto tamaño. El origen del vientre mayor ocurrió por un corto tendón en la *fossa poplitea* mientras que el menor se originó por un largo tendón en el *condylus peregrinus lateralis*. Cada vientre poseía un tendón y luego se fusionaron entre sí corriendo por la cara posterior del tarsometatarso, dividiéndose nuevamente a la altura de la primera falange del dedo III. Cada tendón más pequeño se insertó en la segunda falange. *Rostrhamus sociabilis* y *Rupornis magnirostris* tenían un solo vientre en lugar de dos. *Accipiter bicolor* presentó dos vientres pequeños y *Buteo albicaudatus* presentó los dos vientres del mismo tamaño, largos y finos. *Caracara plancus* presentó también los dos vientres, siendo el menor un tercio más pequeño que el mayor. En *Falco peregrinus* el *m. ambiens* se encontró unido a uno de estos vientres.

V.3.1.2.11 *M. flexor perforatus digiti IV* (FPDIV) (Fig. V.2.c,e; V.3.c,d; V.9.a)

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

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

esta última especie, una cabeza se ubicó en la fossa poplitea del fémur, y la otra en el tibiotarso.

V.3.1.2.12 *M. flexor hallucis longus* (FHL) (Fig. V.2.d; V.3.c; V.8.e; V.9.b,e,f,h,i; V.10.a,b,h; V.11.b-e)

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

En *Buteo albicaudatus*, *Milvago chimachima* y *Buteogallus meridionalis* este músculo presentó dos cabezas de origen, una similar a la de *Milvago chimango* y otra tendinosa. En *Buteogallus urubitinga*, *Geranoaetus melanoleucus* y *Caracara plancus* el FHL presentó tres cabezas de origen, dos grandes carnosas y una más pequeña, con origen tendinoso y carnoso. Este músculo se extendió hasta cubrir también la fíbula en su cara posterior.

V.3.1.2.13 *M. flexor digitorum longus* (FDL) (Fig. V.2.e; V.3.c; V.11.c,d; V.14.d-f)

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

En aquellas especies donde no hubo un *m. plantaris* (todos los Accipitridae), el MFDL ocupó su lugar, cubriendo toda la superficie posterior del tibiotarso. En algunas especies como *Caracara plancus*, el tendón de inserción se unió con el del MFHL. A su vez este último emitió un fino tendón que se dirigió hacia el dedo II uniéndose al del

MEDL e insertándose en la falange ungueal. En *Geranoaetus melanoleucus* este músculo se extendió por toda la cara posterior del tibiotarso y sobre la fíbula, limitando en su recorrido con el MEDL. La osificación del tendón en el TMT ocurrió además en *Milvago chimachima*, *Caracara plancus*, *Falco sparverius* y *Falco peregrinus*.

V.3.1.2.14 M. popliteus (Po) (Fig. V.2.e; V.14.g)

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

V.3.1.3 Músculos cortos del tarsometatarso

V.3.1.3.1 M. extensor hallucis longus (EHL) (Fig. V.3.a,c; V.12.b,d)

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

V.3.1.3.2 M. flexor hallucis brevis (FHB) (Fig. V.3.b,c; V.11.c)

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

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

V.3.1.3.3 *M. abductor digiti II (AbDII)* (Fig. V.3.b,c; V.12.a-c)

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

En *Spizaetus ornatus* y *B. nigricolis*, el músculo se originó en la *tuberositas m. tibialis cranialis*; poseía un corto vientre y un largo tendón que en la zona de la tróclea presenta fibras musculares. En *Rupornis magnirostris* y *Buteo albicaudatus* el tendón también fue largo y las fibras musculares se encontraban distribuidas en todo el tendón. En *Rostrhamus sociabilis* este músculo se encontró muy desarrollado. En *Falco peregrinus* este músculo se originó sobre la tróclea I y se insertó en la cara lateral de la falange 1 del dedo II.

V.3.1.3.4 *M. adductor digiti II (AdDII)* (Fig. V.3.b,d; V.12.d)

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

V.3.1.3.5 *M. extensor brevis digiti IV (EBDIV)* (Fig. V.3.a,c)

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

V.3.1.3.6 *M. abductor digiti IV (AbDIV)* (Fig. V.3.b,d; V.12.a)

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

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

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

V.3.1.3.7 *m. adductor digitii IV (AdDIV)*

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

V.3.1.3.8 *M. extensor proprius digitii III (EPDIII)* (Fig. V.12.a,b,c; V.13.g)

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

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

V.3.2. Comparación de flexores vs. extensores

Se evaluó el **porcentaje de musculatura del miembro pélvico con respecto a todo el cuerpo**. Estos valores se compararon posteriormente con los resultados obtenidos por Hartman (1961) en otras rapaces diurnas (Tabla V.4). Nueve especies son comunes a ambos trabajos, mientras que otras seis que fueron diseccionadas aquí no fueron incluidas por Hartman (1961). De las nueve especies, cinco presentaron un valor similar mientras que las restantes cuatro difirieron significativamente: para *Falco peregrinus* se obtuvo un valor (6.62%) que difirió casi en un 100 por ciento con respecto al valor obtenido por Hartman (1961). Especies como *Rupornis magnirostris*, *Spizaetus ornatus*, *Geranospiza caerulecens* mostraron un porcentaje más alto. De todas maneras, la media para las rapaces diurnas en ambos trabajos fue similar (13,46% en esta tesis y 14,78% según Hartman 1961).

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

Primero se analizaron los flexores versus extensores en todo el miembro (Tabla V.5; Fig. V.16). En todos los casos predominaron los flexores frente a los extensores, excepto en el caso de *Milvago chimango* que el predominio fue inverso aunque la diferencia solo fue de un 2%. Las otras dos especies que presentaron una diferencia baja fueron los otros dos Polyborinae (*Caracara plancus* y *Milvago chimachima*) y a continuación en orden creciente se ubicó *Falco sparverius*, con una diferencia un poco mayor. Siguiendo en este orden creciente de diferencia entre masas de flexores y extensores, se encontraron todas las especies de la familia Accipitridae. Las primeras cuatro especies de Accipitridae, fueron *Buteogallus meridionalis*, *Rupornis magnirostris*, *Rostrhamus sociailis* y *Geranospiza caerulecens* las cuales comparten su

estrecha relación con el suelo o que tienen un hábito alimenticio que implica una gran manipulación con sus patas (particularmente en las dos últimas especies). *Buteo albicaudatus* presentó un valor similar a *R. sociabilis* y *G. caerulecens*. Siguiendo con la mayor diferencia relativa se observó a las especies *Accipiter bicolor*, *Busarellus nigricollis*, *Geranoaetus melanoleucus* y *Buteogallus urubitinga*. Finalmente *Spizaetus ornatus* y *Falco peregrinus*, un Falconidae de peso relativo bajo, son las dos especies que presentan la mayor diferencia entre flexores y extensores en la pata.

Cuando se comparó el porcentaje de **músculos por articulación** (Tabla V.6; Fig. V.17) se encontró que la articulación fémur-tibiotarso siempre tuvo el menor porcentaje de masa muscular. La articulación tibiotarso-tarsometatarso tuvo un porcentaje menor que la articulación de los dedos, excepto en *Milvago chimango*.

Finalmente cuando se comparó **flexores y extensores por cada articulación** (Tabla V.7; Fig. V.18) se encontró que en todos los casos los flexores de los dedos presentaron el mayor porcentaje entre flexores, seguidos de los de la articulación pelvis-fémur, tibiotarso-tarsometatarso y finalmente la de fémur- tibiotarso.

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

V.3.2.1 Análisis de ACP de los flexores y extensores

El uso de esta herramienta permitió explorar de forma conjunta qué variables agrupan o distancian especies entre sí. Los valores de los dos componentes principales mostraron un porcentaje de varianza del 95.587, CP1 =90.579 y CP2 =5.008.

Con el ACP (Fig. V.19) de los músculos agrupados por su principal acción de flexión o extensión en relación a las especies y su hábito alimenticio principal (Tabla I.1) se pueden hacer algunas generalizaciones. A nivel taxonómico de familia los Falconidae mostraron tener siempre menor porcentaje de musculatura en cada articulación y Accipitridae mayor, excepto *Rostrhamus sociabilis*, consumidor de caracoles dulceacuícolas, donde su porcentaje era aún menor que el de los Falconidae. En relación a los hábitos alimenticios de estas rapaces analizadas, los consumidores de aves no presentaron semejanza en el porcentaje de músculos por articulación. Los tres avívoros estudiados mostraron valores siempre bajos (*Falco peregrinus*), valores siempre altos (*Spizaetus ornatus*) o valores intermedios (*Accipiter bicolor*). Lo mismo ocurrió con los consumidores de insectos-mamíferos (*Falco sparverius* y *Rupornis magnirostris*); esta última especie mostró en algunos casos valores muy alto en casi todas las articulaciones. Los oportunistas pertenecientes al género *Milvago* mostraron valores semejantes en todas las articulaciones y *Caracara plancus* siempre estuvo relacionado aunque con un porcentaje un poco mayor. Los generalistas también se asociaron por la mayoría de las articulaciones, *Buteogallus meridionales* y *Geranoaetus melanoleucus* siempre tuvieron valores similares, *Buteogallus urubitinga* presentó en la articulación TBT-TMT valores relativamente más altos y *Buteo albicaudatus* en muchos casos mostró un porcentaje de músculos muy bajos (por ejemplo en los extensores del TBT-TMT y TMT-dedos). La muestra limitada en diversidad de especies que se alimentan de caracoles (*Rostrhamus sociabilis*), peces (*Busarellus nigricollis*) y reptiles-anfibios (*Geranospiza caerulecens*) no permite construir un patrón generalizado en cuanto al porcentaje de músculos en relación a su función y la articulación donde se encuentran. En cambio, puede concluirse que el consumidor de caracoles no presenta valores relativamente altos, el consumidor de peces mostró valores que van de intermedio a altos y el consumidor de reptiles-anfibios en todas las articulaciones tuvo un valor alto.

V.3.2.2 Análisis estadístico de los flexores y extensores (test de Student)

Comparando la media de las dos familias (Accipitridae y Falconidae) se observó que tanto flexores como extensores son significativamente diferentes (Tabla V.8). Evaluando todos los músculos por cada articulación, es decir la suma de flexores y extensores, existió diferencia significativa en todas las articulaciones excepto en la del tibiotarso – tarsometatarso. Al analizar los flexores separadamente de los extensores en cada articulación se encontró que todas las articulaciones son significativamente diferentes excepto en el extensor de la articulación pelvis-tibiotarso y en el flexor del fémur-tibiotarso y tibiotarso-tarsometatarso. En estos tres casos, no existe suficiente evidencia para sostener que las diferencias pudieran ser intraespecíficas.

V.4 DISCUSIÓN

V.4.1 Características anatómicas de las rapaces diurnas

En las rapaces diurnas, el miembro pélvico exhibe una configuración generalizada en relación al tipo de hábito depredador. Por nombrar algunos rasgos, los músculos flexores de los dedos desarrollados, huesos adaptados a absorber los ataques a sus presas, falanges ungueales también bien desarrolladas y curvas para tomar a la presa y contenerla. Se tomó como base un listado del trabajo de Zinoviev (2012) quien utiliza datos de otros trabajos en los que se analizaron diferentes cuestiones anatómicas de las rapaces. Relacionadas con la musculatura son:

- Debilitamiento y pérdida muscular:

a) Desaparición de la porción postacetabular del *m. iliotibialis lateralis* (MIL)

del *m. flexor cruris lateralis cum pars accesoria*.

del *m. iliofemoralis*

del *vinculum tendineum flexorum*

b) Debilitamiento del *m. gastrocnemius*

Muchos órdenes y familias de aves arbóreas muestran tendencias hacia la reducción y debilitamiento de los retractores femorales (Zinoviev 2012). La pérdida de la porción

postacetabular de MIL está confinada a aves arbóreas debido al declinamiento en su locomoción terrestre. En este tipo de locomoción se necesita de una retracción poderosa de la pata. En las especies terrestres extremas y cursoriales (paleognatos) esta *pars* está presente (Volkov 2003).

- Fortalecimiento de músculos flexores profundos, es decir los *mm. flexor hallucis longus* y *flexor digitorum longus* (Sustaita 2008). Esta diferencia es notable a simple vista en las rapaces ya que son dos músculos muy desarrollados.

- Ausencia de tendones osificados en los *mm. flexor hallucis longus* y *digitorum longus* en Accipitridae; estos tendones osificados están presentes en el género *Falco* y también en los Polyborinae (Hudson 1937, 1948, George y Berger 1966, Harcourt-Brown 2001). Este rasgo está relacionado con la diferencia en el modo de obtener las presas en las dos familias. La forma de matar la presa en las águilas es por perforación o estrangulamiento a la víctima mientras que *Falco* tiene que soportar cargas repentinas cuando toman a la presa en el aire (Zinoviev 2012). Además, en *Falco*, la cabeza medial del MFHL está osificada (Berger 1956, Harcourt-Brown 2001).

- En la unión del dedo I con el II a través del tendón de los flexores profundos ocurre el tipo III de Gadow (Gadow y Selenka 1891) de conexión entre los músculos FDL y FHL. La diferencia entre los Accipitridos y Falconidos es que, en los primeros, la unión es más pronunciada.

- Hudson destaca la topografía del tendón de inserción del *m. ambiens* describiéndolo como medial (en *Polihiex semitorquatus*, Berger 1956) o lateral (Falco, Hudson 1937, 1948) al tendón de inserción del *m. iliofibularis*. En las especies diseccionadas en esta tesis, se encontró una tercera posibilidad adicional, que los tendones se encuentren distanciado entre sí, como es el caso de *Milvago chimango* y *Caracara plancus* (Fig V.14.E). Los Accipitridae mostraron una disposición semejante a la de *P. semitorquatus* (e.g. *Rupornis magnirostris*, *Geranoaetus melanoleucus*, *Rostrhamus sociabilis* y *Buteogallus urubitinga*) mientras que en *Milvago chimachima* la disposición de estos dos tendones coincidió con la del género *Falco*.

-El *m. flexor cruris medialis* está dividido en toda su longitud y está compuesto por dos vientres compartiendo el origen y la inserción (Hudson 1937, 1948) mientras que en *Milvago chimango* el vientre es uno, con una hendidura a modo de bolsillo. En los Accipitridae el vientre fue también es único.

-El *m. flexor cruris lateralis* está ausente en las especies diseccionadas por autores previos, músculo que generalmente se encuentra fortalecido en especies cursoriales (Sytych 1999) y se pierde o reduce en un gran número de aves arbóreas (Volkov 2003). Este músculo se encontró en las tres especies de la subfamilia Polyborinae. Estas tres especies se caracterizan por presentar un hábito más terrestre que el resto de las rapaces, pasando mucho tiempo en el suelo, demostrado por el sinnúmero de actividades descritas en la bibliografía. *Caracara plancus* que camina como una gallina (GRIN 2013), girando ramas, heces de vaca y hasta arañando el suelo (Ferguson-Lees y Christie 2001); *Milvago chimachima* a veces camina en el suelo (White et al. 2004) y *Milvago chimango* salta y corre tras la presa, usa sus garras para extraer invertebrados del sustrato (Ferguson-Lees y Christie 2001). Por lo tanto y en general, pueden ser considerados como terrestres mientras que los Falconinae pasan la mayor parte del tiempo en el aire y perchando a cierta altura del suelo (Ferguson-Lees y Christie 2001).

- El *m. caudofemoralis* mostró diferencias a nivel del origen y ancho del músculo. En *Rupornis magnirostris* y *Caracara plancus* el origen fue ancho y corto mientras que en *Buteogallus urubitinga* fue largo y el vientre más ancho; en *Milvago chimachima*, *Rostrhamus sociabilis* y *Falco sparverius* el origen fue carnoso y muy ancho. Además se verificó variación intraespecífica en *Caracara plancus*: en algunos ejemplares el tendón fue largo y angosto en vez de ancho y corto.

- Incremento del *m. tibialis cranialis*. Para activar el sistema dual, en el que se flexiona los dedos como un modo alternativo por la flexión de este músculo (Ward et al. 2002) correlacionado con las actividades de sostener a las presas cercanas al cuerpo (Goslow 1967).

- Presencia de tendones de inserción accesorios en el *m. tibialis cranialis* de *Falco* y Accipitridae (Hudson 1937, 1948) pero esto no fue hallado en ningún de las especies diseccionadas.

- El *m. fibularis longus* tiende a debilitarse en Accipitridae (Hudson 1948, Berlin 1962). En géneros más especializados (*Accipiter*) el origen es distal al punto de unión del tendón del MIF, con fibras que corren en la superficie del tibiotarso a la aponeurosis superficial de los *mm. tibialis cranialis, fibularis brevis y extensor digitorum longus* (Volkov 2003). *Caracara plancus* a diferencia de las demás rapaces diurnas, tiene este músculo muy desarrollado (ver Tabla V.2). Este debilitamiento del músculo también ocurre en otros grupos de Aves en que también presentan hábitos terrestres o arbóreos. Los Psittaciformes son un ejemplo (Mitchell 1913, Berman 1984, Carril et al. 2013). Tanto el Kakapo (*Strigops habroptilus*) un loro nocturno que no vuela y presenta este músculo bien desarrollado como la cotorra común (*Myopsitta monachus*) muestran un debilitamiento en el desarrollo de este músculo. Este patrón de desarrollo diferencial también se encontró en los Cuculidae terrestres y arbóreos (Berger, 1960).

- El *m. gastrocnemius* presentó una *pars medialis* constante en su modo de origen mientras que el origen de las otras dos *pars* fue variable. La *pars lateralis* mostró tres variantes de origen: carnoso (*Spizaetus ornatus*), tendinoso (*Rupornis magnirostris*, *Accipiter bicolor* y *Caracara plancus*) o mixto (carnoso y tendinoso; *Buteogallus urubitinga*, *Busarellus nigricollis* y *Buteogallus meridionalis*). La *pars intermedia* también contó con tres orígenes posibles: (*Caracara plancus*), tendinoso (*Accipiter bicolor*) o tendinoso y carnoso (*Spizaetus ornatus*, *Rupornis magnirostris*, *Buteogallus urubitinga*, *Geranoaetus melanoleucus* y *Busarellus nigricollis*).

-El *m. plantaris* solo se encontró presente en Falconiformes y está bien desarrollado, a diferencia de otras especies no rapaces donde es rudimentario (Hudson 1937, 1948). Goslow (1967) afirma que la función del músculo es la de extender el tarsometatarso mientras que muchos autores consideran que su función es incierta (Zinoviev 2012).

-El *m. flexor digitorum longus* se observa extensivamente desde la vista posterior del tibiotarso en los Accipitridae pero no en los Falconidae donde el músculo es más angosto y comparte la superficie posterior del tibiotarso con el *m. plantaris* (Hudson 1937, 1948).

-El tendón del *m. flexor perforatus digiti II* no está perforado por los flexores profundos (Hudson, 1937, 1948).

-El *m. flexor perforatus digiti III* presenta dos cabezas tanto en el género *Falco* como en Accipitridae (Hudson 1937, 1948).

-El *m. flexor perforatus digiti IV* presenta una sola cabeza en *Falco*, y dos en Accipitridae (Hudson 1937, 1948).

-Origen del *m. flexor perforans et perforatus digiti III* no está conectado con la fíbula en Accipitridae como en *Falco* (Hudson 1937, 1948).

-Los *m. flexor perforatus digiti I, II et III* se insertan en la cara plantar de la base de la falange proximal mientras que los *m. perforans et perforatus digiti II et III* no se encuentran insertos sobre la falange sino que terminan formando la *vagina fibrosa*, cubriendo a los músculos flexores profundos e insertándose a lo largo de toda la falange (Zinoviev 2012).

-Existe una mayor independencia entre los dedos por la pérdida del *vinculum* entre los *m. perforans et perforatus digiti III* y el *m. flexor perforatus digiti III* (Volkov 2003).

-El *m. extensor propius digitii III* es vestigial en el género *Falco* mientras que está bien desarrollado en Accipitridae (Hudson 1937, 1948).

-El *m. abductor digiti II* es muy largo en Accipitridae en casi toda la extensión del tarsometatarso, mientras que en *Falco* es más corto.

-El tendón del *m. flexor hallucis brevis* no está perforado por los flexores profundos (Hudson 1937, 1948).

-El vientre del *m. adductor digitii II* está confinado a la mitad o menos del tarsometatarso mientras que el tendón es largo (Hudson 1937, 1948).

-En todas las lechuzas estudiadas (Volkov 2003) el *m. extensor brevis digiti IV* pasa a través del canal óseo del tarsometatarso (contra Hudson 1937), lo mismo ocurre en las rapaces diurnas diseccionadas en esta tesis.

V.4.2 El *m. flexor cruris lateralis*

El *m. flexor cruris lateralis* es un músculo que se encuentra frecuentemente en las aves (*e.g.*, *Cathartes*, *Colaptes*, *Larus*, etc.). Puede presentar una *pars accesoria*, además de la *pars pelvica*, que se inserta en el fémur (Hudson 1937). Esta pars o vientre accesorio ocurre principalmente en especies terrestres mientras que está ausente en formas nadadores, sugiriendo que este músculo también pueda tener un rol importante en la postura en tierra (Cracraft 1971). Junto con el *m. pubo-ischio-peregrinus*, es el principal músculo responsable en retraer el fémur (Raikow 1985), también extender la cintura pélvica y flexionar la articulación fémur- tibiotarso (Verstappen et al. 1998) durante la fase de apoyo (cuando el miembro contacta el suelo) durante la locomoción terrestre; también previene la hiperextensión (Gatesy, 1999).

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

compuesto de dos partes independientes con áreas adyacentes de origen. Este diseño es coincidente con el de otras especies (George y Berger 1966, Jollie 1976 1977a,b,c).

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

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

V.4.3 Los músculos agrupados en flexores y extensores

La extensión y la flexión son los movimientos principales del miembro posterior en las aves. Los músculos extensores predominan sobre los flexores en la articulación cintura-fémur, fémur-tibiotarso, tibiotarso-tarsometatarso. Este predominio puede deberse a su rol principal como soporte y estabilizador en la locomoción, como ocurre en aves con hábito terrestre (Verstappen et al. 1998, Smith et al. 2006). En cambio, en la articulación de los dedos, los flexores predominan por sobre los extensores. Estos son los músculos encargados de los movimientos para cazar a la presa por lo cual estos resultados son los esperables en tanto se requieren músculos fuertes para dicha acción (Raikow 1985).

Los resultados obtenidos aquí muestran que la musculatura de los Accipitridae y de los Falconidae presenta sustanciales diferencias. Esto se evidencia al analizar tanto las proporciones entre los flexores y extensores que son más similares entre sí en ambas familias, como en el análisis de componentes principales y en los test de t. A nivel taxonómico de familia, los Falconidae se caracterizaron por presentar un menor porcentaje de masa muscular tanto flexora como extensora en cada articulación, mientras que los Accipitridae estos valores fueron más altos. Asimismo, dentro de cada familia los valores de masa muscular varían y esta variación puede asociarse al hábito alimenticio. En el caso de los Accipitridae, *Rosthramus socialibis* (Gavilán caracolero), que es consumidor de gasterópodos dulceacuícolas (en especial el género *Pomacea*, Thiollay 1994), presentó un porcentaje de masa muscular muy bajo, incluso más bajo que el de la familia Falconidae. La técnica de caza de esta especie consiste en tomar a presas que no luchan y por lo tanto no se requiere de mucha fuerza. Las especies generalistas de esta Familia presentaron valores intermedios mientras que aquellas avívoras en las cuales las técnicas de caza deben ser más eficientes como *Spizaetus ornatus* o *Accipiter bicolor* las masas musculares presentaron valores altos o intermedios. En la familia Falconidae también se puede observar que en las especies oportunistas, como *Milvago* o *Caracara*, la masa muscular se caracterizó por presentar valores intermedios en todas sus articulaciones (ver la relación con el hábito locomotor

terrestre más arriba) mientras que los avívoros como *Falco peregrinus* tienen escasa masa muscular, su técnica de caza consiste en perseguir a sus presas a altas velocidades y finalmente golpearlas (Goslow 1971, Cade, 1982). Esta baja masa muscular asociada a un tarsometatarso corto capaz de absorber la fuerza del golpe y el incremento en la fuerza disponible obtenido a partir del impulso de la carrera durante la persecución, modelan la estrategia de caza de esta especie.

Cuando comparamos especies con hábitos alimenticios semejantes que pertenecen a las diferentes Familias, se observa que no presentan rasgos morfológicos semejantes. Pero cuando analizamos dentro de una misma familia como varían esos rasgos podemos encontrar una relación con los tipos de hábitos.

V.5 BIBLIOGRAFÍA

- Baumel JJ, King SA, Breazile JE, Evans HE, Berge JC. 1993. Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Cambridge, MA: Publication N 23 of Nuttall Ornithological Club, 779 p.
- Berger AJ. 1956. The appendicular myology of the Pygmy Falcon (*Polihierax semitorquatus*). American Midland Naturalist 55:326- 333.
- Berger AJ. 1960. Some anatomical characters of the Cuculidae and the Musophagidae. Wilson Bull. 72:60-103.
- Berman SL. 1984. The hindlimb musculature of the white-fronted amazon (*Amazona albifrons*, Psittaciformes). Auk 101:74-92
- Berlin OGW. 1963. A comparative study of the hindlimb musculature and the toes of four local representatives of Falconiformes. Journal of Animal Morphology & Physiology 9:1-17.
- Cade TJ. 1982. The falcons of the world. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Carril J, Mosto MC, Picasso MJB, Tambussi CP. 2013. Hindlimb myology of the monk parakeet (Aves, Psittaciformes) and its arboreal mode of life. J. of Zoology. En revisión. ZOOL-D-13-00064
- Cracraft J. 1971. The functional morphology of the hind limb of the Domestic Pigeon, *Columba livia*. Bulletin of American Museum of Natural History 144:171-268.
- Dunning JB. 1993. CRC handbook of avian body masses. London: CRC Press.
- Ericson P. 2008. Current perspectives on the evolution of birds. Contributions to Zoology 77:109-116.
- Ferguson-Lees J, Christie DA. 2001. Raptors of the World. Houghton Mifflin Company, Boston, New York.
- Gadow HF, Selenka E. 1891. Vögel. I. Anatomischer Theil. Leipzig: CF Winter'sche Verlagshandlung. Bd. 7. Abt. 4. Dr. H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. 1008 S.

- Garrod AH. 1873. On certain muscles of the thigh of birds, and on their value in classification. Part I. Proceedings of the Zoological Society of London 41(1):626-644.
- Gatesy SM. 1999. Guineafowl hind limb function. II. Electromyographic analysis and motor pattern evolution. Journal of Morphology 240:127-142.
- George JC, Berger AJ. 1966. Avian Myology. New York: Academic Press. 500 p.
- Goslow GE. 1967. The functional analysis of the striking mechanisms of raptorial birds. Ph.D. dissertation, Davis, CA: University of California.
- Goslow GE. 1971. The attack and strike of some North American raptors. The Auk 88:815-87.
- GRIN (Global Raptor Information Network). Available: <http://www.globalraptors.org/grin/indexAlt.asp>. Acceso septiembre 2013.
- Hartman, F. A. (1961). Locomotor mechanisms of birds. Smithsonian Miscellaneous Collections 143:1-91.
- Harcourt-Brown N. 2001. Radiographic morphology of the pelvic limb of Falconiformes and its taxonomic implications. Netherlands Journal of Zoology 51:155-178.
- Hudson GE. 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendages in birds. American Midland Naturalist 18:1-108.
- Hudson GE. 1948. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds II: the heterogeneous Order Falconiformes. American Midland Naturalist 39:102-127.
- Jacobson RD, Hollyday M. 1982. A behavioral and electromyographic study of locomotion in the chick. Journal of Neurophysiology 48: 238-256.
- Jollie M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. I. Evolutionary Theory 1:285-298.
- Jollie M. 1977a. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. II. Evolutionary Theory 2:115-208.
- Jollie M. 1977b. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. III. Evolutionary Theory 2:209-300.
- Jollie M. 1977c. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. IV. Evolutionary Theory 3:1-142.
- Lieber RL, Fridén J. 2000. Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture. Muscle Nerve 23(11):1647-1666.
- Mckittrick MC. 1986. Individual variation in the flexor cruris lateralis muscle of the Tyrannidae (Aves: Passeriformes) and its possible significance. Journal of Zoology 209(2):251-270.
- Mitchell PC. 1913. The peroneal muscles in birds. Proc. Zool. Soc. London 83:1039-1072.
- Mosto MC, Carril J, Picasso MBJ. 2013. *Milvago chimango* muscles: description and comparison of the morphology of its hindlimb. J. of Morphology. JMOR-12-0163.
- Raikow RJ. 1985. Locomotor system. En: King AS, McLelland J (eds). Form and Function in birds, Vol. 3, Academic Press, London, pp. 57-147.

- Smith NC, Wilson AM, Jespers KJ, Payne RC. 2006. Muscle architecture and functional anatomy of the pelvic limb of the Ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Anatomy* 209(6):765–79. doi:10.1111/j.1469-7580.2006.00658.x
- Sustaita D. 2008. Musculoskeletal underpinnings to differences in killing behavior between North American accipiters (Falconiformes: Accipitridae) and falcons (Falconidae). *Journal of Morphology* 269:283-301.
- Sytch VF. 1999. Morphology of locomotor apparatus of birds. St.P.-Uljanovsk, 520 p. (in Russian).
- Thiollay JM. 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles). En: del Hoyo J, Elliott A, Saragatal J. (eds) *Handbook of the birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea fowl*. Lynx Edicions, Barcelona, pp 52-205.
- Verstappen M, Aerts P, De Vree F. 1998. Functional morphology of the hindlimb musculature of the black-billed magpie, *Pica pica* (Aves, Corvidae). *Zoomorphology* 118:207-223.
- Volkov SV. 2003. The hindlimb musculature of the true owls (Strigidae, Strigiformes): morphological peculiarities and general adaptations. *Орнитология. Вып. 31*:154-174.
- Ward AB, Weigl PD, Conroy RM. 2002. Functional morphology of raptor hindlimbs: Implications for resource partitioning. *The Auk* 119:1052-1063.
- Zinoviev AV. 2012. Apparatus of bipedal locomotion of hawks (Accipitridae, Falconiformes): History of study and morpho-functional peculiarities. *Proceedings of the meeting commemorating the 150th anniversary of the birth of Nikolay N. Somov (1861-1923)*, Kharkov, Ukraine.

CAPÍTULO VI.

ANÁLISIS BIOMECÁNICO DEL TARSOMETATARSO Y DEDOS

VI.1 RESUMEN

El estudio del área de sección fisiológica transversal determinó que los Accipitridae presentan mayor fuerza relativa, especialmente el dedo I, mientras que el IV obtuvo la menor fuerza y el dedo II y III una fuerza variable según la especie. Por otro lado, los Accipitrinae en general, presentan los valores más altos de índice de velocidad en todo el contexto de tarsometatarsos comparados. Dentro de los Falconidae, *Caracara plancus* y *Milvago chimango* mostraron valores altos de índice de velocidad. *Herpetotheres*, *Pandion* y *Falco peregrinus* tienen tarsometatarsos cortos, un rasgo asociado con la producción de la fuerza. Los dedos I y III presentaron los índices de velocidad más altos, indicando un mayor compromiso con la velocidad. Por el contrario, los dedos II y IV mostraron índices más bajos, indicando un mayor compromiso con la fuerza. El dedo III presentó la menor variabilidad en cuanto a su valor indicando que en todas las rapaces el dedo III tiene un compromiso con el rápido envolvimiento de las presas. Con respecto al dedo IV, en general, es el que muestra los índices de velocidad más bajos.

VI.2 INTRODUCCIÓN

La especialización morfológica y de la manipulación de las presas puede proveer a algunos depredadores de los recursos alimentarios que pudieran ser inaccesibles a otros de hábitos relacionados. Esta situación normalmente conlleva a una partición de nichos, que puede ser más o menos evidente, Por ejemplo en la manera de cazar, perseguir y matar. Conocer los mecanismos morfológicos y los requerimientos ecológicos básicos en las diferentes especies permite inferir qué rol desempeñaría (o potencialmente podría efectuar) un determinado diseño en el sistema.

El análisis biomecánico desarrollado en este capítulo busca testear las hipótesis I planteada en el Capítulo I de esta tesis mediante el análisis de los posibles movimientos del tarsometatarso y dígitos involucrando no solo las estructuras óseas sino además la musculatura asociada.

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

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

VI.3 MÉTODOS

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

Los estudios de dirección y velocidad de movimiento se realizaron sobre el tarsometatarso y los dígitos en 26 taxones de ambas familias (Tabla VI.3).

VI.3.1 Protocolo para la obtención del área de sección fisiológica transversal (ASFT)

El ASFT se obtuvo en base al largo y orientación de las fibras musculares, siguiendo el protocolo propuesto por Sustaita (2008) tal como se describe a continuación. Se tomaron fotos secuenciales ($n=3,425$) a lo largo del músculo con una cámara digital (Canon PowerShotG10), conectada a un estereomicroscopio Zeiss Stemi 2000-C. En base a las fotografías obtenidas se midió el ángulo de pinación (i.e., el ángulo de las fibras con respecto al tendón central, o al eje mayor de sus vientres, $n=18,725$), con el programa CorelDraw X5. Las fibras musculares individuales fueron separadas embebiendo los músculos en una dilución de HNO_3 al 15% por 24 horas. Esta dilución permitió el fácil aislamiento de las fibras que luego se fotografiaron y se midió el largo ($n=33.675$) con el TpsDig 1.41 (Rohlf 2005). Los valores angulares y los largos de las fibras musculares se promediaron y utilizaron en la ecuación de Lieber y Fridén (2000):

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

Donde m es la masa muscular (en gramos), Θ es el ángulo de pinación promedio, ρ es la densidad del tejido muscular [cuyo valor es 1.06 g/cm^3 según (Pennycuick 1996)] y l es el largo promedio de la fibra (en cm). La unidad de ASFT es en cm^2 .

El ASFT del músculo se ajustó a un estrés isométrico contráctil de 250 KPa (0.25 N/mm^2) para obtener las unidades apropiadas de la fuerza en Newtons. La fuerza resultante fue calculada para cada músculo que actuaba en cada articulación (Tabla VI.1).

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

VI.3.2 Análisis biomecánico del tarsometatarso y los dedos

Se realizó un modelo biomecánico para estimar la fuerza de los dedos de la pata de cuatro especies de rapaces, *Accipiter bicolor*, *Buteogallus urubitinga*, *Caracara plancus* y *Falco peregrinus* (Fig. VI.1)

El modelo biomecánico se basó en Sustaita (2008). Se asumió que las presas ejercen fuerzas opuestas e iguales a los segmentos con que toman contacto a lo largo de las articulaciones interfalangeales. Los dígitos se modelaron como palancas de 3° grado, donde el fulcro se encuentra ubicado en un extremo y la fuerza ejercida por el músculo (fuerza de entrada) se encuentra entre este fulcro y la fuerza que se aplica sobre las presas (fuerza de salida) (Fig. VI.1). La distancia perpendicular desde la articulación a la línea de acción del músculo corresponde al brazo de momento de entrada (BMe) mientras que la distancia perpendicular de la articulación a la fuerza externa (o fuerza de reacción) - que deriva de los puntos donde se aplica la fuerza - representa el brazo de momento de salida (BMs) (Fig. VI.1). La relación entre fuerza y velocidad puede ser expresada mediante el índice de velocidad (I_v), calculado como BMs/BMe . De esta forma, queda expresado si el modelo presenta un diseño que favorece la fuerza en detrimento de la velocidad (o viceversa) durante la contracción muscular. Como es sabido, la ventaja mecánica se refiere a la capacidad de una estructura para poder aumentar una fuerza. En otras palabras, se requeriría menor fuerza para superar una resistencia dada cuando la ventaja mecánica es alta.

Para el modelado, las falanges fueron consideradas como cuerpos rígidos en equilibrio, separados por articulaciones carentes de fricción con centros de rotaciones fijos, descartando la acción de los ligamentos entre articulaciones. Todas las fuerzas de los dígitos, resultantes del movimiento de cualquier articulación interfalangeal, fueron modeladas en la punta las falanges que, hipotéticamente, constituyen los puntos de inicio de contacto con la presa. El centro de rotación considerado fue el punto medio de contacto entre dos huesos. La presencia/ausencia de sesamoideos en las articulaciones no fue considerada. Se tomó como línea de acción muscular a la línea media del tendón o músculo o a la línea contigua al punto medio de origen o de inserción. Estas medidas fueron tomadas con ángulos de articulación de 45° entre cada falange en los dedos. La dirección de movimiento de los dedos junto con los puntos

iniciales del contacto con la presa, se determinó para medir la distancia perpendicular con las articulaciones sobre las cuales actúan. Los brazos de entrada y salida (BMe y BMs) fueron medidos sobre el plano sagital de flexión-extensión de los dígitos. Estas medidas fueron tomadas para cada músculo.

A fin de establecer el compromiso del miembro posterior con la técnica de captura de las presas, se calcularon los índices de velocidad para los talones de 26 taxones (Tabla VI.3).

Estos valores se estandarizaron con el logaritmo en base 10 y se analizaron estadísticamente a través de un MANOVA tanto los dígitos entre sí (variables dependientes) como las especies a nivel taxonómico (de género y familia) y hábito trófico (Factores, Tabla III.2). Para todos los análisis estadísticos se utilizó el software IBM SPSS Statistics.

VI.4 RESULTADOS

VI.4.1 Análisis de ASFT

En todas las especies, el dedo I siempre presentó el mayor valor de ASFT y el dedo IV el menor (Fig. VI.3, Tabla. VI.2). Si bien la diferencia es baja, el dedo II presenta menor valor que el III, excepto en *Accipiter bicolor* (Fig. VI.3, Tabla. VI.2). En la Figura VI.2 también se puede observar que los Accipitridae presentan un valor relativamente mayor que los Falconidae en todos los dedos, con excepción del dedo I en *Caracara plancus*.

VI.4.2 Índice de velocidad

Con respecto al tarsometatarso, los Accipitrinae, en general, presentan los valores más altos de índice de velocidad entre las rapaces estudiadas, mientras que *Caracara* y *Milvago chimango* muestran valores altos entre los Falconidae, reflejando un compromiso del tarsometatarso con la velocidad (evidenciada por la longitud de este hueso). *Herpetotheres*, *Pandion* y *Falco peregrinus* tienen tarsometatarsos cortos y

comprometidos con la fuerza. En los dos últimos casos, esta configuración podría reflejar el compromiso de este diseño en la cacería: tanto *Pandion* como *Falco* abaten a sus presas mediante fuertes golpes con los talones mientras que *Herpetotheres* se alimenta de presas a las que también golpea, con la diferencia que lo hace en el suelo. Los dedos I y III presentan los índices de velocidad más altos, indicando un mayor compromiso con la velocidad; salvo en dos casos, *Polihiex semitorcuatus*, con un valor del dedo I semejante al del dedo II y *Buteo polyosoma*, con el dedo II con un índice apenas mayor que el I, (Tabla VI.3). Por el contrario, los dedos II y IV muestran índices más bajos, indicando un mayor compromiso con la fuerza. En otras palabras, los dedos I y III serían más rápidos, mientras que los dedos II y IV serían más fuertes. Este modelo biomecánico teórico estaría indicando que el dedo I y III actúan primero sobre la presa, mientras que posteriormente los dedos II y IV accionan con más fuerza garantizando la sujeción de la presa.

En cambio, los Polyborinae (*Caracara* y *Spizapteryx*) y algunos Buteoninae (e.g., *Buteo polyosoma*, *Buteogallus* y *Geranoaetus*) tienen los valores más bajos de índice de velocidad para el dedo I (Tabla VI.3). Esto indica que el dedo I está más comprometido con la fuerza que con la velocidad. Sin embargo, la mayoría de los Buteoninae muestran valores altos para el dedo IV. Por su parte, los Accipitrinae presentan los dedos I más comprometidos con la velocidad (Iv altos).

Geranospiza y Falconidae (Falconinae y Polyborinae) muestran los índices más altos para el dedo II, mientras que los Buteoninae en general muestran índices más bajos (Tabla VI.3), indicando mayor compromiso con la fuerza. Esta configuración estaría reflejando el compromiso con la sujeción de presas mayores (especialmente cuando se comparan las masas corporales de estos depredadores).

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

Con respecto al dedo IV, en general, obtiene los índices más bajos (Tabla VI.3). Los Buteoninae presentan valores bajos de índice de velocidad para el dedo IV, reflejando un compromiso con la fuerza. Lo mismo sucede en *Herpetotheres* y *Pandion*.

Falconidae (Falconinae y Polyborinae) muestran valores levemente más altos de índice de velocidad para este dedo.

En relación a los hábitos y el índice de velocidad se observó que aquellas rapaces consumidoras de peces (*Pandion haliaetus* y *Busarellus nigricollis*) reflejan un compromiso con la fuerza; aquellos consumidores de aves mostraron dos patrones, uno dado por el género *Falco* y otro por *Accipiter*. Ambos reflejan un compromiso con la velocidad pero *Accipiter* presentó valores que muestran un índice aún mayor que *Falco*. Los consumidores de insectos-mamíferos mostraron un índice de velocidad alto en el dedo I y que fue decreciendo en los dedos II y III hasta obtener un dedo IV con un compromiso con la fuerza. El consumidor de caracoles (*Rosthramus sociabilis*) presentó valores en sus dedos y TMT que siempre fueron intermedios, sin mostrar un compromiso marcado con la velocidad o la fuerza, lo mismo ocurrió con los oportunistas (Polyborinae). Los generalistas abarcaron todo el rango de índices, no hubo un mayor predominio de fuerza o velocidad (Fig. VI.6).

VI.4.3 Análisis estadístico de los índices de velocidad

Se realizaron los análisis de los supuestos de normalidad por medio de la Prueba de Kolmogorof-Smirnov (Tabla VI.4) y homogeneidad, prueba de Levene (Tabla VI.6) entre las variables dependientes, los índices de velocidad del TMT y dedos. Todos los valores muestran normalidad y homogeneidad de varianzas, excepto en el caso del tarsometatarso (TMT) que mostró una distribución normal pero no homogeneidad de varianza. El test de Box mostró que había homogeneidad entre todas las variables (Tabla VI.5).

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

El tipo de hábito tiene un efecto importante sobre las variables analizadas tal como lo indican los test de Traza de Pillai, Lambda de Wilks y Hotelling, mientras que el test Raíz Mayor de Roy muestra que el factor más importante es el taxonómico (Tabla VI.7).

Comparados ambos factores, el tipo de hábito fue el que arrojó índices mayores. La interacción de estos dos factores también tuvo un efecto significativo.

La Tabla de MANOVA (Tabla VI.8) muestra que todas las variables dependientes (índice de velocidad del TMT y de los dedos) son significativamente diferentes en relación al factor Hábito. Con respecto al factor Familia, solo el dedo II y el TMT son significativamente diferentes. Con respecto a la interacción Familia y Hábito, las variables que son distintas son el dedo II, III y, nuevamente, el tarsometatarso.

Finalmente se contrastaron los distintos hábitos contra el hábito trófico generalista. En líneas generales, los índices de velocidad de aquellos que se alimentan de insectos-mamíferos y reptiles-anfibios no mostraron diferencias en ningún caso (TMT y dedos I-IV, Tabla VI.9,10). El índice de velocidad de las rapaces oportunistas y de aquellas que se alimentan de caracoles mostró diferencias significativas solo en el TMT (Tabla VI.9,10). Los avívoros y piscívoros mostraron diferencias significativas con los generalistas en todas sus variables excepto en una variable cada uno, el TMT y el dedo I respectivamente (Tabla VI.9,10).

VI.5 DISCUSIÓN

Los análisis de obtención de ASFT e índice de velocidad realizados aquí tanto en músculos como en huesos mostraron que el dedo I ejerce la mayor fuerza (Tablas VI.2, 4; Fig. VI.3) y siempre contacta primero con la presa. Sin embargo, analizando los índices de velocidad independientemente de otros parámetros, el dedo III con sus índices relativamente mayores que los dedos II y IV, presumiblemente tendría el primer contacto con la presa. Esto coincide con los resultados de autores previos como Goslow (1967), Csermely (1998) y Biondi (2010). Es oportuno recordar aquí la imagen de la Figura I.1 que muestra que el dedo II contacta primero con la superficie diana. Si fuera siempre así, ¿cuál será el motivo por el cual los resultados obtenidos aquí indicarían acciones diferentes de los dedos? Un módulo (e.g., el módulo locomotor posterior) es un sistema y como tal, sus partes integrantes actúan como un todo. Cualquier recorte efectuado, por ejemplo, calcular indirectamente la fuerza a partir del ASFT o estimar índices de velocidad de algunas de sus partes no dará respuestas

robustas sino parciales y especulativas. Músculos con fibras largas en los cuales la velocidad tiene preponderancia respecto a la fuerza, serán veloces si y solo si su disposición respecto a las articulaciones permite ese movimiento veloz (e.g. brazo de momento amplio, Liever y Freeman 2000). La topografía del músculo y su accionar al contraerse es importante para conocer su movimiento potencial. Pero las explicaciones obtenidas no dejan de ser parciales y solo es posible reducir el nivel inferencial.

El ASFT mostró que los Accipitridae tienen relativamente más fuerza en la flexión de sus dedos que los Falconidae. En un trabajo similar Sustaita (2008) y Sustaita y Hertel (2010) analizan la capacidad de flexión de los musculos, a través de esta misma metodología, estudiando también la ventaja mecánica del TMT y dedos y tomando datos en vivo. En estos trabajos se concluye que no hay una distinción clara en cuando a la fuerza de agarre (grip) en ambas familias (Sustaita 2008) y que frente a pequeñas rapaces, los Falconidae tuvieron una fuerza de cierre relativa mayor que los Accipitridae mientras que, a tamaños mayores de rapaces, los valores convergieron (Sustaita 2008). Al mismo tiempo, la imposibilidad de efectuar un análisis estadístico de los valores obtenidos en esta tesis no permite afirmar si las diferencias encontradas son significativamente diferentes o no con los resultados de otros autores (Ward 2002, Sustaita 2008, Sustaita y Hertel 2010).

El análisis estadístico en el que se evalúa si existen diferencias mostró que con los oportunistas, malacófagos, herpetófagos y consumidores de insectos-mamíferos no hay diferencias o sólo difieren con una variable. Esto está en relación a la amplitud de valores que presentan los generalistas en el índice de velocidad en el TMT y dedo. Sólo los consumidores de aves y de peces mostraron diferencias en todas las variables.

I.6 BIBLIOGRAFÍA

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

- Csermely D, Gaibani G. 1998. Is the foot squeezing pressure by two raptor species a tool used to subdue their prey? *Condor* 100:757–763.
- Goslow GE. 1967. The functional analysis of the pelvic limbs of raptorial birds. Ph.D. dissertation. Davis: University of California.
- IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- Lieber RL, Friden J. 2000. Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture. *Muscle Nerve* 23:1647-1666.
- Rohlf FJ. 2005. TpsDig, version 2.04. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York.
- Schmidt-Nielsen K. 1990. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, 4th ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sustaita D. 2008. Musculoskeletal underpinnings to differences in killing behavior between North American accipiters (Falconiformes: Accipitridae) and falcons (Falconidae). *Journal of Morphology* 269:283-301.
- Sustaita D, Hertel F. 2010. In vivo bite and grip forces, morphology, and prey-killing behavior of North American accipiters (Accipitridae) and falcons (Falconidae). *Journal of Experimental Biology* 213:2617-2628.

CAPÍTULO VII.

DISCUSIÓN INTEGRAL Y CONCLUSIONES

VII.1 RASGOS MORFOLÓGICOS EN UN CONTEXTO FILOGENÉTICO

Los métodos comparativos filogenéticos son una herramienta útil para análisis comparativos. Aunque presentan una cierta cantidad de restricciones en su aplicación que ponen en tela de juicio su efectividad (Zeffer y Norberg 2003, Degrange 2012), es usual su empleo en trabajos comparativos recientes. La finalidad de este tipo de análisis es incorporar el componente histórico a los estudios ecológicos y morfológicos, asumiendo *a priori* que el parecido entre los taxones podría tener un componente dado por la ancestralidad común (Mahler y Tubaro 2002). De esta forma se busca saber cuánto de esa asociación de caracteres es producto de las relaciones filogenéticas (“constrain”). En otras palabras, la variación morfológica puede ser el resultado de procesos adaptativos o de restricciones filogenéticas (Felsenstein 1985, Radinsky 1985, 1987).

Una de las críticas más severas contra la aplicación de esta metodología es la filogenia utilizada y la reconstrucción de las líneas ancestrales (Mahler y Tubaro 2002, Zeffer y Norberg 2003, Degrange 2012). Un estudio comparativo debería contemplar una filogenia con alto grado de soporte en sus nodos; caso contrario, la reconstrucción de los ancestros podría ser ambigua y equivocadas las comparaciones realizadas entre pares de taxones (Mahler y Tubaro 2002). Para la reconstrucción de los ancestros hay que considerar también las suposiciones acerca de la tasa de evolución de los caracteres y la longitud de las ramas de la filogenia y las ramas excluidas (Mahler y Tubaro 2002; Zeffer y Norberg 2003). Finalmente, una filogenia incompleta también afecta la estimación de los estados ancestrales (Mahler y Tubaro 2002).

Tendiendo en cuenta estas restricciones se construyó una filogenia (Fig. VII. 1) sobre la cual se mapearon 26 caracteres: osteológicos, miológicos y biomecánicos obtenidos y analizados en esta tesis para evaluar su variación. Esta filogenia (“supertree”) se construyó a partir de propuestas de parentesco de otros autores en base a caracteres moleculares, morfológicos externos e internos. Para la categoría de orden se siguió a Hackett et al. (2008), para las relaciones intrafamiliares se siguió a Griffiths (2004) y Fuchs (2012) para los Falconidae y a Riesing (2003), Griffiths (2007) y Lerner et al. (2008) para los Accipitridae. En los apartados que siguen se hace referencia particularmente a

estos caracteres y su ubicación en el “supertree” (Fig.VII.1). Los caracteres que se plotearon en dicho árbol fueron mencionados a lo largo de la discusión.

VII.2 PELVIS

El resultado del análisis morfogeométrico de la pelvis por medio de los landmarks en vista dorsal (capítulo IV) permitió separar a las dos familias, Accipitridae y Falconidae, más efectivamente que en vista lateral. Las principales diferencias en la pelvis se encontraron en la separación entre las *cristas iliacas dorsalis* (Fig. IV.1 landmarks 3 y 13, Fig. VII.1 carácter A); la posición más anterior al punto medio y anterior de la pelvis del *ala preacetabularis ilii* (Fig. IV.1 landmarks 10 y 11, Fig. VII.1 carácter B) y la curvatura del extremo lateral del ala *preacetabularis ilii* (Fig. IV.1 landmarks 1, 2 y 11). En la porción postacetabular, las diferencias se distinguen en el sector más lateral del *ala postacetabularis illi* (Fig. IV.1 landmarks 7) que se encuentra más medial o en la misma línea que el *antitrochanter* (Fig. IV.1 landmarks 6) en los Falconidae mientras que se ubica más lateral en los Accipitridae (Fig. VII.1 carácter C). El borde de la *crista dorsolateralis illi* y del *ala ischii* puede encontrarse recto a curvado (Fig. IV.1 landmarks 6 al 17, Fig. VII.1 carácter D) y la región postacetabular puede ser relativamente corta o larga (Fig. VII.1 carácter E). En vista dorsal se separaron más claramente los géneros entre sí. La posición de las *cristas iliacas dorsalis* fue uno de los caracteres más discriminante. En el análisis en vista dorsal *Polihierax semitorquatus* y *Pandion haliaetus* se segregaron cercanos al género *Falco* mientras que *Spiciapteryx circumcintus* estaba relativamente más alejado (Fig. IV.27). En el análisis en vista lateral ocurrió lo inverso y *S. circumcintus* mostró mayores semejanzas con los *Falco* que con *P. semitorquatus* (Fig. IV.29).

Hasta el momento ninguna investigación permitió asociar determinado hábito trófico con alguna morfología de la pelvis (e.g. Jollie 1976, 1977a,b,c, Rocha Brito 2008). El análisis con landmarks efectuado aquí y aplicado a la pelvis demostró que es posible diferenciar la pelvis de ambas familias y por ende, su utilidad a nivel taxonómico.

VII.3 FÉMUR, TIBIOTARSO Y TARSOMETATARSO

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

El cálculo de índices (Fig. IV.42) y de proporciones de huesos largos (Fig. IV.38), en cambio, arrojó resultados interesantes en cuanto a la discriminación de ecomorfos. Entre todas las medidas analizadas, el largo próximo-distal fue la medida que tuvo mayor poder de segregación.

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

Las especies oportunistas *Milvago chimango* y *Caracara plancus* mostraron proporciones similares en los tres huesos: un fémur relativamente corto, un TMT relativamente largo y un TBT muy largo (Fig VII.1, carácter F). Asimismo, estas dos especies comparten una robustez similar en el TMT, una conclusión a la cual también arriba Biondi (2010).

El tamaño del tibiotarso fue un rasgo que varió acorde a cierto tipo de hábitos alimenticios. Es relativamente más corto en las especies generalistas (con excepción de *P. semitorquatus* y *Elanus leucurus* donde es largo). Mientras, fue relativamente largo en especies con dietas especializadas como aquellos que consumen carroña, moluscos gasterópodos, peces, reptiles y anfibios; corto o intermedio en las especies que se alimentan de aves. En las especies oportunistas el TBT se caracterizó por presentar un valor intermedio a grande de TBT (Fig.VI.1, carácter G). En los Falconidae el TBT se caracterizó por presentar proporciones relativamente mayores que los demás huesos (excepto en *S. circumcinctus*)

No fue posible encontrar ninguna relación entre las proporciones del TMT con respecto al hábito trófico o la taxonomía de las distintas aves analizadas (Fig. VI.1, carácter H). Sin embargo, Goslow (1967) afirma que un TMT corto se correlaciona con un fortalecimiento del hueso, un factor ventajoso para especies que golpean fuerte, mientras que el aumento en el largo favorecería el aumento de velocidad al momento de la extensión del miembro. La presencia de tarsometatarsos de mayor longitud es concordante con aquellas especies más caminadoras como *Milvago chimango* y *Caracara plancus*. Esta tendencia es un rasgo común en especies caminadoras en general (Zeffer y Norberg 2003).

En el análisis de componentes principales de los índices de los huesos (Fig. IV.42), la relación entre el largo y ancho de la *trochlea metatarsi I* del TMT separó a las dos familias por valores altos en Accipitridae y bajos en Falconidae (Fig. VII.1, carácter I).

VII.4 FALANGES PREUNGUEALES

Ciertos rasgos de las falanges preungueales, como el índice de la *trochlea metatarsi I* y el índice largo/alto, han sido útiles para discriminar Accipitridae de Falconidae. El índice de la falange 1 del dedo II segregó además los distintos géneros de las rapaces (Fig. IV.42,48, VII.1 carácter J). Se puede observar un gradiente que va desde valores bajos, como en *Falco*; valores intermedios en las especies del género *Milvago* y en *C. plancus* y finalmente valores más altos en todos los Accipitridae estudiados.

La falange 3 del dedo IV permitió también una segregación de las especies en cada Familia acorde a la mayor o menor longitud de esta falange, en especial el índice Largo-alto (fig.IV.43,48, VII.1 carácter K). Tanto en Accipitridae como Falconidae, los índices más bajos (falanges más largas) corresponden a aquellas especies que se alimentan de aves: *Accipiter* y *Falco*. Las falanges más alargadas (ver Fig IV.21) propician rápidos movimientos de los dedos útiles para cazar este tipo de presas. Asimismo en los Accipitridae más generalistas se pueden observar los índices más altos (falanges más cortas). Estas aves además incorporan frecuentemente mamíferos en su

dieta, que constituyen ítems alimenticios de mayor tamaño para lo cual las falanges cortas propician el logro de mayor fuerza en los movimientos de caza.

Con referencia a los Falconidae en conjunto, mostraron valores intermedios con respecto a los Accipitridae, a excepción de *Falco*. Al observar los restantes géneros de Falconidae (ver Fig. IV.21) que representan a la subfamilia Polyborinae, se agrupan representando los valores intermedios (falanges ni muy largas ni muy cortas) mencionados anteriormente. Estas aves se caracterizan por sus hábitos oportunistas y este tipo de falanges concuerda con movimientos no especializados de los dedos.

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

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

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

VII.5 FALANGES UNGUEALES

El estudio de las falanges ungueales mostró, al menos con las metodologías cuantitativas implementadas en esta tesis, que no son útiles para la segregación de especies en cuestiones sistemáticas o en relación al hábito alimenticio. Sólo los rasgos

cualitativos tales como la orientación del tubérculo flexor, la posición relativa de los forámenes vasculares y la morfología de la carilla de articulación son de utilidad para la identificación del lado y número de dedo al que pertenece la falange ungueal.

Por el contrario, Fowler et al. (2009) afirman que cada familia de ave rapaz presenta alguna característica que las diferencia (*e.g.*: hipertrofia del dedo II en los Accipitridae, falanges grandes y fuertes en Pandionidae). Fowler et al. (2009) trabajaron con características métricas tomadas sobre especímenes taxidermizados y con el estuche córneo presente, y no sobre material óseo. Jollie (1976 1977a,b,c) también ha concluido que existen características distintivas pero en un contexto comparativo donde los Accipitridae (salvo los buitres del viejo mundo como *Neophron* por ejemplo) y Falconidae estaban agrupados según el autor por sus semejanzas las que a su vez eran contrastadas con la familia Cathartidae y los Accipitridae carroñeros del viejo mundo .

VII.6 MIOLOGÍA

En líneas generales la anatomía muscular de las especies aquí estudiadas fue similar a la descrita previamente por otros autores (Hudson 1937, 1948, Jollie 1976, 1977a,b,c, Berger 1956)

Existen numerosas diferencias miológicas que permiten distinguir taxonómicamente a ambas familias de rapaces diurnas, Accipitridae y Falconidae (Hudson 1937; George y Berger 1966) y estas pudieron ser corroboradas en los especímenes aquí analizados (salvo en el caso de los Polyborinae, ver más adelante). Estas diferencias están asociadas a la presencia o ausencia de ciertos músculos o algunas de sus porciones, a la cantidad de vientres de origen, el mayor o menor desarrollo del músculo en cuanto a la extensión y masa muscular. En cambio, no se encontró ninguna asociación de determinados caracteres miológicos con el hábito alimenticio y su técnica de caza. Esto podría asociarse al carácter más conservativos de los rasgos miológicos como puntualiza Borden (1999).

Es interesante destacar que la presencia y grado de desarrollo de ciertos músculos como el *m. flexor cruris lateralis* y el *m. fibularis longus* en los Polyborinae están relacionados con los hábitos locomotores. La presencia del *m. flexor cruris lateralis* se registra por primera vez en los Polyborinae. La ausencia de este músculo en la Familia Falconidae ha sido un rasgo característico de la Familia (Hudson, 1937, 1948; George and Berger, 1966). Este músculo fue hallado en todos los ejemplares de *Milvago chimango* (Mosto et al. 2013) así como también en *Milvago chimachima* y *Caracara plancus*. El *m. flexor cruris lateralis* es uno de los principales músculos que flexionan la articulación pelvis-fémur durante la fase de apoyo (momento en que el miembro contacta el sustrato) en la locomoción terrestre, además previene la hyperextensión del articulación fémur-tibiotarso (Jacobson y Hollyday, 1982; Gatesy, 1999). Los Polyborinae como *Milvago* y *Caracara* se caracterizan por hacer uso de la locomoción terrestre y la presencia del *m. flexor cruris lateralis* estaría relacionado con éste hábito locomotor (Mosto et al. 2013). El resto de los Falconidae y Accipitride estudiados en este trabajo, así como también los estudiados por otros autores se caracterizan por no hacer uso de la locomoción terrestre y por la ausencia de este músculo. Por lo tanto se puede observar una tendencia en donde aquellas especies que poseen locomoción terrestre presentan el *m. flexor cruris lateralis* mientras aquellas que no se movilizan en tierra habitualmente no lo poseen. Un caso similar ocurre en los Tyranidae (Passeriformes) donde especies terrestres presentan este músculo, incluso con la *pars femoralis* mientras que, las especies que pasan más tiempo en el aire no lo presentan; entre estos dos extremos hay distintos grados de desarrollo de este músculo (Mckitric 1986). Esta tendencia también fue encontrada por (Zinoviev 2012) en aves de hábitos arborícolas, quien además concluye que otros músculos pueden estar ausentes como el *m. iliotibialis lateralis* y el *m. iliofemoralis*.

Algo similar ocurre con el *m. fibularis longus* que se encuentra reducido en los Falconinae y Accipitridae estudiado por otros autores (Hudson 1937, 1948) y los aquí estudiados, mientras que en los Polyborinae este músculo está más desarrollado. Este mayor desarrollo puede asociarse con el predominio de la locomoción terrestre en éste último grupo, mientras que la ausencia del músculo se relaciona con hábitos locomotores no terrestres. Este tipo de tendencia también se ha encontrado en otros

grupos de aves, como los Psittasiformnes y en los Cuculiformes, en donde es un músculo extenso y bien desarrollado en aquellas especies que poseen hábitos locomotores terrestres (Mitchell 1913; Berger 196; Berman, 1984, Carril et al. 2013).

El *m. fibularis brevis* usualmente está más desarrollado en aves arbóreas que necesitan una articulación intertarsal bastante móvil capaz de resistir fuerzas de desarticulación (Zinoviev 2012). Ese mayor desarrollo está asociado a una cabeza tibial extra. Existe una relación entre el fortalecimiento de este músculo y el debilitamiento del *m. fibularis longus* (Mitchell 1913) pero este no fue el caso de las rapaces, donde la relación de masa entre estos dos músculos fue similar en todas las especies, con solo algunas excepciones como *Caracara plancus* que mostró una masa mayor en el *m. fibularis longus* y una muy baja en el *m. fibularis brevis*.

El mayor desarrollo de los músculos flexores profundos, en términos de su masa, (los *mm. flexor hallucis longus* y *flexor digitorum longus*) es una característica que se observa en las rapaces diurnas (Fig. VII.1 caracteres X e Y).

Un caso semejante se pudo observar en el *m. tibialis cranialis* que también mostró un incremento en su masa muscular. Este músculo colabora en la flexión de la articulación tibiotarso-tarsometatarso por lo cual interviene favoreciendo movimientos como el sostén de la presa (Ward 2002) (Fig. VII.1 carácter W). No solo los resultados del análisis del ASFT (Tabla VI.2) muestran que los músculos flexores de los Accipitridae generan mayores fuerzas que los Falconidae; hay también diferencias en el grado de desarrollo y presencia de otros músculos que contribuyen a lograr una mayor capacidad de fuerza en los Accipitridae. Entre ellas podemos nombrar la presencia de una cabeza más en el *m. flexor perforatus digiti IV* (Fig. VII.1, carácter S), la presencia del *m. extensor propius digitii III* bien desarrollado (que se encuentra vestigial en Falconidae, Hudson 1937, 1938), el *m. abductor digiti II* extendido proximalmente (en Falconidae se restringe al tercio distal del tarsometatarso, Fig. VII.1, carácter S; Hudson 1937, 1938, Zinoviev 2012).

Con respecto a la masa muscular agrupada según su función y articulación, se concluyó que, en líneas generales, los Falconidae tuvieron una menor masa muscular en todas las articulaciones que los Accipitridae (Tabla. V.6-8, fig. V.16-18). Entre los Falconidae, *Caracara plancus* fue el que tuvo una mayor masa en total en cada articulación y en

cada función (Flexión y extensión). De los Accipitridae, *Rostrhamus sociabilis* tuvo la menor cantidad de masa muscular, incluso más baja que los Falconidae. El escaso desarrollo de la masa muscular de sus miembros posteriores podría estar asociado a su hábito alimenticio basado en moluscos gasterópodos (malacófago, Thriollay 1994) que no requiere de persecuciones u oposición de la presa.

VII.7 ASPECTOS BIOMECÁNICOS

Con respecto al índice de velocidad, los mayores valores los presentaron los dedos II, III y IV valores en Falconidae mientras que en los Accipitridae, los índices fueron más bajos de manera tal que la fuerza predomina sobre la velocidad en esos mismos dedos. Estos resultados se condicen con la presencia de mayor masa muscular en Accipitridae respecto de Falconidae. El dedo I no mostró muchas diferencias (Fig. VII.1, carácter G1, Tabla VI.3, VII.1). Según Biondi (2010) el diseño del dedo I y de su falange ungueal sería conservadora entre los diferentes gremios analizados y en este sentido coincide con los resultados obtenidos aquí. De hecho, no mostró diferencias según el hábito alimenticio en ninguna de las especies analizadas con un MANOVA (Tabla VI.4-10).

La diferencia hallada entre Accipitridae y Falconidae con respecto al dedo II (Fig. VII.1, carácter H1) se relaciona con la hipertrofia del mismo en los Accipitridae (Fowler et al. 2009, Biondi 2010).

El dedo III, al igual que el dedo I, no mostró mucha variabilidad de valores entre ambas familias o hábitos pero en contraste, estaba más relacionado a una mayor velocidad que fuerza (Tabla VI.3, Fig. VII.1, carácter I1).

Biondi (2010) concluye que las rapaces que consumen aves, mamíferos y las generalistas se discriminan en cuanto a la morfología del miembro. Dígitos relativamente largos y garras de gran curvatura parece ser adaptaciones a los requerimientos funcionales asociados a la captura de aves (Biondi 2010). Ella observó también que los generalistas se destacaron por presentar valores extremos contra una hipótesis de solapamiento dado el hábito trófico. Un mismo resultado se obtuvo aquí cuando se analizaron métricamente los elementos óseos y especialmente las

proporciones entre los mismos (Capítulo IV) (Fig. IV.38). Las dos especies que se alimentan principalmente de peces (*P. haliaetus* y *B. nigracollis*) mostraron valores muy semejantes en los índices de velocidad (Iv), en el TMT y los dedos II, III y IV el índice fue bajo; de hecho, fueron las especies que mostraron los más bajos valores en el dedo III y IV; mientras que el dedo I presentó un valor intermedio (Tabla VI.3).

El caracolero, *Rosthamus sociabilis*, no presentó una preponderancia con respecto a la velocidad ni a la fuerza, esto, sumado a la baja masa muscular de sus patas determinan un patrón no especializado como ocurre en los cazadores activos, los cuales exhiben diseños morfológicos con un compromiso para la velocidad (e.g. *Accipiter*) o la fuerza (*Geranoaetus melanoleucus*). Los consumidores de aves, como se ha mencionado anteriormente, mostraron dos morfologías posibles, la de *Accipiter* con altos índices de velocidad, TMT y dedos largos y la de *Falco* con una morfología con una mayor fuerza relativa expresada en su TMT más corto, capaz de absorber los golpes (Einoidea y Richardson 2007), dedos largos, aunque más cortos que los de *Accipiter* e índices de velocidad relativamente más bajos.

Ya fue señalado que para una evaluación apropiada de un sistema dinámico se necesita conocer la fuerza de la musculatura además del índice de velocidad del hueso. Pero estas variables no siempre pueden ser calculadas. Con respecto a la estimación de fuerza a partir del análisis de área de sección fisiológica transversal (ASFT) en dos especies de Accipitridae (*Accipiter bicolor* y *Buteogallus urubitinga*), en ambas y para todos los músculos, se obtuvieron valores que indican una mayor fuerza relativa de cierre de la pata en comparación con los valores obtenidos para los Falconidae. Los índices de velocidad estimados arrojaron las mismas diferencias entre ambas familias. Esto coincidiría con la hipótesis planteada por Sustaita (2008): Accipitridos de gran tamaño presentarán una mayor fuerza de cierre (grip) de la pata con respecto a los Falconidae. Esta hipótesis surge por los resultados obtenidos en su trabajo en el cual Falconidos pequeños presentan una mayor fuerza que los Accipitridae y a mayores tamaños en las aves, los valores de fuerza convergen (Sustaita 2008). Además en ese trabajo se encontró una alometría positiva en relación a la fuerza estimada de cierre (grip), en los valores de ventaja mecánica de los dedos y en el total del ASFT de los

flexores de los dígitos (Sustaita 2008). La imposibilidad de efectuar análisis estadísticos en las rapaces estudiadas aquí, no permite una conclusión mejor sustentada.

VII.8 ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y BIOMECÁNICOS EN RELACIÓN AL HÁBITO ALIMENTICIO

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

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

altos de masa muscular en sus articulaciones e índices de velocidad bajos, mostrando un compromiso con la fuerza. Sumado a esto, los dedos de este gremio son relativamente cortos y más robustos.

Aquellas rapaces que se alimentan de **insectos-mamíferos** (e.g. *Falco sparverius*, *Rupornis magnirostris*) mostraron un fémur largo y un TBT y TMT de largos intermedios (Tabla VII.2). Asimismo Biondi (2010) caracterizó a este grupo por la presencia de un alto valor combinado de largo de los dedos, curvatura del hallux moderada, TMT relativamente robustos, ventaja mecánica media del TMT, bajo valor de la curvatura de la falange ungueal perteneciente al dedo III y un valor bajo de ventaja mecánica en la flexión.

Las rapaces que se alimentan de **peces** o de **reptiles y anfibios** presentan un patrón morfológico caracterizado por un fémur de largo intermedio, un TBT largo y un TMT corto o intermedio (Fig. IV.24, Tabla VII.1).

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

Respecto a las rapaces que se alimentan únicamente de **mamíferos**, presentan una reducida longitud combinada de largo de dedos, grandes índices de ventaja mecánica en un TMT robusto y un dedo I largo y curvado (Biondi 2010). En esta tesis, no fueron analizadas rapaces cuya dieta incluya solo mamíferos por lo cual no pueden hacerse mayores aportes en este sentido. Asimismo, TMT corto y robusto, dígitos cortos, falanges ungueales largas son las características con las que Einoder y Richardson (2007) describen a estas rapaces. Especies grandes como *Haliaetus* o *Aquila* que cazan presas pesadas como mamíferos o peces también presentan las características mencionadas (Brown 1976, Einoder y Richardson 2007).

Finalmente, el consumidor de **moluscos gasterópodos** (*Rostrhamus sociabilis*, caracolero) presentó un patrón de Fe y TMT corto y TBT largo, una musculatura pobremente desarrollada (los valores de masa más bajos de todas las especies diseccionadas) y un índice de velocidad de TMT bajo y, en los dedos, con valores siempre intermedios en comparación con las demás especies. No se la pudo

caracterizar con una función (fuerza o velocidad) preponderante, es decir, si tiene dedos relativamente fuertes o rápidos.

VII.9 CONTRASTE DE HIPÓTESIS

Con este proyecto se pretendieron testear las siguientes hipótesis:

H1. Los Falconidae y Accipitridae exhiben diferentes patrones morfológicos y funcionales dado por el desarrollo diferencial muscular y óseo del aparato apendicular posterior (cintura pélvica y miembro posterior) en dependencia de las estrategias de caza.

Se acepta. Se encontraron diferencias miológicas y osteológicas en estos grupos en relación a las estrategias de caza.

En esta tesis, las estrategias de caza no fueron estudiadas *per se* sino que se asoció indirectamente el ítem trófico con la estrategia potencial que utilizaría el ave para obtener el alimento. En otras palabras, se asumió que determinado hábito alimenticio está asociado a una única estrategia de caza y que a su vez, las diferencias morfológicas reflejan esas estrategias. La morfología de la pelvis y las falanges permitió discriminar taxonómicamente ambas familias pero no agrupó a las rapaces según sus hábitos; el estudio de las proporciones de los huesos, las disecciones musculares y los estudios de biomecánica mostraron características relacionadas al tipo de estrategia de caza de las rapaces diurnas.

H2. Existe un nivel de capacidad de prensión diferente entre morfos relacionada con el desarrollo de los flexores de los dedos (*Mm. Flexor perforans et perforatus y perforatus, m. hallucis longus y m. digitorum longus*), disposición de las fibras musculares y presencia de sesamoideos.

Se acepta. Se encontraron diferencias entre la prensión de la pata en diferentes morfos dado por el desarrollo de la musculatura (mayor masa muscular en los Accipitridae) y los valores de ASFT. La disposición de las fibras fue semejante en las especies de ambas familias.

H3. La curvatura de las garras es informativa respecto de estas dos estrategias de cazas.

Se rechaza. El grado de curvatura de las falanges ha demostrado ser útil para discernir entre grupos más amplios, como caminadoras versus rapaces pero no para discriminar variaciones en los hábitos dentro de las rapaces. El estudio descriptivo sobre esta estructura permitió la identificación de la misma pero en relación al lado de pata al que pertenecen (izquierda o derecha) y al número de dedo.

VII.10 CONCLUSIONES

- 1- Las diferencias morfológicas halladas en la pelvis permiten discriminar taxonómicamente a los representantes de Falconidae y Accipitridae. Las principales diferencias se encontraron en la separación entre las *cristas iliacas dorsalis*; la posición más anterior al punto medio y anterior de la pelvis del *ala preacetabularis ilii*; la curvatura del extremo lateral del ala *preacetabularis ilii*. En la porción postacetabular, las diferencias se distinguen en el sector más lateral del *ala postacetabularis illi*, el borde de la *crista dorsolateralis illi* y del *ala ischii* que puede encontrarse recto a curvado y la región postacetabular que puede ser relativamente corta o larga.
- 2- De las diferentes medidas de los huesos largos (fémur, tibiotarso y tarsometatarso) la que más información aportó fue el largo próximo- distal. La segregación, en estos casos, estuvo dada mayormente por la masa corporal de las rapaces. El estudio de las proporciones de los huesos largos fue el más

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

- 3- El análisis de los índices (largo/alto) de las falanges también permitió la segregación taxonómica (a nivel de familia y de género) en base a la falange 1 del dedo II, falange 2 del dedo III y falanges 1, 2 y 3 del dedo IV. La *trochlea metatarsi I* también fue útil para esta segregación. Aparte de segregar taxonómicamente, se encontró una relación entre el largo de los dedos y el hábito alimenticio.
- 4- Se identificaron las falanges ungueales en relación a su número de dedo y lado al que pertenecen (izquierdo o derecho) siendo más útiles los caracteres cualitativos que cuantitativos. La región proximal de estas falanges fue la que presentó la mayoría de los caracteres distintivos. Las falanges ungueales de los dedos I, II, y III se pudieron segregar fácilmente mientras que la perteneciente al dedo IV mostró dificultades dada su gran simetría.
- 5- Las disecciones musculares mostraron la presencia de un patrón miológico semejante al de otras rapaces estudiadas previamente, aunque con algunas novedades:
 - a. Se encontró por primera vez la presencia del *m. flexor cruris lateralis* en los Polyborinae y un mayor desarrollo del *m. fibularis longus*; ambos relacionados al hábito locomotor terrestre de esta subfamilia.
 - b. Se encontró una nueva variación en cuanto a la relación entre los tendones de inserción de los *mm. ambiens* e *iliofibularis*, i.e.: los tendones de estos músculos no están cercanos uno del otro.
- 6- La agrupación de los músculos por su acción principal (flexión y extensión) y en relación a su articulación mostró que:
 - a. En general, hubo predominio de flexores sobre extensores en todas las articulaciones

- b. La articulación de los dedos presentó el mayor porcentaje de los flexores.
- c. Los Accipitridae siempre tuvieron mayor masa muscular que los Falconidae, excepto *Rosthramus sociabilis* que tuvo menor porcentaje de musculatura, incluso menor que en que los Falconidae.

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

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

9- según el ítem que consuman, las rapaces pueden caracterizarse de la siguiente manera:

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

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

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

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

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

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

VII.11 PERSPECTIVAS

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

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

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

d) La comparación de la morfología del módulo locomotor posterior entre rapaces de ambientes cerrados (bosque) contra aquellas de ambientes abiertos (pastizales).

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

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

VII.12 BIBLIOGRAFÍA

- Berger AJ. 1960. Some anatomical characters of the Cuculidae and the Musophagidae. Wilson Bull. 72:60-103.
- Berman SL. 1984. The hindlimb musculature of the white-fronted amazon (*Amazona albifrons*, Psittaciformes). Auk 101:74-92.
- Biondi LM. 2010. Morfología funcional y comportamiento de innovación del chimango, *Milvago chimango* (Aves: Falconiformes): Implicancias para su éxito ecológico. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 148 p. Buenos Aires, Argentina.
- Borden EC. 1999. Comparative myology of the unicornfishes, *Naso* (Acanthuridae, Percomorpha), with implications for phylogenetic analysis. J. Morph. 239:191-224.
- Brown L. 1976. Eagles of the World. Vancouver: Douglas, David and Charles Publishers.
- Carril J, Mosto MC, Picasso MBJ, Tambussi CP. 2013. Hindlimb myology of the monk parakeet (Aves, Psittaciformes) and its arboreal mode of life. J. of Zoology. En revisión. ZOOL-D-13-00064
- Degrange FJ. 2012. Morfología del cráneo y complejo apendicular posterior en aves fororracoideas: implicancias en la dieta y modo de vida. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 390 p. Buenos Aires, Argentina.
- Einoder LD, Richardson A. 2006. An ecomorphological study of the raptorial digital tendon locking mechanism. Ibis 148:515-525. doi:10.1111/j.1474-919X.2006.00541.x
- Einoder LD, Richardson A. 2007. Aspects of the hindlimb morphology of some Australian birds of prey: a comparative and quantitative study. The Auk 14:773-788.
- Felsestein M. 1985. Phylogenies and the comparative methods. Am Nat 125, 1-15.
- Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB. 2009. Predatory functional morphology in raptors: Interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilization technique. PLoS ONE 4:e7999.
- Fuchs J, Johnson JA, Mindell DP. 2012. Molecular systematics of the caracaras and allies (Falconidae: Polyborinae) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. Ibis 154:520-532.
- Gatesy SM. 1999. Guineafowl hind limb function. II. Electromyographic analysis and motor pattern evolution. Journal of Morphology 240:127-142.

- George JC, Berger AJ. 1966. Avian Myology. New York: Academic Press. 500 p.
- Goslow GE. 1967. The functional analysis of the striking mechanisms of raptorial birds. Ph.D. dissertation, University of California, Davis.
- Griffiths CS, Barrowclough GF, Groth JG, Mertz L. 2004. Phylogeny of the Falconidae (Aves): a comparison of the efficacy of morphological, mitochondrial, and nuclear data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32:101-109.
- Griffiths CS, Barrowclough GF, Groth JG, Mertz L. 2007. Phylogeny, diversity and classification of the Accipitridae based on DNA sequences of the RAG-1 exon. *Journal of Avian Biology* 38:587-602. doi:10.1111/j.2007.0908-8857.03971.x
- Hackett SJ, Kimball RT, Reddy S, Bowie RCK, Braun EL, Braun MJ, Chojnowski JL, Cox WA, Han KL, Harshman J, Huddleston CJ, Marks BD, Miglia KJ, Moore WA, Sheldon FH, Steadman DW, Witt CC, Yuri T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320(5884):1763-1768.
- Harcourt-Brown N. 2001. Radiographic morphology of the pelvic limb of Falconiformes and its taxonomic implications. *Netherlands Journal of Zoology* 51:155-178.
- Hudson GE. 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendages in birds. *American Midland Naturalist* 18:1-108.
- Hudson GE. 1948. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds II: the heterogeneous Order Falconiformes. *American Midland Naturalist* 39:102-127.
- Jacobson RD, Hollyday M. 1982. A behavioral and electromyographic study of locomotion in the chick. *Journal of Neurophysiology* 48: 238-256.
- Jollie M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. I. *Evolutionary Theory* 1:285-298.
- Jollie M. 1977a. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. II. *Evolutionary Theory* 2:115-208.
- Jollie M. 1977b. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. III. *Evolutionary Theory* 2:209-300.
- Jollie M. 1977c. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Pt. IV. *Evolutionary Theory* 3:1-142.
- Lerner HRL, Klaver M, Mindell DP. 2008. Molecular phylogenetics of the buteonine birds of prey (Aves: Accipitridae). *The Auk* 125:304-315.
- Mahler B, Tubaro PL. 2002. Los Métodos Comparativos Filogenéticos en el estudio de las aves. *Hornero* 17(01):1-8. www.digital.bl.fcen.uba.ar.
- Mckitrick MC. 1986. Individual variation in the flexor cruris lateralis muscle of the Tyrannidae (Aves: Passeriformes) and its possible significance. *Journal of Zoology* 209(2):251-270.
- Mitchell PC. 1913. The peroneal muscles in birds. *Proc. Zool. Soc. London* 83:1039-1072.
- Mosto MC, Carril J, Picasso MJB. 2013. *Milvago chimango* muscles: description and comparison of the morphology of its hindlimb. *J. of Morphology*. JMOR-12-0163.
- Newton I. 1986. The Sparrowhawk. Calton: T. & A.D. Poyser.

- Olsen PD. 1995. Australian Birds of Prey: the Biology and Ecology of Raptors. Sydney: UNSW Press.
- Quinn T, Baumel J. 1990. The digital tendon locking mechanism of the avian foot (Aves). *Zoomorphology* 109:281-293.
- Radinsky LB. 1985. Approaches in evolutionary morphology: A Search for Patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1985. 16:1 14
- Radinsky LB. 1987. The evolution of vertebrate desing. University of Chicago Press, Chicago, 188 pp.
- Riesing MJ, Kruckenhauser L, Gamauf A, Haring E. 2003. Molecular phylogeny of the genus *Buteo* (Aves: Accipitridae) based on mitochondrial marker sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27(2): 328-342. doi:10.1016/S1055-7903(02)00450-5
- Rocha Brito GR. 2008. Análise filogenética de Cathartidae (Aves) com base em caracteres osteológicos. (Phylogenetic analysis of Cathartidae based on osteological characters). Tesis de doctorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento Zoologia 331p.
- Smith NC, Wilson AM, Jespers KJ, Payne RC. 2006. Muscle architecture and functional anatomy of the pelvic limb of the Ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Anatomy* 209(6):765–79. doi:10.1111/j.1469-7580.2006.00658.x
- Sustaita D. 2008. Musculoskeletal underpinnings to differences in killing behavior between North American accipiters (Falconiformes: Accipitridae) and falcons (Falconidae). *Journal of Morphology* 269:283-301.
- Thiollay JM. 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles). En: del Hoyo J, Elliott A, Saragatal J. (eds). *Handbook of the birds of the World. Vol. 2: New World Vultures to Guinea fowl*. Lynx Editions, Barcelona, pp 52-205.
- Ward A, Weigl A, Conroy P. 2002 Functional morphology of raptor hindlimbs: Implications for resource partitioning. *The Auk* 119:1052-1052.
- Zeffer A, Norberg LUM. 2003. Leg morphology and locomotion in birds: requirements for force and speed during ankle flexion. *Journal of Experimental Biology* 206:1087-1097.
- Zinoviev AV. 2012. Apparatus of bipedal locomotion of hawks (Accipitridae, Falconiformes): History of study and morpho-functional peculiarities. *Proceedings of the meeting commemorating the 150th anniversary of the birth of Nikolay N. Somov (1861-1923)*, Kharkov, Ukraine.